

不同季节出生的布氏田鼠繁殖发育模式分析

任 飞¹, 王大伟^{1*}, 李 宁¹, 郝伟丽¹,
田 林¹, 杜森云², 刘晓辉^{1*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 2. 内蒙古锡林
郭勒盟东乌珠穆沁旗草原工作站 026300)

摘要 布氏田鼠是我国内蒙古东部草原的主要害鼠之一, 具有明显的季节性繁殖特征。本研究于2013年采集内蒙古东乌珠穆沁旗草原繁殖盛期(6—7月)和末期(8月)的布氏田鼠, 比较了种群组成和繁殖器官的季节特点。结果表明, 从繁殖盛期到末期, 越冬鼠比例呈现下降趋势, 当年鼠比例逐渐上升。不同年龄、性别的布氏田鼠存在明显的繁殖状态上的差异: 与当年出生个体相比, 越冬鼠参与繁殖时间长, 在整个繁殖期都参与繁殖, 是繁殖期尤其是繁殖早期种群繁殖的主力; 与雄鼠相比, 当年出生雌鼠会更多参与繁殖, 在6月中旬的繁殖盛期, 当年生雌鼠的怀孕率达39%, 而当年雄鼠未参与繁殖。这些结果表明, 不同性别、不同时期出生的布氏田鼠采取了不同的繁殖策略, 体现为各自在种群繁殖中的贡献不同, 因此在分析其暴发成灾机制时应考虑种群中性别和年龄组成。

关键词 布氏田鼠; 越冬鼠; 当年鼠; 繁殖策略

中图分类号: S 443 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2016.02.006

The analysis on developmental patterns of reproduction system of Brandt's voles born in different seasons

Ren Fei¹, Wang Dawei¹, Li Ning¹, Hao Weili¹, Tian Lin¹, Du Senyun², Liu Xiaohui¹

(1. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;
2. Grassland Station of East Ujimqin Banner, Inner Mongolia 026300, China)

Abstract Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*) is one of the main pest rodents with overt characteristics of seasonal breeding in eastern Inner Mongolia grassland. In present study, we compared the age structure and reproductive organ weight of Brandt's voles captured in peak (June to July) and end (August) period of breeding season from East Ujimqin Banner, Xilingol league area of Inner Mongolia. Our results showed that the ratio of overwinter voles was decreasing from June to August, while the ratio of newborn individuals was increasing. Reproductive status of Brandt's voles with different ages and genders showed significant differences. Compared with newborn individuals, overwinter voles keep the high reproductive activity around the whole breeding season especially in early breeding season. Compared with newborn males, more newborn females took part in reproduction and the ratio of pregnant newborn females was higher to 39% in June, while development status of reproductive organs indicated no newborn males participated in reproduction at this stage. Those results suggest that Brandt's voles with different gender and birth time take different reproduction strategies, which give different contributions to population reproduction. Therefore, the gender and age structure of population should be important factors to be paid more attention during research of rodent outbreak mechanism.

Key words Brandt's voles; overwinter individuals; newborn individuals; reproductive strategy

繁殖后代是动物生活史中最重要的一环, 能否成功繁殖关系到个体基因的传递和整个物种的延

续^[1]。然而繁殖过程需要大量能量供应, 而自然环境的季节性波动将许多动物的繁殖过程限定在特定

收稿日期: 2015-01-06

修订日期: 2015-03-09

基金项目: 国家自然科学基金(31101455); 农林重要杂草鼠害监控技术研发(2012BAD19B02)

致谢: 内蒙古自治区锡林郭勒盟东乌珠穆沁旗草原站, 中国科学院动物研究所锡林浩特毛登工作站及宛新荣副研究员, 中国医学科学院实验动物研究所宋铭晶副研究员、高杰同学对本研究采样与实施工作提供了大力支持, 一并致谢。

* 通信作者 E-mail: dwwang@ippcaas.cn; lxiaohui2000@163.com

季节,这种情况在高纬度地区更加明显。因此,在长期适应自然环境年度变化过程中,大多数动物的繁殖行为出现季节性特征^[2]。日照时长具有精确而稳定的年度变化规律,许多动物将其作为判断季节变化的主要信号^[3]。按繁殖季节日照时长可以将动物分为长日照繁殖动物和短日照繁殖动物:前者繁殖期的日照时长一般长于 12 h,如马和小型啮齿类动物;而后者则只在白昼短于 12 h 的季节动情交配,如有蹄类动物。虽然繁殖起始时期不同,但是在经历了不同长短的怀孕期后(马:约 1 年;鼠类:约 20 d;有蹄类:5~10 月),其后代都会出生在环境最适合的春夏季节,以提高后代的成活率^[4-7]。

