

多代驯化对布氏田鼠非繁殖期性激素本底水平的影响

乔妍婷¹ 朴志彦² 乔玥涵² 李木子² 王大伟^{1*} 刘晓辉^{1*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 2. 北京市第五中学, 北京 100007)

摘要: 为阐明驯化过程对季节性繁殖的布氏田鼠 *Lasiopodomys brandtii* 性腺活性的影响, 采用放射免疫技术从秋季(11月)至翌年春季(3月)对室内驯化1月、3年和10年的雌雄鼠粪便中的性激素水平进行监测。结果显示, 在11—12月非繁殖季节, 驯化10年组雄鼠睾酮水平分别达到3年组和1月组的3.5倍和13.3倍, 驯化10年组雌鼠雌二醇水平分别达到3年组和1月组的2.0倍和3.7倍, 且差异均达到显著水平; 长期(3年和10年)驯化组雄鼠在繁殖初期(1—3月)的睾酮水平也较短期驯化组显示出更大幅度的提升。表明在经历长期驯化后布氏田鼠对稳定的室内环境逐渐适应, 非繁殖期性腺活性抑制的程度逐渐减弱, 呈现出随驯化时长增加而逐渐递增的趋势, 从而导致鼠类繁殖表型发生了可塑性变化。

关键词: 驯化; 睾酮; 雌二醇; 布氏田鼠

Effects of multigenerational domestication on the baseline of gonadal hormones in Brandt's vole *Lasiopodomys brandtii* in the non-breeding season

Qiao Yanting¹ Piao Zhiyan² Qiao Yuehan² Li Muzi² Wang Dawei^{1*} Liu Xiaohui^{1*}

(1. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;

2. Beijing No. 5 High School, Beijing 100007, China)

Abstract: To clarify the impacts of the domestication process on the reproductive activity of Brandt's vole *Lasiopodomys brandtii*, the change of gonadal hormone levels in feces among lineages with different durations (1-month, 3-year, and 10-year, respectively) of domestication from autumn (November) to the following spring (March) were detected and compared with using radioimmunoassay. The results showed that 10-year domesticated male voles displayed 3.5 and 13.3 times higher testosterone levels than 3-year and 1-month groups, respectively. Similarly, 10-year domesticated female voles also displayed 2.0 and 3.7 times higher estradiol levels than 3-year and 1-month groups, respectively. Moreover, the increase of testosterone levels was higher in the two long-term domesticated groups than that in 1-month group during initial mating period (January—March). These results indicated that the inhibition of gonadal activity in the non-breeding season was attenuated along with the prolongation of domestication and gradual adaption to the stable housing conditions, which led to the change in the plasticity of reproductive phenotype.

Key words: domestication; testosterone; estradiol; Brandt's vole

繁殖是决定动物种群动态的关键因子之一。动物往往采取季节性繁殖策略来应对环境中生物和非

基金项目: 国家自然科学基金(31471790), 中央级公益性科研院所基本科研业务费(S2018XM18), 新疆维吾尔自治区“科技支疆”项目(2019E0256)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: dwwang@ippcaas.cn, lixiaohui2000@163.com

收稿日期: 2020-04-15

生物因素的季节性波动,将繁殖过程限制在特定季节进行以保证子代更高的存活率(Bronson & Perrigo, 1987; Nelson et al., 1990)。光周期、温度、食物和水分等环境因子(Bradshaw & Holzapfel, 2007)是动物繁殖状态季节性转变的重要信号,调控着动物内源性季节生物钟的节律。自然昼长(光周期)呈现严格而规律的正余弦曲线年度波动,昼长在每年的同一天几乎是固定的,动物可据此判断季节,并预测环境变化方向,改变其繁殖发育状态(Karsch & Foster, 1981; Bronson & Perrigo, 1987)。温度是另一个重要影响因子,动物繁殖期通常处于一年中温度最适宜的季节,过高或过低都会影响其繁殖活动(代九星, 2009)。温度的变化还可以提前或推迟动物繁殖期开始和结束的时间(Caro et al., 2013)。食物决定了动物能量的来源,其可用量的季节性波动从根本上限制了动物的繁殖活性(Nelson et al., 1990)。这些环境因子使得包括鼠类在内的许多小型哺乳动物的繁殖季节限制在春夏季节,这种现象在中高纬度尤为明显(Fleming et al., 1988)。在季节性繁殖周期中,动物最显著的变化特征之一就是繁殖活性在非繁殖期显著降低,表现为性腺萎缩以及性激素水平降至年内本底水平(Bronson, 2009)。

