

# 不同繁殖状态雌性黑线仓鼠对植物血凝素的反应模式

张志强<sup>1\*</sup> 黄淑丽<sup>2</sup> 赵志军<sup>3</sup>

(1 安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036) (2 安徽农业大学生命科学学院, 合肥 230036)

(3 温州大学生命与环境科学学院, 温州 325035)

**摘要:** 由植物血凝素 (Phytohemagglutinin, PHA) 诱导产生的肿胀反应是生态免疫学中被广泛使用的免疫学参数, 通过注射部位的肿胀程度大体上可反映细胞介导的免疫和天然免疫的综合变化情况。为探讨小型哺乳动物不同繁殖状态对 PHA 的反应模式, 以非繁殖期、妊娠期、哺乳期和断乳期的雌性黑线仓鼠为研究对象, 测定了注射 PHA 和生理盐水前 (0 h) 及注射后 6 h、12 h 和 24 h 注射部位皮肤组织的增厚程度。结果显示: (1) 黑线仓鼠对 PHA 的反应有两种模式: 非繁殖期、妊娠期和断乳期对 PHA 的反应模式相似, 都在注射后 6 h 最高, 12 h 和 24 h 后逐渐下降; 哺乳期对 PHA 的反应在注射后 6 h、12 h 和 24 h 接近, 彼此间的差异均不显著。(2) 哺乳期黑线仓鼠的 PHA 反应高峰值有下降趋势, 但与非繁殖期、妊娠期和断乳期高峰值之间的差异不显著。结果表明, 黑线仓鼠在哺乳期对 PHA 的反应模式不同于其他繁殖阶段, 且反应的高峰值被延迟, 这对其存活可能有害, 但有助于繁殖进程的延续和后代的生长发育。

**关键词:** 黑线仓鼠; 植物血凝素; 哺乳期; 繁殖

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2015) 01-0074-06

## Response patterns of phytohemagglutinin-induced skin swelling at different reproductive phases in female striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

ZHANG Zhiqiang<sup>1\*</sup>, HUANG Shuli<sup>2</sup>, ZHAO Zhijun<sup>3</sup>

(1 College of Animal Science and Technology, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

(2 College of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

(3 College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China)

**Abstract:** Phytohemagglutinin (PHA)-induced swelling response is an immunological parameter, which is widely used in the field of ecological immunology. The swelling area of PHA post-injection is roughly equal to the strengths of the cell-mediated immune response and innate immunity as a comprehensive variation. To explore the response patterns of PHA-induced swelling during reproduction in small mammals, we measured the dynamic variations of skin tissue thickness at 0 h pre-injection, as well as 6 h, 12 h and 24 h after PHA versus PBS injection at different reproductive phases (non-productive, pregnant, lactation, and post lactation phase) in striped hamster, *Cricetulus barabensis*. The results were as follows: (1) Hamsters showed two types of PHA response at different productive phases. One type response peaked 6 h after PHA injection for the non-reproductive, pregnant, and post lactation phases, then gradually declined at 12 h and 24 h. The other response did not show significant differences among different time points for the lactation phase. (2) Maximum PHA response for the lactation phase showed a reduced tendency, but no significant differences were observed among different reproductive phases. Our results indicate the PHA response pattern for the lactation phase is different from that of other reproductive phases, and maximum PHA response is delayed, which may be harmful to maternal survival in a short term, while it is beneficial to promote reproductive process and accelerate offspring's growth and development.

**Key words:** Lactation; Phytohemagglutinin, PHA; Reproduction; Striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

基金项目: 安徽省教育厅优秀青年基金 (2008jq1053); 安徽省教育厅自然科学重点项目 (KJ2011A114)

作者简介: 张志强 (1973-), 男, 博士, 副教授, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2014-02-27; 修回日期: 2014-06-08

