

雌性小熊猫粪样中雌二醇与孕酮水平的变化与繁殖启动的关系

李 春^{1,3,*}, 魏辅文², 胡锦涛³

(1. 华东师范大学 生命科学学院, 上海 200062; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100080;

3. 西华师范大学 珍稀动植物研究所, 四川 南充 637002)

摘要: 于1999年12月—2000年4月在成都动物园和成都大熊猫繁育研究基地, 用放射免疫分析法测定了4只雌性小熊猫 (*Ailurus fulgens*) 粪样中雌二醇 (E_2) 和孕酮 (P) 水平的变化, 同时对其交配行为进行了观察。研究表明: 雌性小熊猫进入发情期后, 粪样中 E_2 迅速升高, 并多次出现峰值, 表明小熊猫可能是季节性多发情动物。交配行为发生前 E_2 出现峰值, P 水平上升, 说明 E_2 和 P 是启动雌性小熊猫交配行为的重要因素; 未伴随有 P 水平相对上升的 E_2 峰值不能引起雌性小熊猫发生交配行为, 该现象为暗发情。交配行为发生后 P 水平持续升高, 据此推断小熊猫的排卵方式可能是诱导排卵, 诱导因子是交配刺激。

关键词: 小熊猫; 雌性激素; 发情; 交配行为; 诱导排卵

中图分类号: Q959.83; Q492 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853 (2005) 02-0147-05

Relationship Between Fecal Estradiol and Progesterone Concentrations and Reproductive Startup in Female Red Pandas (*Ailurus fulgens*)

LI Chun^{1,3,*}, WEI Fu-wen², HU Jin-chu³

(1. College of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 3. Institute of Rare Animals & Plants, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China)

Abstract: By radioimmunoassays, we analyzed fecal estradiol (E_2) and progesterone (P) concentrations of four female red pandas (*Ailurus fulgens*) from Chengdu Zoo and Chengdu Research Base of Giant Panda Breeding from December 1999 to April 2000. Meantime, we investigated mating activity of the red pandas. The results showed that there was a rapid increase in E_2 concentration, accompanying several peaks. This implied that female red pandas might be seasonally polyestrous. Before mating, E_2 concentration reached the peak, meanwhile, P concentration also increased. This indicated E_2 and P were both important factors for promoting the female's mating activity. The copulation couldn't occur when E_2 concentration reached the peak without P concentration increase, which was a dark rut. P concentration increasing continually after mating, presumably, an ovulation phenomenon had occurred according to the female's kitting later. This implies that the ovulation mode of red pandas primarily is inductive, and the inductive factor is mating stimulation.

Key words: Red panda (*Ailurus fulgens*); Female hormone; Rut; Mating activity; Inductive ovulation

成功繁殖是动物适应环境的具体表现, 也是动物维持其种群的重要策略。性激素和动物的繁殖有着密切关系, 性激素的活动指挥着生殖系统, 协调地实现繁殖后代的机能 (Wang & Zhang, 1998)。

关于性激素对性行为的调控作用, 在很多对哺乳动物的性行为研究中都有报道。如某些鼠类中, 脊髓反射完全由卵巢激素调控, 而只有通过脊髓反射才能完成性交 (Diakow, 1974; Pfaff et al, 1978)。雌

收稿日期: 2004-10-18; 接受日期: 2005-01-13

基金项目: 华东师范大学“十五”、“211工程”重点学科建设子项目资助

* Tel: 021-62232895, E-mail: lichunbio@126.com

性豚鼠 (*Avia porcellus*) 的阴道由一层膜封闭, 只有当雌性豚鼠处于可以受孕状态时才会消失, 使得性交得以进行 (Young, 1937); 一些较低等的灵长类动物也有类似的现象, 如猿猴亚目狐猴科、夜猴科和懒猴科的某些动物, 雌猴的阴道在非繁殖季节也被一层膜封闭, 只有在高水平雌性激素的作用下才会消失 (Doyle, 1974)。因此, 雌性激素的这种调控作用, 使性行为的发生具有一定的时间限制, 并且使其与生殖紧密相关 (Yan et al, 2003)。

