

光周期对四眼斑水龟繁殖影响

李 闯^① 汪继超^① 张 杰^① 史海涛^{①②*}

^① 海南师范大学生命科学学院 海口 571158; ^② 中国科学院成都生物研究所 成都 610041

摘要: 为探讨光周期对四眼斑水龟 (*Sacalia quadriocellata*) 繁殖的影响,于2008年10月至2009年9月对其进行光周期实验。将39只成体分成短光照组、长光照组和对照组,每个组别中样本量均为7♀、6♂。每月用超声波技术对雌性个体进行卵泡数量、大小的检测,并用X光投射法确定硬壳卵数;每半月对雄性进行录像观察。结果表明:三个实验组卵泡数量和卵泡大小表现出明显的周期性,原始卵泡从8月份开始生长发育,卵泡数量在11月份最多,尺寸在12月份也达到最大值;光周期对雌性卵泡数量和卵泡大小的发育有影响,短光照组检测到的总卵泡数高于长光照组和对照组,其中短光照组卵泡数与对照组卵泡数差异显著 ($P < 0.05$),长光照组卵泡尺寸相对于另外2个实验组显著变小 ($P < 0.01$);光周期对雌性产卵数和雄性发情强度无影响 ($P > 0.05$)。光周期对四眼斑水龟雌雄个体性腺发育的作用不同,缩短光照对雌性繁殖有促进作用,延长光照对雄性发情强度在特定阶段具有一定促进作用。

关键词: 四眼斑水龟;光周期;繁殖

中图分类号: Q955 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2013)02-193-07

The Influence of Photoperiod on the Reproduction of *Sacalia quadriocellata*

LI Chuang^① WANG Ji-Chao^① ZHANG Jie^① SHI Hai-Tao^{①②*}

^① School of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158;

^② Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract: We conducted light control experiment on 39 adult Four Eye-spotted Turtle (*Sacalia quadriocellata*) to determine the influence of photoperiod on the regulation of the seasonal gonadal cycle from October 2008 to September 2009. We divided 39 individuals randomly into 3 groups, short light group (9L:15D, 7♀, 6♂), long light group (15L:9D, 7♀, 6♂) and control group (natural light, 7♀, 6♂) and checked the number and size of follicles and number of shelled eggs by ultrasound technique and by X-ray photography each month. We also made video record on the courtship behavior of male per half-month. Follicles growth began in August and reached a maximum number in November, with maximum size in December, the result showed the periodic changes of number and size of follicles consistent with previous research. And the results also indicated that photoperiod did influence on the production of the turtles in number and size of follicles, but did not have effect on the courtship behavior of males. The total number of follicles in short control group was larger than that that in control group (LSD $P = 0.006$), but not significant between short and longer light control group ($P = 0.498$), as well as between longer lighter group and control group ($P = 0.141$); the follicle size was shorter in

基金项目 国家自然科学基金项目(No.30910103916),国家大学生创新性实验计划项目(No.081165803);

* 通讯作者, E-mail: haitao-shi@263.net;

第一作者介绍 李闯,男,硕士研究生;研究方向:龟类养殖与生态; E-mail: 376160688@qq.com。

收稿日期:2012-10-11,修回日期:2013-01-04

long light group than in control group ($P = 0.000$) and short light group ($P = 0.002$), but not significant difference was found between short and long light control groups.

Key words: *Sacalia quadriocellata*; Photoperiod; Reproduction

四眼斑水龟 (*Sacalia quadriocellata*) 为濒危物种 (赵尔宓 1998), 由于市场需求导致过度猎捕, 其野外种群数量急剧下降 (Debruin et al. 1999, Lau et al. 2000, 龚世平等 2003)。在龟类资源遭到严重破坏的状况下, 人工养殖被认为是挽救龟类灭绝的有效方法之一 (Behler 1997)。成功的繁殖不仅可以减轻野生种群的压力, 更重要的是保存物种资源, 免于灭绝的风险 (IUCN/SSC 2001)。大部分野生龟类迁移到室内驯养繁殖, 其繁殖行为表现出缺失或异常 (Kuchling et al. 1993)。本课题组对四眼斑水龟的人工驯养繁殖也有过许多尝试, 包括注射外源性激素、减少饲养胁迫、补充食物营养、改善水质、人工方法促使其冬眠 (贺斌等 2006), 其中注射外源性激素和减少饲养胁迫可促使四眼斑水龟的成功繁殖 (He et al. 2010)。

