

围栏条件下母体密度应激对根田鼠 F1 代性器官指数的影响

杨乐¹ 吴雁³ 曹伊凡^{1,2} 陈芳³ 边疆晖^{1,2*} 陈志⁴

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001) (2 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

(3 杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036) (4 青海师范大学生命与地理科学学院, 西宁 810008)

摘要: 为探讨自然条件下母体密度应激对根田鼠 F1 代性器官指数的影响, 通过在围栏内建立不同密度的母体种群获得相应的 F1 代个体, 以此建立了不同密度的子代种群, 并测定了母体种群建群者的血浆皮质酮含量, 将建立子代种群后剩余的 F1 代个体带回实验室饲养。实验结束后, 测定了全部 F1 代个体的性器官指数及皮质酮含量。结果表明, 高密度母体种群建群者的皮质酮含量显著高于低密度母体种群建群者; 出生于高密度母体种群的 F1 代个体处于高密度子代种群, 其性器官指数显著低于出生于低密度母体种群且处于低密度子代种群的 F1 代个体, 而皮质酮含量显著高于后者; 出生于高密度母体种群的 F1 代个体处于低密度子代种群, 其性器官指数及皮质酮含量与出生于低密度母体种群且处于低密度子代种群的 F1 代个体间无显著差异。此外, 实验室饲养条件下, 出生于高密度和低密度母体种群的 F1 代个体间的睾丸指数无显著差异。本研究结果说明, 在根田鼠种群中, 单一的母体密度应激对子代的性器官指数无影响, 但生前应激子代在性成熟后, 当再次遭遇密度应激时, 其性器官指数显著降低, 母体密度应激和当前环境对种群的未来繁殖能力具有耦合效应。

关键词: 母体密度; 皮质酮; 性器官指数; 根田鼠

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2011) 02-0164-07

Effect of maternal density in field enclosures on sex organ index of F1 offspring in root voles (*Microtus oeconomus*)

YANG Le¹, WU Yan³, CAO Yifan^{1,2}, CHEN Fang³, BIAN Jianghui^{1,2*}, CHEN Zhi⁴

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

(2 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(3 College of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China)

(4 College of Life and Geography Science, Qinghai Normal University, Xining 810008, China)

Abstract: We studied the effects of maternal stress induced by high density on an offspring sex organ index by experimentally altering population densities of root voles (*Microtus oeconomus*) in field enclosures. High-and low-density enclosed parental populations were established, from which we obtained offspring that were used to establish two low-density offspring populations, respectively, which consisted of 6 F1 voles of each sex originating from either high- or low-density parental populations, and a high-density offspring population, which consisted of 30 F1 voles of each sex from high-density parental populations. The remaining F1 individuals were transferred to cages in the laboratory. Adults of the high-density parental populations had higher corticosterone levels, an indication of physiological stress, than did those of the low-density parental populations. F1 voles from low-density parental populations, when in low-density F1 populations, displayed a greater sex organ index than did F1 voles from high-density parental populations in high-density F1 populations, but the corticosterone level was inverse. The sex organ index and corticosterone level did not differ between the F1 individuals from both low-and high-density parental populations, when in low-density F1 populations. In laboratory, a significant difference in testicle index was not observed between F1 offspring from high-density and low-density parental populations. The results suggest that maternal stress alone induced by high density, did not affect the sex organ index of their offspring, but prenatally stressed

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770351, 30970463)

作者简介: 杨乐 (1985-), 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究.

收稿日期: 2010-09-03; 修回日期: 2010-11-21

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: bjh@nwiwb.ac.cn

offspring displayed a reduced sex organ index when they were exposed to high density during the breeding period.

