

交叉抚育经历对根田鼠体重发育的影响

孙平^{1, 2, 4} 赵新全^{2*} 赵亚军³ 王德华⁴

(1 河南科技大学动物科技学院, 洛阳 471003)

(2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

(3 中国农业大学设施农业生物环境工程农业部重点实验室, 北京 100083)

(4 中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要: 为检验交叉抚育经历对根田鼠体重发育的可能影响, 监测了雌雄亲生和寄养幼仔的体重生长。结果发现: 在不同发育时期 (2 ~ 70日龄), 雄性亲生与寄养幼仔的体重没有差异; 除第 18和 20日龄外, 其它时期 (2 ~ 16, 25 ~ 70日龄) 雌性亲生与寄养幼仔的体重没有差异; 亲生和寄养幼仔在 25日龄前两性体重差异不明显; 25日龄后两性体重差异显著; 随着日龄的增加, 根田鼠的体重日增长率呈现下降趋势。这些结果表明交叉抚育经历对雄性个体的发育没有影响, 对雌性体重发育可能存在短暂影响, 但持续时间不长 (3 d ≤ T < 9 d); 根田鼠亲生和寄养幼仔体重生长的性别差异均在 25日龄前后形成。

关键词: 根田鼠; 交叉抚育; 体重; 日增长率; 性别差异

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2008) 01-0049-07

Effects of cross-fostering during early postnatal period on body weight development in root vole (*Microtus oeconomus*)

SUN Ping^{1, 2, 4}, ZHAO Xinquan^{2*}, ZHAO Yajun³, WANG Dehua⁴

(1 Animal Science and Technology College Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003 China)

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

(3 Ministry of Agriculture Key Laboratory for Agro-Biological Environmental Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083 China)

(4 Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The laboratory population of root vole (*Microtus oeconomus*) was founded by cross-fostering method. In order to test the effects of fostering on body weight development, body weights of offspring and fostered offspring were measured respectively. The results showed that there was no significant difference in male vole body weights during different developmental periods (2-70 age in days). There was no significant difference in female vole body weight during developmental periods (2-16, 25-70 age in days) apart from 18 and 20 age in days. Before 25 age in days, there were no significant differences in body weight between male and female voles in offspring and fostered offspring separately. The differences of body weight between different sexes reached to the significant level from 25 ages in days. With the increase of age in days, the descendant tendencies of increasing ratio per day were evident among 4 groups of root voles. The regress equations were non-linear. It indicated that the fostering experience had transient influence (3d ≤ T < 9 d) on female rather than on male voles. Sexual dimorphism of body weight were formed at the age of about 25 days in offspring and fostered offspring. Increasing ratio per day of 4 groups of root voles showed similarly descending tendency.

Key words Body weight; Cross-fostering; Increasing ratio per day; Root vole (*Microtus oeconomus*); Sexual difference

交叉抚育 (Cross-fostering) 是指出生后离开其遗传父母而被无亲缘关系的养父母饲养, 因其可以

改变后代的早期发育环境而成为研究行为发育和亲属识别的有效手段之一 (Mateo and Holmes, 2004)

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30500073, 30100016); 河南科技大学人才研究基金项目 (05-129); 河南科技大学研究基金资助项目 (2006ZY054)

作者简介: 孙平 (1975-), 男, 博士, 主要从事动物生态和化学通讯研究. E-mail: pingsumy@msn.com

收稿日期: 2007-05-21; 修回日期: 2007-11-05

* 通讯作者, correspondence author. E-mail: xqzha@mwib.ac.cn

孙平等, 2005)。早期发育是指从怀孕到发育成熟之间的时期 (Henry and Ulijaszek, 1996), 可以划分为出生前 (Prenatal) 和出生后 (Postnatal) 两个阶段。研究表明, 不利的环境条件对个体的生长、存活、生殖、个体特征等有明显影响 (de Kogel 1997; Birkhead *et al.*, 1999; Lindström, 1999)。另外, 个体发育受到干扰的时间越早, 其影响也越强烈 (Henry and Ulijaszek 1996; Desai and Hales 1997)。在个体发育早期, 母本和父本的影响是导致个体差异的重要原因 (Mousseau and Fox 1998)。幼仔出生前, 母本环境的改变可以影响后代成体的运动和探究行为并增加焦虑 (Vallee *et al.*, 1997; Braastad, 1998)。幼仔出生后, 母本环境的改变在后代成体的生理上、心理上以及行为特征的发育方面扮演重要角色 (Amstislavsky *et al.*, 2001)。小鼠胚胎移植实验发现, 子宫基因型、胎仔数以及产后抚育等对骨骼发育, 甚至个体基因型有很大影响 (Atchley *et al.*, 1991)。

