

重复遭遇战对雌性黑线仓鼠生理状态的影响

王传干, 王 刚, 王振龙*, 徐来祥

(曲阜师范大学生命科学学院, 曲阜 273165)

摘要:以独居型啮齿动物——黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)为对象,主要测定了与优势-从属关系有关的体重、生理状态和粪便激素变化规律相关的参数。野生成年仓鼠捕获于鲁西南山区农田并于实验室内单独饲养。按照陌生和体重匹配的原则配对,实验动物在中立竞技场中每天进行 15 min 的遭遇战并收集粪便,连续 28 d。以攻击行为、防御行为、社会行为、非社会行为确定个体的优势-从属地位。用于实验的动物共 33 只。行为实验结束后,将动物解剖,确定其繁殖及生理状态。结果表明:4 周重复遭遇战期间,(1)优势雌体体重显著增加;(2)肾上腺指数显著降低;(3)雌体肾上腺指数与卵巢指数无显著的相关关系;(4)雌体粪便皮质醇及雌二醇含量随时间表现出明显的波动,但优势与从属个体间差异不显著;(5)优势雌体的粪便雌二醇含量与皮质醇含量呈显著的正相关关系。研究结果提示,重复遭遇战未影响雌体的存活及潜在繁殖能力,这可能与黑线仓鼠的独居生活方式有关。

关键词:黑线仓鼠;重复遭遇战;粪便激素;生理状态;慢性应激

Effects of repeated encounters on physiological status in female striped hamsters (*Cricetulus barabensis*)

WANG Chuangan, WANG Gang, WANG Zhenlong*, XU Laixiang

College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu Shandong 273165, China

Abstract: Striped hamsters (*Cricetulus barabensis*), living in a solitary lifestyle in the field, exhibited marked dominant subordinate relationship among individuals, and, for females, the body mass, physiological status and faecal hormones level were related to lifestyle and inter-individual relationships. Total 87 adult female hamsters were captured from cropland of a mountainous area in southwest of Shandong province, and all experimental animals were individually housed in cages for 6 months. Animals were given free access to commercial food pellets and water throughout the holding period. Based on matching in body mass, every two unfamiliar female hamsters were given an encounter within arena for 15 min. The faeces of each experimental hamster were collected every day for 28 consecutive days. In order to determine the dominant-subordinate relationships of animals, aggressive behavior, defense, social behaviors and nonsocial behaviors among individuals were quantified everyday. Thirty three female hamsters were tested, and were then autopsied at the end of investigation, and the physiological and reproductive status was checked. Our results showed that (1) during chronic social conflicts, body mass of dominant female hamsters increased significantly; (2) adrenal gland index of dominants decreased significantly; (3) ovary index did not correlated with adrenal gland index in both dominant and subordinate individuals; (4) the faecal cortisol and estradiol concentrations of female fluctuated significantly with time lapse, but the difference was insignificantly between dominant and subordinate females; (5) the faecal cortisol level correlated positively and significantly with estradiol level of dominant females. Our data implied that repeated encounters did not affect the survival and potential reproduction capabilities of female hamsters, which might be attributed to the solitary lifestyle of this species.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30470247,30670335);国家重点基础研究发展计划(973 计划)资助项目(2007CB109104);曲阜师范大学“十一五”省级重点学科资助项目(野生动植物保护与利用)

收稿日期:2008-09-28; 修订日期:2009-02-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wzl@zsu.edu.cn

Key Words: *Cricetulus barabensis*; repeated encounters; faecal hormone; physiological status; chronic stress

优势-从属关系是构成种群个体间社群序位的基础,也是动物个体的重要属性^[1]。在动物的栖息环境中,资源分布存在明显的时空异质性,个体为获得配偶、食物以及庇护所等资源发生激烈的争斗,从而增加其时间和能量投入^[2-4]。个体间的社群冲突还会增大捕食风险,降低其适合度。因此,在长期的进化过程中,动物形成了稳定的优势-从属关系,以维持社群关系稳定和最佳空间利用等^[1,5]。

动物的应激水平受到多种因素的影响,主要包括束缚、光照、噪音、冷和热等物理因素^[6-7]以及捕食风险^[8-9]、饥饿^[10]和社群冲突^[11]等生物因素。遭遇战是个体社群冲突主要形式之一,也是引起动物种内应激的重要社会因素之一^[12],其结果是使种群内部个体间产生稳定的社群序位。急性应激一般持续几小时至数天,可使动物有效降低刺激的有害作用;而慢性应激的作用时间较长,并对动物的内分泌及免疫功能造成严重的影响,甚至降低其存活与繁殖率^[13]。传统观点认为,慢性应激可导致从属个体的肾上腺皮质激素(glucocorticoid, GC)分泌增加,性激素分泌受到抑制,造成免疫力下降、体重降低和繁殖抑制等^[14]。但近期研究表明,GC分泌增加并非个体争斗失败的必然结果,优势个体亦可受到慢性应激的不良影响^[15]。