动物的季节性繁殖行为与生理表型是长期适应环境的结果,环境差异会导致近缘种和同物种间出现繁殖性状的分化。如白足鼠属 *Peromyscus* 的几种鼠类在高纬度地区每年仅在春夏季节繁殖,而在低纬度地区却终年可育(Bronson & Perrigo, 1987)。驯化可以在很大程度上改变动物的行为、生理和形态表型,其中也包括繁殖性状(Wilkins et al., 2014)。动物的性激素水平、性腺大小、动情期、繁殖周期和繁殖期等繁殖相关行为和生理特征在驯化后都会发生明显改变(Belyaev, 1979; Lincoln et al., 1990; Wilkins et al., 2014)。如源自北方较冷气候的绵羊品种从11月开始发情,而源自南方温暖地区的品种发情时间更早,繁殖期更长,幼仔可在一年中任何时间出生(Lincoln et al., 1990)。驯化同样会引起鼠类季节性繁殖行为的变化,如野生褐家鼠 *Rattus norvegicus* 在实验室条件下经过25次传代后,驯化雄鼠睾丸显著增大,繁殖期显著增长(Albert et al., 2008);黑线姬鼠 *Apodemus agrarius* 长江亚种每年春秋两季出现2次繁殖高峰,东北亚种仅有夏季1次繁殖高峰,而在实验室驯养条件下则全年均可繁殖(徐纯柱等, 2012)。驯化会提高动物的性腺活性,导致睾丸更大,睾酮水平更高,如一些鸟类(Prior et

al., 2017; Jensen et al., 2019)、绵羊(Lincoln et al., 1990; Santiago-Moreno et al., 2005; Martínez-Fresneda et al., 2019)及啮齿类动物(Künzl & Sachser, 1999; Zipser et al., 2014)等。驯化也可提高雌性哺乳动物的雌二醇水平(Perez et al., 1999)。但是,驯化过程对动物繁殖性状的影响是否具有时间梯度效应目前尚不清楚。

布氏田鼠 *Lasiopodomys brandtii* 在我国主要分布于锡林郭勒和呼伦贝尔的典型草原区,严重发生时对草原造成巨大破坏(施大钊, 1988)。布氏田鼠具有明显的季节性繁殖特征,其繁殖期主要集中在每年3月初至8月末,性腺重量和活性在季节间呈现出巨大差异,在夏季性腺重量可达秋季的20倍以上(施大钊等, 1998; 宛新荣等, 2002; 王大伟等, 2010)。在自然环境下,温度和食物等环境因子可以影响布氏田鼠的繁殖启动时间和性激素水平(宛新荣等, 2004)。本课题组前期观察发现,在室内条件下布氏田鼠仍保留季节性的繁殖周期,但其繁殖期较在野外时延长,繁殖期提前开始、延迟结束,甚至个别个体在冬季出现繁殖现象,推测这可能是长期驯化野鼠逐渐适应室内环境而导致繁殖活性提高。为明确不同驯化时间梯度下室内种群的繁殖季节性是否会出现梯度变化,本研究采用室内饲养1月、3年和10年3个不同驯化梯度的布氏田鼠种群,监测其雌雄鼠粪便中的性激素水平在非繁殖期(秋冬季)到繁殖初期(春季)的变化过程,分析驯化梯度对布氏田鼠性激素本底水平的影响,以期阐明鼠类繁殖生理对环境因子的适应性变化。

1 材料与方法

1.1 材料

供试动物:所用布氏田鼠均为成年的健康个体,单只饲养,以刨花和锯末为垫料。室内饲养条件为自然光照、温度(20±5)℃,水和饲料购自北京市房山希望饲料有限责任公司。布氏田鼠亲本均来自内蒙古自治区锡林郭勒典型草原区,按驯化时长分为3组,10年组雌雄各8只,亲本捕自2006年,在实验室饲养10年,已传代20代以上;3年组雌雄各8只,亲本捕自2012年,在实验室饲养3年,传代约5代;1月组雄鼠7只、雌鼠5只,捕自2015年9月,捕获饲养1个月直接用于试验。

试剂和仪器:睾酮放射免疫分析试剂盒和雌二醇放射免疫分析试剂盒,北京科美生物技术有限公司;其余试剂均为国产分析纯。Tissuelyser II 高通

量组织破碎仪,德国 Qiagen 公司;Christ Delta 1A 冻干机,德国 Osterode 公司;DFM-96 r 计数仪,合肥众成机电技术开发有限公司;AG22331 离心机,德国 Eppendorf 公司。