在高等动物中, 体重、本能行为、空间学习、配偶选择以及运动能力等多种形式的性别差异很普遍 (Perrot-Sinal *et al.*, 1996; 孙平等, 2004)。如哺乳动物体重的性二型现象, 在大多数情况下, 雄性个体大于雌性个体 (Eisenberg 1981)。室内正常饲养的根田鼠也存在体重的性二型现象, 此现象在 33 日龄以后逐渐表现出来, 随着日龄增加, 差异越来越大 (都玉蓉等, 2001)。交叉抚育研究表明, 早期发育环境的改变, 对绵羊和山羊的社交行为和配偶选择的影响存在性别差异, 并且该影响的持续时间也有性别差异 (Kendrik *et al.*, 2001)。

根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 广泛分布于青藏高原高寒草甸地区, 由于其社交行为主要依赖于嗅觉、个体小、繁殖快等特点, 因而是研究嗅觉通讯和亲属识别的好模型 (孙平等, 2004, 2005; 赵亚军等, 2002a, 2002b)。迄今我们尚不清楚生长经历是否会影响根田鼠的早期发育, 该影响是否存在性别差异及持续时间等。对这些问题研究有助于我们进一步理解根田鼠亲属识别机制和嗅觉记忆力。为此, 本文通过交叉抚育实验改变根田鼠早期的生长发育经历, 连续监测根田鼠幼体的体重变化, 直至 70 日龄, 以探讨交叉抚育经历对根田鼠体重发育的可能影响及其持续时间。

1 材料和方法

1.1 实验动物

研究用实验动物系捕自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区的野生根田鼠在实验室繁殖的 F1~F3 代健康个体。将无性经历的成年雌性与雄性根田鼠配对, 每对成对饲养于塑料鼠笼 (464 mm × 314 mm × 200 mm) 中。食物主要为鼠颗粒饲料 (北京科澳协力饲料有限公司) 并配以适量新鲜胡萝卜。食物供给时间为每天 08:30 室温控制在 $22 \pm 2^\circ\text{C}$, 光周期为 14L:10D (光亮始于 08:00)。

1.2 研究方法

交叉育幼实验: 首先, 幼仔出生后的 36 h 内, 选取出生时间相差不到 6 h、无亲缘关系而且胎仔数较为接近的两窝幼仔。同时, 还要考虑到幼仔体重间无显著差异、胎仔数在 4 只以上, 多余的个体被取出。交换前先将亲本圈起, 采用剪趾法标记被交换幼仔 (即寄养仔, 与无交叉抚育经历的亲生仔相比较), 然后将 2 只幼仔 (1 雄 1 雌) 分别交换到对方饲养箱内, 用巢材在幼仔身体上来回擦数次, 藉此寄养仔可以沾上养父母巢内的气味, 可以减少因陌生个体进入而形成的杀婴行为。最后, 在寄养仔被交换 2 min 后再将养父母释放, 这样就形成了亲生仔和寄养仔。在刚进行交叉抚育实验的前 30 min 内, 若发现养父母对寄养仔有攻击行为, 则立即取出寄养仔, 将其亲本圈起, 然后移回原巢箱并用巢材在幼仔身上涂抹数次, 以避免杀婴行为发生。为减少人为干扰对其发育的可能影响, 同时也为了检验交叉抚育对幼仔发育的效应, 在断乳前隔日 (此时幼仔体重变化较快) 测定幼仔体重至断乳 (20 日龄), 而断乳后每 5 日测定一次体重直至 70 日龄 (断乳后根田鼠体重增长率很小, 梁杰荣等, 1982)。体重的测量用电子天平 (精度为 0.01 g)。所有幼仔均在 20 日龄时断奶, 30 日龄时雌雄分窝饲养。

从出生第 2 日起, 根据幼仔外生殖器的不同, 判断其性别。实验共用交叉抚育的动物 25 窝, 分别监测雌、雄性亲生和寄养幼仔的体重。若原有同胞间的性比被改变, 则该窝幼仔体重不计算在内。

操作者在整个实验过程中都佩戴一次性医用橡胶手套, 以避免其他气味造成杀婴行为等干扰。

1.3 数据处理与分析

数据统计分析用 SPSS 11.0 for Windows, 从 2 日龄至 70 日龄, 用配对样本 *t* 检验比较同性别亲生和寄养幼仔之间体重的差异; 根据根田鼠的体重绘制生长曲线, 比较亲生与寄养幼仔体重的日增长率

