

亲缘关系与布氏田鼠双亲行为和杀婴行为关系的初探

于晓东^{1,2} 房继明^{1,3}

(1 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生态学研究所, 北京, 100875)

(2 中国科学院动物研究所, 北京, 100080) (3 *Institute for Clinical Evaluative Sciences, Toronto, Ontario M4N 3M5, Canada*)

摘要: 根据幼仔发育的 5 个阶段: 新生 (1~5 日龄)、耳立 (6~9 日龄)、睁眼 (10~14 日龄)、出巢 (15~20 日龄) 和断奶 (21~24 日龄), 通过观察布氏田鼠对自己幼仔 ($r = 0.50$) 和非亲缘幼仔 ($r < 0.125$) 的行为反应, 研究亲缘关系对布氏田鼠双亲和杀婴行为的影响。结果表明: 1) 新生阶段, 雄鼠抚育亲仔的时间显著多于非亲缘幼仔; 断奶阶段, 雄鼠与亲仔相触及在巢内活动的时间也显著多于非亲缘幼仔; 雄鼠在耳立、出巢和断奶阶段嗅闻非亲缘幼仔, 以及在新生和睁眼阶段修饰非亲缘幼仔的时间都显著多于亲仔。2) 断奶阶段, 雌鼠与亲仔相触的时间显著多于非亲缘幼仔, 但在睁眼阶段修饰非亲缘幼仔, 以及在新生、耳立和出巢阶段嗅闻非亲缘幼仔的时间显著多于亲仔。3) 雌雄鼠在 15 日龄前没有杀婴行为, 15 日龄后, 开始对非亲缘幼仔发生杀婴行为; 雌鼠杀婴行为受幼仔发育的显著影响, 且杀婴频次显著高于雄鼠; 雌鼠在断奶阶段对非亲缘幼仔的杀婴频次显著高于亲仔。综上所述, 亲缘关系对布氏田鼠的双亲和杀婴行为有显著影响, 这可能与个体间的已往经历 (熟悉性等) 或表现性匹配等辨别机制有关。

关键词: 布氏田鼠; 亲缘关系; 熟悉性; 双亲行为; 杀婴行为

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2003)04-0326-06

A Preliminary Study on Effects of Kinship on Parental Care and Infanticide of Brandt's Voles (*Microtus brandti*)

YU Xiaodong^{1,2} FANGJiming^{1,3}

(1 *Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering & Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing, 100875, China*)

(2 *Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China*)

(3 *Institute for Clinical Evaluative Sciences, Toronto, Ontario M4N 3M5, Canada*)

Abstract: This paper investigated the role of the kinship on parental care and infanticide in Brandt's voles (*Microtus brandti*). In home cages, behavioral responses of adult voles were observed and compared when placed with their own pups ($r = 0.50$) and the unrelated pups ($r < 0.125$). Behavioral observation was conducted corresponding to pup development which was divided into five periods: period 1 (newborn: 1-5 days), period 2 (ear-erected: 6-9 days), period 3 (eye-opening: 10-14 days), period 4 (out of nest: 15-20 days), and period 5 (weaning: 21-24 days). The parental behaviors included brooding and nursing, nonventral contact, and grooming. Other behaviors such as sniffing pups, nest building, and the location of the subject voles were also recorded. Males spent significantly more time in brooding and nursing with their own pups than they did with the unrelated pups during the period 1. During the period 5, they also spent more time in activities in nest and nonventral contact with their own pups than they did with the unrelated pups. They, however, spent less time with their own pups in grooming during the periods 1 and 3, and in sniffing during the periods 2, 4 and 5. In contrast, females also spent significantly less time with their own pups in grooming during the period 5, and in sniffing during the periods 1, 2 and 4. And they spent significantly more time with their pups in nonventral contact only during the period 5. The parents started killing the unrelated pups when the pups started

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39470117); 国家教委杰出青年教师基金资助项目和国家基础科学人才培养基金项目 (NSFC-J0030092)

