

光周期对棕色田鼠和昆明小鼠昼夜节律及活动的影响

任修涛 杨艳艳 张宁 王振龙* 李扬威 路纪琪

郑州大学生物多样性与生态学研究所 郑州 450001

摘要: 光周期对动物昼夜节律的维持具有重要的影响,地下鼠的生活方式导致其昼夜活动节律产生变化,分化出随机活动和节律型两种模式。本文采用录像观察记录的方法,测定了棕色田鼠(*Lasiopodomys mandarinus*)和昆明小鼠(*Mus musculus*)在不同光暗周期下的昼夜节律变化。结果表明:28 d的光周期变化对棕色田鼠和昆明小鼠的体重影响不显著。在12L:12D光照处理条件下,棕色田鼠的昼夜活动节律不明显,昼夜均有活动,表现为随机的活动节律模式;昆明小鼠则主要在暗周期活动,光周期极少活动,2种鼠的昼夜活动节律差异极显著。无光处理未改变棕色田鼠和昆明小鼠的固有昼夜活动节律。光照可增加棕色田鼠相对活动频率,降低昆明小鼠的相对活动频率。由此得出结论,与具有严格昼夜活动节律的昆明小鼠相比,棕色田鼠的活动节律属随机活动类型,虽光照可刺激其相对活动,但未改变其固有的昼夜活动节律。棕色田鼠的这种昼夜活动节律类型与其长期的地下生活有关,是对长期无光环境的适应。

关键词: 棕色田鼠;昆明小鼠;光周期;昼夜节律;相对活动

中图分类号:Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)04-32-08

Effects of Photoperiods on Circadian Rhythm and Activity of Mandarin Voles and Kunming Mice

REN Xiu-Tao YANG Yan-Yan ZHANG Ning WANG Zhen-Long* LI Yang-Wei LU Ji-Qi

Institute of Biodiversity and Ecology, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China

Abstract: Photoperiods plays an important role in circadian rhythm formation and maintenance. However, random and rhythmic active circadian rhythms occurs in subterranean rodents. By using video recording and focal animal sampling methods, we tested the effect of dark-light cycles on activity rhythm in Mandarin Voles (*Lasiopodomys mandarinus*) and Kunming (KM) Mice (*Mus musculus*). The results showed that: 1) light duration of 28 d did not significantly influence body mass of *L. mandarinus* and *M. musculus*, respectively; 2) there were significant differences in daily activity rhythm between the two rodent species under situation of light to dark 12 h: 12 h; Mandarin Voles were active in both dark and light duration and Kunming Mice were mainly active in dark period; 3) *L. mandarinus* were little more active during time period with light, while Kunming Mice reduced their activity frequency when light was on although both species did not change their active rhythms under full dark treatment; 4) *M. musculus* behaved a strict circadian rhythm while *L. mandarinus*

基金项目 国家重点基础研究发展计划课题(No. 2007CB109106), 郑州大学引进人才科研基金资助项目;

* 通讯作者, E-mail: wzl@zzu.edu.cn;

第一作者介绍 任修涛,男,硕士研究生;研究方向:动物生态学;E-mail: renxiutao66@163.com。

收稿日期:2011-03-10,修回日期:2011-05-17

showed a random active rhythm. The results from our research indicated that *L. mandarinus* has evolutionarily adapted to subterranean environment than *M. musculus* which derived from ground-lived ancestor.

Key words: *Lasiopodomys mandarinus*; Kunming Mice *Mus musculus*; Photoperiods; Daily activity rhythm; Relative activity

动物的体重、能量代谢和产热的季节性波动皆受光周期变化的影响^[1-2],且存在物种差异^[3-4]。哺乳动物昼夜节律生物钟是以 24 h 为周期的自主维持的振荡器,在不同的环境条件刺激下通过身体机制独立而同步地进行^[5-6]。几乎所有生物体均会在其生理活动和行为上表现出自身特有的节律性,而昼夜节律是一种内源性的调节机制^[7-9]。在分子水平上,生物钟的振荡由自身调控反馈环路的转录和翻译组成,并接受外界环境因素的影响,通过下丘脑视交叉上核(suprachiasmatic nucleus, SCN)中枢振荡器的同步整合而发挥作用^[10-11]。SCN 不仅受 Clock and MOP3 基因的调节^[12],还受授时因子,如光周期^[13]、温度变化^[14]、季节变化^[15-16]和其他环境因子的影响。