小熊猫 (*Ailurus fulgens*) 特产于喜马拉雅—横断山脉, 被列入濒危野生动植物种国际贸易公约 (CITES) ——附录 I 中, 属国家 II 级重点保护野生动物。小熊猫是季节性繁殖动物, 两性均在 18~20 月龄时性成熟, 每年 1 月中旬~3 月中旬为其发情期 (Roberts & Kessler, 1979; Muller, 1989; Stevenson et al, 1989)。到目前为止, 只有为数不多的小熊猫繁殖生物学的研究报道 (Roberts & Kessler, 1979; Liu et al, 2004; Li et al, 2003); 至于小熊猫雌性激素分泌规律的研究, 仅见 Spanner et al (1997) 的一篇报道, 而且数据十分有限, 也没有发现雌性小熊猫雌性激素水平的变化规律。为了探索雌性小熊猫发情行为的生理基础, 我们在 1999 年 12 月—2000 年 4 月, 对成都动物园和成都大熊猫繁育研究基地的成体雌性小熊猫的雌二醇和孕酮水平的变化和繁殖启动的内分泌进行了研究。

1 研究方法

1.1 实验动物

选取成都动物园和成都大熊猫繁育研究基地的健康成体小熊猫雌体 4 只 (命名为 ♀1, ♀2, ♀3, ♀4)。其中, ♀1、♀2、♀4 与 1 只雄性饲养在一个活动场, ♀3 与 4 只雄性饲养在一个活动场。活动场为直径 20~30 m 的圆形露天场, 场中有一直径 15~25 m 的圆形土堆, 土堆上有树、草、竹以及人造山洞。饲养员于每天 7:00~9:00 清理活动场, 8:00 和 16:00 分别投放一次食物。

1.2 粪样采集和行为观察

粪样采集时间为 1999 年 12 月—2000 年 4 月。每两天取早晨新鲜粪便一次, 确定粪样未被污染后, 立即分别装入塑料袋密封, 做好记录, 放入 -20℃ 冰箱保存。在该期间, 观察、记录 4 只雌性小熊猫的交配行为。

1.3 激素提取

通过改进 Wasser et al (1988)、Chen et al (1996) 和 Li et al (2000) 的方法, 提取粪样中的激素。该改进主要有两点: 首先, 由于二氯甲烷是强致癌物质, 在提取雌二醇时不使用二氯甲烷而改用甲醇和石油醚。其提取结果与用二氯甲烷提取结果基本相同, 相差仅 0.56 ± 0.12 pg/g ($n=4$)。其次, 放射免疫试剂盒的抗体为蛋白质, 甲醇为有机溶剂, 如果用雌激素的甲醇提取液直接与抗体进行反应, 可能会影响抗原与抗体特异性结合。为证实这一点, 我们往透明抗体溶液中加入少量甲醇, 抗体溶液立刻从透明状态变成乳白色的悬浮溶液; 因此我们认为, 用激素甲醇提取液直接进行放射免疫测定是不可取的。对此, 做了相应改进, 即将雌激素的甲醇提取液自然风干或水浴蒸干 (35~37℃), 再加入适量磷酸盐缓冲液重新溶解, 在旋涡振荡器上振荡 2 min 后, 放入超声波清洁剂中 1 min, 使试管壁上的激素充分脱落下来, 充分溶解在缓冲液中。将该磷酸缓冲液作为待测样品进行测量, 以避免甲醇对激素测量的不良影响。

改进后的方法具体操作如下: 将湿粪便粉碎混匀, 去除砂粒和粗纤维等, 取 1 份 (0.5~1.0 g) 称重, 120℃ 烘干后再称重, 测含水量。取研磨混匀的湿粪样 0.5 g, 加入甲醇: 蒸馏水 (v/v = 8:1) 的混合液 4 mL 振荡 1.5 min, 再加入 2.5 mL 石油醚, 振荡 0.5 min 以除去脂质, 然后 1500 r/min 离心 10 min, 取甲醇层 2 mL 于小试管中, 室温放置干燥或 37℃ 水浴蒸干。测试时加 0.02 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.0~7.2) 2 mL, 震荡 5 min, 制成待测样品。

