

不同生活史阶段长爪沙鼠成体与亚成体间社会行为模式及其性别差异

刘伟^{1,2*}, 钟文勤¹, 赛娜³, 乌亚汗³

(1. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 内蒙古锡林郭勒盟镶黄旗草原工作站, 内蒙古 镶黄旗 013250)

摘要:【目的】对生活于高纬度地区的群居性小型哺乳动物而言, 社会交往模式的季节变化有利于提高其适合度, 是动物生活史对策的重要组份。长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)是分布于荒漠草原和典型草原地区的优势鼠种之一, 营集群生活, 年生活史周期(即繁殖期和繁殖休止—贮食期)鲜明。然而, 长爪沙鼠如何调整社会行为以响应生态背景变化, 并对动物的繁殖、贮食以及越冬存活产生影响仍不清楚。【方法】于2001年, 采用标志重捕对半自然长爪沙鼠种群进行了监测, 同期对不同家群的成年—亚成年鼠组对, 通过中立竞技场测定了成年雄—亚成雄、成年雄—亚成雌、成年雌—亚成雄以及成年雌—亚成雌4类组对个体间的社会行为, 旨在检验如下假设: 在应对不同生活史阶段的生态背景变化时, 长爪沙鼠成年与未成年个体间的行为对策将显示适应性调整; 且基于Bateman's原则关于动物两性成功繁殖的资源限制差异, 相关行为对策会显示性别差异。【结果】在繁殖期, 成年鼠对同性亚成鼠的社会容忍(攻击性高, 友好性低)较对异性亚成鼠低很多, 其中, 成年雄鼠对亚成年雄鼠的容忍性远远低于其他组合。而在繁殖休止—贮食期间, 各类个体相遇时, 尽管争斗和友好行为表现基本相似, 但是在社会探究表现上, 成年雌鼠较成年雄鼠明显花费更短的时间来嗅闻亚成体。同时, 经不同季节比较发现, 仅雄—雄间的争斗行为在繁殖休止时较繁殖期间有显著降低, 其他个体间的争斗和友好行为变化并不明显; 此外, 成年雄对亚成年雌社会探究在贮食期较繁殖期明显增加。【结论】长爪沙鼠个体间的社会容忍性有其明显的性别和年生活史差异, 反映了其在社会竞争生态过程中的行为适应对策。

关键词:标志重捕; 长爪沙鼠; 年生活史周期; 适应对策; 社会探究; 行为

中图分类号:Q95-33; S812.6 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2023)04-0011-09

DOI:10.13817/j.cnki.cycp.2023.04.002



动物个体间的相互作用与其环境条件的时空变化相适应, 相互作用模式常常反映动物社会等级变

动、社群成员更替以及个体和社群竞争变化等^[1-2]。从生活史理论来看, 由于物种间的生境偏好或生活史特征差异, 社会交往的时空响应模式往往成为动物生活史对策的重要组份^[3]。对生活于温带和寒带高纬度地区的群居性小型哺乳动物而言, 社会交往模式的季节变化往往与其季节性繁殖活动以及越冬存活密切相关^[3-4]。其中, 涉及种内竞争的争斗(攻击)或友好等社会行为能够直接反映动物对其他个体的社会容忍(social tolerance)程度, 这在群居性动物的社群结构动态中尤为重要; 社会行为调节着动物集群生活中的资源分配及优化, 作用于个体的性成熟时间、杀戮、扩

收稿日期:2022-07-08; **修回日期:**2022-08-15

基金项目:中国科学院科技服务网络计划(STS计划)项目(KFJ-STZ-ZDTP-2021-002); 科技部基础资源调查专项(2019FY100303)

作者简介:刘伟(1972-), 男, 博士, 副研究员, 主要从事草原鼠类种群和行为生态学研究。

E-mail: liuwei@ioz.ac.cn

*通信作者。E-mail: liuwei@ioz.ac.cn

散以及直接冲突,进而影响动物的种群繁殖、存活以及迁入和迁出,以此在种群动态过程中发挥相应的调节作用^[5]。在多数情况下,由于受繁殖资源限制以及性激素调控,动物的攻击性在繁殖期达到高峰,如宽齿姬鼠(*Apodemus mystacinus*)^[6],导致动物在此阶段对其他个体的容忍度通常处于全年最低值,尤其是对同性别个体,如黑尾草原犬鼠(*Cynomys ludovicianus*)^[7]。但也有研究显示出相反的模式,比如金色中仓鼠(*Mesocricetus auratus*),尽管其性腺在非繁殖期已经萎缩,但攻击性却显著增加^[8]。由此可见,动物调整社会行为响应生态背景变化研究尚乏统一的结果,上述生态过程对动物社群结构及种群的未来发展产生的作用,也可能具有物种特异性。因此,以不同物种为对象,探究社会行为如何响应生态背景变化,对阐明动物生活史策略进化以及种群动态机制具有重要意义;与此同时,更多的野外实践也有助于验证和丰富相关理论。

