

小型哺乳动物的繁殖投入与繁殖成功率

殷宝法¹ 魏万红^{1,2,*} 张堰铭¹ 曹伊凡¹ 王金龙¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001) (2 扬州大学生命科学与技术学院, 扬州, 225009)

摘要: 动物的繁殖活动关系到整个种群的生存与灭绝, 繁殖投入和繁殖成功率是繁殖生态学研究的重要内容。从繁殖投入的划分入手, 综述了小型哺乳动物的繁殖投入和繁殖成功率之间的关系及其影响因素、分子生物学技术在繁殖生态学中的应用等, 阐述了小型哺乳动物能够根据自身的状态调整每次繁殖活动中的时间投入和能量分配, 采取不同的繁殖对策。这些繁殖对策是长期自然选择的结果, 其目的都是为了最大限度地提高自身的适合度。并且指出分子生物学技术在繁殖生态学中的应用将大大加快这一研究领域的快速发展。

关键词: 小型哺乳动物; 繁殖努力; 繁殖成功率; 适合度; 繁殖对策

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2003)03-0259-07

Reproductive Investment and Reproductive Success of Small Mammals

YIN Baofa¹ WEI Wanhong^{1,2} ZHANG Yanmin¹ CAO Yifan¹ WANG Jinlong¹

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

(2 *College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, 225009*)

Abstract: The existence or extinction of population was controlled by reproductive activity. Reproductive investment and reproductive success were the main contents of reproduction ecology. The influencing factors of reproductive investment and reproductive success of small mammals, such as environment, age, reproductive frequency, hierarchy, social mating systems, reproductive effort were reviewed based on both empirical and theoretical literature. This includes classification of reproductive investment and technologies used in molecular biology. Small mammals could adjust reproductive investment by themselves according to their own conditions in order to increase their fitness. They could adapt various strategies under different situations. In addition, molecular technology could accelerate the development of reproduction ecology in small mammals.

Key words: Small mammals; Reproductive effort; Reproductive success; Fitness; Reproduction strategy

繁殖活动是行为生态学研究的一个重要领域, 动物能否成功的繁殖, 关系到整个种群的存在与灭绝^[1]。生活史理论预测, 当物种面对相同资源的分配时会导致生理上的权衡 (Trade-off), 并对其行为和繁殖方式产生强烈的影响。“权衡”一词源于经济学, 原指在不可同时兼得的两者之间的平衡, 行为学家用之描述动物牺牲一方面的利益, 期望在另一方面得到回报的行为活动。在长期的自然进化过程中, 物种为了最大限度地提高自身的适合度而形成了一系列的繁殖对策和生存对策。经过近 80 年

的研究, 许多理论已经趋于完善^[2,3], 例如根据最优胎仔数、最优后代大小及最优投资假说等理论, 探讨母体将来繁殖水平与当前资源及生存的权衡, 母体生存与后代的权衡, 以及后代质量与数量之间的权衡, 从而评估母体的繁殖代价与繁殖成功率^[4-9]。近几年, 随着分子生物学技术在野外工作中的应用, 使哺乳动物繁殖生态学的研究更加深入。本文将主要综述有关小型哺乳动物繁殖投入、繁殖成功率以及分子生物学技术在其应用中的最新进展。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39770106, 30270200); 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2-1-03 和 KSCX2-SW-103)

作者简介: 殷宝法 (1975-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物行为生态学研究。

收稿日期: 2002-07-09; 修回日期: 2002-11-24

*通讯作者

1 繁殖投入的划分

Alcock^[10]将动物用于繁殖活动的投入划分为繁殖代价 (Cost of reproduction) 和繁殖努力 (Reproductive effort)。繁殖代价指动物进行繁殖活动而带来的体内资源消耗、生理压力增大、生长受到限制、被捕食或寄生的风险提高等方面的负面影响,使繁殖个体的适合度降低。繁殖努力指动物进行繁殖活动而花费的资源、时间和能量等,它不一定会降低繁殖个体的适合度。繁殖努力通常分为育幼努力和交配努力。育幼努力是指进行建巢、保护和喂养后代等活动所需的花费,它直接影响后代的适合度。交配努力是动物为吸引配偶或竞争配偶而产生的形态学上的适应(如婚色、角或盔甲)、为了交配而必须占有和防御一个领域等方面的花费等,这些方面对于繁殖个体的当前繁殖成功率来说是必须的,但并不对其后代的适合度产生直接的影响。