作者简介: 于晓东 (1973-), 男, 助理研究员, 主要从事昆虫学、动物生态学和生物多样性研究; E-mail: yuxd@panda.ioz.ac.cn

收稿日期: 2002-12-29; **修回日期:** 2003-04-27

out of nest (15-days old), and did not kill their own pups during all pup development. Moreover, although the pup development did not show an obvious effect on males in infanticide, females were more likely to adopt infanticide in the later period than in the early period. During the last two periods, kinship showed the significant effects on infanticide in females but not in males. More females killed the unrelated pups than males did. Therefore, we suggest that kinship, based on previous association or/and phenotype matching, might play a positive role in regulating both parental care and infanticide by females, and in regulating parental care only by males in Brandt's voles.

Key words: Brandt's voles (*Microtus brandti*); Familiarity; Kinship; Parental care; Infanticide

多配制啮齿动物存在多个雌性共居一巢或巢区分界不明显的现象^[1~5], 因此在哺育幼仔时, 除了亲仔外, 还经常面对其他个体的幼仔。啮齿动物在育幼过程中时有杀婴行为^[6~8], 已经进化成一种适应策略^[9~11]。如果动物在抚育幼仔或杀婴时不加选择, 错误地抚育非亲缘幼仔或杀死亲仔, 将降低适合度。在这种压力下, 自然选择必然会迫使各物种在进化中形成某种机制来避免投资的浪费^[12]。目前, 亲缘辨别的机制主要有两个途径: 一是由于个体间的交往经历而形成的熟悉性 (familiarity), 另一个是个体间的表现型匹配 (phenotype matching), 已经在啮齿动物中得到广泛证实^[13,14]。

布氏田鼠 (*Microtus brandti*) 在野外是以洞群为单位进行活动的, 洞群内的成员组成有年度和季节变化: 在繁殖季节 (5~8 月), 雌鼠多于雄鼠, 呈随机分布; 在非繁殖季 (秋冬季), 雄鼠数量增多, 同一洞群内由少数成体和一定数量的幼体和亚成体组成, 呈聚集分布^[5,15]。这种包含复杂亲缘关系的居群生活自然会影响双亲行为的投资方向。在野外, 雌雄布氏田鼠需要频繁面对的幼仔有两种情况: 即亲本自己的幼仔 (亲仔) 和非亲缘幼仔。能否区分这两种不同亲缘关系的对象, 对布氏田鼠双亲投资的成功具有十分重要的意义, 这在其他田鼠的研究中已经得到证实^[1,16~18]。本实验于 1997 年 2~9 月间在北京师范大学动物生态学实验室内进行, 通过观察雌雄布氏田鼠对亲仔和非亲缘幼仔的行为反应, 检验亲缘关系是否影响到布氏田鼠的双亲行为和杀婴行为, 以期初步了解布氏田鼠调节社群结构的机制。

1 材料与方法

1.1 实验动物

实验用的布氏田鼠来自北京师范大学动物生态学实验室的繁殖种群, 为野外种群的 F3 或 F4 代, 野外种群捕自内蒙古锡林郭勒盟太仆寺旗。将动物以 1 雌 1 雄配对饲养在塑料箱 (40 cm × 28 cm × 15 cm) 内,

锯末作为巢材, 水和食物供应充足, 光周期为 12L 12D, 室内温度为 20 ± 1 °C。

将同一批出生的幼仔按照亲鼠来源饲养在不同的饲养箱内, 做好亲缘关系品系记录。幼鼠达到性成熟后 (约 90 d), 与同龄的非亲缘异性个体配对, 分窝成对饲养。待配好对的雌雄鼠产仔并抚育过一窝幼仔, 有了育幼经历后, 将雌雄亲鼠的第二或第三窝幼仔作为实验对象。考虑到布氏田鼠的产仔数平均为 5~8 只^[19,20], 因此在实验中, 如果雌雄亲鼠的产仔数少于 4 只, 该配对鼠将被放弃。同时进行多窝这样的处理, 亲鼠自己的幼仔可作为亲仔 (亲缘关系 $r = 0.50$), 与亲鼠没有亲缘关系配对鼠同期出生的幼仔可作为非亲缘幼仔 ($r < 0.125$)。

