

金色中仓鼠不存在布鲁斯效应

王郁婷 赵心 朱水平 刘定震*

(北京师范大学生命科学学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要: 布鲁斯效应是一种由非配偶雄性的化学信号所诱发的雌性妊娠终止现象, 曾被认为是雌性对抗雄性杀婴行为的一种进化策略。布鲁斯效应最初在实验小鼠中发现。后续的研究证明了在实验室条件下多种啮齿类动物中存在布鲁斯效应。布鲁斯效应是否为实验室啮齿类动物中存在的普遍规律, 目前尚无定论。本实验首先探讨了布鲁斯效应在金色中仓鼠中是否存在。在交配之后给予实验组雌鼠陌生雄鼠的非直接接触刺激, 对照组雌鼠接受配偶雄鼠的非直接接触刺激。同时还测定了雌鼠的体重、胚胎质量以及生理器官(肾上腺、脾脏、卵巢和子宫)质量。结果显示, 实验组雌鼠的流产率、体重、胚胎质量、生理器官(肾上腺、脾脏、卵巢、子宫)质量与对照组不存在显著差异。本实验结果表明: 陌生雄鼠的化学信号对雌性金色中仓鼠的怀孕状态没有影响, 实验室条件下的金色中仓鼠不存在布鲁斯效应。

关键词: 布鲁斯效应; 金色中仓鼠; 气味暴露; 妊娠中断

中图分类号: Q954

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2010) 04 - 0418 - 06

No Bruce Effect in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*)

WANG Yuting, ZHAO Xin, ZHU Shuiping, LIU Dingzhen*

(Ministry of Education, Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: The Bruce Effect is a type of pregnancy block caused by chemosignals emitted by unfamiliar males. It is thought to be an adaptation in females that prevents male from committing infanticide. This phenomenon was first discovered in mice (*Mus musculus*) by Hilda M. Bruce, and has been tested in many other species of rodents with mixed results. Whether the Bruce Effect is a common phenomenon in laboratory rodents is unknown. Here, we tested whether the Bruce Effect occurs in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) by exposing pregnant female hamsters to either hovel males or their mates one day after mating. We also measured female mass, average embryo mass, adrenal gland, spleen, ovary and uterus to determine if pregnant females became stressed after being exposed to novel males. We found no difference in the percentages of postabortion, body weight, embryo mass and the mass of organs (adrenal gland, spleen, ovary and uterus) between the treatment and control female groups. Our results show that the Bruce Effect does not exist in golden hamsters, and thus is not common to all laboratory animals.

Key words: Bruce Effect; Golden hamster; Odor exposure; Pregnancy block

布鲁斯效应 (Bruce Effect) 是一种由非配偶雄性实体或其化学气味所引起的妊娠终止现象。最初被发现于实验室内的老鼠 (*Mus musculus*) (Bruce, 1959), 后在野生鼠类中也发现了类似现象 (Kenney *et al.*, 1977; Schadler, 1981; Heske, 1987; Storey and Snow, 1990; Mahady and Wolff, 2002)。布鲁斯效应具体指雌性小鼠 (*Mus musculus*) 在交配后不久与陌生雄鼠直接接触或暴露于含有陌生雄鼠化学气味的环境中, 会导致雌鼠妊娠终止 (流产)

的可能性增加, 而与配偶雄鼠及其气味的接触则不会产生这种现象 (Bruce, 1959)。布鲁斯效应被发现后, 曾引起了广泛的关注和研究兴趣, 大家普遍关心的是, 布鲁斯效应是否为一种普遍现象。截至目前, 在实验室条件下, 已经在 12 种啮齿类 (其中含田鼠属 7 个种) 中发现了布鲁斯效应现象 (de la Maza *et al.*, 1999)。而在野外环境下对犬尾田鼠 (*Microtus canicaudus*) 和橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 的研究结果则不能强有力地支持布鲁