Key words: Corticosterone; Maternal density; Root vole (*Microtus oeconomus*); Sex organ index

母体应激 (Maternal stress) 或生前应激 (Prenatal stress) 是指母体妊娠期间所经历的应激对其后代发育、繁殖和存活等特征的影响 (Braastad, 1998; Bellinger *et al.*, 2008)。母体应激子代的适合度不仅与当前环境有关, 而且依赖于母体妊娠环境。因而, 母体应激子代的生活史特征表现为自身环境与母体妊娠环境的整合结果。Beckerman 等 (2002) 把子代生活史对母体环境的记忆效应 (Memory effect) 称为迟滞性生活史效应 (Delayed life-history effects)。该效应是引起迟滞性密度制约 (Delayed density dependence) 的关键因子 (Beckerman *et al.*, 2002), 更是导致种群产生波动或混沌的必要条件 (Hornfeldt, 1994; Ostfeld and Canham, 1995)。因此, 研究母体应激对子代生活史特征的影响对进一步理解和认识种群波动机制具有重要的理论意义。

个体繁殖能力的变化是小型哺乳动物重要的生活史特征, 也是影响种群数量变动的重要因子之一 (Dobson and Oli, 2001; Oli and Dobson, 2003; Ozgul *et al.*, 2004)。室内研究表明, 母体应激可通过改变如下特征来影响生前应激成体子代的繁殖能力, 如降低成体子代的受孕率和减少妊娠时间、增加自然流产的概率 (Herrenkohl, 1979)、改变成体子代的交配行为 (Ward, 1972; Velazquez-Moctezuma *et al.*, 1993) 等。然而, 实验室研究结果不能无限制地外推到野外自然环境中 (Braastad, 1998; Wolff, 2003)。迄今为止, 尚未见到关于小型哺乳动物自然种群中母体密度应激对子代繁殖能力影响的报道。

子宫是胎儿生长发育的场所。繁殖期哺乳动物的子宫肌层增厚且重量增加, 因此, 子宫重量的变化可反映雌体的繁殖状态 (Benjamini, 1987; Tammy, 2004), 而睾丸是精子和雄性激素的生成场所, 对繁殖及维持雄性特征具有重要作用, 其重量变化可反映雄体的生殖状态及生殖能力 (Ashman *et al.*, 1974; John *et al.*, 1976)。本研究目的旨在检验如下假设: 在自然种群中, 高密度引起的母体应激可降低 F1 代的子宫和睾丸指数, 继而影响其繁殖能力。为检验该假设, 本研究以栖息于青海高寒草甸地区的根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 为研究对象, 通过在围栏内建立不同密度母体种群, 以获得

相应母体种群的 F1 代个体, 继而建立不同密度的子代种群, 同时将建立子代种群后剩余的 F1 代个体带回实验室饲养。在当年繁殖末期, 测定了所有 F1 代个体的性器官指数。本研究预测: 1) 单一高密度引起的母体应激可降低 F1 代个体的性器官指数; 2) 母体应激子代处于高密度环境时, 可导致性器官指数的下降。

1 研究方法

1.1 研究样地概况

本研究于 2008 年 4 月 25 日至 10 月 27 日在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行。该地区位于北纬 $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'$, 东经 $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}23'$ 之间。平均海拔 3 200 m, 属于典型高原大陆性气候, 无明显的四季之分。年平均气温为 -1.6°C 。植被类型为以金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 为建群种的高寒灌丛草甸和以嵩草属 (*Kobresia*) 植物为建群种的高寒嵩草草甸。小型哺乳动物的主要捕食者为艾虎 (*Mustela eversmanni*)、香鼬 (*M. altaica*) 和大鸮 (*Buteo hemilasius*) 等。

实验围栏的植被类型为垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 草甸。主要优势植物为垂穗披碱草、早熟禾 (*Poa* spp.)、矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、苔草 (*Carex* spp.)、金露梅 (*Potentilla fruticos*) 等。该植被类型土壤疏松, 植被覆盖度较大, 为根田鼠自然栖息地。

1.2 实验围栏与设计

围栏以 $2\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的镀锌钢板构成。钢板埋入地下 0.5 m, 地上部分高 1.5 m, 钢板之间用 L45 \times 45 角钢固定。实验围栏总面积为 0.9 hm^2 , 由 6 个 0.15 hm^2 ($50\text{ m} \times 30\text{ m}$) 的围栏组成。实验前 2 周捕尽围栏内留居的根田鼠和非靶动物。

