

DOI: 10.20103/j.stxb.202210162934

姚宝辉, 安康, 苏军虎. 动物生殖抑制研究进展: 理论模型、方式和机制. 生态学报, 2023, 43(18): - .

Yao B H, An K, Su J H. Concepts, research progresses and prospects of reproductive suppression. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(18): - .

动物生殖抑制研究进展: 理论模型、方式和机制

姚宝辉^{1,2}, 安 康^{1,2}, 苏军虎^{1,2,3,*}

1 甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室/甘肃省草业工程实验室/中美草地畜牧业可持续发展研究中心, 兰州 730070

2 甘肃农业大学-新西兰梅西大学草地生物多样性研究中心, 兰州 730070

3 甘肃省祁连山草原生态系统野外科学观测研究站, 天祝 733200

摘要: 生殖抑制指原本具有生育能力的动物个体因特定外界环境或生理条件而减少或丧失生殖能力的现象, 有时是受环境变化的主动调控, 更多的是出现在其他个体影响下的被动抑制, 极端情况发生在社会性动物的永久性抑制, 即永久无法生殖或无法生殖成熟。研究发现非社会性动物也有生殖的推迟及可恢复性的生殖抑制, 生殖抑制影响着动物种群数量动态、维持和进化。随着多学科的发展, 生殖抑制机理研究取得了诸多进展。本文从阐述生殖抑制的概念出发, 解析生殖抑制的形态、激素和分子生理特征, 总结了生殖抑制的原因、作用, 综述现有的理论模型以及不同物种方面的最新进展, 并就生殖抑制在生物资源管理方面的应用价值进行了展望, 旨在丰富生殖抑制的理论, 扩展应用实践, 为后续的生物资源管理提供理论参考。

关键词: 生殖抑制; 生理抑制; 行为抑制; 种群数量控制; 濒危动物保护

Concepts, research progresses and prospects of reproductive suppression

YAO Baohui^{1,2}, AN Kang^{1,2}, SU Junhu^{1,2,3,*}

1 College of Grassland Science, Key Laboratory of Grassland Ecosystem (Ministry of Education), Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province, Sino-U. S. Centers for Grazing Land Ecosystem Sustainability, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 Gansu Agricultural University-Massey University Research Centre for Grassland Biodiversity, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

3 Gansu Qilianshan Grassland Ecosystem Observation and Research Station, Tianzhu 733200, China

Abstract: Animals have evolved diverse reproductive strategies under the influence of abiotic and biological factors. Reproductive suppression is an adaptive strategy in animal reproduction. Reproductive suppression affects the success and efficiency of animal reproduction, which in turn affects the survival, population continuation and evolution of animals. With the development of multiple disciplines, there have been new advances in the study of reproductive suppression. There are many related studies on reproductive suppression abroad, and its importance in animals has been widely recognized, but the domestic research on reproductive suppression is insufficient. Thus, this paper firstly explains the basic concept and function of reproductive suppression. Reproductive suppression refers to the inhibition or damage to the normal reproductive development, reproductive physiology, or reproductive behavior of animals due to the impact of specific environment factors (including light, temperature, rainfall and food resources) or their own condition factors (population density, social rank, hormone), which makes animals reduce or lose their reproductive capacity. Reproductive suppression is one of the reproductive strategies that can benefit animals. It can reduce animal competition for resources by limiting population densities and by reducing direct competition for mates, resources, or territories and reduce animal offspring's competition for resources, mates, or territories. By recruiting non-reproductive alloparents and/or monopolizing on parental care from

基金项目: 草业生态系统教育部重点实验室开放基金 (KLGE202204); 国家自然科学基金 (32272566); 甘肃省高等学校产业支撑计划项目 (2022CYZC-47); 甘肃省林草局科技支撑项目 (LCJ2021020)

收稿日期: 2022-10-16; **网络出版日期:** 2023- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sujh@gsau.edu.cn

conspecifics, a suppressed female can benefit by avoiding reproduction when it is unlikely to be successful (e.g., high levels of competition or infanticide). It also can adjust the dynamic balance of animal population. Secondly, the theoretical models of reproductive suppression such as dominance control model, self-restraint model and incomplete control model, reproductive suppression modes including behavioral suppression and physiological suppression, mechanism of reproductive suppression, and the effects of environmental factors and animal factors on reproductive suppression. Thirdly, the reproductive suppression can occur at many life stages including early life or adolescence (e.g., delaying puberty, delaying or suppressing vaginal patency, and increasing time to first estrus), ovulation or the estrus cycle (e.g., preventing copulation, preventing ovulation, increasing anovulatory time, inducing pseudopregnancies), after fertilization and pregnancy (e.g., preventing implantation, or inducing abortion, reabsorption, and feticide), and after birth (e.g., infanticide). Finally, the prospect of reproductive suppression in biological resource management, animal population density control, and animal protection and utilization are presented, aiming to enrich the research progress. This study helps to understand the diversity of animal reproductive strategies through reproductive suppression, and provides a theoretical reference for the subsequent management of biological resources.

Key Words: reproductive suppression; physiological suppression; behavior suppression; population control; animal protection

生物体产生与自己相似的子代个体的功能称生殖(reproduction)。生殖是保证生物体繁衍和种族延续的基本生命活动过程。脊椎动物的生殖活动大都由两性生殖器官的活动完成,包括生殖细胞的发生、受精和胚胎发育等过程。对于哺乳动物还包括交配、妊娠、分娩和泌乳等环节。动物的生殖受非生物和生物因素及其相互作用的影响^[1],温度、降雨、光周期、食物资源等环境因素,以及动物生育生殖周期、性成熟的时间、配子质量等自身因素的变化均会影响动物生殖^[2]。然而生殖是一项高投资的生命活动,需投入大量的资源和能量来进行子代的生产 and 抚育,这些特性导致了多样化生殖策略的形成,在权衡生存与生殖间的能量需求后,动物会选择最佳的生殖策略,以确保后代最大的生长率和存活率,从而保证种群的延续^[3]。自然选择青睐于那些对环境线索变化敏感,并面对不利生殖条件时能及时调整生殖策略的物种^[3]。当生物和非生物因素变得不利时,一些动物会停止生殖活动,将生殖所需的能量用于自身生存,通过限制生殖活动以达到在有利条件来临时提高生殖成功率的目的^[4];而另一些个体,当有额外生殖能量的时候,会竞争更多的生殖资源,获得生殖优势和利益。这种主动或被动的生殖受限均是生殖抑制,最极端的情况发生在社会性动物的永久性抑制,即出现永久无法生殖或达到生殖成熟^[5-7]。研究发现非社会性动物中也有生殖的推迟及可恢复性的抑制,目前有关生殖抑制的研究已经获得了较大的进展,这对优化种群管理具有重要的应用价值^[6-7]。为了解动物生殖策略的多样性,丰富生殖抑制的相关理论,扩展该理论在动物资源管理中的应用,本文结合生殖抑制的相关研究,阐述生殖抑制的概念与机制,剖析生殖抑制的原因和作用机制,并总结现有的理论模型以及在不同物种方面的研究进展,展望了生殖抑制在生物资源管理方面的应用价值。