1.4 激素含量测定

用北京福瑞生物工程公司生产的雌二醇和孕酮放射免疫分析测定试剂盒, 对上述各待测样品进行“双管平行样”测定。以国营二六二厂生产的 FJ-2008 型 γ 自动免疫计数器记数。雌二醇试剂盒主要技术参数: ①测定范围 1.4—305 pg/mL; ②灵敏度 1.4 pg/mL; ③变异系数, 批内变异 < 5.12% ($n=4$), 批间变异 < 9.70% ($n=4$); ④平均回收率 100.4%。

孕酮试剂盒主要技术参数: ①测定范围 0.03—800 ng/mL; ②灵敏度 0.03 ng/mL; ③变异系数, 批内变异 < 3.04% ($n=4$); 批间变异 < 7.02% ($n=4$); ④平均回收率 99.35%。

最后, 将各个湿样品的激素含量换算成干粪样

中的含量。由于提取的♀4 孕酮待测样品被污染，故没有测定其孕酮含量。

1.5 数据处理

用 Curve Expert 1.3 和 Excel XP 软件包进行数据处理，总样品数为 275 个。

2 结 果

♀1 的雌二醇 (E₂) 在发情期的 1 月 22 日和 3 月 11 日出现两次高峰, 分别达到 1 062.5 和 1 460.5 pg/g; 3 月 14 日自然交配一次, 而后 E₂ 便一直维持在较低水平。孕酮 (P) 水平在发情前、中期很低, 发情后期逐渐上升, 于 3 月 11 日上升到 206.78 ng/g 后有所下降; 发生交配行为的次日 (3 月 15 日) 又持续上升, 于 4 月 12 日高达 285.35 ng/g (图 1a)。♀1 在 7 月 15 日生产一对幼仔。

♀2 的 E₂ 在 2 月 10 日、2 月 24 日、3 月 2 日、3 月 15—17 日共出现四次峰值, 分别为 799.31、657.37、595.64、661.78—662.21 pg/g; 3 月 17 日自然交配一次, 而后 E₂ 下降。P 水平在 12 月—3 月 10 日保持在 100 ng/g 以下, 从 3 月 13 日开始上升, 于 3 月 15 日达到 146.24 ng/g, 以后维持在 100 ng/g 以上 (图 2b)。♀2 在 7 月 18 日产仔一对。

♀3 当年未产仔, 也未观察到有交配行为。其 E₂ 水平比其他雌性高 4~5 倍, 并出现多次峰值。P 值在 2 月 27 日有一高峰 (143.72 ng/g), 其余时间均处于基础水平 (图 3c)。

♀4 在发情期 E₂ 出现两次峰值, 达到 1 466.4 (1 月 11 日) 和 828.6 pg/g (2 月 19 日) (图 4d)。♀4 在 6 月 9 日产仔一对。