繁殖成功率 (Reproductive success) 是衡量物种繁殖投入大小的一个定量指标,也是衡量物种适合度 (Fitness) 的一个主要标准。对于多年生存的个体来说,繁殖成功率可以分为年际繁殖成功率 (Annual reproductive success) 和终生繁殖成功率 (Lifetime reproductive success)。在自然选择的过程中,多次繁殖的个体将在繁殖努力和繁殖代价之间形成一个折中格局,其目的是为了最大的终生繁殖成功率。

2 繁殖投入和繁殖成功率之间的关系

繁殖成功率是衡量繁殖投入的一个定量指标,繁殖投入的大小将影响繁殖成功率的大小。根据 Dawkins^[11]“自私基因”假说,个体生产的后代数越多,自身所携带的基因越能得以更好地传递,个体的适合度就越高。在小型哺乳动物中,子代在母体内常常有一个很长的妊娠期,在此期间,雄性动物除了为自己的配偶提供保护和食物外,对子代几乎无事可做。这使得雌雄两性繁殖投入的策略不同,雄性为了提高自身的繁殖成功率,在繁殖期中要尽可能地同多个雌性进行交配,以便留下尽可能多的后代。雄性要想获得同雌性的交配权,提高自身的繁殖成功率,必须同其它雄性进行配偶竞争,并对其配偶进行护卫,防止其它雄性与之交配。雄性高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 在其领域附近出现外来雄性时会提高自身的动情强度,增加同雌性交配的次数,当领域内的雌性和外来雄性交配后,

它将再次同该雌性进行交配^[12]。有时雄性会强迫雌性与之交配,通过性交刺激雌性动情排卵,从而获得交配成功^[13,14]。虽然交配次数的增多能提高自身的繁殖成功率,但也带来了负面的影响,增大了能量的消耗和被捕食的风险,增加了自身的死亡率^[15]。

对于雌性来说,与雄性交配次数的多少不会影响其所能生产的后代数,但营群居生活的小型哺乳动物的雌性个体,在一次交配就能获得足够的精子使其全部卵子受精的情况下,往往还会同多个雄性进行多次交配。这样可以带来一系列的好处,如获得额外的营养(精子),将来可能得到多个雄性的育幼帮助,减少雄性的杀婴行为^[16],从而增大后代的存活机会,提高繁殖成功率;同时由于精子之间的竞争,有的后代可获得优良父亲的基因。但雌性进行交配活动要付出一个代价,诸如消耗能量、增加了获得疾病和被捕食的机会,并且当雌性同外来的雄性交配次数增多时,雄性将降低对后代的育幼帮助等^[17]。

当双亲都需要外出觅食时,双亲的育幼行为对后代的存活能力有明显的影 响。Cantonl 等^[18]研究了加州白足鼠 (*Peromyscus californicus*) 双亲的繁殖投入对繁殖成功率的影响,当母体喂养 2 个幼体时,幼体的生长速度和双亲喂养 4 个幼体的生长速度相同。雄性加州白足鼠的育幼行为对生活在温暖且食物充足的环境中的后代成活率没有明显的影响,但在不良环境中会提高后代的存活率。因此在小型哺乳动物中,雌性个体的动情期往往是一致的,这样可以避免强壮而富有竞争力的雄性同时控制多个雌性,从而雌性在将来的育幼活动中可获得雄性的育幼帮助^[19]。