长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)是典型的昼行性非冬眠啮齿动物,主要分布于欧亚大陆草原区东缘的荒漠草原和典型草原及其毗邻的农牧交错地带,范围包括中国北部及蒙古国中东部和俄罗斯外贝加尔地区^[9-10]。该鼠生存环境显示剧烈的季节性波动,夏季干旱炎热,冬季寒冷漫长^[11-13]。自然条件下,长爪沙鼠全年保持集群生活,通常由2~18个个体组成,群体中雌鼠占比高,包括1个或多个繁殖个体及其幼仔,最多可3代同享一个洞系(burrow system)并占有一定范围的领域^[14-15]。该鼠自然种群中群体的遗传结构研究表明,群体内个体间的平均遗传系数较高,群体间遗传分化真实存在,并显示有一定的空间特征,故其群体形成典型的以家族为单位的亲缘群(kin-cluster),通常称之为“家群(family-group)”^[16]。长爪沙鼠繁殖活动主要集中于春、夏季(4-8月);秋季繁殖休止(9-10月)^[11,13,17],且家群成员开始协作贮食^[18],以备越冬,由此,沙鼠年生活史繁殖期和繁殖休止一贮食期鲜明。野外监测表明长爪沙鼠种群密度、种群增长率呈现明显的季节消长,年度变动,在其暴发年份,严重危害当地农牧业^[11,13,17]。此外,长爪沙鼠是其自然分布区重要的鼠疫疫源动物^[11]。因此,长爪沙鼠是

探讨生活史一行为对策理论等前沿学术问题的理想物种,相关研究也对保护农牧业生产和民生健康富有实践意义。

长期以来,长爪沙鼠行为学研究(如争斗行为、双亲行为等)报道多源于室内研究^[19-24]。近几年有关该鼠行为一生理响应机制研究正在逐步开展^[25],如贮食行为的神经内分泌机制^[26]、个性行为的肠道微生物响应等^[27]。然而,长爪沙鼠野外种群个体间社会行为适应的报道甚少^[14,28-31]。尽管以往的研究表明,长爪沙鼠的领域行为^[30]、种群个体社会交往以及成年个体间的社会行为特征确实可以反映雌、雄鼠应对不同生活史阶段选择压力的行为策略^[31-33],但是社会行为的生活史格局及其生态适应依然需要更系统的野外工作加以完善和评估。其中,成体与未成年个体(幼体、亚成体)间的社会交往,是构成群体社会关系的重要组份,对于种群个体扩散,繁殖和存活至关重要,迄今缺乏报道。

本研究基于生活史理论提出如下假设:在应对不同生活史阶段的生态背景变化时,长爪沙鼠成年与未成年个体间的行为对策将显示适应性调整;且由于雌、雄个体在生存和繁殖资源需求差异,相关适应性对策会显示性别差异。由此推测:1)在繁殖期,成年个体对群外同性亚成体表现出较高的社会探究和攻击性以及较低的友好性;成体对异性亚成体,成年雄对异性亚成个体可能表现较高的容忍性,但成年雌可能由于繁殖和幼体生存的食物、空间等资源限制表现排斥陌生亚成体;2)在繁殖休止一贮食期,因繁殖竞争减弱,成年雄鼠对同性和异性亚成鼠的社会行为可能表现相同;但鉴于沙鼠集群贮食竞争以及家群构成显示的母系特征,成年雌鼠对亚成鼠的社会行为表现将依然维持繁殖期类似的水平,利于集群贮食、越冬。为此,我们对2001年长爪沙鼠半自然围栏标志种群成体和亚成体间在中立竞技场的配对行为测试数据加以分析,比较上述行为在性别组对及其在种群春夏繁殖期和秋季繁殖休止一贮食期间的差异,以明确该鼠成体一亚成个体间社会行为对策的性别和年生活史差异特征,探讨并完善其生活史行为对策的生态适应意义。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

研究地点在内蒙古太仆寺旗头支箭乡的农牧交错地段(E 115°17', N 41°58')。标志重捕样地面积为 0.5 hm² (100 m×50 m), 四周邻接作物地和草地, 设有石棉板(地上 40 cm, 地下 40 cm)作标界。样地内的植物群落为羊草(*Aneuropleidium chinenses*)、小禾草, 主要包括 *Clesitogenes* spp.、*Carex* spp.、*Koeleria* spp.、杂类草主要包括 *Potentilla* spp., *Heteropapus altaicns*, *Serratula centauroides* 等群落类型。样地内除长爪沙鼠外, 还有少量达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*)、黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)、草原鼯鼠(*Myospalax aspalax*)和麝鼯(*Scaptochirus moschatus*)栖居。样地的详细描述参见刘伟等^[34], 这里不再赘述。

当地年平均气温 2.6 °C, 每月平均气温波动范围为 -19.1~21.1 °C。最冷月 1 月的平均温度 -17.5 °C, 该月平均最高温度 -9.6 °C, 平均最低温度 -21.3 °C; 最热月 7 月平均温度 19.4 °C, 该月平均最高温度 25.0 °C, 平均最低温度 13.1 °C。年降水总量 200~500 mm^[13,34]。

