

# 根田鼠母体捕食应激对其子代 运动及探究行为的作用

吴雁<sup>1</sup> 边疆晖<sup>2,3\*</sup> 刘季科<sup>4</sup>

(1 杭州师范学院生命科学学院, 杭州, 310036) (2 中国计量学院生命科学学院, 杭州, 310018)

(3 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001) (4 浙江大学生命科学学院, 杭州, 310027)

**摘要:** 本文研究了根田鼠母体捕食应激对其子代运动及探究行为的作用。母体自妊娠中期至分娩期间, 每天被短暂且重复地暴露给艾鼬。分娩后, 对母体及其子代正常饲养。在子代性成熟后, 分别测定其运动和探究行为。母体捕食应激显著降低子代的运动时间和频率。在探究行为中, 母体捕食应激子代的探究潜伏期和探究时间均显著大于对照子代; 其次, 母体捕食应激雌性子代的探究次数显著小于对照。另外, 个体的运动水平以及探究潜伏期和探究次数均存在性别差异。本研究结果表明, 田鼠类母体捕食应激对其子代运动和探究行为有显著的抑制作用, 由此可能对子代适合度, 乃至种群波动产生负效应。

**关键词:** 根田鼠; 母体捕食应激; 子代; 运动; 探究行为

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2006) 03 - 0235 - 06

## Effects of predator-induced maternal stress on offspring's locomotor activity and exploring behavior in root voles

WU Yan<sup>1</sup>, BIAN Jianghui<sup>2,3\*</sup>, LIU Jike<sup>4</sup>

(1 College of Life Science, Hangzhou Teachers College, Hangzhou, 310036, China)

(2 College of Life Science, China Jiliang University, Hangzhou, 310018, China)

(3 Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001, China)

(4 College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310027, China)

**Abstract:** This study compared locomotor activity and exploring behavior of offspring from mothers stressed by predator with those from non-stressed mothers in root voles (*Microtus oeconomus*). Pregnant mothers were exposed to a predator at 9 - 11 days of pregnancy by placing cages housing this mothers away 200 cm a cage housing the steppe polecat until confinement. Their offspring then were housed under standardized laboratory conditions. At adulthood, we measured locomotor activity and exploring behavior with laboratory made test-boxes, respectively. In locomotor activity, offspring from stressed mothers spent less time on locomotor activity and had lower activity frequency than offspring from non-stressed mothers. In exploring behavior, offspring from stressed mothers had higher exploring latency and longer exploring time compared to offspring from non-stressed mothers. Moreover, prenatally stressed female offspring had lower exploring times than control female offspring. Significant sex differences were observed in individual locomotor activity levels and exploring latencies and exploring times. The results in present study indicated that predator-induced maternal stress had adverse effects on offspring locomotor activity and exploring behavior, which may have influence on population dynamics.

**Key words:** Exploring behavior; Locomotor activity; Offspring; Root voles (*Microtus oeconomus*)

在行为生态学中, 动物行为可塑性 (flexibility, Lima and Dill, 1990; Newman, 1992)、行为决策 (behavioral decision, Lima and Dill, 1990)、边界值理论 (marginal value theorem, Charnov, 1976)、放弃密度假说 (give up density hypotheses,

Brown, 1988) 和理想自由分布学说 (ideal free distribution, Fretwell and Lucas, 1970; Fretwell, 1972) 等概念和理论的提出, 对行为生态学的发展和动物行为的认识具有重要推动作用。在生态时间内, 动物能获取环境信息并对此具有一定的评估能力, 是

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370249, 30570294)

作者简介: 吴雁 (1965 -), 女, 博士, 副教授, 从事神经内分泌及生理生态学研究。

收稿日期: 2005 - 12 - 16; 修回日期: 2006 - 03 - 21

\* 通讯作者, correspondence author, E-mail: bjh@nwpb.ac.cn

构上述概念学说的基础。动物的运动 (locomotor activity) 是相对于其静止而言的移动, 是动物进行环境资源的信息获取及从事繁殖、取食等而表现出的最基本的活动形式, 因而动物的运动水平和探究行为与其适合度有密切关系。