把构建围栏种群的个体称为建群者 (Founder)。于 2008 年 3 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区捕获越冬成体 300 余只, 选择 132 只雄体 (平均体重 $31.52 \pm 0.39\text{ g}$) 和 132 只雌体 (平均体重为 $23.82 \pm 0.27\text{ g}$) 为建群者。于 2008 年 4 月中旬在围栏内建立高密度和低密度母体种群。由于根田鼠在不同栖息地间及年内不同季节的种群数量均相差 3 倍以上 (姜永进等, 1991; 孙平等, 2005), 且考虑到建群者在放入围栏初期

可能由于某些原因死亡,故将高密度和低密度母体种群的数量差异设置为5倍,这与研究地区根田鼠自然种群的高密度和中等密度水平相当(刘季科等,1982;姜永进等,1991)。随机选择4个围栏,每个围栏内放入30对异性个体,建立高密度母体种群;随机选择2个围栏,每个围栏放入6对异性个体,建立低密度母体种群。各围栏间建群者的体重均无显著差异($F_{5,247} = 1.352, P = 0.243$)。建群者在围栏内适应1周后,采用标志重捕法,从2008年4月25日至7月13日期间,每隔一周标志重捕一次,每次持续3~4 d,具体方法为:以5 m×5 m的间隔设置笼站,每个笼站放置1~2个小型木质的自制活捕鼠笼,鼠笼顶部用木板遮挡,以防气温过高或淋雨造成进笼根田鼠的死亡。每个鼠笼内放少量胡萝卜块作为诱饵。在标志重捕期间,只在每天的6:00~12:00和14:30~20:30开放鼠笼,以防温度过低或过高而导致重捕个体死亡。该实验于2008年7月13日结束后,将所有建群者带回实验室,测定血浆皮质酮含量,高密度母体种群雄体样本数为13只,雌体为9只;低密度母体种群雄体样本数为3只,雌体为6只。

为测定母体应激对F1代性器官指数的影响,在去除母体种群建群者后,对F1代个体进行2种处理:

1) 围栏处理:于2008年7月14日至7月19日,将高密度母体种群建群者的F1代分别调整为高密度子代种群(30对异性个体/围栏)和低密度子代种群(6对异性个体/围栏),各处理有2个重复。为叙述方便,将上述2个处理组分别简称为母体高密度+子代高密度处理组和母体高密度+子代低密度处理组。将低密度母体种群建群者的F1代调整为低密度子代种群(6对异性个体/围栏),重复2次。将该处理组称为母体低密度+子代低密度处理组。F1代个体在围栏适应1周后,采用标志重捕法,从2008年7月29日至10月27日,每隔一周标志重捕一次,每次持续3~4 d,方法同上述母体种群的测定方法。实验结束后,将各围栏全部的F1代个体带回实验室,测定不同密度条件下的皮质酮含量及性器官重量。母体低密度+子代低密度处理组雄体样本数为5只,雌体为5只;母体高密度+子代低密度处理组雄体样本数为4只,雌体为8只;母体高密度+子代高密度处理组雄体样本数为15只,雌体为14只。皮质酮测定中,由于在母体高密度+子代高密度处理组中的1只雄体取

血时间超过0.5 min,将其剔除,该处理组实际测定的雄体样本数为14只。

2) 实验室处理:建立子代种群后,将各围栏剩余的39只F1代个体带回实验室饲养。光照和温度均为自然条件。每个聚丙烯饲养笼(44.60 cm×31.40 cm×20.00 cm)内放入同一围栏出生的1~2个同性个体,笼内以木屑和脱脂棉作为巢材,供给充足饮水,喂以兔颗粒饲料,并辅以少量胡萝卜。2008年11月6日结束饲养,测定个体的性器官重量,其样本数为:高密度母体种群的雄性F1个体是16只,雌性个体11只,低密度母体种群的F1个体相应为5只和2只。

