

布氏田鼠雄性的优势地位

张建军^{①②} 施大钊^{①*}

(^①中国农业大学农学与生物技术学院 北京 100094; ^②中国医学科学院实验动物研究所 北京 100021)

摘要:在实验条件下对雄性成年布氏田鼠(*Microtus brandti*)相遇后的优势地位及生理指标的研究结果表明:布氏田鼠雄性之间存在严格的等级关系,优势雄鼠生理指标中睾丸重量和血清睾酮激素含量高于从属雄鼠,而血清中皮质醇激素的含量低于从属雄鼠。优势雄鼠的探究、攻击和修饰等行为频次显著高于从属雄鼠,而从属雄鼠在跳跃频次上多于优势雄鼠。随着观察时间的延长,不论优势个体还是从属个体,其探究频次都呈现明显的下降趋势,其他行为的频次则没有显著差异。相关性检验说明,除攻击行为可以作为判断区分雄鼠等级的依据之外,修饰行为也可以作为判断的依据。

关键词:布氏田鼠;优势地位;优势;从属

中图分类号:Q958.1 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2005)06-19-06

Social Dominance of Male Brandt's Vole

ZHANG Jian-Jun^{①②} SHI Da-Zhao^①

(^①College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094;

^②Institute of Laboratory Animal Science, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100021, China)

Abstract: The social dominance of male Brandt's Vole (*Microtus brandti*) was studied in laboratory, and the results showed: the mass of testis and the content of testosterone in blood serum of dominant male was higher than subordinate male, while the content of corticosteroid in blood serum of dominant male was less than subordinate male; also the frequency of exploration, aggression and self-grooming were significantly higher in dominant male than in subordinate male, where the frequency of jumping was lower in dominant male than in subordinate male; as the time passing, the frequency of exploration behavior was reduced. Like aggression behavior, the self-grooming behavior could also be used to identify the social dominance of male Brandt's Vole.

Key words: Brandt's Vole (*Microtus brandti*) Social dominance; Dominant; Subordinate

社会序位是群居动物社群关系的普遍特征,属于动物社群结构的重要组成部分。序位制度对社群的稳定起着重要作用^[1,2]。而且优势个体对社群形成有序态起着关键作用^[3]。序位地位的差异导致了群内成员在繁殖成功上的差异,是种群的进化结果^[4-9]。个体在优势从属关系中所处的地位决定了其序位类型,否则可能会遭到其他个体的攻击。序位行为有利于降低群体动物中动物个体间争斗的激烈程度,从而减少获取食物的代价,这无论对高序位个体还是低序位个体都是有利的^[10,11]。优势序位

的个体常常优先获得资源,如领地^[12]、食物^[13]、水源^[14]和配偶^[15]。这就可能增加了优势个体的适合度,延长了优势个体生命长度并增加其繁殖机会^[16]。

布氏田鼠(*Microtus brandti*)是以洞群为单位,营群居生活的草原鼠种,分布在内蒙以及蒙古和苏联的干草原地区^[17]。布氏田鼠的婚配

基金项目 国家自然科学基金(No.30270881);

* 通讯作者, E-mail: shidazhao@cau.edu.cn;

第一作者介绍 张建军,男,博士后,研究方向:行为生态学。

收稿日期:2005-04-26,修回日期:2005-09-07

制度为一雄多雌制,而且社会探究和攻击行为在布氏田鼠的社会关系中起着重要作用^[18]。房继明^[19]通过观察箱内两雄鼠配对后所表现出的行为,判断了布氏田鼠雄性之间的序位地位,其中优势雄鼠在探究、攻击行为频次上明显高于从属雄鼠,而防御行为频次低于从属雄鼠。施大钊等^[3]研究了同群内布氏田鼠的序位关系,表明:优势鼠先取食、衔草作窝,随之是次优势鼠,但衔草次数明显少于前者,最后是从属鼠取食,但基本不衔草,而且同群内个体序位与鼠的年龄有关,其序位高低基本按照老体雄鼠、老体雌鼠、成体雌鼠、成体雄鼠、亚成体鼠(无明显性别差异)、幼鼠(无明显性别差异)的顺序排列。本文通过对两雄鼠配对后所表现出的行为差异,并结合生理学的分析,对布氏田鼠两陌生雄性之间的优势从属关系做了研究。这对于探讨自然条件下布氏田鼠扩散后的定居具有一定的理论意义。

