

非繁殖期成年雄性布氏田鼠 对群体气味的辨别*

张 立 房继明

(北京师范大学生物系, 北京, 100875)

摘 要

本文研究了非繁殖期成年雄性布氏田鼠对陌生群体气味、本群体气味的社会探究行为和尿标记行为, 探讨了布氏田鼠利用气味信号进行群体辨别的能力。在对熟悉相的辨别实验中, 雄鼠对陌生群体气味的社会探究和尿标记行为明显多于本群体气味和对照组, 优势个体的探究和尿标记行为显著高于从属个体。实验结果表明: 布氏田鼠具有对群体气味的辨别能力; 在巢垫物中存在用于群体识别的化学通讯成分, 优势鼠的气味标记可能在种内群体间的嗅觉通讯中起着重要的作用。

关键词 嗅觉通讯; 群体辨别; 社会等级; 布氏田鼠

社群气味在脊椎动物之间的通讯中具有普遍的意义, 几乎影响着动物社会生物学中的各个方面 (Stoddard, 1980)。小型啮齿动物利用气味信号进行种内个体辨别已有过很多报道 (Halpin, 1976; Harris 等, 1982; Ferkin 等, 1995a)。群体气味对维持动物社群容忍力和社群结构稳定性方面有着重要作用 (Hurst 等, 1993; 1994)。由于群体气味的复杂性, 关于动物群体气味辨别方面的研究相对较少 (Gheusi 等, 1994)。

布氏田鼠 (*Microtus brandti*) 是内蒙古典型草原广泛分布的主要鼠种, 全年以洞群形式居住, 进行“家族”式生活, 其成员组成有季节和年度变化 (张洁等, 1981)。关于其种群生态学、生理生态学和行为学等方面已有许多报道 (房继明等, 1991; 李庆芬等, 1994; 房继明, 1994)。有关其嗅觉通讯方面的研究, 仅见中国科学院动物研究所动物生态室一组 (1978) 探讨了外激素在防治中的应用; 张立等 (1995) 对布氏田鼠的个体气味辨别进行了一些实验室工作。本文采用判断动物对熟悉相—非熟悉相辨别的实验方法 (Halpin, 1986; Gheusi 等, 1994), 通过对探究行为和尿标记行为的分析, 探讨布氏田鼠对群体气味的辨别能力, 以及不同社会等级成员的气味标记在群体嗅觉通讯中的作用。

材料和方法

布氏田鼠捕自内蒙古锡盟正镶白旗, 在北京师范大学生物系行为生态实验室饲养繁殖。选择子二代中 50~90 日龄成年雄鼠, 通过检查睾丸位置, 确定为非繁殖状态。每 3 只组成一等级群体, 饲养在 40 cm × 28 cm × 15 cm 塑料笼中, 以锯末作为巢垫物, 供以

* 农业鼠害综合治理研究国家重点实验室基金暨国家教委留学回国人员科研基金资助项目

本文撰写过程中孙儒泳教授和王德华副研究员提出许多宝贵意见和建议, 谨此一并致谢

本文于 1996 年 2 月 5 日收到, 1996 年 5 月 6 日收到修改稿

充足食物(全营养颗粒饲料)和饮水,室温 $20\pm1^{\circ}\text{C}$,光照周期 $12\text{L}:12\text{D}$;饲养4周后,取笼中放置20天的锯末(体积约 10cm^3)作为群体气味源。将染有鼠味的锯末置于直径5cm的培养皿中,下衬直径18cm的圆形滤纸(用于记录尿标记)放入气味选择箱中,另以未染鼠味贮存20天的清洁锯末为对照(张立等,1995)。气味选择箱分为两部分:中立箱 $45\text{cm}\times30\text{cm}\times30\text{cm}$ (1个)和气味源箱 $30\text{cm}\times30\text{cm}\times30\text{cm}$ (3个),两者间通过直径6cm、长20cm的有机玻璃管相连,在中立箱上方加盖有机玻璃板($45\text{cm}\times30\text{cm}$),并用功率为12W的风机抽气,使气流从气味源箱进入中立箱。