1.2 实验方法

本实验共用了 9 只雄性和 9 只雌性亲鼠以及亲缘程度不同的 36 只幼仔 (随机选用 18 只亲仔和 18 只非亲缘幼仔)。由于亲鼠在幼仔发育期间双亲行为有差异, 因此对照幼仔生理发育, 将实验分成 5 个观察阶段: 新生 (1~5 日龄)、耳立 (6~9 日龄)、睁眼 (10~14 日龄)、出巢 (15~20 日龄) 和断奶 (21~24 日龄)^[21]。

行为观察在动物饲养箱内进行。每次观察时, 将非观察用的亲鼠和所有幼仔从饲养箱中取出放入备用饲养箱; 然后将观察鼠用挡板拦在观察箱无巢的一侧, 适应 5 min, 随机将亲仔或非亲缘幼仔 (不分雌雄) 从巢中取出 2 只放到观察箱有巢的一侧, 适应 5 min。移开挡板, 观察记录 15 min。24 h 后, 用同样的方法观察另一组幼仔, 记录亲鼠的双亲行为。如果在观察中发生杀婴行为, 实验中止, 双亲行为记录为 0。观察时间在 09:00~12:00。

双亲行为模式参照 McGuire 等^[22], 包括抚育 (亲鼠以腹部与幼仔接触: 或是哺乳幼仔或是仅与幼仔接触)、相触 (亲鼠用除了腹部以外的身体其他部位与幼仔接触)、修饰 (亲鼠修饰幼仔) 和嗅闻 4 种行为。此外, 还记录亲鼠杀婴 (亲鼠攻击并杀死幼仔的行

为)和筑巢行为(亲鼠用巢材构建或修饰巢区的行为),以及在巢内活动位置。

1.3 数据分析

观察时,以口述录音的方式记录动物行为,通过行为软件 The Observer 转录到计算机上,统计出行为频次和持续时间。分别利用 Wilcoxon 配对检验和卡方检验比较布氏田鼠对不同亲缘关系幼仔双亲行为和杀婴行为的差异,显著性水平定为双尾临界值 0.05。所有统计分析通过 SPSS/PC+ 进行处理。由于本实验中行为频次和持续时间的结果基本一致,为了避免重复,本文只描述持续时间的统计结果。

2 结果

2.1 双亲行为

雄鼠抚育亲仔在新生阶段显著多于非亲缘幼仔 ($Z = -1.96, P < 0.05$),其他阶段没有显著性差异;与亲仔在巢内活动 ($Z = -2.43, P < 0.05$)及相触时间上 ($Z = -2.43, P < 0.05$),在断奶阶段均显著多于非亲缘幼仔,其他阶段差异不显著;修饰非亲缘幼仔在新生 ($Z = 1.96, P < 0.05$)和睁眼 ($Z = 2.67, P < 0.01$)阶段显著多于亲仔,其他阶段差异不显著;嗅闻非亲缘幼仔在耳立 ($Z = 2.52, P < 0.05$)、出巢 ($Z = 2.55, P < 0.05$)和断奶 ($Z = 2.55, P < 0.05$)阶段显著多于亲仔,其他阶段差异不显著;筑巢行为在幼仔发育期间内,对不同亲缘关系的幼仔没有表现出显著性差异(图 1)。

雌鼠嗅闻非亲缘幼仔在新生 ($Z = 2.37, P < 0.05$)、耳立 ($Z = 1.96, P < 0.05$)和出巢 ($Z = 2.67, P < 0.01$)阶段显著多于亲仔,但在睁眼和断奶阶段没有达到显著性差异;修饰非亲缘幼仔在睁眼阶段显著多于亲仔 ($Z = 2.19, P < 0.05$),其他阶段差异不显著;与亲仔相触时间仅在断奶阶段显著多于非亲缘幼仔 ($Z = 1.99, P < 0.05$),其他阶段没有达到显著性差异;抚育、筑巢及在巢内活动等行为,在幼仔发育期间,对不同亲缘关系的幼仔都没有表现出显著性差异(图 1)。