1 材料与方法

1.1 实验动物 实验动物取自中国农业大学,其野外种群均来自内蒙古太仆寺旗典型草原区。实验所用鼠均来自布氏田鼠野外种群在实验室培养后的后代(子一代和子二代)。将实验鼠单独饲养于(28.5 cm × 17.2 cm × 15.8 cm)的箱内,覆以干草和脱脂棉并及时更换。每日自由取食和饮水,饲养室面积为 12 m²,光照周期为 16L:8D,光照始于 05:00 时,室内温度保持在(25 ± 1)℃。

1.2 实验观察方法 用于研究的布氏田鼠全部为性成熟的健康雄性个体(以睾丸是否下降为准)。配对的雄鼠之间均没有较近的亲缘关系(即为非同窝个体),彼此之间在实验之前也不熟悉(实验前均为单独饲养),每一配对试验鼠的体重差异控制在 3 g 之内,试验鼠的平均体重为(39.73 ± 1.06)g,年龄在 8~9 个月。为了不干扰动物的正常行为,采用监控录像在面积为 12 m² 的室内单独进行观察。所用观察箱的体积为(90 cm × 30 cm × 30 cm),箱内部用 2 个透明隔板划分为 3 个相同体积(30 cm × 30 cm

× 30 cm)的区域,隔板底部具有直径为 15 cm 的洞口,以便个体的来回出入。正式实验前,洞口关闭,实验开始,打开洞口。每次实验结束后,用清水冲洗观察箱,并用 75% 的酒精棉球擦洗,以减少对下轮实验的干扰。布氏田鼠的活动观察时间为每天 08:00~18:00 时。正式实验前,把 2 只配对雄鼠分别置于观察箱的两端,适应 10 min 后,打开隔板洞口开始记录两鼠相遇后的行为,每配对鼠之间观察时间为 50 min。实验设置 24 对配对鼠共 48 只,全部实验于一周内完成。

1.3 行为定义 参照房继明^[19]、张健旭等^[20]以及 Eklund^[21]对鼠类社会行为的定义,主要记录布氏田鼠以下行为:探究(investigation)(配对鼠之间鼻对身体某一部位的嗅闻)、攻击(aggression)(配对鼠之间鼠对另一鼠发起的进攻、追逐和打斗)、上跳(jumping)(指后肢站立向上跳跃的行为,为躲避行为的表现)、自我修饰(self-grooming)(指自我理毛)以及友好行为(amicable)(指两鼠之间的相互依偎,系两鼠间的共同行为)。

1.4 睾丸的保存与血清激素测定方法 将已经确定了序位的雄鼠摘取其睾丸,用 10% 的福尔马林固定。称重前,除去体外层脂肪,清洗后,置于感量为 0.1 mg 的分析天平称重。选择优势雄鼠和从属雄鼠各 12 只,颈动脉取血,4℃ 下 3 500 r/min 离心 30 min。然后取上层血清,置入 1.5 ml 的离心管中于 -20℃ 冰冻保存。一周内测定采用¹²⁵I 放射免疫法测定雄鼠血清中睾酮(T)和皮质醇(Cor)含量。¹²⁵I 睾酮和¹²⁵I 皮质醇药盒购自北京北免东雅生物技术研究。标准曲线范围睾酮为 10~2 000 ng/dl,皮质醇为 10~500 ng/ml。睾酮测定批内和批间变异系数分别为 5.4%~7.4%和 3.1%~6.1%,皮质醇批内和批间变异系数为 <5%和 <10%。放射元素用 Beckman LS 6000 液体闪烁计数器测定。