母体应激可影响其子代的生长发育 (Weinstock, 1997)。然而, 在母体应激对子代运动和探究行为作用的研究中, 其对象仅囿于实验动物, 且应激源主要为束缚、光照和噪音等 (Poltyrev *et al.*, 1996; Vallee *et al.*, 1997; Braastad, 1998)。由于不同应激源可产生不同结果, 因此, 在自然应激源条件下, 探讨母体应激对其子代运动和探究行为的效应具有重要的生态学意义。

本文以青藏高原高寒草甸生态系统主要植食性啮齿动物根田鼠 (*Micortus oeconomus*) 为对象, 以捕食风险为应激源, 研究母体捕食应激对其子代运动及探究行为的效应, 并探讨该效应的生态学意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物及处理

本研究于1998年8~9月, 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区, 活捕根田鼠200余只建立实验群体。选择运动活泼、被毛光泽的成体为实验个体, 置于TPX-CP-4 (18.00 cm × 16.00 cm × 13.00 cm) 聚丙烯饲养笼 (苏州塑料一厂生产), 每只单笼适应性饲养5个月。以木屑和脱脂棉为巢材, 供给充足饮水和兔颗粒饲料 (北京实验动物饲养中心生产)。室温控制在 $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , 光照周期为16L:8D。于同一时间和地区, 捕获1只成体雄性艾鼬 (*Mustela eversmanni*) 为捕食应激源。艾鼬置于50 cm × 45 cm × 30 cm的特制铁丝笼内饲养, 以软布类物质为巢材。食物为猪内脏器官。

根田鼠被适应性饲养后, 在透明聚丙烯饲养笼 (44.60 cm × 31.40 cm × 20.00 cm) 中异性配对。由于根田鼠雌体阴道栓形成期短且易脱落, 难以据此判别受精时间。通过预实验发现, 配对后, 若雌体体重陡增3~4 g, 则此时已妊娠9~11 d。因而配对后, 每隔2日测定雌体体重, 以判定雌体是否妊娠。判定妊娠后, 取出雄体。

将妊娠个体随机分为对照组和处理组。在母体应激处理组中, 将放有妊娠个体的透明饲养笼置于距艾鼬饲养笼200.00 cm处。考虑自然条件下昼行

性和夜行性捕食者的活动, 以及为避免实验个体对处理时间的适应性, 将处理时间定为每天08:30~23:00, 在该时间段内随机处理4次, 每次1 h, 直至分娩。之后, 恢复正常饲养。在另一实验室, 以同样方法将对照组妊娠雌体置于大小相同且有艾鼬标本的铁丝笼旁。

为保证实验母体均处于其胎儿性未分化的妊娠中期阶段, 将母体分娩时间与判定妊娠的时间之差小于7 d的实验个体剔除。

子代断乳后, 置于44.60 cm × 31.40 cm × 20.00 cm聚丙烯饲养笼内饲养, 直至性成熟。饲养条件同亲体。

### 1.2 运动水平测定

测试动物为大于100日龄的子代根田鼠。行为测定在木质纤维板制成的运动测定箱中进行 (图1)。该箱体积为180.00 cm × 12.00 cm × 27.00 cm, 分为巢区和运动测定区2部分。巢区体积为20.00 cm × 12.00 cm × 27.00 cm, 运动测定区为160.00 cm × 12.00 cm × 27.00 cm。将测试个体放入运动测定区适应10 min, 再放入巢区适应5 min, 抽出隔板, 测定以下参数: 1) 运动时间: 以5 min为取样单位, 在60 min内, 测定每5 min内个体的运动时间; 2) 运动频次: 以10 cm为间隔, 将运动测定区划分为15个小区, 以墨线在箱底部和侧壁标记, 测定60 min内个体通过的墨线总次数 (次/min)。每次测定毕, 用自来水和75%酒精擦洗实验箱, 以备再次使用。用Qbasic语言自行编制的运动记录程序, 记录实验个体的运动水平。