以秒表计时,利用录音机口述记录15min内动物在气味源箱内的探究行为:嗅闻巢垫物、舔舐粪便的持续时间和频次,以及挖掘锯末的频次。在紫外光(波长为365nm)下,用坐标纸测量(最小孔目 $0.1\text{cm}\times0.1\text{cm}$)并统计滤纸上尿标记的面积。利用行为记录分析软件The Observer 3.0,把录音带上的行为信息转移到计算机内。用分析统计软件SPSS/PC+对数据进行分析处理。

实验前重新确定睾丸不下降后,分别将各群体中的3只动物置于观察箱 $45\text{cm}\times20\text{cm}\times30\text{cm}$ 中,根据啃咬、威胁、追逐、攻击性修饰和防御等5种争斗行为,区分群体中的优势鼠和从属鼠(房继明,1994)。实验中分别选取各群体中的优势鼠($n=10$)和从属鼠($n=10$),实验气味源采用本群体巢垫物、陌生群体巢垫物和未染鼠味的清洁锯末(对照),随机放置在3个气味源箱内。实验于1995年9月至11月进行。根据布氏田鼠秋季活动呈单峰型(内蒙古锡林郭勒盟卫生防疫站,1975),选择其活动最多的10:00~14:00间进行实验。每次实验结束后,用95%的医用酒精和自来水擦拭气味选择箱以去掉残留气味,避免影响以后的实验。主要社会探究行为模式定义为:

嗅闻——动物将鼻置于培养皿中的巢垫物之上,并有0.1s以上的停留(秒表计时)。

挖掘——动物用前足将培养皿中的巢垫物扒开。

舔舐粪便——动物用舌舔巢垫物中夹杂的粪便颗粒。

表1 雄性布氏田鼠对陌生群体、自身群体及对照气味探究行为的比较(采用Friedman双向方差分析, $n=20$)

Table 1 Comparison on investigation behavior to experimental odours of unfamiliar group, own group and control by male Brandt's vole (Friedman two-way ANOVA, $n=20$)

变量 Variable	平均等级值 Mean rank			χ^2 值 Chi-Square	自由度 df	Friedman 检验 Friedman test
	陌生群体气味 Unfamiliar group odor	自身群体气味 own group odor	对照 control			
嗅闻频次(次) Frequency of sniffing (次)	2.72	2.22	1.05	29.5750	2	***
嗅闻时间(s) Duration of sniffing	2.90	2.05	1.05	34.3000	2	***
最长嗅闻时间(s) Maximum duration of sniffing	2.85	1.95	1.20	27.3000	2	***
舔舐粪便频次(次) Frequency of licking faeces	2.67	1.98	1.35	17.5750	2	***
舔舐粪便时间(s) Duration of licking faeces	2.67	1.98	1.35	17.5750	2	***
挖掘频次(次) Frequency of digging substrate	2.40	2.03	1.58	6.8250	2	*

* $P<0.05$, *** $P<0.001$

结 果

1. 对三种实验气味的辨别

所有的被试鼠在染有鼠味的锯末周围所发生的探究行为的持续时间和频次较对照高,而且差异显著(表1)。

相关性检验表明,动物对气味源的嗅闻和舔舐两种探究行为,所发生的频次和持续时间具有显著的相关性(表2)。因此同一行为中这两个变量同时出现时,在以下统计分析中只保留行为持续时间。

表2 探究行为发生的频次和持续时间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between frequency and duration of investigation behavior

行为变量 Variable	Snif1F Snif1D	Snif2F Snif2D	Snif3F Snif3D	Lick1F Lick1D	Lick2F Lick2D	Lick3F Lick3D
相关系数 R Spearman R	0.7818	0.4630	0.6117	0.8826	0.9779	1.0000
显著性水平 Significance	**	*	***	***	***	***

Snif: 嗅闻 Behavior of sniffing; Lick: 舔舐 Behavior of licking; 1: 陌生群体 Unfamiliar group; 2: 自身群体 Own group; 3: 对照 Control; D: 持续时间 Duration; F: 频次 Frequency

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

2. 对群体气味的辨别

被试鼠对带有陌生群体气味的锯末比带有自身群体气味锯末的探究时间和频次要多,而且差异显著(表3)。

表3 雄性布氏田鼠($n=20$)对于陌生群体气味和自身群体气味探究行为($\bar{x} \pm SE$)的比较

Table 3 Comparison on investigation behavior ($\bar{x} \pm SE$) of own and unfamiliar group odour of male Brandt's vole ($n=20$)

