

田鼠属动物婚配制度的研究范式*

赵亚军* 房继明 孙儒泳* *

(北京师范大学生物系, 北京, 100875)

摘要: 从社会组织的生态格局、熟悉性、社会等级和交配近况等择偶行为的影响因子, 性二型和雄性射精能力等个体特征, 配对关系的神经内分泌机制几方面综述了田鼠属动物婚配制度的研究进展, 同时从生态学、比较心理学、生理学、神经生物学等方面探讨择偶行为研究范式的特点。生态学方法揭示, 田鼠属动物具有完整的婚配制度多样性格局, 是婚配制度比较研究的理想哺乳动物类群。运用比较心理学方法, 通过择偶行为实验可直接比较单配制与混交制田鼠, 因而产生了田鼠婚配制度比较研究的二元论。这种流行的二元论择偶实验方法目前尚不能应用到 2 种多配制及 3 种婚配制度的比较研究中。当前呈现的热门趋势是探讨单配性草原田鼠配对关系的神经内分泌机制, 这集中在加压素、催产素和糖皮质激素对社交行为的调节作用上。这些激素如何相互作用来整合地调节草原田鼠的社交行为则有待于进一步研究。

关键词: 田鼠属动物; 婚配制度; 熟悉性; 社会等级; 性二型; 雄性射精能力; 研究范式

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 1000-1050 (2000) 01-0067-09

婚配制度研究经历了利用生态学、行为学、比较心理学、形态学、生理学等不同学科背景知识独立分析阶段, 到近十年来分子生物学的方法和技术的成功运用, 而进入探讨其分子水平上近因机制的阶段。同时, 出现多门学科相互交叉融合的综合研究局面, 形成了一些鲜明的研究范式。

田鼠亚科动物 (Microtine) 种间亲缘关系密切, 但婚配制度差异显著, 是将野外观察和室内实验结合起来比较研究的理想对象^[1-5]。田鼠婚配制度研究的关键在于揭示动物野外种群的社会组织 (social organization) 结构, 及其室内择偶行为 (mate choice) 和亲本行为 (parental care) 的格局。由于田鼠亲本行为的进展已有综述报道^[6], 本文主要论述择偶行为的研究进展以探讨婚配制度的研究范式。

1 婚配制度的生态格局

婚配制度是指根据同种群动物个体在一个繁殖季节里获得配偶数多寡、两性个体是否都具有双亲行为、两性个体配对关系 (pair-bonding) 的紧密程度和持续时间而划分的雌雄婚配分类系统^[6, 7]。婚配制度可分为单配制 (monogamy)、一雄多雌制 (polygy-

* 基金项目: 得到国家自然科学基金项目 (G9470117)、国家教委优秀青年教师基金项目和中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金项目的资助

* 现在中国医学科学院实验动物研究所; ** 通讯作者

作者简介: 赵亚军 (1968-), 男, 博士。研究方向: 动物行为学和生态学

收稿日期: 1999-02-01; 修回日期: 1999-05-28

ny) 一雌多雄制 (polyandry) 和混交制 (promiscuity) 等 4 种基本类型。除单配制外, 其它 3 种总称为多配制 (polygamy)。兽类中, 97% 的物种为一雄多雌制^[8], 混交制也较常见, 单配制较少, 一雌多雄制甚为罕见。南非裸曙鼠具有纯社会性 (eusociality) 特征^[9,10], 被认为是一雌多雄制。近年来, 发现单配制松田鼠 (*Microtus pinetorum*) 也具有此特征^[11]。所以, 田鼠属动物具备完整的婚配制度多样性格局。

在野外运用活捕和无线电遥测技术进行的生态研究表明, 田鼠社会组织的种间差异很大。在繁殖季节, 草原田鼠 (*M. ochrogastr*) 和松田鼠各自的雌雄鼠共巢现象很常见^[12~14], 且巢区面积近乎相等^[15], 表现出单配制特征。山地田鼠 (*M. montanus*) 和草甸田鼠 (*M. pennsylvanicus*) 各自雌雄鼠很少共巢^[16,17], 雄性巢区面积大于雌性, 雌雄间巢区均相互重叠^[15], 母鼠和未断奶幼仔构成家庭, 具有混交制的特征。雌雄泰加田鼠 (*M. xanthognathus*) 很少共巢, 雄性巢区面积大于雌性, 雄性之间巢区不重叠, 但 1 个雄性可与 2 个以上雌性重叠巢区, 母鼠与未断奶子女组成家庭^[18,19], 显示一雌多雄制特点。