地下啮齿动物(subterranean rodents)终生生活在地下无光环境中,其视觉色素减少,视觉器官机能退化^[17-18],但有关地下鼠活动节律存在与否的问题争议较大,Nevo 等认为随机活动模式(random activity patterns)和节律缺失(absence of circadian rhythms)是小型地下哺乳动物的一般性特征,对霜鼠(*Heliophobius argenteocinereus*)^[19]、隐鼠(*Cryptomys hottentotus*)^[20]等的研究结果支持该假设;也有研究发现某些地下鼠如东非鼯鼠(*Tachyoryctes splendens*)^[19]、波氏囊鼠(*Thomomys bottae*)^[21]、岬鼠(*Georychus capensis*)^[22]、裸滨鼠(*Heterocephalus glaber*)^[20]、埃氏小鼯形鼠(*Nannospalax ehrenbergi*)^[19]等依然具有较为严格的活动节律。

棕色田鼠(*Lasiopodomys mandarinus*)隶于啮齿目(Rodentia)仓鼠科(Cricetidae)田鼠亚科(Microtinae)毛足田鼠属,是典型的地下鼠^[23-24],在我国分布于华北和华东区以及河南^[25]。以往关于棕色田鼠的研究报道主要涉及食性^[23,26]、生理学^[27]、种群动态^[28]、行

为^[29-32]和遗传学^[33-34]等方面。有关棕色田鼠活动节律及其行为与光周期的关系尚缺乏深入研究。昆明小鼠(*Mus musculus*)虽在进化、来源和生活习性等方面与棕色田鼠存在显著差异,但在模式动物中,二者最为接近,而且小鼠的活动节律研究较为充分,可资比较。因此,本文以典型的模式动物——昆明小鼠为对照,在实验室条件下,调整动物的光周期,测定棕色田鼠和昆明小鼠的体重及活动节律,拟探讨不同光周期条件下棕色田鼠的活动节律,旨在了解光周期对地下鼠节律和行为的影响。

1 材料与方法

1.1 实验动物 本研究所用实验动物为棕色田鼠和昆明小鼠。棕色田鼠于 2008 年 10 月活捕自河南郑州市新郑机场附近的农田(34°52' N, 113°85' E),于实验室内采用聚苯乙烯标准小鼠饲养笼(37 cm × 27 cm × 17 cm)饲养,以锯末为垫料,脱脂棉为巢材,实验室温度 20 ~ 24℃,光照 14L : 10D(光照时间 7:00 ~ 21:00 时)。动物饲以混合饲料(大鼠颗粒饲料、兔颗粒饲料,河南省实验动物中心)及少量新鲜胡萝卜,供以充足饮水。选择健康成年的棕色田鼠用于本次研究,雌雄各半,体重 30 ~ 45 g ($n = 12$)。实验用小鼠 12 只,雌雄各半,购自河南省实验动物中心(合格证号:0003433),3 月龄。小鼠与棕色田鼠分别饲养,但二者饲养管理条件相同。

1.2 实验处理 行为实验在动物行为观察室中进行,观察室温度为 20 ~ 24℃,依据光照处理将动物分成常光照处理组(12L : 12D)和全黑处理组(0L : 24D),每处理组 2 种实验动物均为 6 只,雌雄各半。常光照处理组的光照起始时间为 9:00 时,结束时间为 21:00 时,全黑处理组用 5 W 的红色白炽灯作为添加饲料、饮

水和更换巢垫物时的照明。处理组均在各自光照条件下连续进行 28 d, 行为记录时保持原光照处理条件不变。将动物置于光照处理饲养室内的标准饲养笼(37 cm × 27 cm × 17 cm)中, 采用自动监控摄像设备记录目标动物行为。光照处理起始时间记为 0 d, 在光照处理后的第 1、5、9、13、17、21、25 天记录动物的行为, 每次持续 24 h。全部实验于第 28 天结束, 测定动物的体重(精确到 0.01 g)。

1.3 行为定义与行为记录 参照 Blatchford 等^[35]的方法定义实验动物的行为。休息: 动物在巢内或出巢活动一段时间后, 较长时间伏地不动或处于睡眠状态; 活动: 除休息行为外, 其他行为均视为活动行为, 主要包括觅食、运动与探索等动物位移发生改变的行为。采用焦点动物取样法(focus sampling), 用秒表和记录纸记录上述两种行为的频次和时间。

