

# 鸟类的周期性繁殖及其神经内分泌机制\*

王学斌<sup>①</sup> 李东风<sup>②\*\*</sup>

(<sup>①</sup>东北师范大学生命科学院 长春 130024; <sup>②</sup>华南师范大学生命科学院 广州 510631)

**摘要:**大多数鸟类的繁殖活动具有明显的周期性。影响鸟类繁殖活动的主要因素是光周期,传统观点认为可促进繁殖活动的长日照能导致许多鸟类的生殖系统处于光不应状态;非光周期因素如食物的多寡、环境温度等其它条件也可影响特殊生活环境中的鸟类的繁殖活动。鸟类的周期性繁殖是环境因素导致神经内分泌过程改变的结果,受下丘脑-垂体-性腺轴的调节,其中下丘脑的促性腺激素释放激素(GnRH)起重要作用。

**关键词:**周期性繁殖;光不应;光敏感;神经内分泌;鸟类

**中图分类号:**Q955 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2002)03-79-05

## Factors Affecting Neuroendocrine Mechanisms of Avian Periodical Reproduction

WANG Xue-Bin<sup>①</sup> LI Dong-Feng<sup>②</sup>

(<sup>①</sup> College of Life Science, Northeast Normal University Changchun 130024;

<sup>②</sup> College of Life Science, Huanan Normal University Guangzhou 510631, China)

**Abstract:** There are evident periodicities in the reproduction of most species of birds. The photoperiod is a main influencing factor. Long days that have been traditionally considered to enhance their reproduction can cause the reproduction systems of many bird species to become photorefractory. Other factors such as the amount of food and temperature in environment may also affect avian reproduction in special habitation. The periodical reproduction in birds results from the changes of neuroendocrine, which is induced by environment, and modulated by hypothalamo-pituitary-gonadal axis. In this process, gonadotropin-releasing hormone(GnRH) from hypothalam may play an important role.

**Key words:** Periodical reproduction; Photorefractory; Photosensitivity; Neuroendocrine; Avian

自然条件下生活的鸟类大都有明显的周期性繁殖过程。在非繁殖期,其性腺萎缩,可起到减轻体重的作用。许多鸟类于春季或夏初恢复性腺发育,进行繁殖,繁殖期约1~3个月;生活于特殊环境如赤道和两极地区的一些鸟类可具有较长的繁殖期,例如南大西洋的燕鸥繁殖期约9个多月,而南极的王企鹅繁殖期则长达14~19个月<sup>[1]</sup>。鸟类的繁殖习性主要受其生活的环境如光周期、食物供应等的调控。

早在1925年,Rowan就指出,生活环境中光周期的变化能对灯芯草雀(*Junco hyemalis*)生殖系统的活动产生重要影响<sup>[2]</sup>。在一年内,多数成年鸟类的性腺体积、

重量和组织结构都发生显著的周期性变化。光周期的变化引起鸟类神经内分泌过程改变,从而导致其繁殖的周期性变化。比如,在长日照影响下,鹌鹑(*Coturnix coturnix*)下丘脑释放的促性腺激素释放激素(Gn-

\* 国家自然科学基金资助项目(No.39570195),教育部科学技术研究重点项目(No.01062);

\*\* 通讯作者, Email: dli@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 王学斌,男,35岁,副教授,在读博士;研究方向:比较生理学及神经生理学。

收稿日期:2001-11-29,修回日期:2001-12-31

RH)<sup>[3,4]</sup>增多,脑垂体释放的促性腺激素(LH和FSH)随之增多,使性腺生长,引起生殖活动。这一过程是典型的下丘脑-垂体-性腺轴的调节机制。然而,近几年的研究表明,不同鸟类对光周期变化的反应有很大差异,即光周期所引起的生殖活动具有相当大的可变性<sup>[5,6]</sup>。另外,虽然光周期所引起的生殖变化现象非常普遍,但光周期并非惟一的生殖调节机制。某些种类鸟的繁殖活动可以随其它环境条件的改变而变化,即具有随机繁殖的方式:光周期之外的刺激如环境温度、食物供应、交配条件和繁殖领域等对生殖行为也具有深刻影响。生殖活动的改变都是神经内分泌活动改变的结果<sup>[7,8]</sup>。