1.5 数据分析 实验数据首先采用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov 分析检验数据的分布型。并做单因素方差分析(One-Way ANOVA)检验其 3 组以上独立样本的平均值差异显著性。

差异显著性设为 $\alpha = 0.05$ 。数据记录为平均数 \pm 标准差(样本容量)。若 Levene 方差齐次性检验表明方差齐次,则采用 LSD 检验进行组间的多重比较,若方差非齐次,采用 Games-Howell 检验技术进行组间多重比较。使用独立样本 t -检验分析(Independent Samples t Test)检验两组独立样本平均值差异显著性;采用配对符号秩检验(Wilcoxon Signed Ranks Test)对两组非独立样本的数据进行统计分析。使用 Pearson 相关检验方法检验两个变量之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 不同等级雄鼠之间行为差异

参照房继明^[19]对布氏田鼠相遇后优势从属关系确定的方法,我们通过两鼠相遇后打斗的情况,把获胜鼠确定为优势鼠,失败鼠定义为从属鼠,并采用 Wilcoxon Signed Ranks Test 比较了优势和从属雄

鼠在探究、攻击、跳跃和自我修饰等行为频次,结果表明:优势雄鼠在探究、攻击和修饰等行为频次上显著高于从属雄鼠(检验结果分别为: $Z = 2.163, P = 0.031 < 0.05; Z = 4.299, P = 0.000 < 0.05; Z = 4.155, P = 0.000 < 0.05$),而从属雄鼠在跳跃频次上多于优势雄鼠($Z = 1.764, P = 0.078$) (图 1)。同时采用 Pearson 相关检验方法分别检验了优势雄鼠和从属雄鼠各行为频次之间的相关性,表明:优势雄鼠在攻击行为和探究行为、攻击行为和自我修饰行为之间分别具有显著的负相关性和正相关性(检验结果分别为: $r = -0.725, P = 0.00 < 0.05, df = 24; r = 0.665, P = 0.00 < 0.05, df = 24$) (图 2 a, b);从属雄鼠攻击行为与自我修饰行为之间具有显著的正相关性(检验结果分别为: $r = 0.535, P = 0.007 < 0.05, df = 24$) (图 3);其他行为之间相性不显著。

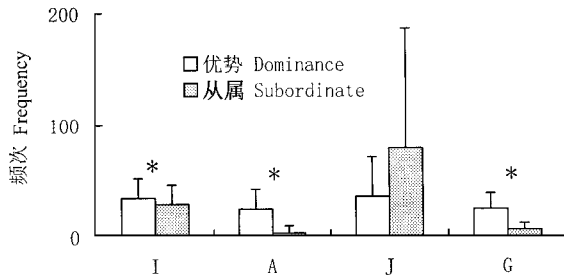


图 1 布氏田鼠优势雄性和从属雄性各行为频次比较

Fig.1 Behavior comparisons between dominant and subordinate male of Brandt's Vole

I: 探究行为; A: 攻击行为; J: 跳跃行为; G: 自我修饰行为; * 差异显著。

I: Exploration; A: Agnostic behavior; J: Jumping; G: Self-grooming; Significant difference.

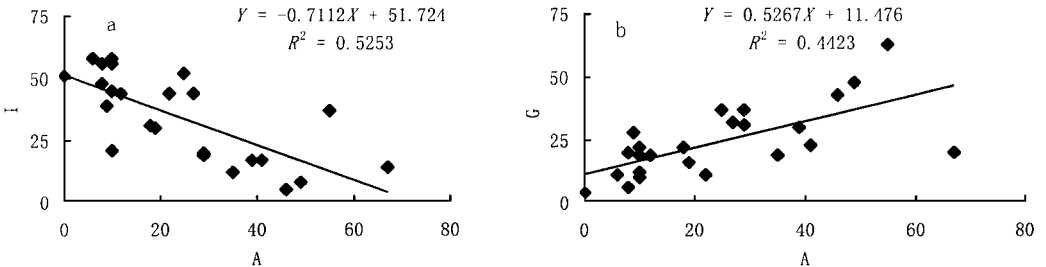


图 2 布氏田鼠优势雄鼠攻击行为与探究行为以及自我修饰行为的相关性检验

Fig.2 Correlation of agnostic behavior with exploration and self-grooming behavior of dominant male of Brandt's Vole