1.2 方法

1.2.1 布氏田鼠粪便中激素含量的测定

试验于2015年11月15日开始,2016年3月27日结束。2016年1月底前每周收集1次布氏田鼠粪便样品,在2月底和3月各收集1次,共收集12次。收集时间为15:00—17:00。收集时分别将室内驯化1月、3年和10年的所有布氏田鼠雌雄鼠单只放置于1个干净无垫料的长320 cm×宽180 cm×高140 mm 的养鼠盒中静置2~4 h,每个个体收集约1.5 mL 新鲜粪便,于-20℃保存,待所有样本收集完毕后统一进行激素提取。

粪便中激素的提取和检测参照郝伟丽等(2016)方法。将收集的粪便样品在-80℃冻干机中冻干24 h以上。每个粪便样本称取(100±15) mg,放入5 mL 收集管中,加入1枚直径约4 mm 的钢珠和1 mL 蒸馏水,用高通量组织破碎仪在20 Hz 条件下振荡2 min,加入2 mL 乙酸乙酯,振荡混合10 s,超声处理3 min;待完全混匀后,漩涡振荡10 s,在4℃、200 r/min 条件下摇匀1 h,取出放入4℃冰箱中静置1 h。取出并振荡均匀后以10 000 r/min 离心3 min;取1 mL 上清液移入到1.5 mL 离心管中,过夜风干后-20℃保存待测。

测定前加入1 mL 磷酸缓冲盐溶液复溶,取圆底聚苯乙烯试管若干,依次在试管中加入含碘(^{125}I)的睾酮放射免疫分析试剂盒或雌二醇放射免疫分析试剂盒中的试剂和待测样本;充分摇匀后,37℃水浴1 h。待所有试剂加入完毕后充分混匀,室温静置15 min后以3 500 r/min 离心15 min,弃上清液,试管中的沉淀物为带有 ^{125}I 抗原抗体的复合物,使用r 计数仪检测其中放射物含量,计算睾酮或雌二醇含量。激素含量=激素浓度×1 mL/粪便质量。睾酮和雌二醇的放免质控需符合要求:批内变异系数<10%,批间变异系数<15%。

1.2.2 非繁殖期和繁殖初期试验数据的整合

由于试验过程中部分个体不排便,部分样品处理过程中有损失,以及试验后期部分个体死亡等原因,造成一些采样时间点的数据较少。鉴于温度和食物固定,按照光周期季节性变化特点将数据整合为5个阶段进行分析。第1阶段:11月,此时昼长快速下降,包含11月15日、22日和29日样本,10年组、

3年组和1月组样本中雄鼠样本分别为19、22和13个,雌鼠样本分别为21、16和7个;第2阶段:12月上旬,此时昼长下降,但降速较缓,包含12月6日和13日样本,10年组、3年组和1月组样本中雄鼠样本分别为14、14和10个,雌鼠样本分别为15、16和6个;第3阶段:12月下旬,此时昼长缓慢上升,包含12月20日和27日样本,10年组、3年组和1月组样本中雄鼠样本分别为13、10和6个,雌鼠样本分别为14、12和8个;第4阶段:1月,此时昼长增加较快,包含1月10日、17日和24日样本,10年组、3年组和1月组样本中雄鼠样本分别为18、6和6个,雌鼠样本分别为18、3和7个;第5阶段:2—3月,此时昼长增加迅速,春分点增速达到最大,包含2月28日和3月27日样本,10年组、3年组和1月组样本中雄鼠样本分别为12、3和3个,雌鼠样本分别为12、2和5个。

1.3 数据分析

激素数据经对数正态性转换处理后采用SPSS 17.0 软件进行统计分析。应用One-Way ANOVA 方法对同一组内不同取样时间点数据以及相同取样时间点3组数据进行差异显著性检验;利用独立样本t 检验法对同一采样时间点2组数据进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同驯化时长对雄鼠睾酮含量的影响

在3组驯化雄鼠中,驯化10年组雄鼠的睾酮水平在所有时间点均最高,而驯化1月组的则最低,表明雄鼠睾酮水平随驯化时长增加而升高。11月至翌年3月,驯化1月组和10年组雄鼠的睾酮水平均随季节的变化呈现显著波动(1月组: $F_{4,33}=4.086$, $P=0.008$;10年组: $F_{4,71}=5.639$, $P=0.001$)。3组雄鼠的组内睾酮水平也表现出一致的变化趋势,即在冬至点附近最低,而在翌年2—3月时均升高,其中驯化1月组和10年组的睾酮水平较1月时显著升高。在组间比较中,5个时间段3组雄鼠睾酮水平间均呈现显著差异($P<0.05$,图1)。在11月驯化1月组雄鼠的睾酮水平显著低于驯化10年组和3年组,而在冬至点前后(12月)驯化10年组雄鼠的睾酮水平显著高于驯化1月组和3年组,在冬末春初(1—3月)时任意2组间均有显著差异。表明长期驯化提高了雄鼠在非繁殖期睾酮的本底水平,且提高程度随驯化时长的增加而增加。

