

雌性根田鼠的亲属识别与配偶选择^{*}

赵亚军 赵新全 李保明 郜发道 王廷正

(中国农业大学设施农业生物环境工程农业部重点开放实验室, 北京 100083)
(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008) (陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘要 在 Y 字型选择箱中进行 3 种不同熟悉处理的配偶选择实验以检验动情雌性根田鼠配偶选择时的亲属识别和近交回避。(1) 动情雌鼠在熟悉雄性同胞和陌生非同胞之间嗅添频次和时间、及自我修饰时间的差异非常显著 ($P < 0.01$)，所作的脊柱前凸反应时间也有显著差异 ($P < 0.05$)，这些行为均多针对于陌生非同胞雄性。结果提示动情雌性根田鼠在熟知雄性同胞身份的条件下对陌生非亲属雄性的气味更感兴趣，在择偶中与非亲属雄性交配来实现近交回避。(2) 动情雌鼠对陌生雄性非同胞的嗅添频次和时间及所作的脊柱前凸反应时间显著大于陌生同胞雄性 ($P < 0.05$)，而针对陌生雄性非同胞自我修饰时间非常显著地大于针对陌生雄性同胞 ($P < 0.01$)。这说明动情雌性根田鼠在择偶时可以识别断奶后分离不熟悉的雄性亲属，而在交配行为上偏向于非亲属雄性。(3) 动情雌鼠在熟悉雄性同胞和非同胞之间嗅添时间差异明显 ($P < 0.05$)，嗅添频次的差异更甚 ($P < 0.01$)；所作的脊柱前凸反应时间和社交后自我修饰时间差异也非常显著 ($P < 0.01$)，这些行为也均都偏向于非同胞雄性；结果提示断奶后继续熟悉可维持动情雌鼠对雄性亲属的嗅觉识别记忆力，在交配行为上主动回避亲属雄性。故认为：断奶后嗅觉识别持久力是发情雌性根田鼠亲属识别的机制，亲属识别是最初发情的雌性根田鼠配偶选择中近交回避的首要途径和机制，熟悉性是维持雌性根田鼠配偶选择实现近交回避的机制和特征。

关键词 根田鼠 动情雌鼠 配偶选择 亲属识别 熟悉 近交回避 一雄多雌制

亲属识别 (Kin Recognition) 是指生物个体对同种其它个体亲属关系加以区分并产生亲属偏向的神经、生理乃至行为的过程。亲属识别对动物的配偶选择、近交回避、杀婴行为、社群合作、资源利用和预防疾病等有着显著作用 (Hepper, 1991; Sherman *et al.*, 1997)。动物通过气味线索进行亲属识别得到了广泛研究。迄今为止，大多数学者同意动物亲属识别有两种机制 (Hepper, 1991)，即表型匹配 (phenotype matching) 和共生 (association)。表型匹配是指亲属之间分享等位基因而获得相似表现型特征，这种识别信号——气味是可遗传的，也可称为遗传识别；共生是指亲属个体之间在离乳前共处亲本养育环境而获得熟悉，这种识别信号——气味是环境导致的，具获得性，又称为熟悉识别。例如，金黄地鼠 (*Mesocricetus auratus*) 通过嗅觉可辨别来自同胞、同父异母的半同胞和非同胞鼠的气味，而且能够识别陌生同胞和共生熟悉非同胞的气味，这提示金黄地鼠的亲属识别机制是以自身为模板的表型匹配 (Heth *et al.*, 1998)。山地田鼠 (*Microtus montanus*) 雌性

断奶仔鼠与父鼠共居导致性成熟发育缓慢，若与陌生成年雄鼠共居则发育较快；而寄养雌性断奶仔鼠与养父共居导致性成熟仍然迟缓，若与陌生的亲父共居则发育较快，这说明亲属识别具有近交回避的作用，亲属识别的原因是离乳前共生获得的直接熟悉 (Berger *et al.*, 1997)。显然，亲属识别的焦点问题是遗传性和熟悉性对亲属识别的效应及其两者的关系。