动物的季节性繁殖策略是在自然选择和性选择共同驱动作用下形成,并形成特定的遗传调控机制^[8]。然而,动物的行为表现是由其生理和内分泌状态所决定的,是繁殖行为对策变化的根源。光照、温度、食物、水等环境因子在动物季节性繁殖中起到重要的调节作用,这些环境因子与季节变化同步,动物通过它们来感知季节变化,提前调整自身生理状态来对季节变化做出正确的响应。而这种季节预知能力来自于动物的神经内分泌系统,成为了一种可遗传的特征^[9]。虽然目前还尚未完全解析其季节性繁殖调控通路,但是有证据表明许多季节性繁殖的鼠类体内具有担任内在季节测量时钟的神经内分泌通路,调控其繁殖状态的季节变化^[10]。

布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)是我国内蒙古草原区的主要害鼠之一,营植食性生活。其危害表现为与牲畜争夺牧草资源,挖掘活动破坏草场导致草场退化沙化,同时还是鼠传疾病的主要寄主^[11]。布氏田鼠具有明显的社群性和季节性繁殖特征,靠贮存牧草越冬,繁殖期主要集中在春夏两季,种群数量季节变化呈典型的单峰型^[12]。布氏田鼠寿命一般不超过 1 年,其种群结构在年内呈现剧烈变化:3-4 月为繁殖初期,种群主要由越冬鼠组成;5-7 月为布氏田鼠的繁殖盛期,当年鼠的比例迅速增加;至 8 月底,繁殖终止,种群基本由当年鼠组成^[12-16]。我们的前期工作证明,布氏田鼠具有非常明显的季节性繁殖现象,种群繁殖器官重量在夏至点达到峰值之后快速下降,7 月底下降 90%,8 月份重量则仅为夏至点时的 5% 左右^[17-18]。结合此时当年鼠比例迅速升高的特点,我们推测种群繁殖状态的下降来自两个方面:一方面与非繁殖季节个体繁殖力下降有关,另一方面则与越冬鼠与当年鼠不同的繁殖发育策略有关。

目前关于布氏田鼠种群组成、年龄结构和季节性

繁殖的生物学已有很多报道^[19-23],但是尚无针对不同年龄布氏田鼠繁殖发育,及雌雄个体繁殖策略比较的相关研究。因此,本研究以繁殖盛期和繁殖末期的布氏田鼠为研究对象,描述这段时间内布氏田鼠繁殖系统发育策略的年龄与性别差异,浅析布氏田鼠种群季节性变化的特点及其繁殖策略形成的生态学原因与意义。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

本研究样品采集工作在内蒙古东乌珠穆沁旗(115°58'E, 45°33'N)草原开展。该地属北温带大陆性气候,地处高海拔和中高纬度的内陆地区,平均海拔约为 850 m。当地气候较为寒冷,年均气温仅为 1.6 °C,年均降水量约为 300 mm,年均日照时间为 2 975 h,太阳辐射强烈。夏季水热同期,6-8 月降水量占年降水量的 70%;冬季受蒙古高压控制,寒冷漫长(约 5 个月),最低气温低于 -40 °C。采样地为半退化草原区,植被以碱韭(*Allium polyrhizum*)、蒙古韭(*Allium mongolicum*)为主,还有少量羊草(*Leymus chinensis*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)。

1.2 研究方法

本研究分 2 次取样。第 1 次取样在繁殖盛期每天连续采样,时间设定于 2013 年 6 月 11 日至 7 月 7 日,覆盖夏至点前后 1 周,此时种群结构最为丰富,越冬鼠、当年生成体与幼体都有,目的在于揭示夏至点前后各年龄段田鼠繁殖状态的变化。第 2 次取样在繁殖末期,时间设定于 8 月上旬,此时种群结构较为简单,以当年生成体与幼体为主体,目的是反映繁殖末期个体状态,与繁殖盛期进行比较,分析种群繁殖力的变化趋势。

采用笼捕法捕捉。每天固定 80 个捕鼠笼,固定 5~8 个可区分的大洞群随机取样,采样时间集中在 6:00-10:00,具体时间根据不同季节日出时间进行调整。在晴朗天气的早晨日出前后,以胡萝卜为诱饵,于布氏田鼠活跃洞口处进行笼捕。每小时检查 1 次,将捕获的布氏田鼠分洞群放入垫有木屑的塑料桶中,饲以胡萝卜、苜蓿草。

将捕获的布氏田鼠带回实验室,记录毛色并进行编号后,以颈椎脱臼法处死。解剖并测量其体重、体长及繁殖器官(雄鼠:睾丸、附睾、储精囊;雌鼠:卵巢)重量,记录雌鼠的怀孕率和开口率(怀孕或开口个体数/总个体数×100%)。体重用 0.1 g 精度电子天平称取(上海嘉展仪器设备有限公司),体长用 1 mm 精度直尺测量,器官用 0.001 g 精度分析天平(梅特勒-托利多仪器(上海)有限公司)称取。