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770290); 教育部留学回国人员启动基金项目

作者简介: 王郁婷 (1985 -), 女, 博士研究生, 主要从事动物行为与神经内分泌研究。

收稿日期: 2010 - 04 - 08; 修回日期: 2010 - 07 - 12

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: dzliu@bnu.edu.cn

斯效应现象的存在 (de la Maza *et al.*, 1999; Mahady and Wolff, 2002)。此外, 科学家还从神经内分泌机制 (Bellringer *et al.*, 1980; Serguera *et al.*, 2008; Keller *et al.*, 2009)、雄鼠气味的化学成分等方面 (Chaudhuri *et al.*, 1990; Beynon and Hurst, 2003; Leinders-Zufall *et al.*, 2004; Thompson *et al.*, 2007) 开展了一系列的研究工作。然而, 布鲁斯效应究竟是否是啮齿类的一种普遍现象尚无明确结果。究其原因, 主要是在不同的实验中, 或者针对不同物种的实验中, 诱发刺激的方式并不完全相同。比如, 在小鼠及拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*), 引发布鲁斯效应不需要直接接触, 仅接触陌生雄鼠尿液气味或在与陌生雄鼠以铁丝网相隔的情况下就可引发怀孕雌鼠流产。而在草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 和橙腹田鼠, 诱发流产需要直接接触。对于黑田鼠 (*Microtus agrestis*), 非身体接触的靠近 (以铁丝网相隔) 未能导致怀孕雌鼠流产 (Milligan, 1976)。除刺激方法不同外, 导致结果不同的另外一个原因是判定雌鼠流产的标准不同。最初 Bruce (1959) 实验中所采用的是出生幼仔的数量。后有证据显示, 陌生雄鼠气味刺激的结果, 并非是雌鼠的全部胚胎被吸收, 而是部分胚胎被吸收 (Brennan and Zufall, 2006)。此外, 暴露于陌生雄鼠气味刺激时, 即使在行为学层面上未观察到布鲁斯效应, 但是在雌鼠的子宫中却发现了滞后、尚未发育的胚泡 (Bellringer *et al.*, 1980)。

很多实验针对啮齿类中的其他物种进行了相关研究, 以验证布鲁斯效应是否是一种普遍存在的现象。在实验室条件下, 在 12 种啮齿类中 (包括田鼠属中的 7 种), 如: 拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) (Eleftheriou *et al.*, 1962)、黑田鼠 (Clarke, 1968)、草原田鼠 (Clulow and Langford, 1971)、橙腹田鼠 (Stehn and Richmond, 1975) 等验证了布鲁斯效应的存在。在陌生雄鼠气味的刺激下, 即使是没有重返发情期妊娠未终止的雌鼠的子宫中也存在着植入滞后而没有继续发育的胚泡 (Bellringer *et al.*, 1980)。因此, 评估布鲁斯效应的标准应该是受精卵发育形成的胚胎和所产胎儿数量的变化。

金色中仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 是一种典型的独居性啮齿类动物, 交配制度为混交制。于 1930 年在野外捕获并引入实验室, 逐渐发展成为一种广为应用的实验动物。雌性金色中仓鼠具有明

显的规律性动情周期, 一般为 4 d (Fitzgerald and Zucker, 1976)。在非发情期, 雌鼠对雄鼠有很强的攻击性。嗅觉通讯是金色中仓鼠的一种主要通讯方式, 它在性识别、个体识别和亲缘识别等行为中起到重要作用, 并能反映个体繁殖状态的信息。金色中仓鼠主要利用表型匹配 (Phenotype-matching) 机制来识别亲缘和非亲缘个体 (Mateo and Johnston, 2000)。金色中仓鼠胚胎植入子宫发生在受孕后的第 4 天。与其他啮齿类动物相比, 金色中仓鼠更依赖于孕酮对胚胎植入的维持 (Pratt and Lisk, 1991)。以往实验证明, 处于从属地位的怀孕雌鼠在妊娠期间直接接触处于优势地位的雌鼠, 导致了从属雌鼠流产率升高; 雌鼠交配后与陌生雄鼠直接接触 48 h 并未降低雌鼠的怀孕成功率 (Huck *et al.*, 1983)。然而, 采用胚胎数作为衡量布鲁斯效应是否存在的指标, 却没有详细报道。根据在小鼠实验中所发现的布鲁斯效应的机理, 本实验主要验证如下问题: 1) 与陌生雄鼠的短期非身体接触是否会导致雌鼠身体生理学指标的变化; 2) 金色中仓鼠是否真正存在布鲁斯效应, 即与陌生雄鼠的非身体接触, 是否会诱发交配的雌鼠胚胎发育终止, 并导致产仔率的变化。