用于建立子代种群及带回实验室饲养的F1代个体的日龄约为40~60 d,该日龄表明根田鼠开始进入性成熟阶段(Bian *et al.*, 2005)。

1.3 激素含量及性器官指数的测定

由于被捕获个体在活捕笼中的时间各不相同,而此类活捕可能使动物产生应激反应(Harper and Austad, 2001)。因此,将各围栏内的母体种群建群者及F1代个体在实验室适应性饲养1 d后再测定血浆皮质酮的含量(Boonstra *et al.*, 1998)。由于妊娠雌体皮质酮含量变化较大,故在测定时剔除了妊娠雌体。在9:00~10:00,将母体种群建群者及F1代个体快速断头取血,装入用肝素钠处理过的离心管。每次取血过程不超过0.5 min。动物的处死过程参照美国哺乳动物学会的建议(Animal Care and Use Committee, 1998)。在4℃条件下,以4 000 r/min离心15 min,分离血浆后取上清液,置于-30℃进行保存,以备测定血浆皮质酮含量。

采用酶联免疫吸附测定法(ELISA)测定血浆皮质酮的含量。其原理是根据样品皮质酮和一定量的辣根过氧化物酶(Horse-radish peroxidase)标记的皮质酮与包被在测定板上的皮质酮抗血清竞争结合的原理进行检测。检测试剂盒由Biosource公司提供。具体实验方法如下:1)取出抗皮质酮抗体包被好的96孔板;2)每孔中分别加入25 μL标准品(0, 5, 15, 30, 60, 120, 240 nmol/L)或样品,再加入100 μL酶标皮质酮试剂;3)轻轻混匀30 s,在20℃~25℃条件下温育60 min;4)去除孔内液体,用洗涤液清洗反应板3次;5)每孔加入200 μL显色液,轻轻混匀10 s,室温放置15 min;6)每孔加入100 μL终止液,轻轻混匀30 s,15 min内在450 nm处读吸光值。本试剂盒的灵敏度为0.7 nmol/L。批内差和批间差分别小于5%和7%。

于 2008 年 11 月 7 日，将经围栏处理和实验室处理的全部 F1 代个体断头取血后，称重并仔细剥离出子宫或睾丸，在感量为 0.001 的天平上称重，计算性器官指数。性器官指数 = 性器官重 (g) × 1000 / 体重 (g)。

1.4 统计分析

为避免同一围栏个体间的数据非独立性，本研究的取样单位为围栏。由此，在分析不同处理对母体种群建群者和围栏处理的 F1 代个体的血浆皮质酮含量及 F1 代性器官指数的效应时，采用了嵌套式方差分析 (Nested ANOVA)。在该方差分析中，不同围栏镶嵌在相应的不同处理的种群内，而个体镶嵌在各自的围栏内。首先对数据进行了方差齐性检验，当方差不齐性时，将数据进行 ln 转换。在进行嵌套式方差分析时，若处理效应显著，采用 Tukey 方法进行多重比较分析。所有数据处理均在 SPSS10.0 上进行。显著性水平设为 0.05，数值表示为平均值 ± 标准误。

2 结果

2.1 母体种群建群者和围栏处理后 F1 代的血浆皮质酮含量变化

嵌套式方差分析结果表明，高密度母体种群建群者的血浆皮质酮含量显著高于低密度母体种群建群者 ($F_{1,26} = 10.961$, $P = 0.003$)，雌性建群者显著高于雄性建群者 ($F_{1,26} = 26.080$, $P > 0.001$ ，图 1)。

围栏处理对 F1 代的血浆皮质酮含量有显著影响 ($F_{1,46} = 4.173$, $P = 0.022$ ，图 2)。多重比较结果表明，母体高密度 + 子代高密度处理组的 F1 代皮质酮含量显著高于母体低密度 + 子代低密度处理组 ($P = 0.023$)，而母体高密度 + 子代低密度处理组的 F1 代皮质酮含量分别与母体高密度 + 子代高密度处理组 ($P = 0.932$) 和母体低密度 + 子代低密度处理组 ($P = 0.097$) 无显著差异。