1 生殖抑制的概念与功能

生殖抑制(reproductive suppression)定义为对生殖发育、生殖生理和生殖行为的抑制或损害,使原本具有生育能力的动物个体因特定环境或生理条件而减少或丧失生殖能力^[5-7],这一现象已在许多物种中得到证实,并在动物两性间均可发生^[6-7]。由于动物受到多种内、外环境因素的影响,从而可能造成生殖过程中多个不同阶段的抑制。在生殖的早期阶段,动物个体生殖抑制的成本最低。例如在哺乳动物排卵前或怀孕的早期阶段,生殖抑制通常最容易诱发。生殖抑制的极端形式普遍存在于社会性昆虫中,如白蚁(*Cryptotermes secundus*)、黄蜂(*Dolichovespula saxonica*)和蜜蜂(*Apis mellifera*),这些昆虫依靠群体内复杂的劳动分工生存,其中特定的基因、表观遗传学和其他因素可确定个体是否在特定社会条件下永久无法生殖或不能达到生殖成熟^[8-9]。

生殖抑制具有以下几个功能^[10]: 1) 通过抑制种间其他个体的生殖, 可减少资源的竞争, 如通过限制种群密度来减少对配偶、资源或领地的直接竞争; 2) 减少后代争夺资源、配偶或领地的竞争; 3) 在合作生殖的动物中, 可从同种动物中招募非生殖异双亲, 也可垄断双亲照顾; 4) 当生殖不太可能成功时, 被抑制的雌性可以通过避免生殖而获益, 例如杀婴; 5) 通过生殖抑制在调节种群数量动态平衡中发挥了作用。

2 生殖抑制理论模型

关于生殖抑制理论目前已提出了一些假说模型来解释生殖抑制的进化驱动力。最初, 有学者提出优势控制模型 (dominant control models) 即性内抑制归因于优势雌性的控制; 然而有证据表明, 在某些情况下, 选择可能有利于生殖的自我限制, 即自我约束模型 (self-restraint model) 或从属自我限制模型 (subordinate self-limitation models)^[11]。后来有学者认为这两种假说可能交互发生, 尤其是当从属和占优势的雌性相互关联时, 于是提出不完全控制模型 (incomplete control model)^[12]。

优势控制模型认为, 优势雌性的行为或生理积极控制从属雌性的行为或生理, 导致从属雌性的生殖受到抑制^[11]。优势动物的攻击会导致从属动物下丘脑-垂体-肾上腺 (hypothalamic-pituitary-adrenal, HPA) 轴和糖皮质激素 (glucocorticoid, GC) 的失调, 使从属动物的生殖受到抑制^[13-16]。

自我限制模型或自我约束模型可以解释为什么在没有高 GC 或优势雌性攻击性的情况下, 从属雌性不会生殖^[11]。这一模型认为, 处于优势地位的雌性和处于从属地位的雌性之间的生殖冲突会导致从属雌性有被从群体中驱逐出来的可能性, 因此从属雌性应该自我限制生殖, 以防止被驱逐出群体, 避免未来的杀婴或社会冲突, 或避免群体内的近亲交配^[17-18]。

不完全控制模型是优势控制模型和自我约束模型的交互发生^[12]。当雌性之间关系密切时, 间接的适合度益处可以抵消一些选择压力, 优势雌性放松对从属雌性的控制或从属雌性降低自我限制强度, 使从属雌性摆脱或减少生殖抑制^[12, 15, 17]。

3 生殖抑制方式

生殖抑制方式包括生殖行为抑制和生殖生理抑制 (图 1), 也可同时存在 2 种抑制方式。

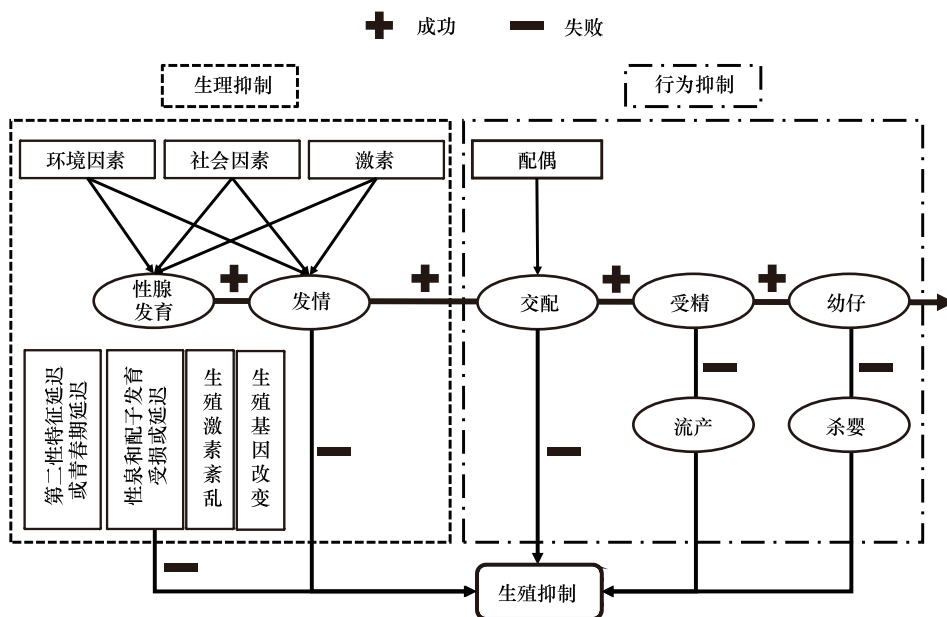


图 1 生殖抑制流程

Fig.1 Processes of reproductive suppression

3.1 生殖行为抑制

生殖行为抑制指在不涉及生理因素的情况下,通过行为的方式使动物不能生殖成功,包括在出生群体中避免近亲交配^[19]、直接干扰交配^[20]、杀婴^[21]或无法找到合适的配偶等^[19]。