1 材料和方法

1.1 实验动物

实验动物为北京师范大学生命科学学院饲养繁育的金色中仓鼠。初始种群购自北京维通利华实验动物技术有限公司。实验前所有动物均在 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 的温度和光照 14L: 10D (灯光在 9: 00 关闭, 19: 00 打开) 下单笼 (大小 21 cm \times 32 cm \times 16 cm) 饲养, 鼠笼垫料为碎木屑。大小鼠维持饲料 (北京科澳协力饲料有限公司) 和水按需供应。

首先选取 12 只雌鼠 (年龄 150 ± 10 d, 处女鼠), 然后, 让处于动情期的雌鼠与雄鼠合笼配对。在确定交配成功后, 随机分为实验组和对照组 (每组 $n = 6$)。实验组和对照组雌鼠在交配后分别接受陌生和配偶雄鼠的刺激。其中, 陌生和配偶雄鼠总计 8 只, 随机取自实验室内所饲养的动物。年龄 300 ± 50 d。均具有交配经验。上述雄鼠在不同的时期充当不同雌鼠的配偶和陌生刺激鼠, 雄鼠重复利用的时间间隔至少为 3 d。针对实验组雌鼠和陌生雄鼠, 为避免雌鼠对陌生雄鼠气味的熟悉性, 雄鼠与雌鼠在动物房内相对侧金属架上饲养, 两个架子相距 3 m。

1.2 实验设计

1.2.1 配对和交配

将雌鼠与雄鼠置于同一笼中，轻轻触压雌鼠尾根部，看其是否出现脊柱前凸现象，以此标准判断雌鼠是否处于发情状态 (Johnston and Peng, 2000)。此过程中雄鼠和雌鼠没有发生交配。之后将处于发情期的雌鼠与雄鼠放在同一笼中配对 24 h。24 h 后检查雌鼠阴道分泌物。用胶头滴管吸取少量生理盐水，注入雌鼠阴道口中，轻轻冲洗，将冲洗下的阴道分泌物滴加在载玻片上，附上盖玻片，用显微镜 (目镜 10 ×，物镜 40 ×) 镜检。根据是否有精子出现，验证是否有交配行为发生 (Milligan, 1976)。

1.2.2 气味刺激

刺激实验箱为小号鼠笼 (大小 26 cm × 37 cm × 17 cm)，透明有孔有机玻璃隔板 (孔径 10 mm，孔距 15 mm) 将其分为大小相同的两个隔间 (图 1)。金色中仓鼠的怀孕较其他啮齿类来说更加依赖孕酮维持，胚胎植入子宫发生在受孕后的第 4 天 (Milligan, 1976)。故本实验中，令雌鼠在交配后 24 h 接触刺激，并维持这种刺激状态 72 h，使之在交配后第 4 天结束。将雌鼠与陌生雄鼠分别放置于鼠笼的两个不同隔间中，雌雄个体可以通过嗅觉、听觉和视觉进行相互的交流。之后，将雌鼠放回其原来的笼中单独饲养。对照组的雌鼠接受配偶雄鼠的气味刺激，其他实验条件均与实验组相同。

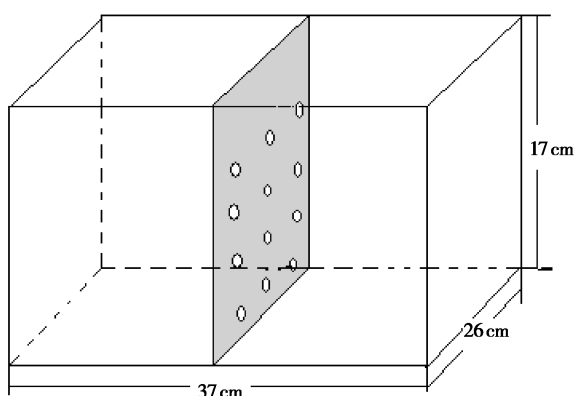


图 1 刺激实验箱 (26 cm × 37 cm × 17 cm)，透明有孔 (直径 10 mm，孔间距 15 mm) 有机玻璃隔板将其分为大小相同的两个隔间，实验时将雌鼠与雄鼠分别放置于两个不同隔间中

Fig. 1 Stimulation experiment box, separated into two similar departments by a transparent apertured plexiglas plate. Female and male were put into different chambers when they were tested