熟悉性是动物选择配偶的一个重要因素。择偶实验表明，单配制草原田鼠 (*M. ochrogaster*) 和棕色田鼠 (*M. mandarinus*) 总是选择熟悉异性鼠作为配偶 (赵亚军等, 2000, 2002; 郜发道等, 2001)；一雄多雌制的雌性布氏田鼠 (*M. brandtii*) 及根田鼠 (*M. oeconomus*) 分别与其熟悉雄鼠或配偶鼠社交行为 (攻击行为除外) 的时间明显较长 (尹峰等, 1998; Zhao *et al.*, 1999; 赵亚军等, 2002)。由于选择压力，亲属作为第一熟悉者很可能成为配偶候选对象，那么雌性田鼠在配偶选择中能否区分亲属关系和熟悉关系？亲属识别和熟悉性在配偶选择中近交回避作用如何？两者关

2001-01-19 收稿, 2001-12-10 修回

* 国家自然科学基金资助项目 (No. 30100016 和 No. 39870119) 和中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金资助项目

第一作者简介 赵亚军，男，33岁，博士。研究方向：动物生态学和行为学。Email: yajunzhao@263.net

系又是如何?本研究通过3个实验观察动情雌性根田鼠的亲属识别和择偶行为,目的要检验:(1)断奶后气味嗅觉识别记忆力是发情雌性根田鼠亲属识别的机制;(2)亲属识别是建立近交回避的配偶关系的首要途径和机制,而熟悉性是维持雌性根田鼠近交回避的配偶关系的机制和特征。

1 材料与方法

1.1 实验动物

根田鼠捕自青海省门原县中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区($37^{\circ}29'N \sim 37^{\circ}45'N$, $101^{\circ}12'E \sim 101^{\circ}23'E$),在西北高原生物研究所内繁殖为F1至F4代实验种群。动物饲养在 $40\text{ cm} \times 28\text{ cm} \times 15\text{ cm}$ 的塑料箱内,巢材为锯末,室温控制在 22 ± 1 ,光周期14L:10D,逆光始于19:30。将20窝断奶仔(从F1代起)在20日龄分别与亲本分窝后共养至25天,再将异性幼仔彼此分开,在不同的饲养箱中单独饲养至60日龄以上,得到不同亲属关系的实验鼠。每只雌鼠作为一个实验主体,每只同胞雄鼠和非同胞雄鼠作为1对实验刺激鼠,每只实验鼠在观察中只使用一次。只有通过以下试验的动物才能进入配偶选择实验:实验雌鼠在非实验用雄鼠爬跨时表现出脊柱突起时立即取出待用,刺激雄鼠对非实验雌鼠出现一个射精系列的交配后取出待用(尹峰等,1998; Zhao et al., 1999)。

1.2 实验器材

行为观察箱为品字形,由2个选择箱($30\text{ cm} \times 30\text{ cm} \times 30\text{ cm}$)和1个中立箱($45\text{ cm} \times 30\text{ cm} \times 30\text{ cm}$)组成,中立箱由2个管道(长25cm,直径为7cm)分别与选择箱相通,以闸门控制开启。在选择箱中被选择动物以拴顶方式限其于本箱内自由活动。

1.3 实验内容

1.3.1 对熟悉同胞和陌生非同胞鼠的配偶选择
10组共30只根田鼠用于本实验,每组包括1只雌性实验鼠、1只雄性同胞刺激鼠及1只雄性非同胞刺激鼠。实验鼠与其雄性同胞的熟悉关系、与雄性非同胞的陌生关系是这样建立的:从26日龄起,每隔1天用不锈钢丝网小笼($18\text{ cm} \times 6\text{ cm} \times 6\text{ cm}$)关住雄性同胞置于雌鼠所在的饲养箱中,允许雌鼠通过网孔探究雄性同胞1h,之后取出放回原饲养笼中,直至雌鼠的65日龄,亦即择偶实验的前2天;实验雌鼠与非同胞雄鼠在实验前从未见过面。本实验将检验在断奶后保持熟悉关系对动情

雌性根田鼠在其配偶选择中亲属识别效应。

1.3.2 对陌生雄性同胞和非同胞的配偶选择 本实验样本量为10组共30只根田鼠。断奶后雌鼠与其雄性同胞和非同胞在配偶实验前的两两陌生关系是这样建立的:从26日龄起3种动物均是单独饲养至67日龄。本实验将检验断奶后分离对雌性根田鼠亲属识别嗅觉记忆持久力及配偶选择的效应。