在生活史理论中后代数量和质量之间的权衡主要是适合度的权衡。Oksanen 等^[20]对欧鼠 (*Clethrionomys glareolus*) 的研究表明,窝仔数的增加不会降低成体的存活率,也不会降低后代的存活率及将来的生育力,虽然窝仔数的增加会降低在断奶时幼体的体重,但这并不影响幼体的存活和达到性成熟时的体重。母体能够抚养比她所生产的正常窝仔数还多的幼仔,并且不会降低母体和后代的适合度。这和先前所提出的窝仔数扩大会降低后代质量的原理相矛盾^[21,22]。Oksanen 认为,为了获得大的繁殖成功率,母体在每次繁殖中都应投入较多的繁殖努

力，但从长远来看，为了最大的终生繁殖成功率，繁殖代价最终影响物种在每次繁殖中的投入。其它一些研究也表明小型哺乳动物当前的繁殖努力不受繁殖代价的限制^[23,24]。

3 影响繁殖投入和繁殖成功率的因素

按照现代生活史原理，繁殖投入和繁殖成功率决定于环境因素、性成熟的年龄、繁殖次数、婚配制度、个体所处的社会等级地位等。这一原理在许多物种的研究中得以广泛的检验。

3.1 环境因素

影响繁殖成功率的环境因素很多，但最主要的是食物和气候因子。食物质量不但能影响动物身体状况和潜在的繁殖成功率，还能影响第二性征的吸引力，从而影响交配成功率^[25]。高原鼠兔冬季死亡率主要受气候和食物的影响。在冬季，当大雪覆盖植被，食物量减少，增加了取食的难度，从而使高原鼠兔大量死亡^[26]。黑尾草原犬鼠 (*Cynomys ludovicianus*) 在环境恶劣的年份繁殖成功率降低，但在环境好转后繁殖成功率会迅速提高^[27]。黄腹土拨鼠 (*Marmota flaviventris*) 在气候恶劣和食物缺乏时，生产的后代数量明显减少，虽然延后繁殖会使繁殖的后代数增加，但这样使后代来不及储存足够的脂肪来冬眠，从而使繁殖成功率大大降低^[28]。

物种为了获得最大的适合度，能根据环境条件和自身状况来调整在每一次繁殖活动中的繁殖投入。对雌性哺乳动物来说，哺乳期是整个繁殖阶段能量需求最高的时期，如果此时环境优良，食物充足，这样哺乳对母体的负面影响就较少，母体付出较少的繁殖代价就能获得较高的繁殖成功率，而在环境恶劣时，母体付出的繁殖代价就会增加。抚养相同数量幼体的洛基山黄鼠 (*Spermophilus amatus*) 母体在不良的环境中要比良好的环境中体重下降的速度快，母体体重下降的速度和母体的死亡率呈正相关，与母体未来的生育力呈负相关，但在这两种环境中幼体的发育速度差异不大，这表明在不良的环境中要保持正常的繁殖成功率，母体必须增大自身的繁殖代价^[29]。在环境恶劣时，母体有时会使幼体提前断奶，断奶期提前会使幼体在长时间内的生长速率降低，增大了后代的死亡率；母体有时会减少后代数目，将自身所生产的后代吃掉一些，这样可以回收部分投资，增加亲代的存活率和提高后代的质量。褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 在环境恶劣

的情况下会减少对后代的哺乳量，降低自身的繁殖投入，使当前的繁殖成功率大大降低，但对自身的存活不产生影响，这样在环境好转时通过增大繁殖投入而获得高的繁殖成功率，使终生繁殖成功率基本保持平衡^[30]。这表明尽管亲代和后代之间存在能量分配上的冲突，但冲突的方式总是趋于亲代最有利的方向发展^[31]。