1.2.3 雌鼠解剖

在交配后第 15 天，通过腹腔注射过量 30% 氨基乙酸乙酯，将雌鼠处死。测量体重 (DT-300B 电子天平，精确度为 0.01 g)。解剖雌鼠，剥离肾上腺、脾脏、卵巢和子宫；进一步解剖子宫，观察胚胎数量，胎盘数量，计算流产率 (流产率 = (胎盘数量 - 胚胎数量) ÷ 胎盘数量) (丁隽和潘振业, 2005)。对肾上腺、脾脏、卵巢、子宫、胚胎进行称重 (Sartorius BP121S 电子天平，精确度为 0.0001 g)。各器官的相对重量为 100 g 体重的毫克数 (mg)。

1.3 数据统计与分析

首先采用单样本 Kolmogorov-Smirnov Test 检验原始数据的分布型。若符合正态分布，采用参数检验 (Independent *t*-test)；若不符合正态分布，采用非参数检验 (Mann-Whitney *U* test) 分析数据。对流产率的数据首先进行反正弦变换，然后采用 Mann-Whitney *U* test 进行比较。

所有统计分析采用 SPSS 15.0 完成。显著性标准为 0.05。

2 结果

2.1 生理学指标

与陌生雄鼠的短期间接触后，雌鼠在体重、肾上腺的绝对/相对质量、脾脏的绝对/相对质量、卵巢的绝对质量/相对质量及子宫的绝对/相对质量与对照组均不存在显著性差异 ($df = 9$, t 分别为 -0.471, -0.568, -0.641, -0.792, -0.672, 0.243, 0.109, -0.195, 0.583, P 均大于 0.05) (表 1)。

2.2 生殖状况

间接暴露于陌生雄鼠气味后，雌鼠的胚胎均重 ($t = -0.713$, $P = 0.492$, $df = 9$) 及流产率 ($Z = -0.381$, $P = 0.818$, $df = 9$) 与对照组雌鼠均无显著差异 (表 2)。

3 讨论

布鲁斯效应在小鼠中有较为深入的研究，对于刺激时间、刺激诱导流产的机理有着较为明确的定论。Bruce (1961) 发现，陌生雄鼠的刺激维持 48 h 可以最大限度地诱发雌鼠流产。小鼠在交配后的 48 h 内，是受精卵植入的关键时期。陌生雄鼠的化学信号在胚胎植入之前影响了维持怀孕状态的内分泌状况。正常情况下，交配后雌鼠的催产素浓

表 1 实验组与对照组雌鼠生理器官的重量比较 (Mean ± SD)

Table 1 Comparison of measures between experimental and control groups of females (Mean ± SD)

生理指标 Physiological index	实验组 Experiment	对照组 Control	P 值 P value	
体重 Body weight (g)	152.4 ± 13.9	157.2 ± 21.1	0.648	
肾上腺 Adrenal	绝对重量 Absolute (mg)	28.9 ± 10.6	32.9 ± 13.5	0.583
	相对重量 Relative (mg/g)	0.19 ± 0.05	0.21 ± 0.09	0.589
脾脏 Spleen	绝对重量 Absolute (mg)	128.8 ± 20.0	143.7 ± 41.6	0.447
	相对重量 Relative (mg/g)	0.84 ± 0.06	0.92 ± 0.28	0.517
卵巢 Ovary	绝对重量 Absolute (mg)	105.1 ± 37.9	84.8 ± 13.1	0.243
	相对重量 Relative (mg/g)	0.68 ± 0.18	0.54 ± 0.07	0.109
子宫 Uterus	绝对重量 Absolute (mg)	3380.8 ± 525.1	3438.2 ± 493.6	0.849
	相对重量 Relative (mg/g)	22.09 ± 1.46	21.91 ± 2.33	0.876

表 2 实验组与对照组雌鼠生殖状况的比较 (胚胎均重: Mean ± SD, 流产率: Mean ± SE)

Table 2 Comparison of reproductive results (average mass of embryo, Mean ± SD, percentage of abortion rate Mean ± SE)

between the experimental and control groups of female

生殖状况 Reproductive state	实验组 Experiment	对照组 Control	P 值 P Value
胚胎均重 (g) Average mass of embryo	1.91 ± 0.27	2.02 ± 0.26	0.492
流产率 (%) Percentage of abortion rate	3.95 ± 2.66	7.50 ± 4.79	0.818