1.2 种群标志重捕监测

2001 年 4—10 月, 采用标志重捕法(CMR), 进行取样跟踪, 重捕取样间隔(t)多在 28 天左右。每年 11 月至翌年 2 月, 由于当地冬季寒冷取样困难, 为避免因取样丧失监测个体, 此阶段未作重捕。每个取样月份的中下旬采用 U 型铁丝笼, 以花生米为饵料对沙鼠进行活捕, 每次延续取样 3~5 d。鉴于长爪沙鼠为群居性鼠类, 在其洞群周围布笼捕鼠采取同心圆法^[13,34]。长爪沙鼠系昼行性种类, 针对该鼠的活动节律特点,

设置布笼和关笼时间, 且每隔 1 h 查看 1 次(夏季中午 11:00~15:00 暂时关笼, 以避免炎热天气带来取样个体损失)。在取样过程中, 凡首次捕获的个体均以切趾法进行个体标识, 每个个体的编号是唯一的^[13,34]。

在每次取样时, 逐一对捕获鼠的编号、捕获位置、体重(电子天平精确到 0.1 g)、性别(雄性记为 M, 雌性记为 F)进行测量记录; 并判别雄鼠睾丸下降状况和腹下腺发育程度; 记录雌鼠腹部特征、生殖孔状态和乳头特征, 以此分别确定雄鼠和雌鼠的性成熟或繁殖状态^[13,34]。在每个重捕期间, 除了临近分娩的雌鼠以及体重 < 30 g 的幼鼠在原捕获点释放外, 将其他捕获鼠暂时单独饲养于野外观测室, 以备行为实验, 在此期间, 长爪沙鼠被单笼放置于塑料盒中(30 cm×15 cm×20 cm), 并提供足够的食物饮水。标志重捕过程中, 依据体重和腹下腺的发育程度对长爪沙鼠进行年龄划分: 体重不足 30 g 为幼体, 体重超过 50 g 的沙鼠为成体(记为 A), 体重在 30~50 g 的沙鼠为亚成体(记为 Y), 但腹下腺宽度达到 4 mm 的则划为成体^[13-14]。

1.3 行为测定

行为测定当日, 我们随机选取捕自不同洞群的成年鼠和亚成年鼠, 两两配对进行行为测试。配对组别设置为: 成体雄—亚成体雄(AM—YM)、成体雄—亚成体雌(AM—YF)、成体雌—亚成体雄(AF—YM)以及成体雌—亚成体雌(AF—YF); 各阶段被试鼠体重总体情况详见表 1。每对个体在特定生活史阶段只进行一次测试, 某个特定个体每天配对测试次数不超过 2 次。根据长爪沙鼠的年生活史特征, 我们将全年各重捕取样期(月)划归为繁殖期(4—8 月, 记为 BP)和繁殖休止—贮食期(9—10 月, 记为 NBP), 各时期每种组对的累计样本数为 8~10。

表 1 繁殖期(BP)和繁殖休止—贮食期(NBP)用于行为观测的长爪沙鼠体重情况

Table 1 Feature of experimental Mongolian gerbils were used in measuring the social interactions of the adults towards sub-adults trials in the breeding period (BP) and breeding lull—food hoarding period (NBP), in 2001

指标	成体雄(AM)		成体雌(AF)		亚成体雄(YM)		亚成体雌(YF)	
	样本数	体重/g	样本数	体重/g	样本数	体重/g	样本数	体重/g
BP	20	57.5±1.3	20	60.9±1.2	20	38.6±1.1	20	38.1±1.3
NBP	17	56.0±1.1	16	59.4±2.5	12	37.7±1.3	9	36.8±1.9

注: 所有雌鼠均为未怀孕个体

具体行为测试在长爪沙鼠适应室内环境 30 min 之后开始进行,以中立竞技场 (42.5 cm×31 cm×19 cm) 观测被试个体的行为表现(图 1)。竞技场底面铺有沙土,由一不透明挡板分隔开,两只被试沙鼠被分别置于挡板两侧,适应环境 10 min 后,移除挡板并进行 10 min 的行为观察。观察者通过口述,以录音机记录所观察到的行为。每组行为测试后,将沙土清理干净,并用清水和 75% 的酒精将竞技场彻底擦净,避免残留气味对后续组实验的影响,并铺新的沙土。行为测试结束后,将所有被试沙鼠释放至其原捕获洞群,试验动物在室内的停留时间小于 3 h。

将观察到的行为分为 3 类记录:1) 争斗行为 (aggressive behavior), 比如威胁、猛咬、直立打鬥、扭打、追赶及逃跑和防御等;2) 友好行为 (amicable behavior), 被试动物相互依偎、一只趴在另一只背上或修饰 (grooming);3) 探究行为 (social investigation behavior), 包括嗅鼻、嗅体及嗅阴等被试个体间的嗅闻行为。上述行为均在自然或饲养条件下被观察记录^[35-36]。由于上述 3 类行为几乎都是成年鼠首先发起,因此后续主要分析成体对亚成体的行为表现。

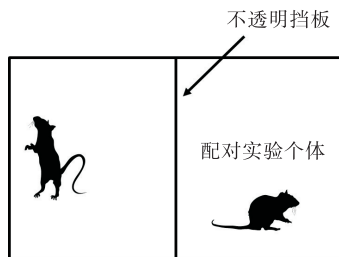


图 1 长爪沙鼠行为测试示意图

Fig. 1 Apparatus of the social behavior test for *Meriones unguiculatus*

注:竞技场底面积为 42.3 cm × 31.0 cm)