环境因子对动物的繁殖起着重要的调节作用。有关爬行动物的繁殖研究中, 温度和光周期是两个重要的环境因子 (Licht 1984)。光周期对龟鳖类繁殖的影响在种间存在着明显的不同, 许多物种的繁殖不受光周期的影响, 包括赫尔曼陆龟 (*Testudo hermanni*) (Kuchling 1982)、肯氏龟 (*Lepidochelys kempii*) (Morris 1982)、臭动胸龟 (*Sternotherus odoratus*) (Mendonca et al. 1986, Mendonca 1987)、卡罗来纳箱龟 (*Terrapene carolina*) (Vivien-Roels et al. 1988)、黄斑缘板鳖 (*Lissemys punctata*) (Sarkar et al. 1996); 有报道称光周期对锦龟 (*Chrysemys picta*) 的睾丸复苏 (testicular recrudescence) 无作用, 但对其卵黄卵泡生长起着关键作用 (Ganzhorn et al. 1983), 同时对红耳龟 (*Trachemys scripta elegans*) 的睾丸复苏也有着重要作用 (Burger 1937)。四眼斑水龟经常处于光周期紊乱或长期无光照的饲养环境中, 是否缺乏稳定的光周期而影响到其正常的繁殖? 本实验探讨了光周期对四眼斑水龟繁殖的影

响, 以便为深入研究该物种的人工繁殖及保护等问题提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验动物及分组 将来源于海南岛琼中地区并在室内驯养超过 2 年的 39 只健康成体四眼斑水龟 (21 ♀, 18 ♂), 随机分成短光照组、长光照组和对照组, 每个组别中样本量均为 7 ♀、6 ♂。实验期间 (2008 年 10 月 ~ 2009 年 9 月) 所有个体均未出现任何病患。每个实验组均饲养于 1.0 m × 1.5 m 的水池内, 水深 20 ~ 25 cm, 设置一个约 30 cm 高的隐蔽场所, 参考王志伟等 (2005) 的饲养管理方法。

1.2 实验处理

1.2.1 短光照处理组 实验个体接受 9L : 15D (L: 光照 light, D: 黑暗 dark) 的光照处理, 每天从 6:00 ~ 15:00 时为光照时间, 15:00 ~ 次日 6:00 时为无光照时间, 其光照均为自然光, 采用三合板盖在实验池子上面遮蔽光照 (光照强度 = 0 lx)。

1.2.2 长光照处理组 实验个体接受 15L : 9D 光照处理, 每天 6:00 ~ 18:00 时为光照时间, 光照为自然光, 18:00 ~ 21:00 时采用日本进口的 “Reptile Glo 5.0 Tropical Terrarium Lamp” 提供紫外光照 (光照强度 = 10 lx), 21:00 ~ 次日 6:00 时为无光照时间。

1.2.3 对照处理组 对照组个体采用自然光照和自然光周期。

1.3 测定指标

1.3.1 雌性卵泡发育 超声波检测方法参考 Rostal 等 (1998) 对肯氏龟所采用的方法, 采用韩国产 Medison SSA 8800 型彩色多普勒超声诊断仪的阴道探头 (频率 7.5 MHz) 检测雌龟卵泡发育情况, 每月对雌性个体进行超声波检测, 后文对此检测简称 B 超检测。记录检测到的卵泡数量, 检测到卵泡数 (个) 为左右鼠蹊部检测

卵泡之和(包括闭锁卵泡),调整卵泡在声像图上显示适合画面,同时使用安装的电子测径尺测得卵泡的大小(精度为 0.1 mm)。并参照 Gibbons 等(1979) X 光投射法确定硬壳卵的数量。

1.3.2 雄性发情强度 依据 Liu 等(2008)在四眼斑水龟雄性个体发情行为中所采用的标准,即舞颈、嗅闻、爬跨、追逐、交配等行为,同时参考蒋志刚(1999)全事件取样法记录发情行为。每半月采用数字监控保安系统记录个体发情求偶行为,每次录像 24 h。发情强度采用公式计算: $I = (\sum_{k=1}^n t/N \cdot T) 100\%$, 式中 I 为发情强度, n 为发情个体, t 为发情时间(单位 s), N 为组的样本量, T 为观察时间(单位 s)。