2.2 围栏处理后 F1 代性器官指数的变化

围栏处理对 F1 代的子宫指数有显著影响 ($F_{2,26} = 4.128$, $P = 0.031$ ，图 3A)。多重分析结果表明，母体高密度 + 子代高密度处理组的 F1 代子宫指数显著低于母体低密度 + 子代低密度处理组 ($P = 0.027$)，而母体高密度 + 子代低密度处理组的 F1 代子宫指数分别与母体高密度 + 子代高密度处理组 ($P = 0.190$) 和母体低密度 + 子代低密度处理组 ($P = 0.499$) 无显著差异。

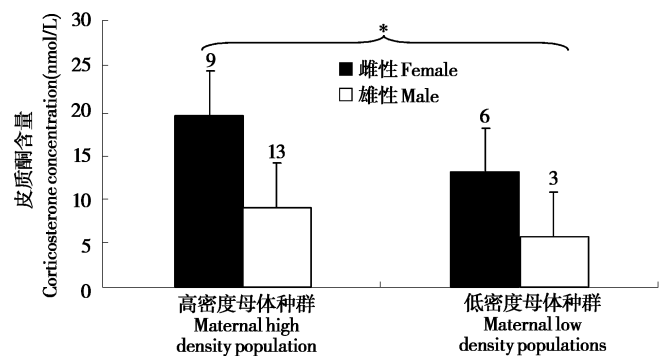


图 1 根田鼠不同密度母体种群建群者的血浆皮质酮含量。嵌套式方差分析结果表明，不同密度处理对母体种群建群者的血浆皮质酮含量有显著影响 ($F_{1,26} = 10.961$, $P = 0.003$)。柱图上方数字为样本数。

Fig. 1 Plasma corticosterone concentration of founders of maternal populations with high and low density for root voles. Nested ANOVA showed a significant effect of density on corticosterone level of founders ($F_{1,26} = 10.961$, $P = 0.003$). The numbers above the bars in the figure indicated sample sizes.

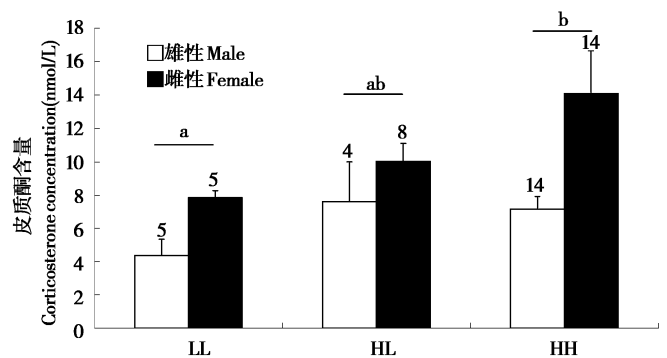


图 2 围栏处理后根田鼠 F1 代的血浆皮质酮含量。嵌套式方差分析结果表明，不同围栏处理对 F1 代个体的血浆皮质酮含量有显著影响 ($F_{1,46} = 4.173$, $P = 0.022$)。柱图上方数字为样本数，字母表示 Tukey 多重比较结果 ($P < 0.05$)。LL: 母体低密度 + 子代低密度处理组; HL: 母体高密度 + 子代低密度处理组; HH: 母体高密度 + 子代高密度处理组。

Fig. 2 Plasma corticosterone concentration of F1 voles of different offspring populations for root voles. Nested ANOVA showed a significant effect of density on corticosterone level of F1 voles ($F_{1,46} = 4.173$, $P = 0.022$). The numbers above the bars in the figure indicate sample sizes. Bars sharing the same letters are statistically equivalent at the 0.05 significance level using the Tukey method for pairwise multiple comparisons. LL = low density F1 generation populations, whose founders were from low-density parental populations; HL = low density F1 generation populations, whose founders were from high-density parental populations; HH = high density F1 generation populations, whose founders were from high-density parental populations.