选取11—12月非繁殖期睾酮处于本底水平时对其进行比较,结果表明驯化10年组雄鼠的睾酮含

量平均数为355.5 ng/g,分别是驯化3年组(102.3 ng/g)和驯化1月组(26.7 ng/g)的3.5倍和13.3倍,中位数(333.7 ng/g)分别是驯化3年组(69.3 ng/g)和驯化1月组(15.8 ng/g)的4.8倍和21.2倍;驯化3年组的平均数和中位数则分别是驯化1月组的3.8倍和4.4倍(表1)。

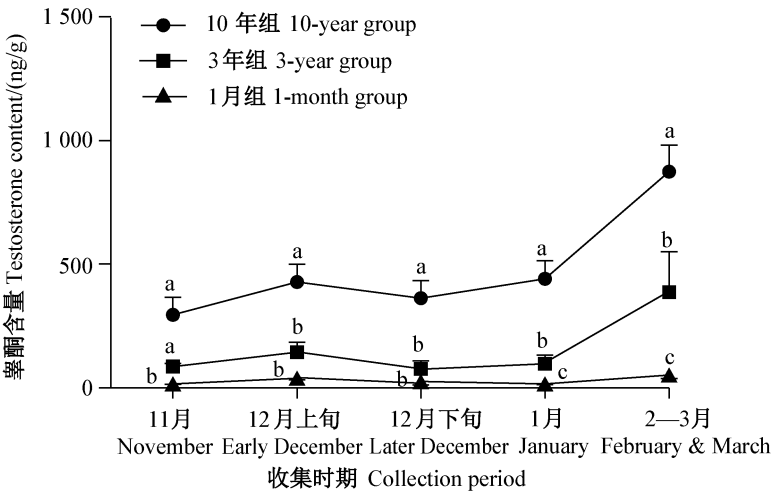


图1 秋季至翌年春季3种驯化时长组雄性布氏田鼠粪便中睾酮含量的变化

Fig. 1 Fluctuations of testosterone concentration from autumn to spring in male Brandt's voles experiencing different domestication periods

图中数据为平均数±标准误。相同时间段内不同字母表示经独立样本 t 检验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters at the same time indicate significant difference at $P<0.05$ level by t test.

表1 11—12月雌雄布氏田鼠粪便中的性激素水平均值与中位数

处理组 Treatment group	睾酮含量 Testosterone content/(ng/g)		雌二醇含量 Estradiol content/(ng/g)	
	平均数±标准误 Mean±SE	中位数 Median	平均数±标准误 Mean±SE	中位数 Median
1月组 1-month group	26.7±4.3 c	15.8	16.1±4.9 c	9.6
3年组 3-year group	102.3±15.5 b	69.3	30.0±4.1 b	19.0
10年组 10-year group	355.5±41.4 a	333.7	59.7±11.2 a	28.0

表中数据为平均数±标准误。同列不同字母表示经独立样本 t 检验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by t test.

2.2 不同驯化时长对雌鼠雌二醇含量的影响

与雄鼠结果相似,3组驯化雌鼠的雌二醇水平以驯化10年组的最高,而驯化1月组的则最低,表明雌二醇水平也随着驯化时长的增加而升高。11月到翌年3月,驯化10年组和3年组雌鼠的雌二醇含量呈现显著波动(10年组: $F_{4,75}=3.014,P=0.023$;3年组: $F_{4,44}=4.777,P=0.003$)。相较于1月,3组雌鼠的雌二醇水平在2—3月均显著升高。组间比较中,5个时间段3组驯化雌鼠的雌二醇水平存在显著或接近显著的差异性。其中,驯化10年组雌鼠的雌二醇水平在所有时间段均显著高于驯化1月组,驯化3年组雌鼠的雌二醇水平在11月和翌年2—3月显著高于驯化1月组(图2),表明长期驯化也提高了雌鼠在非繁殖期雌二醇的本底水平,但是变化幅度较雄鼠睾酮变化幅度小。

选取11—12月非繁殖期雌二醇处于本底水平时对其进行比较,结果表明驯化10年组雌鼠的雌二醇含量平均数为59.7 ng/g,分别是驯化3年组(30.0 ng/g)和驯化1月组(16.1 ng/g)的2.0倍和3.7倍,中位数(28.0 ng/g)分别是驯化3年组(19.0 ng/g)和驯化1月组(9.6 ng/g)的1.5倍和2.9倍,驯化3年组的平均数和中位数分别是驯化1月组的1.9倍和2.0倍(表1)。