3.2 生殖生理抑制

生殖生理抑制通常包括下丘脑-垂体-性腺(hypothalamic-pituitary-gonadal, HPG)轴功能障碍^[22]。在生殖动物中,促性腺激素释放激素(gonadotropin-releasing hormone, GnRH)从下丘脑的神经分泌细胞中释放,调节垂体分泌黄体生成素(luteinizing hormone, LH)和促卵泡激素(follicle-stimulating hormone, FSH)。LH和FSH刺激性腺促进配子发生,并产生性类固醇激素。这些性腺激素反馈到大脑和垂体,进一步调节GnRH、LH和FSH的分泌。在HPG轴循环中任何一点的功能障碍都可能会造成生殖生理的障碍,使成年个体不能成功生殖。生殖生理抑制会导致性腺内分泌功能的退化^[23]、配子发生退化^[24]、青春期迟滞或抑制第二性征的发育^[25]。

4 生殖抑制的机制

4.1 受精前的生殖抑制机制

4.1.1 环境因素

(1) 食物资源(资源可利用性)

雌性哺乳动物经历青春期开始延迟或增加生育间隔,以应对与食物丰度低和质量差的环境条件。营养压力显然与雌性内分泌系统和排卵信息素周期有关。例如,生活于苏门答腊岛的红毛猩猩(*Pongo pygmaeus*)在食物供应量少和食物质量差的时候会抑制排卵和增加生育间隔,但提高饮食质量会导致更快的生殖率^[25]。再有,肯尼亚的一夫多妻制黄狒狒(*Papio cynocephalus*)在干旱或酷热时期排卵或受孕的可能性较小,特别是当它们生活在大群体中,因营养不足会导致更长的生育间隔^[26]。此外,低蛋白食物和限食70%会使东方田鼠(*Microtus fortis*)的体重减少,动情期缩短、动情间期延长及子宫湿重减轻^[27]。由此可见在食物量缺乏时,动物的生殖维持在较低水平。

(2) 光照(光周期)

光照及其光谱对动物的生殖同样有影响。例如,研究雄性南非刺鼠(*Acomys spinosissimus*)对短光照(8 L:16 D)和长光照(16 L:8 D)的响应,发现长光照组的睾丸重量和体积、曲细精管直径大小和血清睾酮浓度均显著增加,而短光照处理组的睾丸重量和体积均下降^[28]。叙利亚金黄仓鼠(*Mesocricetus auratus*)暴露在短日光照条件下睾丸会萎缩,而长光照条件下睾丸复发^[29]。将印度沙漠沙鼠(*Meriones hurrianae*)在暴露白光和不同光谱(蓝色、绿色、黄色和红色)中,发现白光和红光均会使性腺细胞指数和精子计数下降^[30]。光照周期、光照强度和光照颜色能有效刺激母兔同期发情^[31]。光照通过干扰光周期作用,从而影响动物的生殖。

(3) 温度

温度对鸟类和哺乳动物的生殖也有影响。例如,降低环境温度会对条纹鼠(*Rhabdomys pumilio*)的精子发生和生殖器官的大小产生抑制作用^[32]。降低环境温度会使袋鼠(*Saccostomus campestris*)的生殖受到抑制^[33]。非洲野狗(*Lycan pictus*)在高温环境下生殖成功率较低^[34]。低温下生殖的黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)处于负能量平衡,产热增加,生殖输出减少^[35]。环境温度过高和过低都会影响动物的生殖。

(4) 降水量

低纬度地区的气候,特别是非洲的气候,经常出现一到两个雨季,对植被生长有重要影响,因此降水量伴随食物质量和数量的增加,被认为是影响非洲大部分地区哺乳动物生殖的主要因素^[36]。降雨量决定有蹄动物的出生,哺乳期是有蹄动物对营养需求最高的时期。非洲有蹄类动物在排卵前消耗高质量的食物(在雨季),有些在营养不足的季节无法怀孕^[37]。例如,非洲牛羚(*Damaliscus korrigum*)和疣猪(*Phacochoerus africanus*)的出生季节受降水量的影响大,一旦月降水量低于阈值水平,怀孕就会受到抑制^[36]。然而这些研究结果都是相关性的,降水量具体对生殖的影响需要继续研究。

4.1.2 社会因素

(1) 高种群密度

高种群密度是导致生殖抑制的因素之一^[38]。密度增大时, 社群压力增加, 这种压力刺激对垂体的生长激素和促性腺激素的分泌活动产生抑制作用, 从而使生殖器官延缓或抑制。在高密度条件下, 啮齿动物两性的性成熟延迟可能是限制生殖活动最主要的因素之一。对于雌性啮齿动物而言, 表现为阴道口关闭, 子宫萎缩或发育不正常, 雄性表现为性成熟延缓或完全被抑制、雄性精子出现延缓和副性腺器官重量减轻^[39]。例如, 高种群密度下, 东方田鼠^[40]和北澳大利亚窜鼠(*Notomys alexis*)^[41]的生殖受到抑制。高种群密度下, 增加的社群压力抑制促性腺激素的产生, 从而导致生殖抑制。

