

马岗鹅产蛋-就巢周期内卵泡发育的内分泌调控

刘容珍¹, 黄运茂¹, 李万利², 田允波¹, 施振旦^{2*}

(1. 仲恺农业工程学院生命科学学院, 广州 510225; 2. 华南农业大学动物科学学院, 广州 510642)

摘要: 旨在探讨马岗鹅产蛋-就巢周期内卵泡发育的内分泌调控机制。试验 1: 观察了马岗鹅产蛋-就巢周期内 PRL、LH、P₄ 和 INB 水平的变化和就巢期(第 1 天)、就巢终止期(第 10 天)、开产期(第 25 天)、产蛋高峰期(第 40 天)、停产期(第 55 天)和就巢期(第 70 天)卵泡的发育。试验 2: 在对马岗鹅终止就巢时(第 1 天)主动免疫重组鸡 PRL 蛋白($1 \text{ mg} \cdot \text{只}^{-1}$), 并在开产前(第 23 天)和产蛋高峰期(第 45 天)加强免疫(0.8 和 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{只}^{-1}$), 同时从第 33 天将每天光照由 11 h 增至 16 h, 观察对马岗鹅产蛋和就巢的影响。试验 1 结果表明, 随着就巢的终止, PRL 水平下降, LH、P₄ 和 INB 水平上升。PRL 在开产前降至最低, 开产后又逐渐上升, 就巢期达最高; LH 则在开产前和产蛋期呈现两波分泌峰; P₄ 和 INB 与 PRL 呈相反变化, 在产蛋高峰期最高, 就巢期最低。鹅群在第 24 天恢复产蛋, 开产前有约 10 枚大白卵泡(LWF)发育为小黄卵泡(SYF)和大黄卵泡(LYF); 在约 30 d 的产蛋期内, 平均每只产蛋约 8 枚, 产蛋结束后 90% 的鹅发生就巢。试验 2 结果表明, 对马岗鹅主动免疫 PRL 蛋白一定程度推迟($P < 0.05$)了开产后产蛋率的上升, 并一定程度抑制就巢的发生; 而在延长光照 15 d 后, 免疫组的产蛋和就巢则快速升至与对照组相当水平。整个试验期, 2 组累计就巢均达到 100%, 但免疫组比对照组多产蛋 1 枚(8.0 vs 7.0)。结果提示, PRL 和 LH 的交替分泌调控马岗鹅的产蛋就巢周期; 卵泡发育时分泌的 INB, 以及由 P₄ 促进分泌的 PRL, 调节周期中卵泡发育和产蛋的数量。PRL 不仅促进就巢发生并导致周期内较低等级卵泡的闭锁, 可能还在开产前后具有促进卵泡发育和产蛋的作用。

关键词: 马岗鹅; 产蛋-就巢周期; 卵泡发育; 调控

中图分类号:S835; S814.1

文献标识码: A

文章编号: 0366-6964(2009)05-0652-06

Endocrine Regulation of Follicular Development in the Lay-incubation Cycle of Magang Geese

LIU Rong-zhen¹, HUANG Yun-mao¹, LI Wan-li², TIAN Yun-bo¹, SHI Zhen-dan^{2*}

(1. College of Life Science, Zhongkai University of Agriculture and Engineering,
Guangzhou 510225, China; 2. College of Animal Science,
South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: This study was conducted to investigate the endocrine regulatory mechanisms of follicular development in the lay-incubation cycle of Magang geese. Experiment 1: investigated the changes in plasma concentrations of PRL, LH, P₄, and INB during the cycle, and the follicular development at incubation (d0), end of incubation (d10), onset of lay (d25), peak of lay (d40), end of lay (d55) and incubation (d70) in the lay-incubation cycle. Experiment 2, after being deprived of laying nest to terminate incubation behaviour on day 1 (d1), Magang geese were immunized intramuscularly on days 1, 23 and 45, with 1 mL of immunogen containing 1, 0.8, and 0.5 mg, respectively, of recombinant chicken PRL protein. The photoperiod under which the geese were kept was increased from 11L:13D to 16L:8D on day 33. In experiment 1, with the termina-