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zzq-003@163.com

将免疫学技术应用于野生动物研究，并以免疫学参数的改变来度量有机体对外界环境条件变化的适应能力，是生态免疫学研究的热点内容之一（张志强和王德华，2005；Boughton *et al.*，2011；Demas *et al.*，2011）。小型哺乳动物的免疫系统在进化上渐趋完善，由天然免疫和获得性免疫两部分组成。迟发型超敏反应（Delayed-type hypersensitivity, DTH）是测定获得性免疫的常用方法，该反应主要由 T 细胞介导，可导致细胞因子、巨噬细胞、自然杀伤细胞和细胞毒性 T 细胞的增补和激活（Goto *et al.*，1978；Smits *et al.*，1999；Demas *et al.*，2011）。其中，从红肾豆（*Phaseolus vulgaris*）中萃取得到的植物血凝素（Phytohemagglutinin, PHA）在鸟类和野生哺乳动物研究中作为外来抗原被大量使用，PHA 注射技术具有操作简便、不需额外的培训即可操作、对动物不易造成伤害等优点（Smits *et al.*，1999；Boughton *et al.*，2011；张志强等，2011）。哺乳动物对 PHA 的反应具有物种特异性，反应高峰值可以出现在注射后 6 h（如非洲刺毛鼠 *Acomys cahirinus*，Goüy de Bellocq *et al.*，2006；长爪沙鼠 *Meriones unguiculatus*，Xu and Wang，2010）、12 h（如美洲皱唇蝠 *Tadarida brasiliensis*，Turmelle *et al.*，2010）或 24 h（如安氏小沙鼠 *Gerbillus andersoni*，Goüy de Bellocq *et al.*，2006）。PHA 除参与细胞介导的免疫反应外，也可能与天然免疫（Tella *et al.*，2008；Brown *et al.*，2011）和免疫记忆能力有关（Finger *et al.*，2013），其组织学机制复杂且多变（Demas *et al.*，2011）。尽管关于脊椎动物对 PHA 反应的确切机制仍有争议，但在相同或相近的实验条件下，以其肿胀程度作为反映有机体种内或种间免疫功能综合性变化的指标，仍是可行的（Boughton *et al.*，2011；Demas *et al.*，2011）。

黑线仓鼠（*Cricetulus barabensis*）是广泛分布于我国北方和中原地区的啮齿动物，个体较小，但凶猛好斗，繁殖活动受季节的影响明显，每年 3 - 4 月开始繁殖，年产 3 - 5 胎，每胎产仔 4 - 8 只（张知彬和王祖望，1998）。研究表明，哺乳后期的黑线仓鼠为增加繁殖输出，基础代谢率的增幅会随体重的下降而缩减（赵志军，2011）；具有不同繁殖经历的黑线仓鼠，其哺乳期间的能量收支并无显著性差异，哺乳高峰期的高能量需求主要通过能

量摄入的增加及降低与产热相关的能量支出来维系（赵志军，2012）。由于妊娠期和哺乳期黑线仓鼠能量支出的大幅度增加，我们提出假说认为：（1）非繁殖期和断乳后的黑线仓鼠对 PHA 的反应模式可能与妊娠期和哺乳期不同；（2）哺乳期对 PHA 的反应高峰值会显著低于其他繁殖阶段。为验证这一假说，我们选取非繁殖期、妊娠期、哺乳期和断乳后的雌性黑线仓鼠，检测了 PHA 对其诱导的肿胀反应。

## 1 研究方法

### 1.1 实验动物

实验用黑线仓鼠均为 2010 年 9 月下旬捕自河北省深泽县的室内繁殖种群，暂养于聊城大学农学院动物生理生态学实验室。雌、雄鼠配对前，单笼（29 cm × 18 cm × 16 cm）饲养，以锯末作为巢材，光周期为 12 L: 12 D，温度为 23℃ ± 1℃，以北京科澳协力饲料公司生产的标准鼠饲料饲喂动物，水、食自取。