社群冲突可显著改变个体的内分泌、免疫功能^[16]。早期研究主要利用肾上腺相对重量估测个体的应激水平^[17];近来的研究则多利用血清肾上腺皮质激素含量反映动物应激状态^[18-19],但上述两种方法仅反映个体的即时状态,连续性差^[20]。粪便激素测定及分析方法作为非损伤取样技术,为近期诸多研究所广泛采用^[21-22],该方法可最大限度降低实验中的人为干扰,并可重复取样;此外,粪便激素水平为一段时间的总量,可准确反映实验个体激素的真实水平^[23]。

黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)属于啮齿目仓鼠科仓鼠亚科^[24]。该动物是典型的独居物种^[25-26],为我国黄河以北一些省份的农作区优势鼠种^[27]。迄今为止,对同一亚科的大仓鼠(*Cricetulus triton*)^[11]和金色中仓鼠(*Mesocricetus auratus*)^[12,28]的行为生理学研究较为充分,二者的显著特点是体重性二型差异小,个体间攻击性强,同性间缺少友好行为且在空间上相互排斥^[24,29],但有关研究多以雄性为对象。对雌性黑线仓鼠的研究尚未见报道。本研究主要以4周重复遭遇战为雌性黑线仓鼠的慢性应激源,在此基础上分别测定其体重、相关生理指标及粪便皮质醇和雌二醇含量,旨在阐明重复遭遇战对独居型啮齿动物生理状态的影响。

1 材料与方法

1.1 实验动物及饲养管理

黑线仓鼠室内种群雌体数量为87只,2007年3—5月份捕获于山东省九仙山地区(35°46.275'N, 116°59.976'E)。实验动物单独饲养于标准笼内(25cm × 15cm × 10cm),并给予充足食物(鼠颗粒饲料,济宁医学院生产)及饮水;动物饲养室面积为3m × 5m,逆光周期为14L(light):10D(dark),光照起始时间为19:00, 9:00结束。室内相对湿度50%—70%,室温(25 ± 1)℃。实验室驯化6个月后,于2007年9—10月份选择健康、性成熟的、体重为18—29g的33只个体进行重复遭遇战实验。

1.2 观察室和行为观察箱

行为观察室位于饲养室隔壁,二者实验条件相同。中立竞技场(40cm × 40cm × 40cm)由透明有机玻璃制成,隔板(40cm × 40cm)将其分隔成左右等大的两部分(图1)。竞技场上方1.5m处悬挂一盏15W的红色白炽灯用以行为观察时的照明。

1.3 实验分组

连续3d监测动物体重,依据Albers等^[7]的体重匹配原则,以参与遭遇战双方的体重差异<5%进行分组,每小组3只,随机抽取2只进行实验,余者为对照,期间共进行11组实验,总计33只动物。

1.4 粪便收集

参照Touma等^[20]方法收集粪便样品。在饲养笼底部铺3—5层吸水纸,以防止尿液和饮水污染粪便样品。每日9:00开始收集粪便,以1.5ml冻存管贮存,管中未添加任何试剂,于-70℃冰箱保存备用。连续收

集粪便 4 周。行为实验开始前,连续收集粪便 3 d,用以测定激素的基础水平。

1.5 行为定义

参照张健旭等^[2]划分实验动物的行为:社会行为:指实验动物间有身体接触的各种行为,主要包括探究、接触(双方距离 < 3 cm)等。非社会行为:指动物对环境的探索及独处时的行为,此类行为的发生与其它个体无关,包括运动与探索、休息、警戒和自我修饰等。攻击行为包括咬、追、侧体攻击和拳击等。防御行为包括逃跑、回避、直立防御和侧体防御等。

1.6 优势-从属地位的判定

参照 Ferris 等^[30],以攻击指数(即攻击频次 - 防御频次)确定个体在单次遭遇战中的胜负,攻击指数高的个体即为获胜者,低的为失败者。在连续 4 周的社群冲突中,获胜场次多者(> 50%)定为优势个体,少者则为从属个体。

1.7 行为实验的过程

实验在暗光周期 1 h 后开始,4 h 内结束,即 10:00 开始,于 14:00 前结束。每次试验前,将标记个体分别放入观察箱两侧,适应 2—3 min 后,提起隔板,开始 15 min 的行为实验。以 10 s 为 1 个时间单位,某种行为在 1 个时间单位内出现则计为 1,否则计为 0。累计其在 90 个时间单位内的总数。每次实验结束后,将观察箱内的粪尿清除,用清水冲洗观察箱,再用 75% 的酒精棉球擦洗,晾干以备下次实验。

1.8 激素提取及测定

参照 Touma 等^[20,23]和 Turner 等^[31],在 11 组处理中选取粪便样品充分的 7 组进行激素测定实验。将粪便样品充分研磨,准确称取(100 ± 0.1) mg。将样品置于 5 ml 离心管中,加 1 ml 双蒸水和 2 ml 二氯甲烷,涡旋振荡 1 h;4000 r/min 离心 15 min,取底层二氯甲烷置入 1.5 ml 冻存管,10℃ 自然风干 24—36 h, -70℃ 保存待测;另称取 100 mg 样品,60℃,烘干 24 h,测量含其水量。