1.3 年龄划分标准

本研究以毛色(即体背颜色)结合体重划分年龄段。越冬鼠为浅灰白色,当年鼠为黄色或黄褐色,体重一般大于 20 g;而幼鼠带有明显绒毛,且体重一般低于 20 g。

1.4 统计分析

以 SPSS 17.0 进行独立样本 t 检验, $P < 0.05$ 差异达显著水平, $P < 0.01$ 差异达极显著水平。

2 结果与分析

2.1 布氏田鼠种群结构变化

在 6 月中旬到 8 月初,布氏田鼠种群中包含越冬鼠、当年生成体和当年生幼体 3 类。如图 1 所示,

总体来看,当年生成体在 6—8 月期间内逐步成为种群主体,越冬鼠和当年生幼体则均呈现下降趋势;在繁殖末期捕获到的 82 只鼠中,仅有 1 只越冬雄鼠和 3 只越冬雌鼠。6 月份,越冬鼠比例维持在 16% 左右,而 8 月初则降至 2.44%;在此期间内,当年生成体则从 45.51% 升至 89.02%,当年幼体则从 38.92% 降至 8% 左右。不同年龄的雄鼠和雌鼠在种群中的比例变化大体上与种群总体变化一致:越冬雄鼠比例从 6 月中旬呈逐步下降趋势,越冬雌鼠则有一定程度上升后下降,而且 6 月中旬至 7 月初越冬雌鼠的比例相对雄鼠较高;当年生幼体呈现下降趋势,而成体则表现出增加趋势,性别间无显著差异。