### 1.2 繁殖期的确定

从黑线仓鼠的室内繁殖群体中选取单笼饲养的成年雌性处女鼠，作为非繁殖鼠（ $n = 8$ ）。选取性成熟的雄鼠，与处于发情期的雌鼠配对，确定妊娠后（以雌鼠与雄鼠交配后雌鼠出现阴道栓作为起始日期），取出雄鼠，连续监测妊娠雌鼠，直至其成功分娩为止，作为妊娠期雌鼠（ $n = 7$ ）；在分娩后第 3 - 5 天，选取与子鼠同笼饲养的母鼠，作为哺乳组动物（ $n = 7$ ）；随机选取分娩后 21 d 与子鼠分开饲养后的母鼠，作为断乳组动物（ $n = 5$ ）。

### 1.3 PHA 反应

经 70% 医用酒精对拟注射的部位进行消毒后，用数显卡尺（0.01 mm, Tesa Shopcal, Swiss）测量处于不同繁殖阶段的黑线仓鼠任一侧后腿中足足垫的厚度及对侧足足垫的厚度（0 h）；之后，在任一后腿中足足垫随机注射 30 μL 的 PHA（PHA-P, Sigma L-8754, 2.5 mg/mL），对侧足足垫注射等量灭菌后的 PBS（0.01 mol/L, pH = 7.2）。因黑线仓鼠的体重与小鼠（*Mus musculus*）接近，约为长爪沙鼠的一半，且足足垫部位较小，所以 PHA 的注射剂量设置为 30 μL（Demas *et al.*，1997；张志强等，2011）。6 h、12 h 和 24 h 后，再次分别测定动物

任一侧后腿中足足垫的厚度。参照 Smits 等 (1999) 对鸟类 PHA 反应的测定方法, 每一取样时间点连续测定 3 次。为避免测量误差, 上述过程始终由两个人配合完成, 其中一人保定黑线仓鼠, 另一人测量足垫部位皮肤的厚度。足部皮肤的增厚程度(mm) = 注射 PHA 的足垫部位的厚度(mm) - 注射 PBS 的足垫部位的厚度(mm)。

#### 1.4 统计分析

用 SPSS 统计分析软件 (SPSS 13.0 for windows) 进行统计分析。分析前, 分别用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 检验数据是否符合正态分布及方差的齐性。若数据为非正态分布, 对其进行反正弦转化后, 再进行分析。

用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同繁殖阶段 (非繁殖期、妊娠期、哺乳期和断乳后) 动物初始体重的变化。以体重为协变量, 经重复测量 (Repeated measurements) 协方差分析的球形检验 (Mauchly's test of sphericity) 检测, 处理时间 (注射前, 注射后 6 h、24 h 和 48 h) 与不同繁殖阶段对动物的足厚度的影响有相关性 ( $P < 0.05$ ), 故用双因素协方差分析 (Two-way ANCOVA) 比较不同繁殖阶段和不同测量时间点动物对 PHA 反应的变化。单因素方差分析比较同一繁殖阶段随着时间点的推移对 PHA 反应的变化; 以体重为协变量, 单因素协方差分析 (One-way ANCOVA) 比较不同繁殖阶段 PHA 反应高峰值的差异。文中数值均以平均值  $\pm$  标准误 (Mean  $\pm$  SE) 表示,  $P < 0.05$  为差异显著。

## 2 结果

### 2.1 体重的变化

单因素方差分析表明, 黑线仓鼠不同繁殖期的体重妊娠期最高 (39.2 g  $\pm$  2.9 g), 哺乳期 (29.8 g  $\pm$  2.2 g)、非繁殖期 (24.1 g  $\pm$  1.1 g) 和断乳后 (26.2 g  $\pm$  2.3 g) 无显著性差异 ( $F_{3,27} = 9.788$ ,  $P > 0.05$ )。

### 2.2 PHA 反应模式及反应高峰值的变化

以体重为协变量的重复测量协方差分析表明, 黑线仓鼠不同繁殖期对 PHA 的反应无差异 ( $F_{3,23} = 2.368$ ,  $P > 0.05$ ), 也不随取样时间点的变化而变化 ( $F_{9,69} = 0.893$ ,  $P > 0.05$ )。