采用¹²⁵I 同位素放射免疫法测定粪便(干重)及血清中皮质醇。每管待测样品加入 1 ml 磷酸盐缓冲液,室温溶解 5 d。采用复管操作,即 1 个零对照管(NSB, 50 μ l 零校准品、100 μ l ¹²⁵I 标记的皮质醇和 100 μ l 蒸馏水),7 个标准管(S_0 — S_6 , 50 μ l 校准品、100 μ l ¹²⁵I 标记的皮质醇和 100 μ l 抗体)和 1 个样品管(50 μ l 待测样品,100 μ l ¹²⁵I 标记的皮质醇和 100 μ l 抗体)。加入样品后摇匀,37℃ 温育 0.5—1 h。分别加入 500 μ l 分离剂,充分混匀,室温放置 15 min。离心前任取两管作为放射性 T。3500 r/min (离心力 1500 g) 离心 15 min,立即吸取上清液,测定各管放射性计数(CPM);据公式 $B/B_0 = (\text{样品管 CPM 值} - \text{NSB 管 CPM 值}) / (\text{零校准管 CPM 值} - \text{NSB 管 CPM 值}) \times 100\%$,绘制标准曲线,灵敏度 $\leq 1 \text{ ng/ml}$ 。测定雌二醇时,标准品及待测样品为测定皮质醇时的 2 倍,外加质控血清管,离心时间为 25 min,其余与皮质醇测定方法相同,雌二醇灵敏度 $\leq 3 \text{ pg/ml}$ 。上述两种激素的批内差 CV < 10%,批间差 CV < 15%,线性 $|r| \geq 0.9900$ 。本次所用的放射免疫试剂盒批号为 20081025—20081130,采用多管放射免疫技术仪,型号为 DFM-96,合肥众成机电技术开发有限责任公司生产,测定工作由北京科美东雅生物技术有限公司完成。

1.9 生理指标

行为实验结束后,采用乙醚将动物麻醉,心脏取血,血样离心及保存方法与粪便激素一致。小心剥离肾上

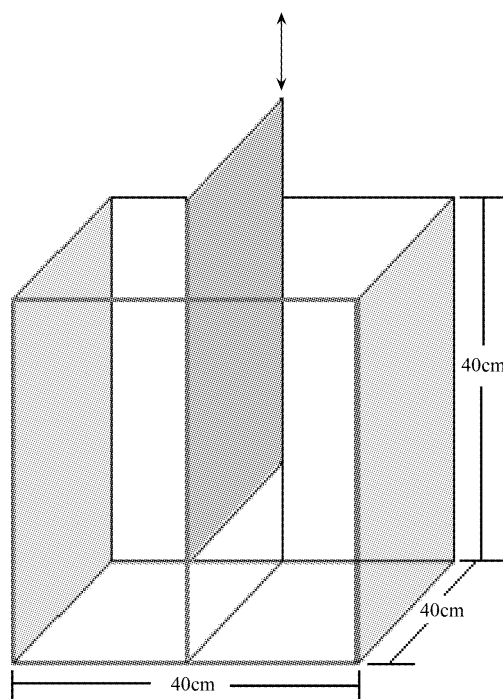


图 1 中立竞技场示意图

Fig. 1 Sketch map of neutral arena

腺、卵巢及子宫并称重 (± 0.1 mg), 计算器官指数 = 器官重量 (mg) / 体重 (g)。

1.10 统计方法

以 SPSS for Windows (version 13.0) 执行数据处理与分析。首先利用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov 对所有数据进行正态性检验。对于正态分布型数据采用独立样本 t 检验分析 (Independent Sample t Test) 检验两组独立样本平均值差异性; 可重复测量的单因素方差分析 (repeated measure one-way ANOVAs) 测定体重、粪便激素数据, 以 Pearson 相关分析两个变量之间的相关性; 所有数据表示为 $\text{Mean} \pm \text{SE}$, $P < 0.05$ 为差异显著。所有检验均为双尾。

2 结果与分析

2.1 重复遭遇战对体重的影响

重复遭遇战对黑线仓鼠雌体体重具显著的影响 (图 2)。优势组 ($F_{27,243} = 1.931$, $P = 0.005$) 和从属组 ($F_{27,243} = 2.466$, $P < 0.001$) 体重随时间显著增加, 而对照组在则保持较稳定水平 ($F_{27,297} = 1.036$, $P = 0.419$)。处理与时间序列的交互作用不显著 ($F_{54,783} = 0.732$, $P = 0.925$), 3 组间体重差异不显著 ($F_{2,29} = 2.305$, $P = 0.118$)。进一步分析各组每天体重差异, 结果表明, 优势组体重显著高于从属组 (配对样本 t 检验, 第 1 天: $t = 3.039$, $P = 0.014$; 第 3 天: $t = 3.160$, $P = 0.012$; 第 4 天: $t = 2.746$, $P = 0.023$; 第 5 天: $t = 3.109$, $P = 0.013$; 第 6 天: $t = 2.405$, $P = 0.040$; 第 7 天: $t = 3.219$, $P = 0.011$; 第 8 天: $t = 2.335$, $P = 0.044$; 第 9 天: $t = 2.468$, $P = 0.036$; 第 10 天: $t = 2.389$, $P = 0.041$) 和对照组 (独立样本 t 检验, 第 2 天: $t = 2.455$, $P = 0.023$; 第 3 天: $t = 2.362$, $P = 0.028$; 第 4 天: $t = 2.315$, $P = 0.031$; 第 5 天: $t = 2.455$, $P = 0.023$; 第 6 天: $t = 2.145$, $P = 0.044$; 第 7 天: $t = 2.954$, $P = 0.008$; 第 8 天: $t = 2.546$, $P = 0.019$; 第 9 天: $t = 2.353$, $P = 0.029$; 第 10 天: $t = 2.404$, $P = 0.026$; 第 13 天: $t = 2.280$, $P = 0.034$; 第 19 天: $t = 2.181$, $P = 0.041$; 第 21 天: $t = 2.134$, $P = 0.045$; 第 22 天: $t = 2.182$, $P = 0.041$; 第 25 天: $t = 2.355$, $P = 0.029$; 第 26 天: $t = 2.320$, $P = 0.031$) (图 2)。