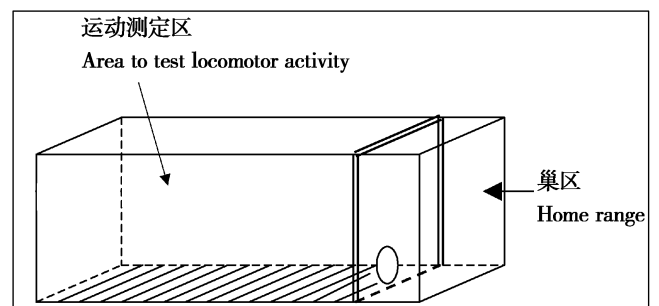


图1 根田鼠子代的运动水平测定箱

Fig. 1 Test-box to measure locomotor activity of offspring in root voles

### 1.3 探究行为测定

探究行为是在品字型迷宫中进行 (图2)。A1和A2为等体积的选择箱 (15.00 cm × 15.00 cm × 25.00 cm), B为连接箱 (13.00 cm × 13.00 cm × 25.00 cm), C为巢箱 (20.00 cm × 20.00 cm × 25.00 cm), 各箱顶部均以透明有机玻璃封盖, 箱

间以内径为 3.00 cm 的塑料管道连接。两个选择箱与适应箱间的距离均为 30 cm。将个体放入巢箱, 适应 10 min, 提取隔板, 开始测定。测定时间为 10 min。测定如下参数: 1) 探究潜伏期: 从测定开始, 至个体进入 A1 或 A2 探究箱的时间间隔, 或在测定期间, 个体离开某一探究箱后, 再进入任意探究箱的时间间隔。测定结束时, 若测定个体不在探究箱, 则该潜伏期记为 10 min 与最后 1 次离开探究箱的时间之差; 2) 探究时间: 测定个体在探究箱滞留的时间; 3) 探究次数: 测定期间, 测定个体进入探究箱 A1 和 A2 的总次数。每次测定后, 用自来水和 75% 酒精擦洗实验箱, 以备再次使用。用秒表记录探究潜伏期和探究时间。

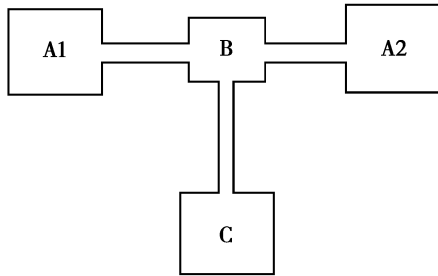


图 2 根田鼠子代探究行为测定箱

A1, A2: 探究箱; B: 连接箱; C: 巢箱

Fig. 2 The test-box to measure exploring behavior of offspring in root voles

A1, A2: Exploring box; B: Link box; C: Home box

#### 1.4 数据统计

在分析运动参数时, 采用二因素重复方差分析 (two-way repeated ANOVAs) 检验不同处理和性别对子代根田鼠运动时间的作用。在分析探究行为中, 以双因素方差分析 (two-way ANOVAs) 检验不同处理和性别对子代探究时间及探究潜伏期的效应。由于运动频次和探究次数不服从正态分布, 因而采用 Mann-Whitney *U* 检验测定上述参数在不同处理间的差异。

## 2 结果

### 2.1 根田鼠母体捕食应激对其子代运动水平的影响

不同处理和性别对子代根田鼠的运动时间有显著影响 (图 3)。在 5 min 的取样单位内, 母体捕食应激子代的运动时间为  $1.45 \pm 0.44$  min, 对照子代为  $2.39 \pm 0.73$  min, 二因素重复方差分析结果表明, 二者有显著差异 ( $F_{1,30} = 9.0162$ ,  $P < 0.01$ ), 但性别与处理对运动时间的交互作用不显著 ( $F_{11,30} = 1.987$ ,  $P > 0.05$ ); 其次, 对照和处理组雄

性子代在 5 min 内的平均运动时间为  $2.13 \pm 0.16$  min, 雌性子代为  $1.71 \pm 0.16$  min, 二者也有显著差异 ( $F_{1,30} = 5.916$ ,  $P < 0.05$ ), 这表明, 个体在运动时间上存在性别间差异。此外, 运动时间在取样单位间存在显著差异 ( $F_{11,330} = 5.955$ ,  $P < 0.01$ )。