由于季节和种群密度等因子的影响, 田鼠社会组织会发生一些变化^[20~22]。在冬季, 草原田鼠以一雄一雌为核心单位加上恋家子女 (philopatry offspring), 以及游荡的雄鼠, 构成扩大的单配制家庭^[23]; 汤氏田鼠 (*M. townsendii*) 雌亲与恋家雌性断奶鼠构成母系家庭 (matrilineal family), 这种偏雌性比的社会组织具有一雌多雄制的特征^[24,25]。

2 择偶行为

运用比较心理学的方法, 在室内通过设计一种迷宫装置可以直接研究田鼠的择偶行为^[26]。田鼠是检验择偶行为与婚配制度关系的良好材料, 不同种类田鼠的比较实验证实个体择偶行为与种群的婚配制度密切相关^[27,28]。建立婚配制度与择偶行为联系的因素有多个, 分述如下。

2.1 熟悉性

熟悉性对择偶行为具有长期和短期的效应^[29,30]。熟悉性择偶实验的结果支持上述野外的观察: 交配后, 雌、雄草原田鼠均表现对熟悉异性的喜好^[26,31]; 山地和草甸田鼠雌雄性并无对熟悉异性有明显的喜好倾向^[28,32,33], 其结果也支持草原田鼠为单配制、山地和草甸田鼠为多配制的模型预测^[34,35]。

2.2 雄性优势

优势作为与交配成功有关的个体属性在哺乳类中得到广泛的研究。经过同性竞争和雌性选择, 大多数哺乳类中优势雄性个体赢得明显不同的获取性伴侣的机会, 导致种群中雄性间悬殊的繁殖成功^[36]。大量的实验表明, 雌性主动选择雄性的根据往往是雄性的社会等级^[37~40]。

2.3 交配近况

交配近况 (recency of mating by potential mate) 反映被选择实验鼠交配状态和潜力, 因而用来比较不同种田鼠配偶选择倾向。草原田鼠、山地田鼠和草甸田鼠的比较实验结果说明, 单配制田鼠雌雄性均避免与新近交配的异性交配, 多配制田鼠对异性的交配近

况并无选择性^[28, 41, 42]。交配近况预示交配潜力下降及受精失败风险,因而交配近况是择偶权衡 (trade-off) 的一个因子。现已初步揭示田鼠防止受精失败的生理机制。直接证据是,雄性射精能力随连续射精系列的变化与田鼠的婚配制度有关:混交制田鼠第三次射精的精子数为首次的 50% 左右,单配制田鼠则仅有 30% 左右^[42]。间接证据是草原田鼠对麻醉后无交配近况的异性探究和友好时间显著地多,山地和草甸田鼠则无选择性^[28]。

然而,以上 3 个因素的择偶行为的比较研究方法仅可以区分单配制与非单配制田鼠^[28],尚未能区分一雄多雌制与混交制田鼠。根据熟悉性水平,进行配偶 (一对雌雄鼠至少生育一胎)、熟悉 (一对雌雄鼠仅有交配行为发生) 和陌生关系两两比较实验,初步发现布氏田鼠 (*M. brandti*) 可能是一雄多雌制的:雄鼠对配偶、熟悉和陌生雌鼠均无选择,而雌鼠的选择均显著大于陌生雄鼠^[43]。但该研究尚未排除布氏田鼠是混交制的可能^[44]。

总之,迄今这种比较心理学的实验研究只能进行单配制和多配制或单配制和混交制 2 种田鼠择偶特征的比较,可称为婚配制度研究的二元论^[5]。这种比较模型还不能把单配制、一雄多雌制、混交制 3 种类型的田鼠一一区分开来。