1.4 数据分析 利用 SPSS for Windows (version 13.0) 软件包对数据进行统计分析。所有数据均采用 Kolmogorov-Smirnov 检验确定其正态性。因 2 种实验动物的体重存在显著差异($t_{22} = 41.852, P < 0.001$), 因此, 以动物的初始体重为协变量, 采用双因素协方差分析方法(ANCOVA)分析鼠种和光照处理对体重变化的影响。参照 Blatchford 等^[35]的方法, 将行为转换为相对活动(relative activity), 以 5 min 为一个记录单位, 若活动时间 > 2.5 min 则记为活动, 否则为静止, 绘制动物相对活动在 24 h 内的变化趋势图, 以确定动物的活动节律。根据可重复测量的双因素方差分析(repeated measure two-way ANOVA), 以鼠种和光照处理为因素, 检验实验中 7 次行为记录结果差异的显著性, 以 Levene 检验确定其方差齐次性。数据以平均值 ± 标准误(Mean ± SE)表示, 均为双尾(Two-tailed)检验, $P < 0.05$ 为差异显著; 采用 GraphPad Prism 5.0 软件绘图。

2 结果

2.1 光周期对棕色田鼠和昆明小鼠体重的作用 光周期对棕色田鼠体重的影响不显著, 在

12L:12D 光周期下体重有增大趋势, 在 0L:24D 光周期下无变化(图 1:A、C); 光周期对昆明小鼠体重有影响, 无论是在 12L:12D 光周期或 0L:24D 光周期下体重都有增加趋势(图 1:B、D)。以动物初始体重为协变量的双因素协方差分析结果表明: 在 28 d 的光照处理实验中, 无论是常光照处理组还是全黑处理组, 棕色田鼠和昆明小鼠的 28 d 的最终体重与 0 d 的初始体重间均差异不显著($F_{(1,19)} = 0.400, P = 0.535$), 2 种光周期之间同种鼠的体重差异不显著($F_{(1,19)} = 1.378, P = 0.255$), 体重在光照和鼠种 2 种因素间无显著的交互作用($F_{(1,19)} = 0.009, P = 0.927$), 即在常光照和全黑处理条件下, 棕色田鼠和昆明小鼠的体重变化趋势相似。说明 2 种鼠受光周期的影响较小, 其体重未产生明显的变化。

2.2 不同的光照条件对棕色田鼠和昆明小鼠昼夜节律的影响 无论是在 12L:12D 条件或全黑条件下, 棕色田鼠与昆明小鼠的活动节律均存在明显的差异。棕色田鼠在 2 种条件下的活动均没有明显节律, 表现为随机活动, 在 12L:12D 条件下的活动量较大; 昆明小鼠则具有严格的节律性, 在全黑条件下的活动量较大(图 2)。从图 2:A、C 可以看出, 棕色田鼠活动没有节律性, 其活动比较分散, 活动主要集中在晚上 21:00 ~ 9:00 时(图 2:A), 在 9:00 ~ 21:00 时则活动较少; 在全黑条件下, 棕色田鼠的活动量明显减少, 活动随机且集中在 23:00 ~ 8:00 时(图 2:C)。从图 2:B、D 可以看出, 昆明小鼠具有严格的活动节律性, 昆明小鼠的活动几乎全部集中在晚上 21:00 ~ 9:00 时(图 2:B), 在 9:00 ~ 21:00 时几乎没有活动现象; 在全黑条件下, 昆明小鼠的活动量明显增加, 但活动仍集中于晚上 21:00 ~ 9:00 时, 并保持节律性。

2.3 光照对棕色田鼠和昆明小鼠相对活动节律的影响 在不同光照条件下, 棕色田鼠和昆明小鼠的相对活动节律不同(图 3)。棕色田鼠的活动节律性不强, 尤其是在全黑条件下, 仅在 24:00 时出现一个较短的高峰, 其他时段的活

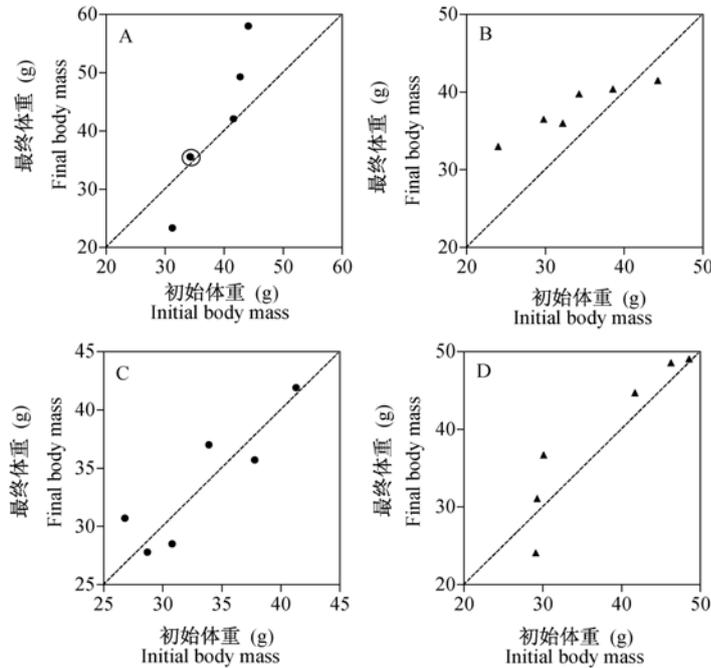


图1 光周期对棕色田鼠(A、C)和昆明小鼠(B、D)体重的影响($n=6$)