(increasing ratio per day RD), 亲子分窝前 (4 ~ 20日龄): $(BW_n - BW_{n-2}) / 2$ 亲子分窝至 70日龄 (25 ~ 70日龄): $(BW_n - BW_{n-5}) / 5$, 并根据 Bardy的公式计算 4种处理根田鼠的瞬时增长率 GR (梁杰荣等, 1982)。采用 One-way ANOVA 分别分析雌、雄亲生和寄养幼仔个体之间的体重差异。实验动物的样本量均为亲生和寄养幼仔数量。实验结果以均值 \pm 标准误表示。 $P < 0.05$ 被认为差

异显著。

2 结果

2.1 亲生与寄养幼仔体重的比较

亲子分窝前后, 雄性亲生和寄养幼仔间的体重没有显著差异。比较二者的日增重发现, 在 6 ~ 8 14 ~ 16和 18 ~ 20日龄之间存在显著差异, 其他日龄没有差异 (表 1)。

表 1 根田鼠雄性亲生仔与寄养仔不同发育时期体重的比较 (平均值 \pm 标准误)

Table 1 Body weights of male offspring and fostered-offspring during different developmental periods in root vole (Mean \pm SE)

日龄 Age in Days	样本量 (只) Sample size	体重 Body weight (g)		P	日增重 Raise per day (g)		P
		亲生幼仔 Offspring	寄养幼仔 Fostered-offspring		亲生幼仔 Offspring	寄养幼仔 Fostered-offspring	
2	75	3.09 \pm 0.05	3.13 \pm 0.05	ns			
4	75	4.02 \pm 0.06	4.05 \pm 0.08	ns	0.46 \pm 0.02	0.46 \pm 0.03	ns
6	75	5.14 \pm 0.09	5.01 \pm 0.09	ns	0.57 \pm 0.03	0.48 \pm 0.03	ns
8	75	6.10 \pm 0.16	5.96 \pm 0.12	ns	0.93 \pm 0.06	0.47 \pm 0.03	*
10	74	6.86 \pm 0.13	6.72 \pm 0.15	ns	0.43 \pm 0.03	0.36 \pm 0.05	ns
12	74	7.67 \pm 0.20	7.65 \pm 0.21	ns	0.40 \pm 0.04	0.41 \pm 0.04	ns
14	69	8.64 \pm 0.25	8.72 \pm 0.26	ns	0.46 \pm 0.04	0.51 \pm 0.04	ns
16	69	10.03 \pm 0.32	9.86 \pm 0.28	ns	0.66 \pm 0.05	0.39 \pm 0.05	*
18	63	11.24 \pm 0.40	11.16 \pm 0.31	ns	0.58 \pm 0.07	0.50 \pm 0.05	ns
20	63	12.48 \pm 0.38	12.01 \pm 0.34	ns	0.66 \pm 0.06	0.42 \pm 0.06	*
25	56	15.11 \pm 0.35	14.76 \pm 0.35	ns	0.45 \pm 0.10	0.61 \pm 0.10	ns
30	56	18.33 \pm 0.42	17.94 \pm 0.44	ns	0.64 \pm 0.04	0.63 \pm 0.05	ns
35	55	20.58 \pm 0.52	20.72 \pm 0.38	ns	0.45 \pm 0.05	0.50 \pm 0.05	ns
40	55	22.33 \pm 0.67	22.82 \pm 0.47	ns	0.36 \pm 0.05	0.41 \pm 0.05	ns
45	51	24.30 \pm 0.83	24.41 \pm 0.60	ns	0.33 \pm 0.06	0.29 \pm 0.06	ns
50	51	26.25 \pm 0.92	26.75 \pm 0.73	ns	0.41 \pm 0.06	0.40 \pm 0.08	ns
55	49	27.05 \pm 0.97	27.76 \pm 0.71	ns	0.18 \pm 0.07	0.21 \pm 0.08	ns
60	49	27.97 \pm 1.01	28.38 \pm 0.71	ns	0.24 \pm 0.06	0.17 \pm 0.07	ns
65	48	28.26 \pm 1.00	29.84 \pm 0.83	ns	0.12 \pm 0.06	0.27 \pm 0.07	*
70	48	30.24 \pm 0.98	31.09 \pm 0.77	ns	0.22 \pm 0.07	0.29 \pm 0.06	ns

* 表示差异显著; ns表示差异不显著。配对样本 *t*检验

* : Significant ns Insignificant Paired sample *t* test

亲子分窝前, 除 18和 20日龄外, 亲生和寄养雌性幼仔的体重之间的差异不显著。比较二者的日增重发现, 在 8 ~ 10 14 ~ 18日龄之间存在显著差异, 其他日龄没有差异 (表 2)。