3.2 性成熟年龄

动物在其生活史中，面临着生存和繁衍的权衡。假定每次繁殖活动付出一个代价 (Cost of reproduction)，那么在每一个年龄阶段都有一个繁殖努力的水平，这是当前繁殖和将来繁殖的最优权衡，生活史理论认为如果剩余繁殖价 (Residual reproductive values) 随年龄降低，那么繁殖努力将随年龄增加^[13,14]。正处于生长阶段的未成年个体，由于身体的结构和生理状况都不成熟，使之在繁殖上的投入要小于成体。随着年龄的增加，物种通过自身的繁殖活动使其繁殖经验增加，同时自身的发育也更加成熟，能为后代提供足够的食物和保护，从而提高自身的繁殖成功率。一般说来，体重往往和年龄正相关，小型哺乳动物大多营群居生活，成体的体重将对繁殖成功率产生重要的影响^[32]。草原田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 体重较大的雌性生产的幼仔与体重较小的雌性生产的幼仔相比较，其生长速度快，存活率高，并且与母体分离时体重较大的雌性幼体在短时间内就能参与繁殖活动^[33]。但也有例外，黑尾草原犬鼠有的繁殖个体在幼体出生时体重轻于非繁殖个体，并且一直保持到下一个繁殖周期，但它在下一个繁殖期的繁殖成功率还会比其它个体高，这也许是繁殖经验弥补了体重下降造成的负面影响^[16]。

Reiter 等^[34]和 Sydean 等^[35]的研究表明，具有繁殖经验的雌性个体能将总能量中更多的部分投资于乳汁的生产，将更少的部分投资于在社群中取得安全繁殖地位而进行的活动。如果一个年老的、体积较大的雌性更容易取得支配地位，它们将花费较少的能量用于种间竞争，此时年老的雌性个体就会间接地从年龄和体型的优势中获得较高的繁殖成功率，并且花费相同的能量使乳汁的质量明显提高。

在非洲獾 (*Mungos mungo*) 中，年龄大的雌性个体与年轻的雌性个体相比交配的时间要早，但它们可在同一天分娩，表明年龄大的雌性有较长的妊

娠期,并且生产的胎仔数多^[36]。种群中年老雌性个体的窝仔数大于年轻雌性个体的窝仔数,这一结果在野外的研究中也得以验证^[37]。但不是所有初产雌鼠所生产的窝仔数都明显地小于多次生产雌鼠的窝仔数,草甸田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)初次繁殖的雌体所生产的窝仔数要比已经多次生产的雌体的窝仔数大^[38]。这说明物种的繁殖投入受多种因素的制约,年龄因素对不同物种的影响不同。

3.3 繁殖次数

小型哺乳动物在生殖过程中的繁殖投入还受繁殖次数的影响。对那些终生只生殖一次的物种,为了获得最大的适合度,它在一次生产中所投入的能量非常大。Clutton - Brock^[39]研究发现终生只繁殖一次的物种在繁殖中能量的投入达到整个体重的40%。当前的繁殖活动将影响存活率和未来的生育力,为了最大限度地提高自身的适合度,一生中能多次繁殖的动物,在每次繁殖中都面临着当前的繁殖成功率和将来的繁殖成功率之间的权衡,动物能根据不同的情况确定在每次繁殖中的投入比例。

对于终生能多次繁殖的小型哺乳动物,种群密度将影响个体开始繁殖的年龄和在一个繁殖期中的繁殖次数。当种群密度很高时,生态压力增大,年龄小的个体由于受体重、繁殖经验等自身条件的限制,直接繁殖会使繁殖成功率很低,因而转为帮手,通过帮助亲代抚育后代,提高自身的广义适合度,也为将来的繁殖活动积累经验,提高将来的繁殖成功率^[1]。Mappes^[40]使用种内气味模拟高种群密度以排除种内争夺食物的研究表明,当种群密度较高时,较小的雌性个体更容易在秋季开始储存食物,从而提高冬季的存活率。虽然提前繁殖会使后代和母体的死亡率增高和将来的生育力降低^[35],但在高速增加的种群中提前繁殖会提高后代的适合度,因此在种群密度低时,选择压力会促使年轻的雌性增加繁殖努力^[41]。

3.4 婚配制度

婚配制度是根据种群内个体在一个繁殖季节里获得配偶数多寡、两性个体是否都具有双亲行为以及配对关系的紧密程度和持续时间而划分的雌雄婚配分类系统^[42]。婚配制度可分为单配制、一雄多雌制、一雌多雄制和混交制等4种基本类型。在营群居生活的小型哺乳动物中,只有一种婚配制度的可能性很小,大多数都是多种婚配制的并存。在自