1.3.3 对熟悉的雄性同胞和非同胞鼠的配偶选择

本实验样本量亦为10组共30只根田鼠。实验雌鼠与2种刺激雄鼠的熟悉关系是这样建立的:从第26天起每隔1天将实验雌鼠所在的饲养箱用带孔的隔板分成相等3部分,先将实验雌鼠拦在中间室中,然后用不锈钢丝网小笼分别关养2只刺激雄鼠,同时置于两侧室的中间,这时开启孔门,实验雌鼠随机进入一侧室,通过网孔探究刺激雄鼠。1h后将2只刺激雄鼠取出放回各自的饲养笼中,并撤走隔板恢复实验雌鼠饲养箱原状,如此处理直到实验雌鼠的65日龄,亦即择偶实验的前2天。本实验将检验断奶后双向熟悉关系对动情雌性根田鼠在配偶选择中的亲属识别效应。

1.4 实验步骤

实验时间选在20:00至23:30,观察箱中以锯末作底物。实验前2天对实验鼠和刺激鼠分别进行1h的观察箱环境适应,实验时先允许每只实验鼠适应10min后将其用闸门隔在中立箱中,这时将2只刺激鼠分别拴在选择箱中使其适应10min。之后,打开闸门,实验开始,观察并以口述录音方式记录动物的有关行为(若果15min内实验雌鼠没有出现对刺激雄鼠的社会探究、接受爬跨等行为则取消本次实验)。60min后结束实验。将各种动物放回原饲养笼,并用酒精和清水洗净观察箱以除去底物气味对下次实验的影响。行为记录如下:(1)访问(visit)频次和时间;(2)嗅舔(sniff/lick)频次和时间;(3)斗殴(Aggression)时间;(4)爬跨(mount)的频次;(5)脊柱前凸(lordosis)的时间;(6)善待(amicable behavior)的时间;(7)自饰(self-grooming)的时间,即自我修饰的时间。

1.5 数据分析

将口述录音记录的行为,以行为软件The Observer转录到计算机上,得到上述行为的频次和时间的数据指标。通过统计分析软件包SPSS/PC+进行数据处理,以关联样本的非参数检验即Wilcoxon Matched-pairs Test方法分析实验雌鼠对2

种刺激雄鼠行为差异的显著性。

2 结 果

2.1 雌鼠对熟悉雄性同胞和陌生非同胞鼠的配偶选择

雌性根田鼠在嗅添频次和时间上的差异非常显著 ($P < 0.01$)，对熟悉雄性同胞显著低于对陌生非同胞；雌鼠在自我修饰时间上的差异也非常显著 ($P < 0.01$)，对熟悉雄性同胞社交后所花费的自我修饰时间低于对陌生雄性非同胞的。雌鼠对熟悉雄性同胞爬跨所作的脊柱前凸反应时间显著低于对陌生雄性非同胞 ($P < 0.05$) (表 1)。

2.2 雌鼠对陌生雄性同胞和非同胞鼠的配偶选择

从表 2 看，雌性根田鼠在嗅添的频次和时间上，对陌生雄性同胞明显低于陌生雄性非同胞；在对雄鼠爬跨所作的脊柱前凸反应时间上，对陌生雄性同胞显著低于对陌生雄性非同胞；在社交后自我修饰时间上的差异更为显著，针对陌生雄性同胞低于针对陌生雄性非同胞 (表 2)。

2.3 对熟悉雄性同胞和非同胞鼠的配偶选择

从表 3 看，雌性根田鼠对熟悉雄性同胞嗅添时间明显低于熟悉雄性非同胞，在频次上二者差异更甚；在对雄鼠爬跨所作的脊柱前凸反应时间上，雌鼠对熟悉雄性同胞显著低于对熟悉雄性非同胞；在社交后自我修饰的时间上，对熟悉雄性同胞非常显著地低于熟悉雄性非同胞 (表 3)。