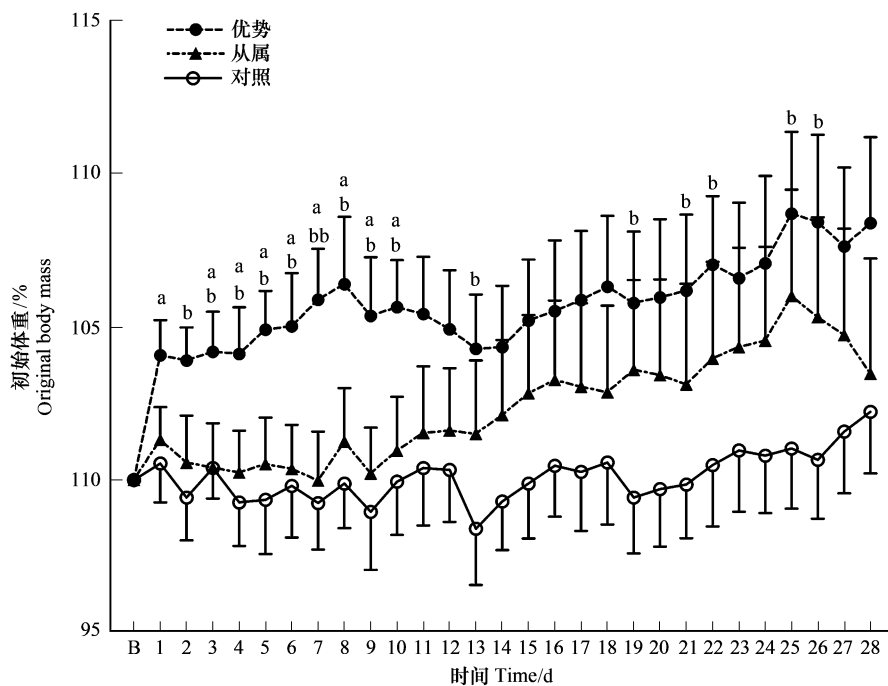


图 2 社群冲突中黑线仓鼠雌体体重的变化

Fig. 2 Changes of body mass between female *C. barabensis* during social conflicts

B: 激素基础水平; 优势-从属 a: $P < 0.05$; 优势-对照 b: $P < 0.05$, bb: $P < 0.01$

2.2 重复遭遇战对雌体器官的影响

优势组的肾上腺指数显著低于对照组 ($t = 2.136$, $P = 0.041$), 而各组间的其他器官指数则差异不显著 (图 3)。

2.3 肾上腺指数与卵巢指数间的 Pearson 相关性分析

优势组 ($r = 0.1071$, $P = 0.7040$)、从属组 ($r = 0.3635$, $P = 0.2221$) 及对照组 ($r = 0.3658$, $P = 0.1488$) 肾上腺指数与卵巢指数均不存在显著的相关关系 (图 4)。