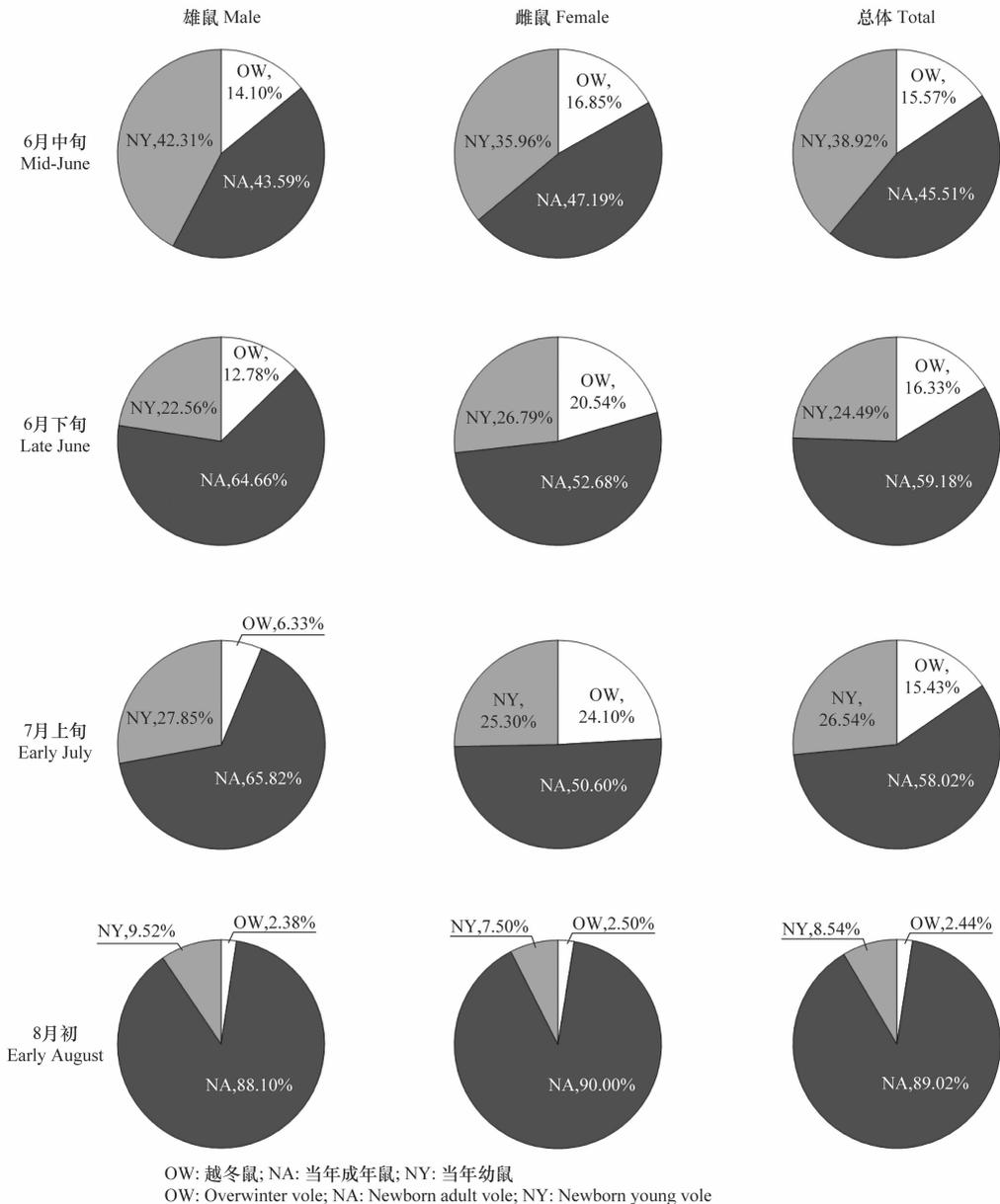


图 1 不同繁殖时期布氏田鼠种群组成比例

Fig. 1 Age structures of voles' population in different breeding periods

2.2 雄鼠的繁殖状态

越冬雄鼠和当年雄鼠的繁殖器官重量在秋季均出现下降,但其变化趋势不同(图 2)。越冬雄鼠下降幅度不大,始终保持较重的繁殖器官,各采样时间段内无显著差异,至 8 月底仍与 6 月水平相当(8 月 5 日仅捕到 1 只越冬雄鼠)。当年雄鼠繁殖器官出现明显的下降趋势,6 月中旬与 8 月初繁殖器官差异达或接近显著水平(睾丸: $F=27.129, df=56, t=-37.743, P<0.001$;附睾: $F=15.043, df=66, t=1.992, P=0.051$;储精囊重量: $F=37.252, df=48, t=-15.421, P<0.001$)。

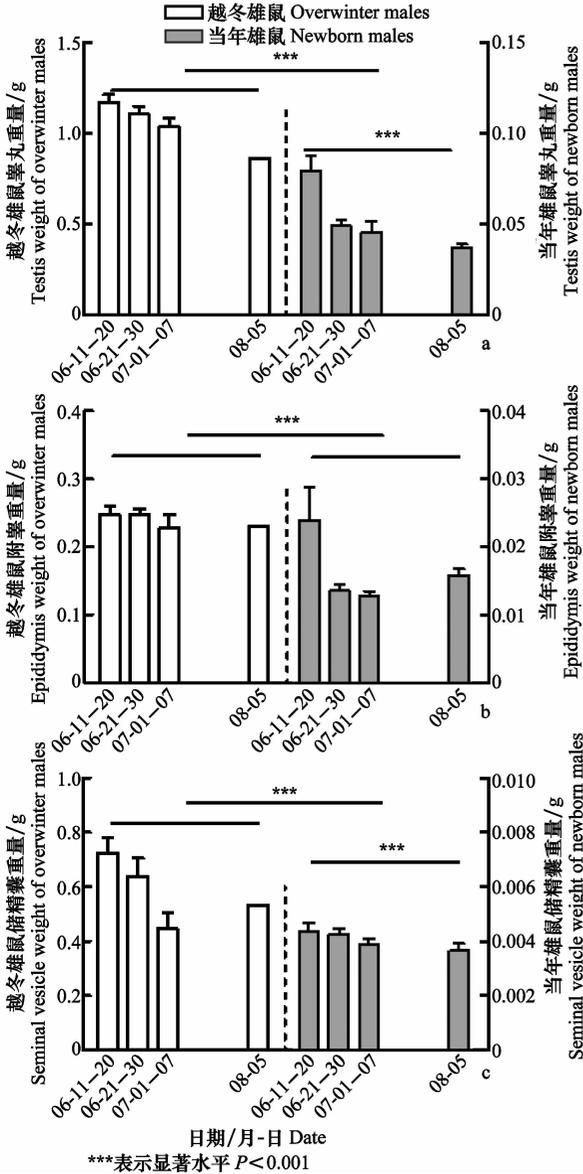


图 2 越冬雄鼠与当年雄鼠繁殖器官重量

Fig. 2 Comparison of reproductive organ weights between overwinter males and newborn males

越冬雄鼠的繁殖器官重量极显著高于当年雄鼠,睾丸和附睾重量高约 10 倍左右,储精囊则在 20 倍以

上(睾丸: $F=118.267, df=25.587, t=-37.140, P<0.001$;附睾: $F=43.661, df=26.384, t=-33.007, P<0.001$;储精囊重量: $F=207.853, df=26.001, t=-16.744, P<0.001$)。

2.3 雌鼠的繁殖状态

雌鼠的繁殖器官重量和繁殖状态在秋季也表现出明显下降,而且越冬雌鼠和当年雌鼠之间也存在显著差异(图 3)。越冬雌鼠卵巢重量极显著高于当年雌鼠($F=0.316, df=154, t=-6.111, P<0.001$)。越冬雌鼠卵巢重量保持稳定($F=0.769, df=33, P>0.05$),而当年雌鼠卵巢重量呈现下降趋势($F=4.373, df=118, P<0.01$)。