表 1 动情雌性根田鼠对雄性熟悉同胞和陌生非同胞的配偶选择

Table 1 Mate choice of estrus females between familiar sibling and unfamiliar nonsibling males in root voles (Microtus oeconomus)

行为测量 Behavior measure	熟悉同胞 Familiar siblings	陌生非同胞 Unfamiliar nonsiblings	$P^{\#}$
访问频次 (Visiting frequency)	40.3 ±4.6	36.8 ±4.4	ns
访问时间 (秒) (Visiting duration) (S)	1466.7 ±292.3	1275.9 ±245.4	ns
嗅添频次 (Sniff/lick frequency)	20.7 ±1.9	36.9 ±2.9	**
嗅添时间 (秒) (Sniff/lick duration) (S)	135.0 ±16.9	238.5 ±24.7	**
争斗时间 (秒) (Aggression duration) (S)	15.2 ±3.6	22.9 ±3.2	ns
被爬跨频次 (Frequency of being mounted)	8.9 ±1.8	17.1 ±2.4	ns
脊柱前凸时间 (秒) (Lordosis duration) (S)	31.6 ±8.6	177.2 ±26.1	*
善待时间 (秒) (Allogrooming duration) (S)	463.6 ±76.9	309.1 ±45.1	ns
自饰时间 (秒) (Self-grooming duration) (S)	168.4 ±17.5	311.9 ±33.7	**

数据表示为平均值 ± 标准误，样本量为 10 (Data are expressed as Mean ± SE, n = 10)

关联样本的非参数检验 (# Wilcoxon Matched-pairs Test) ns 差异不显著 (Not significantly different) * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$

表 2 动情雌性根田鼠对陌生雄性同胞和非同胞的配偶选择

Table 2 Comparison of mating behavior of estrus female root voles (Microtus oeconomus) presented with unfamiliar sibling and nonsibling males

行为测量 Behavior measure	陌生同胞 Unfamiliar siblings	陌生非同胞 Unfamiliar nonsiblings	$P^{\#}$
访问频次 (Visiting frequency)	48.6 ±6.3	43.7 ±5.8	ns
访问时间 (秒) (Visiting duration) (S)	1502.3 ±219.3	1467.5 ±262.1	ns
嗅添频次 (Sniff/lick frequency)	30.8 ±2.1	41.5 ±2.7	*
嗅添时间 (秒) (Sniff/lick duration) (S)	260.9 ±28.7	337.3 ±34.2	*
争斗时间 (秒) (Aggression duration) (S)	24.2 ±3.3	23.5 ±3.7	ns
被爬跨频次 (Frequency of being mounted)	10.5 ±1.8	13.1 ±2.6	ns
脊柱前凸时间 (秒) (Lordosis frequency) (S)	52.2 ±7.2	156.8 ±23.5	*
善待时间 (秒) (Amicable duration) (S)	375.6 ±49.4	285.1 ±42.8	ns
自饰时间 (秒) (Self-grooming duration) (S)	288.4 ±24.3	371.6 ±30.9	**

数据表示为 平均值 ± 标准误，样本量为 10 (Data are expressed as Mean ± SE, n = 10)

关联样本的非参数检验 (# Wilcoxon Matched-pairs Test) ns 差异不显著 (Not significantly different) * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$

表3 动情雌性根田鼠对雄性熟悉同胞和非同胞的配偶选择

Table 3 Comparison of mating behavior of estrous female root voles (*Microtus oeconomus*) presented with familiar sibling and non-sibling males

行为测量 Behavior measure	熟悉同胞 Familiar siblings	熟悉非同胞 Familiar nonsiblings	<i>P</i>
	Familiar siblings	Familiar nonsiblings	
访问频次 (Visiting frequency)	34.8 ±3.5	39.4 ±4.1	ns
访问时间 (秒) (Visiting duration) (S)	1546.1 ±189.3	1616.8 ±254.2	ns
嗅舔频次 (Sniff/lick frequency)	28.2 ±1.5	36.5 ±2.5	**
嗅舔时间 (秒) (Sniff/lick duration) (S)	83.2 ±27.4	276.1 ±31.3	*
争斗时间 (秒) (Aggression duration) (S)	11.6 ±2.6	15.4 ±2.8	ns
被爬跨频次 (Frequency of being mounted)	13.9 ±2.8	14.7 ±2.7	ns
脊柱前凸时间 (秒) (Lordosis duration) (S)	27.3 ±4.9	227.4 ±26.5	**
善待时间 (秒) (Amicable duration) (S)	493.1 ±56.5	426.7 ±54.2	ns
自饰时间 (秒) (Self-grooming duration) (S)	197.2 ±19.8	286.4 ±27.2	**