2.2 杀婴行为

在幼仔发育的 15 日龄前(前 3 个阶段),雌雄布氏田鼠没有发生杀婴行为,之后,雌雄鼠对非亲缘幼仔都表现出杀婴行为。幼仔发育对雌鼠的杀婴行为影响显著,幼仔发育后期的杀婴频次显著高于前期 ($\chi^2 = 11.77, P < 0.05$);但对雄鼠的杀婴行为影响不显著(表 1)。

在幼仔发育的后 2 个阶段,雄鼠对不同亲缘关系幼仔的杀婴行为并没有表现出显著差异;但在断奶阶段,雌鼠对非亲缘幼仔的杀婴频次显著高于亲仔 ($\chi^2 = 5.14, P < 0.05$)(表 1)。

由于雌雄鼠的杀婴行为均没有危及亲仔,两性间完全没有差异;但对非亲缘幼仔的杀婴行为频次有很大差异:在幼仔发育的后两个阶段,雄鼠仅表现出 2 例杀婴行为,雌鼠则表现出 7 例杀婴行为,两性间差异显著 ($\chi^2 = 3.70, P < 0.05$)(表 1)。

表 1 在不同发育阶段对不同亲缘关系幼仔进行杀婴行为的布氏田鼠数量 (n = 9)

Table 1 The number of Brandt's voles that killed pups with the different degrees of relatedness (n = 9)

性别 Sex	幼仔类型 Category of pups	幼仔发育阶段 (1~24 d) Pup development (1-24 d)				
		新生 Newborn	耳立 Ear-erected	睁眼 Eye-opening	出巢 Out of nest	断奶 Weaning
雄性 Males	亲仔 Own pups	0	0	0	0	0
	非亲缘幼仔 Unrelated pups	0	0	0	1	1
雌性 Females	亲仔 Own pups	0	0	0	0	0
	非亲缘幼仔 Unrelated pups	0	0	0	3	4