3 讨论

本研究结果表明,室内驯养能显著提高雄性布氏田鼠的睾酮本底水平,且随着驯化时间的增加而提升。此结论与之前在哺乳动物和鸟类中的研究结果一致,如驯化天竺鼠*Cavia aperea f. porcellus*的血清睾酮水平要显著高于其野生型祖先巴西豚鼠*Cavia aperea* (Künzl & Sachser, 1999),尤其在青春

早期更明显(Zipser et al., 2014);驯化的美利奴羊 *Ovis aries* 繁殖期的睾酮峰值和非繁殖期的睾酮本底水平均高于野生型摩佛伦羊 *Ovis musimon*, 且睾丸直径更大(Santiago-Moreno et al., 2005; Martínez-Fresneda et al., 2019);而驯化也显著提升了雄性斑胸草雀 *Taeniopygia guttata* 的睾酮水平(Prior et al., 2017)和北岛褐几维鸟 *Apteryx mantelli* 在繁殖期、孵卵期和育雏期的睾酮水平(Jensen et al., 2019)。同时,本研究也发现室内驯养能显著提高雌性布氏田鼠雌二醇的本底水平,呈现出随着驯化时长增加而提升的趋势。目前对雌性动物驯化的相关报道较

少,仅Perez et al. (1999)研究报道雌性野猫的雌二醇水平低于家猫,说明驯化也会影响雌猫的雌二醇水平,这与本研究结果一致。另外, Lincoln et al. (1990)和 Santiago-Moreno et al. (2005)研究结果表明,驯化过程会显著降低动物性腺活性的季节性变化幅度,导致其性激素水平的年度变化幅度更低。性激素水平代表着性腺活性,这些结果说明驯化过程可以提高季节性繁殖动物的非繁殖期性腺抑制状态,将其从野外的季节性繁殖状态转变为全年可育的繁殖模式,体现了环境对于动物繁殖生理的调节作用。

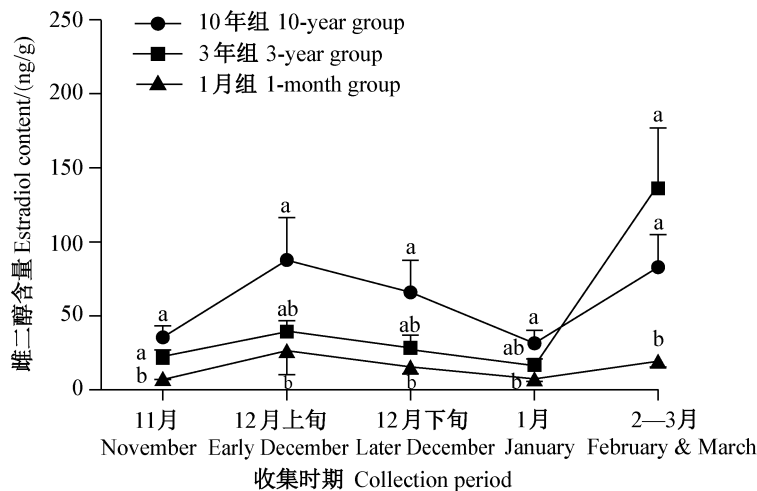


图2 秋季至翌年春季3组驯化时长组雌性布氏田鼠粪便中雌二醇含量的变化

Fig. 2 Fluctuations of estradiol concentration from autumn to spring in female Brandt's voles experiencing different domestication periods

图中数据为平均数±标准误。相同时间段内不同字母表示经独立样本 *t* 检验法检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters at the same time indicate significant difference at $P < 0.05$ level by *t* test.

驯养为鼠类提供了相对稳定的环境条件,尤其是温度相对恒定,食物相对充足,两者可能起到了重要作用。温度和食物独立变化均可直接影响鼠类的性腺发育。如8℃低温会抑制草原橙腹田鼠 *Microtus ochrogaster* 睾丸和储精囊的发育(Kriegsfeld et al., 2000),而38℃高温也减少了大鼠成熟精子的数量(Aydilek et al., 2014);50%的限食可以显著抑制雄性仓鼠 *Cricetulus triton* 的睾丸发育(Liang & Zhang, 2006)。食物可用量和环境温度的联合作用可以决定能量平衡,引起动物体内能量分配模式的改变,导致动物繁殖季节性周期的改变(Nelson et al., 1990)。野生东方田鼠 *Microtus fortis* 的繁殖季节是11月至次年4月,但在充足食物补给和适宜的温度条件下饲养3年后可转变为全年繁殖(Zhang et al., 2016)。这种现象不仅发生在鼠类中,在其他物