雄性子代中，围栏处理对 F1 代的睾丸指数有显著影响 ($F_{2,23} = 8.447$, $P = 0.003$ ，图 3B)。

多重分析结果表明, 母体高密度 + 子代高密度处理组的 F1 代睾丸指数分别显著低于母体高密度 + 子代低密度处理组 ($P = 0.015$) 和母体低密度 + 子代低密度处理组 ($P = 0.002$), 但母体高密度 + 子代低密度处理组的 F1 代睾丸指数与母体低密度 + 子代低密度处理组无显著差异 ($P = 0.871$)。

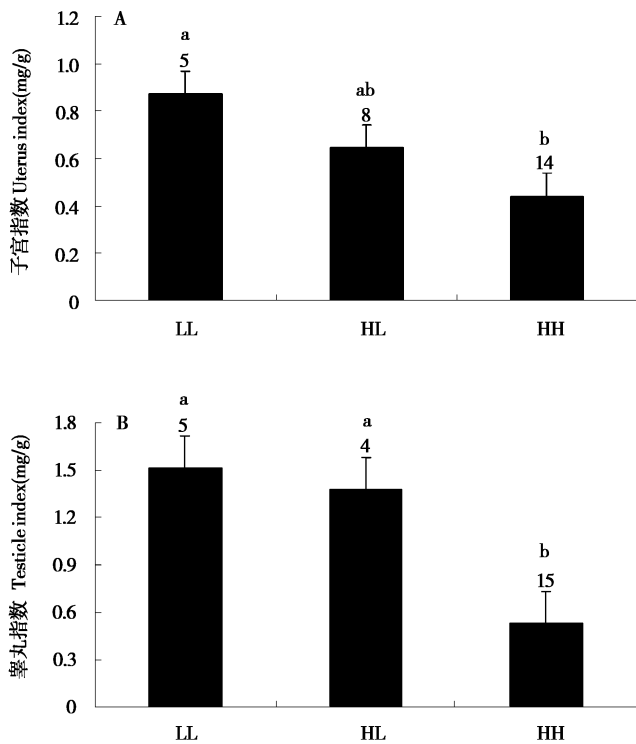


图3 围栏处理后根田鼠 F1 代的子宫指数 (A) 和睾丸指数 (B)。柱图上方数字为样本数, 字母表示 Tukey 多重比较结果 ($P < 0.05$)。LL: 母体低密度 + 子代低密度处理组; HL: 母体高密度 + 子代低密度处理组; HH: 母体高密度 + 子代高密度处理组

Fig. 3 Uterus index (A) and testicle index (B) of F1 voles in different offspring populations of root voles. The numbers above the bars in the figure indicate sample sizes. Bars sharing the same letters are statistically equivalent at the 0.05 significance level using the Tukey method for pairwise multiple comparisons. Abbreviations for offspring populations are as in Fig. 2.

2.3 实验室处理后 F1 代性器官指数的变化

带回实验室饲养的来自高密度母体种群的 F1 代睾丸指数平均值为 0.577 ± 0.033 , 来自低密度母体种群的为 0.553 ± 0.037 , 两者无显著差异 ($F_{1,20} = 0.198$, $P = 0.662$)。来自高密度母体种群的 F1 代子宫指数平均值为 0.245 ± 0.025 , 来自低密度母体种群的为 0.292 ± 0.017 。由于低密度母体种群建群者数量只有 6 对, 在建立子代种群后, 带回实验室饲养的低密度母体种群的雌性 F1 代为 2 只, 因而未对来自不同密度母体种群的 F1 代子宫指数做统计分析, 但二者间无明显差异。

