

根田鼠母体捕食应激效应 与 Trivers-Willard 模型的关系

边疆晖^{1,2} 吴 雁³ 刘季科^{1*}

(1 浙江大学生命科学院, 杭州, 310027) (2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001) (3 杭州师范学院, 杭州, 310027)

摘要: 本文研究了根田鼠母体捕食应激对其子代出生、断乳和成体体重、窝性比及死亡率的作用, 检验 Trivers-Willard 模型的 2 个前提条件、母体应激激素在母体投资中的作用, 以及母体捕食应激效应与该模型的关系。将妊娠根田鼠母体暴露于其捕食者艾鼬, 母体应激子代的出生和断乳体重均显著降低; 到成体, 雄性体重有此效应, 而雌性体重则接近对照。出生窝性比无变化, 但成体窝性比向雌性偏斜。不同年龄阶段的死亡率无显著变化, 但累计死亡率明显增大。处理雄性子代在断乳和成体时的皮质酮含量显著增高, 而雌性子代则无显著变化, 从而验证了 Trivers-Willard 模型的 2 个前提条件, 提出应激母体激素参与母体对子代的投资观点, 并认为, 母体捕食应激使根田鼠子代成体窝性比向雌性偏斜的生理投资符合进化稳定对策。

关键词: Trivers-Willard 模型; 体重; 窝性比; 根田鼠

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2004)02-0139-06

Effects of Maternal Stress Induced by Predation Risk on Postnatal Body Mass Growth and Sex Ratio in Root Voles (*Microtus oeconomus*)

BIAN Jianghui^{1,2} WU Yan³ LIU Jike^{1*}

(1 *College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310027*)

(2 *Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001*)

(3 *Hangzhou Teachers Colloge, Hangzhou, 310027*)

Abstract: Pattern of sex ratio variation and maternal investment in the literature are often inconsistent. This could be due to intra and inter-species variations in social system and the assumptions of the Trivers-Willard model not fulfilled in some studies. The present study was designed to test the main assumptions underlying Trivers-Willard model and whether the model could be explained the effects of maternal stress on growth and development of offspring and their sex ratio variation at weaning and adulthood in root voles. Pregnant mothers of root voles were exposed to a living steppe for 4 h daily. At birth and weaning, body mass of male and female offspring from stressed mothers were lighter than that of both offspring from unstressed mothers. Among them, female offspring could compensate for early growth disadvantage after weaning when they were allowed to unlimited access to food after weaning, whereas male offspring could maintain lower body mass into adulthood. Difference between treatment and control in birth sexual ratio per litter was not found. But litter sexual ratio in prenatal stressed offspring was strong skewed toward female at adulthood. Differences between males from stressed and unstressed mothers in mortality were also not found at weaning or adulthood. But mortality during from birth to adulthood in parental stressed male offspring was significantly increased compared with the control. We suggest that maternal stressful hormones secreted during gestation take part in sex-biased maternal investments effectively and directly and the consequences of the maternal investments accord with predication of Trivers-Willard mode.

Key words: Trivers-Willard model; Body mass; Sexual ratio; Root voles (*Microtus oeconomus*)

基金项目: 国家自然科学基金 (30370249 及 30270243); 中国科学院院长择优基金; 中国科学院知识创新工程领域前沿项目 (CXLY-2002-3)

作者简介: 边疆晖 (1964-), 男, 博士, 副研究员, 从事动物行为生态学及进化生态学研究。

收稿日期: 2003-03-20; 修回日期: 2003-09-09

*通讯作者

在哺乳动物生殖过程中,母体从生产配子、求偶、交配到各种育幼活动中付出较雄性更多的时间和能量,面临如何使繁殖成功率和适合度最大化的选择压力。早在19世纪,达尔文^[1]在《人类起源和性选择(The Descent of Man and Selection in Relation to Sex)》中就自然选择如何影响动物性比及母体投资的问题表达了其困惑。到20世纪30年代,Fisher^[2]首先提出通过稀有性别个体繁殖优势的频率制约选择(Frequency dependent selection)作用,使母体对雌雄两性的投资在种群水平上达到平衡的理论。但他并没有强调个体间的投资差异。直到20世纪70年代,Trivers和Willard^[3]以驯鹿(*Rangifer tarandus*)为对象,基于母体体重或社群等级以及雌雄子代的繁殖成功率,提出母体性别倾向性投资的Trivers-Willard模型(Trivers-Willard model, TWM)。