收稿日期: 2008-11-17

基金项目: 高等学校博士学科点专项科研基金(20050564001); 国家自然科学基金(30671504)

作者简介: 刘容珍(1951-), 女, 广东广州人, 学士, 高级兽医师, 主要从事动物病理研究, E-mail: zhklrz@163.com; 黄运茂(1976-), 男, 湖北黄石人, 博士, 副教授, 主要从事动物繁殖调控研究, E-mail: huangyunmao@163.com

* 通讯作者: 施振旦(1964-), 男, 教授, 博士, E-mail: zdshi@scau.edu.cn

tion of incubation, PRL concentration in plasma decreased, whereas the concentrations of LH, P_4 and INB increased. PRL concentrations fell to lowest levels prior to the onset of lay and rose to high levels during laying to the peak when incubation initiated. LH concentration in plasma exhibited a bi-phasic pattern in the whole cycle. The patterns of P_4 and INB concentrations were opposite to that of PRL, reaching to high levels at peak lay and to the lowest at incubation. Laying resumed on day 24 in the lay-incubation cycle, and approximately 10 follicles were recruited into hierarchical development before onset of lay, among which 8 developed to ovulation and were laid as eggs. Ninety percent of the geese exhibited incubation behaviour after laying one clutch of approximately eight eggs in approximately 30 days. Results of experiment 2 showed that immunization against PRL increased the clutch size by one egg (8.0 vs 7.0), although initially retarded the rise of laying rate ($P<0.05$). Development of incubation behaviour was also delayed by one week in the PRL immunized geese, which still reached to 100% as in the control geese. Results of the two experiments indicated that the alternative secretions of PRL and LH coordinated the lay incubation cycle in Magang geese. As the results of follicular development, secretions of INB and P_4 , the latter through PRL secretion, determine the quota of follicular development and clutch egg size. PRL triggers the incubation behaviour and atresia of eggs at bottom on developing hierarchy, however, PRL may stimulate follicular development and egg laying around the onset of lay.

Key words: Magang geese; lay-incubation cycle; follicular development; regulation

禽类产蛋性能主要由发育至等级发育阶段的卵泡数决定。研究表明,禽类卵泡的发育主要受垂体促卵泡素(Follicle stimulating hormone, FSH)和促黄体素(Luteinizing hormone, LH)控制,前者促进小卵泡进入等级发育阶段,后者促进类固醇激素合成和分泌^[1]。在卵泡等级发育过程中,雌激素生成能力在早期对FSH反应性较高时最高,到后期越来越低;孕酮(Progesterone, P_4)生成能力则相反,在卵泡发育过程中逐渐升高,最后高水平 P_4 通过正反馈使垂体分泌排卵前 LH 高峰。研究发现,鸡的 P_4 水平在开产前 7 d 会明显上升,停产后下降^[2]。在卵泡发育过程中,颗粒细胞还分泌肽类激素抑制素(Inhibin, INB)、活化素(Activin)和卵泡发育抑制因子(Follistatin),其中 INB 对家禽卵泡的发育具有很大影响,具有抑制 FSH 分泌的作用^[3]。动物体内 INB 的主要来源是最大的排卵前卵泡^[4]。对禽类卵泡发育影响较大的另一内分泌因子是催乳素(Pro-lactin, PRL),它是就巢启动和维持的关键激素^[5]。就巢时高水平 PRL 能抑制下丘脑促性腺激素释放激素(Gonadotrophin releaseing hormone, GnRH)的分泌,降低垂体促性腺激素特别是 LH 的分泌,使卵泡因缺乏 LH 而不能进入等级发育,降低产蛋性能,此外 PRL 还能直接抑制卵泡发育^[6-7]。研究显示,通过免疫中和 PRL 或抑制其分泌能解除 PRL

对下丘脑 GnRH 分泌和对卵泡发育的抑制作用并提高产蛋性能^[8-10]。

本研究以马岗鹅为研究对象,对产蛋-就巢周期内的卵泡发育和相关激素进行了研究,并通过对其主动免疫 PRL 重组蛋白和开产后延长光照促进 PRL 分泌研究了对产蛋和就巢的影响,以期在一定程度上揭示马岗鹅产蛋-就巢周期内卵泡发育的内分泌调控机制,增进对禽类卵泡发育和就巢发生控制机制的认识。

