

## 研究论文 ORIGINAL PAPERS

黑线姬鼠睾丸不同时期的  
比较蛋白质组学分析金志民<sup>1</sup>, 李强<sup>1,2</sup>, 鲁思含<sup>1</sup>, 孙悦<sup>1</sup>, 李璐<sup>1</sup>, 宋小宁<sup>1</sup>, 贾修歧<sup>1</sup>(1. 牡丹江师范学院生命科学与技术学院, 牡丹江 157011;  
2. 中农发牡丹江军马场有限公司, 牡丹江 157011)

## 稿件运行过程

收稿日期: 2024-10-15

修回日期: 2024-11-14

关键词: 黑线姬鼠;  
蛋白质组;  
睾丸下降;  
不同时期Keywords: *Apodemus agrarius*;  
Proteomics;  
Testicular descent;  
Different periods

中图分类号: Q951+.3

文献标志码: A

文章编号:

2310-1490(2025)-03-0573-09

DOI: 10.12375/ysdwxb.20250311

## 摘要

黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)是我国常见的农田害鼠,控制其种群数量是鼠害防治的重点。雄性黑线姬鼠的睾丸在繁殖季节会发生下降现象,以此提高其雄性繁殖强度,睾丸下降会显著影响其基因表达和代谢物含量,而蛋白质作为基因表达的产物和新陈代谢的基础,主导着睾丸的生理功能,但以往的研究缺乏对黑线姬鼠睾丸下降期和睾丸正常期睾丸蛋白质种类及功能的比较分析。以处于睾丸下降期(9只)和睾丸正常期(9只)的黑线姬鼠为研究对象,对其睾丸进行蛋白质组学分析,鉴定睾丸蛋白质种类、测定含量并进行比较,分析功能注释与富集,筛选出与精子发生相关的蛋白质。结果表明:在睾丸下降期和睾丸正常期的黑线姬鼠睾丸中共鉴定到10 533个蛋白质,其中,两个时期共有蛋白质9 871个,特有蛋白质种类分别为239、423个,差异蛋白质1 932个,两个时期蛋白质功能注释结果相似,但蛋白质的种类和含量差异较大,GO和KEGG共富集到剪接体、RNA剪接的调控和mRNA加工的调控等12条与精子发生相关的功能通路。研究结果揭示了黑线姬鼠睾丸在不同时期的蛋白质差异,为探究黑线姬鼠睾丸下降的内在作用机制提供了新的思路。

Comparative Proteomic Analysis of Testis in  
*Apodemus agrarius* at Different PeriodsJIN Zhimin<sup>1</sup>, LI Qiang<sup>1,2</sup>, LU Sihan<sup>1</sup>,  
SUN Yue<sup>1</sup>, LI Lu<sup>1</sup>, SONG Xiaoning<sup>1</sup>, JIA Xiuqi<sup>1</sup>基金项目: 国家重点研发计划子课题项目(2023YFF0724603-4);2023年度黑龙江省省属本科高校基本科研业务费科研项目(1453QN029);  
牡丹江师范学院卓越研究生培养模式改革创新项目(MSYZYXM2022004)

第一作者简介: 金志民(1972—),男,教授;主要从事动物生态学研究。E-mail:swxjzm@126.com

(1. College of Life Science and Technology, Mudanjiang Normal University, Mudanjiang 157011, China;  
2. China Agricultural Development Group Mudanjiang Military Horse Farm Co., Ltd.,  
Mudanjiang 157011, China)

**Abstract:** *Apodemus agrarius* is a common rat pest in China's farmland, with population management being an important facet of rodent control. Male *A. agrarius* testicles naturally diminish during the breeding season to boost male reproductive intensity. Testicular descent significantly affects its gene expression and metabolite content. And proteins, as the products of gene expression and the basis of metabolism, dominate the physiological functions of the testicles. Previous studies lacked comparative analysis of protein types and functions in testicles of *A. agrarius* at different periods. We comparative analyzed *A. agrarius* testicles (nine pieces) and intestines (nine pieces), and testicles proteins were identified, annotated, enriched, and screened for relevant functions. Result: 10 533 proteins were found, with 9 871 identified. There were 239 and 423 unique protein types in the droop and normal stages, respectively, and 1 932 different proteins. Protein types and contents varied significantly, but functional annotation results were similar. GO and KEGG enrich 12 functional pathways relate to spermatogenesis, including spliceosomes, regulation of RNA splicing, and regulation of mRNA processing. This study reveals the protein differences in the testicular of *A. agrarius* at different periods, and provides a new idea for exploring the external reasons and internal mechanisms of testicular descent in *A. agrarius*.

黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)隶属于鼠科(Muridae)姬鼠属(*Apodemus*),又名长尾黑线鼠、黑线鼠和田姬鼠,其背部中线为深色毛发,形似黑线,身形细长,体型较小,是我国一种常见的小型啮齿动物<sup>[1-2]</sup>。黑线姬鼠是农田生态系统的优势鼠类之一<sup>[3]</sup>,其在不同季节的食物偏好差别较大,在夏季和秋季主要以大豆(*Glycine max*)和马铃薯(*Solanum tuberosum*)等农作物为食<sup>[4]</sup>,严重影响农作物的安全生产,黑线姬鼠也是立克次体(*Rickettsia*)、副黏病毒(PAPV-1、PAPV-2)和J副黏病毒(JPV)等多种病原体的天然宿主和传播媒介<sup>[5-7]</sup>,是疾病防控和实验动物化研究的实验样本<sup>[8]</sup>,也是我国各地区鼠害防治的重点调查对象<sup>[9-10]</sup>。

睾丸是雄性动物的生殖器官,是精子发生和雄激素分泌的主要场所<sup>[11]</sup>,是雄性动物参与繁殖过程的基础<sup>[12]</sup>。啮齿动物的睾丸在繁殖期会膨胀变大,由腹腔下降至阴囊,以此提高雄性的繁殖强度。目前,睾丸下降率已经成为黑线姬鼠等啮齿动物种群调查的重要参数,是评估其种群繁殖能力的标准之一,刘毅等<sup>[1]</sup>通过调查贵州省凯里市黑线姬鼠种群的睾丸下降率、怀孕率和胎仔数等繁殖参数,推断出当地黑线姬鼠防治的最佳时期为4月和8月。关于睾丸下降内在功能机制的研究,李强等<sup>[2]</sup>对黑线姬

鼠睾丸转录组学和代谢组学进行了联合分析,发现睾丸下降期和睾丸正常期具有6 064条差异表达基因和289个差异代谢物,且甘油磷脂、 $\alpha$ -亚麻酸和花生四烯酸等代谢通路可能是促进黑线姬鼠睾丸精子发生的重要代谢通路,这表明黑线姬鼠睾丸下降会显著影响其基因表达和代谢物含量,而蛋白质作为基因表达的产物和新陈代谢的基础,主导着睾丸的生理功能,但其在睾丸下降过程中的变化特征还有待进一步研究。

随着质谱技术的发展和蛋白质功能的深入发掘,普通蛋白质组、磷酸化修饰蛋白质组和N-糖基化修饰蛋白质组等技术已广泛应用于动物学领域<sup>[13]</sup>,研究人员可通过蛋白质组学技术来探究动物的组织功能、疾病响应和进化关系等多个方面。Otte *et al.*<sup>[14]</sup>通过研究浮游甲壳动物的角质层蛋白质组,发现结构角质层蛋白质家族是节肢动物身体结构柔软灵活的基础。Hulme *et al.*<sup>[15]</sup>通过检测啮齿动物在不同损伤条件下的血液蛋白质组,确定急性期反应信号传导和肝X受体/视黄酸X受体(LXR/RXR)激活被鉴定为差异调控通路。Froment *et al.*<sup>[16]</sup>比对了人和4种非人灵长类动物的牙齿蛋白质组,筛选出14种具有生物学意义的蛋白质,为动物分类学提供了新的思路。

关于黑线姬鼠睾丸下降的现象还有较多问题亟待研究,如探究黑线姬鼠睾丸下降的外在原因,即环

境中有哪些生态因子能影响黑线姬鼠睾丸下降;分析黑线姬鼠睾丸下降的内在作用机制,即睾丸下降后对器官功能如精子发生过程可产生哪些影响等。对于外在原因,作为繁殖特征之一<sup>[8]</sup>,黑线姬鼠的睾丸下降受季节、气候和食物资源等多方面影响,目前此类研究主要以野外调查和形态学观察为主<sup>[1]</sup>,缺乏内在分子水平的标志物。对于内在结果,已有研究表明其睾丸下降会对基因表达水平和代谢物产生影响<sup>[2]</sup>,作为基因表达的产物和新陈代谢的基础,蛋白质种类和含量变化必然会对精子发生功能产生影响。在哺乳动物睾丸中精子的发生过程较为复杂,该过程是由精原干细胞逐步分裂而进行,其间涉及精原干细胞的启动、精原细胞的增殖与分裂、精子的顶体生成、精子轴丝组装和精子获能等多个阶段,因此,睾丸下降影响蛋白质的具体种类及有关信号通路有待进一步研究。

本研究通过蛋白质组学技术,比较分析黑线姬鼠睾丸下降期和睾丸正常期蛋白质的种类和含量变化情况,筛选出睾丸不同时期的差异蛋白质(differential protein, DP),并对其进行功能注释和功能富集,获得与精子发生过程有关的蛋白质和信号通路。一方面可以筛选睾丸不同时期的特有蛋白质作为生物标志物,另一方面有助于在蛋白质水平上分析黑线姬鼠睾丸下降对其睾丸精子发生过程的影响机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集

实验样本为体质量17~22 g的成年雄性黑线姬鼠,采用笼捕法(20 cm × 50 cm 铝制捕鼠笼)于夏季(2023年6—8月)和秋季(2023年9—11月)捕捉自黑龙江省牡丹江市三道关国家森林公园,其中夏季为睾丸下降期(XJQ),秋季为睾丸正常期(ZCQ),每组9只,共18只,每组3个生物学重复。通过二氧化碳窒息法将黑线姬鼠安乐死,解剖后取其睾丸,放入无菌冻存管后液氮速冻,于冰箱中-80 °C保存,以备后续的蛋白质组分析。本研究通过了牡丹江师范学院实验动物伦理委员会的审查(批件号:IACUC-MNU-2022-108)。