a. 攻击行为(A)频次与探究行为(I)频次的相关性分析; b. 攻击行为(A)频次与自我修饰行为(G)频次的相关性分析。

a. Correlation of frequency of agnostic behavior(A) and frequency of exploration behavior(I);

b. Correlation of frequency of agnostic behavior(A) and frequency of self-grooming behavior(G).

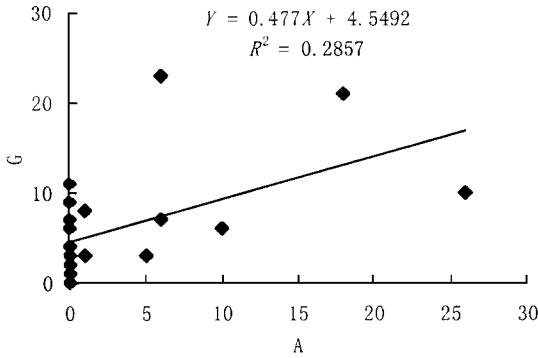


图3 布氏田鼠从属雄性攻击行为与自我修饰行为的相关性检验

Fig.3 Correlation of agnostic behavior and self-grooming behavior of subordinate male of Brandt's Vole

A :攻击行为 ;G :自我修饰行为。

A :Agnostic behavior ;G :Self-grooming.

2.2 不同时间段优势雄鼠与从属雄鼠行为的差异 将 50 min 观察时间均分为 5 个时间段, 每个时间段 10 min 采用 One-Way ANOVA 分析方法分别对优势雄鼠和从属雄鼠 5 个时间段同一行为的差异显著性比较。结果表明, 无论是优势雄鼠还是从属雄鼠, 随着观察时间的延长,

其探究行为的频次均显著降低, 而其他行为发生频次在各时间段之间没有显著差异(检验结果分别见表 1 2)。同时, 鼠间的友好行为则随着观察时间的延长, 有显著增强的趋势(检验结果为 : $F_{(4, 115)} = 2.677, P = 0.035 < 0.05$)(图 4)。

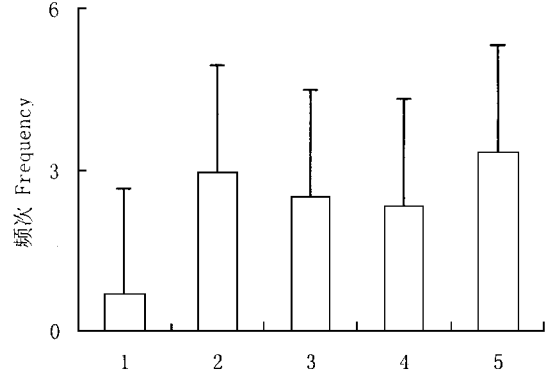


图4 布氏田鼠雄性间友好行为频次在各时间段的差异显著性分析

Fig.4 Difference of amicable behavior in different time duration of Brandt's Vole

1~5 分别代表第 1 到第 5 个 10 min。

1-5 represent the five durations from the first 10 min to the fifth 10 min.