(2) 优势控制假说

优势个体对从属个体攻击造成的慢性生理应激, 被认为是许多物种从属个体性成熟延迟和排卵抑制的主要原因^[13-16]。为了应对压力, HPA 轴被激活, 产生高浓度的循环 GC, 如果 GC 长期存在, 会对动物的健康产生负面影响, 导致雄性阿尔卑斯旱獭(*Marmota marmota*)^[20]的生殖抑制, 以及雌性距骨猴(*Miopithecus talapoin*)^[13]、狐獴(*Suricata suricatta*)^[16]和阿尔卑斯旱獭^[15]的排卵周期受阻。然而, 生殖抑制也发生在无应激的情况下, 如在矮狐獴(*Helogale parvula*)、非洲野狗和灰狼(*Canis lupus*)中, 发现优势个体具有较高的 GC 水平, 从属个体抑制了自己的生殖, 并帮助优势个体抚养幼崽^[42]。埃塞俄比亚狼(*Chrysocyon simensis*)在交配季节, 所有优势雌性都会进入发情期, 而从属雌性则没有, 表明优势雌性显著影响了从属雌性进入发情期的概率, 使从属群体的生殖受到抑制^[43]。优势个体的行为或生理控制从属个体的行为或生理, 导致了从属个体受到生殖抑制。

(3) 社会自我抑制假说

采用博弈论观点认为, 从属个体抑制自己的生殖, 以避免因生殖而带来的社会压力, 包括避免被驱逐出群体和避免优势个体对其后代的杀婴行为^[44]。被迫离开群体对动物个体而言极其危险, 主要体现为被捕食风险的增加和寻找栖息地的困难。在合作生殖的动物群体中, 从属个体可以选择抑制自己的生殖, 以分享群体的生产力^[17]。例如, 当从属个体被引入到新的群体时, 雌性狨猴(*Callithrix jacchus*)即处于从属地位, 并在头四天内停止排卵^[18]。从属雌性的卵巢比优势雌性小, 分泌的雌性激素很少; 优势雌性狨猴不受排卵的自我抑制, 从属雌性持续与优势雌性接触导致从属雌性停止排卵^[18]。这种情况下, 从属个体抑制自己的生殖, 可以从群体中获益。

4.1.3 激素调控

(1) 生殖动物的信息素抑制

研究表明嗅觉线索可能在生殖抑制中起积极作用^[45]。雌雄个体的生殖信息素抑制被认为是在合作生殖的物种中, 优势个体对从属个体的生殖抑制机制, 特别是在没有压力或应激的情况下^[42]。雌性橙腹田鼠(*Microtus ochrogaster*)的气味(包括雌性同胞气味)能够抑制其他雌性橙腹田鼠子宫的发育, 主要是暴露于气味中的雌性没有机会交配, 子宫较小^[46]。

捕食者气味也能够抑制啮齿动物的生殖。例如, 在艾鼬(*Mustela eversmanni*)气味条件下, 部分根田鼠(*Microtus oeconomus*)产生显著的生殖迟滞, 其雄体附睾精子数、雌体卵巢指数及胚胎重量显著减低^[47]。

尿液中的信息素被认为是一种可能的抑制机制, 可能影响从属个体的生殖周期^[48]。例如, 土狼(*Canis latrans*)^[49]和非洲野狗^[50]均属于群居物种, 有一对优势生殖者, 在群体中进行大部分的领土尿液气味标识。在生殖季节, 优势雄性在优势雌性的尿液上撒尿, 可能是为了向其他雄性隐藏雌性的生殖状况。黄狐獴(*Cynictis penicillata*)^[51]也属于群居动物, 其气味标记几乎完全由优势对完成。矮狐獴的发情期是同步的, 但只有占优势的雌性才会定期产仔; 从属雌性不受孕或提前流产, 但在优势雌性分娩后会泌乳, 并参与集体哺乳; 当从属雌性离开亲代群体后, 在建立的新群体中会恢复生殖活性。信息素对矮狐獴生殖周期的控制被认为是生殖抑制的机制之一^[42]。

(2) 糖皮质激素

糖皮质激素介导的生殖抑制受到了最广泛的关注^[51]。一般情况下,高种群密度导致种群的社群压力升高,促进 HPA 轴的活性,使糖皮质激素从肾上腺皮质释放出来,可能通过抑制 GnRH 神经元活性,限制血液循环中 LH 和 FSH 的激素水平,从而影响动物生殖^[52]。由于复杂的相互作用和反馈回路以及多个作用部位(如下丘脑、垂体或性腺),导致糖皮质激素介导生殖抑制的确切机制尚不完全清楚^[52]。例如,高种群密度下根田鼠的血浆皮质酮含量显著增高,从而对生殖功能产生抑制^[39,53]。

(3) 催乳素

催乳素由垂体前叶分泌,是哺乳期雌性哺乳动物生殖的一种抑制因子。催乳素特异性作用于 Kisspeptin 神经元并抑制 LH 脉冲式释放。在裸鼯鼠(*Heterocephalus glaber*)中,催乳素可能与生殖条件和群体稳定性有关。一旦原有优势雌性被完全移除并建立新优势雌性,从属雌性血清催乳素显著增加^[54]。而在达马拉兰鼯鼠(*Fukomys damarensis*)中,受抑制的雌性鼯鼠血清催乳素水平似乎没有升高,但它们反而增加了弓状核中催乳素受体基因的表达,表明大脑对催乳素作用的特异性、敏感性发生了改变^[55]。催乳素在其他啮齿类动物生殖抑制中的作用目前尚不清楚,尽管血清循环催乳素、中枢催乳素和受体密度的潜在差异都可能导致生殖抑制。

4.1.4 抑制机制的综合观点

上述生殖抑制机制并不代表所有可能涉及的相关机制,而是在特定背景下直接研究过的机制,并为进一步研究带来了希望。事实上,环境的变化、种群密度或社会等级的变化、血清循环激素的改变,以及基因表达的差异都可能导致动物的生殖抑制。虽然上面强调了 HPA 和 HPG 轴之间的相互作用,但生殖抑制所涉及的机制当然是复杂的,阐明这一机制对理解动物生殖生物学、社会性、种群调节、种群维持和物种进化至关重要。