1.4 数据处理 所有数据先使用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max test 分别对数据的正态性和方差同质性进行检验。经检验,卵泡数的数据经 $1/\ln$ 转换,发情强度的数据经 \ln 转换,才符合参数统计条件。采用 One-Way ANOVA 进行卵泡数量变化、卵泡大小和发情强度的检验。非参数 Kruskal-Wallis 检验 3 个组的产卵数,描述性统计值用平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示。所有数据的统计分析用 SPSS 16.0 统计软件包完成。

2 实验结果

2.1 卵泡数量与大小的变化 2008 年 10 月至 2009 年 9 月 B 超检测 3 个实验组所有个体每月检查一次,共检测 12 次。3 个实验组卵泡数(图 1)和卵泡大小(图 2)均表现出明显的周期性变化。短光照组共检测到 193 个卵泡,卵泡数量在 5 月份最少,随后逐渐增加,11 月份卵泡数量达到最多,平均卵泡大小在 12 月份达到最大,即 $(12.5 \pm 3.3) \text{ mm} (n = 5)$;长光照组共检测到 84 个卵泡,在 5、6 月份没有检测到卵泡,8 月份卵泡开始生长发育,11 月份卵泡数量最多,1 月份卵泡大小平均值达到最大, $(9.7 \pm 2.9) \text{ mm} (n = 6)$;对照组共检测到 150 个卵泡,卵泡数量在 6 月份最少,卵泡在 9 月份开始生长发育,11 月份卵泡数量最多,12 月份卵泡平均大小达到最大,为 $(17.0 \pm 1.7) \text{ mm} (n = 7)$ 。

3 个实验组卵泡数和卵泡大小进行 One-Way ANOVA 检验分析,结果表明光周期对雌性卵泡数量 ($F = 3.984, df = 2, P = 0.021$) 和卵泡大小 ($F = 11.348, df = 2, P = 0.000$) 的发育有影响。短光照组检测到的总卵泡数量高于长光照组和对照组,长光照组卵泡大小相对于另外 2 个实验组显著变小。使用 LSD 多重比较分析,并使用标字母法进行标注,比较组间卵

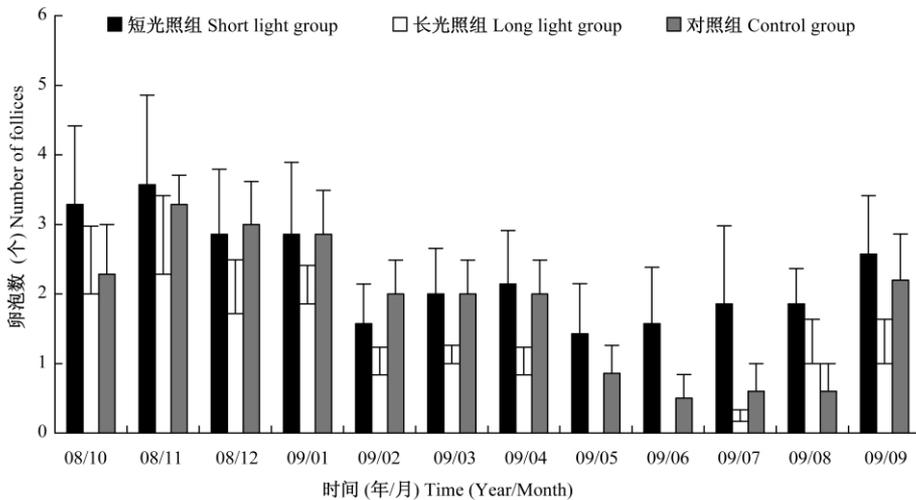


图 1 四眼斑水龟卵泡数量变化

Fig. 1 Follicle number variation between months of *Sacalia quadriocellata* under different light control