2.2 亲生和寄养幼仔雌雄个体之间体重的比较

除第 2和第 6日龄外, 25日龄前, 根田鼠亲生幼仔两性间体重差异不明显。从 25日龄开始,

差异达到极显著水平 ($P < 0.01$), 一直持续到 70日龄 (图 1)。

对寄养根田鼠雌雄幼仔的体重比较发现, 25日龄前两两性体重差异不明显 (2日龄除外)。从 25日龄至 70日龄, 体重的性别差异达到极显著水平 ($P < 0.01$) (图 2), 雄性增重大于雌性增重 (表 1, 2)。

表 2 根田鼠雌性亲生子与寄养仔不同发育时期体重的比较 (平均值 ±标准误)

Table 2 Body weights of female offspring and fostered-offspring during different developmental periods in root vole (Mean ± SE)

日龄 Age in Days	样本量 (只) Sample size	体重 Body weight (g)			日增重 Raise per day (g)		
		亲生幼仔 Offspring	寄养幼仔 Fostered-offspring	P	亲生幼仔 Offspring	寄养幼仔 Fostered-offspring	P
2	86	2.94 ± 0.04	2.99 ± 0.04	ns			
4	86	3.91 ± 0.05	3.97 ± 0.08	ns	0.48 ± 0.18	0.49 ± 0.03	ns
6	86	4.91 ± 0.08	5.01 ± 0.10	ns	0.50 ± 0.02	0.52 ± 0.03	ns
8	86	5.89 ± 0.11	5.95 ± 0.13	ns	0.47 ± 0.03	0.45 ± 0.03	ns
10	85	6.79 ± 0.15	6.73 ± 0.15	ns	0.43 ± 0.04	0.34 ± 0.03	*
12	85	7.63 ± 0.18	7.61 ± 0.19	ns	0.41 ± 0.03	0.37 ± 0.05	ns
14	78	8.58 ± 0.21	8.63 ± 0.22	ns	0.46 ± 0.03	0.44 ± 0.03	ns
16	78	9.96 ± 0.23	9.63 ± 0.23	ns	0.67 ± 0.05	0.43 ± 0.05	*
18	75	11.39 ± 0.27	10.56 ± 0.24	*	0.69 ± 0.06	0.44 ± 0.05	*
20	75	12.49 ± 0.29	11.60 ± 0.27	*	0.57 ± 0.05	0.50 ± 0.06	ns
25	70	13.94 ± 0.32	13.84 ± 0.45	ns	0.28 ± 0.12	0.41 ± 0.08	ns
30	70	16.40 ± 0.34	15.30 ± 0.46	ns	0.49 ± 0.04	0.38 ± 0.04	ns
35	66	17.32 ± 0.47	16.49 ± 0.47	ns	0.18 ± 0.05	0.30 ± 0.04	ns
40	66	17.94 ± 0.48	17.20 ± 0.47	ns	0.12 ± 0.03	0.05 ± 0.05	ns
45	64	18.41 ± 0.53	17.53 ± 0.46	ns	0.09 ± 0.04	0.10 ± 0.03	ns
50	64	18.73 ± 0.58	18.21 ± 0.47	ns	0.05 ± 0.04	0.07 ± 0.04	ns
55	62	19.53 ± 0.69	18.87 ± 0.58	ns	0.11 ± 0.04	0.16 ± 0.03	ns
60	62	19.77 ± 0.71	19.02 ± 0.69	ns	0.06 ± 0.04	0.02 ± 0.02	ns
65	61	19.94 ± 0.78	19.95 ± 0.86	ns	0.14 ± 0.04	0.14 ± 0.04	ns
70	61	21.19 ± 0.88	20.47 ± 1.06	ns	0.22 ± 0.05	0.22 ± 0.05	ns