1 材料与方法

1.1 动物试验和处理

试验 1:挑选健康的就巢马岗种鹅 66 只进行人工强制终止就巢,试验开始。从第 1 天起每 7 d 对母鹅进行翅下静脉采血 1 次($n=12$)。记录每天的产蛋数(包括破蛋和软壳蛋)和就巢数,并在产蛋-就巢周期内的就巢期(第 1 天)、就巢终止期(第 10 天)、开产期(第 25 天)、产蛋高峰期(第 40 天)、停产期(第 55 天)和就巢期(第 70 天)随机挑选 6 只母鹅解剖,观察卵巢形态及卵泡发育,统计卵泡类型及数量。卵泡类型分为大黄卵泡(LYF, 直径 >20 mm)、小黄卵泡(SYF, $10\text{ mm} \leq \text{直径} \leq 20$ mm)和大白卵泡(LWF, $6\text{ mm} \leq \text{直径} \leq 10$ mm)。

试验 2:从处于繁殖期(光照时间为 11 h)的马

岗种鹅群中随机挑选 72 只正在就巢的健康母鹅,平均分成免疫组和对照组。在试验第 1、23 和 45 天进行 3 次免疫,免疫组免疫原为本课题组构建并表达纯化的重组 PRL 融合蛋白(含鸡 PRL 成熟肽全部 199 个氨基酸残基^[11])与矿物油的混合乳液,3 次免疫的 PRL 蛋白免疫剂量依次为 1、0.8 和 0.5 mg·只⁻¹。对照组所接种的免疫原为牛血清白蛋白(BSA)与矿物油的混合乳液。在首次免疫后对母鹅进行人工强制终止就巢,以促进其重新开产。从试验第 1 天起每隔 15 d 对母鹅进行翅下静脉随机采血 1 次(n=12)。在试验第 33 天(此时鹅已开产 4 d)将鹅每天的光照时间由 11 h 增至 16 h,直到试验结束。记录每天的产蛋数(包括破损和软壳蛋)和就巢情况,被确认就巢的母鹅进行人工强制终止就巢后重新归群。

以上 2 个试验的血样均用肝素钠抗凝,3 h 内离心分离血浆(2 000 g×20 min,4 ℃),样品保存于-20 ℃留待激素或抗体测定。鹅群的长短光控通过人工补光和遮光实现,鹅群除光控需要限制在鹅舍外,其他时间可自由活动和采食。每天定时记录各组产蛋数,每 3~4 d 检查 1 次鹅群就巢情况,对母鹅的强制就巢通过隔离并限饲就巢母鹅 7~10 d 实现,然后重新归群。

1.2 激素测定

血浆 PRL 和 LH 浓度的测定及其所用试剂均参考黄运茂等^[12]的方法。PRL 放射免疫法的灵敏度为 0.34 ng·mL⁻¹,标准曲线 ED75、ED50 和 ED25 分别为 1.30、3.71 和 10.60 ng·mL⁻¹,LH 放射免疫法的灵敏度为 0.02 ng·mL⁻¹,两者的批内批间变异均小于 15%,连续稀释样品所得抑制曲线与标准曲线平行。血浆 P₄用 RIA 药盒(购于北方生物技术研究所)测定,测定方法在产品说明书的基础上作适当改进,使标准曲线的精度范围与正常动物激素水平范围相一致;另外,为将类固醇激素结合蛋白的干扰降到最低,在测定中首先将血浆样品在 70 ℃水浴 30 min,以降解连接蛋白释放出 P₄。测定方法的灵敏度、测定范围和批内变异系数分别为 0.2 ng·mL⁻¹、0.5~10 ng 和≤10%。血浆中 INB 浓度用 ELISA 试剂盒测定,测定方法按产品说明书进行操作。测定的灵敏度和范围分别为 1.0 pg·mL⁻¹ 和 1.0~1 000 pg,批间批内变异系数均≤10%。