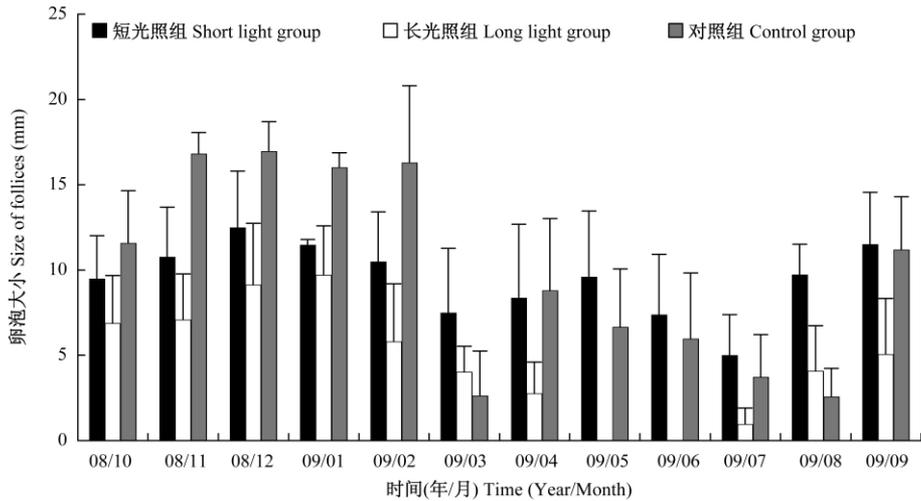


图 2 四眼斑水龟卵泡大小变化

Fig. 2 The size of follicle of *Sacalia quadriocellata* under different light control

表 1 不同组四眼斑水龟各种指标的比较

Table 1 Differences of index in different group of *Sacalia quadriocellata*

组别 Group	雌性 Female		雄性 Male
	卵泡数(个) Number of follicles	卵泡大小(mm) Size of follicles	发情强度(%) Intensity of courtship
短光照组 Short light	2.3 ± 0.3 ^{ab}	15.3 ± 0.6 ^a	0.56 ± 0.21 ^a
长光照组 Long light	1.1 ± 0.2 ^b	12.2 ± 1.0 ^b	1.27 ± 0.43 ^a
对照组 Control	1.9 ± 0.1 ^b	17.0 ± 0.6 ^a	0.89 ± 0.27 ^a
F 值 F value	3.984 [*]	11.348 ^{**}	0.757

各指标每一竖列内的不同字母表示在不同光周期下 3 个组有显著性差异; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 表示单因素方差分析结果。

For every index different letters in the vertical column represent the significant difference among three groups at different photoperiod.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ indicate the result of One-Way ANOVA.

泡数和卵泡大小的差异(表 1),短光照组卵泡数与对照组卵泡数差异极显著($P = 0.006$),长光照组卵泡数与短光照组($P = 0.498$)、对照组($P = 0.141$)差异不显著;长光照组卵泡大小与短光照组($P = 0.002$)、对照组($P = 0.000$)差异极显著,短光照组卵泡大小与对照组卵泡大小差异不显著($P = 0.056$)。

2.2 产卵数 经 X 光检测硬壳卵数,短光照组 7 只雌性中 3 个个体产卵(42.9%),分别产卵 1 枚、2 枚、3 枚;长光照组 7 只雌性中仅 1 个个体产卵(14.3%),产卵 2 枚;对照组 7 只雌性中 5 个个体产卵(71.4%),分别产卵 1 枚、2 枚、2 枚、3 枚、4 枚。经非参数 Kruskal-Waillis 检验,3 个实验组产卵数差异不显著($\chi^2 =$

4.57, $df = 2$, $P = 0.102$)。

2.3 发情强度 3 个实验组在 7 月份均有发情高峰,之后发情强度逐渐减弱,但长光照组还在 3、5 月份存在发情高峰(图 3)。经录像观察发现,短光照组 5 只雄性表现出发情行为,发情强度为 $0.56\% \pm 0.21\%$ ($n = 60$),并未观察到交配行为;另外 2 个实验组的实验个体均表现出发情行为,长光照组发情强度为 $1.27\% \pm 0.43\%$ ($n = 60$),对照组发情强度为 $0.89\% \pm 0.27\%$ ($n = 60$),其中长光照组观察到交配行为。对 3 个实验组的发情强度进行 One-Way ANOVA 检验分析,结果表明光周期对雄性发情强度无影响($F = 0.757$, $df = 2$, $P = 0.473$),在统计上无差异显著性,但长光照组观察到的