TWM认为,在一夫多妻制且有体重性二型特征的有蹄类中,雄体繁殖成功率不仅取决于成体体重及其竞争力,而且较雌性存在较大变异。当母体投资结束时,若雌雄子代均有较好身体状况,雄性子代则较雌性子代具有更高的繁殖成功期望值。但是,如果雌雄子代身体状况均较差,雌性繁殖成功期望值则高于雄性。因此,自然选择应使母体依据自身的投资能力,对能获取更多利益的子代进行倾向性投资或调节子代性比,即高质量母体偏向雄性投资,或生产更多雄性子代。高质量母体主要是具有较大体重和较高社群等级的雌性成体。显然,TWM主要基于两个前提条件,其一,由于高质量母体比低质量母体能更好地抚育子代,在母体投资结束时,前者的子代身体状况也优于后者子代;其二,母体投资结束时的子代体况差异能持续到成体阶段。

TWM对进化生态学最大贡献在于,它以近乎完美的逻辑回答了在一夫多妻制和具有体重性二型特征的动物中,母体如何依据自身或所处环境条件对两性子代进行投资的问题,而该问题又是繁殖对策的主要研究内容,因而,该模型成为进化生态学中最受关注的模型之一。

在具有性二型特征和一夫多妻制的啮齿动物中,有关验证TWM的研究主要是通过减少母体食物摄入量,探讨哺乳期母体投资及其子代的生长特征,但大多数工作未发现母体性别倾向性投资及其

符合TWM预测的结果,其原因是断乳子代存在补偿性生长,未能满足TWM的前提条件^[4~8]。实际上,母体投资包括分娩前及分娩后两个时期。当母体环境发生变化时,分娩前母体对子代的影响不仅涉及营养的供给,而且涉及母体应激激素对子代生理状况的作用^[9]。因而母体在分娩前后对子代的作用明显不同。在啮齿动物中,妊娠母体的环境变化对子代生长的作用是否满足TWM的前提条件及其预测结果,未见报道;妊娠母体应激激素是否参与了母体倾向性性别投资尚不清楚。

根田鼠(*Microtus oeconomus*)是青藏高原高寒草甸生态系统优势植食性小哺乳动物,其成体体重具有明显性二型特征^[10,11],婚配制度主要是一夫多妻制^[12~14]。捕食风险是自然界最为普遍的应激源,也是进化过程中主要自然选择压力。当动物持续处于高捕食风险环境中时,其下丘脑-垂体-肾上腺轴被慢性激活,释放出大量的皮质酮^[15]。因此,本文以根田鼠为研究对象,以其捕食者艾鼬(*Mustela eversmanni*)为捕食风险应激源,将妊娠母体暴露于捕食风险,测定捕食应激母体对子代的出生、断乳及成体体重的影响,以及子代基础皮质酮水平的变化,探讨母体捕食应激效应对子代窝性及死亡率的作用,其目的在于检验TWM的2个前提条件,以及母体应激激素在母体投资中的作用,进而阐明母体应激效应与TWM的关系。

1 研究方法

本研究于1998年8~9月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区活捕根田鼠200余只,选择运动活泼、被毛光泽、雌雄体重分别在20~25g和23~27g的亚成体^[10]为实验个体,以剔除初产和经产个体间繁殖特征的差异。将实验个体置于TPX-CP-4(18.00cm×16.00cm×13.00cm)聚丙烯饲养笼(苏州塑料一厂生产)适应性饲养5个月,以木屑和脱脂棉为巢材,供给充足饮水和兔颗粒饲料(北京实验动物饲养中心生产)。室温控制在 20 ± 2 ,光照周期为16L 8D。艾鼬捕于同一时间和地区,并置于50cm×45cm×30cm的特制铁丝网笼内饲养,以软布类物质为巢材。食物为猪内脏器官。结束根田鼠的适应性饲养后,选择体重近似的雌体和体重>30g的雄体各50只,分别置于44.60cm×31.40cm×20.00cm的透明聚丙烯

饲养笼中异性配对。每隔 2 日于 09:00 用感量为 0.1 g 的电子秤测定雌体体重, 以确定妊娠前的母体体重。由于根田鼠雌体阴道栓形成期短且易脱落, 可据此判别妊娠状况。因为通过预实验发现, 若配对雌性体重剧增 3~4 g, 表明已妊娠 9~11 d。确定母体妊娠后, 立即取出雄体。