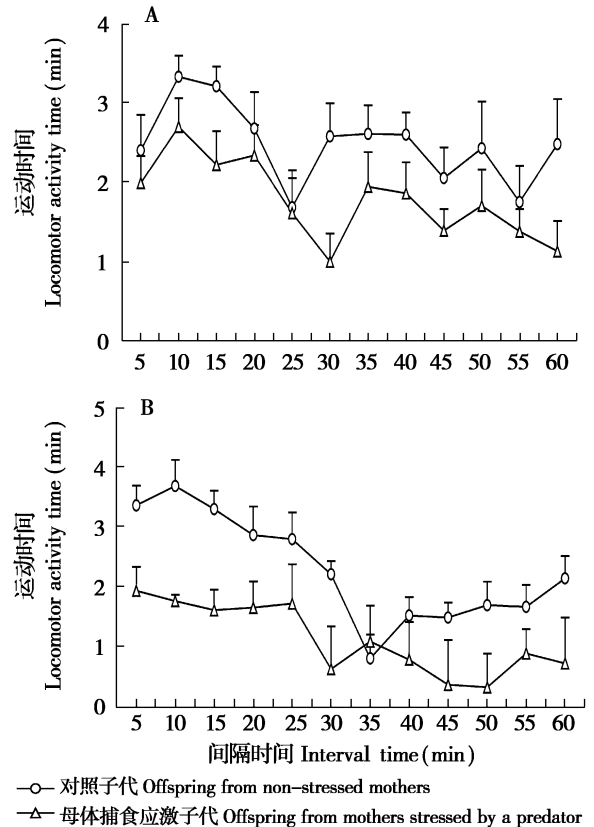


图 3 不同处理根田鼠雄性 (A) 和雌性 (B) 子代的运动时间  
Fig. 3 Locomotor activity time of male A) and female B) offspring from mothers stressed by a predator and from non-stressed mothers in root voles.

性子代在母体捕食应激组和对照组的运动频率分别为  $4.57 \pm 1.99$  次/min 和  $8.68 \pm 1.70$  次/min, 雌性子代则分别为  $3.36 \pm 1.99$  次/min 和  $4.60 \pm 0.93$  次/min, Mann-Whitney *U* 检验结果表明, 母体应激组雄性和雌性子代的运动频次均显著低于对照子代 (雄性子代:  $U = 4$ ,  $P < 0.01$ ; 雌性子代:  $U = 16$ ,  $P < 0.05$ , 图 4); 其次, 对照和处理组雄性子代的平均运动频率为  $6.63 \pm 0.42$  次/min, 雌性子代为  $3.98 \pm 0.43$  次/min, 二者有显著差异 ( $U = 73$ ,  $P < 0.01$ ), 表明, 个体在运动频次上存在性别间差异。

上述结果说明, 母体应激子代有较低的运动水平, 但母体应激处理并没有改变雄性子代运动水平高于雌性子代的运动模式。

### 2.2 根田鼠母体捕食应激对子代探究行为的影响

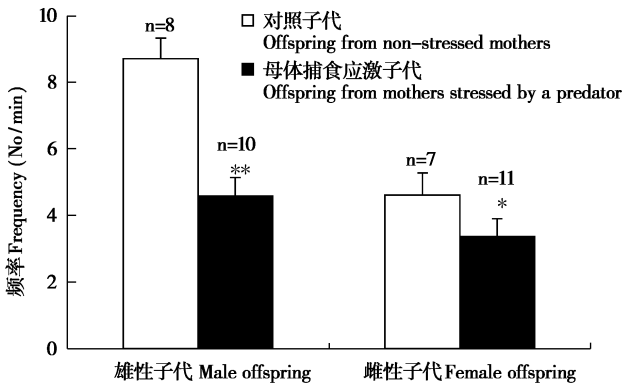


图 4 不同处理根田鼠子代的运动频率

Fig. 4 Frequencies of locomotor activity of offspring from mothers stressed by a predator and non-stressed mothers in root voles  
\*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$