Fig.1 Effects of photoperiods on body mass of Mandarin Voles (A,C) and KM mice (B,D)

A和B为12L:12D光周期处理组;C和D为0L:24D光周期处理组。

●和▲代表动物的体重,圆圈内为2个重叠的数据点。

A and B treated by photoperiod of 12L:12D, C and D treated by photoperiod of 0L:24D.

● and ▲ represent body mass, two points of data share the same position within the circle.

动未呈现出规律性;在12L:12D处理时,棕色田鼠表现出2个活动高峰,分别为5:00~8:00时和22:00~24:00时,均在暗光周期;而在光照情况下则表现微弱的活动高峰(图3)。昆明小鼠的活动具有较强的节律性,无论在12L:12D还是全黑条件下,均呈现较为规律的单峰型,且光照条件下基本无活动。

2.4 光照条件对棕色田鼠和昆明小鼠行为的影响 棕色田鼠的休息频次在全黑条件下高于正常光照条件,而昆明小鼠的表现则相反(图4)。双因素方差分析结果表明,棕色田鼠和昆明小鼠间的休息频次存在极显著差异($F_{(1,20)}=6.891, P<0.01$),不同光处理条件对2种鼠的休息的影响均不显著($F_{(1,20)}=0.308, P>0.05$),但不同光处理条件与鼠种间的交互作用极显著($F_{(1,20)}=20.474, P<0.001$)。

棕色田鼠在常光照条件下(12L:12D)的

活动行为频次高于全黑条件,而昆明小鼠在正常光照条件下的活动行为频次低于全黑条件,其差异在二者均达到显著性水平(图5)。双因素方差分析结果表明,棕色田鼠和昆明小鼠间的活动行为频次之间差异不显著($F_{(1,20)}=0.005, P>0.05$),不同光处理条件对2种鼠的活动行为的影响不显著($F_{(1,20)}=0.063, P>0.05$),不同光处理条件与鼠种间的交互作用极显著($F_{(1,20)}=26.607, P<0.01$)。

3 讨论

动物的昼夜活动节律受光周期的调节。棕色田鼠营地下无光环境生活^[36],其昼夜活动无严格的节律性,光照可促进棕色田鼠活动强度。昆明小鼠具有严格的昼夜活动节律,光照亦不能改变其活动强度。本研究明确了光周期对地下鼠昼夜活动节律的影响。