3 个体特征与婚配制度的关系

Dewsbury 认为婚配制度是该种个体在对其社会环境的生态适应及其进化过程中形成的微妙而又复杂的行为综合体,对田鼠婚配制度有关的个体特征采取深入而细致的分析,则对把握田鼠种类的繁殖策略十分必要^[5]。他把草原田鼠、松田鼠、山地田鼠和草甸田鼠等 4 种动物的社会组织、个体形态、发育、雄性射精能力、交配行为、双亲行为和社交倾向等特征作了比较,寻找一些种间差异显著的、稳定的个体行为和生理形态特征,以期建立个体特征与婚配制度的联系。他的结论是,单配制草原田鼠和松田鼠个体特征总是相近或类似,而多配制山地田鼠和草甸田鼠的个体特征相似^[5]。但是,山地田鼠和草甸田鼠都为混交制种类已成共识^[5],故这种综合分析还是没有对单配制、一雄多雌制和混交制进行全面的比较研究。

将 16 种田鼠属动物的体长性二型及睾丸相对尺度与婚配制度做关联分析,发现两者的变异存在较一致的关系:单配制草原田鼠和松田鼠的偏雄性二型最小且睾丸较小,混交制山地田鼠和草甸田鼠的偏雄性二型小或大但睾丸较大,而一雄多雌制根田鼠和泰加田鼠的偏雄性二型最大且睾丸相对尺度最小,所以,用体长性二型及睾丸相对大小数据可以预测田鼠的婚配制度类型^[45, 46]。但有人认为体重性二型更能反映出田鼠婚配制度的差异^[47]。这些表明,尽管存在指标争议,田鼠物种个体特征与其婚配制度的内在联系毋庸置疑,这是研究婚配制度的重要依据。

根据田鼠偏雄性二型按单配制、混交制和一雄多雌制序列递增的结果^[45, 46],笔者认为田鼠属动物中雄性优势等级很可能以一雄多雌制种类最高、等级关系最稳定、混交制次之而单配制最小。但有关草原田鼠和山地田鼠的雄性优势等级和择偶行为关系的实验结果^[28]与这个预测相反。这有待于进一步的研究加以证实。

4 单配制的神经内分泌基础

以 Carter 和 Insel 等为代表的学者对单配制草原田鼠择偶的神经内分泌机制进行了长期的研究。他们认为,草原田鼠体内释放的一些激素与其单配性社交行为有关,而社交行为有助于这些激素的释放;这些激素是催产素 (oxytocin, OT)、加压素 (vasopressin, AVP) 和肾上腺糖皮质激素 (adrenal glucocorticoid)^[5, 26, 48-54]。

OT 和 AVP 是 2 种神经肽,均在下丘脑的相似部位合成,都含有 9 种氨基酸且只有 2 种彼此不同。但是,对 OT 和 AVP 在田鼠单配性形成中神经生理作用的明确认识始于 90 年代。截至目前,Carter 等人已经能够证实催产素促进社交性的假说^[26, 48, 49]。中枢神经系统和外周循环系统 OT 注射及无 OT 注射的 3 种雌性草原田鼠相比较,第一种对雄性攻击性很小,亲近行为 (amicability) 更多^[55]。直接将 OT 注射进脑室,6 h 后雌性草原田鼠迅速作出对雄性的亲近行为,若注射一种 OT 的拮抗剂阻滞 OT 受体时则不再出现这种社交效应^[26]。进一步研究发现,草原田鼠和松田鼠的边缘系统 OT 受体分布模式相同,而与混交制山地田鼠和草地田鼠不同^[49, 53]。

在草原田鼠中,OT 的作用在于促进单配性配对结合关系的形成,那么是哪种激素影响护偶行为 (交配后雄性相互攻击行为)? Carter 和 Insel 等人已经证实这种激素就是 AVP。草原田鼠在发生性行为和其它社交行为期间,OT 和 AVP 都会被释放出来。田鼠脑部 AVP 受体分布格局与婚配制度有关,即单配制与混交制田鼠相比截然不同:通过 ¹²⁵I-sarc-AVP 标记和放射自显影技术,发现嗅球 (olfactory bulb)、交叉带 (diagonal band)、终纹床核 (bed nucleus of the stria terminalis, BST)、杏仁体 (amygdala) 和垂体 (thalamus) 的柱状细胞层中 AVP 受体密度是草原田鼠高于山地田鼠,而在外隔 (lateral septum, LS)、外纒 (lateral habenula) 及中央灰核 (central gray) 中是山地田鼠显著高于草原田鼠;单配制松田鼠与混交制草甸田鼠相比较,AVP 受体分布也具有类似的差异^[56]。利用原位杂交技术和免疫组化方法研究证明,田鼠都具有 AVP 分布的性别差异:雄性田鼠 BST 和杏仁核 (medial amygdaloid nucleus, MA) 中 AVP mRNA 表达或免疫反应染色 (AVP-ir) 细胞数明显多于雌性,而 LS 和侧纒中 AVP-ir 纤维密度也显著高于雌性^[57-59]。雄性草原田鼠与雌性共居 3 d 后,其 LS 的 AVP-ir 纤维丛密度明显下降,之后回升,而一旦母鼠生育后再次下降^[57]。交配后雄性 LS 中 AVP-ir 密度下降伴随着 BST 中 AVP mRNA 表达的增加,这提示 LS 接受 BST 的 AVP 能神经元投射^[59]。