### 1.2 蛋白质提取

在冷冻状态下将所有睾丸样本置于MP震荡管中,添加成分为8 mol/L尿素+1%SDS(含蛋白质酶抑制剂)的蛋白质裂解液;在高通量组织研磨仪中震荡

3次,每次40 s;于冰上裂解30 min,每5 min涡旋混匀5~10 s;在4 °C条件下12 000 r/min离心30 min,取上清液;再通过Thermo Scientific Pierce BCA试剂盒(Thermo Fisher Scientific,美国)检测蛋白质含量,按试剂盒说明书操作。在蛋白质定量检测后,进行SDS-PAGE电泳,检测其组内重复性。

### 1.3 还原烷基化和酶解

取蛋白质样品100 μg,补充裂解液,添加终浓度为100 mmol/L的三乙基碳酸氢铵缓冲液(triethylammonium bicarbonate buffer, TEAB);添加终浓度为10 mmol/L的三(2-羧乙基)膦(tris(2-carboxyethyl) phosphine, TCEP),于37 °C条件下反应60 min;添加终浓度为40 mmol/L的碘乙酰胺(iodoacetamide, IAM),于室温避光条件下反应40 min。每管按V(丙酮):V(样品)=6:1的比例添加预冷的丙酮,于-20 °C条件下沉淀4 h;10 000 r/min离心20 min,取沉淀;使用100 μL、100 mmol/L的TEAB溶解样品;按m(酶):m(蛋白质)=1:50添加胰蛋白酶,于37 °C条件下酶解过夜。

### 1.4 肽段脱盐与定量

胰蛋白酶消化完成后,通过真空泵抽干肽段,再使用0.1%三氟乙酸(trifluoroacetic acid, TFA)复溶;通过HLB技术对肽段脱盐,真空浓缩仪抽干;使用肽段定量试剂盒(Thermo Fisher Scientific,美国)定量。

### 1.5 液相串联质谱分析

通过VanquishNeo色谱仪(Thermo, USA)进行肽段分离,分析柱为C18色谱柱(75 μm × 25 cm, Thermo, USA),流动相A为98%水+2%乙腈(含0.1%甲酸),流动相B为80%乙腈(含0.1%甲酸)+20%水,流速为1.25~2.50 μL/min,色谱分离时间为8 min,流动相B的液相梯度见表1, A的比例为100-B。数据采集软件为Thermo Xcalibur 4.7(Thermo, USA)。通过Orbitrap Astral质谱仪(Thermo, USA)进行质谱分析,运行模式为DIA,检测模式为正离子,离子源电压设置为1.5 kV,MS扫描范围(m/z)为150~2 000,得到DIA原始数据,将原始数据导入Spectronaut™19进行搜索分析。本研究采用的数据库为转录组预测的蛋白质序列,每个蛋白质选择3个肽段,每个肽段选择3个子离子进行定量分析。搜库参数:Protein FDR ≤ 0.01, Peptide FDR ≤ 0.01, Peptide Confidence ≥ 99%, XIC width ≤ 75 × 10<sup>-6</sup>,排除共享肽段和修饰肽段,通过峰面积相加得出定量结果。

表1 VanquishNeo液相流动梯度  
Table 1 VanquishNeo liquid phase gradient

时间 /min Time	A /% Gradient	B /% Gradient
0	96.0	4.0
0.1	92.0	8.0
1.0	87.5	12.5
1.1	87.4	12.6
3.1	77.5	22.5
4.6	55.0	45.0
5.0	1.0	99.0
6.5	Stop	Stop

## 1.6 生物信息学分析

将蛋白质组和微生物多样性数据上传至美吉生物(www.majorbio.com)云平台<sup>[17]</sup>进行生信分析。在蛋白质组学方面,基于Venn分析睾丸下降期和睾丸正常期所注释到的蛋白质种类差异;通过R语言包中的student's *t*-test检验计算两组间差异显著性 $P$ 值与差异倍数(fold change, FC),以 $P < 0.05$ 、 $FC \geq 2.0$ 或 $FC \leq 0.5$ 为条件,筛选出睾丸下降期和睾丸正常期的差异蛋白质,绘制差异火山图;通过GO数据库(gene ontology, <http://geneontology.org/>)和KEGG数据库(Kyoto encyclopedia of gene and genomes, <http://www.genome.jp/kegg/>)对筛选到的差异蛋白质进行功能注释与功能富集。

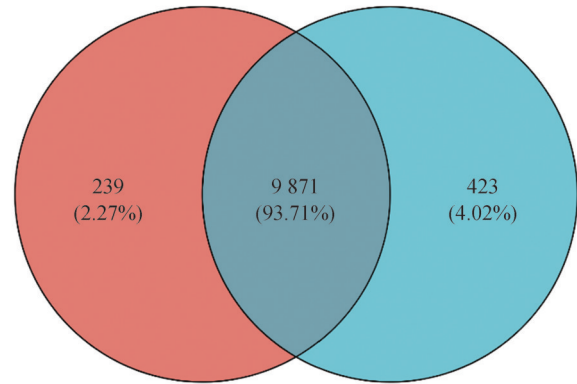
## 2 结果

### 2.1 差异蛋白质的鉴定与筛选

以所有样品缺失值 $> 90\%$ 为质控条件,在睾丸下降期和睾丸正常期两组中共鉴定出10 533个蛋白质,其中睾丸下降期有10 110个蛋白质,睾丸正常期有10 294个蛋白质,两者共有蛋白质数量为9 871个(图1);以 $P < 0.05$ 、 $FC \geq 2.0$ 或 $FC \leq 0.5$ 为条件共筛选出1 932个差异蛋白质,其中上调蛋白质646个,下调蛋白质1 286个(图2),睾丸下降期和睾丸正常期分别具有239、423个特有蛋白质。

### 2.2 差异蛋白质的功能注释

将差异蛋白质进行GO功能注释(图3),共注释通路451条,其中,生物过程(biological process)方面包括生物过程的调控(regulation of biological process)、有机物代谢过程(organic substance metabolic process)和初级代谢过程(primary metabolic process)



红色代表睾丸下降期,蓝色代表睾丸正常期。

Red/blue represents the droop/normal phase of testicular.

图1 睾丸正常期与睾丸下降期的蛋白质 Venn 图

Figure 1 Venn diagram of proteins in the droop and normal phase of testicular

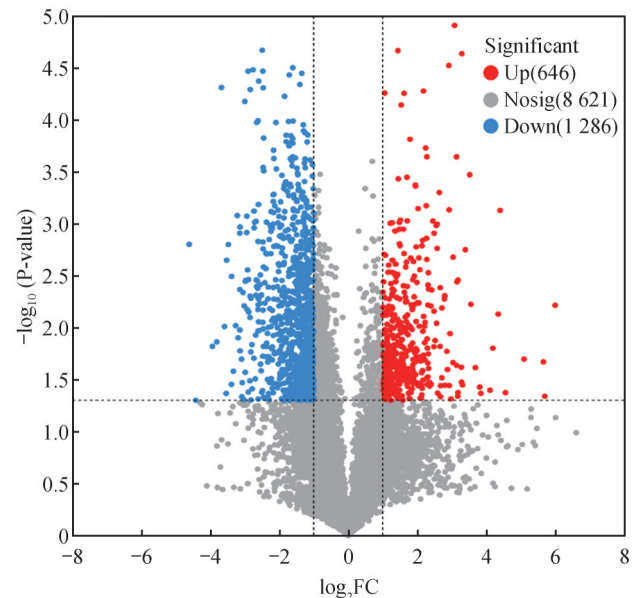
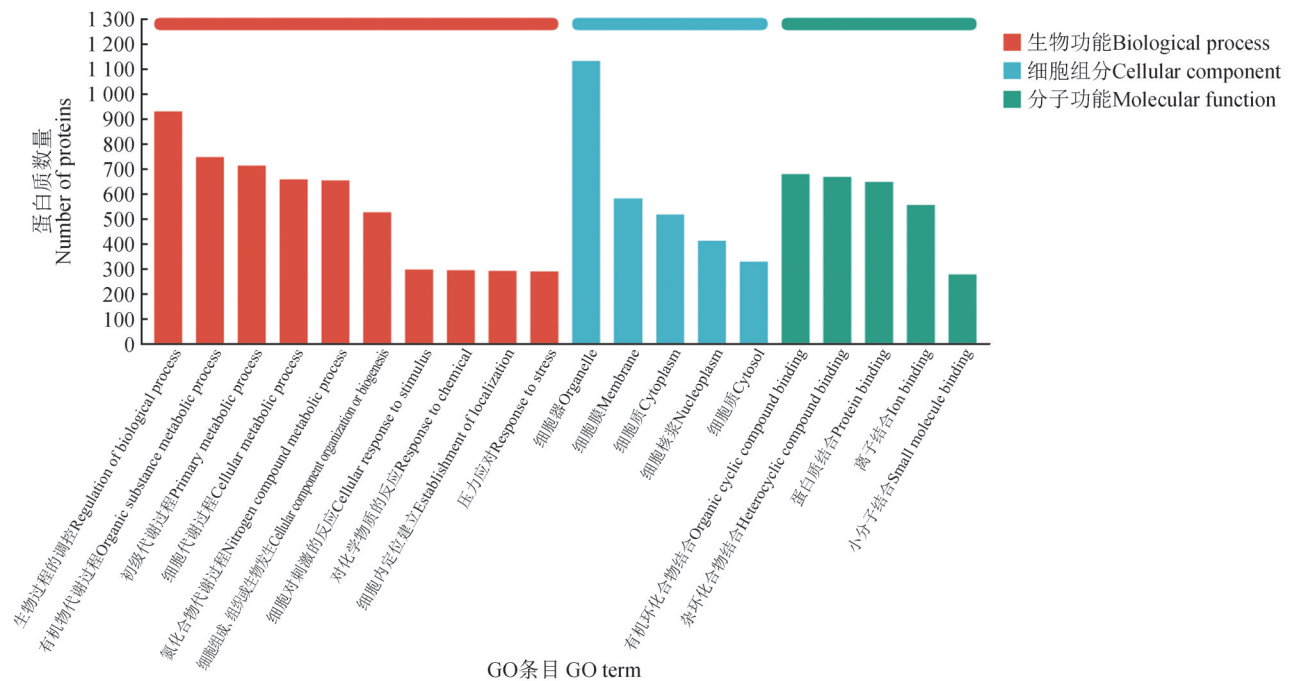


图2 睾丸正常期与睾丸下降期的蛋白质差异火山图

Figure 2 Differential protein volcano map in the droop and normal phase of testicular

等;细胞组分(cellular component)方面包括细胞器(organelle)、细胞膜(membrane)和细胞质(cytoplasm)等;分子功能(molecular function)方面包括有机环化合物结合(organic cyclic compound binding)、杂环化合物结合(heterocyclic compound binding)和蛋白质结合(protein binding)等。GO功能注释结果表明,睾丸下降期和睾丸正常期的差异蛋白质功能较为丰富,主要参与有机物的代谢、调控和结合过程以及生物过程的调控等生理过程,并在细胞膜、细胞质和细胞器中均有存在。



GO条目 GO term

图3 差异蛋白质的GO功能注释

Figure 3 GO function annotation of differential proteins

将差异蛋白质进行KEGG功能注释(图4),共注释通路329条,其中,细胞过程(cellular processes)方面包括运输和分解代谢(transport and catabolism)、细胞生长与死亡(cell growth and death)和细胞活性(cell motility)等;遗传信息处理(genetic information processing)方面包括转录(transcription)、翻译(translation)和染色体(chromosome)等;环境信息处理(environmental information processing)方面包括信号分子与相互作用(signaling molecules and interaction)和

信号转导(signal transduction);生物体系统(organismal systems)方面包括免疫系统(immune system)、内分泌系统(endocrine system)和神经系统(nervous system)等;代谢(metabolism)方面包括能量代谢(energy metabolism)、脂质代谢(lipid metabolism)和氨基酸代谢(amino acid metabolism)等。KEGG功能注释结果表明,黑线姬鼠睾丸下降显著影响了其蛋白质功能,且体现在细胞、系统、代谢和环境信息处理等多个层次。

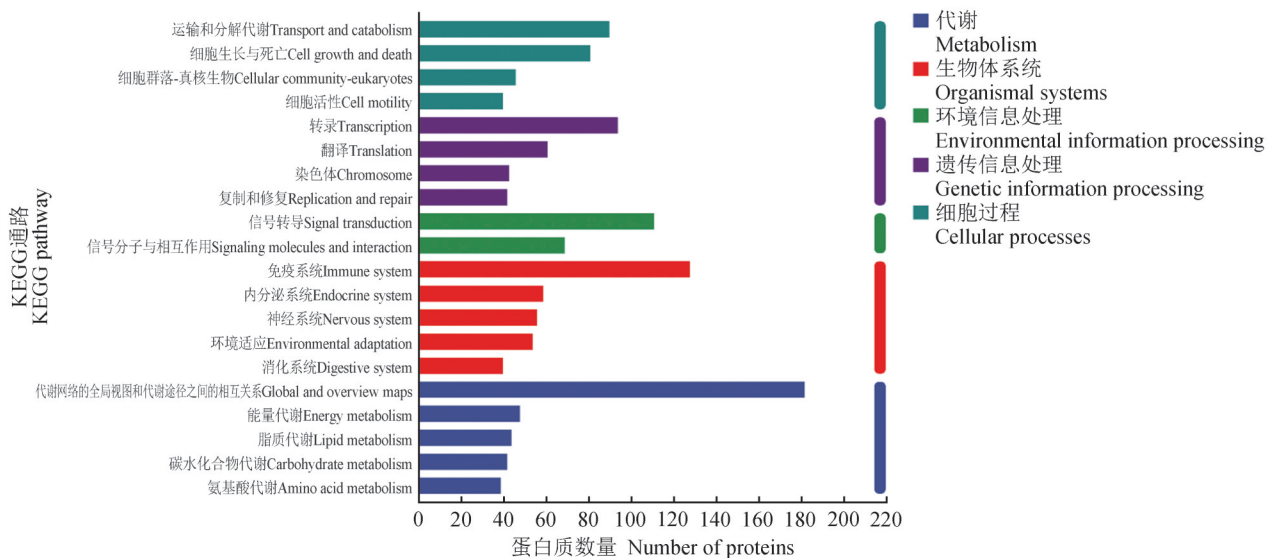


图4 差异蛋白质的KEGG功能注释

Figure 4 KEGG function annotation of differential proteins

### 2.3 差异蛋白质的功能富集

将差异蛋白质进行GO和KEGG功能富集分析,其中GO功能富集通路678条,排名前20的通路见图5,从中筛选出10条与RNA调控相关的功能富集通路(表2),包括RNA剪接的调控(regulation of RNA splicing)、mRNA加工的调控(regulation of mRNA

processing)和RNA代谢过程(RNA metabolic process)等。KEGG功能富集通路329条,排名前20的通路见图6,从中筛选出与精子发生和精子运动有关的功能富集通路(表2),包括氧化磷酸化(oxidative phosphorylation)和剪接体(spliceosome)。

表2 睾丸功能的差异蛋白质信息

Table 2 Differential proteins of testicular function

描述 Description	数据库 Database	分类 Branch	编码 ID	蛋白质数量/个 Number of proteins
RNA剪接的调控 Regulation of RNA splicing	GO	BP	GO:0043484	61
mRNA加工的调控 Regulation of mRNA processing	GO	BP	GO:0050684	54
RNA代谢过程 RNA metabolic process	GO	BP	GO:0016070	270
RNA加工 RNA processing	GO	BP	GO:0006396	204
mRNA代谢过程 mRNA metabolic process	GO	BP	GO:0016071	164
RNA剪接,通过与凸起的腺苷作为亲核试剂的酯交换反应 RNA splicing, via transesterification reactions with bulged adenosine as nucleophile	GO	BP	GO:0000377	85
通过剪接体进行mRNA剪接 mRNA splicing, via spliceosome	GO	BP	GO:0000398	85
通过酯交换反应进行RNA剪接 RNA splicing, via transesterification reactions	GO	BP	GO:0000375	85
RNA剪接 RNA splicing	GO	BP	GO:0008380	130
mRNA加工 mRNA processing	GO	BP	GO:0006397	152
氧化磷酸化 Oxidative phosphorylation	KEGG	PATHWAY	mmu00190	42
剪接体 Spliceosome	KEGG	PATHWAY	mmu03040	76

### 3 讨论

黑线姬鼠睾丸下降是为提升雄性个体的繁殖强度,睾丸中蛋白质的种类和含量又会显著影响其生理功能,因此黑线姬鼠睾丸下降前后蛋白质的种类和含量变化特征是研究其繁殖机理的重要参考。本研究分析结果表明,黑线姬鼠睾丸中蛋白质种类丰富,睾丸下降期和睾丸正常期的特有蛋白质比例相

对较少,具有较高的特异性,可作为区分睾丸下降期和睾丸正常期的生物标志物。睾丸下降期和睾丸正常期的差异蛋白质数量占到总蛋白质数量的18.34%,比例较高,笔者推测蛋白质的含量变化可能是影响睾丸功能变化的主导因素,而不同时期睾丸蛋白质的种类差异对其功能影响相对较少。精子发生是睾丸的基本生理功能之一,也是哺乳动物睾丸中高度复杂的细胞发育过程,精原细胞、精母细

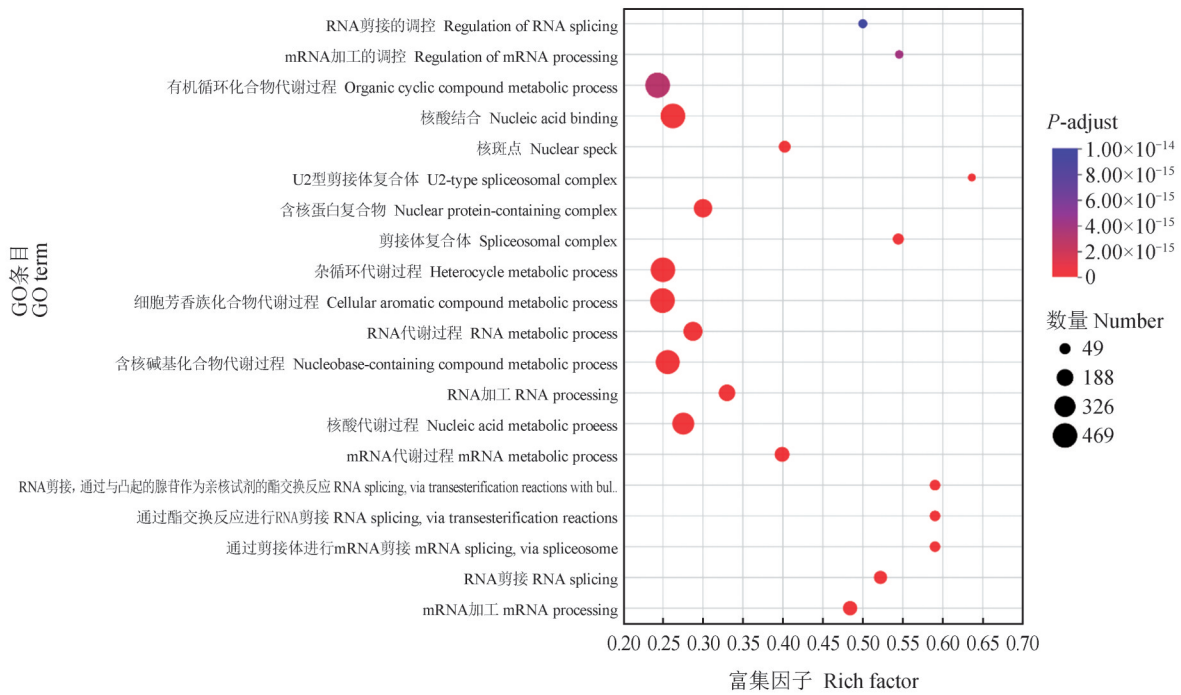


图5 差异蛋白质的GO功能富集

Figure 5 Differentially proteins enriched protein GO function

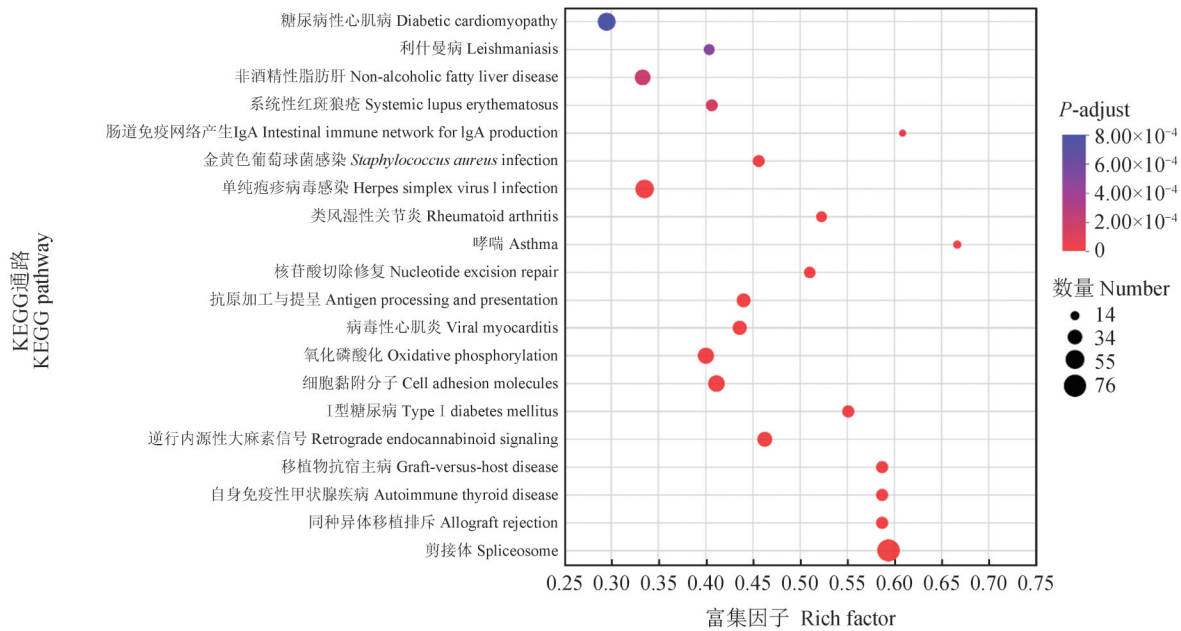


图6 差异蛋白质的KEGG功能富集

Figure 6 Differentially proteins enriched protein KEGG function

胞、伸长型精细胞到未成熟精子的形态变化过程都在睾丸中进行,而RNA作为基因表达的关键组成部分,其调控过程(包括RNA的修饰、可变剪切、降解和翻译等)在精子发生中发挥着重要作用<sup>[18]</sup>。针对不同时期睾丸差异蛋白质的GO功能富集结果显示,

在富集程度最高的20条通路中,共有10条通路与RNA调控相关,如RNA加工、RNA代谢过程和RNA剪接等,因此推测黑线姬鼠的睾丸下降对RNA的调控过程产生了显著影响,进而影响精子发生过程。可变剪接(alternative splicing)是调节基因表达与蛋

白质多样性的关键机制<sup>[19]</sup>,剪接体作为可变剪接的组成部分,在精子发生过程中具有重要意义<sup>[20]</sup>。氧化磷酸化作为三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)产生的途径之一,也可为精子变形、精子运动及功能发挥提供能量。针对不同时期睾丸差异蛋白质的KEGG功能富集结果,发现在富集程度最高的20条通路中,有2条通路与精子发生和精子运动有关,包括剪接体和氧化磷酸化功能通路,其中在富集到的剪接体相关蛋白质中,Cwc15参与了Prp19C与RNA聚合酶II和TREX的相互作用以及小鼠早期的胚胎发育过程<sup>[21-22]</sup>,而SRSF2和SRSF9则参与调节圆形精子细胞的基因选择性剪接过程<sup>[23]</sup>。Chen *et al.*<sup>[24]</sup>通过单细胞RNA测序技术研究小鼠精子发生过程中的可变剪接变化特征,发现剪接体的基因数量变化规律与小鼠精子发生的基因数量变化规律高度相似,表明剪接体及可变剪接是影响雄性动物种系转录组复杂程度和睾丸生理功能的关键因素。笔者推测睾丸下降现象可能通过影响可变剪接过程来促进精子发生和精子运动,提高其繁殖能力。