4.1.5 保卫配偶

保卫配偶来限制与其他生殖伴侣接触也是一种生殖抑制的形式。在带状狐獴(*Mungos mungo*)中,最年长的雄性拥有最多的后代,年长的雄性通过守卫最年长且生殖能力最强的雌性,增加它们的生殖成功率,因为它们不能守卫群体中的所有雌性^[56]。因此,成功生殖的年长雄性在守卫配偶方面具有高度的选择性,并施加配偶选择。在山魃(*Mandrillus sphinx*)中,成年雄性都会进行配偶保卫,但优势雄性进行 94% 的配偶保卫,生育 69% 的后代^[57]。在小袋鼠(*Macropus eugenii*)中,占主导地位的雄性在最佳交配时间守护并第一个与发情的雌性交配,并生育一半的后代^[58]。

4.1.6 干扰交配

干扰交配指种群内非交配个体对正在进行交配的双方发出的打扰或者破坏的一种行为^[59]。一般大多是由优势个体发出,是优势个体打断其他个体的交配而获得配偶的竞争性生殖策略。在灵长类动物中比较多,例如在成年雌性短尾猴(*Macaca thibetana*)中性打搅在生殖中起着重要作用^[60]。

4.2 生殖专制(reproductive despotism)的遗传决定论

真社会性的蜜蜂,蜂后信息素抑制工蜂的卵巢激活^[9]。工蜂进入蜂群,杀死居住的蜂后,激活自己的卵巢,单性生殖产生二倍体雌性后代——这些行为都与 13 号染色体上的一个位点有关。这些工蜂产生了类似蜂后的信息素,错误地表明蜂后的存在,从而抑制了蜂群中其他工蜂的生殖,并控制或破坏了卵。工蜂基因组中 9 个核苷酸的缺失可能会使工蜂变成蜂后^[9]。至于许多真社会性昆虫,白蚁中工蚁很少产生后代,白蚁的 *Neofem2* 基因在蚁后—工蚁交流中起着关键作用。当 *Neofem2* 基因被抑制时,交配前的用头碰撞行为没有发生,这表明该基因在蚁后抑制工蚁生殖方面是必不可少的^[8]。

4.3 受精后机制

4.3.1 流产

社会压力和资源限制可导致自然流产率高,这是一种生殖抑制机制^[16,23]。例如,由于社会压力增加、获得食物以及其他资源的机会减少,怀孕的从属雌性狐獴无法妊娠^[16,23]。从属雌性狐獴受孕率低,流产率高,

这是因为食物供应量低和捕食风险高^[16]。矮狐獴表现出同步发情,但只有占优势的雌性矮狐獴定期产下幼崽。如果从属雌性成功怀孕,她们会中止妊娠^[42]。

4.3.2 杀婴行为

杀婴现象可能是与物种特征、社会结构、群间关系、生殖策略等因素有关的适应性行为。杀婴是在长期的选择压力下进化来的,杀婴可增加杀婴者的适合度^[61]。随着研究的深入,发现杀婴行为在哺乳动物中广泛存在,如啮齿目(Rodentia),食肉目(Carnivora),鳍足目(Pinnipedia),有蹄类(Ungulata),灵长类(Primates)^[61]。杀婴也是许多物种生殖抑制的一种机制。例如,雌性矮狐獴和非洲野狗会杀死自己后代以外的个体,但雄性矮狐獴不会用杀婴来实施生殖抑制^[62]。从属雌矮狐獴将它们的怀孕时间安排在优势雌性矮狐獴的几天之后,以减少杀婴的风险。妊娠的从属矮狐獴会杀死优势生殖雌性矮狐獴的幼崽^[16]。非洲野狗中,雌性首领产下的幼崽占总数的75.81%,40%的从属雌性也会生殖,但只有8%的从属雌性幼仔能活过一岁,这种高幼崽死亡率的部分原因可能是雌性首领的杀婴行为^[49]。

5 生殖抑制的时机类型

生殖抑制可能发生在许多生命阶段,包括:配子前抑制,生命早期或青春期(例如,延迟青春期、延迟或抑制阴道通畅、增加首次发情时间);配子抑制,在排卵或发情周期期间(例如,防止交配、阻止排卵、增加无排卵时间、诱发假孕);合子抑制,受精后和怀孕期间(例如,防止着床,或诱导流产、重吸收和杀胎剂);合子后抑制,出生后(如杀婴)^[10]。然而,在某些情况下,抑制可能发生在多个时间点,从而对这些种群的生殖产生广泛影响。

6 生殖抑制的表现

6.1 性器官形态和配子

处于优势地位的裸鼯鼠^[23]和非洲野狗^[63]的睾丸大于从属雄性的睾丸;但在某些具有生殖抑制的物种中睾丸重量没变化^[64]。从属银田鼠(*Myodes glareolus*)^[24]的精子数量、精子活力或精液量减少。在雌性中,如果GnRH或LH水平没有达到峰值,导致排卵失败,或者如果黄体酮水平不足,不能建立或维持妊娠,生殖功能可能会受到抑制^[65]。例如,雌性从属裸鼯鼠排卵失败^[23]。

6.2 激素分泌水平

优势雄性的睾酮浓度明显高于从属雄性,这表明优势雄性可能会抑制从属雄性的睾酮水平^[63]。从属雄性裸鼯鼠的GnRH—LH—睾酮的分泌明显减少^[23]。在带状狐獴^[66]中占统治地位的雄性带状狐獴比从属带状狐獴有更高的睾酮浓度。然而,在有些物种中,睾酮水平没有社会等级或生殖相关的差异,生殖因此在行为上受到抑制。处于从属地位的矮狐獴^[20]和狐獴^[64]的睾酮激素水平与优势雄性无显著性差异,但是优势雄性会阻止它们交配。埃塞俄比亚狼^[43]、非洲野狗^[49]和矮狐獴^[20]中,优势雌性的雌激素浓度大于从属雌性。