母体捕食应激子代探究潜伏期为  $1.03 \pm 1.01$  min, 对照子代为  $0.63 \pm 0.075$  min, 二者有显著差异 ( $F_{1,287} = 10.07, P < 0.01$ , 图 5); 其次, 对照和处理组雄性子代平均潜伏期为  $0.56 \pm 0.89$  min, 雌性为  $1.09 \pm 0.09$  min, 雄性子代潜伏期显著小于雌性子代 ( $F_{1,287} = 17.93, P < 0.01$ )。另外, 母体捕食应激子代的探究时间为  $0.67 \pm 0.05$  min, 对照子代为  $0.54 \pm 0.04$  min, 二者呈显著差异 ( $F_{1,271} = 4.60, P < 0.05$ ) (图 5), 但性别对探究时间的效应不显著 ( $F_{1,271} = 1.24, P > 0.05$ )。

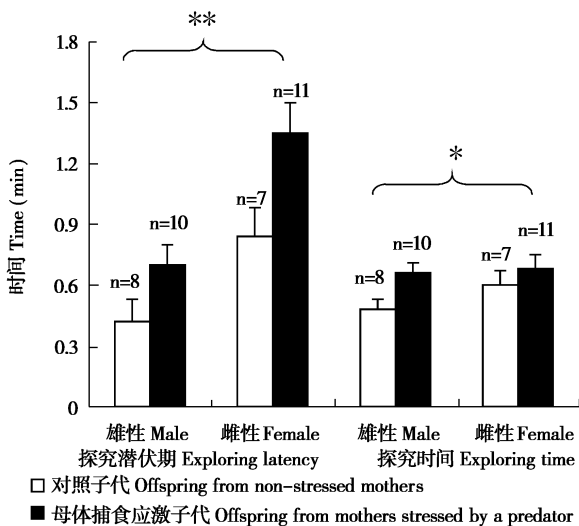


图 5 母体捕食应激根田鼠子代的探究潜伏期和探究时间

Fig. 5 Exploring latencies and exploring time of offspring from mothers stressed by a predator and non-stressed mothers in root voles.  
\*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$

虽然对照雄性子代的探究次数明显大于母体捕食应激雄性子代 (图 6), 但二者之间无显著差异

( $U = 19.50, P > 0.05$ ), 然而, 对照雌性子代的探究次数则显著大于母体捕食应激雌性子代 ( $U = 24.50, P < 0.01$ ); 其次, 对照和处理组雄性子代探究次数显著大于雌性子代 ( $U = 112.50, P < 0.05$ , 图 6), 表明, 个体在探究次数上存在性别间差异。

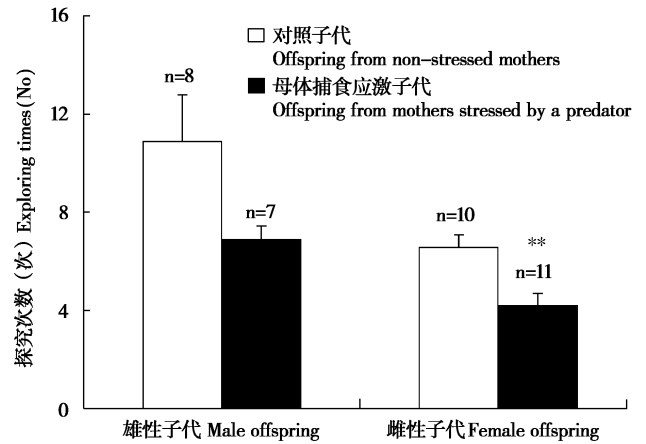


图 6 不同处理根田鼠子代的探究次数

Fig. 6 Exploring times of offspring from mothers stressed by a predator and non-stressed mothers in root voles  
\*\*  $P < 0.01$ .