然界中,大约97%的哺乳类是一雄多雌制,混交制也较常见,单配制较少,一雌多雄更加少见^[43]。不同婚配制度的种群中,雌雄两性个体的繁殖投入是不同的。在单配性物种中(如一雄一雌制),雌雄两性个体的繁殖努力基本相同,而在多配性物种中(如一雄多雌制),雌性动物以育幼努力为主,而雄性动物以交配努力为主^[1]。

婚配制度对物种的繁殖投入的影响主要表现在择偶行为和对后代的育幼上。Carter等^[44]运用比较心理学的方法,通过迷宫实验对草原田鼠的择偶行为进行了研究,结果表明不同个体的择偶行为与种群的婚配制度密切相关。James等^[45]将亲代的育幼形式分为4类:双亲育幼、雄性育幼、雌性育幼、无亲代育幼;并通过两个层次的博弈论模型(a two - stage game - theoretical model)进行讨论,指出这4种形式是长期进化的结果,都能最大限度地提高自身的适合度,具体采取那种育幼形式,由婚配制度决定^[46]。

婚配制度将会影响后代的适合度。在一雄多雌的婚配制度中,只有强壮具有竞争力的雄性才能获得交配权,如果生产的雄性不能获得交配权,则此后代对母体的适合度极低;如果生产的雄性后代能在将来的竞争中获胜,获得交配权,则雄性后代对母体适合度的贡献要比雌性后代大的多。但生产雄性后代所需的能量投入大,将影响到母体的下一次的繁殖成功。在马鹿(*Cervus elaphus*)中,生产雄性后代的母体由于繁殖投入过大,在下一个繁殖期往往不能繁殖,即使参与繁殖,其发情期也将推迟^[47]。生产雄性后代的盘羊(*Ovis Canadensis*)母体,其死亡率要比生产雌性后代的母体的死亡率高,尤其在高种群密度下,后代性别的不同对母体的下一次的繁殖成功率影响更为明显,因此为了最大的适合度,母体将会根据自身的状况来控制后代的性别,在生产出一个雄性后代后,下一次繁殖时往往生产雌性后代^[48]。

3.5 物种所处社群地位

在群居的小型哺乳动物中常存在着等级制度,处于不同等级个体的繁殖投入不同,繁殖成功率也不同,并由此提出了繁殖偏斜理论(Reproductive skew theory)^[49]。该理论认为,营社群生活的物种,其繁殖活动的分配或歪斜程度主要依赖于两个方面:一是处于统治地位的个体是否完全控制处于从

属地位个体的繁殖活动，二是从属地位的个体怎样影响统治地位个体的适合度^[50]。在矮猫鼬 (*Healogale parvula*) 的任何年龄阶段，雄性个体都比雌性个体更容易迁移扩散出去，种群中处于从属地位的雌性个体，有时也会怀孕，但后代常被杀死，它们更多的是参与到繁殖活动中帮助育幼，这些从属个体所提供的育幼帮助有时要比亲代所提供的更多。从属个体一般都和繁殖个体具有亲缘关系，通过帮助它们育幼可间接提高自身的适合度。显然，繁殖个体与非繁殖个体之间亲缘关系的不同将对不同个体的繁殖投入有明显的影^[51, 52]。利用 DNA 指纹图谱技术对矮猫鼬后代进行亲子鉴定，发现处于从属地位的父亲所生产的后代数约占 24%，处于从属地位的母亲所生产的后代数约占 15%，由此可以看出，为了能使处于从属地位的个体继续保留在种群内，处于统治地位的个体不得不放弃一些利益给处于从属地位的个体^[50]。但相对于处于统治地位个体在一次繁殖活动中获得的适合度，从属个体的适合度利益是很小的。