## 1 光周期等环境因素影响鸟类的生殖活动

### 1.1 光周期的影响

在已知的影响鸟类生殖活动的诸多因素中,一般认为光周期是首要的因素。即使在某些特殊种类,如生活在沙漠地区的斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*),其生殖活动主要与雨季有关,一般认为不受光周期的影响,但若人为地将斑胸草雀置于长日照,其生殖活动也明显增多<sup>[9]</sup>。又如生活于低纬度地区的斑纹食蚁鸟(*Hylophylax naevioides*),其生活环境中光周期的年度变化相对较小,自然条件下的繁殖活动似与光周期无关;但在笼养条件下人为地增加长日照,其生殖活动也有所增多<sup>[10]</sup>。因此,很可能所有鸟类的繁殖活动都与日照长度有一定关系<sup>[11]</sup>。

Wilson等认为,光照信息对鸟类下丘脑-垂体-性腺轴的影响并不是通过视网膜和松果体的光受体(photoreceptors)传送的,而是由位于(或靠近)外隔区和下丘脑结节区的深部脑受体(deep encephalic receptors)来完成<sup>[12,13]</sup>。在原鸽(*Columba livia*),这些受体与视杆、视锥细胞受体的特征相似<sup>[14]</sup>。

传统观点认为,长日照可导致鸟类生殖腺发育,生殖活动加强,这种现象称为光敏感(photosensitivity)。但在许多刚刚结束繁殖活动的鸟类,长日照并不能继续保持其生殖活动。相反,可导致性腺萎缩,并使性腺逐渐停止对长日照的反应,即性腺不再发生变化,这种现象称为光不应(photorefractory)。

典型种类光不应的形成和发展是在夏季,此时的日照长度尚远远超过春天刺激性腺发育的日长,但其性腺却逐步萎缩<sup>[15]</sup>。这显然与传统的“长日照刺激性腺生长”的观念相左。造成这种现象的可能原因至少有以下两点:首先,夏季出现光不应,可使鸟在秋季(不适宜繁殖)到来之前预先减弱以至停止生殖活动。其

次,能从容地完成生殖周期中的其它重要行为,如换羽、迁徙及增肥(贮存能量)等<sup>[16]</sup>。

光周期所诱导的性腺变化反应有两种类型:绝对光不应与相对光不应。有些鸟类如欧椋鸟、灯芯草雀、白冠雀及北美树雀等,在繁殖期末逐渐形成光不应;只要一直处于长日照条件下,其性腺就一直保持光不应状态。这称为绝对光不应(absolutely photorefractory)。要消除绝对光不应,恢复光敏感,需要首先进入短日照,然后再回到长日照中<sup>[17]</sup>。另有些鸟类如日本鹌鹑和欧洲鹌鹑,在繁殖季节过后,如果继续长期处于长日照(超过12h),性腺则保持成熟状态,并不发生自然萎缩;只有进入短日,其性腺才开始萎缩;再由短日进入长日,性腺就立即开始恢复。由于这种原因,一些作者将鹌鹑的这种生殖变化称为相对光不应(relatively photorefractory)<sup>[18]</sup>。但是,还有一种情况如麻雀,繁殖季节过后,处于夏季的长日照,睾丸萎缩,大约持续45d左右,不再对长日发生反应,说明正处于绝对光不应状态;自然条件下至9月份开始恢复光敏感,但此时的光照使性腺体积小,故也将其称为相对光不应<sup>[19]</sup>。

### 1.2 其它因素的影响

光周期是影响鸟类生殖活动的重要因素,但并非在所有鸟类的生殖周期中都起同等重要的作用。有些鸟类适应独特的生活环境而形成了灵活多变的繁殖方式,其生殖周期延长<sup>[7]</sup>。一般来说,生活在低纬度地区的种类,光周期的年变化不大,其生殖活动具有很大的灵活性;生活于极端环境中的种类,由于环境条件的限制,生殖活动具有随机变化的特点。比如生活于干旱少雨环境中的斑胸草雀,虽然也保持对光周期发生反应的能力,但自然条件下,主要利用非光周期的环境条件的改变(如雨量或与雨量有关的环境变化)及时安排生殖活动<sup>[9]</sup>。又如,以松籽为食的交嘴雀(*Loxia leucoptera*),主要利用环境中食物的多寡调整其繁育周期,因而在一年中从冬末到夏末的大部分时间里都能进行繁殖<sup>[8]</sup>。