* 表示差异显著; ns表示差异不显著。配对样本 t检验

* : Significant ns : Insignificant Paired sample t test

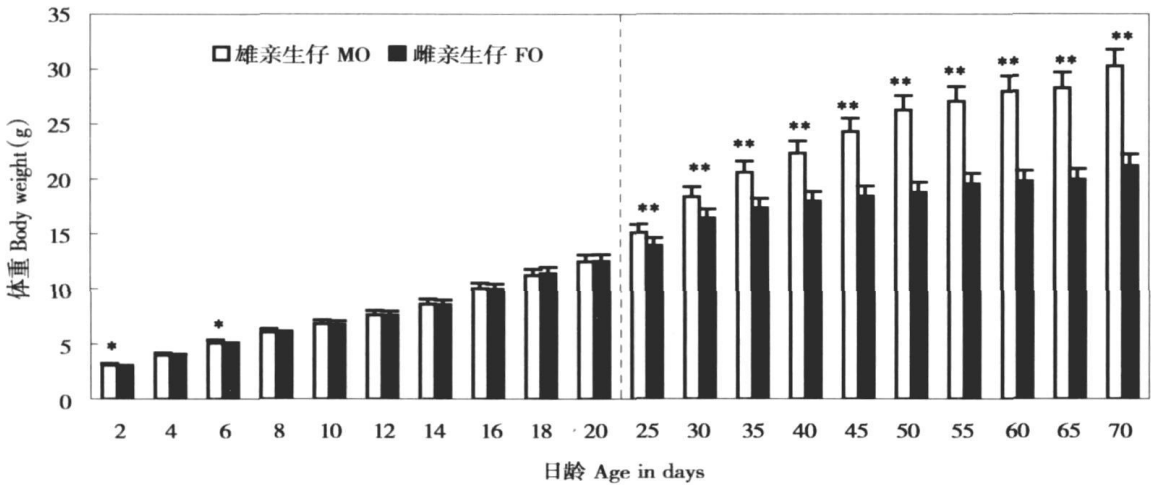


图 1 雌雄亲生仔体重的比较, 虚线为断奶前后分界线

Fig 1 Comparison of body weight between male offspring (MO) and female offspring (FO). The broken line stands for the boundary of weaning * P < 0.05 ** : P < 0.01

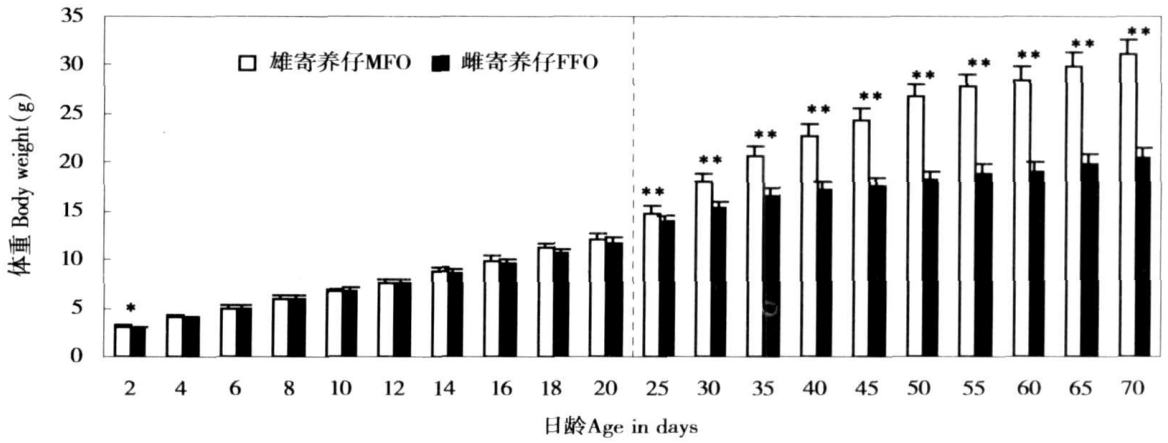


图 2 雌雄寄养仔体重的比较，虚线为断奶前后分界线

Fig 2 Comparison of body weight between male fostered offspring (MFO) and female fostered offspring (FFO). The broken line stands for the boundary of weaning * $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$

2.3 亲生与寄养幼仔的体重生长曲线及生长率

以日龄为自变量，体重为因变量，结果显示，雄性亲生子与寄养仔表现出相似的增长趋势；雌性亲生子与寄养仔表现出相似的增长趋势。而雌雄个体间体重的显著分化出现在 25 日龄 (图 3)。

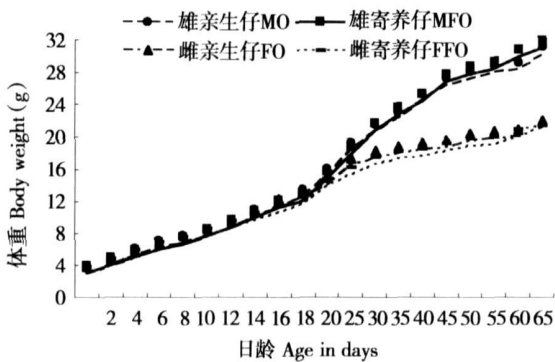


图 3 根田鼠亲生仔和寄养仔体重生长曲线

Fig 3 Growth curve in body weight of offspring and fostered offspring in root vole. MO: male offspring MFO: male fostered offspring FO: female offspring FFO: female fostered offspring

随着日龄的增加，4组根田鼠体重的日增长率 (Increasing ratio per day IRD) 和瞬时生长率 IGR 都呈现明显的下降趋势。在 8 日龄前，IRD 下降速度最快；在 8 到 18 日龄之间，IRD 下降速率平缓；18 日龄以后，IRD 下降速度逐渐减缓至接近于 0 (图 4)。比较 4 组根田鼠的 IGR 发现，直到 6 日龄时，4 组根田鼠的 IGR 均超过 10%，是体重生长最快的时期；18 日龄，除 IGR_{ffo} 外，其他组根田鼠的 IGR 均在 5% 以上。35 日龄时，各组根田鼠