表 1 布氏田鼠优势雄性各行为频次在不同时间段的差异显著性

Table 1 Behavior difference of dominant male of Brandt's Vole in different time duration(n = 24)

时间段 Time duration	嗅闻 Investigation	攻击 Agnostic behavior	跳跃 Jumping	修饰 Self-grooming
1	9.97 ± 6.70	6.67 ± 8.28	8.92 ± 6.70	9.97 ± 14.18
2	8.08 ± 4.82	4.25 ± 4.42	9.67 ± 15.00	5.71 ± 5.20
3	6.71 ± 4.71	3.71 ± 4.37	7.79 ± 13.22	3.96 ± 3.84
4	5.54 ± 4.61	5.00 ± 3.41	5.42 ± 11.41	4.83 ± 3.05
5	4.08 ± 3.31	4.67 ± 4.13	5.04 ± 6.91	4.75 ± 3.18
One-Way ANOVA analysis	$F_{(4, 115)} = 4.951$ $P = 0.001^*$	$F_{(4, 115)} = 1.067$ $P = 0.376$	$F_{(4, 115)} = 0.658$ $P = 0.622$	$F_{(4, 115)} = 0.497$ $P = 0.738$

* 表示差异显著性; 1~5 分别代表第 1 到第 5 个 10 min。

* Means the difference is significant; 1-5 represent the five durations from the first 10 min to the fifth 10 min.

2.3 优势雄鼠与从属雄鼠若干生理指标的比较 本次测定的优势雄鼠和从属雄鼠生理指标包括: 睾丸称重、血清睾酮激素含量和皮质醇激素含量。结果表明, 优势雄鼠平均睾丸重量为 $(0.473 \pm 0.104)g$ (n = 12), 高于从属雄鼠睾丸平均重量 $(0.443 \pm 0.091)g$ (n = 12), 但并没有达到差异显著性 ($t = 0.729, df = 22, P = 0.474$); 优势雄鼠血清中睾酮激素平均含量为

$(324.35 \pm 183.92) ng/dl$ (n = 12), 高于从属鼠中的平均含量 $(194.95 \pm 118.80) ng/dl$ (n = 12), 但差异不显著 ($t = 1.531, df = 22, P = 0.118$); 优势雄鼠血清中皮质醇激素的含量为 $(54.48 \pm 21.84) ng/ml$ (n = 12), 低于从属雄鼠中的平均含量 $(77.02 \pm 50.23) ng/ml$ (n = 12), 显著性不差异 ($t = 1.365, df = 22, P = 0.188$)。

表 2 布氏田鼠从属雄性各行为频次在不同时间段的差异显著性

Table 2 Behavior difference of subordinate male of Brandt's Vole in different time duration($n = 24$)

时间段 Time duration	嗅闻 Investigation	攻击 Agnostic behavior	跳跃 Jumping	修饰 Self-grooming
1	7.75 ± 5.89	1.71 ± 3.09	21.38 ± 40.48	1.54 ± 2.34
2	6.71 ± 4.46	0.50 ± 1.67	18.92 ± 37.83	1.67 ± 2.39
3	5.67 ± 4.70	0.79 ± 2.21	15.92 ± 34.79	0.96 ± 1.73
4	4.54 ± 4.08	0.58 ± 2.45	7.25 ± 13.94	0.79 ± 1.41
5	3.00 ± 2.95	0.08 ± 0.41	14.29 ± 22.41	0.88 ± 1.54
One-Way ANOVA analysis	$F_{(4, 115)} = 4.035$ $P = 0.004^*$	$F_{(4, 115)} = 1.869$ $P = 0.121$	$F_{(4, 115)} = 0.698$ $P = 0.595$	$F_{(4, 115)} = 1.066$ $P = 0.376$

* 表示差异显著性; 1~5 分别代表第 1 到第 5 个 10 min。

* Means the difference is significant; 1~5 represent the five durations from the first 10 min to the fifth 10 min.