3 讨论

本研究结果表明, 高密度母体种群建群者的血浆皮质酮含量显著高于低密度母体种群建群者, 说明高密度母体种群的建群者处于慢性应激状态, 其子代为经历母体应激的子代。

母体应激对子代繁殖能力的影响可能与妊娠母体所经历的应激源的性质、应激强度及应激时间等因素有关 (Braastad, 1998)。一些研究发现, 母体应激能显著降低子代的繁殖能力 (Politch and Herrenkohl, 1984; Fride *et al.*, 1985; Llorente *et al.*, 2002; Kaiser and Sachser, 2005), 但 Götz 等 (2008) 对妊娠大鼠的研究发现, 每天施加 2 h 的社群应激后, 成体子代的繁殖能力与对照组相比并无显著差异。在本研究中, 经围栏处理后, 根田鼠母体高密度 + 子代低密度处理组与母体低密度 + 子代低密度处理组的 F1 代在性器官指数上无差异; 在实验室处理中, 饲养环境和条件完全相同的情况下, 出生于不同密度母体种群的 F1 代睾丸指数和子宫指数也无显著变化。这说明, 在无应激源的环境中, 高密度种群引起的母体应激对 F1 代的性器官发育没有影响, 这一结果不支持本研究提出的第一个预测, 即单一的高密度引起的母体应激可导致 F1 代的性器官指数下降。

在本研究中, 子代种群建立时的日龄为 40 ~ 60 d, 根田鼠该日龄已开始进入性成熟阶段 (Bian *et al.*, 2005)。但是, 母体高密度 + 子代低密度处理组与母体低密度 + 子代低密度处理组的 F1 代个体性器官指数无差异的结果说明, 出生至性成熟前的产后高密度暴露对子代的性器官发育也无影响。这可能与田鼠类动物的社群结构有关。在田鼠类啮齿动物中, 雌性幼仔有与母亲待在一起的恋家性 (Philopatric) (Ims *et al.*, 1993; Lambin, 1994; Wolff *et al.*, 1994), 雄性幼仔也与母亲待在一起, 至性成熟时才会从种群中扩散出去 (Krebs *et al.*, 1976), 而具有亲缘关系的个体对空间行为有较强的容忍性 (Charnov and Finerty, 1980)。Mappes 等 (1995) 对欧䶄 (*Clethrionomys glareolus*) 的研究表明, 由于非亲缘个体之间争夺空间的行为更为强烈, 导致较低的繁殖成功率; 但生活于同一巢区的亲缘个体, 其繁殖能力并没有明显降低。由此可认为, 在母体高密度 + 子代低密度处理组中, 虽然 F1 代个体在建立子代种群前暴露于母体高密度环境, 但由于亲缘个体间对空间行为的容忍性, 根田

鼠幼仔在高密度种群环境中可能没有产生应激反应，因而，其性器官的发育也没有受到影响。

在子代种群建立 3 周后，通过标志重捕发现子代个体已进入繁殖期。此时，高密度种群个体为争夺资源，其空间行为加剧、社群等级关系发生明显变化，而此类因子可作为非特异性应激源使高密度种群个体产生应激反应 (Christian, 1980; Boonstra and Boag, 1992)。本研究表明，母体高密度 + 子代高密度处理组中的 F1 代个体的皮质酮水平较母体低密度 + 子代低密度处理组显著增加。生前应激个体暴露于应激源时，较非生前应激个体能持续释放大量的糖皮质激素 (Fride *et al.*, 1986; Henry *et al.*, 1994; McCormick *et al.*, 1995; Weinstock, 1997; Braastad, 1998)。Chung 等 (2005) 对妊娠小鼠实施束缚应激的研究结果表明，对母体应激子代在其成体时再施加慢性束缚应激后，其 HPA 轴的负反馈功能进一步恶化，并且 CRH、ACTH 水平及肾上腺重量均显著高于或大于其他 3 个处理组个体 (生前应激子代在成体时未施加应激处理，生前未应激子代成体时施加应激处理及生前未应激子代在成体时未施加应激处理)，该研究说明，生前应激子代暴露于慢性应激后，可引起生理和神经内分泌系统的异常，使生前应激子代降低了在成体时对应激源的能力，而此类效应是单一的母体应激所不能达到的 (Chung *et al.*, 2005)。在本研究中，母体高密度 + 子代高密度处理组的 F1 代较母体低密度 + 子代低密度处理组具有较小的性器官指数，这可能是由母体应激和当前应激的耦合效应共同导致，该结果支持本研究的第二个预测，即当出生于高密度种群的子代仍然处于高密度时，可导致其性器官指数下降。