气味信号 Scent signals	总嗅闻时间(s) Total duration of sniffing (s)	最长嗅闻时间(s) Maximum time of sniffing (s)	舔舐粪便时间(s) Duration of licking faeces (s)	挖掘频次(次) Frequency of digging substrate
自身群体 Own group	22.2 \pm 2.4	5.5 \pm 0.7	1.5 \pm 0.6	6.2 \pm 1.1
陌生群体 Unfamiliar group	56.6 \pm 8.0	10.7 \pm 1.5	7.3 \pm 1.8	13.6 \pm 3.0
Wilcoxon 检验 Wilcoxon test	***	**	**	*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

3. 优势鼠与从属鼠探究行为的比较

优势个体对陌生群体气味所表现出的探究行为,在时间和频次上都较从属个体要多,而且差异显著(表4)。对于清洁锯末(对照)的总嗅闻时间和单次最长嗅闻时间,优势鼠也明显高于从属鼠(Mann-Whitney 检验, $P < 0.05$)。

4. 气味源周围区域的尿标记

被试雄鼠对陌生群体气味周围的尿标记行为,在标记面积(cm^2)上明显高于对自身群体气味周围的尿标记($\bar{x} \pm SE$: 1.18 \pm 0.49, 0.44 \pm 0.21; Wilcoxon 检验, $P < 0.05$)。优势个体与从属个体的尿标记行为也存在显著的差异(见表5),从属鼠在气味源周围区域几乎没有尿标记行为发生。

表 4 雄性优势个体和从属个体对群体气味探究行为 ($\bar{x} \pm SE$) 的比较Table 4 Comparison on investigation behavior ($\bar{x} \pm SE$) of group odour between dominant and subordinate males

社会等级 Social status	总嗅闻时间 (s) Total duration of sniffing (s)		舔舐粪便时间 (s) Duration of licking faeces (s)		挖掘频次 (次) Frequency of digging substrate (N)	
	陌生群气味 Unfamiliar group odour	自身群气味 Own group odour	陌生群气味 Unfamiliar group odour	自身群气味 Own group odour	陌生群气味 Unfamiliar group odour	自身群气味 Own group odour
优势鼠 (n=10) Dominate	72.4 \pm 10.9	20.7 \pm 3.4	11.0 \pm 2.8	2.0 \pm 0.9	21.1 \pm 4.5	5.9 \pm 1.4
从属鼠 (n=10) Subordinate	40.9 \pm 9.9	23.7 \pm 3.3	3.5 \pm 1.6	1.1 \pm 0.6	6.0 \pm 2.2	6.5 \pm 1.8
Mann-Whitney 检验 Mann-Whitney test	*	ns	*	ns	*	ns

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 表 5 雄性优势鼠和从属鼠尿标行为 (标记面积 cm^2 , $\bar{x} \pm SE$) 的比较Table 5 Comparison on urine-marking area (cm^2) ($\bar{x} \pm SE$) between dominant and subordinate males

社会等级 Social status	陌生群体气味 Unfamiliar group odour	自身群体气味 Own group odour	对照 Control
优势鼠 (n=10) Dominate	2.06 \pm 0.87	0.89 \pm 0.38	0.55 \pm 0.27
从属鼠 (n=10) Subordinate	0.29 \pm 0.26	0.00	0.00
Mann-Whitney 检验 Mann-Whitney test	*	**	*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

讨 论

Halpin (1986) 认为: 无论气味的进化是进化压力所致还是进化的副产品, 它都具有多种多样的功能, 因此气味的不同作用很可能是物种在进化史、生态和社会结构上的差异所致。对群居动物来说, 具备共同的群体气味特征有着重要意义。熟悉的群体成员间彼此能够和睦相处, 而非本群体的个体常发生攻击和角斗 (范志勤, 1981)。同时, 嗅觉信号可能调节或者至少影响着鼠类的空间行为和社会识别 (Harrington, 1976; Ferkin, 1990; Garcia-Brull 等, 1993; Ferkin 等, 1995 b)。