将妊娠个体随机分为对照组和处理组。在处理组中, 将饲养妊娠个体的透明笼置于距饲养艾鼬笼 200.00 cm 处, 进行母体捕食应激处理, 每天于 08:30~23:00 期间, 随机放置 4 次, 每次 1 h, 直至分娩。之后, 恢复正常饲养。在另一实验室, 以同样方法将对照妊娠雌体置于大小相同且有艾鼬标本的铁丝笼旁。

第 20 天时, 所有子代均已断乳。将该时间定义为断乳时间。之后, 将子代置于 44.60 cm × 31.40 cm × 20.00 cm 聚丙烯饲养笼内饲养, 直至性成熟。饲养条件同亲体。

将出生个体剪趾标记, 测定出生体重、窝数及窝性比。在 1~20 日龄, 每天于 08:30 测定子代体重; 20~100 日龄, 隔天在同一时间测定。用感量为 0.1 g 电子天平测定体重, 在此期间, 测定断乳子代体重、个体死亡时间及其性别和数量。根据已有文献^[8], 根田鼠开始性成熟时间为 50 日龄左右, 为此, 将其性成熟 100 日龄的体重定义为成体体重。

为分析母体捕食应激对子代糖皮质激素的影响, 采用荧光法^[16]测定处理组与对照组子代断乳和成体时血浆皮质酮含量。

将母体体重定义为受精前体重。由于体重的日变异较大且确定受精时间的困难性, 将判定妊娠个体的时间前推 11 d, 以此为标准, 取前 2 次体重的平均值作为母体体重。窝性比定义为每窝个体的雄性比率。在死亡率的统计中, 分别计算从出生到断乳, 以及从断乳到成体的死亡率。将累计死亡率定义为两者死亡率之合。

为避免窝内个体数间的变异对窝间效应的影响, 以窝内个体体重的平均值进行窝间效应的统计分析。为检验母体捕食应激对子代出生和断乳体重的影响, 采用双因素 ANVOA 分析; 为进一步确定不同处理同一性别个体体重的差异, 用 *t* 检验测定对照与处理间子代以及母体的体重差异; 以非参数统计的 Mann-Whitney U 测验法测定不同处理间窝数、不同时期窝性比及死亡率的差异; 为分析雄性成体死亡率与成体窝性比间的关系, 将同一性别的处理和对照数据合并, 进行回归统计。数据统计在 SPSS 10.0 上进行。

2 结果

2.1 出生、断乳和成体的体重

表 1 列示根田鼠母体捕食应激处理与对照窝仔数、母体以及子代出生和断乳的体重。Mann-Whitney *U* 检验表明, 处理与对照窝仔数无显著差异 ($U = 100.000$, $P > 0.05$); *t* 检验显示, 母体体重间也无显著性差异 ($t = 1.105$, $P > 0.05$)。

表 1 根田鼠捕食应激母体的窝仔数及母体子代体重 (g) (M ± SE)
Table 1 Maternal and offspring weight (g) as well as litter size in different ages for root voles (M ± SE)

	母体捕食应激处理 Treatment of maternal stress induced by a predator	对 照 Control
窝仔数 Litter size	4.69 ± 0.40 (13)	4.39 ± 0.31 (18)
母体体重 Maternal weight	26.62 ± 1.20 (13)	28.06 ± 0.69 (18)
雄性子代出生重 Birth weight of male offspring	1.99 ± 0.11 (12)	2.28 ± 0.05 (18)
雌性子代出生重 Birth weight of female offspring	2.02 ± 0.07 (13)	2.21 ± 0.06 (17)
雄性断乳子代体重 Body weight female offspring at weaning	11.33 ± 0.62 (11)	13.73 ± 0.53 (18)
雌性断乳子代体重 Body weight of female offspring at weaning	11.29 ± 0.57 (13)	12.84 ± 0.54 (17)
雄性成体子代体重 Body weight of adult male offspring	25.17 ± 1.74 (10)	36.25 ± 1.30 (18)
雌性成体子代体重 Body weight of adult female offspring	21.09 ± 1.52 (13)	23.00 ± 1.47 (14)