脑室注射法可直接证明 AVP 对雄性草原田鼠择偶行为和父本行为 (paternal behavior) 的调节作用。对不具性经历的雄性草原田鼠进行侧脑室 AVP 注射能够增强择偶和护偶行为,注射一种 AVP 拮抗剂 (d(CH₂)₅ [Tyr(Me)] AVP) 可降低择偶和护偶行为^[60]。对雄性草原田鼠进行 LS 的 AVP 注射可增强父本行为,注射这种 AVP 拮抗剂则降低父本行为^[59]。这些实验提示体内后叶加压素的含量变化与雄性草原田鼠的择偶、护偶及父本行为有关。

综合分析上述研究结果,表明 OT 和 AVP 在形成单配制社交关系中所起的作用是

相互制约的。AVP 除了维持内环境稳定的基本生理作用外，也具有支配父本行为、择偶及护偶行为的作用；而 OT 除生殖作用外，也加快母本行为形成，通过母爱作用影响配偶或父鼠以降低 AVP 的原始攻击效应，从而促使对配偶的亲进行为得以显现并维持^[26, 48, 49, 53]。

除 OT 和 AVP 外，Carter 等人还研究了包括皮质酮（corticosterone）在内的肾上腺糖皮质激素对社交行为的调节作用。无异性社交经历的雌性草原田鼠与一陌生雄性共居后，血清皮质酮水平明显比共居前低；经过肾上腺摘除术处理的雌性草原田鼠与雄性共居 1 h 后就能对雄鼠做出择偶行为；相反，正常雌性需要 3 h 的共居时间才能对雄性做出择偶行为；已形成单配性配偶关系的雌性，再与陌生雄性共居 3 h 则血清皮质酮水平反而升高^[50]。有过异性交往经历的雌性草原田鼠，其新的择偶行为的形成可被肾上腺摘除术及注射外源皮质酮的处理所抑制，但以前建立的社交关系并不受影响^[50]。这提示社交刺激调节草原田鼠的肾上腺活动，反之亦然。实际上，草原田鼠从出生、性成熟直到社交的这几个不同阶段，其糖皮质激素呈下降趋势。例如新生草原田鼠的肾上腺异常活跃，只要把幼鼠从母亲身边移开几分钟就能使其糖皮质激素水平升高；而要使混交制山地田鼠的糖皮质激素水平升高，就得对其施加更大的压力^[54]。由此推测，在发育过程中糖皮质激素水平的变化影响着雄激素的变化，比如使雄激素水平下降，减弱性征的雌雄二态性，加强单配性的配对关系，增进雄性成年后的父本行为等^[51]。但是草原田鼠的肾上腺和生殖腺如何相互作用调节单配性配对关系，有待研究。

综上所述，AVP、OT 和肾上腺糖皮质激素分别调控着草原田鼠单配性择偶和护偶行为^[48, 49]。肾上腺糖皮质激素是通过下丘脑—垂体—肾上腺（hypothalamus-pituitary-adrenal, HPA）轴影响社交行为，这属于下丘脑室旁核（paraventricular nucleus, PVN）释放的促肾上腺皮质激素释放激素（corticotropin-releasing-hormone, CRH）系统，即 CRH 系统。而 AVP、OT 属于非 CRH 系统^[61]。这说明单配性配对关系是通过多个神经内分泌机制来调节的。