能够进行随机繁殖的鸟类常常被认为能在一年的任何时间繁殖。但实际情况并非完全如此。比如交嘴雀,虽然其繁育期比生活于中、高纬度的鸟类长得多,但仍表现出明显的季节性;很少在秋天繁殖,虽然秋天的食物非常富足。它们利用这一时期进行换羽等其它重要生命活动,而性腺发生萎缩<sup>[20,21]</sup>。

## 2 周期性繁殖的神经内分泌机制

鸟类周期性繁殖是神经-体液因素调节的结果。目前认为,下丘脑分泌的促性腺激素释放激素(GnRH)在调节鸟类的生殖变化过程中起关键作用。

**2.1 绝对光不应** 光诱导产生的光不应与 GnRH 分泌之间具有明显相关性。在欧椋鸟,光不应的重要早期特征之一就是 GnRH 分泌量减少。此时,下丘脑的细胞仍然可以将部分 GnRH 释放入垂体,但数量较少,不足以导致垂体促性腺激素的分泌,从而也就无法加强或维持性腺的机能<sup>[17]</sup>。那么,下丘脑的 GnRH 分泌为何会减少呢?实验发现,与处于性腺成熟状态的欧椋鸟相比,处于光不应状态的、性腺退化完全的欧椋鸟,其下丘脑的 GnRH 细胞接受更多的突触传入;但在性腺萎缩尚未完成之前,二者则没有什么差别<sup>[22]</sup>。这表明,在光不应的形成过程中,脑的某些部位向下丘脑发出纤维,其作用可能是维持其光不应状态,但并不能抑制 GnRH 的产生。GnRH 分泌的抑制应另有他因。甲状腺激素和雄性激素可能是重要的影响因素<sup>[23]</sup>。

Wilson 发现,自然条件下,美国树雀 (*Spizella arborea*) 的生殖系统在光敏感和光不应状态之间变换,具有明显的光周期性。在人工模拟的光周期中,可完成睾丸生长、萎缩、光不应及换羽、光敏感的恢复等连续过程,而且这一过程可以在视觉和松果体缺失的情况下产生。但若摘除甲状腺,这样的周期就不能发生。甲状腺切除实验表明,树雀的周期性繁殖以及繁殖后的换羽过程依赖于甲状腺,而且这些事件早在繁殖期就已“计划”好了。光诱导的性腺生长先是依赖于甲状腺激素的存在,即由甲状腺激素启动其繁殖周期;然后,睾丸的生长以及光不应或换羽等都不再需要甲状腺激素<sup>[23]</sup>。

Dawson 的实验则指出,睾酮在控制雄鸟繁殖的神经内分泌过程中具有重要作用。正常的雄性椋鸟,大都经历睾丸生长、萎缩、光不应、换羽及重建的光敏感等周期性过程。但去势的椋鸟则对光周期变得不敏感,血浆 LH 下降,换羽时间不集中,很少呈现周期性。实验条件下,正常雄性的一个繁殖周期大约是 15 月, LH 的变化大致和睾丸的变化一致;而去势鸟的血浆 LH 没有明显的周期性<sup>[24]</sup>。

灯芯草雀在 6 月末受长日影响而处于光不应状态,其血浆 LH 浓度急剧下降,睾丸质量迅速减小,但此时下丘脑中的 GnRH 细胞数量以及 GnRH 前体的数量并没有降低。这似乎表明,光不应状态下,GnRH 释放量减少,但在下丘脑中的合成量并未减少。如果是这样,与光敏感的鸟相比,处于光不应状态的鸟下丘脑细胞内应贮存更多的 GnRH。但免疫组化实验观察并未发现二者有差别。因此,光不应状态下,GnRH 释放量的减少还是应归咎于 GnRH 合成量的减少<sup>[25]</sup>。实验发现,一般情况下,长期处于长日照而导致绝对光不应的