1.3 抗体水平测定

鹅血浆抗体水平的测定及其所用试剂均参考黄

运茂等^[12]的方法。

1.4 数据分析

试验 1:产蛋率为日产蛋率,日产蛋率(%)=日产蛋总数/当日母鹅产蛋总数(包括就巢鹅)×100%;就巢率为累计就巢率,累计就巢率(%)=累计(母)鹅就巢次数/累计总的(母)鹅就巢次数×100%。试验 2:产蛋率为累计产蛋率,累计产蛋率(%)=累计产蛋总数/累计总的(母)鹅产蛋次数×100%;就巢率为累计就巢率,计算同试验 1。对试验 1 血浆各激素浓度变化和各产蛋期不同类型卵泡数变化及试验 2 血浆抗体水平变化作单因子方差分析,对各时间点组间差异作 t 检验;除注明外,各数值均用 Mean±SE 表示。所有的数据分析均用 SAS software version 8.01 完成。

2 结 果

2.1 试验 1

2.1.1 产蛋与就巢 在第 1~10 天对就巢母鹅进行强制终止就巢后,鹅群于第 24 天恢复产蛋,第 32 天到达产蛋高峰,第 36 天开始出现就巢,并在第 57 天停产(图 1E)。鹅群产蛋高峰期共 11 d,产蛋率约 40%(图 1E)。整个产蛋-就巢周期内,鹅群分别在产蛋高峰期(第 40 天)、停产期(第 55 天)和整个产蛋周期的累计产蛋依次为 4.5、7.8 和 8.0 枚。在鹅群完全停产后,整个鹅群的累计就巢率达 90%(图 1E)。

2.1.2 激素浓度 在产蛋-就巢周期内,血浆 PRL 浓度在就巢时最高(约 25 ng·mL⁻¹),随着就巢的终止快速下降,开产前降至最低(约 10 ng·mL⁻¹);在产蛋期,血浆 PRL 浓度慢慢上升,至鹅群产蛋由高峰即将下降时与就巢时的水平相当;产蛋高峰期后,PRL 浓度在稍有下降后重新上升,在停产后上升至最高水平(图 1A)。血浆 LH 水平在整个周期内呈现 2 次分泌波变化(图 1B)。随着就巢的终止,LH 水平上升,开产前升至最高水平(约 2 ng·mL⁻¹);开产后,LH 水平随产蛋的增加慢慢下降,在产蛋高峰期下降至低水平(<1 ng·mL⁻¹);当产蛋开始下降时,LH 浓度重新开始上升,但在产蛋即将结束时又再次快速下降,并在产后降至低水平(约 1 ng·mL⁻¹),此时鹅群进入就巢期(图 1B)。整个周期内,血浆 P₄(图 1C)和 INB(图 1D)的浓度均在就巢期和停产期最低(P₄几乎为 0,INB 约 100 pg·mL⁻¹),在鹅群开产前慢慢上升,并在产蛋高峰期维持高水平(P₄ 约 1~2 ng·mL⁻¹,INB 约 250