单因素方差分析表明, 非繁殖期 ( $F_{3,27} =$

21.324,  $P < 0.05$ , 图 1A)、妊娠期 ( $F_{3,27} = 31.128$ ,  $P < 0.05$ , 图 1B) 和断乳后 ( $F_{3,15} = 20.080$ ,  $P < 0.05$ , 图 1C) 的黑线仓鼠具有相似的 PHA 反应模式, 都在注射后 6 h 达到反应的高峰值, 12 h 和 24 h 后逐渐下降; 哺乳期在注射后 6 h、12 h 和 24 h 都高于注射前 ( $F_{3,23} = 23.320$ ,  $P < 0.05$ , 图 1D), 但 6 h、12 h 和 24 h 之间的差异不显著。以体重为协变量的单因素协方差分析表明, 黑线仓鼠哺乳期的 PHA 反应高峰值有降低的趋势, 但与非繁殖期、妊娠期和断乳后相比, 相互间的差异不显著 ( $F_{3,23} = 1.106$ ,  $P > 0.05$ , 图 2)。

## 3 讨论

经 PHA 处理, 非繁殖期、妊娠期、哺乳期和断乳后黑线仓鼠的 PHA 反应高峰值都出现于注射后 6 h, 但反应模式不同; 哺乳期的 PHA 反应高峰值被延迟, 这可能与该阶段能量支出的大幅度增加有关。

哺乳动物对 PHA 的反应具有物种特异性。长爪沙鼠 (Xu and Wang, 2010) 和美洲皱唇蝠 (Turmelle *et al.*, 2010) 分别在注射后 6 h 和 12 h 达到反应的高峰值。生活于病原类似物较少或很少感染病原类似物的沙漠啮齿动物, 其 PHA 反应高峰值出现于注射后 6 h, 而生活于病原类似物较多和/或高丰富度和高寄生强度的物种, 其 PHA 反应高峰值出现于注射后 24 h, 具有迟滞效应 (Goüy de Bellocq *et al.*, 2006)。鸟类中, 经 PHA 处理后, 随着注射时间的延长, 麻雀 (*Passer domesticus*) 体内不同种类的白细胞数量均发生改变, 说明由 PHA 诱导的 DTH 与增强的免疫力相关, 它不但激活了天然免疫系统, 也会激活获得性免疫系统 (Martin *et al.*, 2006); 采用流式细胞仪和电泳技术, 对 5 种鸟类的研究表明, T 细胞的亚型 CD8<sup>+</sup> 的表达与首次和再次注射 PHA 所诱导的肿胀反应均为正相关关系, 说明鸟类对 PHA 的反应是由 T 细胞介导产生的 (Tella *et al.*, 2008)。经 PHA 处理后, 美洲皱唇蝠不同类型的白细胞数量均高于注射生理盐水的对照组动物, 但淋巴细胞和嗜中性粒细胞的数量具有显著的负相关关系, 前者的高峰值出现于注射后 12 h, 后者则出现于注射后 24 h (Turmelle *et al.*, 2010)。虽然本实验未测量黑线仓鼠肿胀部位特定细胞的变化情况, 但所选择的黑线