括号内为样本数 Value in parentheses indicate sample size

在子代出生和断乳期(表1),分别就处理和性别进行的双因素 ANOVA 分析表明,处理子代平均体重均显著低于对照(出生: $F_{1,56} = 16.156, P < 0.0001$, 断乳: $F_{1,55} = 14.339, P < 0.001$),雌雄子代间的平均体重无显著性差异(出生: $F_{1,56} = 0.042, P > 0.05$; 断乳: $F_{1,55} = 0.904, P > 0.05$),处理与性别间的交互作用也不显著(出生: $F_{1,56} = 0.682, P > 0.05$; 断乳: $F_{1,55} = 0.482, P > 0.05$)。

t 检验结果则进一步表明,在雄性子代中,处理子代的出生和断乳体重均分别显著低于对照(出生: $t = 2.853, P < 0.01$, 断乳: $t = 3.335, P < 0.01$),雌性子代体重也是如此(出生: $t = 2.672, P < 0.05$; 断乳: $t = 2.268, P < 0.05$)。

在子代成体,母体捕食应激处理主效应具有显著性差异($F_{1,51} = 45.601, P < 0.001$)。性别主效应、处理与性别的交互作用具有显著性差异(性别主效应: $F_{1,51} = 32.186, P < 0.001$, 交互作用: $F_{1,51} = 15.366, P < 0.001$)。处理与性别交互作用的多重比较结果进一步显示,除对照雄性子代体重显著大于其他各组间体的体重外($P < 0.01$),其余各组合体重彼此间无显著差异($P > 0.05$)。这表明,显著的处理主效应是由于对照组雄性体重显著大于对照组雌性及处理组雌雄体重所致,处理组成年雌性子代体重与对照组无显著差异,而处理组成年雄性子代体重显著地小于对照。

为揭示根田鼠子代在不同处理间的体重性二型特征,就断乳和成体雌雄体重差异分别进行比较。结果表明,在断乳期,处理组雌雄体重无显著差异($t = 0.188, P > 0.05$),对照组也如此($t = 1.299, P > 0.05$)。在成体期,对照组雄性体重显著大于雌性($t = 5.333, P < 0.001$),在处理组雌雄之间也如此($t = 2.941, P < 0.01$)。

2.2 窝性比、死亡率及二者间的关系

在对照子代中,出生、断乳和成体的雄雌比分别为 43 36 = 1.19, 40 33 = 1.21 和 36 28 = 1.29, 均与 1:1 无显著差异(出生: $\chi^2 = 0.120, P > 0.05$; 断乳: $\chi^2 = 0.059, P > 0.05$; 成体: $\chi^2 = 0.643, P > 0.05$)。处理子代各阶段的雄雌比分别为 33 28 = 1.18, 26 26 = 1.00 和 18 24 = 0.75, 也与 1:1 无显著差异(出生: $\chi^2 = 0.424, P > 0.05$; 断乳: $\chi^2 = 0.074, P > 0.05$; 成体: $\chi^2 = 1.195, P > 0.05$)。

对照组和处理子代的出生窝性比无显著性差异

($U = 117.000, P > 0.05$) (图1), 断乳窝性比差异也不显著($U = 96.000, P > 0.05$), 而对照与处理成体子代窝性比分别为 0.59 和 0.40, 二者的差异达到显著($U = 58.500, P < 0.05$), 即与对照比较, 处理组成成年子代窝性比偏向雌性。

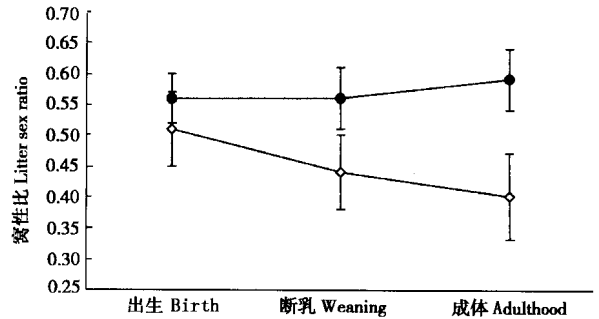


图1 根田鼠母体捕食应激子代出生、断乳及成体窝性比

Fig.1 Litter sex ratio of offspring in the period of

birth, weaning and adulthood in treatments

— 对照 Control;