$\text{pg} \cdot \text{mL}^{-1}$);产蛋高峰期后,随着产蛋的减少,两者浓度快速下降,在停产期降至最低水平(图 1C 和 1D)。

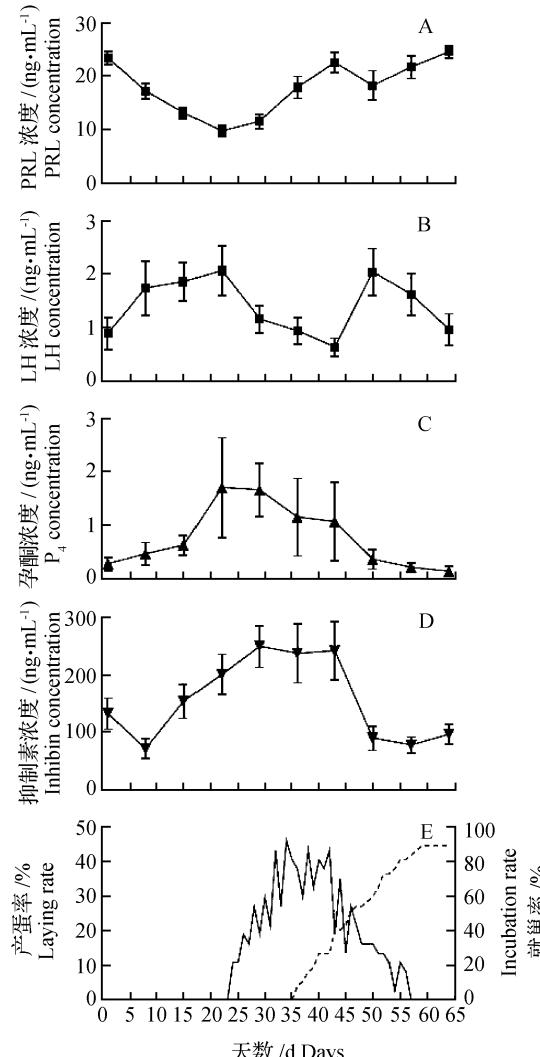
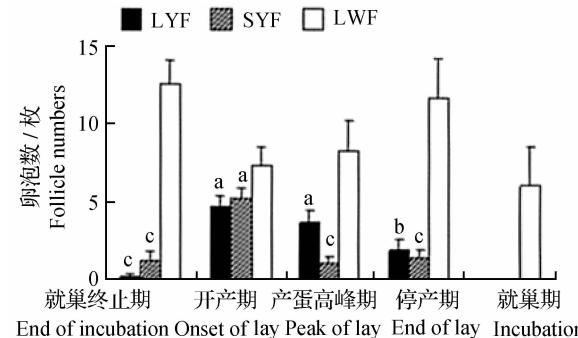


图 1 马岗鹅产蛋-就巢周期内产蛋(E)、就巢(E)和血浆中 PRL(A)、LH(B)、孕酮(C)和抑制素(D)浓度

Fig. 1 Laying percentage (E), incubation rate (E) and plasma concentration of PRL (A), LH (B), progesterone (C) and inhibin (D) throughout an entire lay-incubation cycle in Magang geese

2.1.3 卵泡发育 就巢期卵巢上无 SYF 和 LYF, SYF 在就巢终止后开始出现 ((1.2 ± 0.6) 枚·只 $^{-1}$), 在开产期数量最多 ((5.2 ± 0.7) 枚·只 $^{-1}$), 在产蛋高峰期和停产期数量均较少 ((1.0 ± 0.5) 和 (1.3 ± 0.5) 枚·只 $^{-1}$) (图 2)。LYF 数在开产期最高 ((4.7 ± 0.7) 枚·只 $^{-1}$), 随着产蛋的继续,逐渐减少,产蛋高峰期和停产期分别为 (3.7 ± 0.7) 和 (1.8 ± 0.8) 枚·只 $^{-1}$ (图 2)。开产前

卵巢 LYF 和 SYF 的总数为约 10 枚,产蛋高峰期卵巢 LYF(3.7 枚)、SYF(1.0 枚)数和产蛋数(4.5 枚)之和接近 10 枚,鹅停产后平均产蛋数(8.0 枚)与卵巢 LYF(1.8 枚)和 SYF(1.3 枚)数之和约 11 枚(图 2)。另外,整个周期内 LWF 数无明显差异,但就巢终止后和停产期的 LWF 数高于其它各阶段(图 2)。这些数据提示,在产蛋-就巢周期内,母鹅终止就巢后卵巢上有约 10 枚 LWF 能进入等级发育阶段,其中的 8 枚在产蛋期产出,2 或 3 枚闭锁退化,同时产蛋期间无 LWF 进入等级发育阶段。



同一类型卵泡中,不同的字母表示差异显著(a 与 b 或 b 与 c, $P < 0.05$; a 与 c, $P < 0.01$)

Bars with different letters indicate significant difference (a vs b and b vs c, $P < 0.01$; a vs c, $P < 0.01$)

图 2 马岗鹅产蛋-就巢周期内不同阶段(就巢终止期、开产期、产蛋高峰期、停产期和就巢期)卵巢上的 LYF、SYF 和 LWF 数

Fig. 2 Numbers of large yellow (LYF), small yellow (SYF) and large white (LWF) follicles present on the ovary in Magang geese at various stages of lay-incubation cycle: end of incubation, onset of lay, peak of lay, end of lay and incubation