### 3 讨论

本研究结果表明, 根田鼠母体捕食应激处理显著降低子代的运动时间和运动频率 (图 3, 图 4); 其次, 母体应激子代显著增加探究潜伏期和探究时间, 而其雌性子代则显著降低其探究次数 (图 5, 图 6)。探究潜伏期的增大反映了子代对陌生环境的恐惧, 而过长的探究时间则丧失探究其它环境的机会, 反映了对已熟悉环境的依恋, 说明母体应激处理降低了子代的探究行为。另外, 根田鼠子代的运动水平以及探究潜伏期和探究次数均存在性别差异。这与雄体在婚配制度中的地位及其对资源的获取等因素有关 (Perrot-Sinal *et al.*, 2000)。

母体应激可改变其糖皮质激素、糖皮质激素释放激素、儿茶酚胺和  $\beta$ -内啡肽等激素水平 (Weinstock, 1997; Takahashi *et al.*, 1998)。由于此类激素能进入胎盘血液而到达胎儿大脑, 因而妊娠母体能通过其激素水平的变化影响子代的神经内分泌和内分泌系统及行为 (Ward 1972; Ward and Weisz, 1980; 1984; Pollard, 1984; Migliaccio *et al.*, 1996; Weinstock, 1997; Braastad, 1998; Kay *et al.*, 1998; Matthews, 2002; Marchlewska-Koj *et*

al., 2003a; 2003b)。在行为生理学中, 运动和探究行为的降低反映了其对陌生环境的恐惧和行为的抑制, 属情绪化行为范畴。情绪化行为与边缘系统的杏仁核有密切关系。杏仁核是介导与情绪相关的神经内分泌反应的重要脑区, 其对情绪的作用是通过下丘脑和自主神经系统来实现。对大鼠的研究 (Makino *et al.*, 1994) 表明, 实施慢性重复应激或长期注射糖皮质激素后, 可增加杏仁核促肾上腺皮质激素释放激素 (corticotropin-releasing factor, CRF) 的含量及焦虑行为, 而母体应激可改变子代的下丘脑—垂体—肾上腺 (hypothalamic-pituitary-adrenal, HPA) 轴的功能, 使子代有较高的糖皮质激素水平 (Weinstock, 1997), 因而, 母体应激子代对新异环境所表现出的焦虑行为, 可能是子代较高的糖皮质激素对杏仁核 CRF 含量的影响所致 (Cratty *et al.*, 1995); 其次, 蓝斑也是在应激反应中介导情绪化行为的脑区。已有研究表明, 在大脑皮层和蓝斑中, 母体应激的子代大鼠有较高的去甲肾上腺素 (noradrenaline, NA) 周转率, 而其行为表现出较大的抑制性 (Takahashi and Kalin, 1992)。应激引起的 CRF 对脑干神经元的刺激可导致蓝斑的 NA 周转率的增加 (Chrousos, 1995), 较高的 NA 周转率还可通过减少糖皮质激素受体的数量而降低对 CRF 分泌的抑制作用 (Maccari *et al.*, 1992)。因此, 在本研究中, 母体应激对子代的运动和探究行为的影响, 与母体应激对子代 HPA 轴的功能及脑发育的作用有关。

动物行为目标是使其适合度最大化。动物运动则是构建该行为目标的基本行为。繁殖期田鼠亚科啮齿动物通过增加运动水平以扩大巢区、寻觅性配偶和满足对食物资源的需求 (Gaulin *et al.*, 1990, Perrot-Sinal *et al.*, 1998, 2000)。在自然界中, 当捕食风险增大时, 动物通过减少进行其他运动的机会为代价, 以降低被猎杀的概率 (Clark, 1983; Kotler, 1984; Brown, 1988; Lima and Dill, 1990)。母体捕食应激子代根田鼠运动水平的抑制, 意味着减少或丧失对其适合度的贡献机会。其次, 小型哺乳动物的探究行为与其扩散有密切关系。小型哺乳动物扩散者主要为开始性成熟的亚成体。扩散是否成功取决于个体从出生地斑块迁出 (emigration)、通过非定居区域迁入 (immigration) 陌生斑块定居的 3 个过程 (Aars and Ims, 2000)。母体捕食应激子代探究欲望的弱化和对陌生环境的恐惧, 可影响对新栖息地环境信息的获取, 降低其扩散能力, 因