种中也存在。如驯化的银黑狐 *Vulpes vulpes* 也从季节性繁殖变成了全年繁殖(Trut et al., 2010)。本研究中,布氏田鼠饲养于室内条件下,温度波动远远小于野外,尤其是在冬季温度提升明显,加之稳定的食物供应,这可能是提高布氏田鼠非繁殖期性腺活性的重要原因。然而,由于本研究的取样时间跨越了冬春季,未能与繁殖期进行比较,因此驯化是否会导致布氏田鼠性腺活性在繁殖期提升更多,或导致季节性繁殖特征的消失还有待进一步研究。

在自然种群中,温度和食物的联合作用也会影响鼠类的繁殖周期。例如,当春季和夏季的草原地表温度超过5℃并持续140 d,地面植物量就会显著增加,从而导致黑线毛足鼠 *Phodopus sungorus* 的繁殖率显著上升(Matt et al., 1994)。布氏田鼠的主要栖息地锡林郭勒盟草原的平均气温每10年增长

0.43℃, 气温升高可直接刺激布氏田鼠提前进入繁殖期, 也可能间接导致植物发芽生长提前, 提供充足食物刺激其繁殖活动, 并增加子代成活率(宛新荣等, 2004)。另外, 植物体内的一些小分子或次生代谢产物在植物受到不良环境胁迫时浓度会增加, 传递食物即将匮乏的信号, 可能也会被动作为季节信号来调控自身繁殖状态(Baur & Sinclair, 2008; Gibert-Ramos et al., 2019)。如春季单子叶植物富含的次生代谢产物 6-甲氧基-2-苯唑啉酮(6-methoxy-2-benzoxazolinone, 6-MBOA), 可以促进动物性腺发育, 因此 6-MBOA 可能是季节性繁殖动物的繁殖启动信号物质(Diedrich et al., 2014)。在本研究中, 布氏田鼠性激素水平随着驯化时长的梯度增加而逐渐升高, 这可能是由于室内恒定的温度和饮食的稳定供应减少了动物对环境信号的依赖, 从而产生的适应性现象。

驯化过程带来的环境选择压的变化打破了哺乳动物原本平衡的遗传系统, 使其偏离了自然状态下的繁殖模式, 这一过程可能是通过神经内分泌系统实现的(Wilkins et al., 2014)。本研究结果表明, 在 10 年约 20 代的室内驯化条件下, 鼠类性腺功能的活性可以显著提高, 说明其神经内分泌系统可以很快适应环境的变化。外界光信号可调控哺乳动物大脑松果体夜间分泌褪黑素的时长, 长时间的褪黑素分泌可抑制繁殖调控主要通路下丘脑-垂体-性腺轴的活性(Malpoux et al., 2001), 其敏感性减弱可能会促使动物丧失其季节性繁殖特征(Huhtaniemi & Alevizaki, 2007)。如驯化银黑狐的松果体显著小于野生雌狐, 松果体分泌的褪黑素也显著减少(Wilkins et al., 2014)。近年来, 对家兔和野兔的基因组对比分析结果也表明, 影响大脑和神经元发育的基因往往是驯化过程中变化最大的靶点基因(Carneiro et al., 2014); 而且, 生物钟基因、甲状腺激素通路相关基因和性激素通路相关基因在兔类的驯化过程中发生了最大程度的改变(Carneiro et al., 2015)。目前, 与驯化过程中繁殖状态变化相关的特定基因仍未发现, 有待今后进一步探索。

致谢: 田林、梁宏杰、周兰菊在试验动物饲养和操作过程中给予帮助, 特此致谢!

参 考 文 献 (References)

Albert FW, Shchepina O, Winter C, Römler H, Teupser D, Palme R, Ceglarek U, Kratzsch J, Sohr R, Trut LN, et al. 2008. Phenotypic differences in behavior, physiology and neurochemistry between

rats selected for tameness and for defensive aggression towards humans. *Hormones and Behavior*, 53: 413–421

Aydilek N, Varisli O, Kocyigit A, Taskin A, Kaya MS. 2014. Effect of dietary restriction on sperm characteristic and oxidative status on testicular tissue in young rats exposed to long-term heat stress. *Andrologia*, 47(9): 1055–1061

Baur JA, Sinclair DA. 2008. What is xenohormesis. *American Journal of Pharmacology and Toxicology*, 3(1): 152–159

Belyaev DK. 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity*, 70(5): 301–308

Bradshaw WE, Holzapfel CM. 2007. Evolution of animal photoperiodism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1): 1–25

Bronson FH. 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(4): 3331–3340

Bronson FH, Perrigo G. 1987. Seasonal regulation of reproduction in murine rodents. *Integrative and Comparative Biology*, 27(3): 929–940