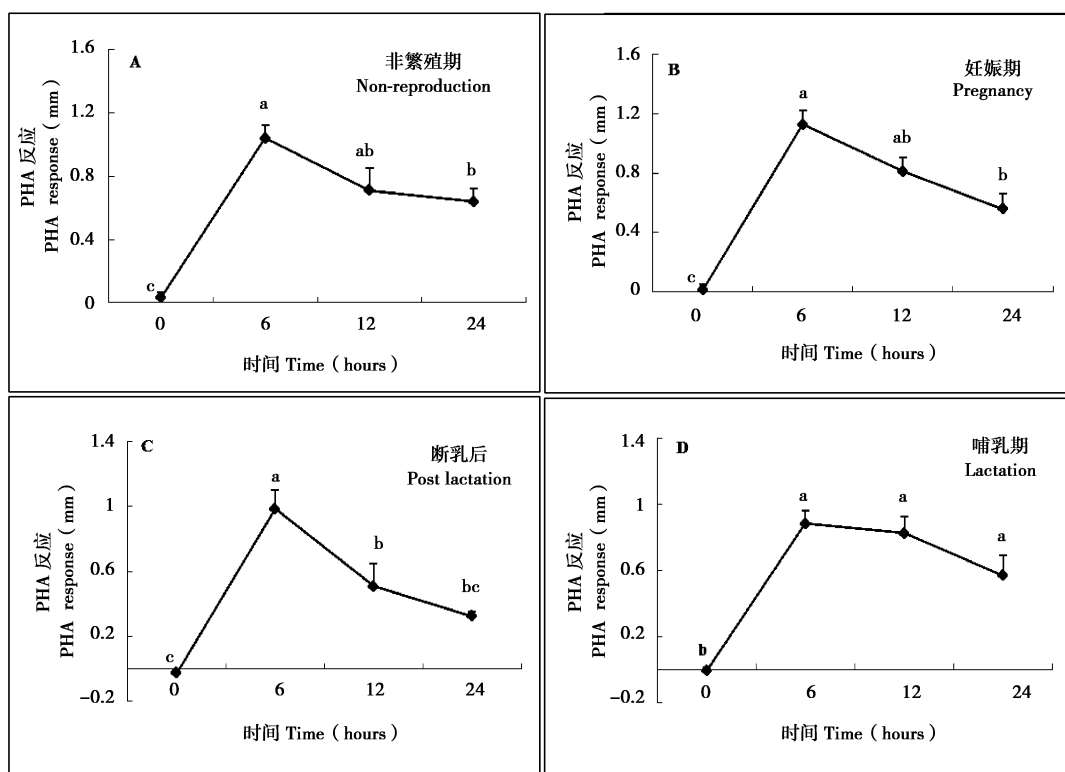


图1 黑线仓鼠不同繁殖期 (A = 非繁殖期; B = 妊娠期; C = 断乳后; D = 哺乳期) 在注射植物血凝素之前 (0 h) 和注射后 6 h、12 h 和 24 h 的肿胀反应

Fig. 1 Phytohemagglutinin (PHA) -induced swelling response before PHA-injection (0 h), and 6, 12 and 24 h PHA post-injection in different reproductive phases (A, non-reproduction; B, pregnancy; C, post lactation; D, lactation) of striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

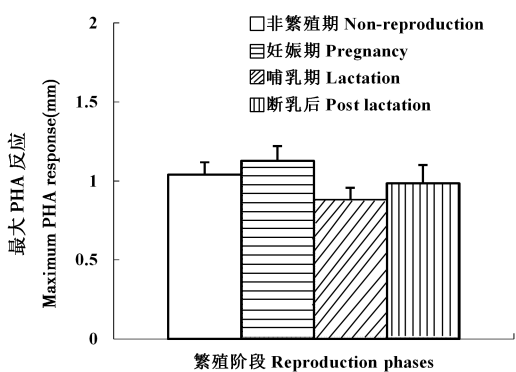


图2 不同繁殖期黑线仓鼠对植物血凝素反应的高峰值比较  
Fig. 2 Comparisons of maximum phytohemagglutinin (PHA) -induced swelling responses in different reproductive phases in striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

仓鼠均处于相同的光周期、食物和温度等条件下，所测得的肿胀程度在种内具有可比性，大体上可反映黑线仓鼠免疫功能综合性变化的程度。妊娠期黑线仓鼠对 PHA 的反应模式与非繁殖期和断乳后相

似，但不同于哺乳期。哺乳期间，黑线仓鼠对 PHA 的反应在注射后 6 h、12 h 和 24 h 维持稳定，这可能与初次繁殖的黑线仓鼠在哺乳期间繁殖输出和能量收支的相对平衡有关 (赵志军, 2011)。作为一种体型较小，生活史周期较短的啮齿动物，哺乳期被延迟的 PHA 反应，与该时期将能量大量分配给后代是相适应的，这可能有助于黑线仓鼠在满足自身存活的基础上，将更多的能量投入后代抚育和繁殖过程。哺乳动物对 PHA 的反应强度和持续时间是一个多变和复杂的过程 (Goüy de Bellocq *et al.*, 2006)。一般认为，较早出现和较高的对 PHA 的反应是有机体抵抗病原体能力较强的表现 (Demas *et al.*, 2011)。灰海豹 (*Halichoerus grypus*) 幼崽对 PHA 的反应具有剂量依赖性，且断乳后个体高于断乳前个体 (Hall *et al.*, 1999)。然而，经外源注射 PHA 后，野生长爪沙鼠 (张志强等, 2011) 和蓝带鼠 (*Ctenomys talarum*, Merlo *et al.*, 2014) 的静止代谢率均无明显升高，说明 PHA 反应所耗费的能量有限，不足以引发相应的能量学代价。黑