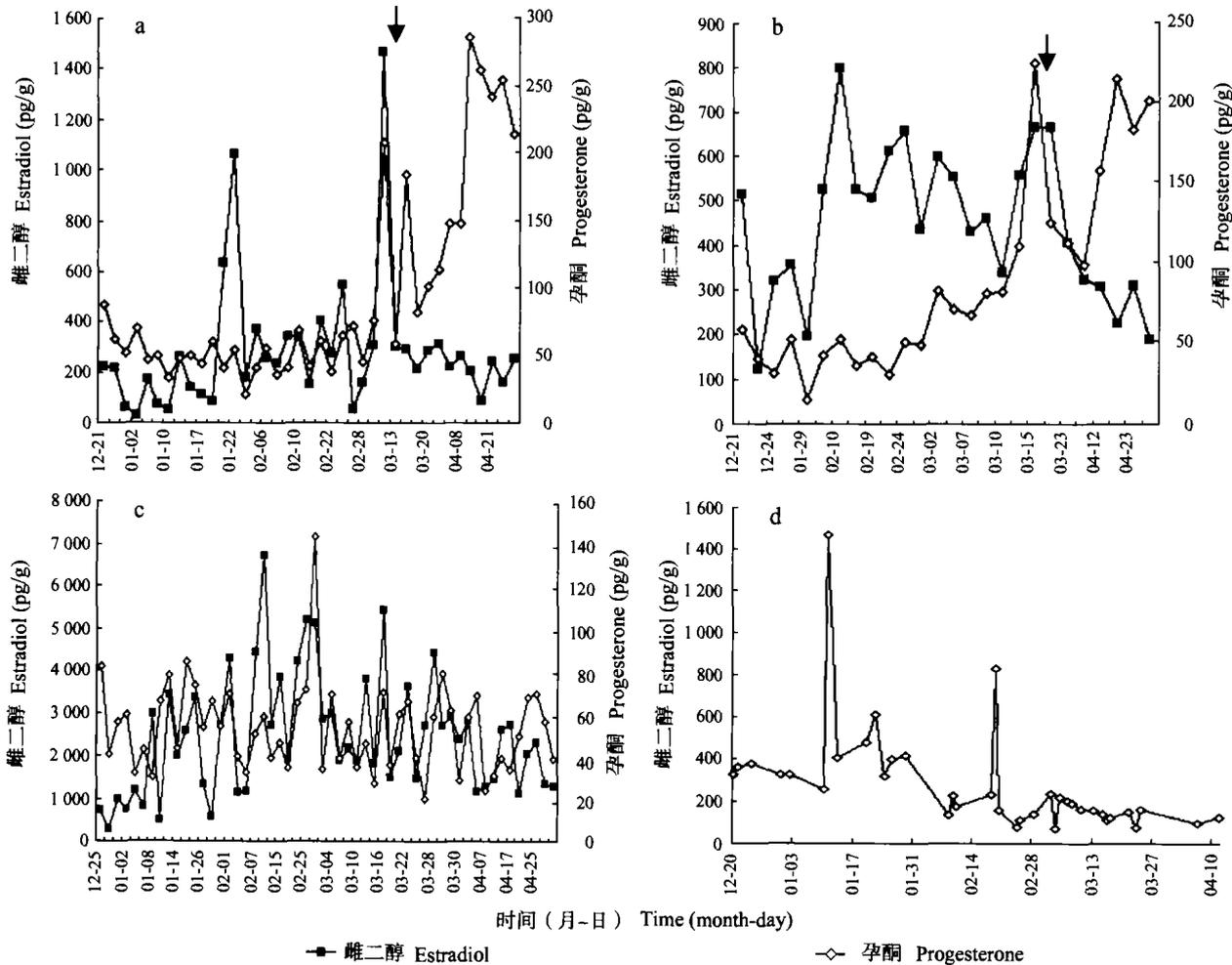


图 1 雌性小熊猫粪便中雌二醇和孕酮含量的变化

Fig. 1 Changes of fecal estradiol and progesterone concentrations in female red pandas

a. ♀1; b. ♀2; c. ♀3; d. ♀4.

↓: 自然交配 (Natural copulation).

3 讨论

生殖类固醇代谢物的排泄情况反映了性腺活动规律 (Lasley & Kirkpatrick, 1991)。在哺乳动物中, E_2 和 P 调控雌性的生殖行为 (Young, 1961)。 E_2 对启动雌性哺乳动物的发情有重要的作用, 是雌性哺乳动物发情的基础 (Wallen & Goy, 1977; Lipschitz, 1997; Zehr et al, 1998)。麋鹿粪样中 E_2 峰值出现在发情期 (5~7月), 显著高于其他季节 (Li et al, 2000)。大熊猫尿中 E_2 在发情前一直处于较低水平, 发情期突然升高, 并达到峰值, 发情结束后迅速降至基底值 (Xie et al, 1993; Li et al, 1993; Shi et al, 1988)。本实验中的 4 只雌性小熊猫进入发情期后, 粪样中 E_2 迅速升高, 并在整个发情期维持在较高水平。与本实验同期进行的行为观察发现, 这些雌性小熊猫的许多性行为, 如蹭阴、舔标记物、尿粪标记和咩叫等的发生频次在发情期显著高于非发情期 (Liu et al, 2004), 这与其 E_2 在发情期显著升高一致, 说明繁殖期 E_2 的升高对启动雌性小熊猫季节性繁殖行为有重要作用。