— 母体捕食应激处理 Treatment of maternal stress induced by a predator

在子代断乳期,虽处理组雄性及雌性的死亡率均大于对照,但无显著差异(雄性: $U = 97.500, P > 0.05$; 雌性: $U = 106.500, P > 0.05$) (图2)。从断乳至成体阶段的雌雄子代死亡率分别与对照也无显著差异(雄性: $U = 100.500, P > 0.05$; 雌性: $U = 114.500, P > 0.05$)。在累计死亡率中,处理雄性子代在 0.1 水平大于对照($U = 79.000, P = 0.095$), 而雌性无显著性差异($U = 113.000, P > 0.05$)。

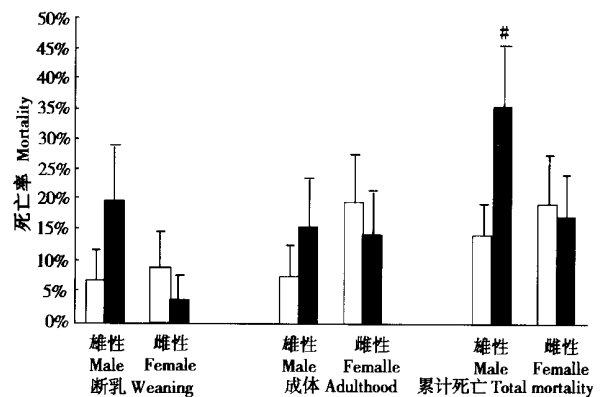


图2 根田鼠母体捕食应激雌雄子代的死亡率

Fig.2 Mortality of male offspring with different ages in treatments

对照 Control;

母体捕食应激处理 Treatment of maternal stress induced by a predator # $P < 0.1$

2.3 子代血浆皮质酮

母体捕食应激处理根田鼠雄性子代在断乳和成体时的血浆皮质酮水平显著高于对照(断乳: $t =$

2.502, $P < 0.05$; 成体: $t = 2.652$, $P < 0.05$), 但是, 处理雌性与对照均无显著性差异 ($t = 1.035$, $P > 0.05$) (图 3)。

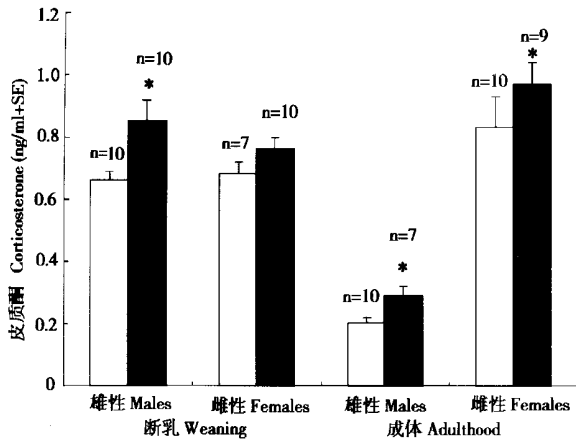


图 3 根田鼠母体捕食应激子代的皮质酮水平

Fig. 3 Corticosterone levels of root voles offspring with different ages in treatments * $P < 0.05$

对照 Control; 母体捕食应激处理 Treatment of maternal stress induced by a predator

3 讨论

已有的研究^[4,8,17~20]表明, 啮齿类和有蹄类的母体营养条件、体重及社群等级与子代出生体重呈相关关系。本研究表明, 根田鼠母体捕食应激可显著降低其雌雄子代的出生和断乳的体重。

根田鼠母体捕食应激处理雌性断乳子代具有补偿性生长特征, 而雄性子代则无此特征, 其成体体重小于对照。在母体投资结束时, 有蹄类子代的差异能持续到成体^[17,19~21], 而大多数啮齿动物则无此现象^[5,7,8]。在减少母体食物后, 佛罗里达林鼠 (*Neotoma floridana*) 和白腹食蝗鼠 (*Onychomys leucogaster*) 的雌雄子代体重分别在 45 和 90 日龄时与对照无显著差异^[8]。以相同方法对棕背鼠 (*Clethrionomys rufocanus*) 的研究也有相同结果^[7]。

本研究揭示, 根田鼠母体捕食应激子代出生窝性比未发生偏斜, 但与对照组比较, 到成体则偏向雌性。与此对应的是, 出生和断乳雌雄子代死亡率无显著变化, 但雄性累计死亡率明显增加。该死亡率反映了子代从出生到成体的死亡率。Clutton-Back 等^[22]及 Monard 等^[23]认为, 母体或直接调节出生窝性比, 或者通过性别倾向性投资使同窝子代在母体投资期间出现性别间的死亡率差异, 而本研究结果则与此不同。