3 讨论

探究行为可作为衡量鼠类领域性强弱的指标^[19]。本次研究表明:优势雄鼠的探究行为要多于从属雄鼠,说明优势鼠的领域性强于从属鼠,这和对雄性成年小家鼠(*Mus musculus*)的研究一致^[22]。种群内个体间的相互攻击会导致个体的死亡、种群扩散和生殖功能障碍等后果。这些行为在啮齿类的社群结构和空间分布的形成中起着重要的作用^[23]。社群序位和攻击行为之间的关系是行为学研究的一个重要方面^[24]。无攻击性的个体在新的环境中花费较多的时间熟悉环境并保持较高的警戒性,而攻击性强的个体在新环境中花费于熟悉环境的时间相对较少并很快丧失警戒性^[25, 26],这说明攻击性强的个体在种群内将占优势地位,本次研究也印证了这一点。另一方面,实验鼠在相遇一段时间后,优势鼠开始自我修饰,虽然这种行为更多的是一种自我行为,但在配对情况下的自我修饰行为可能体现了个体的自我放松状态。因此,在自然种群,这种行为可能会体现出社群的紧张状态。本次研究的结果,自我修饰行为和攻击行为同样与序位呈显著的正相关性。因此,我们认为,在成对实验条件下,自我修饰行为可以作为区分布氏田鼠序位地位的判断指标。两鼠相遇后,从属鼠处于一种紧张状态,而从属鼠的频繁跳跃频次也说明了这一点,因为跳跃行为可以看作是一种逃逸行为。

社群地位还影响着许多哺乳动物和鸟类的生理状况^[27, 28]。在啮齿类和灵长类中,序位与雌雄两性的性成熟速度存在正相关关系。其原因是不同社群地位的个体面临的社群压力不同,进而影响了肾上腺皮质激素的分泌量,导致生殖腺激素分泌差异,最终影响动物个体的性成熟速度^[29~31]。高序位布氏田鼠的睾丸下降率和膨大程度均高于低序位鼠^[32]。睾酮水平和动物的社会地位与繁殖状况有关,而皮质醇含量则与动物的应激有关^[33],本次结果也表明,优势雄鼠的睾丸重量要大于从属雄鼠,而且血清中睾酮激素的含量也高于从属雄鼠,而皮质醇含量低于从属雄鼠,说明两鼠相遇后,从属雄性面临更大的压力,生理紧张程度更高。

随着时间的延长,陌生雄鼠间探究行为频次减少,友好行为频次增多的现象,表明随着配对雄鼠间的等级关系会逐渐维持在相对稳定的状态。

参 考 文 献

- [1] Premnath S, Sinha A, Gadagkar. Dominance relationships in the establishment of reproductive division of labor in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia marginata*). *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1996, **39**: 125 ~ 132.
- [2] Piper W H. Social dominance in birds: early findings and new horizons. In: Nolan V, Ketterson E D, Thompson C F eds. *Current Ornithology*. Vol 14. New York: Plenum, 1997, 125 ~ 187.
- [3] 施大钊, 海淑珍, 吕东等. 布氏田鼠洞群内社群结构变动与序位的研究. *兽类学报*, 1999, **19**(1): 48 ~ 55.