2.2 试验 2

2.2.1 抗体水平 血浆抗体水平直接用 OD 值表示(图 3A)。在首次免疫前,免疫组和对照组的 OD 值均很低,未检测到抗体;首次免疫后,免疫组抗体水平快速上升,并在 15 d 后显著高于对照组($P < 0.01$),而对照组仍未检测到抗体。在第 2 和 3 次加强免疫后,免疫组抗体水平持续上升,并在第 3 次免疫后在整个试验期维持在高水平,而对照组依然未检测到抗体(图 3A)。

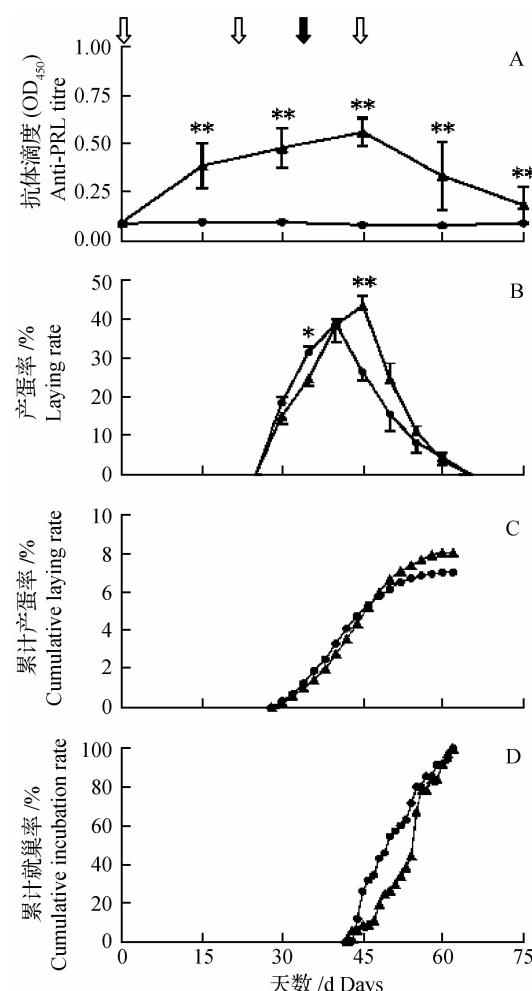
2.2.2 产蛋与就巢 2 组鹅群均在第 29 天开产,于第 60 天停产。免疫组产蛋率上升较慢($P < 0.05$),产蛋高峰期到来较迟(图 3B)。在产蛋的前半期,对照组累计产蛋率高于免疫组,在后半期则相

反(图3C)。2组均在第42天开始出现母鹅就巢;在就巢发生的前期,对照组累计就巢率高于免疫组,后期免疫组累计就巢率快速上升,逐渐与对照组相当;在第62天对照组和免疫组的累计就巢率分别为94.3%和97.3%(图3D)。整个试验期(即鹅的一个完整产蛋周期),对照组和免疫组平均每只母鹅产蛋7.0和8.0枚,后者比前者多1.0枚,即免疫PRL使一个周期的产蛋增加1枚。产蛋期2组鹅的羽毛没有区别;鹅群停产后约1周,对照组开始换羽,免疫组换羽比对照组晚约1周。

3 讨论

试验1提示,在马岗鹅产蛋-就巢周期内的卵泡发育过程中,PRL和LH发挥重要调控作用,这与在鸡、鸭和四季鹅上的研究结果相一致^[6-7,13-14]。在马岗鹅产蛋-就巢的周期性变化中,血浆PRL水平在就巢期最高,产蛋期较低,其随着就巢终止快速下降,随着就巢发生快速上升,与通常认为PRL是禽类就巢发生和维持的关键激素理论相一致^[5]。血浆LH浓度与PRL呈现相反变化,其浓度随着就巢终止快速上升,随着就巢发生快速下降,与在鸡和火鸡上的研究结果相同^[15-16]。其原因是PRL通过下丘脑GnRH抑制FSH和LH分泌^[5]。PRL下降和LH上升利于卵泡发育,使鹅群在第24天恢复产蛋。卵泡发育过程分泌的大量雌二醇、P₄和INB导致在开产期P₄和INB水平快速上升,并且在产蛋期维持高水平,而在产蛋后期随着产蛋一起快速下降,到停产后降至最低,这些变化趋势与LH相一致,与在家鸡和四季鹅上的结果相似^[2,13]。产蛋期卵泡发育所分泌的雌二醇和P₄也将促进垂体分泌PRL,使产蛋期PRL水平上升,在后期随着产蛋的下降有所降低,但之后由于就巢的增多又重新上升,直至鹅群停产。在整个产蛋-就巢周期,LH水平呈现2个分泌波,前一个是由于就巢的终止和PRL的下降,后一个可能是由于同期PRL水平的暂时下降引起。