度上升,促使黄体释放孕酮,使子宫为胚胎着床做好准备。陌生雄鼠的化学信号会诱使雌鼠催产素浓度下降,继而导致黄体生成的失败,孕酮水平降低,最终导致妊娠终止(Parkes and Bruce, 1961)。在 Bruce (1959) 最初的实验中,采用的是直接接触和间接接触两种刺激的方式。无论是哪一种方式的接触,陌生雄鼠的存在都显著地增加了怀孕雌鼠的流产率。本研究发现,交配后间接暴露于陌生雄鼠气味 48 h,并未引起雌性金色中仓鼠胚胎数和胚胎均重的显著减少。实验组大部分(66.7%)的雌鼠流产率为 0,成功受孕,与对照组情况一致。对雌鼠子宫斑检查结果也显示实验组与对照组均出现了雌鼠子宫中的胚胎数小于胎盘数的现象,表明部分胚胎可能被吸收(丁隽和潘振业, 2005)。本文研究结果与 Huck 等(1983)的结果一致。而且我们采用的是间接接触,即将雄鼠放置在由隔板分开的雌鼠笼中。这样雌雄之间不仅可以有足够的嗅觉、听觉和部分视觉的交流,而且还避免了雌鼠对陌生环境的适应过程,同时也避免因为直接接触导致妊娠雌鼠的流产。结合我们在实验室以相同方法采用小鼠进行实验发现布鲁斯效应存在的结果(刘定震,未发表数据),我们推测金色中仓鼠可能不存在布鲁斯效应,即布鲁斯效应并非实验室内的一种普遍现象。而导致这种结果的原因可能是物

种的差异。金色中仓鼠的雌鼠在发情期,可以与多个雄鼠发生交配(Huck *et al.*, 1985),而且经过多次观察,雌鼠在交配后并不形成与小鼠类似的明显的交配栓。

在进化过程中,雄性和雌性都进化出了各自的行为策略来实现个体繁殖的最大成功率。有学者从进化生物学的角度提出,布鲁斯效应是雌性进化出的应对雄性杀婴行为的一种策略(de la Maza *et al.*, 1999)。对于雌鼠而言,如果陌生雄鼠杀掉幼鼠,那么在怀孕期终止妊娠然后与新的雄性交配可以减少雌鼠不必要的生殖投入。而在混交制的种群中,雌鼠会与多个雄鼠交配,雄鼠无法辨别出自己的后代,此时杀婴现象会显著减少(de la Maza *et al.*, 1999)。在这种情况下,布鲁斯效应发生的概率也会显著变小。对自然状态下的露沼鼠(*Otomys irroratus*)种群的研究发现,妊娠终止经常在一雄多雌制的雌鼠中发生,但几乎从不在混交制的雌鼠中出现。金色中仓鼠是混交制的独居动物,每个成体有着各自的领域,性成熟的雄鼠在遇到雌鼠时会尝试和它交配,若雌鼠在发情期,会接受雄鼠;若处于非发情期,则会攻击雄鼠(Rowell, 1961)。雌鼠比雄鼠有着更强的攻击性,且在社群中常处于优势地位(Huck *et al.*, 1983)。雌鼠在交配结束后可能会与其他的雄鼠相遇或者交配(Huck *et al.*,

1985)。这也可能是导致金色中仓鼠不表现布鲁斯效应的原因之一。此外,在实验室内的研究表明,人为配对饲养时,雄鼠对幼鼠没有敌对行为或杀婴现象(Zhang *et al.*, 2008)。另有实验表明,没有性经验的雄鼠比雌鼠更能自发地表现育幼行为(Lonstein and De Vries, 2000)。由此可以推断,陌生雄鼠对怀孕期间的雌鼠可能并不构成威胁,因而雌鼠不必通过终止妊娠来减少不必要的生殖投入。