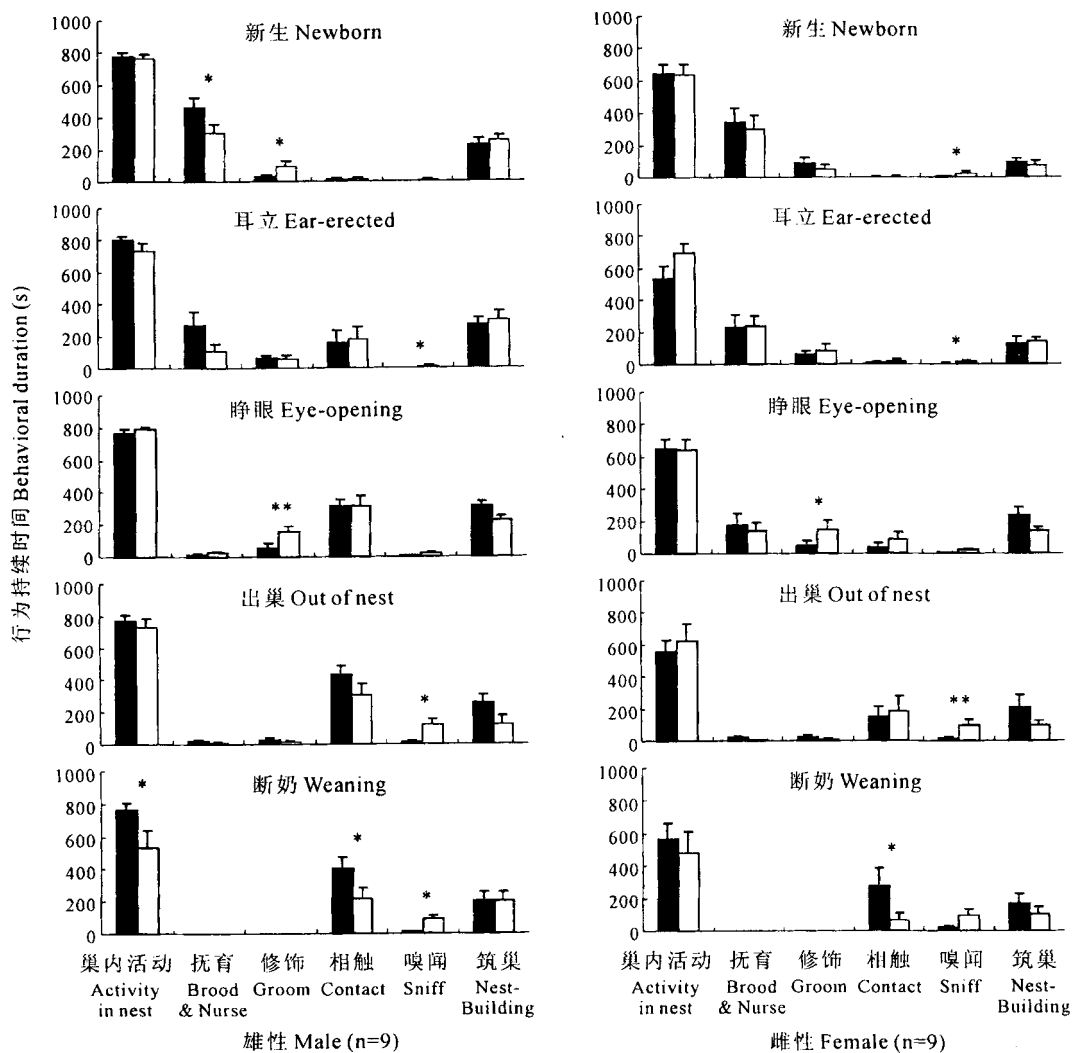


图1 布氏田鼠对亲缘关系不同的两类幼仔在发育中双亲行为持续时间的比较。黑白柱分别代表亲仔 ($r = 0.50$) 和非亲缘幼仔 ($r < 0.125$)。*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$

Fig.1 Mean duration (s) \pm SE of each behavioral category in parental care by Brandt's voles for own pups ($r = 0.50$) vs unrelated pups ($r < 0.125$) during pup development. Black and white bars indicated own pups and unrelated pups, respectively. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$

3 讨论

3.1 双亲行为

本实验中, 雌雄布氏田鼠虽然没有在幼仔发育的所有阶段都表现出明显的双亲行为倾向, 但在某些阶段还是表现出了这种趋势。在幼仔发育中, 雄鼠的抚育行为及与抚育密切相关的相触和巢内活动行为, 显著偏向于亲仔, 但在嗅闻和修饰等主要探究行为上, 雄鼠对非亲缘幼仔的探究时间更多; 雌鼠与亲仔相触的时间显著多于非亲缘幼仔, 但对非亲缘幼仔的嗅闻和修饰等探究行为更为显著。所以, 总体上来说, 雌雄布氏田鼠在幼仔发育期间, 虽然在行为方式上不

全相同, 但在主要的育幼行为和探究行为上均表现出有辨别来源于不同亲缘关系幼仔的能力, 说明亲缘关系对布氏田鼠的双亲行为有显著影响。D'amato^[17]发现, 亲缘关系与熟悉性的共同作用决定了小家鼠的双亲行为向有利于有亲缘关系的方向发展。Koenig^[23]则认为雌性在共同抚育时, 虽然没有根据亲缘程度来分配双亲投资, 但亲缘关系影响了亲鼠如何选择合作伙伴, 从而间接影响了抚育行为。Pamigiani^[24]认为与雌鼠的交配及同居行为影响了雄鼠的双亲投资倾向, 导致在抚育不同亲缘关系幼仔时产生行为差异。目前, 布氏田鼠在双亲行为中所表现出的亲缘辨别行为机制还不是很清楚, 亲本可能通过与幼仔共同生活而形成