那么非 CRH 系统和 CRH 系统如何协同作用影响社交行为？用即刻早期基因（immediate early gene, IEG）中 c-fos 表达作为脑细胞激活标志，发现哺乳期母鼠的 PVN 等处的 AVP 和 OT 能神经元有 Fos 阳性反应，提示 CRF、AVP 和 OT 存在解剖学上的联系^[61]。那么具体的联系怎样？这些激素又如何调节一雄多雌制和混交制田鼠的社交行为？这些问题还有待于进一步的研究和探讨。

参 考 文 献

- [1] Christian J J. Social subordination, population density and mammalian evolution [J]. *Science*, 1970, 168: 84~90.
- [2] Dewsbury D A. Diversity and adaptation in rodent copulatory behaviour [J]. *Science*, 1975, 190: 947~954.
- [3] Dewsbury D A. The individual attributes generate contrasting degrees of sociality in voles [A]. In: Tamarin R H, Ostfeld R S, Pugh S R, Bujaska G eds. Social systems and population cycle in voles [C]. Basel: Birkhauser, 1990. 1~9.
- [4] Tamarin R H, Ostfeld R S, Pugh S R, Bujaska G. Social systems and population cycles in voles [M]. Basel: Birkhauser, 1990. 299.
- [5] Wang Z X, Insel T R. Parental behavior in voles [A]. In: Peter J B et al. eds. Advances in Study of Behavior [C]. New York: Academic, 1996. 25: 1~35.
- [6] Trivers R L. Parental investment and sexual selection [A]. In: Campbell B ed. Sex Selection and the Descent of Man [C]. Chicago: Aldine, 1972. 139~179.
- [7] Emlen S T, Oring L W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems [J]. *Science*, 1977, 197: 215~223.
- [8] Kleiman D F. Monogamy in mammals [J]. *Q Rev Biol*, 1977, 52: 36~69.
- [9] Sherman P W, Jarvis J U W, Braude S H. Naked rats [J]. *Sci Am*, 1992, 267: 72~78.
- [10] Jarvis J U M, O'Riain M J, Bennett N C, Sherman P W. Mammalian eusociality: a family affair [J]. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 47~51.
- [11] Solomon N G. Eusociality in a microtine rodent [J]. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 264.
- [12] FitzGerald R W, Madison D M. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1983, 13: 183~187.
- [13] Getz L L, Carter C S. Social organization in *Microtus ochrogaster* population [J]. *Biologist*, 1980, 60: 134~146.
- [14] Getz L L, Hofmann J E. Social Organization in free living prairie voles, *Microtus ochrogaster* [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1986, 18: 275~282.
- [15] Gaulin S J C, FitzGerald R W. Home-range size as a predictor of mating system in *Microtus* [J]. *J Mamm*, 1988, 69: 311~319.
- [16] Jannett F J Jr. Nesting patterns of adult vole, *Microtus montanus*, in field populations [J]. *J Mamm*, 1982, 63: 495~498.
- [17] Madison D M. An integrated view of the social biology of *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Biologist*, 1980, 62: 20~30.
- [18] Wolff J O. Social organization of the taiga vole (*Microtus xanthognathus*) [J]. *Biologist*, 1980, 62: 34~45.
- [19] Wolff J O, Lidicker W Z Jr. Communal winter nesting and food sharing in taiga voles [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1981, 9: 237~240.
- [20] Boonstra R, Krebs C J, Gains M S, Johnson M L, Craine I T M. Natal philopatry and breeding systems in voles (*Microtus* spp.) [J]. *J Anim Ecol*, 1987, 56: 655~673.
- [21] Getz L L, Hofmann J E, Carter C S. Mating system and population fluctuations of the prairie voles, *Microtus ochrogaster* [J]. *Am Zool*, 1987, 27: 909~920.
- [22] Madison D M, McShea W J. Seasonal change in reproductive tolerance, spacing and social organization in meadow voles: A microtine model [J]. *Am Zool*, 1987, 27: 899~908.
- [23] Getz L L, McGuire B, Pizzuto T, Hofmann J E, Frase B. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) [J]. *J Mamm*, 1993, 74: 44~58.