与激素变化相一致,就巢期马岗鹅卵巢萎缩,无任何卵泡。随着就巢终止,卵泡发育,在开产前卵巢上有4.7枚·只⁻¹的SYF和5.2枚·只⁻¹的LYF。恢复产蛋后,在产蛋高峰期,母鹅产蛋数(4.5枚·只⁻¹)和卵巢LYF(3.7枚·只⁻¹)、SYF(1.0枚·只⁻¹)数之和与开产前LYF和SYF数之和(9.9枚)相当,而此阶段的母鹅产蛋数与LYF数之和(8.2枚)与整个产蛋-就巢周期内的母鹅产蛋数



箭头分别表示免疫(白色)和延长光照(黑色),星号表示免疫组(▲)与对照组(●)间的差异性(*. P<0.05; **. P<0.01)

Arrows indicate immunogen inoculations (white) and transformation (black) from short to long photoperiod respectively, whereas asterisks indicate significant differences between immunization group (▲) and control group (●) (* . P<0.05; ** . P<0.01)

图3 免疫PRL和长光照对马岗鹅产蛋性能(C)和就巢率(B)的影响

Fig. 3 Effects of immunization against PRL and long photoperiod on egg-laying performance and incubation rate in Magang geese

(8.0枚)接近。这些提示,在产蛋前半期,随着LYF形成蛋产出,不断有SYF发育为LYF或闭锁,而在产蛋高峰期SYF不再发育为LYF,其中原因可能是PRL上升和INB分泌造成^[3-4];同时还提示,开产后要么无LWF发育为SYF,要么在LWF发育为SYF的同时有相应数量的SYF闭锁。另外,产蛋

高峰后的 LWF 数均高于开产期,这提示在产蛋期不断有新 LWF 生成,但不大可能发育为 SYF。

一般认为,通过免疫 PRL 与其释放因子 VIP,或使用促 VIP 分泌的多巴胺和 5-羟色胺的受体拮抗剂可抑制就巢并提高产蛋^[8-9]。试验 2 提示,免疫 PRL 虽有时可一定程度提高产蛋,但低水平的 PRL 可能是禽类卵泡发育所必需的。试验 2 的整个试验期为一个完整的产蛋-就巢周期。在整个试验期,免疫组和对照组的累计产蛋为 8.02 和 7.01 枚·只⁻¹,前者比后者多产 1.01 枚。与试验 1 中一个完整的产蛋-就巢周期产蛋约 8 枚·只⁻¹相比,试验 2 对照组却少产蛋 1 枚·只⁻¹,免疫组则相当。这可能是由于试验 2 在鹅群开产 3 d 后将每天光照时间由 11 h 延长至 16 h 所致。研究表明,对马岗鹅延长光照可以促进 PRL 分泌^[11-17]并抑制产蛋。因此,在对照组 PRL 上升会抑制卵泡发育,促进母鹅就巢和停产,使产蛋数比正常情况下(即试验 1 短光照)少;而对于免疫组,由于 PRL 免疫中和了部分内源性 PRL,这一定程度消弱了 PRL 对卵泡发育的抑制作用,即在一定时间内一定程度抵消了延长光照引起 PRL 上升的效应。但在产蛋前半期,免疫组产蛋和之后的就巢上升比对照组慢,产蛋高峰的出现也滞后约 1 周。这提示此时免疫 PRL 抑制了卵泡发育,可能是内源性 PRL 被过度中和后减缓了卵泡发育和产蛋的上升。当鹅群一直处于长光照下,PRL 持续上升,使产蛋后半期的卵泡发育获得了必需的 PRL,使产蛋快速上升,就巢也相应上升。但随着长光照的继续,卵泡发育最终受到高水平 PRL 的抑制,鹅群就巢并停产,但 PRL 免疫最终使免疫组在试验期比对照组多产蛋 1 枚·只⁻¹。