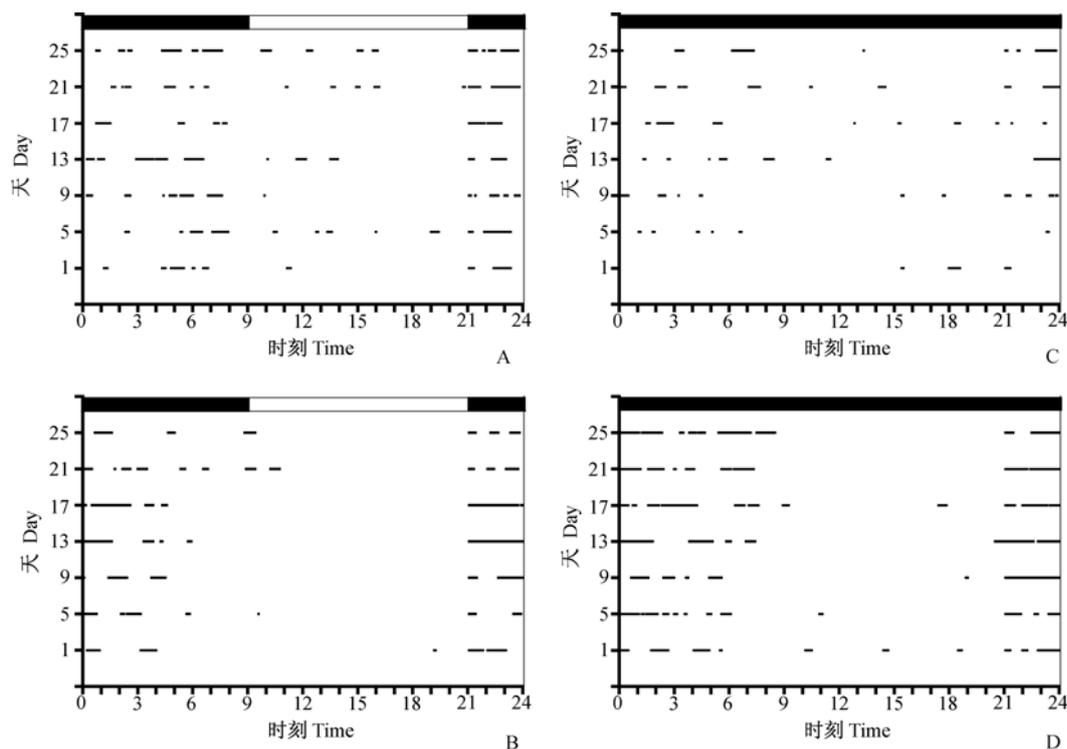


图2 光周期对棕色田鼠(A、C)和昆明小鼠(B、D)节律的影响

Fig.2 Effects of photoperiods on activity rhythm of Mandarin Voles (A,C) and KM mice (B,D)

A 和 B 为 12 h : 12 h 光周期, C 和 D 为 24 h 全黑。黑点表示动物处于活动状态, 黑条表示人工暗周期。

A and B are photoperiod of 12 h : 12 h, C and D are dark of 24 h.

The points represent animal in situations of activity. Dark bars indicate the scotophase.

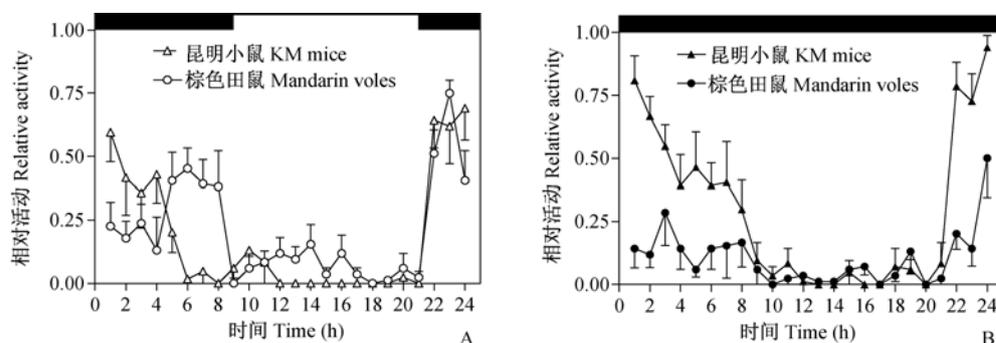


图3 棕色田鼠和昆明小鼠 24 h 的相对活动变化

Fig.3 Changes in mean relative activity over a 24 h period for Mandarin Voles and KM mice

A 为 12 h : 12 h 光周期, B 为 24 h 全黑。数值为各周的平均值, 黑条表示人工暗周期。

A is photoperiod of 12 h : 12 h, B is dark of 24 h. The values are averaged across all weeks. Dark bars indicate the scotophase.

本研究结果表明,昆明小鼠活动具有严格的 24 h 节律性,其活动量均集中在夜晚;棕色田鼠未表现出严格的 24 h 节律,其活动比较分散。原因可能在于:明暗变化的信息是由视网

膜上一条经典的细胞内信号传递通路 (intracellular signal transduction pathway) 来完成的,在此通路的信息传递过程中需要活化环磷酸鸟苷依赖性蛋白激酶 (protein kinase G,

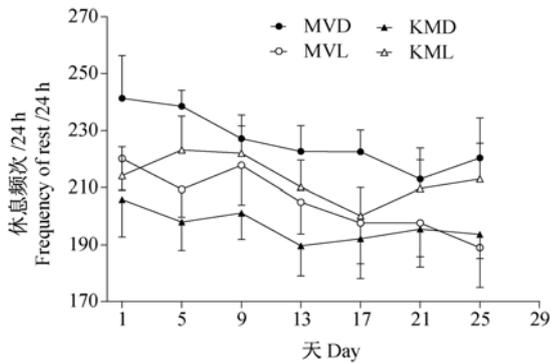


图4 光周期对棕色田鼠和昆明小鼠休息行为的影响

Fig. 4 Effects of photoperiods on rest behaviors of Mandarin Voles and KM mice

MVD:全黑条件下的棕色田鼠; MVL:正常光照条件下的棕色田鼠; KMD:全黑条件下的昆明小鼠; KML:正常光照条件下的昆明小鼠。

MVD: Mandarin Voles (Dark); MVL: Mandarin Voles (Dark : Light = 12 h : 12 h); KMD: KM mice (Dark); KML: KM mice (Dark : Light = 12 h : 12 h).