我们的实验结果表明, 雄性布氏田鼠对陌生群体气味探究行为的频次和持续时间明显高于自身群体气味和空白对照, 并且优势个体的探究行为显著多于从属个体。说明在巢垫物中可能存在着用于群体识别的化学成分。在只有化学信号存在时, 成年雄性布氏田鼠确实具有对群体气味的辨别能力, 并表现在探究行为的频次和持续时间上。动物社群的建立以及群体中社会等级的形成都与个体和群体识别有着紧密的联系。在啮齿类中, 对家鼠社群关系和嗅觉通讯方面的研究较田鼠深入。在成年雄性小家鼠群体中, 优势鼠和从属鼠除了打斗行为有显著差别外, 优势鼠嗅底物、社会探究、尿标记等行为也明显多于从属鼠 (Fang 等, 1994)。这与我们的研究结果相似。本实验中仅存在气味信号, 社会等级不同的个体在探究行为频次和持续时间上的差异正反映了动物对群体气味辨别能力的不同。家鼠群体中优势个体利用气味信号对领域边界进行标记和识别 (Harrington, 1976; Hurst, 1990); 当被给予气味刺激时, 嗅觉丧失的成年雄性金色中仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 与正常个体相比, 血液中睾丸酮含量并不上升, 而其气味标记行为明显减少 (Johnston, 1990)。因此对气味辨别能力的高低可能还影响着动物在群体中的社会等级。

此外, 雄性布氏田鼠对陌生群体巢垫物中粪便颗粒的舔舐行为多于自身群体 (表 3), 表明味觉在种内辨别中可能也起着一定的作用。

动物的个体气味主要来源于尿、粪便和特化腺体的分泌物 (Brown, 1979)。全身气味被认为是动物不同来源气味的总和, 而且具有个体差异, 动物可以通过种内识别来分辨气味释放者的身份、社会等级、繁殖状况、熟悉程度和亲缘关系等 (Halpin, 1986)。群体气味的产生机制相对较为复杂, 可能有三种来源: (1) 优势个体的气味即群体气味; (2) 群体内每一个体气味的混合为群体气味; (3) 群体中每个个体都会产生出一种专属于本群体的气味 (与个体气味不同), 而成为群体气味。在雄性小家鼠中, 群体成员都利用本群体优势个体的尿标记来确定它们的栖居地, 而避开其他优势鼠标记的区域; 优势鼠对于栖居地中留居者和入侵者的尿标记表现出强烈的反标记 (counter-marking) 行为 (Hurst, 1990)。Dasjardins 等 (1973) 还发现当两只雄性家鼠间的社会等级关系形成后, 从属个体的尿标记行为便减少。布氏田鼠中优势个体对于气味源周围区域的尿标记行为显著高于从属个体, 而从属鼠几乎没有尿标记行为发生 (表 5), 说明在布氏田鼠群体中也有从属个体的尿标记行为减少甚至停止的现象。同时, 优势鼠的气味标记可能在一定程度上反映了整个群体的气味特征, 或至少在群体气味信号中占据主导地位。

在小家鼠个体识别过程中, 从属个体的气味在维持雄性群体内社会容忍力方面扮演着重要的角色, 群体中的优势鼠和从属鼠对于带有陌生群体气味的群体成员的攻击性明显增高 (Hurst 等, 1993)。同样, 在大鼠中当引入的陌生个体被涂上群体成员的气味后, 会被该群体接受并被当成群体中的一员; 而在本群体成员身上涂上陌生个体气味后, 它就会遭到优势个体的攻击 (Garcia-Brull 等, 1993)。这些现象都说明气味信号中存在着代表群体特征的成分。同时, 专属于个体特征的气味成分可能也是存在的, 它能够向群体成员反映个体在群体中的社会地位, 并影响了群体中的相互关系。有关布氏田鼠个体气味、群体气味的组成成分, 以及个体气味在群体中所起的作用等还有待进一步探讨。