- [24] Lambin X. Sex ratio variation in relation to female philopatry in Townsend's voles [J]. *J Anim Ecol*, 1994, 63: 945~953.
- [25] Lambin X, Krebs C J. Spatial organization and of mating system of *Microtus townsendii* [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1991, 28: 353~363.
- [26] Carter C S, Getz L L. Monogamy and the prairie vole [J]. *Sci Am*, 1993, 268: 70~74.
- [27] Insel T R, Preston S, Winslow J T. Mating system in the monogamous male: behavioral consequences [J]. *Physiol Behav*, 57: 615~627.
- [28] Salo A L, Dewsbury D A. Three experiments on mate choice in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) [J]. *J Comp Psychol*, 1995, 109: 42~46.
- [29] Ferkin M H. The effect of familiarity on social interactions in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*: a laboratory and field study [J]. *Anim Behav*, 1988, 36: 1816~1822.
- [30] Fortier G M, Erskine M S, Tamarin R H. Female familiarity influences odor preferences and plasma estradiol levels in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Physiol Behav*, 1996, 59: 205~208.
- [31] Getz L L, Carter C S. Prairie-vole partnerships [J]. *Am Scientist*, 1996, 84: 56~62.
- [32] Shapiro L E, Austin D, Ward S E, Dewsbury D A. Familiarity and female mate choice in two species of voles *Microtus ochrogaster* and *M. montanus* [J]. *Anim Behav*, 1986, 34: 90~97.
- [33] Shapiro L E, Dewsbury D A. Differences in affiliative behavior, pair bonding and vaginal cytology in two species of *Microtus ochrogaster* and *M. montanus* [J]. *J Comp Psychol*, 1990, 104: 268~274.
- [34] Dewsbury D A. An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents [J]. *Biologist*, 1981, 63: 138~162.
- [35] Dewsbury D A. The comparative psychology of monogamy [J]. *Nebraska Symposium on Motivation*, 1988, 35: 1~50.
- [36] Dewsbury D A. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction [J]. *Q Rev Biol*, 1982, 47: 1~33.
- [37] Hoffmeyer I. Responses of female bank vole (*Clethrionomys glareolus*) to dominant vs. subordinate conspecific male and to urine odors from dominant vs. subordinate males [J]. *Behav Neural Biol*, 1982, 36: 178~188.
- [38] Shapiro L E, Dewsbury D A. Male dominance, female choice and male copulatory behavior in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *M. montanus*) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1986, 18: 267~274.
- [39] Drickamer L C. Oestrous female house mice discriminate dominant from subordinate males and sons of dominant from sons of subordinate males by odour cues [J]. *Anim Behav*, 1992, 32: 293~305.
- [40] Horne T J, Ylonen H. Female bank voles (*Clethrionomys glareolus*) prefer dominant males; but what if there is no choice? [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1996, 38: 401~405.
- [41] Ferguson B, Fuentes M, Sawrey D K, Dewsbury D A. Male preferences for unmated versus mated females in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *M. montanus*) [J]. *J Comp Psychol*, 1986, 100: 243~247.
- [42] Pierce J D Jr, Dewsbury D A. Female preferences for unmated versus mated males in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *M. montanus*) [J]. *J Comp Psychol*, 1991, 105: 165~171.
- [43] Pierce J D Jr. Patterns of sperm allocation across successive ejaculates in four species of voles (*Microtus*) [J]. *J Repro Fertil*, 1990, 88: 141~149.
- [44] 尹峰, 房继明. 布氏田鼠的择偶行为 [J]. *动物学报*, 1998, 44 (2): 162~169.
- [45] Heske E J, Ostfeld R S. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles [J]. *J Mamm*, 1990, 71: 510~519.
- [46] Ostfeld R S, Heske E J. Sexual dimorphism and mating system in voles [J]. *J Mamm*, 1993, 74: 230~233.
- [47] Boonstra R, Gilbert B S, Krebs C J. Mating system and sexual dimorphism in mass in Microtines [J]. *J Mamm*, 1993, 74: 224~229.
- [48] Carter C S, DeVries A C, Getz L L. Physiological substrates of mammalian monogamy: the prairie vole model [J]