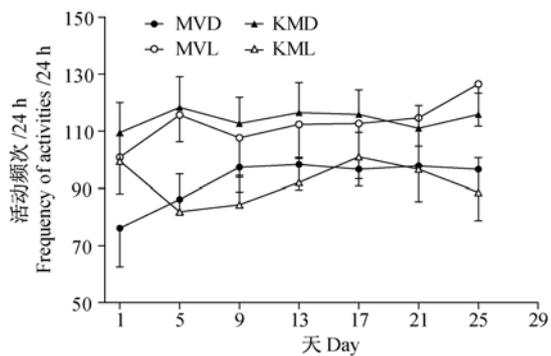


图5 光周期对棕色田鼠和昆明小鼠活动行为的影响

Fig. 5 Effects of photoperiods on activities of Mandarin Voles and KM mice

MVD:全黑条件下的棕色田鼠; MVL:正常光照条件下的棕色田鼠; KMD:全黑条件下的昆明小鼠; KML:正常光照条件下的昆明小鼠。

MVD: Mandarin Voles (Dark); MVL: Mandarin Voles (Dark : Light = 12 h : 12 h); KMD: KM mice (Dark); KML: KM mice (Dark : Light = 12 h : 12 h).

PKG), 而 PKG 的活性在白天和夜间存在明显的差异, 所以光照只有在晚上才能改变生物节律的生物钟^[37-38]。棕色田鼠亦遵守此规律, 本实验没有在晚上对动物进行光照, 所以在不同

的光暗循环条件下, 不同鼠种特有的生物节律无明显变化, 鼠种之间的差异则较大。棕色田鼠在全黑条件下无明显的昼夜节律, 在 12L : 12D 处理时, 则表现出 2 个活动高峰, 且均处于暗光周期; 而在光照条件下只表现出微弱高峰, 活动强度明显大于全黑条件, 休息强度则与活动强度相反。这一结果说明, 光照可促使棕色田鼠的活动量增大。

Nevo 等^[18]认为, 随机活动模式和节律缺失是小型地下哺乳动物的显著特征。此观点存在很大争议, 有学者发现一些地下生活的物种有着严格的活动节律性^[21-22], 如平原囊鼠 (*Perognathus flavescens*) 在野外观察中有节律, 而在实验室环境下则不存在节律性^[39-41], 本研究发现棕色田鼠在全黑和 12L : 12D 光周期条件下的活动是随机的, 没有严格的节律性, 但是光照可改变其活动强度。

哺乳动物体内的生物钟不仅受内源基因等的调节, 还受复杂的外部因素如食物、光、温度、季节等的影响^[42]。研究发现, 鼯形鼠 (*Spalax ehrenbergi*) 的活动节律不但与温度有关^[43], 而且与光因素有关, 且光的影响是第一位的^[43-46]。本研究中, 每次实验开始恰逢给实验动物投食, 食物的投放可能会对其活动产生一定的影响, 所以 2 种鼠均在实验初期活动量较大, 随后活动量减小, 休息量增大。棕色田鼠长期适应于地下无光环境, 故在黑暗条件下仍可正常取食; 实验中的光照使其生存条件改变, 进而引发其活动。而昆明小鼠视觉能力强于棕色田鼠, 在正常光照条件下能正常取食, 当其处于黑暗条件下时, 视觉的作用受到了严重的影响, 为了搜寻食物, 会在实验开始阶段频繁活动。光线能作为一种授时因子对小鼠的生物节律和活动性产生一定的影响^[47-48]。Nevo^[18]指出, 食草和食虫的啮齿类地下活动性与取食有密切关系, Enrico 等^[14]的研究证明鼯八齿鼠 (*Spalacopus cyanus*) 在实验室条件下的夜出活动与该阶段的取食有关。本研究结果支持此观点。同时, 不同光照条件下棕色田鼠活动量和休息量与昆明小鼠的明显不同, 进一步揭示了

地下鼠与地上鼠在光适应性方面的差异。

综上所述,棕色田鼠在实验室环境下没有严格的活动节律,活动主要集中在夜晚,白天亦有活动;光照能刺激棕色田鼠的活动,抑制其休息。研究结果进一步证实了棕色田鼠营地下生活的生态习性。对棕色田鼠在野外环境条件下是否具有节律性、其节律性是由进化的基因决定还是受环境条件的影响等疑问,尚待进一步研究。