6.3 基因表达

裸鼯鼠相关研究表明,与优势雄鼠睾丸相比,从属雄鼠睾丸中与睾丸发育、类固醇激素生物合成和精子功能有关的基因发生了改变。优势雄鼠参与减数分裂后精子发生和精子成熟的基因(*Prm1*、*Prm2*、*Odf3*和*Akap4*)比从属雄鼠表达高,这解释了从属雄鼠精子数量低和精子活力受损的特点^[67]。优势雄鼠睾丸中参与代谢和能量相关的基因大多被上调,例如脂质生物合成过程、氧化还原过程和类固醇代谢过程,这表明优势雄鼠对能量的需求增加^[68]。与从属雄鼠相比,类固醇激素生物合成通路在优势雄鼠睾丸中上调,例如,*Cyp11A1*(将胆固醇转化为孕烯醇酮的酶)、*Abcg8*和*Scarb1*(直接参与了胆固醇的运输)等关键基因上调^[69],表明在优势雄鼠中睾酮等性类固醇激素合成增加了,睾酮水平的提高通常支持更大的睾丸大小和更多的精子数量。优势雄鼠睾丸和从属雄鼠睾丸中参与内分泌信号的基因,包括*Sstr3*(生长抑素受体)、*Tac4*(速激肽)、*Prdx1*(过氧化物酶1)、*Acpp*(酸性磷酸酶)、cAMP信号传导和G蛋白偶联受体发生了改变,说明裸鼯鼠中的雄性受到

抑制与内分泌系统的变化有关^[68]。随着基因组学和分子遗传学的发展,更多主要基因会被发现,进一步验证其功能。

7 展望

生殖是保证生物体延续和种族繁衍最基本的生命活动,受到严格的选择,也影响着物种的进化和种群发展。生殖抑制作为一种常见的策略,为基于生殖抑制理念的动物资源管理提供了方式,可通过优化或发挥生殖抑制的作用来进行动物资源的管理与利用。在人为管控种群动态的过程中,若通过生殖获得更多的种群,需要打破这种生殖抑制,这在实验动物、珍稀濒危动物的繁育中有极大应用价值。比如在合作生殖的社会性动物中,生殖被少数优势动物所垄断,而从属动物的生殖受到抑制。在一个裸鼯鼠种群中,1只优势雌性和1—3只优势雄性生殖,而其他个体则处于从属地位,在该群体中负责觅食、育幼、群体防御和挖掘^[23]。如将从属裸鼯鼠从原来群体中移出并与异性配对,经历性成熟,它们就有能力晋升为生殖者,并伴随新群体的形成^[54]。珍稀濒危野生动物的人工繁育也有更多的利用空间。生殖抑制可对圈养动物生殖和保护产生影响,由于生殖系统对环境因素敏感,特定物种在圈养和野外表现出不同的生殖模式,并可能无法在非自然条件下生殖。例如,非洲野狗是一种濒危犬科动物,雄性和雌性首领几乎独享生殖特权,而从属群体很少生殖;圈养群中的大多数雄性能够产生精子,但优势雄性会抑制从属雄性,使从属雄性的精子质量降低^[49]。因此,在濒危物种保护中减少生殖抑制的影响,将最大化地保持种群数量和种群遗传多样性水平。

而在有害生物的防治过程中,通过重新建立生殖抑制,能更有效的管理种群,我们在前期发现,高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)种群的防控,是打破了固有的生殖抑制,使原来部分不参与生殖的个体参与生殖,并使种群数量快速恢复(相关数据正在投稿)。因此,更新防控技术在啮齿动物种群数量控制中很有必要。例如,在草原田鼠^[70]、加利福尼亚小鼠(*Peromyscus californicus*)、白足鼠^[71]和南方巨鼠(*Cricetomys ansorgei*)^[72]等几种物种中,雌性气味标记反应了其生殖状态的变化,当优势生殖雌性存在时,从属雌性的气味标记和生殖活动都会受到抑制^[73-74]。据推测,这些气味标记可能会对从属雌性构成“威胁”,使从属雌性生殖抑制^[75]。因此,如果搞清楚雌性气味标记中的化学成分,然后人工应用于啮齿动物种群数量控制,将有效地控制啮齿动物种群数量。这些新技术的研发,对创新啮齿动物的防控管理具有重要价值,也是生殖抑制的最基本应用,随着多学科的发展,需要该领域更多的研究,来推动这一理论的应用。

参考文献(References):

- [1] Dantas M R T, Souza-Junior J B F, Castelo T S, Lago A E A, Silva A R. Understanding how environmental factors influence reproductive aspects of wild myomorphic and hystricomorphic rodents. *Animal Reproduction*, 2021, 18(1): e20200213.
- [2] Bronson F H. Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2009, 364(1534): 3331-3340.
- [3] Speakman J R. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2008, 363(1490): 375-398.
- [4] Khokhlova I S, Kam M, Gonen S, Degen A A. Level of energy intake affects the estrous cycle in Sundevall's jird (*Meriones crassus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 2000, 73(3): 257-263.
- [5] Wasser S K, Barash D P. Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *The Quarterly Review of Biology*, 1983, 58(4): 513-538.
- [6] Beehner J C, Lu A. Reproductive suppression in female primates: a review. *Evolutionary Anthropology*, 2013, 22(5): 226-238.
- [7] Zizzari Z V, Jessen A, Koene J M. Male reproductive suppression: not a social affair. *Current Zoology*, 2017, 63(5): 573-579.
- [8] Korb J, Weil T, Hoffmann K, Foster K R, Rehli M. A gene necessary for reproductive suppression in termites. *Science*, 2009, 324(5928): 758.
- [9] Jarosch A, Stolle E, Crewe R M, Moritz R F. Alternative splicing of a single transcription factor drives selfish reproductive behavior in honeybee workers (*Apis mellifera*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(37): 15282-15287.
- [10] Freeman A R. Female-Female reproductive suppression: impacts on signals and behavior. *Integrative and Comparative Biology*, 2021, 61(5): 1827-1840.
- [11] Clarke F M, Miethe G H, Bennett N C. Reproductive suppression in female Damaraland mole-rats *Cryptomys damarensis*: dominant control or self-restraint? *Proceedings Biological Sciences*, 2001, 268(1470): 899-909.