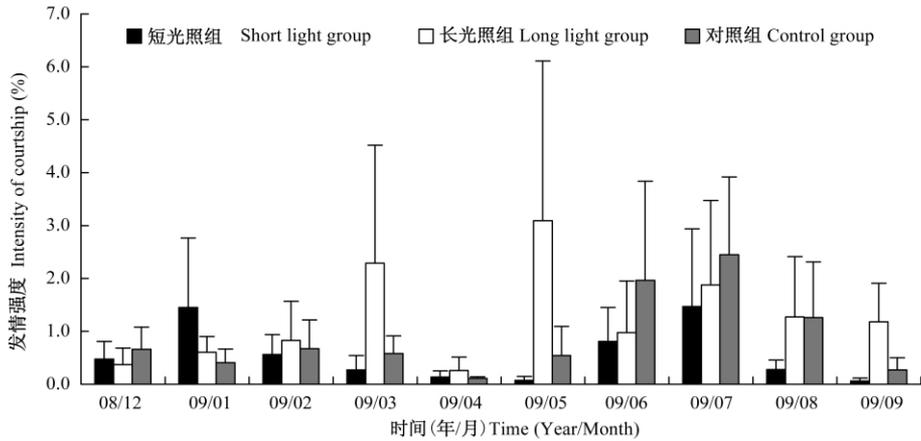


图3 四眼斑水龟发情强度变化图

Fig. 3 Courtship intensity variation of male *Sacalia quadriocellata* under different light control

交配次数和日发情时间有增强趋势。

3 讨论与分析

3.1 光周期对雌性繁殖的影响 3个实验组卵泡数量和卵泡大小表现出明显的周期性变化,与组织学研究结果一致(傅丽容等2006),说明其繁殖周期受内源因素调节而非外源因素的影响,达到卵泡数量和卵泡大小的最大值的时间推后一些,其原因可能是组织学研究时间间隔尺度大,超声检测时间间隔短,更加准确表达繁殖周期。光周期对雌性卵泡数量和卵泡大小的发育有影响,短光照组检测到的总卵泡数量高于其他2个实验组,且短光照组总卵泡数与对照组总卵泡数差异显著($P < 0.05$),这可能是由于缩短光照时间促使其分泌的褪黑激素(melatonin, MT)浓度增加,抑制促乳素(prolactin, PRL)释放,刺激促性腺激素释放激素(gonadotrophin releasing hormone, GnRH)和促性腺激素释放增加,性腺活动加强。而延长光照时间MT浓度降低,PRL浓度升高,从而使GnRH和促性腺激素释放作用减弱或停止,性腺活动受抑制(朱士恩2006),因此长光照组表现出相对抑制作用。长光照组卵泡尺寸相对于另外2个实验组显著变小($P < 0.01$),其原因可能是过度的光照扰乱了其正常的生理活动周期,影响其日常摄食活动,摄食量下降,进而影响卵的质量(周显青等2000)或者是不能引起

排卵前LH(促黄体素,luteinizing hormone)峰,促使卵泡闭锁(朱士恩2006),闭锁卵泡相对于其他发育阶段的卵泡要小些(胡茂钜等2010)。

光钝化(photo-refractoriness)是指一种生理状态,被认为是在长期的刺激性光照作用下,下丘脑光感受器将光能转化为神经冲动的活性下降,无法维持高水平的促性腺激素分泌造成的,其性腺也自发地开始萎缩,并对以前具有刺激性作用的光照失去反应(Siopes1997)。长时间刺激四眼斑水龟可能诱使其处于光钝化状态。消除鸟类光钝化状态的典型方法是采用短光照处理,然后通过施以刺激性光照恢复其产卵(Siopes1998)。本次3个实验组的产卵数组间差异不显著($P > 0.05$),短光照组产卵个体及产卵数均高于长光照组,但均不及对照组,其原因可能是没有达到最适时间比例(L:D),因而没有完全消除光钝化。

3.2 光周期对雄性发情行为的影响 性行为是雄性动物生殖功能的重要指标之一,性行为又受血浆睾酮含量的影响。3个实验组在7月份均有发情高峰,之后发情强度逐渐减弱。但长光照组还在3、5月份存在发情高峰,其原因可能是在特定阶段延长光照的刺激,内分泌器官对睾丸间质细胞起调节作用,使其分泌睾酮的能力增强,同时诱导腺垂体分泌促性腺激素,增强雄激素的产生,促进精子生成(张振汉等2007),表现为长光照组在发情强度上的增强