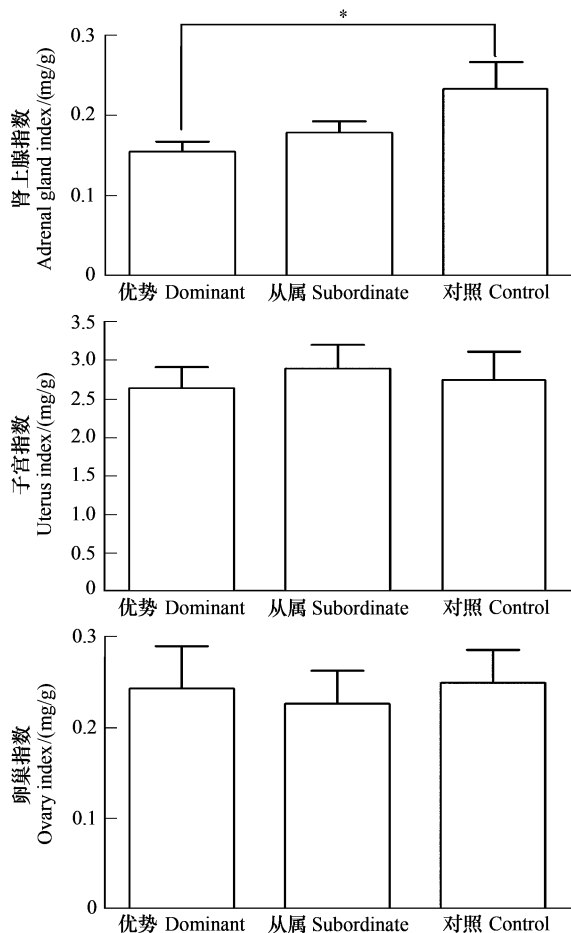


图 3 重复遭遇战对个体器官指数的影响

Fig. 3 Effects on individual organ index by 4 weeks repeated encounters

2.4 重复遭遇战对粪便和血清激素含量的影响

重复遭遇战对黑线仓鼠雌体皮质醇变化有显著影响 (图 5)。优势组 ($F_{14,98} = 12.445$, $P < 0.001$)、从属组 ($F_{14,98} = 6.601$, $P < 0.001$) 及对照组 ($F_{14,140} = 12.497$, $P < 0.001$) 粪便皮质醇含量变化在时间序列上差异均达到显著水平; 冲突时间与处理的交互作用显著 ($F_{28,336} = 2.109$, $P = 0.001$), 而各组间皮质醇激素含量则差异不显著 ($F_{2,24} = 0.695$, $P = 0.509$)。进一步分析表明, 优势组与从属组有 4 d 的激素变化达到显著水平, 而且优势组激素含量均小于从属组含量 (第 3 天: $t = -3.435$, $P = 0.004$; 第 5 天: $t = -2.355$, $P = 0.033$; 第 19 天: $t = -2.196$, $P = 0.044$; 第 27 天: $t = -3.258$, $P = 0.005$); 优势组粪便皮质醇含量于第 1 天 ($t = 2.369$, $P = 0.023$) 和第 23 天 ($t = 2.358$, $P = 0.024$) 显著高于对照组, 而其含量在第 3 天 ($t = -2.081$, $P = 0.045$)、第 17 天 ($t = -4.533$, $P < 0.001$) 及第 27 天 ($t = -2.082$, $P = 0.047$) 显著低于对照组; 从属组皮质醇含量于第 9 天 ($t = 3.019$, $P = 0.008$) 和第 19 天 ($t = 2.984$, $P = 0.005$) 显著高于对照组, 而其含量在第 17 天

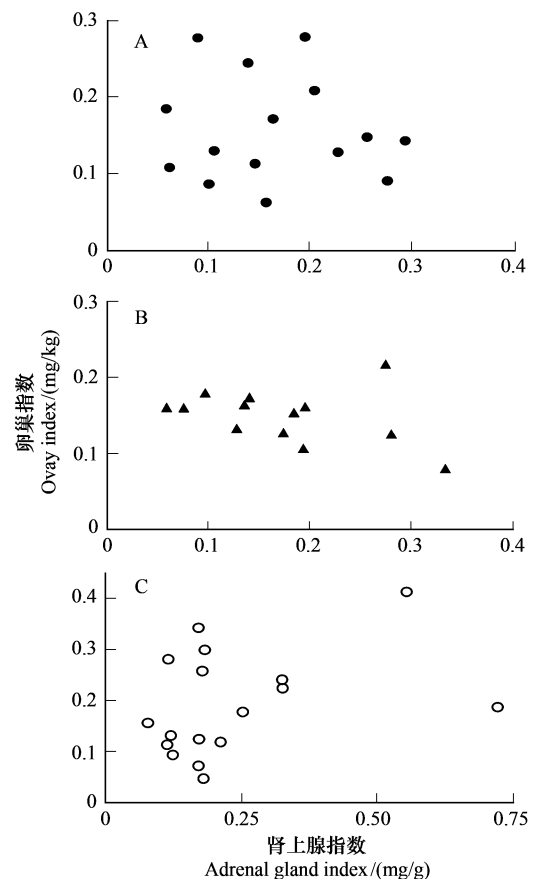


图 4 优势 (A)、从属 (B) 和对照 (C) 个体肾上腺指数与卵巢指数的相关分析

Fig. 4 Correlation analysis of adrenal gland index and ovary index in dominant (A), subordinate (B) and control (C) individuals

($t = -3.879$, $P < 0.001$) 则显著低于对照组。3 组血清皮质醇含量差异不显著(图 5)。

重复遭遇战对黑线仓鼠雌二醇变化有显著影响(图 6)。优势组($F_{14,98} = 8.810$, $P < 0.001$)、从属组($F_{14,98} = 6.769$, $P < 0.001$)及对照组($F_{14,140} = 12.167$, $P < 0.001$)粪便雌二醇含量变化在时间序列上差异均达到显著水平,但冲突时间与处理的交互作用不显著($F_{28,336} = 1.179$, $P = 0.247$),各组间雌二醇激素含量差异也不显著($F_{2,24} = 2.621$, $P = 0.093$)。进一步分析得到,优势组粪便雌二醇含量在第 1 天($t = 2.193$, $P = 0.044$)和第 25 天($t = 2.692$, $P = 0.017$)显著高于从属组,而优势组激素含量于第 11 天($t = -3.503$, $P = 0.003$)、第 15 天($t = -4.424$, $P < 0.001$)及第 27 天($t = -2.883$, $P = 0.011$)则显著低于从属组;优势组与对照组有 5d 雌二醇激素变化达到显著水平,而且优势组雌二醇含量均小于对照组(第 11 天: $t = -3.412$, $P = 0.002$;第 13 天: $t = -2.360$, $P = 0.029$;第 15 天: $t = -3.501$, $P = 0.001$;第 17 天: $t = -4.273$, $P < 0.001$;第 27 天: $t = -3.180$, $P = 0.003$)(图 6)。