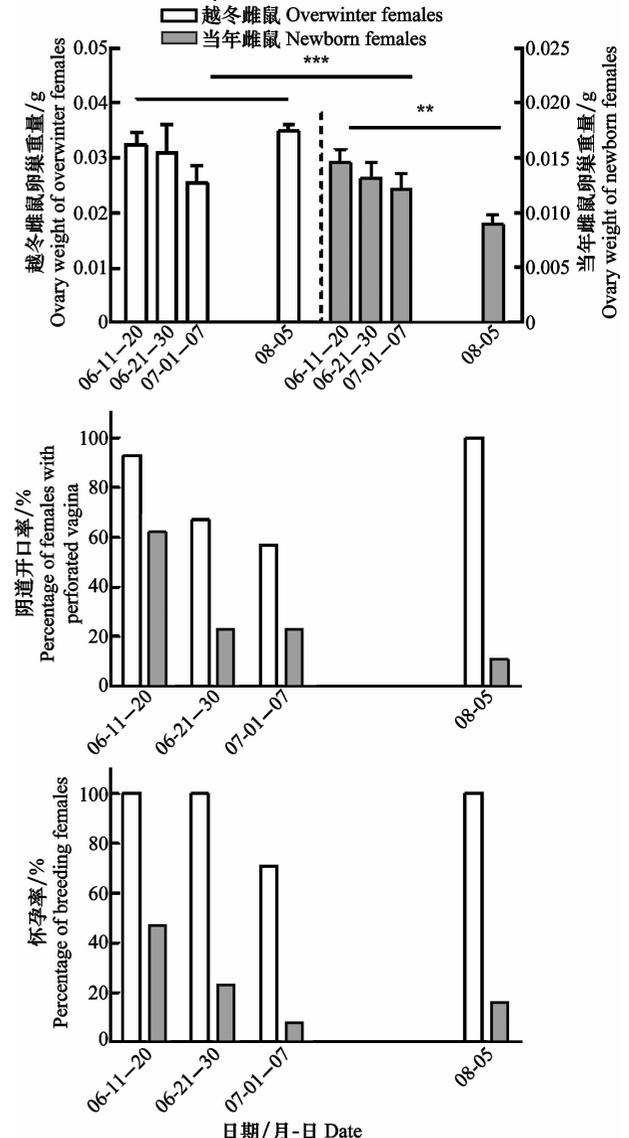


图 3 越冬雌鼠与当年雌鼠繁殖状态

Fig. 3 Comparison of reproductive status between overwinter females and newborn females

表示显著水平 $P<0.01$; *表示显著水平 $P<0.001$
** and *** indicate significant level $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively

越冬雌鼠的阴道开口率和怀孕率均保持高于当年雌鼠的水平。虽然越冬雌鼠数量不断下降,但是阴道开口和怀孕鼠所占的比例始终较高,8月5日捕到的3只越冬雌鼠全部怀孕。而且,越冬雌鼠的胎仔数也显著高于当年雌鼠(越冬鼠: 8.17 ± 1.11 只,当年鼠: 7.25 ± 0.99 只; $F=0.329, df=52, t=3.151, P<0.05$)。

3 讨论

本研究表明,从繁殖盛期到繁殖末期布氏田鼠种群的年龄结构经历了剧烈变动,越冬鼠在种群中的比例逐渐降低,而当年出生个体则逐渐增加,这之前报道相符合^[12,15]。野外布氏田鼠的寿命一般短于1年,因此绝大部分个体在生活史中只能经历1次繁殖^[13]。动物生存的根本目的是种群和自身的高适合度,繁殖对策是长期自然选择的结果,其目的是为了最大限度地提高自身适合度^[24]。那么,越冬鼠和当年鼠、雄鼠和雌鼠之间由于繁殖状态不同,在面临冬季到来时必然会采取不同的繁殖系统发育策略来实现适合度的最大化。

3.1 越冬鼠和当年鼠的繁殖发育策略比较

本研究表明,越冬雄鼠保持了性腺的膨大状态,至8月初仍可参与繁殖;当年生雄鼠基本保持了滞育状态,性腺始终处于抑制状态,基本不参与当年繁殖;而在夏季和秋季越冬雌鼠的繁殖状态各方面指标均显著高于当年雌鼠。这说明,在繁殖期越冬鼠是布氏田鼠种群繁殖的主力,越冬鼠和当年鼠在面临非繁殖期到来时具有不同的性腺发育模式。从生活史角度分析,越冬鼠不能经历2次冬季,因此在非繁殖期到来时降低繁殖投入已没有意义,从适合度角度分析应尽量多繁殖后代,提高自身基因传递的可能性,因此其繁殖发育策略应为“维持繁殖状态,尽量多生产后代”;但对于当年鼠来说,有10%~40%的个体可以越冬,参与来年繁殖^[13],其繁殖发育策略是“抑制繁殖状态,全力越冬,待到来年繁殖”。因此,越冬鼠和当年鼠繁殖发育模式的差异应是其生存策略不同所造成的结果。

另外,与先前研究不同的是,本研究中布氏田鼠繁殖期有所推迟。一般来说,4—5月份出生的当年雄鼠可参加当年的繁殖,而6月后出生的雄鼠当年不能性成熟,只能在越冬后参与第二年的繁殖^[12-13]。我们前期工作也发现相似规律^[18]。但在本研究中,