由于围栏数量有限，本研究未进行母体低密度 + 子代高密度处理组的实验。一些研究结果表明，当非母体应激个体处于慢性应激状态时，其性器官指数也会降低，例如，Bian 等 (2005) 将根田鼠雄性个体暴露于捕食者气味 20 d 后，其睾丸指数显著降低。随着密度的升高，布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 睾丸的重量有所下降 (李风华等, 2003)。然而，由于母体应激对子代 HPA 轴负反馈功能具有长期的影响 (Weinstock, 1997; Chung *et al.*, 2005)，本文推断，生前应激 + 产后应激对根田鼠子代的性器官指数的影响要大于仅生前或产后的单一应激。

综上所述，在根田鼠种群中，单一的母体密度

应激不会影响 F1 代个体的性器官发育，但生前应激子代在性成熟后，当再次遭遇高密度环境时，其性器官指数会显著降低，继而可影响其繁殖能力。在根田鼠的自然种群中，最为可能的情形是，出生于高密度种群的子代在其性成熟后，仍然处于高密度种群之中。除母体应激之外，当前的环境对其适合度也有较大的影响。因此，进一步研究母体应激和当前环境对子代的生活史特征和种群数量波动的影响的耦合效应，将具有重要的理论价值和学术意义。

参考文献：

- Animal care and use committee. 1998. Guidelines for the capture, handling, and care of mammals as approved by the American society of mammalogists. *Journal of Mammalogy*, **79**: 1416 - 1431.
- Ashman P U, Seed J R. 1974. The effects of photoperiod and a *Trypanosoma brucei gambiense* infection on the reproductive organs of male *Microtus montanus*. *Journal of Reproduction and Fertility*, **40**: 51 - 60.
- Beckerman A, Benton T G, Kaitala V, Lundberg P. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 263 - 269.
- Bellinger D L, Lubahn C, Dianne L. 2008. Maternal and early life stress effects on immune function: relevance to immunotoxicology. *Journal of Immunotoxicology*, **5**: 419 - 444.
- Benjamini L. 1987. Primer pheromones in the levant vole (*Microtus guentheri*): activation of reproduction in the female by male-related stimuli. *Phytoparasitica*, **15**: 3 - 14.
- Bian J H, Wu Y, Liu J K. 2005. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*). *Journal of Mammalogy*, **86**: 953 - 960.
- Boonstra R, Boag P T. 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and role of steroid hormones. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 339 - 352.
- Boonstra R, Hik D, Singleton G R, Tinnikov A. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, **79**: 371 - 394.
- Braastad B O. 1998. Effects of prenatal stress on behaviour of offspring of laboratory and farmed mammals. *Applied Animal Behaviour Science*, **61**: 159 - 180.
- Charnov E L, Finerty J P. 1980. Vole population cycles: a case for kin-selection? *Oecologia*, **45**: 1 - 2.
- Christian J J. 1980. Endocrine factors in population regulation. In: Cohen M, Malpass R, Klein H eds. *Biosocial Mechanisms of Population Regulation*. New Haven: Yale University Press, 55 - 116.
- Chung S, Son G H, Park S H, Park E, Lee K H, Geum D, Kim K. 2005. Differential adaptive responses to chronic stress of maternally stressed male mice offspring. *Endocrinology*, **146**: 3202 - 3210.
- Dobson F S, Oli M K. 2001. The demographic basis of population regulation in Columbian ground squirrels. *American Naturalist*, **158**: 236 - 247.