线仓鼠哺乳期间保持较早出现但相对较低和持续时间较长的对 PHA 的反应,说明母鼠在哺乳期间首次抵抗病原体入侵时的能力有弱化趋势,但可持续回应不良刺激,这有利于短期内迅速提高母鼠的哺乳能力,促进后代的生长发育。

PHA 能诱导 T 细胞发生有丝分裂,通过嗜碱性细胞和巨噬细胞的作用诱导产生与局部组织炎症有关的 DTH 反应 (Naspitz *et al.*, 1968)。哺乳期是黑线仓鼠高度耗费能量的生活史阶段 (赵志军, 2012),但其哺乳期对 PHA 反应的高峰值并不显著低于其他繁殖阶段。哺乳动物繁殖期间多种类型的免疫活动会受到抑制,繁殖与免疫之间可能存在权衡关系。例如,在怀孕期间多种动物细胞介导的免疫力下降 (Weinberg, 1984);参与繁殖的成年雄性北极地松鼠 (*Spermophilus parryi*),其血细胞比容最低且白细胞数量最少,嗜酸性粒细胞的数量最多且对外界抗原攻击的反应能力最弱,而处于非繁殖期的雄性成鼠和幼鼠则表现为正常的应激反应 (Boonstra *et al.*, 2001)。然而,温度处理 (10℃、21℃ 和 30℃) 并不影响非哺乳期和哺乳期长爪沙鼠对 PHA 的反应 (Yang *et al.*, 2013);与非繁殖期相比,布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 在哺乳期和哺乳高峰期,或操纵胎仔数组与正常胎仔数组相比,对 PHA 的反应均无明显变化 (Xu *et al.*, 2012)。与布氏田鼠相似,黑线仓鼠哺乳期对 PHA 的反应峰值虽然有下降的趋势,但与其他繁殖阶段无显著差异,预示着由 PHA 诱导的免疫力与繁殖之间并不存在明显的权衡关系。

总之,本研究结果揭示不同繁殖阶段的黑线仓鼠对 PHA 的反应具有两种不同的模式,哺乳期对 PHA 反应的高峰值被延迟,可能是黑线仓鼠的一种适应性对策,短期内对黑线仓鼠的存活是有害的,但可能有助于繁殖进程的推进和后代的生长发育。