而对种群内的基因流动和遗传变异产生负效应 (Winters and Waser, 2003; Lenormand, 2002)。

本研究结果表明, 根田鼠母体捕食应激使其子代的运动和探究行为表现出对母体环境的“记忆”。捕食风险环境可导致动物运动水平降低的结论已在不同动物类群中得到验证 (Lima and Dill, 1990; 边疆晖和樊乃昌, 1997; 边疆晖等, 1999)。在本研究中, 当前应激子代在目前相对安全条件下的运动和探究行为, 依然出现与其母亲被暴露给捕食者后应产生的行为特征, 因而当前应激子代的此类行为特征与其母体经历的环境相关。说明应激母体以非遗传方式传递其行为特征, 此结论显然违背传统的遗传学观点, 但这种以非遗传方式传递行为及生活史特征的现象已有大量令人信服的证据 (Bernardo, 1996; Mousseau and Fox, 1998; Lindström, 1999; Lummaa and Clutton-Brock, 2002)。Beckerman 等 (2002) 将子代所出现的此类行为和生活史特征称之为迟滞性生活史特征效应 (delay life-history effects), 并认为, 无论迟滞性生活史特征效应存在于当前子代, 还是在世代间传递, 都将对种群调节具有重要作用, 是引起小哺乳动物种群迟滞性密度制约的关键因子。虽然本研究结果并不能据此得出该母体捕食应激效应可影响种群波动的结论, 但至少可认为, 母体捕食应激对子代运动及探究行为的作用可影响其子代的适合度, 继而可通过个体对种群增长率的贡献而参与到种群调节过程中。

由此, 本研究结果说明, 田鼠类母体捕食应激对其子代运动和探究行为有显著的抑制作用, 并可能对子代适合度, 乃至种群波动产生负效应。

#### 参考文献:

- Aars J, Ims R A. 2000. Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy population. *Am Nat*, **155**: 253 - 265.
- Beckerman A, Benton T G, Kaitala V, Lundberg P. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecol Evol*, **17**: 263 - 269.
- Bernardo J. 1996. Maternal effects in animal ecology. *Am Zool*, **36**: 83 - 105.
- Bian J H, Fan N C. 1997. Relationships between predation risk and animal behavior, and behavioral decision. *Chinese Journal Ecology*, **16** (1): 34 - 39. (in Chinese)
- Bian J H, Jin Z C, Fan N C, Zhou W Y. 1999. Influence of cover on habitat utilization of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **19** (3): 212 - 220. (in Chinese)
- Braastad B. 1998. Effects of prenatal stress on behaviour of offspring of laboratory and farmed mammals. *Applied Animal Behaviour Science*,