当从事繁殖活动的雌性非洲獭数量增多时，每一窝幼体的存活率增加，处于统治地位的雌性也可从处于从属地位个体的繁殖活动中获益，因此，虽然处于统治地位的雄性个体不能完全阻止从属个体进行交配，但有阻止从属雄性个体进行交配的行为，而处于统治地位的雌性则无此行为^[53]。这说明从属个体的繁殖活动对统治地位的雌雄两性个体适合度的影响不同。处于不同社会等级地位的个体，由于受自身条件的限制，其繁殖投入的差别可通过后代的性比变化表现出来。通过对不同性别的后代进行人工喂养实验发现，雄性马鹿的摄食速度快且食量大，这说明生产雄性后代所需要的繁殖投入要大于生产雌性后代所需要的繁殖投入。由于种内竞争，只有那些强壮的、能获得交配权的雄性后代才对母体有价值，而处于从属地位的雌性，由于受自身条件的限制，不能提供足够的繁殖投入满足雄性后代的生长发育，使其在将来的配偶竞争中获得优势，只有生产雌性后代以提高自身的适合度，因此处于支配地位的母体与处于从属地位的母体相比较，其生产的雄性后代所占的比例较大^[54]。

4 发展趋势

动物的繁殖行为是生态学研究中的重要内容之一，研究物种个体的繁殖努力和繁殖成功率之间的

关系，将有利于濒危野生动物的保护、生物多样性及种群生态学等研究工作。在研究动物求偶、交配、育幼等繁殖行为时，准确确定动物之间的亲缘关系，尤其是当种群中存在多种交配方式时，确定每个个体的后代数就非常困难，也无法准确地确定个体的繁殖成功率和适合度，从而影响了对其行为做出合理的解释或假说。随着 DNA 指纹图谱技术 (DNA finger printing) 和微卫星技术 (Microsatellite) 的出现，在分子水平上研究行为生态中父系或其他家系关系成为可能^[55]。Hogland 等^[56]采用心脏穿刺取血的方法从小哺乳动物草原田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 取得 100 ~ 150 μ l 血液，第一次成功地 DNA 指纹图谱技术应用于活体的研究。Gordon 等^[57]以聚合酶链反应 - 随机扩增多态 DNA (Polymase chain reaction - random amplified polymorphies DNA, PCR - RAPD) 测定犬尾田鼠的遗传亲缘关系，张亚平^[58]利用微卫星技术对大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 进行亲子鉴定。利用这些分子手段，可以准确地确定种群中参与繁殖活动的个体的后代数，从而准确地确定每个个体的繁殖成功率，揭示个体各种繁殖行为的进化机制。

虽然利用分子生物学技术确定动物之间的亲缘关系具有很高的可靠性和准确性，但由于生物的遗传背景非常复杂，因此不能完全依赖这些实验结果来下结论，还要结合行为观察和其它生态学数据的分析，才能获得准确可靠的结论^[59]。但总的看来，将分子生物学技术用于小型哺乳动物繁殖学的研究将成为发展的必然趋势，必将促进小型哺乳动物繁殖成功率和繁殖投入的研究。

参考文献：

- [1] 尚玉昌. 行为生态学[M]. 北京: 北京大学出版社, 1998. 105 - 110.
- [2] Harvey P H, Clutton - Brock T. Life history variation in primates[J]. *Evolution*, 1985, 39: 559 - 581.
- [3] Kaczmarski F. Bioenergetic of pregnancy and lactation in the bank vole [J]. *Acta Theriol*, 1966, 11: 409 - 417.
- [4] Atramentowicz M. Optimal litter size: Does it cost more to raise a large litter in *caluromys philander*[J]. *Can J Zool*, 1992, 70: 1511 - 1515.
- [5] Sinervo B, Doughty P, Huey R B, Zamudio K. Allometric engineering: a causal analysis of natural selection on offspring size [J]. *Science*, 1992, 258: 1927 - 1930.
- [6] Sinervo B, Doughty P. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction experimental, maternal and