数据表示为平均值 ± 标准误，样本量为 10 (Data are expressed as Mean ± SE, n = 10)

关联样本的非参数检验 (# Wilcoxon Matched-pairs Test) ns 差异不显著 (Not significantly different) *P < 0.05 **P < 0.01

3 讨 论

3.1 亲属识别、配偶选择和近交回避

田鼠动物个体的气味源具有性别差异，借此能够进行性识别 (Ferkin *et al.*, 1995)，而且自我修饰具有性别差异 (Ferkin *et al.*, 1996)，因而气味标记行为能反映两性配偶选择的差异和取向。当嗅闻到同种动物气味后，动物自我修饰的行为主要包括胁部标记 (flank mark) 和阴部标记 (vaginal mark)，以这两种标记行为的频次和时间为指标的统计分析结果可以反映亲属识别 (Heth *et al.*, 1998; Todrank *et al.*, 1998)。根田鼠在配偶选择时，雌性主要嗅闻雄性的鼻吻部和体侧部，较少涉及外阴，而雄性对雌性不但嗅鼻嗅体，嗅阴的比例也较高；雌性自我修饰行为表现为在嗅闻雄性且与其交配后修饰外阴，在探究雄鼠且与之发生争斗后修饰鼻吻部和躯体部 (Zhao *et al.*, 1999)。本实验结果显示，雌性根田鼠对同胞雄性嗅舔行为频次和时间均显著少于对非同胞雄性的，而且针对同胞雄性的自我修饰时间也显著较低，提示雌性根田鼠嗅舔和自我修饰行为与亲属识别密切相关的。所以，我们认为本实验中雌性根田鼠对非同胞的嗅舔和自我标记行为可以反映出根田鼠的亲属识别能力和配偶选择取向。

雌性根田鼠对异性非同胞的气味感兴趣，表现在配偶选择时非亲属雄性比同胞更有吸引力。这可能反映出根田鼠配偶选择另一种取向和标准，即近亲回避。本研究的三个实验结果显示，发情雌性根

田鼠在雄性同胞和非亲属之间配偶选择时，总是回避同胞，在交配行为上倾向非同胞个体，这种差异具有显著水平。这说明根田鼠有近交回避的倾向和潜能，在一定条件下可以通过亲属识别避免近亲繁殖。野外实验表明，雄性根田鼠在断奶后进行长距离扩散而实现近亲回避，形成根田鼠母系群社会组织格局 (Gry *et al.*, 1998)，而本实验结果与这种野外观察结果是一致的。其它对田鼠的研究表明，亲属识别导致近亲回避是可能的。单配制田鼠雌性个体与雄性成年亲属个体共居时性成熟滞后或者雌性成年个体不发情 (Tai *et al.*, 2000)；多配制田鼠雌雄亲属个体之间通过偏雄性比扩散避免近亲繁殖 (Bllinger *et al.*, 1993; Berger *et al.*, 1997; Lambin *et al.*, 1997)。性成熟滞后或偏雄性比扩散均发生在亲属之间，提示亲属识别在近交回避中起着主导作用。

在本研究中，雌性根田鼠选择非同胞雄性作配偶，其目的是维护自我的适合度。首先，这种解释在理论上是成立的：根据亲属选择理论 (Hamilton, 1964) 分析，亲属识别在配偶选择中起着近亲回避作用 (Hepper, 1991; Sherman *et al.*, 1997)。其次，近年有关研究表明，小鼠、猕猴和人在配偶选择时基于主要组织相容性复合体 (major histocompatibility complex, MHC) 基因型相似性而实现近亲回避，亦即选择 MHC 基因型与己相异的异性作配偶 (Manning *et al.*, 1992; Wedekind *et al.*, 1996; Eklund, 1997; Jordan *et al.*, 1998; Penn *et al.*, 1998)，其合理的解释是