- . *Neurosci Biobehav Rev* , 1995 , 19 : 303~314.
- [49] Carter C S , DeVries C A , Taymans S E , Roberts R L , Williams J R , Getz L L. Peptides , steroids and pair bonding [J] . *Annals of the New York Academy of Sciences , Integrative Neurobiology of Affiliation* , 1997 , 807 : 260~272.
- [50] DeVries A C , DeVries M B , Taymans S , Carter C S. Modulation of pair bonding in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) by corticosterone [J] . *Proc Natl Acad Sci USA* , 1995 , 92 : 7744~7748.
- [51] DeVries A C , DeVries M B , Taymans S , Carter C S. Stress has sexually dimorphic effects on pair bonding in prairie voles [J] . *Proc Natl Acad Sci USA* , 1996 , 93 : 11980~11984.
- [52] Insel T R , Carter C S. The monogamous brain [J] . *Nat History* , 1995 , 104 : 12~14.
- [53] Insel T R , Hulihan T J. A gender-specific mechanism for pair bonding : oxytocin and partner preference formation in monogamous voles [J] . *Behav Neurosci* , 1995 , 109 : 782~789.
- [54] Roberts R L , Zullo A , Carter C S. Perinatal steroid treatment alters alloparental affiliative in prairie voles [J] . *Horm Behav* , 1996 , 30 : 576~558.
- [55] Carter C S , Williams J R , Witt D M , Insel T R. Oxytocin and social bonding [J] . *Annals of the New York Academy of Sciences* , 1992 , 652 : 204~211.
- [56] Insel T R , Winslow J T , Witt D M. Patterns of brain vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents [J] . *J Neurosci* , 1994 , 14 : 5381~5392.
- [57] Bamshad M , Novak M A , DeVries G J. Cohabitation alters vasopressin innervation and paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) [J] . *Physiol Behav* , 1994 , 56 : 751~758.
- [58] Kirkpatrick B , Carter C S , Newman S W , Insel T R. Axon-sparing lesions of the medial nucleus of the amygdala decrease affiliative behaviors in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) : behavioral and anatomical specificity [J] . *Behav Neurosci* , 1994 , 108 : 501~513.
- [59] Wang Z X , Ferris C F , DeVries G J. Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) [J] . *Proc Natl Acad Sci USA* , 1994 , 91 : 400~404.
- [60] Winslow J T , Hastings N , Carter C S , Harbaugh C R , Insel T R. A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles [J] . *Nature* , 1993 , 365 : 545~548.
- [61] 钱忠明 , 肖德生 , 徐斌 . C-fos 表达与心理应激脑机制的研究 [J] . *生理科学进展* , 1997 , 28 : 52~54.

STUDY PARADIGMS OF MATING SYSTEMS IN VOLES

ZHAO Yajun FANG Jiming SUN Ruyong

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

Abstract : The proceeding of mating system studies in voles were reviewed , based on the ecological patterns of social organization , factors affecting mate choice , sexual dimorphisms , male ejaculatory capacity , neuroendocrinological mechanism for social pair bonding . Various study paradigms of mating systems in voles were also introduced , with methodological aspects including of ecology , comparative psychology , physiology and neurobiology . First , ecologists have discovered that the voles represent a group of closely related species with contrasting patterns of social organization , and provide integrate diversity of mating systems : monogamy , polygyny , polyandry and promiscuity . Second , ethologists , using approaches of comparative psychology , have established mating systems as association with mate choices among intersexual individuals by familiarity , social dominant rank , and recency of mating by

potential mate. The association was limited to a comparison between monogamous and promiscuous vole species. And the association based on the dichotomous comparison has not been examined among monogamous, polygynous and promiscuous vole species. The dichotomy was so prevailing in the past that the research of relationship between mate choice and mating systems in voles was incomprehensive. Third, neurobiologist, collaborating with behavioral ecologists, has found that prairie vole is an excellent model system for the neurobiological bases of pair bonding in monogamy, suggesting that two neuropeptide hormones, vasopressin and oxytocin, and adrenal glucocorticoid with their pathways in the central nervous system appear to influence pair bonding and various aspects affiliation in monogamous voles. Exactly how these hormones interact and integrally affect social behavior remains to be defined, as do their roles in the non-monogamous vole species.

Key words : Voles ; Mating systems ; Familiarity ; Dominant rank ; Sexual dimorphisms ; Male ejaculatory capacity ; Study paradigms

万方数据
WANFANG DATA