和发情时间上的提前。有关爬行动物的繁殖研究中,温度和光周期是两个重要的环境因子(Licht 1984)。统计分析结果表明,光周期对不同组别的雄性发情强度无影响($P > 0.05$),这与其他龟鳖类研究结果一致,而温度是影响其性腺发育的主要因子(Kuchling 1982, Mendonca et al. 1986, Vivien-Roels et al. 1988)。即使Burger(1937)报道光周期对红耳龟的睾丸复苏起着重要作用,也是在缺失复杂的温度条件下解释其结果的(Licht 1972)。推测温度也许是影响四眼斑水龟雄性性腺发育的主要因子。此外,紫外光照是龟鳖类饲养繁殖中不可或缺的,其主要作用是促进维生素D₃的合成和杀死体表上的病原微生物(Ferguson et al. 2003)。不适当的紫外光照易使龟鳖患病,如代谢性骨病(metabolic bone disease)、腐甲病(ulcerative dermatitis),同时高质量的紫外光照对饲养稚龟、幼龟和怀孕雌龟的健康起到保护作用,甚至对印度星龟(*Geochelone elegans*)的繁殖起到一定的促进作用(Adkins et al. 2003)。长光照组使用紫外光作为外源光照(光照时间3 h,光照强度10 lx),此种紫外光照是否对四眼斑水龟的繁殖有影响,有待进一步科学研究。

有关光周期对龟鳖类同一物种雌雄性腺发育作用不一致的研究,仅见对锦龟的报道(Ganzhorn et al. 1983)。光周期对四眼斑水龟雌雄个体性腺发育的作用不同,缩短光照对雌性繁殖有促进作用,延长光照对雄性发情强度在特定阶段具有一定促进作用。这对该物种的人工驯养繁殖具有理论和实践指导意义。

致谢 海南师范大学生命科学学院洪美玲、傅丽容老师在实验中提出宝贵意见, Jennifer Sheridan 帮助修改英文摘要, 贺斌、刘宇翔、陈义、梁茜茜等同学在实验和论文修改中给予大力帮助,在此一并感谢。

参 考 文 献

- Adkins E, Driggers T, Ferguson G W, et al. 2003. Ultraviolet Light and Reptiles, Amphibians. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*, 13(4): 27-37.
- Behler J. 1997. Troubled Times for Turtles. *Conservation, Restoration and Management of Tortoises and Turtles: An International Conference*, State University of New York Purchase, NY, New York Turtle and Tortoise Society and the WCS Turtle Recovery Program.
- Burger J W. 1937. Experimental sexual photoperiodicity in the male turtle, *Pseudemys elegans* (Wied). *The American Naturalist*, 71(736): 481-487.
- Debruin R W F, Artner H G. 1999. On the turtles of Hainan Island, Southern China. *Chelonian Conservation and Biology*, 3(3): 479-486.
- Ferguson G W, Gehrmann W H, Karsten K B, et al. 2003. Do panther chameleons bask to regulate endogenous vitamin D₃ production? *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(1): 52-59.
- Ganzhorn D, Licht F. 1983. Regulation of seasonal gonadal cycles by temperature in the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Copeia*, 1983(2): 347-358.
- Gibbons J W, Greene J L. 1979. X-ray photography: A technique to determine reproductive cloning freshwater turtles. *Herpetology*, 35(1): 86-89.
- He B, Liu Y X, Shi H T, et al. 2010. Captive breeding of the Four-eyed Turtle (*Sacalia quadriocellata*). *Asian Herpetological Research*, 1(2): 111-117.
- IUCN/SSC. 2001. Conservation Breeding Specialist Group. IUCN Asian turtle workshop: Developing conservation strategies through captive management. Final Report. Apple Valley, MN, USA. 1-160.
- Kuchling G. 1982. Effect of temperature and photoperiod on spermatogenesis in the tortoise, *Testudo hermanni hermanni* Gmelin. *Amphibian-Reptilian*, 2(4): 329-341.
- Kuchling G, Brandshaw S D. 1993. Ovarian cycle and egg production of the western swamp tortoise *Pseudemys umbrina* (Testudines: Cheloniidae) in the wild and in captivity. *Journal of Zoology*, 229(3): 405-419.
- Lau M, Shi H T. 2000. Conservation and trade of terrestrial and freshwater turtles and tortoises in the People's Republic of China//van Dijk P P, Stuart B L, Rhodin A F J et al. *Asian turtle trade: proceedings of a workshop on conservation and trade of freshwater turtles and tortoises in Asia*. Chelonian Research Monographs, 2. Lunenburg, Massachusetts, USA: Chelonian Research Foundation, 30-38.
- Licht P. 1972. Problems in experimentation on timing mechanisms for annual physiological cycles in reptiles // South F E, Hannon J P, Willis J R, et al. *Hibernation-Hypothermia IV Symposium*. Amsterdam: Elsevier Public Corporation, 681-712.