选择“好”基因避免繁殖失败和致病因子以提高适合度 (Grob *et al.*, 1998)。第三, 根田鼠母鼠与断奶雌仔同窝抚育幼仔的适合度显著高于与断奶雄仔同窝的适合度; 当断奶雄仔与母鼠同窝至性成熟时(下一胎幼仔尚未断奶)则会表现求偶和爬跨行为, 而母鼠要花一些时间回避^{*}。

3.2 亲属识别和熟悉性

动情雌性小家鼠在择偶中总是回避 MHC 基因型与己相似的雄鼠, 而这种对 MHC 类型气味的识别能力是通过社交学习获得的 (Manning *et al.*, 1992)。怀孕雌性岸田鼠 (*Clethrionomys glareolus*) 分娩后哺乳雌性, 其识别配偶的气味记忆力可持续到幼仔断奶, 而分娩后非哺乳雌性的配偶识别力明显减弱, 结果提示母鼠借助对亲仔的气味熟悉来维持对其父鼠气味的记忆力 (Kruczak, 1998)。在单配制草原田鼠中, 断奶后恋家雌仔性成熟受到抑制从而避免近亲繁殖, 若与家庭成员长期分离后再遇到父鼠、同胞兄弟和非亲属雄性时则可以不加选择发生交配行为 (McGuire *et al.*, 1998), 说明熟悉性影响亲属识别。最近的实验表明, 单配制棕色田鼠的亲属识别和近亲回避密切相关, 而这种亲属识别离不开早期熟悉 (Tai *et al.*, 2000)。所以, 遗传性对亲属识别的影响不能脱离熟悉性。

普通田鼠 (*M. arvalis*) 断奶雌性同胞之间的气味辨别能力随分离时间而下降, 而雄性同胞之间没有显著变化 (Lambin *et al.*, 1997), 说明断奶后的熟悉对雌性普通田鼠亲属识别持久力具有显著影响, 同时提示该田鼠采用这两种方式进行亲属识别。本研究的 3 个实验均有一个相同前提, 即断奶后与亲属是否继续保持熟悉。通过这 3 个实验, 我们发现发情雌性根田鼠能够识别亲属, 且对非同胞有嗅闻、自我修饰和交配行为偏好。这些结果显

示, 在熟知雄鼠的亲属身份时, 雌鼠可以通过亲属识别对配偶选择加以权衡而选择非同胞雄鼠; 即使断奶后疏远一段时间(约 1 个月), 雌性根田鼠仍能区分同胞和陌生的非亲属雄鼠, 并选择非亲属雄鼠作为配偶, 这反映出断奶前的共生对雌性根田鼠的亲属识别持久力具有很大的影响。当然, 本研究中没有交叉抚育的实验, 在此还不能排除遗传因素对雌性根田鼠亲属识别的影响(交叉抚育的亲属识别研究, 另文发表)。但是, 至少我们可以认为, 雌性根田鼠亲属识别持久力不因断奶后的分离而迅速消失, 在配偶选择时亲属识别的近交回避作用是存在的。

单配制草原田鼠非亲属雌雄一旦形成配偶关系后, 这种关系很牢固, 丧失配偶后雌鼠很难重建新的配偶关系 (Pizzuto *et al.*, 1998), 这是草原田鼠维护单配制的主要特征体现。非亲属雌雄布氏田鼠和根田鼠的择偶实验表明, 建立了固定配偶关系的雌性田鼠就会回避陌生的雄鼠 (尹峰等, 1998; Zhao *et al.*, 1999; 赵亚军等, 2002), 这是雌性田鼠维护一雄多雌制的一个重要特征体现。在本研究的 3 个实验中, 雌性根田鼠在择偶之前并没有建立婚配关系。我们认为这种情况在野外是存在的: 断奶的雌根田鼠在性成熟之前与雄性同胞可能还要保持一段时间的交往, 而对近邻的非亲属雄鼠的交往要逐渐增多。那么, 雌性根田鼠的亲属识别力保持到首次动情的一段时间对近交回避就已足够, 之后凭借对配偶的熟悉性来维持近交回避。