- quantitative genetic aspects [J]. *Evolution*, 1996, **50** (3): 1314 - 1327.
- [7] Koskela E. Offspring growth, survival and reproductive success in the bank vole: A litter size manipulation experiment[J]. *Oecologia*, 1998, 115: 379 - 384.
- [8] Sikes R S. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) [J]. *J Mamm*, 1995, **76** (2): 348 - 357.
- [9] Sikes R S. Trade-offs between quality of offspring and litter: differences do not persist into adulthood[J]. *J Mamm*, 1998, **79** (4): 1143 - 1151.
- [10] Alcock J. Animal Behavior[M]. Sinauer Associates, Inc. publishers, 2001, 7th Edition.
- [11] Dawkins R. The Selfish Gene[M]. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- [12] 王学高. 高原鼠兔交配期及交配行为模式的研究[J]. 兽类学报, 1990, **10** (1): 60 - 65.
- [13] Charlesworth B, Leon J A. The relation of reproductive effort to age [J]. *Am Nat*, 1976, 110: 449 - 459.
- [14] Pianka E R, Parker W S. Age-specific reproductive tactics[J]. *Am Nat*, 1975, 109: 453 - 464.
- [15] Brandt C A. Mate choice and reproductive success of pikas[J]. *Anim Behav*, 1989, 37: 118 - 132.
- [16] Hoogland J L. The Black-Tailed Prairie Dog: Social life of a burrowing mammal[M]. Chicago: Chicago University Press, 1995.
- [17] Pitnick S, Brown W D, Miller G T. Evolution of female remating behavior following experimental removal of sexual selection [J]. *The Royal Society*, 2001, 268: 557 - 563.
- [18] Canton D, Brown R E. Paternal investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californicus* [J]. *Anim Behav*, 1996, 54: 377 - 386.
- [19] Say L, Pontier D, Natoli E. Influence of oestrus synchronization on male reproductive success in the domestic cat (*Felis catus* L.) [J]. *The Royal Society*, 2001, 268: 1049 - 1053.
- [20] Oksanen T A, Jonsson P, Koskela E, Mappes T. Optimal allocation of reproductive effort: Manipulation of offspring number and size in the bank vole [J]. *The Royal Society*, 2000, 268: 661 - 666.
- [21] Gustafsson L, Sutherland W J. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* [J]. *Nature*, 1988, 335: 813 - 815.
- [22] Dijkstra C, Bult A, Bijlsma S, Daan S, Meijer T. Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parent survival [J]. *J Anim Ecol*, 1990, 59: 269 - 285.
- [23] Hare J F, Murie J O. Manipulation of litter size reveal no cost of reproduction in Columbian ground squirrels [J]. *J Mamm*, 1992, 73: 449 - 454.
- [24] Mappes T, Koskela K, Ylönen H. Reproductive costs and litter size in the bank vole [J]. *Proc R Soc Lond*, 1995, B261: 19 - 24.
- [25] Ferkin M H, Soroin E S, Johnston R E, Lee C J. Attractiveness of scents varies with protein content of the diet in meadow voles [J]. *Anim Behav*, 1996, 10: 133 - 147.
- [26] 王学高, Smith A T. 高原鼠兔冬季自然死亡率[J]. 兽类学报, 1988, **8** (2): 152 - 156.
- [27] Stearns S C. The evolution of life histories [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [28] Douglas C, Kenneth B. Socioecology of marmots: Female reproductive strategies [J]. *Ecology*, 1976, 57: 552 - 560.
- [29] Sikes R S, Ylönen H. Considerations of optimal litter size in mammals [J]. *Oikos*, 1998, 83: 452 - 465.
- [30] Lederman S A, Rosso P. Effects of fasting during pregnancy on maternal and fetal weight and body composition in well-nourished and undernourished rats [J]. *J Nutr*, 1981, 111: 1823 - 1832.
- [31] Lloyd D G. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies [J]. *Am Nat*, 1987, 29: 800 - 817.
- [32] Fisher D O, Lara M C. Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies [J]. *Anim Behav*, 1999, 58: 121 - 130.
- [33] Solomon N G. Effect of the pre-weaning environment on subsequent reproduction in prairie voles, *Microtus ochrogaster* [J]. *Anim Behav*, 1994, 48: 331 - 341.
- [34] Reiter J, Stinson N L, Le Boeuf B J. Northern elephant seal development: The transition from weaning to nutritional independence [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1978, 3: 337 - 367.
- [35] Sydeman W J, Huber H R, Emslie S D, Ribic C A, Nur N. Age-specific weaning success of northern elephant seals in relation to previous breeding experience [J]. *Ecology*, 1991, 72: 2204 - 2217.
- [36] Stenseth N C, Framstad E. Reproductive effort and optimal reproductive rates in small rodents [J]. *Oikos*, 1980, 34: 23 - 34.
- [37] Lackey J A. Reproduction, growth, and development in high-altitude and low-altitude and low-altitude populations of *Peromyscus leucopus* [J]. *J Mammal*, 1978, 59: 69 - 83.
- [38] Christian J J, Davis D E. Adrenal glands in female voles (*Microtus pennsylvanicus*) as related to reproduction and population size [J]. *J Mammal*, 1966, 47: 1 - 18.
- [39] Clutton-Brock T H. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals [J]. *Am Nat*, 1984, 123: 212 - 229.
- [40] Mappes T. High population density in bank voles stimulates food hoarding after breeding [J]. *Anim Behav*, 1998, **55** (6): 1483 - 1487.
- [41] Daniel E C, Jeannine D W, Daniel P C, Burney J L. Maternal traits and reproductive effort in northern elephant seals [J]. *Ecology*, 2001, **22** (12): 1541 - 1555.
- [42] Emlen S T, Oring L W. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems [J]. *Science*, 1977, 197: 215 - 223.
- [43] Kleiman D F. Monogamy in mammals [J]. *Q Rev Biol*, 1977, 52: 36 - 39.
- [44] Cater C S, Getz L L. Monogamy and the prairie vole [J]. *Scient Am*, 1993, 268: 70 - 76.
- [45] James N W, Huston A I, McNamara J M. Multiple patterns of parental care [J]. *Anim Behav*, 1999, 58: 983 - 993.