的熟悉性进行辨别,或直接通过表现型匹配进行辨别,但这有待于进一步研究。

3.2 杀婴行为

本实验中,仅雌性布氏田鼠对亲仔和非亲缘幼仔间的杀婴行为有显著性差异,说明雌鼠有能力区分这两种亲缘关系不同的幼仔。这一发现与拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)相似,在基于熟悉雌鼠存在的前提下,雄鼠在杀婴时表现出亲缘辨别的能力,对非亲缘幼仔的杀婴频次更高^[16]。Paul^[25]也通过实验表明,雄性小家鼠(*Mus musculus*)能根据亲缘关系的远近决定是否杀婴,但由于后来许多实验并没有证明这种能力,这一结论有待进一步研究证实^[8,9,24]。

幼仔发育对雌雄布氏田鼠杀婴行为影响不同,可能与两性间杀婴行为机制不同相关。成年啮齿动物存在双亲行为与杀婴行为状态的相互转变^[17~9,26]。对于雌性来说,这种转变主要是由于怀孕及分娩过程所引起体内的激素水平变化决定的,而且在幼仔发育期间,这种内部激素水平变化与来自外部的幼仔刺激相结合,维持了雌性的双亲行为状态^[12]。例如,野生雌性小家鼠就是在怀孕前期杀婴,在泌乳期甚至可收养没有亲缘关系的幼仔,但在幼仔断奶前后又恢复杀婴行为^[9]。本实验中,同样可能是由于雌性布氏田鼠体内激素水平的变化导致了行为变化,但这需要进一步实验加以证实。对于雄性来说,影响和调解双亲行为及杀婴行为的潜在因素较多^[27],归纳起来主要有3个来源,即分别基于幼仔亲缘关系、位置以及以往性伙伴线索进行识别。目前研究表明,雄性能根据上述机制调节双亲行为,但杀婴行为不受影响^[12],本实验也没有证实雄鼠杀婴行为受以上机制的影响。

3.3 生活史与选择压力

在自然条件下,布氏田鼠交配盛期巢域重叠区域较多,巢域距离不明显,此后界限渐渐清晰,巢域间重叠区逐渐减少^[15]。在繁殖后期,母鼠与几个幼体共占的巢域与其他雌性的巢域互相隔离,未成年幼鼠总是在母巢内活动^[4]。因此可以看出,雌雄鼠在野外交配后,雄鼠不和雌鼠共巢,不参与双亲抚育,抚育幼仔的任务几乎是完全由雌鼠承担,室内实验也证实这一点^[21]。但在本实验中,雄鼠不但表现出程度很高的双亲行为,而且还表现出有区分亲缘程度远近的能力。这可能与实验室内的“小笼效应”相关,由于饲养箱空间较小,且雌雄共巢,产下的幼仔在巢内长大,因此即使在被动情况下,雄鼠也会表现出一定的

双亲行为,而且对亲仔比较熟悉,也可能导致有区分亲缘程度的能力。与雄性相比,雌性布氏田鼠在野外经常要独立或大部分承担抚育幼仔的工作,它们的巢域虽然相对独立,但在“越冬”时形成的“大家族”中,雌性主要是由近亲组成,在开春繁殖时才扩散为“小家族”,巢域间距离不远,近亲为邻居的机会很大^[5]。可见雌鼠不但承担了大部分抚育幼仔的责任,而且为了繁殖领域还得与同性(包括近亲和远亲)竞争。因此在面对幼仔时,就存在双亲行为和杀婴行为两种选择策略,由于近亲间分享相似的等位基因,在采取这两种行为时不加选择,自然不利于物种进化,雌性布氏田鼠居住又较近,具有这种能力就更有必要。在自然选择的压力下,就有可能迫使雌鼠的行为向有利于区分亲缘关系方面进化,根据已建立的辨别机制,区分不同幼仔的亲缘程度。

参考文献:

- [1] McShea W J, Madison D M. Communal nesting between reproductive active females in a spring population of *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Can J Zool*, 1984, **62**: 344 - 346.
- [2] Getz L L, Hefmann J E, Liu J. Relationship between social organization, mating system and habitats of Microtinae rodents [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 1986, **6** (4): 273 - 285.
- [3] Manning C J, Wakeland E K, Roberts W K. Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition [J]. *Nature*, 1992, **360**: 581 - 583.
- [4] 中国科学院动物研究所动物生态室一组. 布氏田鼠巢域的研究 [J]. *动物学报*, 1979, **25** (2): 169 - 175.
- [5] 张洁, 钟文勤. 布氏田鼠洞群内群体结构的研究 [J]. *兽类学报*, 1981, **1** (1): 51 - 56.
- [6] Webster A B, Gurtshore R G, Brooks R J. Infanticide in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*: Significance in relation to social system and population cycling [J]. *Behav Neur Biol*, 1981, **31**: 342 - 347.
- [7] vom Saal F S. The regulation of infanticide and parental behavior: Implications for reproductive success in male mice [J]. *Science*, 1982, **215**: 1270 - 1272.
- [8] vom Saal F S. Time-contingent change in infanticide and parent behavior induced by ejaculation in male mice [J]. *Physiol Behav*, 1985, **34**: 7 - 15.
- [9] Soroker V, Terkel J. Changes in incidence of infanticidal and parental responses during the responsive cycle in male and female wild mice *Mus musculus* [J]. *Anim Behav*, 1988, **36**: 1275 - 1281.
- [10] Trulio L A. The functional significance of infanticide in a population of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1996, **38**: 97 - 103.
- [11] Temei J, Agrell J, Mappes T. On the evolutionary stability of female infanticide [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1997, **40**: 227 - 233.

- [12] Elwood R W. Parental states as mechanisms for kinship recognition and deception about relatedness [A]. In: Hepper P G ed. Kin recognition [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 289 - 307.
- [13] Hepper P G Recognizing kin: Ontogeny and classification [A]. In: Hepper P G ed. Kin recognition [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 259 - 287.
- [14] 于晓东, 房继明, 孙儒泳. 亲缘关系与啮齿动物的社会行为 [J]. 生态学杂志, 2002, **21** (6): 51 - 56.
- [15] 房继明, 孙儒泳. 布氏田鼠空间分布格局的季节动态 [J]. 生态学报, 1991, **11** (2): 111 - 116.
- [16] El-Haddad M, Millar J S, Xia X. Offspring recognition by male *Peromyscus maniculatus* [J]. *J Mammal*, 1988, **69**: 811 - 813.
- [17] D'Amato F R. Effect of familiarity with the mother and kinship on infanticide and alloparental behavior in virgin mice [J]. *Behaviour*, 1993, **124**: 313 - 326.
- [18] Mappes T, Ylönen H, Viitala J. Higher reproductive success among kin groups of Bank voles (*Clethrionomys glareolus*) [J]. *Ecology*, 1995, **76**: 1276 - 1282.
- [19] 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 [J]. 动物学报, 1994, **40** (3): 262 - 265.
- [20] 刘伟, 房继明. 光周期对布氏田鼠幼仔生长发育的影响 [J]. 动物学报, 2001, **47** (2): 150 - 157.
- [21] 尹峰, 房继明. 布氏田鼠的双亲行为比较 [J]. 兽类学报, 1998, **18** (4): 277 - 281.
- [22] McGuire M R, Novak M. Parental care and its relationship to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*) [J]. *J Mammal*, 1986, **67**: 305 - 311.
- [23] Koenig B. Behavioral ecology of kin recognition in house mice [J]. *Ethol Ecol Evol*, 1989, **1**: 99 - 110.
- [24] Parmigiani S. Inhibition of infanticide in male house mice (*Mus domesticus*): Is kin recognition involved [J]. *Ethol Ecol Evol*, 1989, **1**: 93 - 98.
- [25] Paul L. Infanticide and maternal aggression: Synchrony of male and female reproductive strategies in mice [J]. *Aggr Behav*, 1986, **12**: 1 - 11.
- [26] Cicirello D M, Wolff J O. The effect of mating on infanticide and pup discrimination in white-footed mice [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1990, **26**: 275 - 279.
- [27] Brown R E. Hormonal and experimental factors influencing parental behavior in male rodents: An integrative approach [J]. *Behav Proc*, 1993, **30**: 1 - 28.