2.5 粪便皮质醇与雌二醇的 Pearson 相关性分析

优势组粪便皮质醇与雌二醇水平存在显著的正相关关系($r = 0.5886$, $P = 0.0133$),对照组二者接近显著的正相关关系($r = 0.4528$, $P = 0.0680$)。从属组的则不存在显著的相关关系($r = 0.3487$, $P = 0.1701$)(图 7)。

3 讨论

3.1 Maynard Smith^[32]认为,社群冲突可导致个体体重下降,本研究结果表明,社群冲突可导致黑线仓鼠雌体体重显著增加。这表明社群冲突并未影响雌体的能量摄入,未对其生存与繁殖不会产生不良的影响。本实验采用体重匹配原则(即体重差异 $< 5\%$),每次设置 2 只雌体参与社群冲突,而实际研究中双方体重差异仅为 2.41%。初次相遇中,优势雌体体重显著高于从属个体,该结果与王振龙等^[1]的研究一致,连续 4 周的社群冲突也符合优势雌体体重高于从属个体的趋势。

3.2 慢性应激对个体生理器官的影响尚无一致结果,早期研究表明,慢性应激对动物的内分泌及免疫功能造成不良的影响,直至降低其存活与繁殖率^[13,31];近期研究表明,慢性应激对成年啮齿动物生理器官未造成显著影响^[32-33]。而本研究发现,经过 4 周重复遭遇战处理后,优势雌体与从属雌体的肾上腺指数低于对照组,表明独居啮齿动物具有较强的社会交流性,频繁的探究可以保证彼此熟悉,减少攻击,显著降低个体的应激水平,最终有利于繁殖^[11,34]。此外,优势雌体与从属雌体的卵

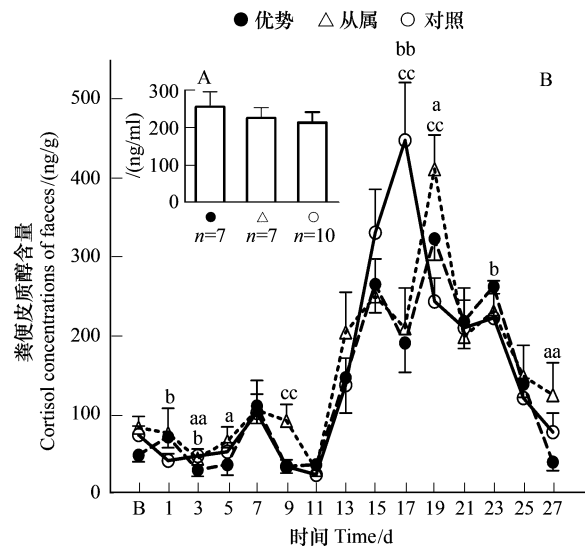


图 5 社群冲突期间血清(A)和粪便(B)皮质醇含量的变化
Fig. 5 Changes of cortisol concentrations of serum (A) and faeces (B) during 4w repeated encounters.
B:激素基础水平;a, aa: 优势-从属, $P < 0.05$, $P < 0.01$; b, bb: 优势-对照, $P < 0.05$, $P < 0.01$; cc:从属-对照, $P < 0.01$

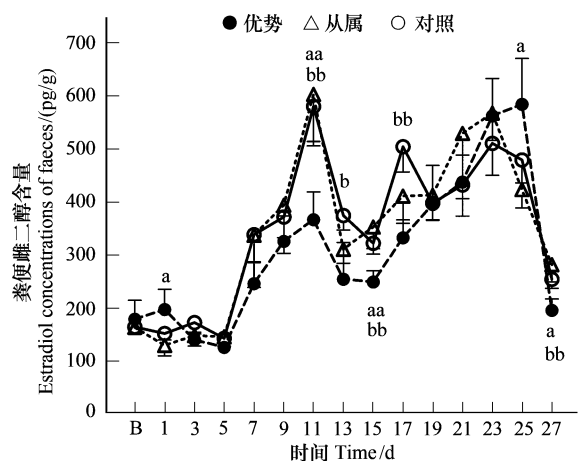


图 6 重复遭遇战期间粪便雌二醇含量的变化
Fig. 6 Changes of estradiol concentrations of faeces during four week repeated encounters
B:激素基础水平;a, aa: 优势-从属, $P < 0.05$, $P < 0.01$; b, bb: 优势-对照, $P < 0.05$, $P < 0.01$