1.4 数据分析

录音资料通过行为软件 OBS3.0(1993)对 3 类社会行为的发生频次和持续时间进行初步统计,用 SPSS 20.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) 进行比较分析。其中,对同一时期(即 BP 或 NBP)中各组对间的行为变量先用 Kruskal-Wallis H 检验分析总体间的差异显著性,若总体间差异显著,则进一步用 Mann-Whitney 检验分析 4 种组对两两之间的差异。对同时期相同组对间的行为差异用 Mann-Whitney U 检验分析。若行为的频次和持续时间在总体差异分析

中结果一致,则仅通过频次进行结果展示。本研究数据以平均值±标准误(Mean±SE)表示, $P<0.05$ 为差异显著, $P<0.01$ 为差异极显著。

2 结果与分析

2.1 不同组对间在特定生活史阶段的行为差异

在繁殖期,长爪沙鼠成体-亚成体 4 种组对间的争斗表现显著差异(Kruskal-Wallis H test: 频次, $H=16.94, df=3, P=0.001$; 持续时间, $H=17.08, df=2, P=0.001$)。亚成鼠被同性成年鼠攻击的频次显著高于被异性成年鼠攻击(Mann-Whitney U test: AM-YM vs. AF-YM, $U=18.5, P=0.016$; AM-YF vs. AF-YF, $U=15.5, P=0.007$) (图 2-A)。同时,友好行为亦在 4 种组对间表现显著差异(Kruskal-Wallis H test: 频次, $H=8.31, df=3, P=0.040$; 持续时间, $H=9.84, df=3, P=0.020$);其中,成年雄鼠-亚成雄鼠的友好行为明显低于其它组对(Mann-Whitney U test: AM-YM vs. AMYF, $U=20.0, P=0.023$; AM-YM vs. AF-YM, $U=21.0, P=0.028$; AM-YM vs. AF-YF, $U=20.5, P=0.026$) (图 2-B)。社会探究行为各组对间无显著差异(Kruskal-Wallis H test: 频次, $H=1.16, df=3, P=0.761$; 持续时间, $H=6.07, df=3, P=0.108$) (表 2)。

在繁殖休止-贮食期,亚成年雌鼠受成年雄鼠攻击比其他组对少,但整体检验时差异不显著(Kruskal-Wallis H test: 频次 $H=7.40, df=3, P=0.060$; 持续时间, $H=6.04, df=3, P=0.093$) (图 2-A)。各组对间的友好行为频次(Kruskal-Wallis H test: $H=4.23, df=3, P=0.238$) (图 2-B) 和持续时间(Kruskal-Wallis H test: $H=1.229, df=3, P=0.729$) 基本相似。各组对间的社会探究行为虽在频次上无显著差异(Kruskal-Wallis H test: $H=5.08, df=3, P=0.166$; 表 2);但在持续时间上(Kruskal-Wallis H test: $H=8.63, df=3, P=0.030$) 有所不同。成体对雌、雄亚成体的探究时间上,在成年雌鼠较成年雄鼠明显花费更短的时间,暗示成体雌对群外亚成体的社会属性判定更敏感、迅速(Mann-Whitney U test: AM-YM vs. AF-YM, $U=14.0, P=0.034$; AM-YM vs. AF-YF, $U=15.0, P=0.021$; AM-YF vs.

AF-YM, $U = 10.0, P = 0.021$; AM-YF vs. AF-YF, $U = 8.0, P = 0.012$ (表 2)。

2.2 相同组对间在不同生活史阶段的行为差异

对同一类组对在不同生活史阶段的社会行为差异 (Mann-Whitney U test) 进行比较显示,除成体雄-亚成体雄组对在繁殖休止时的争斗行为低于繁

殖季节外 ($P < 0.05$) (图 2-A), 其余 3 种组对的争斗和友好行为均无明显季节差异 (图 2)。社会探究方面的差异主要表现在成体雄对亚成体雌, 在繁殖休止-贮食期持续的时间要比在繁殖期有明显的增加 ($P < 0.05$) (表 2), 其他组对的社会探究在繁殖期和繁殖休止期基本相似 (表 2)。