#### 参考文献:

- Boonstra R, McColl C J, Karels T J. 2001. Reproduction at all costs: the adaptive stress response of male arctic ground squirrels. *Ecology*, **82** (7): 1930–1946.
- Boughton R K, Joop G, Armitage S A O. 2011. Outdoor immunology: methodological considerations for ecologists. *Func Ecol*, **25** (1): 81–100.
- Brown G P, Shilton C M, Shine R. 2011. Measuring amphibian immunocompetence: validation of the phytohemagglutinin skin-swelling assay in the cane toad, *Bufo marinus*. *Methods Ecol Evol*, **2** (4): 341–348.
- Demas G E, Zysling D A, Beechler B R, Muehlenbein M P, French S S. 2011. Beyond phytohaemagglutinin: assessing vertebrate immune function across ecological contexts. *J Anim Ecol*, **80** (4): 710–730.
- Finger J W, Amanda A L, Thomson P C, Shilton C M, Brown G P, Moran C, Miles L G, Glenn T C, Isberg S R. 2013. Using phytohemagglutinin to determine immune responsiveness in saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Aus J Zool*, **61** (4): 301–311.
- Goto N, Kodama H, Okada K, Fujimoto Y. 1978. Suppression of phytohemagglutinin skin response in thymectomized chickens. *Poult Sci*, **57** (1): 246–250.
- Goüy de Bellocq J, Krasnov B R, Khokhlova I S, Pinshow B. 2006. Temporal dynamics of a T-cell mediated immune responses in desert rodents. *Comp Biochem Physiol A*, **145** (4): 554–559.
- Hall A J, Licence S T, Pomeroy P P. 1999. The response of grey seal pups to intradermal phytohaemagglutinin. *Aqua Mamm*, **25** (1): 25–30.
- Martin L B, Han P, Lewittes J, Kuhlman J R, Klasing K C, Wikelski M. 2006. Phytohemagglutinin-induced skin swelling in birds: histological support for a classic immunoeological technique. *Func Ecol*, **20** (2): 290–299.
- Merlo J L, Cutrera A P, Luna F, Zenuto R R. 2014. PHA-induced inflammation is not energetically costly in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tucos). *Comp Biochem Physiol A*, **175** (1): 90–95.
- Naspitz C K, Richter M. 1968. The action of phytohemagglutinin in vivo and in vitro; a review. *Prog Allergy*, **12**: 1–85.
- Smits J E, Bortolotti G R, Tella J L. 1999. Simplifying the phytohemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Func Ecol*, **13** (4): 567–572.
- Tella J L, Lemus J A, Carrete M, Blanco G. 2008. The PHA test reflects acquired T-cell mediated immunocompetence in birds. *PLoS ONE*, **3** (9): e3295.
- Turmelle A S, Ellison J A, Mendonc M T, McCracken G F. 2010. Histological assessment of cellular immune response to the phytohemagglutinin skin test in Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*). *J Comp Physiol B*, **180** (8): 1155–1164.
- Weinberg E D. 1984. Iron withholding: a defense against infection and neoplasia. *Physiol Rev*, **64** (1): 65–102.
- Xu D L, Wang D H. 2010. Fasting suppresses T cell-mediated immunity in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comp Biochem Physiol A*, **155** (1): 25–33.
- Xu Y C, Yang D B, Wang D H. 2012. No evidence for a trade-off between reproductive investment and immunity in a rodent. *PLoS ONE*, **7** (5): e37182.
- Yang D B, Xu Y C, Wang D H, Speakman J R. 2013. Effects of reproduction on immuno-suppression and oxidative damage, and hence

- support or otherwise for their roles as mechanisms underpinning life history trade-offs, are tissue and assay dependent. *J Exp Biol*, **216** (22): 4242 – 4250.
- Zhang Z B, Wang Z W. 1998. Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture. Beijing: China Ocean Press. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Wang D H. 2005. Animal immunocompetence and its effect on population regulation and life history trade-off. *Chin J App Ecol*, **16** (7): 1375 – 1379. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Qiu F T, Wang D H. 2011. Sex and seasonal differences and energetic cost of phytohemagglutinin responses in wild Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriol Sin*, **31** (3): 284 – 290. (in Chinese)
- Zhao Z J. 2011. Relationship between reproductive output and basal metabolic rate in striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Acta Theriol Sin*, **31** (1): 69 – 78. (in Chinese)
- Zhao Z J. 2012. Effect of reproductive experiences on energy budget during lactation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Acta Theriol Sin*, **32** (1): 33 – 41. (in Chinese)
- 张志强, 王德华. 2005. 免疫能力与动物种群调节和生活史权衡的关系. *应用生态学报*, **16** (7): 1375 – 1379.
- 张志强, 邱奉同, 王德华. 2011. 长爪沙鼠对植物血凝素的反应及能量学代价的性别和季节差异. *兽类学报*, **31** (3): 284 – 290.
- 张知彬, 王祖望. 1998. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社.
- 赵志军. 2011. 黑线仓鼠繁殖输出与基础代谢率的关系. *兽类学报*, **31** (1): 69 – 78.
- 赵志军. 2012. 繁殖经历对黑线仓鼠哺乳期能量收支的影响. *兽类学报*, **32** (1): 33 – 41.