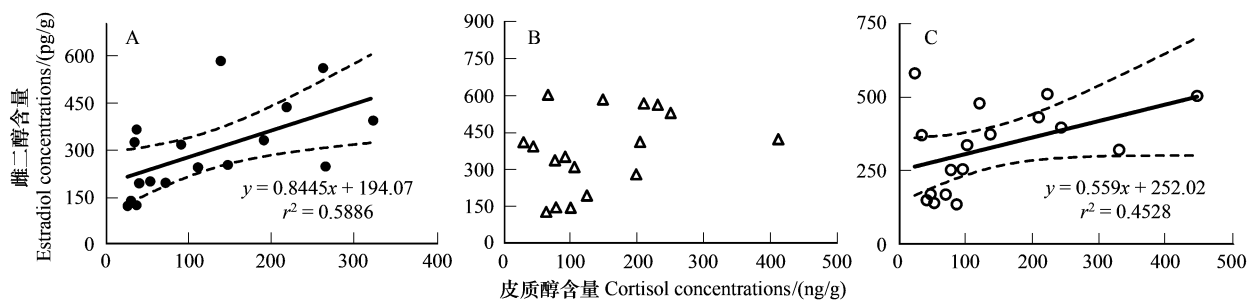


图7 优势(A)、从属(B)和对照组(C)个体粪便皮质醇含量和雌二醇含量的回归分析

Fig. 7 Regression of cortisol concentrations and estradiol concentrations of faeces in dominant (A), subordinate (B) and control (C)

巢指数和子宫指数差异不显著,说明慢性应激未影响黑线仓鼠雌体的潜在繁殖能力。

3.3 HPA (hypothalamic-pituitary-adrenal) 轴对调节行为有重要影响,但对其作用机制尚无一致见解^[4],一种观点认为,肾上腺皮质激素促进从属个体的防御行为,进而降低攻击行为的数量;而另一种观点认为,肾上腺皮质激素并不是从属个体产生防御行为所必须的^[14]。本研究结果与前一种观点一致,社群冲突的第1天和第2天,优势与从属组个体粪便皮质醇含量高于对照组,说明急性应激对个体有利,但从第3天直至第28天社群冲突结束,优势与从属组粪便皮质醇含量小于对照组,显示应激水平未受到社群冲突的显著影响,这与肾上腺、卵巢及子宫器官未受社群冲突的显著影响是一致的。社群冲突期间,优势组粪便皮质醇含量小于从属组,故肾上腺皮质激素与从属个体相关,即肾上腺皮质激素分泌量增多能促进从属个体的防御行为,进而使攻击行为减少。行为实验结束后对血清皮质醇激素测定结果表明,优势组皮质醇含量大于从属组和对照组,与连续4周测定粪便皮质醇激素结果不一致,提示血清测样仅能代表即时状态,连续性差,无法表现激素分泌的波动性^[19]。

Selye^[35]认为慢性应激使动物 HPA 轴活性增强,HPG (hypothalamic-pituitary-gonad) 轴的活性下降。本研究结果与该结论不一致,优势组皮质醇与雌二醇水平存在显著的正相关关系,对照组皮质醇与雌二醇水平接近显著的正相关关系;表明连续社群冲突未能抑制优势和对照雌体 HPG 轴活性下降,即社群冲突未抑制黑线仓鼠的潜在繁殖能力。

References:

- [1] Archer J. The biology of aggression. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- [2] Maynard Smith J, Price G R. The logic of animal conflict. Nature, 1973, 246: 15-18.
- [3] Maynard Smith J. The theory of games and the evolution of animal conflicts. J. Theor. Biol., 1974, 47: 209-221.
- [4] McEwen B S. The neurobiology of stress: from serendipity to clinical relevance. Brain. Res., 2000, 886: 172-189.
- [5] Wang Z L, Wang D W, Zhang Z B. Effects of body weight on dominance hierarchy and agonistic behaviors in male greater long-tailed hamsters (*Tscheskia triton*). Acta Theriologica Sinica, 2007, 27 (1): 26-32.
- [6] Poltyrev T, Keshet G I, Kay G, Weinstock M. Role of experimental conditions in determining differences in exploratory behavior of prenatally-stressed rats. Dev. Psychobiol., 1996, 29: 453-462.
- [7] Vallee M, Mayo W, Dellu F, Le Moal M, Simon H, Maccaari S. Prenatal stress induces high anxiety and postnatal handling induces low anxiety in adult offspring: correlation with stress-induced corticosterone secretion. J. Neurosci., 1997, 17: 2626-2636.
- [8] Bian J H, Fan N C. The effect of predation risk on animals' behavior and their decision. Chinese Journal of Ecology, 1997, 16 (1): 34-39.
- [9] Wu Y, Bian J H, Liu J K. Effects of predator-induced maternal stress on offspring's locomotor activity and exploring behavior in root voles. Acta Theriologica Sinica, 2006, 26 (3): 235-240.
- [10] Liang H, Zhang Z B. Effects of food restriction on physiological conditions of small rodents. Acta Theriologica Sinica, 2003, 23 (2): 175-182.
- [11] Zhang J X, Zhang Z B, Wang Z W. Behavioral interactions and mating behavior of rat like hamster (*Cricetulus triton*) during the breeding season. Acta Theriologica Sinica, 1999, 19 (2): 132-142.
- [12] Zalman S, Anisman H. Acute and chronic stressor effects on the antibody response to sheep red blood cells. Pharmacol. Biochem. Behav., 1993, 46 (2): 445-452.
- [13] Sapolsky R M. Neuroendocrinology of the stress response // J. Becker, S. Breedlove, and D. Crews eds. Behavioral Endocrinology, pp. 287-324.