6月份成年雄鼠的性腺较小,未达到繁殖状态,这可能受当年温度和食物等环境因素影响有关。2013年气温偏低,3月底到4月中旬的平均气温较2011年和2012年同期明显偏低(最高平均气温为 $1.4\text{ }^{\circ}\text{C}$,比往年低近 $6\text{ }^{\circ}\text{C}$,最低平均气温为 $-10.6\text{ }^{\circ}\text{C}$,比往年低近 $3\sim 5\text{ }^{\circ}\text{C}$)。低温和降水偏少会影响牧草萌发时间。罗泽珣等分析了1958—1972年的各月平均气温与布氏田鼠种群的繁殖关系,指出月平均气温 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 是布氏田鼠繁殖开始和结束的气温指标;而在1972年由于受降雨的影响,当年5—8月降水量均比往年低 $1/3\sim 1/2$,甚至整个5月无明显降水,布氏田鼠种群提前结束繁殖^[20]。张洁发现,在1973—1976年中,1975年的春季气温(3—5月)明显高于其他年份,但繁殖启动却晚于其他几年^[22],推测布氏田鼠繁殖启动受早春食物条件的影响,气温和降水都是牧草返青的必要条件^[25]。

3.2 雌鼠和雄鼠的繁殖发育策略比较

本研究表明,雌雄个体参与繁殖程度不同,尤其是反映在6月份的个体。此时当年雌鼠的怀孕率已达到了39%,体重最小的怀孕雌鼠体重仅为 14.3 g ;而此时的当年生雄鼠性腺并未发育,不参与繁殖。该现象产生的原因可能与不同性别个体在种群中的社会地位不同有关。

布氏田鼠的婚配制度更倾向于以雄鼠为主导的一雄多雌制,因此雄性间竞争激烈而雌性间较为平和^[26]。以前研究表明,部分当年生雄鼠可能会受到越冬鼠或早生雄鼠的压力而产生繁殖抑制现象。越冬鼠在布氏田鼠种群中具有较高的社会地位和竞争能力^[27-28],当年雄鼠出生后迅速转入性休止,不参与当年的繁殖,是为了躲避与性成熟个体(越冬雄鼠)的繁殖竞争,减少伤害,保存自己,等待下一个繁殖季节的机会,这也是躲避繁殖风险的一种策略^[12]。另外,处于优势地位的雄性个体有阻止从属雄性个体进行交配的行为^[29],而田鼠类幼体的青春期启动时间也可以被成年个体所释放的化学信号所抑制^[30]。雌鼠间社会压力较小,当年鼠可快速参与繁殖。对于大多数小型啮齿动物而言,雌鼠性成熟程度、状态是反映种群繁殖强度的重要指标,同时也是决定种群数量的重要因素之一。性成熟和初始繁殖时间早也是雌鼠一种有效的策略,使得种群在有限的时间内获得更多后代,对提高个体的适合度有利,因此雌鼠的发育与繁殖对于种群的发展起到至关重

要的作用^[31]。在一雄多雌婚配制度下,雌、雄两性间所承受的生存与繁殖压力不同,雄性为了获得交配机会,竞争会更加强烈,因此雄性个体的适合度较雌性而言就具有更大的可调整性^[32]。

3.3 布氏田鼠繁殖发育策略分析

布氏田鼠的繁殖策略是有利于其种群的存在和繁衍的。越冬雄鼠尽量延长繁殖时间;当年雄鼠在夏季后转入繁殖抑制,待到来年成为繁殖主力;越冬雌鼠和当年雌鼠共同参与繁殖,而且当年早期出生的雌鼠具有快速性成熟的能力。这在最大程度上保证了布氏田鼠种群的发展与延续,也导致其成为内蒙古草原地区最主要的害鼠之一。

这种繁殖策略是布氏田鼠长期适应内蒙古草原气候环境所采取的一种应对策略。东乌珠穆沁旗冬季漫长,无霜期只有大约4个月,因此布氏田鼠在长期演化中逐渐形成了以外界环境信号提前预知季节变化,改变自身生理状态,适应即将到来的环境变化的能力。虽然布氏田鼠繁殖起始与终止可能受到温度和食物的影响,但是似乎这两者并不是决定其繁殖器官发育的主要因素。因为,初春温度较低,青草刚刚萌发,环境较为恶劣,但是布氏田鼠却启动繁殖;而夏季温度适宜、牧草资源丰富,各种环境因子都相对稳定,而此时出生的个体却转入繁殖抑制状态。有研究表明,动物取食的植物幼嫩组织可代谢产生次生化合物6-MBOA,可触发田鼠类繁殖的启动,同时通过母体效应将信息传递给幼体,进而影响子代的发育^[12,33]。6-MBOA是褪黑素的相似物,其作用机理可能还是通过褪黑素所介导光周期通路。而春季与夏季相比,最终的环境变化恰恰是日照时长变化相位的改变,这似乎说明光周期的年度节律可能是布氏田鼠季节性繁殖的最终信号。有证据表明,光周期信息被母体感受后可以通过母体效应进行传递,处于哺乳期的草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)、橙腹田鼠(*M. ochrogaster*)、黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)、根田鼠(*M. oeconomus*),它们的母体均有向子代传递光周期信息的功能,主要体现在对雄性后代的睾丸发育和生长有明显的调节作用;断乳后的光周期信息是影响雄性根田鼠繁殖发育的主要信息,说明雄性幼鼠通过接受来自母体的光周期信号以及自身感受的光周期信号调节自身的发育状态^[34-37]。根据布氏田鼠繁殖发育的时间特征,推测在长期适应内蒙古地区气候环境的过程中,光周期