Carneiro M, Piorno V, Rubin CJ, Alves JM, Ferrand N, Alves PC, Andersson L. 2015. Candidate genes underlying heritable differences in reproductive seasonality between wild and domestic rabbits. *Animal Genetics*, 46(4): 418–425

Carneiro M, Rubin CJ, di Palma F, Ailbert FW, Alfoldi J, Barrio AM, Pieberg G, Rafati N, Sayyab S, Turner-Maier J, et al. 2014. Rabbit genome analysis reveals a polygenic basis for phenotypic change during domestication. *Science*, 345(6200): 1074–1079

Caro SP, Schaper SV, Hut RA, Ball GF, Visser ME. 2013. The case of the missing mechanism: how does temperature influence seasonal timing in endotherms? *PLoS Biology*, 11(4): e1001517

Dai JX. 2009. Preliminary research on reproductive outset of *Lasiopodomys brandtii*. Master thesis. Beijing: Capital Normal University (in Chinese) [代九星. 2009. 布氏田鼠繁殖启动的初步研究. 硕士学位论文. 北京: 首都师范大学]

Diedrich V, Scherbarth F, Jähnig S, Kastens S, Steinlechner S. 2014. Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*) are not susceptible to stimulating effects of 6-methoxy-2-benzoxazolinone on reproductive organs. *Naturwissenschaften*, 101(2): 115–121

Fleming AS, Phillips A, Rydall A, Levesque L. 1988. Effects of photoperiod, the pineal gland and the gonads on agonistic behavior in female golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Physiology & Behavior*, 44(2): 227–234

Gibert-Ramos A, Palacios-Jordan HM, Salvadó MJ, Crescenti A. 2019. Consumption of out-of-season orange modulates fat accumulation, morphology and gene expression in the adipose tissue of fischer 344 rats. *European Journal of Nutrition*, 32(4): 121–132

Hao WL, Wang DW, Ren F, Hu XF, Tian L, Li N, Liu XH. 2016. Fecal hormones imply different reproduction strategies of Brandt's voles born in different seasons. *Acta Theriologica Sinica*, 36(4): 413–421 (in Chinese) [郝伟丽, 王大伟, 任飞, 胡祥发, 田林, 李宁, 刘晓辉. 2016. 粪便激素水平反映不同出生时期雄性布氏田鼠的繁殖策略. 兽类学报, 36(4): 413–421]