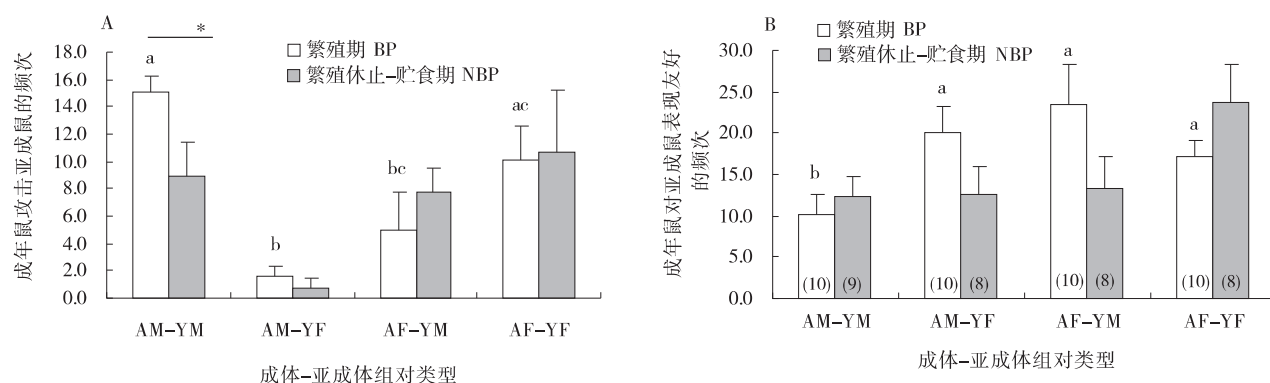


图 2 长爪沙鼠成体对亚成体(A)攻击和(B)友好行为在繁殖期和繁殖休止-贮食期的差异

Fig. 2 Mean frequency of agonistic acts (A) and amicable acts (B) by adult toward subadult *M. unguiculatus* in the breeding period (BP) and breeding lull-food hoarding period (NBP).

注:图中 AM、YM、AF 以及 YF 分别表示成体雄、亚成体雄、成体雌以及亚成体雌;括号中的数据表示观测样本量;柱上的字母不同表示同一时期内差异显著(Kruskal-Wallis H 检验);*表示社群行为在繁殖期和繁殖休止期间差异显著(Mann-Whitney U 检验)

表 2 长爪沙鼠成体和亚成体间社会探究行为(平均值 ± 标准误)在繁殖期(BP)和繁殖休止-贮食期(NBP)的表现差异。

Table 2 Social investigation (mean ± S. E) between adult and subadult pairs of *M. unguiculatus* in 10 min paired encounters in the breeding period (BP) and breeding lull-food hoarding period (NBP)

实验组对 成体-亚成体	样本量	社会探究的频次			社会探究的持续时间/s		
		BP	NBP	Mann-Whitney 检验, P	BP	NBP	Mann-Whitney 检 验, P
AM-YM	10/9	23.1 ± 1.8	19.2 ± 2.5	0.079	79.9 ± 9.1	95.1 ± 10.1 ^a	0.683
AM-YF	10/8	20.6 ± 2.9	26.4 ± 2.7	0.894	50.2 ± 7.4	118.3 ± 5.1 ^a	0.004 ^{**}
AF-YM	10/8	19.2 ± 3.2	17.8 ± 3.9	0.790	53.3 ± 7.2	58.6 ± 11.0 ^b	0.894
AF-YF	10/8	24.0 ± 3.9	16.4 ± 2.1	0.099	67.9 ± 11.1	56.9 ± 6.2 ^b	0.865
Kruskal-Wallis H 检验		$H = 1.16$ $P = 0.761$	$H = 5.08$ $P = 0.166$		$H = 6.07$ $P = 0.108$	$H = 8.63$ $P = 0.030$	

注:AM、YM、AF 以及 YF 分别表示成体雄、亚成体雄、成体雌以及亚成体雌;数据上标字母不同表示同一生活史阶段内两者差异显著,具有相同字母的表示差异不显著(Kruskal-Wallis H 检验);*($P < 0.05$)和**($P < 0.01$)分别表示社会行为在两个生活史阶段差异显著和极显著。

3 讨论

本研究结果显示,在繁殖期,长爪沙鼠成体对同性亚成体表现出较低的社会容忍性(攻击行为高,友好行为低),而对异性亚成体容忍度较高;其中成年雄鼠对亚成年雄鼠的容忍性(攻击高,友好低)远远低于其他组合。而在繁殖休止-贮食期间,各类个体相遇

时,尽管争斗和友好行为表现基本相似(图 2),但是在社会探究表现上,成年雌鼠对亚成体的嗅闻等较成年雄鼠对亚成体耗费的时间少(表 2)。同时,经不同季节比较发现,仅雄-雄间的争斗行为在繁殖休止时较明显低于在繁殖期间的表现,其他个体组对间的争斗和友好行为变化并不明显(图 2)。这些结果表明长爪沙鼠个体间的竞争关系有其明显的性别和年生活史