上述差异均与母体捕食应激有关。母体应激对子代神经内分泌生理学的研究^[15]表明, 母体应激激素能通过胎盘进入羊水, 继而通过脑血屏障和血液进入胎儿大脑, 影响胎儿下丘脑-垂体-肾上腺轴的功能, 使处理子代具有较高的基础皮质酮水平。由于持续较高的糖皮质激素不仅能抑制生长激素的释放, 降低靶组织对生长激素、生长调节素及其他生长因子的敏感性, 且可影响外周组织对葡萄糖的吸收、脂肪酸的储存和蛋白质的合成, 促使从肌肉、脂肪和肝脏中降解葡萄糖、氨基酸和自由脂肪酸^[24], 从而可抑制动物的生长。另一方面, 在具有性二型特征或一夫多妻制哺乳动物中, 雌雄个体存在不同的生长对策。雄性个体为竞争配偶, 分配出更多的资源用于生长, 而雌性则将更多的资源用于性成熟和繁殖^[25]。因此, 雄性的体重生长较雌性更迅速, 时期也更长, 所需求的食物也更多, 能量对雄体生长的影响大于雌体^[26]。本研究结果证明, 母体捕食应激对雄性子代皮质酮有显著的影响, 对雌性则无显著作用。显然, 由于处理雄性子代较高的皮质酮和生长对策的整合效应, 使其体重的生长受到抑制, 并导致累计死亡率的增加。Pollard^[27]对妊娠大鼠实施电刺激应激后发现, 应激母体对其雄性子代皮质酮的影响显著大于雌性。说明母体对子代皮质酮的选择性作用并非偶然, 是长期自然选择的结果; 母体应激激素是母体的一种生理投资形式, 且对子代生长发育具有持续的和重要的作用。

综上所述, 本研究验证了 TWM 的两个主要前提条件, 同时, 母体投资不应仅限于各种行为的时间和能量, 也包括母体对子代神经内分泌与内分泌的调节; 母体状况不应局限在体重和社群等级等特征, 还应考虑其生理状况; 同样, 以不同方式和时间对母体状况的调节, 均会导致母体以不同的机理影响子代生长与发育。其中, 在母体应激条件下, 不能排除对子代的持续效应, 即以偏性别母体投资效应所引起的死亡率可能不仅仅囿于母体投资阶段, 在母体投资结束时, 可继续存在。

在本研究中, 尽管出生窝性比未发生变化, 但母体捕食应激对雄性子代生长发育的影响势必降低对配偶的竞争能力及繁殖成功率。因此, 就 TWM 的核心而言, 根田鼠捕食应激母体从子代雌性成体中获取的利益显然大于雄性。因而, 该母体选择保留较多的成年雌体的结果符合 TWM 预测。

需说明的是,母体体重与窝仔数均可影响子代的发育及性比。以TWM预测,体重大的母体将更多的能量投资雄性,以从中获取更多利益。但是,大体重母体所产窝仔数较大,而大窝仔数的个体生长发育速度则低于小窝仔数个体。因此,母体体重和窝仔数存在相互作用,为非独立性参数。Krackow^[28]在宅居小家鼠(*Mus musculus domesticus*)及小家鼠(*M. m. musculus*)的研究中,也未发现母体体重和窝仔数与性别的关系。因此,在考察母体体重的效应时,更应注意和分离窝仔数的影响。由于本项研究的关注点在于母体捕食应激效应,在实验设计中,尽量选用体重相近的母体为亲体,从而尽可能地排除这些因子的交互作用。此外,在本研究中,由于母体分娩后,即刻恢复正常饲养,分窝后,给予子代适宜的光照周期、温度及食物条件,因此,雄性子代累计死亡率的变化与环境条件无关。

参考文献:

- [1] Darwin C. Descent of Man and Selection in Relation to Sex [M]. John Murray, 1871.
- [2] Fisher R A. The Genetical Theory of Natural Selection [M]. Clarendon Press, 1930.
- [3] Trivers R L, Willard D E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring [J]. *Science*, 1973, **179**: 90 - 92.
- [4] Sikes R S. Tactics of maternal investment of northern grasshopper mice in response to postnatal restriction of food [J]. *J Mammal*, 1996, **77**: 1092 - 1101.
- [5] Meyer J H, Weir W C, Torell D T. Response of immature sheep to partial starvation [J]. *J Anim Sci*, 1962, **21**: 916 - 923.
- [6] Labov J B, Hunk U W, Vaswani P, Lisk R D. Sex ratio manipulation and decreased growth of male offspring of undernourished golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1986, **18**: 241 - 249.
- [7] Andreassen H P, Ims R A. Response of grey-side voles *Clethrionomys rufocanus* to malnutrition: a combined laboratory and field experiment [J]. *Oikos*, 1990, **59**: 107 - 114.
- [8] Sikes R S. Effect of maternal nutrition on post weaning growth in two North American rodents [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1996, **38**: 303 - 310.
- [9] Weinstock M. Does prenatal stress impair coping and regulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 1997, **21**: 1 - 10.
- [10] 梁杰荣, 曾缙祥, 王祖望, 韩永才. 根田鼠生长和发育的研究 [A]. 高原生物学集刊 [C], 第1集, 1982. 195 - 207.
- [11] 都玉蓉, 苏建平, 刘季科. 根田鼠身体大小的性二型 [J]. 兽类学报, 2001, **21** (3): 236 - 239.
- [12] Ars J, Andreassen H P, Ims R A. Root voles (*Microtus oeconomus*): litter sex ratio variation in fragmented habitat [J]. *J Anim Ecol*, 1995, **64**: 459 - 472.
- [13] Johannesen E, Ims R A. Modelling survival rates: Habitat fragmentation and destruction in root vole experimental populations [J]. *Ecology*, 1996, **7**: 1196 - 1209.
- [14] Andreassen H P, Hertzberg K, Ims R A. Space use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus* [J]. *Ecology*, 1998, **79**: 1223 - 1235.
- [15] Boonstra R, Hik D, Singleton G R, Tinnikov A. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle [J]. *Ecological Monographs*, 1998, **79**: 371 - 394.
- [16] Zenker N, Bernstein D E. The estimation of small amounts of corticosterone in the rat plasma [J]. *J Biol Chem*, 1958, **31**: 695 - 701.
- [17] Clutton-Brock T H, Albon S D, Guinness F E. Great expectation: dominance, breeding success and offspring sex ratio in red deer [J]. *Anim Behav*, 1986, **34**: 460 - 471.
- [18] Wauters L A, Crombrughe S A, Nour N, Mattgysen E. Do female roe deer in good condition produce more sons than daughters [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1995, **37**: 189 - 193.
- [19] McClure P A. Sex-biased litter reduction in food-restricted wood rats (*Neotoma floridana*) [J]. *Science*, 1981, **211**: 1058 - 1060.
- [20] Birgersson B, Ekvall K. Early growth in male and female fallow deer fawns [J]. *Behav Ecol*, 1997, **8**: 493 - 499.
- [21] Green W C H, Rothstein A. Sex bias or equal opportunity? Patterns of maternal investment in bison [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1991, **29**: 373 - 384.
- [22] Clutton-Brock T H, Albon S D, Guinness F E. Maternal dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer [J]. *Anim Behav*, 1984, **34**: 460 - 471.
- [23] Monard A M, Duncan P, Fritz H F. Variation in the birth sex ratio and neonatal mortality in a natural herd of horses [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1997, **41**: 243 - 249.
- [24] Johnson E O, Kamilaris T C, Chrousos G P, Gold P W. Mechanisms of stress: A dynamic overview of hormonal and behavioral homeostasis [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 1992, **16**: 115 - 130.
- [25] Metcalfe N B, Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later [J]. *Trends Ecol Evol*, 2001, **16**: 254 - 260.
- [26] Birgersson B, Tillbom M, Ekvall K. Male-biased investment in fallow deer: an experimental study [J]. *Anim Behav*, 1998, **56**: 301 - 307.
- [27] Pollard I. Effects of stress administered during pregnancy on reproductive capacity and subsequent development of the offspring of rats: prolonged effects on the litters of a second pregnancy [J]. *J Endocrinol*, 1983, **100**: 301 - 306.
- [28] Krackow S. Maternal investment, sex differential prospects, and the sex ratio in wild house mice [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1997, **41**: 435 - 443.