信号变化在布氏田鼠繁殖策略形成中可能起到了重要的调控作用。

总之,布氏田鼠的繁殖发育策略是利于其种群繁衍与发展的,不同年龄雄鼠按照其生活史特点在不同时期参与繁殖;而雌鼠快速性成熟参与繁殖,可能是其暴发成灾的主要原因。下一步工作对于布氏田鼠繁殖调控通路的解析,揭示其繁殖调控的分子机制,将为实现布氏田鼠繁殖控制提供重要的理论支持。

参考文献

- [1] Weir B J, Rowlands I W. Reproductive strategies of mammals [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973; 139 - 163.
- [2] Bronson F H. Climate change and seasonal reproduction in mammals [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 364(1534): 3331 - 3340.
- [3] 黄冬维, 储明星. 动物季节性繁殖分子调控机理研究进展[J]. 遗传, 2011, 33(7): 695 - 706.
- [4] Malpoux B, Thiéry J C, Chemineau P. Melatonin and the seasonal control of reproduction [J]. Reproduction Nutrition Development, 1999, 39(3): 355 - 366.
- [5] Spinage C A. The role of photoperiodism in the seasonal breeding of tropical African ungulates [J]. Mammal Review, 1973, 3(3): 71 - 83.
- [6] 刘志龙, 孙儒泳. 布氏田鼠种群繁殖特征研究[J]. 兽类学报, 1993, 13(2): 114 - 122.
- [7] Stevenson T J, Ball G F. Information theory and the neuropeptidergic regulation of seasonal reproduction in mammals and birds [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 278(1717): 2477 - 2485.
- [8] 齐银, 王跃招. 物种繁殖策略和交配对策的变异性[J]. 四川动物, 2010, 29(6): 1002 - 1007.
- [9] Bronson F H, Heideman P D. Seasonal regulation of reproduction in mammals [J]. The Physiology of Reproduction, 1994, 2: 541 - 584.
- [10] Reiter R J. The melatonin rhythm: both a clock and a calendar [J]. Experientia, 1993, 49(8): 654 - 664.
- [11] 张知彬, 王祖望. 农业重要鼠害的生态学及其控制对策[M]. 北京: 海洋出版社, 1998: 211.
- [12] 宛新荣, 王梦军, 王广和, 等. 布氏田鼠标志种群的繁殖参数[J]. 兽类学报, 2002, 22(2): 116 - 122.
- [13] 施大钊, 海淑珍, 郭喜红. 自然条件下不同出生期布氏田鼠寿命的研究[J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(3): 115 - 119.
- [14] 张洁, 钟文勤. 布氏田鼠洞群内群体结构的研究[J]. 兽类学报, 1981, 1(1): 51 - 56.
- [15] 施大钊, 海淑珍, 吕东, 等. 布氏田鼠洞群内社群结构变动与序位的研究[J]. 兽类学报, 1999, 19(1): 48 - 55.
- [16] Zhong W, Wang M, Wan X. Ecological management of Brandt's vole (*Microtus brandti*) in Inner Mongolia, China [J]. Ecolog-