差异,反映了其在社会竞争生态过程中的行为适应对策。

生活史理论认为,竞争在动物生活史中是普遍存在的,是动物确保存活和繁殖成功,提高适合度(狭义和广义)的重要手段^[37-39]。在动物社会竞争生态适应研究理论中,涉及性别差异的假设均与Bateman原则(Bateman's principle)相关,即缘于两性配子大小以及繁殖代价和收益不同,雌鼠对资源的依赖性较高,故其对社会竞争中更注重繁殖所需能量(主要是食物)和空间的保护;相比而言,雄性对配偶的需求更大,更注重能否接近雌性^[40-41]。就雌鼠而言,本文结果显示在繁殖期,成年雌性长爪沙鼠无论对同性还是异性亚成体容忍性没有显著差异(图2),鉴于食物以及空间资源对雌鼠适合度的限制,成年雌鼠在面对陌生个体时,表现出高排斥性,既可以避免陌生个体杀婴(infanticide),又可以避免与陌生幼鼠共享巢域,降低为后者提供保护和抚育而导致的繁殖代价,最终确保自身幼仔存活以及未来生存和繁殖收益。本文对雄性长爪沙鼠的观测结果显示,在繁殖期,成年雄鼠对同性亚成体的攻击在各组对间最高,且对亚成体雌鼠表现最为友好,这与我们前文预测结果基本一致。以往的研究显示雄性长爪沙鼠常常通过防卫领地,保证其与外来雌鼠交配而不受干扰,不过它们无法阻止群内雌鼠与邻近家群的雄鼠交配^[14]。因此,在繁殖期,雄鼠提高对陌生同性亚成体(图2)和成体^[32]的攻击性,可保障其击退入侵者,直接获得更多的交配机会。同时,成年雄鼠对异性亚成体表现较高的容忍性,有利于最大化自身潜在的配偶资源。类似结果在草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)的研究中亦有报道^[42-43],可能体现了同纬度草原生态系统中,具有类似生活史特征的啮齿动物,在行为对策上的趋同适应,反映了繁殖期动物高效利用竞争资源、进行有效繁殖的适应对策^[44]。

在繁殖休止—贮食期间,成体雄—亚成体雄间的争斗行为显著降低,有助于减少同性个体冲突导致的能量支出,提高冬生存收益。同时,成体雄对亚成体雌的社会探究较繁殖期明显增加,可能有利于成体雄对亚成体雌繁殖状态的评估,避免交配机会的损失。而成年雌对雌、雄亚成体的争斗和友好行为均维持与

繁殖期间相似的水平;同时,成年雌鼠对亚成体的社会探究持续时间较短,显示成体雌对群体外的亚成体的社会属性判定更迅速,这些可能与其贮食活动的生态适应相关。长爪沙鼠属资源保卫型群居性鼠类^[14,45],9—10月沙鼠繁殖休止,且开始贮食以备越冬,这段时间是其年生活史中的重要阶段^[11,46]。再者,沙鼠的集群贮食具有一定的群体协作特征^[14,18],故此期成员不稳定将直接影响越冬贮食量,进而影响家群成员的生存。另外,笔者以往的研究发现,在贮食期,长爪沙鼠领域大小与群内成体雌数量正相关^[14,30],显然,繁殖休止期,成年雌鼠对群外亚成体保持和繁殖期相似的社会排斥,而且能通过较短的社会探究来评估亚成体的社会属性(如是否为群体成员、是否具有竞争优势等),从而可以减少行为的能量输出,高效做出后续对策,有利于保卫有限的群体贮食资源以及避免外来个体对稳定社群结构的扰动,保障越冬贮食。

竞争行为表现与动物社会组织 and 生活方式相适应的例子也见于其他物种,如金色中仓鼠,其社会组织生活营独居(Solitary),亦有贮食越冬的习性。该鼠个体间社会性接触基本仅发生在繁殖季节,不像其他全年集群生活的啮齿类(如草原田鼠、橙腹田鼠(*M. ockrogaster*))须在冬季(非繁殖时期)来临时降低个体间的争斗行为以利于集群越冬。金色中仓鼠在冬季的繁殖生理和交配行为被抑制,而攻击行为有所增加,是其对越冬食物、巢资源缺乏的一种预见性适应反应。相反,在春夏季,减少攻击有助于促进这种独居型动物个体间相互交往,完成交配繁殖。再者,该物种是逆性二型,雄性小于雌性,雄性交配成功很少依赖于同性间的竞争,更多地依靠于雌性的友好行为,因而,在繁殖季节降低雄性间的攻击性行为可以减少能量损失,增加繁殖收益^[8]。

4 结论

长爪沙鼠成体与亚成体间在争斗、友好、社会探究等行为方面显示年生活史阶段差异性和性别特征性,反映出动物的社会容忍性与其特定阶段繁殖需求或食物竞争密切相关,并显示雌、雄鼠应对繁殖或存活的不同行为策略。不过,本研究未涉及个体间熟悉性以及亲缘性对社会相互作用的影响,因而,关于成体—亚成体间的社会行为及其对社群及种群动态影

响模式尚需深入拓展。此外,许多研究指出动物个体间的争斗、友好表现可以调节种群的存活、扩散、补充等^[5]。我们以往的研究结果显示成年鼠和未成年鼠表现存活率相近^[46],这佐证了长爪沙鼠成体和亚成体间以及成体间^[32]的社会行为模式可能影响种群存活、扩散、补充等参数变化,进而发挥调节作用,相关机制也有待深入研究。

参考文献:

- [1] Hamede R K, Bashford J, Mc Callum H, *et al.* Contact networks in a wild Tasmanian devil (*Sarcophilus harrisii*) population: using social network analysis to reveal seasonal variability in social behaviour and its implications for transmission of devil facial tumour disease [J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(11): 1147—1157.
- [2] de Silva S, Ranjeewa A D G, Kryazhimskiy S. The dynamics of social networks among female Asian elephants [J]. *BMC Ecology*, 2011(17), 11: 17.
- [3] Wolff J O. Behavior [C]//Tamarin R H. *Biology of New World Microtus*. Special Publication, American Society of Mammalogists, 1985: 340—372.
- [4] Stearns S C. *The evolution of life histories* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [5] Krebs C J, Lambin X, Wolff J O. Social behavior and self-regulation in rodents [C]//Wolff J O, Sherman P W, *Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective*. Chicago: USA. The University of Chicago Press, 2007: 173—181.
- [6] Vachova H, Frynta D. Social interactions in *Apodemus mystacinus*: an autumnal increase of aggression at the onset of breeding [J]. *Israel Journal of Zoology*, 2004, 50(4): 301—310.
- [7] Hoogland J L. Nepotism in prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) varies with competition but not with kinship [J]. *Animal Behaviour*, 1986, 34(1): 263—270.
- [8] Jasnow A M, Huhman K L, Bartness T J, *et al.* Short days and exogenous melatonin increase aggression of male Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*) [J]. *Hormones and Behavior*, 2002, 42(1): 13—20.
- [9] 罗泽珣, 陈卫, 高武, 等. 中国动物志·兽纲·第六卷·啮齿目·下册·仓鼠科 [M]. 北京: 科学出版社, 2000: 121—128.
- [10] Wilson D E, Reeder D M. *Mammal species of the world*. A taxonomic and geographic reference. 3rd edition [M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005: 1—2124.
- [11] 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 等. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节研究 [J]. *兽类学报*, 1982, 2(1): 51—69.
- [12] Mallon D. The mammals of the Mongolian People's Republic [J]. *Mammal Review*, 1985, 15(2): 71—102.
- [13] Liu W, Wan X, Zhong W. Population dynamics of the Mongolian gerbils: seasonal patterns and interactions among density, reproduction and climate [J]. *Journal of Arid Environments*, 2007, 68(3): 383—397.
- [14] Ågren G, Zhou Q, Zhong W. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot Inner Mongolia, China [J]. *Animal Behaviour*, 1989, 37(1): 11—27.
- [15] Liu W, Wang G M, Wang Y N, *et al.* Population ecology of wild Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus* [J]. *Journal of Mammalogy*, 2009, 90(4): 832—840.
- [16] Wang Y N, Liu W, Wang G M, *et al.* Genetic consequences of group living in Mongolian gerbils [J]. *Journal of Heredity*, 2011, 102(5): 554—561.
- [17] Zhou Q Q, Zhong W Q, Sun C L. Comparison of population characteristics of *Meriones unguiculatus* in farm land and grassland North of the Yin Mountains, Inner Mongolian [C]//Kawamichi T. *Contemporary Mammalogy in China and Japan*, Japan: The Mammalogical Society of Japan, 1985: 10—14.
- [18] 刘伟, 宛新荣, 王广和, 等. 食物诱导长爪沙鼠集群贮食的野外实验设计及其在社群研究中的应用 [J]. *兽类学报*, 2005, 25(2): 115—121.
- [19] Thiessen D, Yahr P. *The Gerbil in Behavioral Investigation: Mechanisms of Territoriality and Olfactory Communication* [M]. Austin and London: University of Texas Press, Texas, 1977: 1—224.
- [20] Ågren G, Meyerson B J. Influence of male endocrine condition on the choice of social contact in pair-living Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Behaviour Process*, 1978, 3(1): 21—28.
- [21] Payman B C, Swanson H H. Social influence on sexual maturation and breeding in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Animal Behaviour*, 1980, 28(2): 528—535.