此外,气味暴露可以在多种水平上影响哺乳动物的繁殖情况。对雌性啮齿类动物的研究表明,社会胁迫可以终止动情周期,改变性行为,损害胎儿的发育,抑制泌乳等(Pratt and Lisk, 1991)。以往的研究表明,长期人为配对饲养对雌性金色中仓鼠会构成一种胁迫,配对雌鼠的肾上腺、脾脏、子宫的重量及体重都有所上升(Zhang *et al.*, 2008)。直接身体接触是构成胁迫的一个重要因素,对大鼠的研究表明,在打斗行为中被击败是对雄鼠影响最大的胁迫因素(Haller *et al.*, 1999)。本实验中,雌鼠与雄鼠之间没有直接的接触,且间接接触的时间较短(72 h)。结果显示,实验组与对照组雌鼠的体重及各项生理器官(肾上腺、脾脏、卵巢、子宫)绝对重量与相对重量都没有显著差异,陌生雄鼠的存在未对雌鼠构成胁迫。此外,实验组与对照组胚胎的均重也不存在显著差异,表明陌生雄鼠的间接接触并未对雌鼠子宫内胚胎发育构成任何不利影响。

布鲁斯效应是陌生雄性的化学信号所诱发的妊娠终止现象。经过50年来的积累,针对它的研究主要向着神经生物学和行为生态学两个方向发展。一方面,布鲁斯效应可以恰当地验证雌鼠是否对配偶雄鼠产生了记忆,成为了一个记忆形成的检验标准(Kelliher *et al.*, 2006),故以小鼠为对象开展了一系列基于布鲁斯效应的关于个体识别、个体记忆形成方面的研究;另一方面,虽然在实验室条件下布鲁斯效应在多个物种中被证明存在,但目前野外条件下的实验结论基本都不支持布鲁斯效应。本研究证明,在实验室条件下,金色中仓鼠中不存在布鲁斯效应。提供了布鲁斯效应存在的一个反例。金色中仓鼠的混交婚配制度可以从行为生态学角度解释这一现象。但本实验也存在着一一定的不足之处,即样本量较少,仅满足了有效统计分析的基本要求;仅在实验室条件下讨论了这一问题,不涉及野外环境中的情况。

综上所述,根据本实验的研究结果,金色中仓

鼠可能不存在布鲁斯效应,而且布鲁斯效应是否真的是雌性进化出的对抗雄性杀婴行为的策略,在自然界中是否真实存在,尚需要进一步结合基于野外种群的研究来探索答案。

致谢: 承蒙刘莹娟博士、门振娟硕士对相关实验技术的悉心指导与帮助,英文摘要部分由 Benjamin Bravery 阅读并修改,谨此致谢。

参考文献:

- Bellringer J F, Pratt H P M, Keverne E B. 1980. Involvement of the vomeronasal organ and prolactin in pheromonal induction of delayed implantation in mice. *Reproduction*, **59**: 223 - 228.
- Beynon R, Hurst J. 2003. Multiple roles of major urinary proteins in the house mouse, *Mus domesticus*. *Biochem Soc T*, **31**: 142 - 146.
- Brennan P, Zufall F. 2006. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature*, **444**: 308 - 315.
- Bruce H M. 1959. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature*, **184**: 105.
- Bruce H M. 1961. Time relations in the pregnancy-block induced in mice by strange males. *Reproduction*, **2**: 138 - 142.
- Chaudhuri M, Carrasco E, Kalk P, Thau R B. 1990. Urinary oestrogen excretion during oestrus and pregnancy in the Babirusa: *Babyrousa babyrousa*. *Int Zoo Yearb*, **29**: 188 - 192.
- Clarke F. 1968. Pregnancy-block in *Microtus agrestis* and induced ovulator. *Nature*, **219**: 511.
- Clulow F V, Langford P E. 1971. Pregnancy-block in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Reproduction*, **24**: 275 - 277.
- de la Maza H M, Wolff J O, Lindsey A. 1999. Exposure to strange adults does not cause pregnancy disruption or infanticide in the gray-tailed vole. *Behav Ecol Sociobiol*, **45**: 107 - 113.
- Ding J, Pan Z Y. 2005. Rat model of abortion induced by matrix metalloproteinases inhibitor1, 10 - phenanthroline. *Chinese Journal of Comparative Medicine*, **15** (4): 224 - 226. (in Chinese)
- Eleftheriou B E, Bronson F H, Zarrow M X. 1962. Interaction of olfactory and other environmental stimuli on implantation in the deer mouse. *Science*, **137**: 764.
- Fitzgerald K, Zucker I. 1976. Circadian organization of the estrous cycle of the golden hamster. *Proc Natl Acad Sci USA*, **73**: 2923 - 2927.
- Haller J, Fuchs E, Halász J, Makara G B. 1999. Defeat is a major stressor in males while social instability is stressful mainly in females: towards the development of a social stress model in female rats. *Brain Research Bulletin*, **50**: 33 - 39.
- Heske E J. 1987. Pregnancy interruption by strange males in the California vole. *J Mammal*, **68**: 406 - 410.
- Huck U, Bracken A, Lisk R. 1983. Female-induced pregnancy block in the golden hamster. *Behav Neural Biol*, **38**: 190 - 193.
- Huck U, Quinn R, Lisk R. 1985. Determinants of mating success in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) IV. Sperm competition. *Behav Ecol Sociobiol*, **17**: 239 - 252.