MIT Press, Cambridge, MA.

- [14] Saplosky R M, Romero L M, Munck A U. How do glucocorticoids influence stress-response? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and adaptive actions. *Endocr. Rev.*, 2000, 215: 5-8.
- [15] Creel S. Social dominance and stress hormones. *Trend in Ecology and Evolution*, 2001, 16: 491-497.
- [16] Christian J J, Davis D E. Adrenal glands in female voles (*Microtus pennsylvanicus*) as related to reproduction and population size. *J. Mammal.*, 1966, 47: 1-18.
- [17] Axelrod J, Reisine T D. Stress hormones: their interaction and regulation. *Science*, 1984, 224: 452-459.
- [18] Bamberg E, Palme R, Meingassner J G. Excretion of corticosteroid metabolites in urine and faeces of rats. *Lab. Anim.*, 2001, 35 (3): 07-14.
- [19] Touma C, Möstl E, Sachser N, Palme R. Effect of sex and time of day on metabolism and excretion of corticosterone in urine and feces of mice. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2003, 130: 267-278.
- [20] Hunt C, Hambly. Faecal corticosterone concentrations indicate that separately housed male mice are not more stressed than group housed males. *Physiol. Behav.*, 2006, 87: 519-526.
- [21] Weingrill T, Gray D A, Barrett L, Henzi S P. Fecal cortisol levels in free - ranging female chacma baboons; relationship to dominance reproductive state and environmental factors. *Hormones. Behavior.*, 2004, 45: 259-269.
- [22] Touma C, Palme R, Sachser N. Analyzing corticosterone metabolites in fecal samples of group: a noninvasive technique to monitor stress hormones. *Horm. Behav.*, 2004, 45: 10-22.
- [23] Robinson G E, Grozinger C M, Whitefield C W. Sociogenomics: social life in molecular terms. *Nat. Rev. Gen.*, 2005, 6: 257-270.
- [24] Zhang J X, Zhang Z B, Wang Z W. Scent, social status and reproductive condition in rat like hamsters (*Cricetulus triton*). *Physio. Behav.*, 2001, 74: 415-420.
- [25] Zhang J X, Zhang Z B, Wang Z W. Seasonal changes in and effects of familiarity on agonistic behavior of rat like hamsters (*Cricetulus triton*). *Ecological Research*, 2001, 16: 309-317.
- [26] Huang W J, Chen Y X, Wen Y X. Chinese rodents. Shanghai: Fudan University Press, 1995.
- [27] Goldman L, Swanson H H. Developmental changes in pre-adult behavior in confined colonies of golden hamsters. *Dev. Psychobiol.*, 1975, 8: 137-150.
- [28] Guerra R F, Vieiria M L, Takase E, Gasparetto S. Sex differences in the play fighting activity of golden hamster infants. *Physiol. Behav.*, 1992, 52: 1-5.
- [29] Ferris C F, Axelson J F, Shinto L H, Albers H E. Scentmarking and the maintenance of dominant- subordinate status in male golden hamsters. *Physiol. Behav.*, 1987, 40: 661-664.
- [30] Turner G F, Huntingford F A. A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbrooder contests. *Anim. Behav.*, 1986, 34: 961-970.
- [31] Maynard Smith J. Evolution and the theory of games. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- [32] Blanchard R J, Nikulina J N, Sakai R R, Mckittrick C, McEwen B, Blanchard D C. Behavioral and endocrine change following chronic predatory stress. *Physiol. Behav.*, 1998, 63: (56) 1-9.
- [33] Zhang J, Cao C, Gao H, Yang Z, Sun L, Zhang Z, Wang Z. Effects of weasel odor on behavior and physiology of two hamster species. *Physiol. Behav.*, 2003, 79: 549-552.
- [34] Wolff J. Behavior//Tamrin R H. ed. Biology of new world Microtus, Special Publications No. 8, American Society of Mammal Logists, 1985: 340-372.
- [35] Selye H. The general adaptation syndrome and the diseases of adapt ation. *Clinical Endocrinology.* 1946, 6 (11): 7-23.

参考文献:

- [5] 王振龙,王大伟,张知彬. 雄性大仓鼠体重对其斗殴行为及社会等级的作用. *兽类学报*, 2007, 27 (1): 26-32.
- [8] 边疆晖,樊乃昌. 捕食风险与动物行为及决策的关系. *生态学杂志*, 1997, 16 (1): 34-39.
- [9] 吴雁,边疆晖,刘季科. 根田鼠母体捕食应激对其子代运动及探究行为的作用. *兽类学报*, 2006, 26 (3): 235-240.
- [10] 梁虹,张知彬. 食物限制对鼠类生理状况的影响. *兽类学报*, 2003, 23 (2): 175-182.
- [11] 张健旭,张知彬,王祖望. 大仓鼠在繁殖期的行为关系及交配行为. *兽类学报*, 1999, 19 (2): 132-142.
- [26] 黄文儿,陈延熹,温业新. 中国啮齿类. 上海:复旦大学出版社, 1995.