参 考 文 献

- [1] Haim A. Food and energy intake, non-shivering thermogenesis and daily rhythm of body temperature in the bushy-tailed gerbil *Skeetamys adunts*: the role of photoperiod manipulations. *Journal of Thermal Biology*, 1996, 21(1): 37-42.
- [2] Zhao Z J, Wang D H. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiology and Behavior*, 2005, 85(2): 1431-1449.
- [3] Heldmaier G. Seasonal acclimatization of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation // Wieser W, Cnaiger E. *Energy Transformations in Cells and Organisms*. New York: Georg Thieme Verlag Stuttgart, 1989: 130-139.
- [4] Klingenspor M, Niggemann H, Helbrnaier G. Modulation of leptin sensitivity by short photoperiod acclimation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 2000, 170(1): 37-43.
- [5] Reuss S. Components and connections of the circadian timing system in mammals. *Cell and Tissue Research*, 1996, 285(3): 353-378.
- [6] Herzog E D, Tosini G. The mammalian circadian clock shop. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2001, 12(4): 295-303.
- [7] Goldman B D, Goldman S L, Riccio A P, et al. Circadian patterns of locomotor activity and body temperature in blind mole-rats, *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Biological Rhythms*, 1997, 12(4): 348-361.
- [8] Dunlap J C. Molecular bases for circadian clocks. *Cell*, 1999, 96(2): 271-290.
- [9] Hall J C. Trippings along the trail to the molecular mechanisms of biological clocks. *Trends in Neurosciences*, 1995, 18(5): 230-240.
- [10] Oster H, van der Horst G T J, Albrecht U. Daily variation of clock output gene activation in behaviorally arrhythmic *mPer/mCry* triple mutant mice. *Chronobiology International*, 2003, 20(4): 683-695.
- [11] van Esseveldt K E, Lehman M N, Boer G J. The suprachiasmatic nucleus and the circadian time-keeping system revisited. *Brain Research Reviews*, 2000, 33(1): 34-77.
- [12] Avivi A, Oster H, Joel A, et al. Circadian genes in a blind subterranean mammal III: Molecular cloning and circadian regulation of cryptochrome genes in the blind subterranean mole rat, *Spalax ehrenbergi* Superspecies. *Journal of Biological Rhythms*, 2004, 19(1): 22-34.
- [13] Vasicek C A, Oosthuizen M K, Cooper H M, et al. Circadian rhythms of locomotor activity in the subterranean Mashona mole rat, *Cryptomys darlingi*. *Physiology & Behavior*, 2005, 84(2): 181-191.
- [14] Rezende E L, Cortés A, Bacigalupe L D, et al. Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(1): 63-74.
- [15] Chappell M A, Bartholomew G A. Activity and thermoregulation of the antelope ground squirrel *Ammospermophilus leucurus*, in winter and summer. *Physiological Zoology*, 1981, 54(2): 215-223.
- [16] Kenagy G J, Vásquez R A, Nespolo R F, et al. A time-energy analysis of daytime surface activity in degus, *Octodon degus*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2002, 75(1): 149-156.
- [17] Hervant F, Mathieu J, Durand J P. Metabolism and circadian rhythms of the European blind cave salamander *Proteus anguinus* and a facultative cave dweller, the Pyrenean newt (*Euproctus asper*). *Canadian Journal of Zoology*, 2000, 78(8): 1427-1432.
- [18] Nevo E. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, 10(1): 269-308.
- [19] Jarvis J U M. Activity patterns in the mole-rats *Tachyoryctes splendens* and *Heliophobius argenteocinereus*. *Zoologica Africana*, 1973, 8: 101-119.
- [20] Hickman C G. Locomotory activity of captive *Cryptomys hottentotus* (Mammalia: Bathytergidae), a fossorial rodent. *Journal of Zoology (London)*, 1980, 192: 225-235.
- [21] Reiter R J, Reiter M N, Hattori A, et al. The pineal melatonin rhythm and its regulation by light in a subterranean rodent, the valley pocket gopher (*Thomomys*