一般认为 E_2 峰值的出现即为雌性哺乳动物发情的高潮期 (Wang & Zhang, 1998), 因此可根据 E_2 水平的变化来判断动物是单发情还是多发情。 $\text{♀}3$ E_2 水平频频出现峰值 (图 3c), 可能与不同的配对饲养方式有关, 将另文分析。从 $\text{♀}1$ 、 $\text{♀}2$ 、 $\text{♀}4$ 发情期 E_2 水平分别先后出现 2、4、2 次明显的峰值 (图 1a, b, d) 的变化来推断, 小熊猫可能属于季节性多发情动物。但由于受环境变化以及孕激素分泌等因素的影响, 并不是每一次 E_2 峰值出现时都能发生交配行为。我们通过行为观察并结合 E_2 水平变化分析发现, $\text{♀}1$ 、 $\text{♀}2$ 、 $\text{♀}4$ 只是在第二次和第四次 E_2 峰值时才有交配行为发生。Roberts & Kessler (1979) 根据行为观察数据提出小熊猫多数为季节性单发情, 在发情高潮中仅有一天接受交配; 个别为多发情, 在第一次交配后 15 或 21 d 再次进行交配。因此我们认为, 如果仅通过交配次数来判断小熊猫的发情次数 (单发情或多发情), 是不准确的。

随着 $\text{♀}1$ 的第二次 E_2 峰值和 $\text{♀}2$ 的第四次峰值的产生, P 浓度有所升高, 出现一个小的峰值。这是由于在卵泡发育晚期, 成熟卵泡分泌的孕酮造成的 (Wang & Zhang, 1998)。其原因首先在于, 在少量孕酮的协同作用下, 中枢神经才能接受雌激素

的刺激, 雌性动物才能表现性欲及性兴奋 (精神性发情), 并接受交配, 否则, 卵巢中虽有卵泡发育, E_2 水平也会上升, 但没有发情的外部表现 (暗发情) (Dong, 1985)。从 $\text{♀}1$ 、 $\text{♀}2$ 小熊猫 E_2 和 P 的变化情况来看 (图 1a, b), $\text{♀}1$ E_2 第一次高峰和 $\text{♀}2$ 的前三次 E_2 峰值前后没有 P 水平的上升, 属于暗发情。由于客观原因未能测量 $\text{♀}4$ 粪样中的 P, 但根据动物 6 月 9 日产仔推断, 它应该是在第二次 E_2 高峰时受孕 (图 1d); 因此它的第一次 E_2 高峰也属于暗发情。小熊猫的这种暗发情现象和交配行为发生前 P 水平轻微上升的变化还是首次发现。类似的情况还见于其他动物, 如绵羊在对雌激素充分反应之前就需要孕酮 (Wang & Zhang, 1998), 还有初情期前的青年牛及产后期的母牛 (Dong, 1985)。排卵后的大鼠单独给以雌激素能引起脊柱前突行为, 如果事先施以孕酮, 则很小剂量的雌激素就足以引起脊柱前突行为, 可见孕酮能提高性行为对雌激素的敏感性 (Whalen, 1974)。此外, 小剂量的孕酮还间接通过其对于促黄体素 (LH) 的释放作用, 刺激排卵。根据 Cole & Cupps (1977) 的研究, 孕酮可与雌激素共同作用而刺激排卵, 因为两者的协同作用能够促进 LH 的释放而刺激排卵。如在牛的发情初期注射少量孕酮, 可促进其排卵 (Dong, 1985); 大鼠、兔、一些鸟类和灵长类在排卵前亦有孕酮分泌 (Wang & Zhang, 1998)。

动物的排卵方式主要有两种: 一种是自发性排卵 (spontaneous ovulator), 如大多数啮齿类动物和人类。自发性排卵的雌性动物, 除非怀孕, 在性成熟到停经期间, 卵巢呈自发的周期性的变化。另一种是诱导性排卵 (induced ovulator), 如貂和家兔等动物, 雌性的排卵依赖交配时雄性阴茎对阴道所产生的神经刺激 (Wang & Zhang, 1998)。我们的结果表明, $\text{♀}1$ 和 $\text{♀}2$ 分别在第二次和第四次 E_2 峰值出现后的第三天和第二天自然交配一次, 交配后 P 浓度迅速升高, 并维持在一定水平。推测这时产生的大量孕酮可能是由排卵后黄体分泌的。 $\text{♀}3$ E_2 在 2 月 27 日出现高峰的同时 P 水平升高到 143.72 ng/g, 说明此时已有成熟的卵泡; 但很快 P 降低后没有出现回升现象, 即没有发现排卵后黄体分泌孕酮的现象, 说明没有排卵。同时 $\text{♀}3$ 在当年没有被发现有交配行为、也没有产仔的现象促使我们认为小熊猫的排卵机制是诱发排卵, 其诱发因子可能是交配行为, 没有交配行为的刺激排卵现象就不可能