- [46] Drickamer L C, Gwaty P A, Holmes C M. Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance [J]. *Anim Behav*, 2000, 59: 371 - 378.
- [47] Clutton - Brock T H, Albon S D, Guinness F E. Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals [J]. *Nature*, 1981, 289: 487 - 489.
- [48] Berube C H, Festa - Bianchet M. Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep [J]. *Behav Ecol*, 1995, 7 (1): 60 - 68.
- [49] Luca D W, Gnsberg R. Dominance, reproduction and survival in banded mongooses: Towards an egalitarian social system [J]. *Anim Behav*, 2000, 60: 711 - 722.
- [50] Keane B, Waser P M, Creel S R, Elliott L F, Minchella D J. Subordinate reproduction in dwarf mongoose [J]. *Anim Behav*, 1994, 47: 65 - 75.
- [51] Creel S R, Waser P M. Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongoose [J]. *Behav Ecol*, 1994, 5(3): 339 - 348.
- [52] Rood J P. Mating relationships and breeding suppression in the dwarf mongoose [J]. *Anim Behav*, 1980, 28: 143 - 150.
- [53] Cant M A. Social control of reproduction in banded mongooses [J]. *Anim Behav*, 2000, 59: 147 - 148.
- [54] Clutton - Brock T H, Guinness F E, Albon S D. Red Deer: Behavior and ecology of two sexes [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1982.
- [55] Jeffreys A J, Wilson V, Thein S L. Hypervariable "minisatellite" regions in human DNA [J]. *Nature*, 1985, 314: 67 - 73.
- [56] Hoagland D B, Tilakaratne N, Weaver R F, Gaines M S. DNA fingerprinting of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) [J]. *J Mammal*, 1991, 72(2): 422 - 426.
- [57] Gordon D A, Lattier D L, Silbiger R N, Torsella J, Wolff J O, Smith M K. Determination of genetic diversity and paternity in grey-tailed vole (*Microtus canicandus*) by RAPD-PCR [J]. *J Mamm*, 1998, 79: 604 - 611.
- [58] 张亚平, 王文, 宿兵, Ryder O A, 范志勇, 张和民, 何廷美. 大熊猫 DNA 的筛选及其应用 [J]. *动物学研究*, 1995, 16 (4): 301 - 306.
- [59] 梁红雁, 王梦军, 钟文勤. DNA 指纹图谱技术在动物行为学研究上的应用 [J]. *生态学报*, 2000, 20 (3): 524 - 527.