- [12] Reeve H K, Emlen S T, Keller L. Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology*, 1998, 9(3): 267-278.
- [13] Bowman L A, Dilley S R, Kerverne E B. Suppression of oestrogen-induced LH surges by social subordination in talapoin monkeys. *Nature*, 1978, 275(5675): 56-58.
- [14] Arnold W, Dittami J. Reproductive suppression in male alpine marmots. *Animal Behaviour*, 1997, 53(1): 53-66.
- [15] Hackländer K, Möstl E, Arnold W. Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota*. *Animal Behaviour*, 2003, 65(6): 1133-1140.
- [16] Young A J, Carlson A A, Monfort S L, Russell A F, Bennett N C, Clutton-Brock T. Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(32): 12005-12010.
- [17] Johnstone R A, Cant M A. Reproductive skew and the threat of eviction: a new perspective. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 1999, 266(1416): 275-279.
- [18] Saltzman W, Digby L J, Abbott D H. Reproductive skew in female common marmosets: what can proximate mechanisms tell us about ultimate causes? *Proceedings Biological Sciences*, 2009, 276(1656): 389-399.
- [19] O'Riain M, Bennett N, Brotherton P, McIlrath G, Clutton-Brock T H. Reproductive suppression and inbreeding avoidance in wild populations of cooperatively breeding meerkats (*Suricata suricatta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2000, 48: 471-477.
- [20] Creel S, Creel N, Wildt D E, Monfort S L. Behavioural and endocrine mechanisms of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, 1992, 43(2): 231-245.
- [21] Ebensperger L A. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews*, 1998, 73: 321-346.
- [22] White S A, Nguyen T, Fernald R D. Social regulation of gonadotropin-releasing hormone. *The Journal of Experimental Biology*, 2002, 205(17): 2567-2581.
- [23] Clutton-Brock T H. Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, 13(7): 288-292.
- [24] Kruczek M, Styrna J. Semen quantity and quality correlate with bank vole males' social status. *Behavioural Processes*, 2009, 82(3): 279-285.
- [25] Galdikas B M, Ashbury A. Reproductive parameters of female orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) 1971-2011, a 40-year study at Tanjung Puting National Park, Central Kalimantan, Indonesia. *Primates*, 2013, 54(1): 61-72.
- [26] Beehner J C, Onderdonk D A, Alberts S C, Altmann J. The ecology of conception and pregnancy failure in wild baboons. *Behavioral Ecology*, 2006, 17(5): 741-750.
- [27] 朱俊霞, 王勇, 张美文, 李波, 杨玉超. 食物蛋白含量和限食对雌性东方田鼠生理特性的影响. *生态学报*, 2011, 31(24): 7464-7470.
- [28] Medger K, Chimimba C T, Bennett N C. Reproductive photoresponsiveness in male spiny mice from South Africa. *Journal of Zoology*, 2012, 286: 243-249.
- [29] Mukherjee A, Haldar C. Photoperiodic regulation of melatonin membrane receptor (MT1R) expression and steroidogenesis in testis of adult golden hamster, *Mesocricetus auratus*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2014, 140: 374-380.
- [30] Sinhasane S V, Joshi B N. Exposure to different spectra of light, continuous light and treatment with melatonin affect reproduction in the Indian desert gerbil *Meriones hurrianae* (Jerdon). *Biological Signals and Receptors*, 1998, 7(3): 179-187.
- [31] 余超, 聂森, 孙博非. 光环境因素对母兔繁殖性能的影响研究进展. *中国畜牧杂志*, 2021, 57(6): 53-58.
- [32] Jackson C, Bernard R T. Gender differences in the inhibitory effects of a reduction in ambient temperature and a reduction in food quantity on reproduction in the Southern African rodent, *Rhabdomys pumilio*. *Reproduction*, 2001, 122(3): 385-395.
- [33] Tinney G M, Bernard R T F, White R M. Influences of food quality and quantity on the male reproductive organs of a seasonally breeding rodent, the pouched mouse (*Saccostomus campestris*), from a seasonal but unpredictable environment. *African Zoology*, 2001, 36: 23-30.
- [34] McNutt J W, Groom R, Woodroffe R. Ambient temperature provides an adaptive explanation for seasonal reproduction in a tropical mammal. *Journal of Zoology*, 2019, 309: 153-160.
- [35] 曹静, 王桂英, 赵志军. 环境温度和繁殖经历对黑线仓鼠哺乳期能量收支的影响. *生态学报*, 2016, 36(15): 4824-4831.
- [36] Ogutu J O, Piepho H P, Dublin H T. Reproductive seasonality in African ungulates in relation to rainfall. *Wildlife Research*, 2014, 41(4): 323.
- [37] Ogutu J O, Owen-Smith N, Piepho H P, Dublin H T. How rainfall variation influences reproductive patterns of African savanna ungulates in an equatorial region where photoperiod variation is absent. *PLoS ONE*, 2015, 10(8): e0133744.
- [38] Shang G, Du S, Yang Y, Wu Y, Cao Y, Bian J. Is negative density-dependent reproduction regulated by density-induced stress in root voles? Two field experiments. *Ecology and Evolution*, 2022, 12: e8927.
- [39] 韩群花, 郭聪, 张美文. 密度制约效应对啮齿动物繁殖的影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 5981-5989.
- [40] 张宣, 张美文, 郭聪, 周训军, 王勇, 李波. 东方田鼠种群密度制约的迟滞效应. *兽类学报*, 2018, 38(5): 477-485.
- [41] Berris K K, Breed W G, Moseby K E, Carthew S M. Female reproductive suppression in an Australian arid zone rodent, the spinifex hopping mouse. *Journal of Zoology*, 2020, 312: 163-173.
- [42] Hradecký P. Possible pheromonal regulation of reproduction in wild carnivores. *Journal of Chemical Ecology*, 1985, 11(2): 241-250.
- [43] van Kesteren F, Paris M, Macdonald D W, Millar R, Argaw K, Johnson P J, Farstad W, Sillero-Zubiri C. The physiology of cooperative breeding in a rare social canid; sex, suppression and pseudopregnancy in female Ethiopian wolves. *Physiology and Behavior*, 2013, 122: 39-45.
- [44] Hamilton I M. A commitment model of reproductive inhibition in cooperatively breeding groups. *Behavioral Ecology*, 2004, 15(4): 585-591.
- [45] Batzli G O, Getz L L, Hurley S S. Suppression of growth and reproduction of microtine rodents by social factors. *Journal of Mammalogy*, 1977, 58(4): 583-591.