- bottae). *Journal of Pineal Research*, 1994, 16(3): 145 - 153.
- [22] Lovegrove B G, Muir A. Circadian body temperature rhythms of the solitary cape mole rat, *Georychus capensis* (Bathyergidae). *Physiology and Behavior*, 1996, 60(3): 991 - 998.
- [23] 柳枢, 邹波, 冯祥和, 等. 棕色田鼠的生活习性及其综合防治技术研究. *植物保护*, 1991, (4): 35 - 37.
- [24] 王廷正, 李金钢, 张越, 等. 黄土高原棕色田鼠综合防治技术研究. *植物保护学报*, 1998, 25(4): 369 - 372.
- [25] 马勇, 杨奇森, 周立志. 啮齿动物分类学与地理分布 // 郑智民, 姜志宽, 陈安国. *啮齿动物学*. 上海: 上海交通大学出版社, 2008: 34 - 139.
- [26] 黄惠敏, 王廷正. 棕色田鼠食性食量的研究. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 1999, 27(3): 89 - 92.
- [27] 何建平, 李金钢, 王智, 等. 棕色田鼠血液生理生化指标的测定. *动物学杂志*, 2001, 36(6): 50 - 53.
- [28] 王增君, 陈宏, 董立涛, 等. 棕色田鼠种群的空间分布型研究. *山东农业科学*, 1998, (6): 36 - 37.
- [29] 李晓晨, 冯武鸣, 朱晓琼. 棕色田鼠的行为学研究. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 1995, 23(4): 71 - 73.
- [30] 郇发道, 王廷正, 赵亚军. 棕色田鼠行为的主要成分及行为序 // 中国动物学会. *中国动物科学研究*. 北京: 中国林业出版社, 1999: 623 - 628.
- [31] 郇发道, 王廷正. 棕色田鼠洞群内社会组织. *兽类学报*, 2001, 21(1): 50 - 56.
- [32] Chistova T Y, Mironov A D, Butkevich O O, et al. Daily activity of the Mandarin vole (*Lasiopodomys mandarinus*) under laboratory conditions. *Doklady Biological Sciences*, 2008, 418(1): 47 - 49.
- [33] 李震, 朱必才, 高焕, 等. 棕色田鼠的 G、C 带研究. *山东生物医学工程*, 2002, 21(1): 40 - 43.
- [34] 朱必才, 高建国, 高俊芳, 等. 用 C-带和涂染技术检测棕色田鼠 Y 染色体. *动物学报*, 2004, 50(2): 245 - 251.
- [35] Blatchford R A, Klasing K C, Shivaprasad H L, et al. The effect of light intensity on the behavior, eye and leg health, and immune function of broiler chickens. *Poultry Science*, 2009, 88(1): 20 - 28.
- [36] 张育辉, 刘加坤. 七种啮齿动物视觉器官形态结构的比较研究. *兽类学报*, 1994, 14(3): 189 - 194.
- [37] Hannibal J, Ding J M, Chen D, et al. Pituitary adenylate cyclase-activating peptide (PACAP) in the retinohypothalamic tract: a potential daytime regulator of the biological clock. *The Journal of Neuroscience*, 1997, 17(7): 2637 - 2644.
- [38] Ding J M, Faiman L E, Hurst W J, et al. Resetting the biological clock: mediation of nocturnal CREB phosphorylation via light, glutamate, and nitric oxide. *The Journal of Neuroscience*, 1997, 17(2): 667 - 675.
- [39] Benedix J H Jr. A predictable pattern of daily activity by the pocket gopher *Geomys bursarius*. *Animal Behaviour*, 1994, 48(3): 501 - 509.
- [40] Vaughan T A, Hansen R M. Activity rhythm of the plains pocket gopher. *Journal of Mammalogy*, 1961, 42(4): 541 - 543.
- [41] Ross J P. Seasonal variation on thermoregulation in the Florida pocket gopher, *Geomys pinetis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1980, 66(1): 119 - 125.
- [42] Madison D M. Activity rhythm and spacing // Tamarin R H. *Biology of New World Microtus*. Shippensburg: The American Society of Mammalogists, 1985: 373 - 419.
- [43] Rado R, Shanas U, Zuri I, et al. Seasonal activity in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *Canadian Journal of Zoology*, 1993, 71(9): 1733 - 1737.
- [44] Pevet P, Heth G, Hiam A, et al. Photoperiod perception in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*, Nehring): Involvement of the Harderian gland, atrophied eyes, and melatonin. *Journal of Experimental Zoology*, 1984, 232(1): 41 - 50.
- [45] Tobler I, Herrmann M, Cooper H M, et al. Rest-activity rhythm of the blind mole rat *Spalax ehrenbergi* under different lighting conditions. *Behavioural Brain Research*, 1998, 96(1/2): 173 - 183.
- [46] Rado R, Bbonchti G, Wollberg Z, et al. Sensitivity to light of the blind mole rat: behavioral and neuroanatomical study. *Israel Journal of Zoology*, 1992, 38(3/4): 323 - 331.
- [47] Zordan M A, Rosatob E, Piccin A, et al. Photic entrainment of the circadian clock: from *Drosophila* to mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2001, 12(4): 317 - 328.
- [48] Oishi K, Shiota M, Sakamo K, et al. Feeding is not a more potent Zeitgeber than the light-dark cycle in *Drosophila*. *Neuroreport*, 2004, 15(4): 739 - 743.