参考文献:

- [1] JOHNSON A L. Reproduction in the female. In: Avian Physiology, 4th edition, edited by PD Sturkie [M]. New York: Springer-Verlag, 1986: p403-429.
- [2] PROSZKOWIEC M, RZASA J. Variation in the ovarian and plasma progesterone and estradiol level of the domestic hen during a pause in laying [J]. *Folia Biologica (Krakw)*, 2001, 49(3-4): 285-289.
- [3] JOHNSON P A, BROOKS C, WANG S Y, et al. Plasma concentrations of immunoreactive inhibin and gonadotropins following removal of ovarian follicles in the domestic hen [J]. *Biol Reprod*, 1993, 49(5): 1026-1031.
- [4] LOVELL T M, GLADWELL R T, GROOME N P, et al. Ovarian follicle development in the laying hen is accompanied by divergent changes in inhibin A, inhibin B, activin A and follistatin production in granulose and theca layers [J]. *J Endocrinol*, 2003, 177(1): 45-55.
- [5] 施振旦,陈峰,毕英佐.禽类就巢发生调控研究进展[J].黑龙江动物繁殖,2000,8:37-41.
- [6] WONG E A, SILSBY J L, ISHII S, et al. Pituitary luteinizing hormone and prolactin messenger ribonucleic acid levels are inversely related in laying and incubating turkeys hens [J]. *Biol Reprod*, 1992, 47(4): 598-602.
- [7] ROZENBOIM I, TABIBZADEH C, SISBY J L, et al. Effect of ovine prolactin administration on hypothalamic vasoactive intestinal peptide (VIP), gonadotropin releasing hormone I and II content, and anterior pituitary VIP receptors in laying Turkey hens [J]. *Biol Reprod*, 1993, 48(6): 1246-1250.
- [8] EL HALAWANI M E, SILSBY J L, ROZENBOIM I, et al. Increased egg production by active immunization against vasoactive intestinal peptide in the turkey [J]. *Biol Reprod*, 1995, 52(1): 179-183.
- [9] CRISOSTOMO S, GUEMENE D, GARREAU-MILLS M, et al. Prevention of incubation behavior expression in turkey hens by active immunization against prolactin [J]. *Theriogenology*, 1998, 50(4): 675-690.
- [10] 施振旦,梁少东,毕英佐.家鸡下丘脑多巴胺和 5-羟色胺对就巢的调控研究[J].畜牧兽医学报,2000,31(6):487-492.
- [11] 黄运茂,施振旦,李孝伟,等.光照对马岗鹅季节性繁殖活动和内分泌的调控[J].畜牧兽医学报,2008,39(1):29-36.
- [12] 黄运茂,苏记良,于迎春,等.利用羊抗鸡抗体检测鹅血浆中的抗体水平[J].华南农业大学学报,2007,28(2):95-98.
- [13] 陈杰,卢立志,陈伟华,等.四季鹅繁殖周期中血浆某些生殖激素水平的变化[J].南京农业大学学报,1991,14(4):76-80.
- [14] HALL M R. Endocrinological and behavioral change associated with the onset of incubation in the duck [J]. *Physiol Behav*, 1991, 50(2): 311-316.
- [15] EL HALAWANI M E, ROZENBOIM I. The ontogeny and control of incubation behavior in turkeys [J]. *Poult Sci*, 1993, 72(5): 906-911.
- [16] OPEL H, PROUDMAN J A. Plasma prolactin levels in incubating turkey hens during piping of the eggs and after introduction of poulets into the nest [J]. *Biol Reprod*, 1989, 40(5): 981-987.
- [17] SHI Z D, HUANG Y M, LIU Z, et al. Seasonal and photoperiodic regulation of secretion of hormones associated with reproduction in Magang goose ganders [J]. *Domestic Animal Endocrinology*, 2007, 32(3): 190-200.