鸟,其下丘脑内的 GnRH 贮量减少<sup>[26]</sup>。

**2.2 相对光不应** 对鹌鹑进行笼养而人为设定光照。先给予长期短日照,使其处于光不应状态。然后根据实验目的给予一定的长日照。结果表明,即使仅置于长日照中 1 d,其血液中也测到与之相关的神经内分泌波动;在处于长日照的第 23 h,可首次测得 LH 的分泌,其后的第 2~4 d 处于分泌高峰,而且 LH 的分泌可一直持续 2 周;在第 22.5~23 h, GnRH 的分泌增加 80%。直至第 14 d, GnRH 的释放量才恢复到原来的水平<sup>[27]</sup>。将性腺已经萎缩的鹌鹑置于短日照 25 d,脑内的 GnRH 贮量比长期处于长日照的多,即处于长日照的鸟转入短日照时, GnRH 停止释放,富集于脑细胞中。也就是说,处于相对光不应状态的鹌鹑,下丘脑内 GnRH 的含量并没有显著降低<sup>[27]</sup>。GnRH 在下丘脑内贮存可促进生殖系统继续对环境因子发生反应,并有助于解释为什么相对光麻木的鹌鹑转入足够的长日照很快即可恢复生殖发育。

日本鹌鹑繁殖活动的结束不仅有赖于光周期的变化(从长日转向短日),而且也依赖于温度的变化(温度下降)。Tsuyoshi 等对北美鹑 (*Collinus virginianus*) 和亚洲蓝鹌鹑 (*Coturnix chinensis*) 进行了实验。实验中,将鸟从具有适宜温度的长日(LD)转入冷温长日(Ldcold)、适温短日(SD)或冷温短日(SDcold)。结果,转入适温短日和冷温短日的北美鹑血液 LH 水平下降,睾丸萎缩;但同时,转入冷温长日的鸟也能观测到 LH 的下降和睾丸萎缩现象。而亚洲蓝鹌鹑即使处于适温短日中,循环 LH 也并不下降,睾丸也不萎缩。这些结果表明,繁殖活动的结束与其生活环境中的温度有关<sup>[28]</sup>。

在麻雀,长期处于夏季 LD 中,下丘脑的 GnRH 产生和释放量减少,性腺萎缩;继续暴露于长日照至 9 月份,下丘脑 GnRH 量不再变化,性腺体积不再减小,正处于绝对光不应期;若在此时人为地减短日长,则性腺继续萎缩,脑内 GnRH 的含量也在继续减少,处于相对光不应状态<sup>[19,29]</sup>。

**2.3 随机繁殖** 自然条件下,交嘴雀的性腺在 5 月份较大,1 月和 10 月份则较小。但在一年中,其脑内 GnRH 细胞的数目及含有 GnRH 纤维的脑区都没有季节性变化。在秋天,其性腺萎缩,血浆中睾酮浓度较低,但此时其脑内却有相对较高的 GnRH 水平,说明此时 GnRH 并未释放<sup>[20,30]</sup>。秋天是食物供应非常丰富的季节,日照长度也长于其可以进行繁殖的冬末,脑内又有同样高水平的 GnRH,但它们却不能繁殖。这是一个非常有趣的现象。其具体生理机制尚不清楚。有人认为,在繁殖活动较为灵活的种类,光周期之外的其它刺激

如食物等可诱导下丘脑释放足量的 GnRH,以完全激活生殖系统,而 GnRH 系统对这些刺激的敏感性随季节而变化(这一点类似于其它鸟类对光周期的反应)。比如,在完成一个生殖周期后,鸟脑内的 GnRH 系统对这些非光刺激的敏感性较低,GnRH 积聚于下丘脑细胞,但不能足量释放以刺激 LH 和 FSH 的生成和分泌,因而生殖系统处于休眠状态;随着秋季的流逝及早冬的到来,虽然日长尚短,但对非光因素逐渐敏感,在食物适宜的情况下,生殖系统恢复发育<sup>[11]</sup>。免疫组化证据也表明,11 月和 12 月份的交嘴雀血液 LH 和睾酮水平都升高<sup>[20,31]</sup>。另外,有的研究者认为,生乳素可能是导致秋季性腺萎缩的重要因素:在夏季和早秋,交嘴雀体内的生乳素分泌逐渐增多。生乳素的分泌有可能是光诱导的结果<sup>[31]</sup>。

所以,随机繁殖的鸟类进化出了独特的对特殊的非光周期因子的高敏感性,使它们能够尽可能充分地利用环境资源,从而在特殊环境中得以维持种群的繁衍和旺盛。

虽然这些种类的生殖活动具有随环境条件而变化的灵活性,但在笼养时,它们也可利用光周期安排其生殖活动,表现出明显的性腺萎缩-恢复周期。比如,从短日照转至长日照的雄性交嘴雀,与一直处于长日照的同类相比,血浆 LH 水平较高,睾丸体积较大<sup>[30]</sup>。这表明,虽然由于食物等环境条件的限制,使这些鸟类的繁殖活动不得不随之变化,光周期诱导的生殖反应(光不应或光敏感)有所减弱,但仍保留有这种潜能。另外,在繁殖活动不甚灵活的一些种类,如 Harris 雀(*Zonotrichia querula*),虽然非光因子可影响其 GnRH 系统,但其生殖发育和萎缩主要还是受日照长度的影响。在这些种类,光不应期之后的光敏感恢复是逐渐进行的:建立在受短日照影响的基础之上,而且与下丘脑 GnRH 的丰富贮藏量有关。一旦光敏感性大部或全部恢复,长日照就可引起 GnRH 的大量释放而导致生殖活动的发生<sup>[6,32]</sup>。

综上所述,光周期对大多数鸟类的生殖周期具有重要影响。这种影响主要是通过下丘脑-垂体-性腺轴实现的,其中下丘脑 GnRH 的释放量是决定性因素。鸟类生殖系统对光周期的反应可分为光不应和光敏感两个阶段。其中对光的不应又有绝对不应和相对不应两种类型。在鸟类,严格依赖于光周期信息进行的周期性生殖活动是普遍的,但并非是惟一的机制,其它如食物、雨量等在刺激某些鸟类的生殖周期中起重要作用,它们的影响也可能与丘脑-垂体-性腺轴直接相关。控制和调节 GnRH 分泌的具体机制尚待解决。虽然近来

发现有许多神经递质和调质可调节 GnRH 的合成,但还缺乏细节描述<sup>[11]</sup>。

## 参 考 文 献

- [1] 王所安,和振武主编. 动物学专题. 北京:北京师范大学出版社,1991.177~178.
- [2] Rowan W. Relation of light to bird migration and developmental changes. *Nature*, 1925, **115**:494~495.
- [3] Silverin B, Viebke P A. Low temperatures affect the photoperiodically induced LH and testicular cycles differently in closely related species of tits (*Parus* spp.). *Hormones and Behavior*, 1994, **28**:119~206.
- [4] Silverin B, Massa R, Stokkan K A. Photoperiodic adaptation to breeding at different latitudes in Geits. *General and Comparative Endocrinology*, 1993, **90**:14~22.
- [5] Dawson A. Photoperiodic control of gonadotropin-releasing hormone secretion in seasonally breeding birds. In: Rao P, Peter R E ed. *Neural Regulation in the Vertebrate Endocrine System*. New York: Academic Plenum Pub, 1999.141~159.
- [6] Dawson A, Goldsmith A R. Changes in gonadotrophin-releasing hormone(GnRH-1) in the pre-optic area and median eminence of starlings (*Sturnus vulgaris*) during the recovery of photosensitivity and during photostimulation. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1997, **111**:1~6.
- [7] Hahn T P, Boswell T, Wingfield J C *et al.* Temporal flexibility in avian reproduction: patterns and mechanisms. *Current Ornithology*, 1997, **14**:39~80.
- [8] Benkman C W. White-winged crossbill. In: Poole A, Gill F ed. *The Birds of North America*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences, 1992. 18.
- [9] Bentley G E, Spar B D, Macdougall-Shackleton S A *et al.* Photoperiodic regulation of the reproductive axis in male zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *General and Comparative Endocrinology*, 2000, **117**:449~455.
- [10] Hau M, Wikelski M, Wingfield J C. A neotropical foest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Biological Sciences*, 1998, **256**:89~95.
- [11] Deviche P, Small T. Photoperiodic control of seasonal reproduction: neuroendocrine mechanisms and adaptations. In: Dawson A, Chaturvedi C M ed. *Avian Endocrinology*. India: Narosa Publishing House, New Delhi, 2001. 113~128.
- [12] Wilson F E. Neither retinal nor pineal photoreceptors mediate photoperiodic control of seasonal reproduction in American Tree Sparrows (*Spizella arborea*). *Journal of Experimental Zoology*, 1991, **259**:117~127.
- [13] Nicholls T J, Goldsmith A, Dawson A. Photorefractoriness in birds and comparison with mammals. *Physiological Reviews*,

- 1988, **68**: 133 ~ 176.
- [14] Wada Y, Okano T, Fukada Y. Phototransduction molecules in the pigeon deep brain. *Journal of Comparative Neurology*, 2000, **428**: 138 ~ 144.
- [15] Deviche P. Testosterone and opioids interact to regulate feeding in a male migratory songbird. *Hormones and Behavior*, 1992, **26**: 349 ~ 405.
- [16] Nolan V, Ketterson E D, Ziegenfus C *et al.* Testosterone and avian life histories: Effects of experimentally elevated testosterone on prebasic molt and survival in male Dark-eyed Juncos. *The Condor*, 1992, **94**: 364 ~ 370.
- [17] Glodsmith A R, Ivings W E, Pearce-Kelly A S *et al.* Photoperiodic control of the development of the LHRH neurosecretory system of European Starlings (*Sturnus vulgaris*) during puberty and the onset of photorefractoriness. *Journal of Endocrinology*, 1989, **122**: 255 ~ 268.
- [18] Follett B K, Pearce-Kelly A S. Photoperiodic control of the termination of reproduction in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Biological Sciences*, 1990, **242**: 225 ~ 230.
- [19] Hamner W M. The photorefractory period of the House Finch. *Ecology*, 1968, **49**: 221 ~ 227.
- [20] Deviche P. Seasonal reproductive pattern of White-winged Crossbills in interior Alaska. *Journal of Field Ornithology*, 1997, **68**: 613 ~ 621.
- [21] Hahn T P. Reproductive seasonality in an opportunistic breeder, the red crossbill, *Loxia curvirostra*. *Ecology*, 1998, **79**: 2365 ~ 2375.
- [22] Parry D M, Goldsmith A R. Ultrastructural evidence for changes in synaptic input to the hypothalamic hormone-releasing hormone neurons in photosensitive and photorefractory starlings. *Journal of Neuroendocrinology*, 1993, **5**: 387 ~ 395.
- [23] Wilson F E, Reinert B D. Thyroid hormone acts centrally to programme photostimulated male American tree sparrows (*Spizella arborea*) for vernal and autumnal components of seasonality. *Journal of Neuroendocrinology*, 2000, **12**(1): 87 ~ 95.
- [24] Dawson A, McNaughton F J. Circannual rhythms in starlings: response of castrated birds to 12-hr days depends on photoperiodic history. *Journal Biol Rhythms*, 1993, **8**: 141 ~ 150.
- [25] Deviche P, Wingfield J C, Sharp P J. Year-class differences in the reproductive system, plasma prolactin and corticosterone concentrations, and onset of prebasic molt in male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) during the breeding period. *Gen Comp Endocrinol*, 2000, **118** (3): 425 ~ 435.
- [26] Deviche P, Saldanha C J, Silver R. Changes in brain gonadotropin-releasing hormone- and vasoactive intestinal polypeptide-like immunoreactivity accompanying reestablishment of photosensitivity in male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Gen Comp Endocrinol*, 2000, **117**(1): 8 ~ 19.
- [27] Perera A D, Follett B K. Photoperiodic induction *in vitro*: the dynamics of gonadotropin-releasing hormone release from hypothalamic explants of the Japanese quail. *Endocrinology*, 1992, **131**(6): 2898 ~ 2908.
- [28] Tsuyoshi H, Wada M. Termination of LH secretion in Japanese quail due to high- and low-temperature cycles and short daily photoperiods. *Gen Comp Endocrinol*, 1992, **85**(3): 424 ~ 429.
- [29] Cho R N, Hahn T P, MacDougall-Shackleton S *et al.* Seasonal variation in brain GnRH in free-living breeding and photorefractory house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Gen Comp Endocrinol*, 1998, **109**(2): 244 ~ 250.
- [30] Hahn T P. Integration of photoperiodic and food cues to time changes in reproductive physiology by an opportunistic breeder, the Red Crossbill, *Loxia curvirostra* (Aves: Carduelinae). *Journal of Experimental Zoology*, 1995, **272**: 213 ~ 226.
- [31] Deviche P, Breuner C, Orchinik M. Testosterone, corticosterone, and photoperiod interact to regulate plasma levels of binding globulin and free steroid hormone in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Gen Comp Endocrinol*, 2001, **122**: 67 ~ 77.
- [32] Wilson F E. Photorefractory Harris' sparrows (*Zonotrichia querula*) exposed to a winter-like daylength gradually regain photosensitivity after a lag. *Gen Comp Endocrinol*, 1992, **87** (3): 402 ~ 409.