- Johnston R, Peng M. 2000. The vomeronasal organ is involved in discrimination of individual odors by males but not by females in golden hamsters. *Physiol Behav*, **70**: 537 – 550.
- Keller M, Baum M J, Brock O, Brennan P A, Bakker J. 2009. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behav Brain Res*, **200**: 268 – 276.
- Kelliher K R, Spehr M, Li X H, Zufall F, Leinders-Zufall T. 2006. Pheromonal recognition memory induced by TRPC2 – independent vomeronasal sensing. *Eur J Neurosci*, **23**: 3385 – 3390.
- Kenney A M, Evans R L, Dewsbury D A. 1977. Postimplantation pregnancy disruption in *Microtus ochrogaster*, *M. pennsylvanicus* and *Peromyscus maniculatus*. *Reproduction*, **49**: 365 – 367.
- Leinders-Zufall T, Brennan P, Widmayer P. 2004. MHC class I peptides as chemosensory signals in the vomeronasal organ. *Science*, **306**: 1033 – 1037.
- Lonstein J, De Vries G. 2000. Sex differences in the parental behavior of rodents. *Neurosci Biobehav Rev*, **24**: 669 – 686.
- Mahady S J, Wolff J O. 2002. A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Behav Ecol Sociobiol*, **52**: 31 – 37.
- Mateo J, Johnston R. 2000. Kin recognition and the ‘armpit effect’: evidence of self-referent phenotype matching. *P Roy Soc B – Biol Sci*, **267**: 695 – 700.
- Milligan S. 1976. Pregnancy blocking in the vole, *Microtus agrestis*. *Reproduction*, **46**: 91 – 95.
- Parkes A S, Bruce H M. 1961. Olfactory stimuli in mammalian reproduction. *Science (New York)*, **134**: 1049 – 1054.
- Pillay N, Kinahan A A. 2009. Mating strategy predicts the occurrence of the Bruce effect in the vole rat *Otomys irroratus*. *Behaviour*, **146**: 139 – 151.
- Pratt N, Lisk R. 1991. Role of progesterone in mediating stress-related litter deficits in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Reproduction*, **92**: 139 – 146.
- Rowell T. 1961. The family group in golden hamsters: Its formation and break-up. *Behaviour*, **17**: 81 – 94.
- Schadler M H. 1981. Postimplantation abortion in pine voles (*Microtus pinetorum*) induced by strange males and pheromones of strange males. *Bio Reprod*, **25**: 295 – 297.
- Serguera C, Triaca V, Kelly-Barrett J, Al Banchaabouchi M, Minichiello L. 2008. Increased dopamine after mating impairs olfaction and prevents odor interference with pregnancy. *Nat Neurosci*, **11**: 949 – 956.
- Stehn R A, Richmond M E. 1975. Male-induced pregnancy termination in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Science*, **187**: 1211 – 1213.
- Storey A E, Snow D T. 1990. Postimplantation pregnancy disruptions in meadow voles: relationship to variation in male sexual and aggressive behavior. *Physiol Behav*, **47**: 19 – 25.
- Thompson R N, McMillon R, Napier A, Wekesa K S. 2007. Pregnancy block by MHC class I peptides is mediated via the production of inositol 1, 4, 5 – trisphosphate in the mouse vomeronasal organ. *J Exp Biol*, **210**: 1406 – 1412.
- Zhang J X, Rao X P, Sun L X, Wang D W, Liu D Z, Zhao C H. 2008. Cohabitation impaired physiology, fitness and sex-related chemosignals in golden hamsters. *Physiol Behav*, **93**: 1071 – 1077.
- 丁隽, 潘振业. 2005. 基质金属蛋白酶抑制剂引起大鼠流产的实验模型. *中国比较医学杂志*, **15**: 224 – 226.