- ically-based Rodent Management. ACIAR Monograph, 1999, 59:119-214.
- [17] 王大伟, 丛林, 王宇, 等. 繁殖季节和非繁殖季节布氏田鼠种群参数和生理特点的差异[J]. 生态学报, 2010(13): 3562-3568.
- [18] 张学昌. 雄性布氏田鼠 *Stra8*、*Scp3* 和 *Dmc1* 基因的克隆及其季节性表达分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [19] 内蒙古锡林郭勒盟卫生防疫站. 布氏田鼠的生态研究[J]. 动物学报, 1975(1): 30-39.
- [20] 罗泽珣, 郝守身, 梁志安, 等. 呼伦贝尔草原有关布氏田鼠防治方面的某些生物学研究[J]. 动物学报, 1975, 21(1): 51-61.
- [21] 张洁, 周庆强, 钟文勤, 等. 布氏田鼠种群年龄的研究[J]. 动物学报, 1978, 24(4): 344-357.
- [22] 张洁, 钟文勤. 布氏田鼠种群繁殖的研究[J]. 动物学报, 1979, 25(3): 250-259.
- [23] 武晓东. 用标志重捕法对布氏田鼠的分居, 种群组成和生态寿命的研究[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 1988(1): 12.
- [24] 殷宝法, 魏万红, 张堰铭, 等. 小型哺乳动物的繁殖投入与繁殖成功率[J]. 兽类学报, 2003, 23(3): 259-265.
- [25] 宛新荣, 钟文勤, 刘伟, 等. 布氏田鼠的繁殖启动与繁殖适应对策[C]//中国动物学会兽类学分会第六届会员代表大会暨学术讨论会论文摘要集, 2004.
- [26] Liu Xiaohui, Yue Lingfen, Wang Dawei, et al. Inbreeding avoidance drives consistent variation of fine-scale genetic structure caused by dispersal in the seasonal mating system of brandt's voles[J]. PLoS ONE, 2013, 8(3): e58101.
- [27] 张建军, 施大钊. 布氏田鼠雄性的优势地位[J]. 动物学杂志, 2006, 40(6): 19-24.
- [28] 宛新荣, 张新阶, 刘伟, 等. 布氏田鼠标志种群的社群等级及其季节变化[J]. 生态学杂志, 2007, 26(3): 359-362.
- [29] Cant M A. Social control of reproduction in banded mongooses [J]. Animal Behaviour, 2000, 59(1): 147-158.
- [30] Marchlewska-Koj A. Sociogenic stress and rodent reproduction [J]. Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 1997, 21(5): 699-703.
- [31] 孙儒泳, 张玉书, 方喜叶. 啮齿类繁殖生态研究中雄性繁殖强度的意义[J]. 动物学报, 1977, 23(2): 187-199.
- [32] 齐晓光. 秦岭川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) 的繁殖策略、社会组织与个体扩散迁移机制的研究[D]. 西安: 西北大学, 2008.
- [33] 刘力宽, 刘季科. 6-MBOA 对植食性小哺乳类繁殖作用的研究进展[J]. 兽类学报, 1998, 18(1): 60-67.
- [34] Meek L R, Lee T M, Gallon J F. Interaction of maternal photoperiod history and food type on growth and reproductive development of laboratory meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) [J]. Physiology & Behavior, 1995, 57(5): 905-911.
- [35] Solomon N G. Effect of the pre-weaning environment on subsequent reproduction in prairie voles, (*Microtus ochrogaster*) [J]. Animal Behaviour, 1994, 48(2): 331-341.
- [36] Stetson M H, Elliott J A, Goldman B D. Maternal transfer of photoperiodic information influences the photoperiodic response of prepubertal Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus sungorus*) [J]. Biology of Reproduction, 1986, 34(4): 664-669.
- [37] 刘力宽, 刘季科, 苏建平. 光周期对环青春期雄性根田鼠繁殖发育的作用与光周期信息的母体传递模式[J]. 兽类学报, 2001, 21(1): 57-66.
- (责任编辑: 田 喆)
-
- (上接 25 页)
- [16] Dingha B N, Moar W J, Appel A G. Effects of *Bacillus thuringiensis* Cry1C toxin on the metabolic rate of Cry1C resistant and susceptible *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Physiological Entomology, 2004, 29(5): 409-418.
- [17] 张彦蕊, 束长龙, 宋福平, 等. 一种简单、快速的苏云金芽胞杆菌基因组 DNA 提取方法[J]. 生物技术通报, 2012(11): 197-201.
- [18] Pardo-López L, Soberón M, Bravo A. *Bacillus thuringiensis* insecticidal three-domain Cry toxins; mode of action, insect resistance and consequences for crop protection[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013, 37(1): 3-22.
- [19] Zhou Zishan, Yang Sujuan, Shu Changlong, et al. Comparison and optimization of the method for Cry1Ac protoxin preparation in HD73 strain [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2015, 14(8): 1598-1603.
- [20] 束长龙. 苏云金芽胞杆菌资源多样性分析与杀虫基因发掘[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013: 29-30.
- [21] 萨姆布鲁克 J, 拉塞尔 D W, 著. 分子克隆实验指南[M]. 黄培堂, 译. 第 3 版. 北京: 科学出版社, 2002.
- [22] Bravo A, Sánchez J, Kouskoura T, et al. N-terminal activation is an essential early step in the mechanism of action of the *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac insecticidal toxin [J]. Journal of Biological Chemistry, 2002, 277(27): 23985-23987.
- [23] Abbott W S. A method of computing the effectiveness of an insecticide [J]. Journal of Economic Entomology, 1925, 18(2): 265-267.
- [24] Vincent K. Probit analysis [EB/OL]. The San Francisco State University. Department of Biology Document Repository. Last Accessed on March, 2010. <http://userwww.sfsu.edu/efc/classes/biol710/probit/ProbitAnalysis.pdf>
- [25] 朱军, 谭芙蓉, 余秀梅, 等. 四川盆地生态区苏云金芽胞杆菌 *cry* 基因的鉴定及新型模式 *cry* 基因的克隆[J]. 微生物学报, 2009(3): 324-330.
- [26] Shu Changlong, Liu Dongming, Zhou Zishan, et al. An improved PCR-restriction fragment length polymorphism (RFLP) method for the identification of *cry1*-type genes [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2013, 79(21): 6706-6711.
- (责任编辑: 田 喆)