Huhtaniemi I, Alevizaki M. 2007. Mutations along the hypothalamic-

- pituitary-gonadal axis affecting male reproduction. *Reproductive BioMedicine Online*, 15(6): 622–632
- Jensen T, Jamieson SE, Castro I, Gartrell B, Cockrem JF, Durrant B. 2019. Serum prolactin and testosterone levels in captive and wild brown kiwi (*Apteryx mantelli*) during the prebreeding, breeding, and incubation periods. *Zoo Biology*, 38(3): 316–320
- Karsch DJ, Foster DL. 1981. Environmental control of seasonal breeding: a common final mechanism governing seasonal breeding and sexual maturation.//Gilmore D, Cook B. *Environmental factors in mammal reproduction*. London: Palgrave Macmillan, pp. 30–53
- Kriegsfeld LJ, Trasy AG, Nelson RJ. 2000. Temperature and photoperiod interact to affect reproduction and GnRH synthesis in male prairie voles. *Journal of Neuroendocrinology*, 12(6): 553–558
- Künzl C, Sachser N. 1999. The behavioral endocrinology of domestication: a comparison between the domestic guinea pig (*Cavia aperea f. porcellus*) and its wild ancestor, the cavy (*Cavia aperea*). *Hormones and Behavior*, 35(1): 28–37
- Liang H, Zhang ZB. 2006. Food restriction affects reproduction and survival of F1 and F2 offspring of rat-like hamster (*Cricetulus triton*). *Physiology & Behavior*, 87(3): 607–613
- Lincoln GA, Lincoln CE, McNeilly AS. 1990. Seasonal cycles in the blood plasma concentration of FSH, inhibin and testosterone, and testicular size in rams of wild, feral and domesticated breeds of sheep. *Journal of Reproduction & Fertility*, 88(2): 623–633
- Malpoux B, Migaud M, Tricoire H, Chemineau P. 2001. Biology of mammalian photoperiodism and the critical role of the pineal gland and melatonin. *Journal of Biological Rhythms*, 16(4): 336–347
- Martínez-Fresneda L, O'Brien E, Velázquez R, Toledano-Díaz A, Martínez-Cáceres CM, Tesfaye D, Schellander K, García-Vázquez FA, Santiago-Moreno J. 2019. Seasonal variation in sperm freezability associated with changes in testicular germinal epithelium in domestic (*Ovis aries*) and wild (*Ovis musimon*) sheep. *Reproduction, Fertility and Development*, 31(10): 1545–1557
- Matt KS, Bozinovic F, Merritt JF. 1994. Energetic cost of biparental care behavior in the Siberian dwarf hamster *Phodopus sungorus*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67(2): 309–314
- Nelson RJ, Badura LL, Goldman BD. 1990. Mechanisms of seasonal cycles of behavior. *Annual Review of Psychology*, 41(1): 81–108
- Perez JF, Conley AJ, Dieter JA, Sanz-Ortega J, Lasley BL. 1999. Studies on the origin of ovarian interstitial tissue and the incidence of endometrial hyperplasia in domestic and feral cats. *General and Comparative Endocrinology*, 116(1): 10–20
- Prior NH, Yap KN, Mainwaring MC, Adomat HH, Crino OL, Ma CQ, Guns ES, Griffith SC, Buchanan KL, Soma KK. 2017. Sex steroid profiles in zebra finches: effects of reproductive state and domestication. *General and Comparative Endocrinology*, 244(2): 108–117
- Santiago-Moreno J, Gómez-Brunet A, González-Bulnes A, Toledano-Díaz A, Malpoux B, Lopez-Sebastián A. 2005. Differences in reproductive pattern between wild and domestic rams are not associated with inter-specific annual variations in plasma prolactin and melatonin concentrations. *Domestic Animal Endocrinology*, 28(4): 416–429
- Shi DZ. 1988. A preliminary study on Brandt's vole distribution region in China and its relation to vegetation and water-temperature condition. *Acta Theriologica Sinica*, 8(4): 299–306 (in Chinese) [施大钊. 1988. 布氏田鼠在我国分布及其与植被和水热条件关系的初步探讨. *兽类学报*, 8(4): 299–306]
- Shi DZ, Hai SZ, Guo XH, Liu XL. 1998. Study on seasonal survival rates of the populations of *Microtus brandti* in different periods. *Journal of Plant Protection*, 25(3): 271–275 (in Chinese) [施大钊, 海淑珍, 郭喜红, 刘雪龙. 1998. 布氏田鼠种群不同变动期的季节存活率研究. *植物保护学报*, 25(3): 271–275]
- Trut L, Oskina I, Kharlamova A. 2010. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays*, 31(3): 349–360
- Wan XR, Wang MJ, Wang GH, Liu W, Zhong WQ. 2002. The reproductive parameters in the marked populations of Brandt's vole. *Acta Theriologica Sinica*, 22(2): 116–112 (in Chinese) [宛新荣, 王梦军, 王广和, 刘伟, 钟文勤. 2002. 布氏田鼠标志种群的繁殖参数. *兽类学报*, 22(2): 116–122]
- Wan XR, Zhong WQ, Liu W, Wang GH. 2004. Strategies for reproduction initiation and adaptation of Brandt's voles.//Abstracts of the 6th Member Representative Conference and Academic Symposium of the Animal Science Branch of the Chinese Zoological Society. Beijing: Zoological Society of Chinese Zoological Society, pp. 54 (in Chinese) [宛新荣, 钟文勤, 刘伟, 王广和. 2004. 布氏田鼠的繁殖启动与繁殖适应对策.//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. 北京: 中国动物学会兽类学分会, pp. 54]
- Wang DW, Cong L, Wang Y, Liu XH. 2010. Population parameters and physiological characteristics of Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) in breeding and non-breeding seasons. *Journal of Ecology*, 30(13): 3562–3568 (in Chinese) [王大伟, 丛林, 王宇, 刘晓辉. 2010. 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. *生态学报*, 30(13): 3562–3568]
- Wilkins AS, Wrangham RW, Fitch WT. 2014. The “domestication syndrome” in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics*, 197(3): 795–808
- Xu CZ, Wu B, Xue BH, Liu ZH. 2012. Experimental animalization of *Apodemus agrarius*. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, (9): 149–151 (in Chinese) [徐纯柱, 吴比, 薛冰华, 刘忠华. 2012. 黑线姬鼠实验动物化研究. *黑龙江畜牧兽医*, (9): 149–151]
- Zhang MW, Han QH, Shen G, Wang Y, Li B, Guo C, Zhou XJ. 2016. Reproductive characteristics of the Yangtze vole (*Microtus fortis calamorum*) under laboratory feeding conditions. *Animal Reproduction Science*, 164(4): 64–71
- Zipser B, Schlekking A, Kaiser S, Sachser N. 2014. Effects of domestication on biobehavioural profiles: a comparison of domestic guinea pigs and wild cavies from early to late adolescence. *Frontiers in Zoology*, 11(1): 30