综上所述, 亲属关系是最初发情雌性根田鼠配偶选择的一个约束条件, 亲属识别是建立近交回避的配偶关系的首要途径和机制, 而熟悉性是维持雌性根田鼠近交回避的配偶关系的机制和特征。当然, 亲属识别是一个很复杂的问题, 还需深入研究。

参 考 文 献 (References)

- Berger, P. J., N. C. Negus and M. Day 1997 Recognition of kin and avoidance of inbreeding in the montane vole, *Microtus montanus*. *J. Mammal.* **78**: 1 182~1 186.
- Bllinger, E. K., S. J. Happer and G. W. Barrett 1993 Inbreeding avoidance increases dispersal movements in the meadow vole. *Ecology* **74**: 1 153~1 156.
- Eklund, A. 1997 The effect of early experience on MHC-based mate preferences in two B10. W strains of mice (*Mus domesticus*). *Behav. Genet.* **27** (3): 223~229.
- Ferkin, M. H. and R. E. Johnston 1995 Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple sources of scent for sex recognition. *Anim. Behav.* **49** (1): 37~44.

* 赵亚军 1997 根田鼠的社会行为策略及其适合度. 北京师范大学博士论文.

- Ferkin , M. H. , E. S. Sorkinand and R. E. Johnston 1996 Self-grooming as a sexually dimorphic communicative behaviour in meadow voles , *Microtus pennsylvanicus*. *Anim. Behav.* **51**: 801 ~ 810.
- Grob , B. , L. A. Knapp , R. D. Martin and G. Anzenberger 1998 The major histocompatibility complex and mate choice : inbreeding avoidance and selection of good genes. *Experiment Clinical Immunogenetics* **15** (3) : 119 ~ 129.
- Gry , G. and P. A. Harry 1998 Causes and consequences of natal dispersal in root voles , *Microtus oeconomus*. *Anim. Behav.* **56** (6) : 1 355 ~ 1 360.
- Hamilton , W. D. 1964 The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.* **7**: 1 ~ 52.
- Hepper , P. G. 1991 Kin Recognition. Cambridge : Cambridge University Press.
- Heth , G. J. Todrank and R. E. Johnston 1998 Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim. Behav.* **56**: 409 ~ 417.
- Jordan , W. C. and M. W. Bruford 1998 New perspectives on mate choice and the MHC. *Heredity* **81**: 127 ~ 133.
- Kruczek , M. 1998 Female bank vole (*Clethrionomys glareolus*) recognition: preference for the stud male. *Behav. Proc.* **43**: 229 ~ 237.
- Lambin , X. and C. J. Mathers 1997 Dissipation of kin discrimination in Orkney voles *Microtus arvalis orcadensis*: a laboratory study. *Ann. Zool. Fennici* **34**: 23 ~ 30.
- Manning , C. J. , E. K. Wakeland and W. K. Potts 1992 Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition. *Nature* **360**: 581 ~ 583.
- McGuire , B. and L. L. Getz 1998 The nature and frequency of social interactions among free-living prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**: 271 ~ 279.
- Penn , D. and W. Potts 1998 MHC-disassortative mating preferences reversed by cross-fostering. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **265** (1403) : 1 229 ~ 1 236.
- Pizzuto , T. and L. L. Getz 1998 Female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) fail to form a new pair after loss of mate. *Behav. Proc.* **43**: 79 ~ 86.
- Sherman , P. W. , H. K. Reeve and D. W. Pfennig 1997 Recognition Systems. In: Krebs , J. R. and N. B. Davis ed. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Oxford: Blackwell Scientific Publication , 68 ~ 96.
- Tai , F. D. , T. Z. Wang and Y. J. Zhao 2000 Kin recognition and inbreeding avoidance in mandarin voles (*Microtus mandarinus*). *Can. J. Zool.* **78**: 2 119 ~ 2 125.
- Tai , F. D. , T. Z. Wang and Y. J. Zhao 2001 Mate choice and related characteristic of mandarin vole (*Microtus mandarinus*). *Acta Zool. Sin.* **47** (3) : 266 ~ 273. [邹发道, 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.]
- Todrank , J. , G. Heth and R. E. Johnston 1998 Kin recognition in golden hamsters: evidence for kinship odours. *Anim. Behav.* **55**: 377 ~ 386.
- Wedekind , C. , M. Chapuisat and E. Macas 1996 Non-random fertilization in mice correlates with the MHC and something else. *Heredity* **77**: 400 ~ 409.
- Yin , F. and J. M. Fang 1998 The mate choice in *Microtus brandti*. *Acta Zool. Sin.* **44** (2) : 162 ~ 169. [尹 峰, 房继明 1998 布氏田鼠的择偶行为. 动物学报 **44** (2) : 162 ~ 169.]
- Zhao Y. J , J. M. Fang and R. Y. Sun 1999 Familiarity and mate choice of female and male root voles (*Microtus oeconomus*) in female natural estrus. *Acta Theriol. Sin.* **19** (4) : 288 ~ 297.
- Zhao Y. J , J. M. Fang and R. Y. Sun 2000 Study paradigms of mating systems in voles. *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 Y. J. , F. D. Tai , T. Z. Wang , X. Q. Zhao and B. M. Li 2002 Effects of the familiarity on mate choice and mate recognition in *Microtus mandarinus* and *M. oeconomus*. *Acta Zool. Sin.* **48** (2) : 167 ~ 174. [赵亚军, 王廷正, 邹发道, 赵新全, 李宝明 2002 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.]