发生。刺激诱导排卵也是大多数鼬科 (Mustelidae)、猫科 (Felidae)、浣熊科 (Procyonidae) 和其他食肉动物共同拥有的特点 (Rowlands & Weir, 1984)。在繁殖季节中, 雌性卵巢上经常有发育成熟的卵泡, 但必须先接受一定的性交刺激才能发生排卵。其机理是当交配时, 子宫颈受刺激后, 通过

神经系统反射性地兴奋丘脑下部—垂体—卵巢轴, 而引起排卵, 在生理学上称之为神经内分泌反射 (neuroendocrine reflex) (Wang & Zhang, 1998)。

致谢: 本工作得到成都大熊猫繁育基地和成都动物园的大力支持, 谨致衷心感谢!

参考文献:

- Chen YY, Zhang XX, Zhao MJ, Wu BX. 1996. Behavior pattern and reproductive physiology of the captive *Herpestes urva* [J]. *Taipei Zoo*, 8: 1-16. [陈玉燕, 张希贤, 赵明杰, 吴丙新. 1996. 圈养食蟹猴之行为模式与繁殖生理研究. 台北动物园学报, 8: 1-16.]
- Cole HH, Cupps PT. 1977. Reproduction in Domestic Animals, 3rd ed. [M]. New York: Academic Press. 345-352.
- Diakow C. 1974. Motion picture analysis of rat mating behavior [J]. *Comp. Physiol. Psychol.*, 88: 318-335.
- Dong W. 1985. Reproductive Hormone of Domestic Animal [M]. Beijing: Agriculture Press. [董伟. 1985. 家畜的生殖激素. 北京: 农业出版社.]
- Doyle GA. 1974. Behavior of prosimians [A]. In: Schrier AM, Stollnitz F. Behavior of Nonhuman Primates, Vol. 4 [M]. New York: Academic Press. 155-353.
- Lasley BL, Kirkpatrick JF. 1991. Monitoring ovarian function in captive and free-ranging wildlife by means of urinary and fecal steroids [J]. *Zoology Wildlife*, 22: 23-31.
- Li C, Wei FW, Li M, Liu XQ, Yang Z, Hu JC. 2003. Fecal testosterone levels and reproduction in male red pandas (*Ailurus fulgens*) [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 23 (2): 115-119. [李春, 魏辅文, 李明, 刘雪卿, 杨智, 胡锦涛. 2003. 雄性小熊猫粪便中睾酮水平的变化与繁殖的关系. 兽类学报, 23 (2): 115-119.]
- Li CW, Jiang ZG, Fang JM, Jiang GH, Ding YH, Shen H, Xu AH. 2000. Relationship between reproductive behavior and fecal steroid in milu (*Elaphurus davidianus*) [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 20 (2): 88-99. [李春旺, 蒋志刚, 房继明, 姜国华, 丁玉华, 沈华, 徐安红. 2000. 麋鹿繁殖行为和粪样激素水平变化的关系. 兽类学报, 20 (2): 88-99.]
- Li FD, Pen SY, Ye ZY, He GX, Huang XM. 1993. Changes of urinary 17β -estradiol and progesterone levels in female giant pandas during oestrus and its relation with breeding [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 13 (3): 166-171. [李复东, 彭世媛, 叶志勇, 何光昕, 黄祥明. 1993. 雌性大熊猫发情期尿中 17β -雌二醇与孕酮水平的变化及其与配种的关系. 兽类学报, 13 (3): 166-171.]
- Lipschitz DL. 1997. Effects of estradiol- 17β and progesterone on mating behavior in female Lesser bushbabies (*Galago moholi*) in captivity [J]. *Hormone and Behaviour*, 32: 72-84.
- Liu XQ, Zhang ZJ, Wei FW, Li M, Li C, Yang Z, Hu JC. 2004. Reproductive behavior variation and reproductive strategy in the captive red panda. [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 24 (2): 173-176. [刘雪卿, 张泽均, 魏辅文, 李明, 李春, 杨智, 胡锦涛. 2004. 圈养小熊猫繁殖行为变化及繁殖行为对策. 兽类学报, 24 (2): 173-176.]
- Muller P. 1989. Keeping and breeding red panda at Leipzig Zoo [A]. In: Galtston AR. Red Panda Biology [M]. The Hague: SPB Academic Publishing. 95-102.
- Pfaff DW, Diakow C, Montgomery M, Jenkins FA. 1978. X-ray cinematographic analysis of lordosis in female rats [J]. *Comp. Physiol. Psychol.*, 92: 937-941.