- Licht P. 1984. Seasonal cycles in reptilian reproductive physiology // Lamming G E. Marshall's Physiology of Reproduction. 4th ed. Edinburgh and New York: Churchill Livingstone, 206 - 282.
- Liu Y X, He B, Shi H T, et al. 2008. An analysis of courtship behaviour in the four-eyed spotted turtle, *Sacalia quadriocellata* (Reptilia: Testudinata: Batagurinae). *Amphibia-Reptilia*, 29(2): 185 - 195.
- Mendonca M T. 1987. Photothermal effects on the ovarian cycle of the musk turtle, *Sternotherus odoratus*. *Herpetologica*, 43(1): 82 - 90.
- Mendonca M T, Licht P. 1986. Photothermal effects on the testicular cycle in the musk turtle, *Sternotherus odoratus*. *Journal of Experimental Zoology*, 239(1): 117 - 130.
- Morris Y A. 1982. Steroid Dynamics in Immature Sea Turtles. Texas: Texas A & M University, College Station, Master's thesis, 1 - 162.
- Rostal D C, Owens D W, Grumbles J S, et al. 1998. Seasonal reproductive cycle of the Kemp's Ridley sea turtle (*Lepidochelys kempi*). *General and Comparative Endocrinology*, 109(2): 232 - 243.
- Sarkar S, Sarkar N K, Das P, et al. 1996. Photothermal effects on ovarian growth and function in the soft-shelled turtle *Lissemys punctata punctata*. *The Journal of Experimental Zoology*, 274(1): 41 - 55.
- Siopes T D. 1997. Transient hypothyroidism reinitiates egg laying in turkey breeder hens: termination of photorefractoriness by propylthiouracil. *Poultry Science*, 76(12): 1776 - 1782.
- Siopes T D. 1998. Absence of a seasonal effect on the critical day lengths for photorefractoriness in turkey breeder hens. *Poultry Science*, 77(1): 145 - 149.
- Vivien-Roels B, Pévent P, Claustrat B. 1988. Pineal and circulating melatonin rhythms in the box turtle, *Terrapene carolina triunguis*: effect of photoperiod, light pulse, and environmental temperature. *General and Comparative Endocrinology*, 69(2): 163 - 173.
- 傅丽容, 洪美玲, 史海涛, 等. 2006. 四眼斑水龟雌性生殖器官组织结构的季节变化. *四川动物*, 25(2): 360 - 263.
- 龚世平, 徐汝梅, 史海涛. 2003. 海南岛淡水龟类区系特点及保护优先性分析. *动物学杂志*, 38(6): 68 - 71.
- 贺斌, 刘宇翔, 史海涛, 等. 2006. 四眼斑水龟低温胁迫条件下体重与形态特征的初步研究. *四川动物*, 25(2): 357 - 360.
- 胡茂柜, 贺斌, 马永刚, 等. 2010. 四眼斑水龟卵泡和卵的超声波扫描研究. *四川动物*, 29(1): 75 - 77.
- 蒋志刚. 1999. 动物行为的实时记录. 北京: 中国科技出版社, 702 - 707.
- 王志伟, 洪美玲, 史海涛, 等. 2005. 人工饲养条件下四眼斑水龟的食性研究. *四川动物*, 24(2): 218 - 221.
- 张振汉, 张志旺, 于洪川. 2007. 缺乏光照对雄性小鼠性腺发育的影响. *甘肃畜牧兽医*, 37(4): 2 - 5.
- 赵尔宓. 1998. 中国濒危动物红皮书: 两栖爬行类. 北京: 科学出版社, 120 - 121.
- 周显青, 牛翠娟, 李庆芬. 2000. 光照对水生动物摄食、生长和存活的影响. *水生生物学报*, 24(2): 178 - 181.
- 朱士恩. 2006. 动物生殖生理学. 北京: 中国农业出版社, 4 - 72.