- [4] Altmann J. Baboon Mothers and Infants. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1980, 74 ~ 102.
- [5] Fedigan L M. Dominance and reproductive success in primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1983, **26**: 85 ~ 123.
- [6] Silk J B. Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *American Naturalist*, 1983, **121**: 56 ~ 64.
- [7] Meikle D B, Tilford B L, Vessey S H. Dominance rank, secondary sex ratio, and reproduction of offspring in polygynous primates. *American Naturalist*, 1984, **124**: 173 ~ 187.
- [8] Monnin T, Ratnieks F L W. Reproduction versus work in queenless ants: who to join a hierarchy of hopeful reproductives? *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1999, **46**: 413 ~ 422.
- [9] 李进华, 王岐山. 雄性短尾猴优势序位关系及变化的研究. *动物学报*, 1996, **42**(3): 330 ~ 333.
- [10] Stahl J, Tolsma P H, Loonen M J J E, et al. Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behavior*, 2001, **61**: 257 ~ 264.
- [11] 戴强, 张正旺, 邱富才等. 笼养褐马鸡冬季社群序位. *动物学研究*, 2001, **22**(5): 361 ~ 366.
- [12] Kaufmann J H. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biology Review*, 1983, **58**: 1 ~ 20.
- [13] Wiley R H. Both high- and low-ranking white-throated sparrows find novel locations of food. *Auk*, 1991, **108**: 8 ~ 15.
- [14] Wrangham R W, Waterman P G. Feeding behavior of Vervet Monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea*: with special reference to reproductive strategies and tannin production. *Journal of Animal Ecology*, 1981, **50**: 715 ~ 731.
- [15] Bryant D M, Newton A V. Dominance and survival of dippers *Cinclus cinclus*. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1996, **38**: 173 ~ 181.
- [16] Komers P E, Dhindsa M S. Influence of dominance and age on mate choice in black-billed magpies: an experimental study. *Animal Behavior*, 1989, **37**: 645 ~ 655.
- [17] Zhong W Q, Wang M J, Wan X R. Ecological management of Brandt's Vole (*Microtus brandti*) in Inner Mongolia, China. In Singleton G R, Hind L A, Leirs H, et al. eds. Ecologically-based Management of Rodent Pests. Canberra: Australian Center for International Agriculture Research, 1999, 199 ~ 215.
- [18] 谢小明, 孙儒泳, 房继明. 布氏田鼠婚配制度和繁殖的实验研究. *动物学报*, 1994, **40**(3): 262 ~ 265.
- [19] 房继明. 观察箱内成年雄性布氏田鼠间的行为和行为序. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 1994, **30**(3): 420 ~ 426.
- [20] 张健旭, 张知彬, 王祖望. 大仓鼠在繁殖期的行为关系及交配行为. *兽类学报*, 1999, **19**(2): 132 ~ 142.
- [21] Eklund A. The effects of inbreeding on aggression in wild male house mice. *Behavior*, 1996, **133**: 883 ~ 901.
- [22] Fang J M, Hurst J, Barnard C, et al. The parentage test of wild house mice by DNA fingerprinting. *Acta Theriologica Sinica*, 1994, **14**(4): 272 ~ 280.
- [23] Wittenberger J F. *Animal Social Behavior*. Boston: Duxbury Press, 1981, 54 ~ 87.
- [24] Francis R C. On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology*, 1988, **78**: 223 ~ 237.
- [25] Van Oorterssen G A, Benus I, Dijk D J. Studied in wild house mice: genotype environment interactions for attack latency. *Netherlands Journal of Zoology*, 1985, **35**: 155 ~ 169.
- [26] Benus R F, den Dass S, Koolhaas J M, et al. Routine formation and flexibility in social and non-social behavior of aggressive and non-aggressive male mice. *Behavior*, 1990, **100**: 105 ~ 122.
- [27] Harding C F. Social modulation of circulating hormone levels in the male. *American Zoology*, 1981, **21**: 223 ~ 231.
- [28] Vandenberg J G. Pheromones and mammalian reproduction. In: Knobil E, Neill J D eds. *Physiology of Reproduction*, Vol 2. New York: Raven Press, 1994, 343 ~ 359.
- [29] Hayashi S. The effects of preputiaectomy on aggression in male mice. *Zoology Science*, 1987, **4**: 551 ~ 555.
- [30] Orr T E, Mann D R. Role of glucocorticoids in the stress-induced suppression of testicular steroidogenesis in adult male rats. *Hormone Behavior*, 1992, **26**: 350 ~ 363.
- [31] Creel S. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, **16**: 491 ~ 497.
- [32] 陈国康, 施大钊. 不同社群序位布氏田鼠的繁殖序位. *兽类学报*, 2003, **23**(3): 220 ~ 224.
- [33] Zhang J J, Zhang Z B, Sun L X. Influence of male surgical sterilization on the copulatory behavior and reproduction of Brandt's Vole. *Acta Theriologica Sinica*, 2004, **24**(3): 242 ~ 247.