外文摘要 (Abstract)

KIN RECOGNITION AND MATE CHOICE IN ESTROUS FEMALES ROOT VOLES (*MICROTUS OECONOMUS*) *

ZHAO Ya-Jun ZHAO Xin-Quan LI Bao-Ming TAI Fa-Dao WANG Ting-Zheng

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

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)
(College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

The two most likely mechanisms for recognizing kin are recognition by phenotype matching, identifying individuals as kin because of their genetic similarity, and recognition by association, classifying individuals as kin because of previous direct familiarity with them. Effects of kin recognition on maternal mate choice and inbreeding avoidance were examined in a laboratory colony of root voles (*Microtus oeconomus*), a generally polygynous species. At weaning age (20 days), sibling pups from each of 20 litters were removed from their parents' cage and reared together in a new cage for 5 days, then fostered apart until they were at least 60 days of age at which age females first come into estrus. Between 26 and 65 days of age, i. e., two days before mate choice experiments began, females were assigned to one of 3 treatment groups: (1) females kept familiar with their male siblings by being allowed to sniff them for 1 hour every other day; (2) females kept apart from their male siblings; (3) females kept familiar with their male siblings and also familiarized with nonsibling males by being able to sniff them for 1 hour every other day. At 67 days of age, the mating preferences of estrus females with respect to sibling and nonsibling males were examined using three different experiments in a Y-shaped maze, each of which involved 30 animals divided into 10 groups. Female behaviours measured included the number of visits to different males and their duration, frequency and duration of sniffing/licking, duration of aggressive behavior, number of mountings, and the duration of lordosis, allogrooming, and self-grooming. The Wilcoxon Matched-pairs Test was used to compare behavioral differences in estrous females presented with male siblings and familiar/ non-familiar nonsiblings. In experiment 1, estrus females spent notably more time visiting, mating and associating with novel nonsiblings than familiar siblings. In experiment 2, estrus females showed significantly preferred novel nonsiblings to unfamiliar siblings. In experiment 3, estrus females displayed showed a marked preference for familiar nonsiblings compared to familiar siblings. Estrus females preferentially sniffed / licked and groomed nonsiblings over siblings in all three experiments. These results suggest that: (1) kin recognition is primary mechanism of inbreeding avoidance in estrus female root voles; (2) memory of a sibling's scent may be a mechanism of sibling recognition by estrus females, and familiarity after weaning can reinforce permanence of this memory; (3) post-coital familiarity may be a mechanism of maintaining inbreeding avoidance in female root voles.

Key words Root vole (*Microtus oeconomus*), Estrus female, Mate choice, Kin recognition, Familiarization, Avoidance of inbreeding, Polygyny

* This work was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30100016 and No. 39870119) and by grants from Haibei Alpine Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences.