

东方田鼠指名亚种和长江亚种筑巢行为

张琛^{①②} 王勇^{①*} 张美文^①

① 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室 长沙 410125; ② 中国科学院大学 北京 100049

摘要: 为了解东方田鼠 (*Microtus fortis*) 筑巢行为在不同环境条件下的适应性进化。在实验室内采用 48 h 等级法和连续 144 h 巢材获取重量法, 比较了东方田鼠长江亚种 (*M. f. calamorum*) 和指名亚种 (*M. f. fortis*) 筑巢行为。结果表明, 东方田鼠指名亚种和长江亚种皆能主动获取巢材并建筑质量良好的巢, 具有稳定的筑巢行为; 东方田鼠两个亚种的筑巢行为在利用巢材能力 ($P < 0.01$) 和获取巢材能力 ($P < 0.05$) 上皆具有显著性差异; 指名亚种雌雄个体在利用巢材 ($P < 0.05$) 和获取巢材的能力 ($P < 0.05$) 上皆具有显著差异, 而长江亚种在这两个方面都不存在性别差异。

关键词: 东方田鼠; 指名亚种; 长江亚种; 筑巢行为; 适应性进化

中图分类号: Q958 **文献标志码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 05-673-09

Comparison of Nesting Behavior among Two Subspecies of *Microtus fortis*

ZHANG Chen^{①②} WANG Yong^{①*} ZHANG Mei-Wen^①

① Key Laboratory for Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125; ② University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Adaptive evolution occurs rapidly under the environment demand and can be an important element in the evolution of animals. Former researches about the adaptive evolution of animals are most focus on the changes of morphological traits, but few studies have compared the behavior. Relative to morphological traits, we know little about the adaptive evolution of complex behavior in nature. To understand the difference for adaptive evolution, we tested the nesting behavior in two subspecies of *Microtus fortis*, *M. f. fortis* from Qingtongxia of Ningxia Hui Autonomous Region and *M. f. calamorum* that from Dongting Lake of Hunan province. In the present study, two methods were used to evaluate the nesting behavior of each vole: the 48 h nesting test for the ability of using nesting materials, which materials were contained in the cage, and we grade a point of the nest that build after 48 hours; the 144 h test for the ability of collecting nesting materials, which the weight of materials used by rodents can be recorded every 24 hours and during the test. Differences of nesting points and nesting materials weight between the two subspecies were analyzed by One-way ANOVA test. We found that two subspecies of *M. fortis* are both behaved strong capacity of nesting, actively acquired nesting materials, and build good quality nests. However, the nesting behavior is different

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31170396);

* 通讯作者, E-mail: wangy@isa.ac.cn;

第一作者介绍 张琛, 男, 硕士研究生; 研究方向: 野生动物生态; E-mail: shanyeyou78@qq.com。

收稿日期: 2018-01-19, 修回日期: 2018-04-11 DOI: 10.13859/j.cjz.201805001

significantly between two subspecies of *M. fortis* in their nesting point ($P < 0.01$, Fig. 2) and the nesting material weight ($P < 0.05$, Fig. 3). There is a significant difference in nesting point ($P < 0.05$) and nesting material weight ($P < 0.05$) between females and males of *M. f. fortis*; but the differences of the nesting behavior between the male and female individuals did not appear in *M. f. calamorum*. Our results indicated both the two subspecies of *M. fortis* have strong nesting requirements, and *M. f. fortis* own better nesting ability in terms of nesting materials usage and collection rather than *M. f. calamorum*. For these two closely related species, the difference of nesting behavior can also reflect the adaptive evolution to different environments.

Key words: *Microtus fortis*; *M. f. fortis*; *M. f. calamorum*; Nesting behavior; Adaptive evolution

动物有机体的各层次表型往往会发生适应性进化, 如在加拉帕戈斯群岛上, 地雀属 (*Geospiza*) 各物种喙的形状针对不同的食物类型, 而发生了适应性进化 (Grant et al. 2006)。行为也是一种表型, 亦可发生适应性进化 (Weber et al. 2009), 是动物适应环境条件变化的代步者 (谢强等 2010, 尚玉昌 2014)。

研究动物行为的进化本身面临诸多困难, 罕有行为化石的存在; 易受表形可塑性及环境条件等因素影响。其中, 因行为普遍缺乏离散性可量化的特征 (Skinner 1984, 尚玉昌 2014), 使得研究者难以对行为的细微和连续性进化改变特征进行研究。啮齿动物筑巢行为 (nesting behavior) 研究的方法体系, 提供了对该行为进行一定程度定量测试的研究方法 (Lynch 1980, Dirckamer et al. 2000, Deacon 2006), 为研究者提供了研究其适应性进化的机会, 从而对啮齿动物的筑巢行为在适应性进化过程中发生的相对细微和连续性的变化进行较为精确的比较研究。

筑巢行为是小型啮齿动物极其重要的适应性特征 (Lynch et al. 1976, Broida et al. 1982, Keisala et al. 2007), 受到筑巢材料、环境温度、母性经验、遗传及个体差异等诸多因素的影响, 啮齿动物的筑巢行为亦产生相应变化 (Lisk et al. 1969, Lynch et al. 1976, Broida et al. 1982, Keisala et al. 2007), 因此研究筑巢行为对动物的适应性进化研究具有重大意义及价值 (Dawkins 1999, Weber et al. 2009)。由于小型

啮齿动物自身新陈代谢的特点, 常面临保持身体核心温度稳定的严峻挑战, 而巢提供的物理隔绝等功能, 对巢内热量流动具有明显缓冲作用, 是它们对低温环境条件重要的适应性特征之一 (Lynch et al. 1976, Vogt et al. 1982, 郑智民等 2008)。

我们在野外和实验室发现东方田鼠 (*Microtus fortis*) 指名亚种 (*M. f. fortis*) 和长江亚种 (*M. f. calamorum*) 个体皆具有筑巢行为。二者虽是有着相同遗传基础的一物种, 其各自种群却在约 64 万年的地理隔离中产生了遗传和形态等方面的分化及相关特征的适应性进化 (胡忠军等 2006, 高骏 2017)。同时, 二者的原始生境, 即黄河河套青铜峡地区 (指名亚种) 和长江流域洞庭湖地区 (长江亚种) 的环境具有较大差异, 特别是气候温度条件, 如全年平均气温相差达 9.3 °C, 而冬季的平均气温差甚至达到了 14.0 °C (黄菊梅等 2013, 柳春等 2013), 作为小型啮齿动物的东方田鼠指名亚种和长江亚种在保持体温恒定等能量代谢方面将面临不同的挑战。由此, 我们假设东方田鼠指名亚种和长江亚种在各自地理环境长期的生存适应中, 由于气候温度等环境条件的不同, 为满足自身相应的生存需求, 它们的筑巢行为将发生适应性进化, 以提高自身适合度和对环境的适应性。

而物种内部的比较可消除物种间差异所造成的不可控变量的影响, 且在室内控制条件下避免了大多数环境因素等外部条件对行为产生

的后天影响, 对其适应性进化研究提供了更加严格的条件控制 (Weber et al. 2009)。因此, 本研究选择东方田鼠指名亚种和长江亚种为研究对象, 旨在探讨同一物种在不同的环境中, 其筑巢行为的适应性进化。为检验上述假设, 参照小型啮齿动物筑巢行为的研究方法 (Lynch 1980, Dirckamer et al. 2000, Deacon 2006, 任宝红 2011), 在实验室条件下, 评测东方田鼠开始筑巢行为的延迟时间, 以及在规定时间内, 对固有筑巢材料的利用程度和对给定筑巢材料的获取量, 评测其两亚种筑巢行为在利用巢材和获取巢材方面的能力, 以了解在适应性进化过程中, 两亚种筑巢行为的差异。

1 材料与方 法

1.1 实验动物及分组

实验用鼠为东方田鼠, 其中长江亚种由中国科学院亚热带农业生态研究所提供, 为洞庭湖区湖滩捕获驯养的室内封闭群后代; 指名亚种亲本由上海实验动物中心提供, 为宁夏青铜峡河滩捕获驯养的室内封闭群后代。实验用鼠皆为双亲抚育, 于 20 日龄时被从双亲饲养笼中移走。实验鼠单独饲养于长 × 宽 × 高为 37 cm × 27 cm × 17 cm 的饲养笼中, 饲料和水自由摄取, 光照 12 L : 12 D, 即 12 h 光照 12 h 黑暗的光照周期, 并定期更换垫料。饲料由湖南省莱斯康公司提供, 用灭菌木屑作为垫料, 饮用水为自来水, 饲养温度保持在 18 ~ 22 °C。

所有实验用鼠从健康的成年个体中随机选取, 两个亚种雌雄各 10 只。长江亚种的体重, 雌性个体平均为 (56.53 ± 2.19) g, 雄性个体平均为 (82.26 ± 3.69) g; 指名亚种的体重, 雌性个体平均为 (55.22 ± 2.71) g, 雄性个体平均为 (98.81 ± 3.85) g。

1.2 利用巢材能力评估

本研究参照了 Dirckamer 等 (2000) 的实验方法和筑巢等级划分标准, 但在预实验中发现部分被试鼠在 24 ~ 48 h 之间仍具有较为频繁的筑巢行为, 因而在此实验中将观察时间延长

至 48 h, 将常用的 24 h 等级法改良为 48 h 等级法。在东方田鼠用给定筑巢材料进行筑巢后, 对其筑巢等级进行打分, 被试鼠获得的筑巢等级分数越高则判断其利用巢材的能力越强。

将被试鼠连同其饲养笼置于 (20 ± 1) °C 的行为观察实验室饲养至少 3 d, 以适应实验环境。实验开始前 24 h 将被试鼠放置于新的饲养笼中, 木屑垫料加入厚度为 1 cm, 水和食物充足供应。实验当日 16:00 时在笼中固定位置放入 2 叠边长为 5 cm 的正方形无味薄纸巾片 (每叠 8 张, 共 16 张)。首先观察记录被试鼠在 120 min 内, 从纸巾被放入到开始筑巢行为的延迟时间。此后分别在 2 h、24 h、48 h 按如下评分标准对各被试鼠的筑巢等级进行评测: 0 分, 几乎没有碰纸巾; 1 分, 纸巾被挪动, 但杂乱散布于笼中各处, 没有被撕咬或折叠; 2 分, 纸巾被聚到笼的一侧, 但较松散, 没有成型的巢, 没有明显撕咬或折叠的痕迹; 3 分, 纸巾被聚拢折叠成盘状较平的巢, 但纸巾没有被撕咬成小块; 4 分, 纸巾被聚拢折叠成较深的碗状巢, 并被撕咬成小块 (图 1)。此项实验由同一观察者评分, 评分时不知道实验鼠的性别、种类和编号等信息 (盲法评分)。

1.3 获取巢材能力评估

本研究参照了 Dirckamer 等 (2000) 的实验方法和筑巢等级划分标准, 采用连续 144 h 巢材获取重量法, 测量被试鼠在 48 h 时间中获取给定巢材的重量, 以此评估其获取巢材的能力, 获取的巢材重量越大, 则认为其获取巢材的能力越强。

筑巢等级实验后, 将被试鼠连同其饲养笼重新置于行为观察实验室, 正常饲养至少 3 d。在实验开始前 24 h 将实验鼠放置在新的饲养笼中, 水和食物充足供应, 不提供垫料。实验当日 16:00 时在投料口放置 40 g 脱脂棉块供被试鼠筑巢并开始实验, 于 48 h 后取出投料口剩余棉花称量并记录, 通过计算获得被试鼠此次实验获取的巢材重量。测量结束后, 按如下评分标准对各被试鼠获取巢材后的筑巢等级进行评

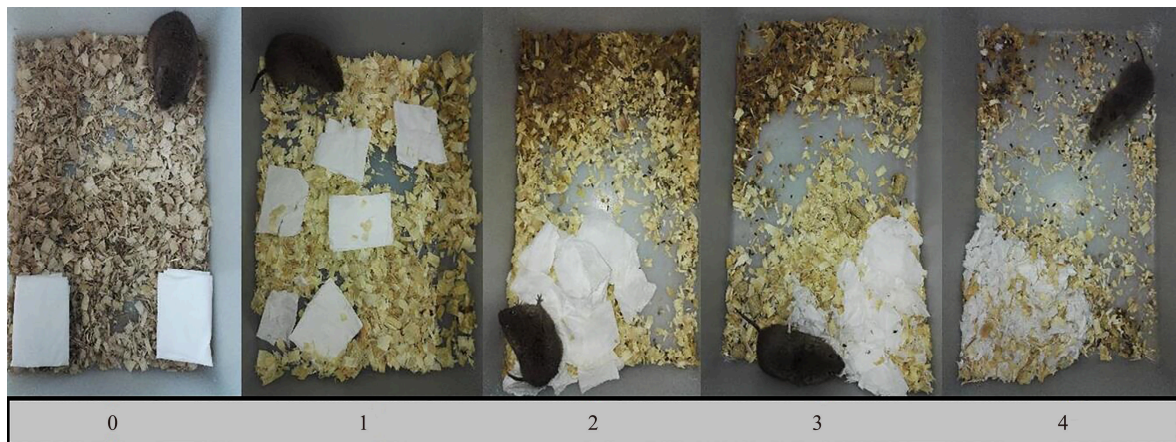


图 1 东方田鼠纸片筑巢的评分方法 (单位: 分)

Fig. 1 Scoring method of tissues nesting in *Microtus fortis* (unit: point)

测: 0 分, 被试鼠没有获取巢材进行筑巢; 1 分, 被试鼠获取了巢材, 但未能筑成稳定巢; 2 分, 被试鼠获取了巢材, 筑成了稳定的非封闭巢; 3 分, 被试鼠获取了巢材, 筑成了稳定的封闭巢。此项实验由同一观察者评分, 评分时不知道实验鼠的性别、种类和编号等信息, 亦均采用盲法评分。此后, 连续对被试鼠重复以上实验操作 2 次, 从而获得被试鼠在连续 144 h 内 3 次重复测量实验中获取的巢材重量, 以此来评估被试鼠获取巢材的能力。

1.4 统计分析

实验数据用平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示。所有数据在统计分析前, 经正态分布 (Kolmogorov-Smirnov test) 和方差齐性检验 (Levene tests)。使用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 对被试鼠开始筑巢行为的延迟时间和获取巢材的重量进行检验分析; 使用重复测量的单因素方差分析 (Repeated measure one-way ANOVA) 分别分析东方田鼠两个亚种 48 h 的筑巢等级和 144 h 巢材获取重量的差异性; 使用 Spearman 相关分析检验被试鼠获取巢材重量与其获取巢材后的筑巢等级, 以及被试鼠获取巢材重量与其体重之间的相关关系。统计分析在 SPSS for Windows V20.0 软件中完成, 采用双尾检验, 显著性水平为 0.05。

2 结果

2.1 东方田鼠指名亚种和长江亚种开始筑巢行为的延迟时间比较

在 2 h 内, 长江亚种开始筑巢行为的延迟时间平均为 (47.60 ± 9.45) min, 指名亚种开始筑巢行为的延迟时间平均为 (12.17 ± 2.62) min, 二者具有显著的差异 ($F = 10.631$, $df = 38$, $P < 0.01$)。长江亚种雌性个体开始筑巢行为的延迟时间比指名亚种雌性个体的平均长 29.58 min, 且具有显著性差异 ($F = 8.182$, $df = 18$, $P < 0.05$); 长江亚种雄性个体开始筑巢行为的延迟时间比指名亚种雄性个体的平均长 41.27 min, 且具有显著性差异 ($F = 6.950$, $df = 18$, $P < 0.05$) (表 1)。

东方田鼠长江亚种雌性个体开始筑巢行为的延迟时间比雄性个体平均短 17.33 min, 但二者差异不显著 ($F = 2.222$, $df = 18$, $P > 0.05$); 指名亚种雌性个体比雄性个体平均短 5.64 min, 亦不具有显著性差异 ($F = 0.847$, $df = 18$, $P > 0.05$)。

2.2 东方田鼠指名亚种和长江亚种 48 h 内筑巢等级的变化

在 48 h 的观察期内, 东方田鼠两亚种的雌雄个体筑巢等级均随着时间的延长而显著提高 ($F_{雌} = 6.579$, $df = 57$, $P < 0.05$, 图 2a; $F_{雄} =$

表 1 东方田鼠两亚种开始筑巢行为所需时间 (平均值 \pm 标准误)Table 1 Mean time required for *Microtus fortis* between two subspecies to begin with nesting behavior (Mean \pm SE)

性别 Gender	亚种 Subspecies	样本数 Number	时间 Time (min)	<i>P</i>
雌性 Female	长江亚种 <i>M. f. calamarum</i>	10	38.94 \pm 12.85	0.010
	指名亚种 <i>M. f. fortis</i>	10	9.35 \pm 3.90	
雄性 Male	长江亚种 <i>M. f. calamarum</i>	10	56.27 \pm 13.98	0.017
	指名亚种 <i>M. f. fortis</i>	10	14.99 \pm 3.47	

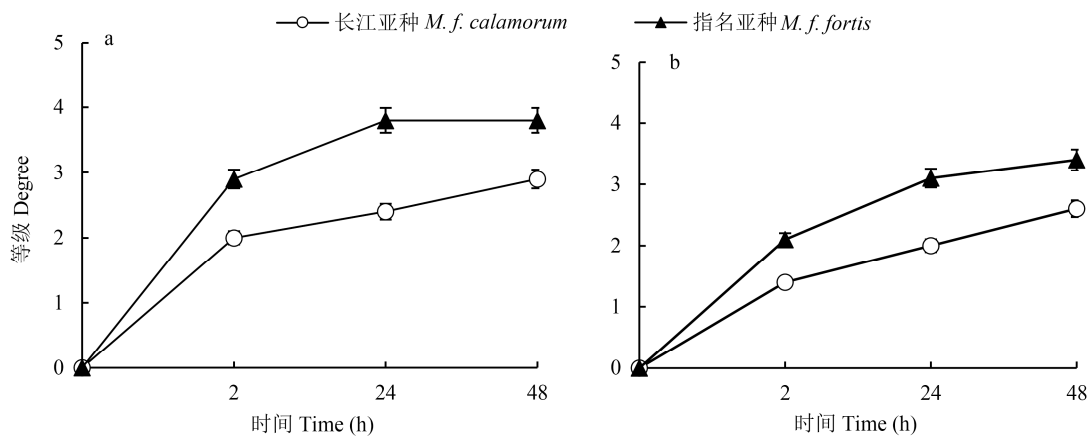


图 2 东方田鼠两亚种 48 h 内筑巢等级的变化

Fig. 2 Changes of nesting degree in 48 h in different groups of *Microtus fortis*

a. 雌性; b. 雄性。a. Female; b. Male.

9.383, $df = 57$, $P < 0.01$, 图 2b), 被试鼠最终都能建筑 2 分及以上级别的巢。东方田鼠两亚种间筑巢等级具有显著的差异 ($F = 24.303$, $df = 38$, $P < 0.01$), 其中, 指名亚种雌性个体的筑巢等级平均为 (3.80 ± 0.08) 分, 显著高于长江亚种雌性个体的 (2.90 ± 0.07) 分 ($F = 32.224$, $df = 18$, $P < 0.01$, 图 2a); 指名亚种雄性个体的筑巢等级平均为 (3.40 ± 0.08) 分, 显著高于长江亚种雄性个体的 (2.60 ± 0.04) 分 ($F = 7.963$, $df = 18$, $P < 0.05$, 图 2b)。

东方田鼠两亚种组内雌雄个体利用巢材能力的差异表现有所不同, 指名亚种雌性个体的筑巢等级显著高于其雄性个体的筑巢等级 ($F = 5.335$, $df = 18$, $P < 0.05$); 长江亚种雌性个体的筑巢等级略高于其雄性个体的筑巢等级, 但差异未达到显著水平 ($F = 3.449$, $df = 18$, $P >$

0.05)。

2.3 东方田鼠指名亚种和长江亚种连续 144 h 内获取巢材重量和其筑巢等级的变化

在连续 144 h 的观察期内, 东方田鼠两亚种的雌雄个体获取巢材的重量均随时间的延长而显著增加 ($F_{雌} = 15.936$, $df = 57$, $P < 0.01$, 图 3a; $F_{雄} = 13.286$, $df = 57$, $P < 0.01$, 图 3b)。长江亚种 3 次重复实验中获取的巢材重量平均为 (16.42 ± 1.13) g, 指名亚种获取的巢材重量平均为 (21.80 ± 1.12) g, 二者具有显著性差异 ($F = 7.113$, $df = 38$, $P < 0.05$)。其中, 指名亚种雄性个体获取的巢材平均为 (24.66 ± 1.75) g, 显著多于长江亚种雄性个体获取的 (15.68 ± 1.67) g ($F = 8.356$, $df = 18$, $P < 0.05$), 而指名亚种雌性个体获取的巢材平均为 (18.95 ± 1.22) g, 略多于长江亚种雌性个体所获取的

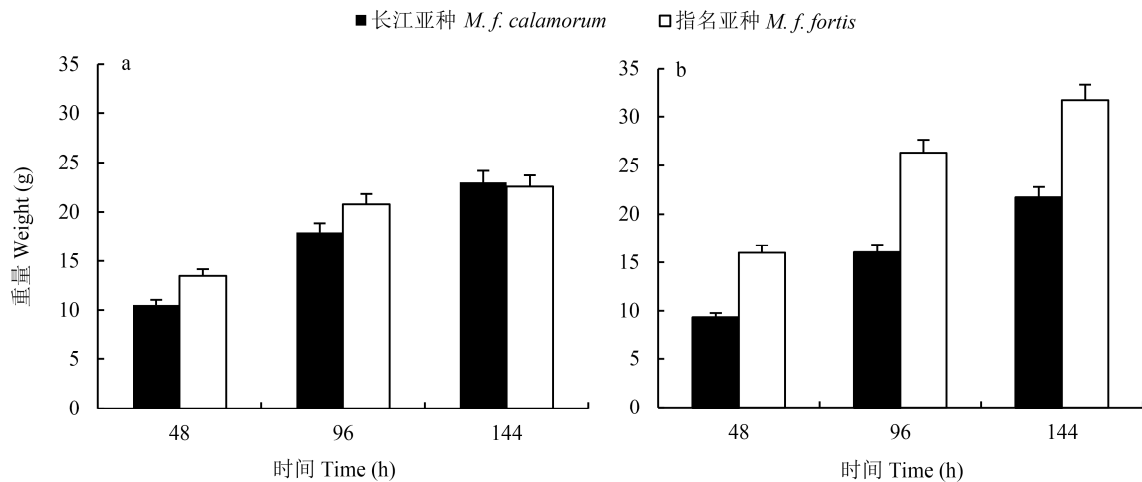


图3 东方田鼠两亚种 144 h 内获取巢材重量的变化

Fig. 3 Changes of nesting material weight in 144 h in different groups of *Microtus fortis*

a. 雌性; b. 雄性。a. Female; b. Male.

(17.16 ± 1.53) g, 但差异未达到显著水平 ($F = 0.569$, $df = 18$, $P > 0.05$)。

东方田鼠两亚种中同一亚种雌雄个体获取巢材的能力有所不同, 指名亚种雌性个体获取的巢材显著少于其雄性个体获取的巢材 ($F = 5.374$, $df = 18$, $P < 0.05$); 而长江亚种雌性个体获取的巢材略多于其雄性个体获取量, 但没有显著性差异 ($F = 0.237$, $df = 18$, $P > 0.05$)。

东方田鼠指名亚种雌性个体获取巢材后的筑巢等级平均为 (2.37 ± 0.07) 分, 显著高于长江亚种雌性个体的 (1.63 ± 0.06) 分 ($F = 12.168$, $df = 18$, $P < 0.05$); 指名亚种雄性个体获取巢材后的筑巢等级平均为 (2.00 ± 0.06) 分, 亦显著高于长江亚种雄性个体的 (1.43 ± 0.07) 分 ($F = 7.686$, $df = 18$, $P < 0.05$)。

东方田鼠长江亚种雌性个体获取巢材的重量与其获取巢材后的筑巢等级之间无相关性 ($P > 0.05$, $r = 0.406$), 其雄性个体的有正相关性 ($P < 0.01$, $r = 0.703$); 指名亚种雌性和雄性个体获取巢材的重量均与其获取巢材后的筑巢等级之间无相关性 (雌性 $P > 0.05$, $r = 0.342$; 雄性 $P > 0.05$, $r = 0.202$)。东方田鼠两亚种获取巢材的重量与其体重之间皆具有正相关性 (长江亚种雌性 $P < 0.01$, $r = 0.806$, 雄性

$P < 0.01$, $r = 0.823$; 指名亚种雌性 $P < 0.01$, $r = 0.879$, 雄性 $P < 0.01$, $r = 0.624$)。

3 讨论

本研究表明, 东方田鼠指名亚种和长江亚种的雌雄个体皆能主动获取巢材并建筑质量良好的巢, 表现出筑巢行为; 长江亚种开始筑巢行为的延迟时间比指名亚种的长; 指名亚种不论雌雄都具有比长江亚种更强的利用巢材的能力; 指名亚种雄性获取巢材的能力比长江亚种雄性更强, 但两亚种雌性获取巢材的能力没有差异; 两亚种筑巢行为的性别差异表现有所不同, 指名亚种雌性利用巢材的能力强于雄性, 而其获取巢材的能力却弱于雄性, 长江亚种的筑巢行为在利用巢材的能力和获取巢材的能力方面皆不存在性别差异。

3.1 东方田鼠筑巢行为的表现

白足鼠属 (*Peromyscus*) 鼠类的挖洞行为由少数几个基因控制, 且受进化规律的影响 (Weber et al. 2013), 小家鼠 (*Mus musculus*) 的筑巢行为受遗传和后天学习两方面的影响 (Broida et al. 1982, Keisala et al. 2007)。由于小型啮齿动物存储的热量有限, 而相对体表面积却很大, 因此面临保持身体核心温度稳定的

严峻挑战 (郑智民等 2008), 巢提供的物理隔绝, 对巢内的热量流动具有明显的缓冲作用 (Lynch et al. 1976), 所以良好的筑巢能力对小型啮齿类动物的生存适应具有重要的作用。Barnett 等 (1954) 发现, 在 $-2 \sim -4$ °C 的环境中, 小鼠的巢内温度可高达 26 °C。因而筑巢行为可以帮助它们有效减少能量的损失, 以适应自身新陈代谢的特点和低温环境条件 (Vogt et al. 1982, 郑智民等 2008)。另外, 筑巢行为与小型啮齿动物的繁殖关系密切 (Lee 1973), 筑巢行为的表现能影响分布于寒冷地区的根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 繁殖的成败 (Sun et al. 2010)。本研究表明, 作为小型啮齿动物的东方田鼠虽已在室内封闭繁殖了 20 代以上, 但皆能自发地独立完成筑巢, 表现出稳定的筑巢行为。

3.2 东方田鼠两亚种筑巢行为的适应性进化差异

筑巢行为是小型哺乳动物适应低温环境的主要行为机制之一, 巢可提供一定的物理隔绝和有效地减少能量的损失 (Lee 1973, Vogt et al. 1982), 对小型哺乳动物的生存和繁殖都具有重要意义。动物因适应环境和对巢的需求不同而发生相应行为适应性进化的情况在自然界普遍存在 (Winkler et al. 1993, 郑光美 2012, 尚玉昌 2014)。如小家鼠在繁殖期会精心建筑封闭性较高的圆顶巢, 非繁殖期则一般建筑开放性的巢 (Lynch 1981), 而金花鼠 (*Eutamias asiaticus*) 只有当冬季来临时才会挖掘较深的洞, 以避免冬眠时受冻 (尚玉昌 2014)。与较温暖的环境条件相比, 温度较低时, 同一种白足鼠属的鼠会建筑更大的巢 (Lynch 1974, Weber et al. 2009), 而具有较近遗传关系的白足鼠属鼠类的北方物种比南方物种通常建筑更大的巢 (King et al. 1964)。东方田鼠的这两个亚种有着相同的遗传背景, 诸多表型特征极其相似 (高骏 2017), 但它们原始生境具有巨大的差异, 特别是气候温度等条件 (黄菊梅等 2013, 柳春等 2013), 因此, 二者需要适应不同的生境, 对巢的需求有一定差别, 这极有可能造成

二者筑巢行为发生不同的适应性进化。本研究证实了东方田鼠分布于更为靠北、较寒冷地区的指名亚种具有更强的筑巢能力, 因此可初步推断, 不同的环境条件促使筑巢行为在东方田鼠种内发生了适应性进化。相比长江亚种, 指名亚种开始筑巢行为的延迟时间更短, 这是否是该鼠在北方更为严峻的环境条件影响下, 具有了更强的筑巢行为本能? 指名亚种不论雌雄皆具有更强的利用巢材的能力, 这是否暗示着其为了应对北方寒冷环境条件的挑战, 进化出了建筑更高保暖性能巢的能力? 指名亚种雄性具有最强的获取巢材的能力, 是否如白足鼠属的北方物种一样为了建筑更大的巢, 而更大的巢对东方田鼠指名亚种的生存适应价值何在? 这些问题都需要进一步的研究。

3.3 东方田鼠两亚种筑巢行为的性别差异

动物在行为表现上常具有性别差异, 如爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 雌鼠比雄鼠贮藏食物多 (Nyby et al. 1973), 而食蝗鼠 (*Onychomy torridus*) 则正好相反, 即雄性会贮藏更多食物 (McCarty et al. 1975); 根田鼠在对同类尿气味的行为识别模式上亦具有性别差异 (孙平等 2004)。东方田鼠两亚种的雌雄个体在体型上皆具有显著差异, 雄性个体比雌性个体大, 具有性二型现象 (胡忠军等 2006)。一方面根据贝格曼法则 (Bergmann's rule), 体型较大的雄鼠可相对减少热散失; 另一方面, 东方田鼠的性二型现象暗示着其交配制度应为一雄多雌制 (Cluttonbrock et al. 1986), 在此情况下, 雌性个体通常有更大的繁殖投入和能量消耗 (尹峰等 1998, 都玉蓉等 2001, 尚玉昌 2014), 而巢能有效减少能量损失 (Vogt et al. 1982), 保证小型啮齿动物的繁殖成效 (Lee 1973, Sun et al. 2010)。这两方面的原因可能使东方田鼠雌雄个体对巢的需求程度不同, 从而导致东方田鼠的筑巢行为极有可能出现性别间差异。但本研究的结果表明, 只有东方田鼠指名亚种的筑巢行为具有性别差异, 而其长江亚种的筑巢行为不具有性别差异, 该现象可能与

指名亚种具有比长江亚种更为明显的性二型差异分化有关(胡忠军等 2006)。至于东方田鼠两亚种筑巢行为的性别差异为何有所不同,这种差异具有哪些适应性价值等问题,还待进一步的研究。

3.4 总结

本研究揭示了东方田鼠筑巢行为的适应性进化:分布于北方的指名亚种的筑巢行为在利用巢材和获取巢材方面的能力显著强于生存于南方的长江亚种,暗示着指名亚种可建筑质量更好和更大型的巢,以此可能帮助它们适应北方寒冷的气候温度条件,提高其适合度。

3.5 研究中出现的问题和展望

应用棉花作为巢材测试小型啮齿动物的筑巢行为表现存在着问题,即巢材重量大小与能否建筑高质量的巢亦可能没有关系。东方田鼠两亚种获取巢材的重量与其体重皆有正相关性,即体重越大,则获取巢材的能力越强。东方田鼠指名亚种的雄性个体平均体重最大,也获取了最多的巢材,但这却与其随后获得的筑巢等级没有正相关性。作者在实验过程中亦发现,一些被试鼠即使只获取较少量的棉花,也可通过其较高的利用巢材能力建筑高等级的巢,而另一些被试鼠获取了大量的棉花,却只能建筑较低等级的巢,这可能与棉花材料本身的性质有关。因而在此类实验中,筑巢材料的选择以及各种筑巢材料对其筑巢行为的影响等问题亦需要进一步的研究分析。

由于实验条件及时间的限制,本研究只对东方田鼠 5 个亚种中指名亚种和长江亚种的筑巢行为进行了有限的观察研究,在观察角度和深度等方面是远远不够的。例如在洪水季节,当地下水将东方田鼠长江亚种的巢穴淹没时,它们能在地面上利用苔草等植物材料建筑相对封闭的球形巢(王勇等 2004),作者甚至几次观察到其利用塑料袋作为球形巢的屋顶,可能用作避雨挡风。因此可初步推测东方田鼠的筑巢行为可能对洪水的干扰亦有某些适应性进化,需要进一步的探索研究。而这些筑巢行为

的适应性进化,可能是东方田鼠这个物种能够分布于纬度横跨 25° 的广袤生境的关键因素之一。

参 考 文 献

- Barnett S A, Manly B M. 1954. Breeding of mice at -3°C . *Nature*, 173(4399): 355.
- Broida J, Svare B. 1982. Strain typical patterns of nest building in mice: maternal and experiential influences. *Physiology & Behavior*, 29(1): 153–157.
- Cluttonbrock T H, Iason G R. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 61(3): 339–374.
- Dawkins R. 1999. *The Extended Phenotype: the Long Reach of the Gene*. New York: Oxford University Press, 209–218.
- Deacon R M. 2006. Assessing nest building in mice. *Nature Protocols*, 1(3): 1117–1119.
- Drickamer L C, Gowaty P A, Holmes C M. 2000. Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal Behaviour*, 59(2): 371–378.
- Grant P R, Grant B R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science*, 313(5784): 224–226.
- Keisala T, Minasyan A, Järvelin U, et al. 2007. Aberrant nest building and prolactin secretion in vitamin D receptor mutant mice. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 104(3/5): 269–273.
- King J A, Maas D, Weisman R G. 1964. Geographic variation in nest size among species of *Peromyscus*. *Evolution*, 18(2): 230–234.
- Lee C T. 1973. Genetic analyses of nest building behavior in laboratory mice (*Mus musculus*). *Behavior Genetics*, 3(3): 247–256.
- Lisk R D, Pretlow R A, Friedman S M. 1969. Hormonal stimulation necessary for elicitation of maternal nest building in the mouse (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, 17(4): 730–737.
- Lynch C B. 1974. Environmental modification of nest-building in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Animal Behaviour*, 22(2): 405–409.
- Lynch C B. 1980. Response to divergent selection for nesting behavior in *Mus musculus*. *Genetics*, 96(3): 757–765.
- Lynch C B. 1981. Genetic correlation between two types of nesting in

- Mus musculus*: direct and indirect selection. *Behavior Genetics*, 11(3): 267–272.
- Lynch G R, Lynch C B, Dube M, et al. 1976. Early cold exposure: effects on behavioral and physiological thermoregulation in the House Mouse, *Mus musculus*. *Physiological Zoology*, 49(2): 191–199.
- McCarty R, Southwick C H. 1975. Food hoarding by the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) in laboratory enclosures. *Journal of Mammalogy*, 56(1): 708–712.
- Nyby J, Wallace P, Owen K, et al. 1973. An influence of hormones on hoarding behavior in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Hormones and Behavior*, 4(4): 283–288.
- Skinner B F. 1984. The phylogeny and ontogeny of behavior. *Science*, 7(4): 669–677.
- Sun P, Xiong J L, Zhu W W, et al. 2010. Nest building promotes male offspring body weight development and survival in root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica Sinica*, 30(2): 127–132.
- Vogt F D, Lynch G R. 1982. Influence of ambient temperature, nest availability, huddling, and daily torpor on energy expenditure in the White-Footed Mouse *Peromyscus leucopus*. *Physiological Zoology*, 55(1): 56–63.
- Weber J N, Hoekstra H E. 2009. The evolution of burrowing behaviour in Deer Mice (genus *Peromyscus*). *Animal Behaviour*, 77(3): 603–609.
- Weber J N, Peterson B K, Hoekstra H E. 2013. Discrete genetic modules are responsible for complex burrow evolution in *Peromyscus* mice. *Nature*, 493(7432): 402–U145.
- Winkler D W, Sheldon F H. 1993. Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): a molecular phylogenetic perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90(12): 5705–5707.
- 都玉蓉, 苏建平, 刘季科. 2001. 根田鼠身体大小的性二型. *兽类学报*, 21(3): 236–239.
- 高骏. 2017. 中国东方田鼠分子系统地理学及种群遗传结构研究. 上海: 东华大学博士学位论文.
- 胡忠军, 王勇, 郭聪, 等. 2006. 中国东方田鼠生物生态学研究进展. *中国农学通报*, 22(12): 307–312.
- 黄菊梅, 邹用昌, 蔡海朝, 等. 2013. 近 60a 来洞庭湖区气温的变化特征. *气象科学*, 33(4): 457–463.
- 柳春, 王守荣, 梁有叶, 等. 2013. 1961 - 2010 年黄河流域蒸发皿蒸发量变化及影响因子分析. *气候变化研究进展*, 9(5): 327–334.
- 任宝红, 王振龙, 路纪琪. 2011. 年龄对小家鼠筑巢的影响. *四川动物*, 30(6): 940–944.
- 尚玉昌. 2014. *动物行为学*. 2 版. 北京: 北京大学出版社.
- 孙平, 熊建利, 朱文文, 等. 2010. 筑巢行为提高雄性根田鼠的个体发育和存活. *兽类学报*, 30(2): 127–132.
- 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.
- 王勇, 郭聪, 张美文, 等. 2004. 洞庭湖区东方田鼠种群动态及其危害预警. *应用生态学报*, 15(2): 308–312.
- 谢强, 卜文俊. 2010. *进化生物学*. 北京: 高等教育出版社, 99–100.
- 尹峰, 房继明. 1998. 布氏田鼠的双亲行为比较. *兽类学报*, 18(4): 277–281.
- 郑光美. 2012. *鸟类学*. 2 版. 北京: 北京师范大学出版社, 253–258.
- 郑智民, 姜志宽, 陈安国. 2008. *啮齿动物学*. 2 版. 上海: 上海交通大学出版社, 204–205.