均保持相对较高的 IGR，至 65 日龄时，各组根田鼠生长速度减缓，IGR 接近于 0 (图 5)。

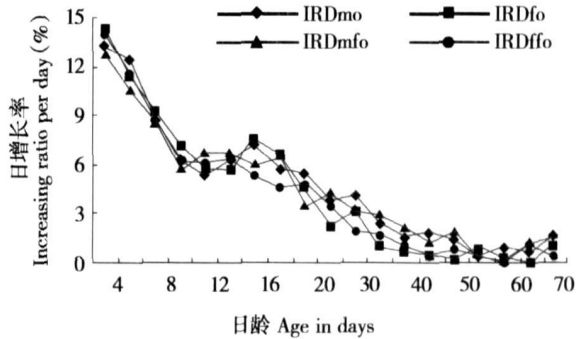


图 4 4组根田鼠体重的日增长率

Fig 4 The body weight increasing ratio per day (IRD) of 4 groups of root vole IRD_{mo} IRD of male offspring IRD_{fo} IRD of female offspring IRD_{mfo} IRD of male fostered offspring IRD_{ffo} IRD of female fostered offspring

3 讨论

不利的生活环境可能影响动物的早期生长 (de Kogel 1997, Birkhead *et al.*, 1999)。母本和父本的影响是导致个体差异的重要原因 (Moussseau and Fox 1998)，影响程度与受外界干扰时间的早晚有关 (Desai and Hales 1997)。

本实验中，尽管交叉抚育经历导致根田鼠幼仔生活环境从有利 (熟悉) 到不利 (陌生) 的改变，然而亲子分窝前后雄性亲生与寄养幼仔之间的体重并无显著差异，表明交叉抚育经历对雄性根田鼠早期个体发育没有明显影响，提示亲本对雄性亲生与

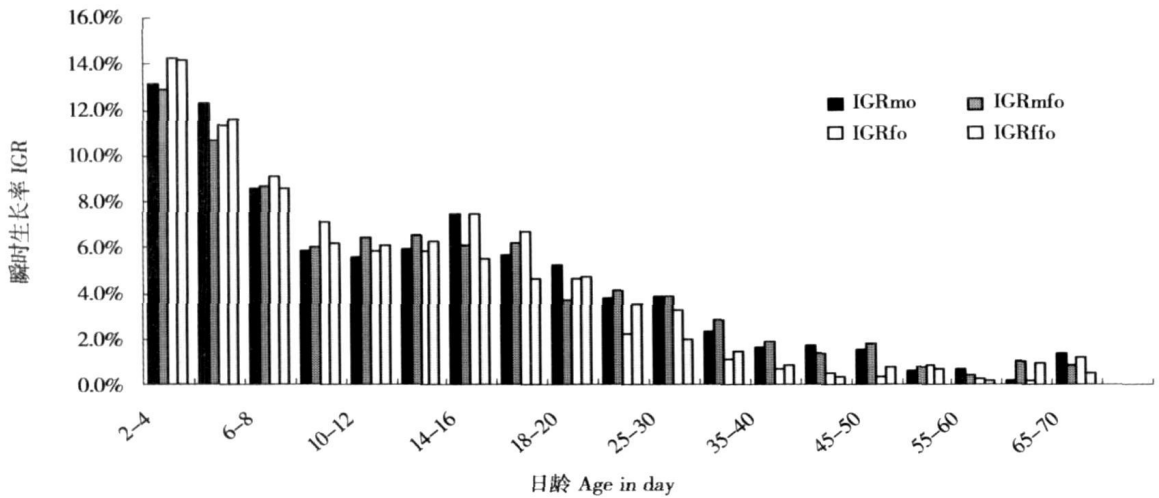


图 5 4组根田鼠体重的瞬时增长率

Fig 5 Body weight growth-rate (IGR) of 4 groups of root vole: IGRmo IGR of male offspring; IGRfo IGR of female offspring; IGRfm IGR of male fostered offspring; IGRffo IGR of female fostered offspring

寄养幼仔的亲本投资相差不大。在 18 和 20 日龄时, 交叉抚育经历导致雌性根田鼠寄养幼仔的体重显著低于亲生幼仔, 表明交叉抚育经历对雌性根田鼠早期个体发育可能存在短暂影响 ($3 d \leq T < 9 d$)。总之, 交叉抚育对根田鼠体重发育的影响很小, 这可能与亲本对亲生子 and 寄养仔的不识别有关。我们的研究发现, 在断奶以前, 养父母对寄养仔和亲生子的行为模式没有显著差异 (未发表数据)。另外, 动物利他行为的存在, 也可能会避免亲本对幼体投资的差异, 从而导致亲生子 and 寄养仔体重差异的不明显。