- [46] Getz L L, Dluzen D, McDermott J L. Suppression of reproductive maturation in male-stimulated virgin female microtus. *Behavioural Processes*, 1983, 8(1): 59-64.
- [47] 王振龙, 刘季科. 艾鼬气味对根田鼠社会行为和繁殖的影响. *动物学报*, 2002, (1): 20-26.
- [48] Jemiolo B, Novotny M. Long-term effect of a urinary chemosignal on reproductive fitness in female mice. *Biology of Reproduction*, 1993, 48(4): 926-929.
- [49] Barrette C, Messier F. Scent-marking in free-ranging coyotes, *Canis latrans*. *Animal Behaviour*, 1980, 28(3): 814-819.
- [50] Van den Berghe F, Paris D B, Van Soom A, Rijsselaere T, Van der Weyde L, Bertschinger H J, Paris M C. Reproduction in the endangered African wild dog: basic physiology, reproductive suppression and possible benefits of artificial insemination. *Animal Reproduction Science*, 2012, 133(1-2): 1-9.
- [51] Earlé R A. Aspects of the social and feeding behaviour of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Mammalia*, 1981, 45(2): 143-152.
- [52] Chand D, Lovejoy D A. Stress and reproduction: controversies and challenges. *General and Comparative Endocrinology*, 2011, 171(3): 253-257.
- [53] 边疆晖, 吴雁, 周抗抗. 繁殖期根田鼠种群密度对其种群统计参数及个体皮质酮水平的作用. *兽类学报*, 2008, (2): 135-143.
- [54] Medger K, Bennett N C, Ganswindt S B, Ganswindt A, Hart D W. Changes in prolactin, cortisol and testosterone concentrations during queen succession in a colony of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*): a case study. *The Science of Nature*, 2019, 106(5-6): 26.
- [55] Voigt C, Bennett N. Reproductive status affects the expression of prolactin receptor mRNA in the brain of female Damaraland mole-rats. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 2018, 94: 1-7.
- [56] Nichols H J, Amos W, Cant M A, Bell M B V, Hodge S J. Top males gain high reproductive success by guarding more successful females in a cooperatively breeding mongoose. *Animal Behaviour*, 2010, 80(4): 649-657.
- [57] Setchell J M, Charpentier M, Wickings J. Mate guarding and paternity in mandrills: factors influencing alpha male monopoly. *Animal Behaviour*, 2005, 70(5): 1105-1120.
- [58] Hynes E F, Rudd C D, Temple-Smith P D, Sofronidis G, Paris D, Shaw G, Renfree M B. Mating sequence, dominance and paternity success in captive male tammar wallabies. *Reproduction*, 2005, 130(1): 123-130.
- [59] 杨斌, 王程亮, 纪维红, 赵海涛, 王开锋, 郭松涛, 齐晓光, 李保国. 非人灵长类性打搅行为研究进展. *生态学报*, 2013, 33(19): 5973-5980.
- [60] 庞奎海, 王希, 李进华. 成年雌性短尾猴性打搅行为的影响因素. *生物学杂志*, 2020, 37(4): 62-65.
- [61] 张鹏. 非人灵长类的杀婴行为及其适应意义. *兽类学报*, 2011, 31(2): 185-194.
- [62] Creel S. Dominance, aggression, and glucocorticoid levels in social carnivores. *Journal of Mammalogy*, 2005, 86(2): 255-264.
- [63] Johnston S D, Ward D, Lemon J, Gunn I, MacCallum C A, Keeley T, Blyde D. Studies of male reproduction in captive African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Animal Reproduction Science*, 2007, 100(3-4): 338-355.
- [64] Carlson A A, Young A J, Russell A F, Bennett N C, McNeilly A S, Clutton-Brock T. Hormonal correlates of dominance in meerkats (*Suricata suricatta*). *Hormones and Behavior*, 2004, 46(2): 141-150.
- [65] Creel S, Macdonald D. Sociality, group size, and reproductive suppression among carnivores. *Advances in the Study of Behavior*, 1995, 24: 203-257.
- [66] Cant M A. Social control of reproduction in banded mongooses. *Animal Behaviour*, 2000, 59(1): 147-158.
- [67] Mulugeta E, Marion-Poll L, Gentien D, Ganswindt S B, Ganswindt A, Bennett N C, Blackburn E H, Faulkes C G, Heard E. Molecular insights into the pathways underlying naked mole-rat eusociality. *BioRxiv*, 2017, 209932.
- [68] Bens M, Szafranski K, Holtze S, Sahn A, Groth M, Kestler H A, Hildebrandt T B, Platzer M. Naked mole-rat transcriptome signatures of socially suppressed sexual maturation and links of reproduction to aging. *BMC Biology*, 2018, 16(1): 77.
- [69] Sahn A, Platzer M, Koch P, Henning Y, Bens M, Groth M, Burda H, Begall S, Ting S, Goetz M, Van Daele P, Staniszevska M, Klose J M, Costa P F, Hoffmann S, Szafranski K, Dammann P. Increased longevity due to sexual activity in mole-rats is associated with transcriptional changes in the HPA stress axis. *Elife*, 2021, 10: 57843.
- [70] Wolff J O, Mech S G, Thomas S A. Scent marking in female prairie voles: a test of alternative hypotheses. *Ethology*, 2002, 108: 483-494.
- [71] Becker E A, Castelli F R, Yohn C N, Spencer L, Marler C A. Species differences in urine scent-marking and counter-marking in *Peromyscus*. *Behavioural Processes*, 2018, 146: 1-9.
- [72] Choudhry A, Lo B, Freeman A R, Ophir A G. Female African giant pouched rats scent mark at similar rates despite reproductive differences. Presented at the SICB 2020 Annual Meeting. Austin, TX: Integrative and Comparative Biology, 2020, e269-e454.
- [73] Hurst J L, Beynon R J. Scent wars: the chemobiology of competitive signalling in mice. *BioEssays*, 2004, 26(12): 1288-1298.
- [74] Cavagioni A, Mucignat-Caretta C, Redaelli M. Mice recognize recent urine scent marks by the molecular composition. *Chemical Senses*, 2008, 33(7): 655-663.
- [75] Drickamer L C, Mikesic D G. Urinary chemosignals, reproduction, and population size for house mice (*Mus domesticus*) living in field enclosures. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16: 2955-2968.