- [22] Goltsman M E, Borisova N G. Comparative analysis of interaction duration in 3 species of gerbils (Genus *Meriones*) [J]. *Ethology*, 1993, 94(3):177—186.
- [23] Clak M M, Johnson J, Galef B G J R. Sexual motivation suppresses paternal behaviour of male gerbils during their mates' postpartum oestrus [J]. *Animal Behaviour*, 2004, 67(1):49—57.
- [24] Scheibler E, Weinandy R, Gattermann R. Social categories in families of Mongolian gerbils [J]. *Physiology Behavior*, 2004, 81(3):455—464.
- [25] 张学英, 迟庆生, 刘伟, 等. 长爪沙鼠的行为和生理生态学 研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(1): 120—128.
- [26] Yang H D, Wang Q, Wang Z X, *et al.* Food hoarding and associated neuronal activation in brain reward circuitry in Mongolian gerbils [J]. *Physiology Behavior*, 2011, 104(3):429—436.
- [27] Gan L, Bo T, Liu, W, *et al.* The Gut Microbiota May Affect Personality in Mongolian Gerbils [J]. *Microorganisms*, 2022, 10:1054.
- [28] Ågren G, Zhou Q, Zhong W. Territoriality, cooperation and resource priority-hoarding in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus* [J]. *Animal Behaviour*, 1989, 37(1):28—32.
- [29] Gromov V S. Etiological mechanisms of population homeostasis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Doklady Akademii Nauk*, 1992, 325(6):1255—1258.
- [30] Wang Y, Liu W, Wang G, *et al.* Home-range sizes of social groups of Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus* [J]. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(2):132—137.
- [31] Deng K, Liu W, Wang D H. Inter-group associations in Mongolian gerbils: quantitative evidence from social network analysis [J]. *Integrative Zoology*, 2017, 12(6):446—456.
- [32] Deng K, Liu W, WANG D H. Relatedness and spatial distance modulate intergroup interactions: experimental evidence from a social rodent[J]. *Current Zoology*, 2019, 65(5):527—534.
- [33] 邓可, 刘伟, 王德华, 等. 不同生活史阶段长爪沙鼠尿标记行为的遗传和空间距离效应[J]. *兽类学报*, 2017, 37(4):344—353.
- [34] 刘伟, 宛新荣, 王广和, 等. 不同季节长爪沙鼠同生群的繁殖特征及其在生活史对策中的意义[J]. *兽类学报*, 2004, 24(3):229—234.
- [35] Elwood R W. Changes in the responses of male and female gerbils (*Meriones unguiculatus*) toward test pups during the pregnancy of the female[J]. *Animal Behaviour*, 1977, 25(1):46—51.
- [36] Hurtado-Parrado C, Gonzalez C H, Moreno L M, *et al.* Catalogue of the behaviour of *Meriones unguiculatus* of dom. (Mongolian gerbil) and wild conspecies, in captivity and under natural conditions, based on a systematic literature review [J]. *Journal of Ethology*, 2015, 33(2):65—86.
- [37] 刘红梅, 蒋菊生. 生物多样性研究进展[J]. *热带农业科技*, 2001(6):69—83.
- [38] 周恩芳, 姜树珍, 张夏刚, 等. 山西灵丘县草地鼠类群落划分及多样性研究[J]. *草原与草坪*, 2016, 36(3):78—83.
- [39] Barnard C J. The ecology and organization of social behaviour [C]// *Animal Behavior: Ecology and Evolution*. Croon Helm Ltd, 1983:257—265
- [40] Snyder B F, Gowaty P A. A re-appraisal of Bateman's classic study of intrasexual selection [J]. *Evolution*, 2007, 61(11):2457—2468.
- [41] Tang-Martínez Z. Bateman's principles: original experiment and modern data for and against [C]// Breed M D, Moore J (eds.), *Encyclopedia of Animal Behavior*. Academic Press, Elsevier Ltd, 2010:166—176
- [42] Boonstra R. Aggressive behavior of adult meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) towards young [J]. *Oecologia*, 1984, 62(1):126—131.
- [43] Ferkin M H. Seasonal differences in social behavior among adult and juvenile meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Ethology*, 1988, 79(2):116—125.
- [44] Mares R, Young A J, Clutton-Brock T H. Individual contributions to territory defence in a cooperative breeder: weighing up the benefits and costs [J]. *Proceedings of The Royal Society B - Biological Sciences*, 2012, 279(1744):3989—3995.
- [45] Ebensperger L A. A review of the evolutionary causes of rodent group-living [J]. *Acta Theriologica*: 2001, 46(2):115—144.
- [46] 刘伟 钟文勤 王德华. 内蒙古农牧交错带长爪沙鼠种群

Social behavior patterns and sex differences between adult and sub-adult *Meriones unduiculatus* at different life-history stages

LIU Wei^{1,2*}, ZHONG Wen-qin¹, Saina³, Wuyahan³

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Grassland Station of Xianghuang Qi, Xilin Gole League, Xianghuang Qi 013250, China)

Abstract: 【Objective】 For small social mammals living in high latitudes, seasonal changes in social interaction patterns are beneficial to improve animal fitness and are an important component of animal life history strategies. *Meriones unguiculatus* are a social rodent that live in family group year-around, whose annual life-history includes 2 distinct stages, i. e. breeding season (hereafter BP, March–August) and breeding-lull-food-hoarding season (hereafter NBP, September–October). However, little information is available about how gerbils modify their social behavior to respond to the changes in ecological context, which influences the benefits and costs of their interactions. 【Method】 In this study, we used neutral arena to test social interactions between adult and sub-adult Mongolian gerbils from different social groups under semi-natural conditions using monthly live trapping in south-central Inner Mongolia in 2001. The study was carried out in order to test the hypothesis that the behavioral strategies between adult and sub-adult gerbils would show adaptive adjustment to cope with the changes of the different ecological context in annual life history stages, and these strategies varied with sex due to Bateman's principles. The principle showed that the different resource constraints determined the reproductive success of males and females. 【Result】 The experiments showed that adult gerbils' social tolerance (high agonistic and low amicable) to same-sex sub-adults was much lower than that to heterosexual sub-adults in BP, hereinto, encounters between adult males and sub-adult males were more agonistic and fewer amicable than other adult-subadult pairings. In contrast, during NBP, adult female mice spent significantly less time sniffing subadults than adult male mice in social inquiry, although the agonistic and amicable behaviors were basically similar. Moreover, the aggression of adult male-subadult male was encountered during BP higher than that in NBP, and the investigation of adult males to subadult males significantly increased during NBP than that in BP. Whereas, there was no significant life-history difference in the other encounters among them. 【Conclusion】 The results were consistent with our hypotheses and revealed differential behavioral strategies to cope with selective pressures at different life-history stages between males and females of small mammals in high latitudes.

Key words: mark-recapture; *Meriones unguiculatus*; annual life-history stage; adaptive strategies; social investigation; behavior