在哺乳动物中, 97% 物种的婚配制度为一雄多雌制 (Kleinan, 1977)。在一雄多雌制的物种中, 雄性要与多个雌性交配。在自然种群中雌性比一般接近 1:1, 这样雄性之间为了配偶必须展开竞争, 这种竞争可以成为导致雄性个体体型增大的有效选择压力 (Clutton-Brock and Iason, 1986)。野外调查和室内实验结果表明, 根田鼠的婚配制度为一雄多雌制 (Tast 1966; 孙儒泳等, 1982; 赵亚军等, 2000, 2002a, 2002b)。根据梁杰荣等 (1982) 的观察, 雄性根田鼠睾丸从 35 日龄起开始明显膨大, 45 日龄以后陆续出现可游动精子; 与此同时雌性卵巢也开始发育, 但 50 日龄后方能进行交配。可见两性间的体重差异伴随性成熟过程而逐步加大。在我们的实验中, 亲生与寄养幼仔之间体重的性别差异出现在 25 日龄前后 (图 1, 2), 说明寄养经历对根田鼠体重的性别差异没有影响, 同时性

二型的出现要早于性成熟。此结果与都玉蓉等 (2001) 的结果有些不同, 可能是由于温度条件、光照周期以及饲料的差异所致。

性二型的程度与婚配制度有密切关系。在田鼠亚科中, 偏雄性二型是雄性竞争配偶资源的结果 (Heske and Ostfeld 1990)。一雄多雌制田鼠偏雄性的程度超过混交和单配制的种类 (Heske and Ostfeld 1990; Ostfeld and Heske, 1993), 且偏雄的等级序列表现为: 兼性单配制 = 一雄多雌制 > 混交制 > 专性单配制 (Boonstra *et al.*, 1993)。这个预测与偏雄的根田鼠婚配制度为一雄多雌制的结论是相吻合的 (Tast 1966; 梁杰荣等, 1982; Heske and Ostfeld 1990; Lambin *et al.*, 1992; Zhao *et al.*, 1999; 赵亚军等, 2000, 2002a, 2002b)。

寄养经历对根田鼠体重性别差异的出现时间没有影响。出生后亲本环境的改变对雌雄亲生子和寄养仔的 IRD 的下降趋势没有明显影响, 至 65 日龄时, 其 IRD 和 IGR 均接近于 0。总之, 出生后亲本环境的改变对雄性根田鼠早期体重发育没有明显影响; 出生后亲本环境的改变对雌性根田鼠早期体重发育可能存在短暂影响 ($3 d \leq T < 9 d$)。随着日龄的增加, 4 组根田鼠体重的日增长率 RD 和瞬时增长率 IGR 都呈现明显的下降趋势。亲生子和寄养仔体重发育的性别差异出现时间均为 25 日龄前后, 交叉抚育经历对此没有影响。

致谢: 感谢中国科学院动物研究所动物生理生态学

研究组的全体成员在论文修改过程中提出的建议。

参考文献:

- Amstislavsky S Y, Alekhina T A, Barykina N N, Chuguy V F, Petrenko O I, Koipakov V G. 2001. Effects of change of maternal environment during early postnatal development on behaviour in cauleptic rats *Behav Proc* **56**: 41 - 47.
- Achley W R. 1991. Uterine effects, epigenetics and postnatal skeletal development in the mouse *Evolution*, **45**: 891 - 909.
- Birkhead T R, Fletcher F, Pellatt E J. 1999. Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in zebra finch *Proc R Soc London Ser B*, **266**: 385 - 390.
- Boonstra R, Gilbert B S, Krebs C J. 1993. Mating system and sexual dimorphism in mass microtines *J Mamm*, **74** (1): 224 - 229.
- Braastad B. 1998. Effect of prenatal stress on behaviour of offspring of laboratory and feral mammals *Appl Anim Behav Sci*, **61**: 159 - 180.
- Cutton-Brock T H, Iason G R. 1986. Sex ratio variation in mammals *Quart Rev Biol*, **61**: 339 - 374.
- deKogel C H. 1997. Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring *J Anim Ecol*, **66**: 167 - 178.
- Desai M, Hales C N. 1997. Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life *Biol Rev*, **72**: 329 - 342.
- Du Y R, Su J P, Liu J K. 2001. Sexual dimorphism of body size in root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica Sinica*, **21** (3): 236 - 239. (in Chinese)
- Eisenberg J F. 1981. The Mammalian Radiation. Chicago: The Chicago University Press.
- Henry C J K, Ulijaszek S J. 1996. Long-term Consequences of Early Environment. Cambridge: Cambridge University Press.
- Heske E J, Ostfeld R S. 1990. Sexual dimorphism in size, relative size of testes and mating systems in North American voles *J Mamm*, **71** (4): 510 - 519.
- Kendrick K M, Haupt M A, Hinton M R, Broad K D, Skinner J D. 2001. Sex differences in the influence of mothers on the sociosexual preferences of their offspring *Hormones and Behavior*, **40**: 322 - 338.
- Kleinan D G. 1977. Monogamy in mammals *Quart Rev Biol*, **52**: 639 - 691.
- Lambin X, Krebs C J, Scott B. 1992. Spacing system of the tundra vole (*Microtus oeconomus*) during the breeding season in Canada's Western Arctic *Can J Zool*, **70**: 2068 - 2072.
- Liang J R, Zeng J X, Wang Z W, Han Y C. 1982. Studies on growth and development in the root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Biologica Plateau Sinica*, **1**: 195 - 207. (in Chinese)
- Lindström J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals *Tree*, **14** (9): 343 - 348.
- Mateo J M, Holmes W G. 2004. Cross-fostering as a means to study kin recognition *Anim Behav*, **68**: 1451 - 1459.
- Mousseau T A, Fox C W. (eds). 1998. Maternal Effects as Adaptive Traits. Oxford: Oxford University Press.
- Ostfeld R S, Heske E J. 1993. Sexual dimorphism and mating system in voles *J Mamm*, **74** (1): 230 - 233.
- Peroš-Sinai T S, Heale V R, Ossenkopp K, Kavaliers M. 1996. Sexually dimorphic aspects of spontaneous activity in meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): effects of exposure to fox odor *Behav Neurosci*, **110** (5): 1126 - 1132.
- Sun P, Zhao Y J, Zhao X Q. 2004. Sexual dimorphism of odour discrimination in root voles *Acta Theriologica Sinica*, **24** (4): 315 - 321. (in Chinese)
- Sun P, Zhao Y J, Zhao X Q, Xu S X, Li B M. 2005. Kin recognition in cross-fostered colonies of root voles (*Microtus oeconomus*): male response to urine odor of female siblings *Zool Res*, **26** (5): 460 - 466. (in Chinese)
- Sun R Y, Zheng S W, Cui R X. 1982. Home range of the root vole *Microtus oeconomus* *Acta Theriologica Sinica*, **2**: 219 - 232. (in Chinese)
- Tast J. 1966. The root vole *Microtus oeconomus* (Pallas) as an inhabitant of seasonally flooded land. *Ann Zool Fenn*, **3**: 127 - 171.
- Vallee M, Mayo W, Delu F, Lemaol M, Simon H, Macacari 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 - 2647.
- Zhao Y J, Tai F D, Wang T Z, Zhao X Q, Li B M. 2002a. Effects of the familiarity on mate choice and mate recognition in *Microtus mandchurinus* and *M. oeconomus* *Acta Zool Sin*, **48** (2): 167 - 174. (in Chinese)
- Zhao Y J, Zhao X Q, Li B M, Tai F D, Wang T Z. 2002b. Kin recognition and mate choice in estrous female root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Zool Sin*, **48** (4): 452 - 458. (in Chinese)
- Zhao Y J, Fang J M, Sun R Y. 1999. Familiarity and mate choice of female and male root voles (*Microtus oeconomus*) in female natural estrus *Acta Theriologica Sinica*, **19** (4): 288 - 297.
- Zhao Y J, Fang J M, Sun R Y. 2000. Study paradigm of mating systems in voles *Acta Theriologica Sinica*, **20** (1): 68 - 75.
- 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.
- 孙平, 赵亚军, 赵新全, 徐世晓, 李保明. 2005. 基于交叉抚育的雄性根田鼠对异性同胞尿气味的识别. 动物学研究, **26** (5): 460 - 466.
- 孙儒泳, 郑成武, 崔瑞贤. 1982. 根田鼠巢区的研究. 兽类学报, **2** (2): 219 - 232.
- 赵亚军, 邵发道, 王廷正, 赵新全, 李保明. 2002a. 熟悉性对棕色田鼠和根田鼠择偶行为的影响. 动物学报, **48** (2): 167 - 174.
- 赵亚军, 赵新全, 李保明, 邵发道, 王廷正. 2002b. 雌性根田鼠的亲属识别与配偶选择. 动物学报, **48** (4): 443 - 449.
- 赵亚军, 房继明, 孙儒泳. 2000. 田鼠属动物婚配制度的研究范式. 兽类学报, **20** (1): 68 - 75.
- 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.
- 梁杰荣, 曾绪祥, 王祖望, 韩永才. 1982. 根田鼠生长和发育的研究. 高原生物学集刊, **1**: 195 - 207.