- Roberts MS, Kessler DS. 1979. Reproduction in red pandas (*Ailurus fulgens*) (Carnivora: Ailuropodidae) [J]. *J. Zool.*, 188: 235-249.
- Rowlands IW, Weir B. 1984. Mammals: Non-primate eutherians [A]. In: Lamming GE. Marshall's Physiology of Reproduction, 4th ed., Vol. 1 [M]. New York: Churchill Livingstone. 455-658.
- Shi SQ, Dong L, Cheng YC, Feng DD. 1988. Changes of reproductive internal secretion levels in female giant pandas during oestrus [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 8 (1): 1-6. [施少清, 董琳, 陈玉村, 冯丹丹. 1988. 大熊猫雌性个体发情期生殖内分泌变化的研究. 兽类学报, 8 (1): 1-6.]
- Spanner A, Stone GM, Schultz D. 1997. Excretion profiles of some reproductive steroids in the faeces of captive Nepalese red panda (*Ailurus fulgens fulgens*) [J]. *Reproduction and Fertility Development*, 9: 565-570.
- Stevenson M, Anness L, Hanning J, Smith N. 1989. Red pandas at Edinburgh Zoo [A]. In: Galtston AR. Red Panda Biology [M]. The Hague: SPB Academic Publishing. 103-114.
- Wallen K, Goy RW. 1977. Effects of estradiol benzoate, estrone, and propionates of testosterone or dihydrotestosterone on sexual and related behaviours of rhesus monkeys [J]. *Hormones and Behaviour*, 9: 228-248.
- Wang JC, Zhang XR. 1998. Animal Reproduction Regulation [M]. Hefei: Anhui Publishing House of Science and Technology Press. [王建辰, 章孝荣. 1998. 动物生殖调控. 合肥: 安徽科学技术出版社.]
- Wasser SK, Rislis L, Steiner RA. 1988. Excreted steroids in primate feces over the menstrual cycle and pregnancy [J]. *Biology of Reproduction*, 39: 862-872.
- Whalen RE. 1974. Estrogen-progesterone induction of mating in female rats [J]. *Hormone and Behaviour*, 5: 157-162.
- Xie Z, Liu WX, Liu NL. 1993. The seasonal change of urine estradiol and progesterone in giant panda [A]. In: Zhang AJ, He GX. Thesis Volume of International Giant Panda Conservation Proseminar in Chengdu [M]. Sichuan: Science and Technology Press. 238-241. [谢钟, 刘维新, 刘农林. 1993. 大熊猫尿中雌二醇、孕酮含量周期性变化的初步研究. 见: 张安居, 何光昕. 成都国际大熊猫保护学术研讨会论文集. 四川: 科技出版社. 238-241.]
- Yan CE, Jiang ZG, Li CW, Zeng Y, Tan NN, Xia SZ. 2003. Relationship between sexual solicitations and urinary estradiol in the female sichuan golden monkey (*Rhinopithecus roxellana*) [J]. *Acta Zool. Sin.*, 49 (6): 736-741. [阎彩娥, 蒋志刚, 李春旺, 曾岩, 谭妮妮, 夏述忠. 2003. 雌性川金丝猴的邀配行为与尿液雌二醇水平的关系. 动物学报, 49 (6): 736-741.]
- Young WC. 1937. The vaginal smear picture, sexual receptivity, and the time of ovulation in the guinea pig [J]. *Anat. Rec.*, 67: 530-539.
- Young WC. 1961. The hormones and mating behavior [A]. In: Young WC. Sex and Internal Secretions, Vol. I [M]. Baltimore: Williams & Wilkins. 1173-1239.
- Zehr JL, Maestriperi D, Wallen K. 1998. Estradiol increases female sexual initiation independent of male responsiveness in rhesus monkeys [J]. *Hormones and Behaviour*, 33 (2): 95-103.