参 考 文 献

- 中国科学院动物研究所动物生态室一组. 1978. 外激素在防治布氏田鼠中的应用. 动物学报, 24 (4): 366~372.
- 内蒙古锡林郭勒盟卫生防疫站. 1975. 布氏田鼠的生态研究. 动物学报, 21 (1): 30~39.
- 李庆芬, 黄晨西. 1994. 布氏田鼠静止代谢率特征. 兽类学报, 14 (3): 217~220.
- 张立, 房继明. 1995. 布氏田鼠嗅觉通讯初探. 中国兽类生物学研究. 北京: 林业出版社, 195~196.
- 张洁, 钟文勤. 1981. 布氏田鼠洞群内群体结构的研究. 兽类学报, 1 (1): 51~56.
- 房继明, 孙儒泳. 1991. 布氏田鼠空间分布格局的季节动态. 生态学报, 11 (2): 111~116.
- 房继明. 1994. 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), 30 (3): 420~426.
- 范志勤. 1981. 哺乳动物的化学通讯. 北京: 科学出版社, 141~184.
- Brown R E. 1979. Mammalian social odors; A critical review. *Adv Study Behav*, 10: 103~162.
- Desjardins C, Maruniak J A, Bronson F H. 1973. Social rank in the house mouse: differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns. *Science*, 182: 939~941.
- Fang J, Hurst J, Barnard C. 1994. Behaviours among adult fellow group members of wild male house mice. *Acta Theriologica Sinica*, 14 (3): 221~233.
- Ferkin M H. 1990. Odor selections of island beach voles during their nonbreeding season. *J Mammal*, 71 (3): 397~401.
- Ferkin M H, Johnston R E. 1995a. Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple source of scent for sex recognition. *Anim Behav*, 49: 37~44.

- Ferkin M H, Sorokin E S, Johnston R E. 1995b. Seasonal changes in scents and responses to them in meadow voles: Evidence for the co-evolution of signals and response mechanisms. *Ethology*, 100: 89~98.
- Garcia-Bruhl P D, Nunez J, Nunez A. 1993. The effect of scents on the territorial and aggressive behaviour of laboratory rats. *Behav Proces*, 29: 25~36.
- Gheusi G, Bluthé R, Goodall G, Dantzar R. 1994. Social and individual recognition in rodents: Methodological aspects and neurobiological bases. *Behav Proces*, 33: 59~88.
- Halpin Z T. 1976. The role of individual recognition by odors in the social interaction of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behaviour*, 58: 117~130.
- Halpin Z T. 1986. Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv Study Behav*, 16: 39~70.
- Harrington J E. 1976. Recognition of territorial boundaries by olfactory cues in (*Mus musculus* L.). *Z Tierpsychol*, 41: 295~306.
- Harris M A, Murie J O. 1982. Responses to oral gland scents from different males in Columbian ground squirrels. *Anim Behav*, 30: 140~148.
- Hurst J L. 1990. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. I. Communication between males. *Anim Behav*, 40: 209~222.
- Hurst J L, Fang J M, Barnard C J. 1993. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*. *Anim Behav*, 45: 997~1006.
- Hurst J L, Fang J M, Barnard C J. 1994. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*; relatedness, incidental kinship effects and the establishment of social status. *Anim Behav*, 48: 157~167.
- Johnston R E. 1990. Chemical communication in golden hamsters: from behavior to molecules and neural mechanisms. In: Dewsbury D A, editor. Contemporary issues in comparative psychology. Sunderland: Sinauer Associates Inc. 381~409.
- Stoddard D M. 1980. The ecology of vertebrate olfactory. London: Chapman & Hill.

DISCRIMINATION OF MALE ADULT BRANDT'S VOLE (*MICROTUS BRANDTI*) ON GROUP ODOUR DURING NONBREEDING PERIOD

ZHANG Li FANG Jiming

(Department of Biology, Beijing Normal University, Beijing, 100875)

Abstract

In order to study the capability of group discrimination with odour cues of Brandt' vole (*Microtus brandti*), social investigation and urine-marking behaviour on unfamiliar and own group odour by male adult were studied during nonbreeding period. In the habituation-discrimination experiment, male voles investigated scents from substrate of unfamiliar group more than those of own group and control, and deposited more urine marks. Dominate males showed more investigation and urine-marking significantly than subordinates. It is indicated that Brandt' vole have the ability to discriminate group scents, factors for group discrimination exist in the substrate, and it also suggest that scent marks of dominate play important cues in conspecific group olfactory communication.

Key words Olfactory communication; Group discrimination; Social hierarchy; Brandt's vole (*Microtus brandti*)