- 61: 159–180.
- Brown J S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Ecology Sociobiol*, **22**: 37–47.
- Chamov E L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Thor Pop Biol*, **123**: 151–171.
- Chrousos G P. 1995. The hypothalamic-pituitary-adrenal axis and immune-mediated inflammation. *N Engl J Med*, **332**: 1351–1362.
- Clark J A. 1983. Moonlight's influence on predator/prey interaction between shot-eared owls (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behav Ecol Sociobiol*, **13**: 205–209.
- Cratty M S, Ward H E, Johnson E A, Azzaro A J, Birkle D L. 1995. Prenatal stress increases corticotrophin-releasing factor content and release in rat amygdala minces. *Brain Res*, **675**: 297–302.
- Fretwell S D, Lucas H J Jr. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in bird. *Acta Biotheor*, **19**: 16–36.
- Fretwell S D. 1972. Population in a Seasonal Environment. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Gaulin S J C, FitzGerald R W, Walltell M S. 1990. Sex differences in spatial ability and activity in two vole species (*Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*). *J Comp Psychol*, **104**: 88–93.
- Kay G, Tarcic N, Poltyrev T, Weinstock M. 1998. Prenatal stress depresses immune function in rats. *Physiol Behav*, **63**: 397–402.
- Kotler B P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, **65**: 689–701.
- Lenomand T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol Evol*, **17**: 183–189.
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool*, **68**: 619–640.
- Lindström J. 1999. Early development and fitness in bird and mammals. *Trends Ecol Evol*, **14**: 343–348.
- Lummaa V, Clutton-Brock T. 2002. Early development, survival and reproduction in humans. *Trends Ecol Evol*, **17**: 141–147.
- Maccari S, Momende M, Piazza P V, Simon H, Angelucci L, Le Moal M. 1992. Hippocampal type I and type II corticosteroid receptors are modulated by central noradrenergic systems. *Psychoneuroendocrinol*, **17**: 103–112.
- Makino S, Gold P W, Schulkin J. 1994. Corticosterone effects on corticotrophin-releasing hormone mRNA in the central nucleus of the amygdala and the parvocellular region on the paraventricular nucleus of the hypothalamus. *Brain Res*, **640**: 105–112.
- Marchlewska-Koj A, Kruczek M C, Kapusta J, Pochron E. 2003a. Prenatal stress affects the rate of sexual maturation and attractiveness in bank voles. *Physiol Behav*, **79**: 305–310.
- Marchlewska-Koj A, Kruczek M C, Kapusta J, Kruczek M. 2003b. Prenatal stress modifies behavior in offspring of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Physiol Behav*, **79**: 671–678.
- Matthews S G. 2002. Early programming of the hypothalamo pituitary adrenal axis. *Trends Endocrinol Metabol*, **13**: 373–380.
- Migliaccio S, Newbold R R, Bullock B C, Jefferson W J, Sutton F G, Mclachlan J A, Korach K S. 1996. Alterations of maternal estrogen levels during gestation affect the skeleton of female offspring. *Endocrinology*, **137**: 2118–2125.
- Mousseau T A, Fox C W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol Evol*, **13**: 403–407.
- Newman R. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioSci*, **42**: 671–678.
- Perrot-Sinal T, Ossenkopp K P, Kavaliers M. 2000. Influence of a natural stressor (predator odor) on locomotor activity in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): modulation by sex, reproductive condition and gonadal hormones. *Psychoneuroendocrinology*, **25**: 259–276.
- Perrot-Sinal T, Limes D, Kavaliers M, Ossenkopp K P. 1998. Plasma testosterone level are related to various aspects of locomotor activity in wild-caught male voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Physiol Behav*, **64**: 31–36.
- Pollard J. 1984. Effects of stress administered during pregnancy on reproductive capacity and subsequent development of the offspring of rats: prolonged effects on the litters of a second pregnancy. *Endocrinology*, **100**: 301–306.
- Poltyrev T, Keshet G I, Kay G, Weinstock M. 1996. Role of experimental conditions in determining differences in exploratory behavior of prenatally-stressed rats. *Dev Psychobiol*, **29**: 453–462.
- Takahashi L K, Kalin N H. 1992. Early developmental and temporal characteristics of stress induced secretion of pituitary-adrenal-hormone in prenatally-stressed rat pups. *Br Res*, **558**: 75–78.
- Takahashi L K, Tumer J G, Kalin N H. 1998. Prolonged stress-induced elevation in plasma corticosterone during pregnancy in the rats: implication for prenatal stress studies. *Psychoneuroendocrin*, **23**: 571–581.
- Vallee M, Mayo W, Dellu F, Le Moal M, Simon H, Maccari S. 1997. Prenatal stress induces high anxiety and postnatal handling induces low anxiety in adult offspring: correlation with stress-induced corticosterone secretion. *J Neurosci*, **17**: 2626–2636.
- Ward I J, Weisz J. 1980. Maternal stress alters plasma testosterone in fetal males. *Science*, **207**: 328–329.
- Ward I J, Weisz J. 1984. Differentiation effects of maternal stress on circulating levels of corticosterone, progesterone and testosterone in male and female rat fetuses and their mothers. *Endocrinology*, **114**: 1635–1644.
- Ward I J. 1972. Prenatal stress feminizes and demasculinizes the behavior of males. *Science*, **143**: 212–218.
- Weinstock M. 1997. Does prenatal stress impair coping and regulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis? *Neurosci Biobehav Rev*, **21**: 1–10.
- Winters J B, Waser P M. 2003. Gene dispersal and outbreeding in a philopatric mammal. *Mol Ecol*, **12**: 2251–2259.
- 边疆晖, 樊乃昌. 1997. 捕食风险与动物行为及其决策的关系. 生态学杂志, **16** (1): 34–39.
- 边疆晖, 景增春, 樊乃昌, 周文扬. 1999. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响. 兽类学报, **19** (3): 212–200.