黑线姬鼠是典型的r型对策者,不同季节繁殖特征不同<sup>[9-10]</sup>。目前关于季节对黑线姬鼠睾丸下降的具体影响机制尚未明确。王硕<sup>[25]</sup>基于全转录组测序技术,分析了不同光周期下黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)睾丸miRNA的表达谱差异,发现光周期可以影响其睾丸内各类型RNA的表达水平,miRNA可与mRNA进行特异性结合,抑制转录后的基因表达,即蛋白质的合成。以往研究表明,黑线姬鼠睾丸在不同时期存在较多的差异表达基因<sup>[2]</sup>,因此笔者推测季节的更替会导致光周期的改变,使黑线姬鼠睾丸miRNA的表达受到影响,进而间接影响其睾丸蛋白质的合成,使秋季(短光照)黑线姬鼠睾丸细胞生长受到抑制,睾丸形态大小正常,而夏季(长光照)其睾丸细胞正常发育,产生睾丸下降现象。

综上所述,通过对黑线姬鼠睾丸不同时期的比较蛋白质学研究,共鉴定到10 533个蛋白质,其中睾丸下降期和睾丸正常期分别具有239、423个特有蛋白质,1 932个差异蛋白质,其中上调蛋白质646个,下调蛋白质1 286个,结合GO数据库和KEGG数据库共筛选出12条与睾丸功能相关的信号通路。本研究结果有助于分析黑线姬鼠睾丸下降的外在原因和对精子发生的影响机制,为后续黑线姬鼠鼠害防治及实验动物化研究提供参考。

## 参考文献:

- [1] 刘毅,杨通武,朱莲英,等. 凯里市黑线姬鼠种群繁殖特征动态分析[J]. 生物灾害科学, 2024, 47(2): 249-255.  
LIU Y, YANG T W, ZHU L Y, *et al.* A dynamic analysis of the reproductive characteristics of *Apodemus agrarius* population in Kaili City [J]. *Biological Disaster Science*, 2024, 47 (2) : 249-255.
- [2] 李强,王再山,王迎新,等. 基于转录组学和代谢组学联合分析黑线姬鼠睾丸下降的功能与机制[J]. 生物工程学报, 2024, 40(7): 2178-2194.  
LI Q, WANG Z S, WANG Y X, *et al.* Functions and mechanisms of testicular descent in *Apodemus agrarius* based on transcriptomics and metabolomics [J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2024, 40(7): 2178-2194.
- [3] 孙佼. 黑线姬鼠岛屿与大陆种群形态及遗传变异研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.  
SUN J. Study on morphology and genetic variation of *Apodemus agrarius* populations on islands and continent [D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2020.
- [4] 常诗麒,李殿伟,徐梦昊,等. 张广才岭东部地区黑线姬鼠夏秋季植物性食物分析研究[J]. 野生动物学报, 2024, 45(4): 727-733.  
CHANG S Q, LI D W, XU M H, *et al.* Analysis of plant food of *Apodemus agrarius* in summer and autumn in eastern Zhangguangcailing [J]. *Chinese Journal of Wildlife*, 2024, 45(4): 727-733.
- [5] 卢志宇,闫鑫,于永慧,等. 江西省啮齿动物携带立克次体分子流行病学研究[J]. 中国人兽共患病学报, 2021, 37(7): 578-585.  
LU Z Y, YAN X, YU Y H, *et al.* Molecular epidemiological investigation of rickettsiae in rodents in Jiangxi Province [J]. *Chinese Journal of Zoonoses*, 2021, 37(7): 578-585.
- [6] LEE S H, NO J S, KIM K, *et al.* Novel Paju *Apodemus paramyxovirus* 1 and 2, harbored by *Apodemus agrarius* in the Republic of Korea [J]. *Virology*, 2021, 562: 40-49.
- [7] ZHANG Y F, ZHANG J T, WANG Y N, *et al.* Genetic diversity and expanded host range of J paramyxovirus detected in wild small mammals in China [J]. *Viruses*, 2023, 15(1): 49.
- [8] 金志民,李强,鲁思含,等. 黑线姬鼠实验动物化研究进展 [J]. 天津农业科学, 2024, 30(5): 24-30.  
JIN Z M, LI Q, LU S H, *et al.* Recent advances of *Apodemus agrarius* as laboratory animal [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2024, 30(5): 24-30.
- [9] 王华. 奉贤区害鼠优势种黑线姬鼠的发生规律及防控技术 [J]. 上海农业科技, 2024(3): 137-139.  
WANG H. Occurrence regularity and control techniques of *Apodemus agrarius*, the dominant species of rodents in Fengxian District [J]. *Shanghai Agricultural Science and Technology*, 2024 (3) : 137-139.
- [10] 刘毅,杨通武,李贵发,等. 凯里市黑线姬鼠种群数量动态分析[J]. 中国农学通报, 2024, 40(2): 131-136.  
LIU Y, YANG T W, LI G F, *et al.* Dynamic analysis of *Apode-*

- mus agrarius* population in Kaili City [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2024, 40(2): 131-136.
- [11] 吴盈萍. 基于转录组解析新疆伊犁鹅精子活力的分子调控机制研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2023.
- WU Y P. Molecular regulation mechanism of sperm motility in Xinjiang Yili goose based on transcriptome analysis [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2023.
- [12] 王美桀, 刘兴旺, 白曼. lncRNA在哺乳动物雄性生殖中作用的研究进展[J]. 中国畜牧兽医, 2024, 51(7): 2963-2972.
- WANG M J, LIU X W, BAI M. Research progress on the role of lncRNA in mammalian male reproduction [J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2024, 51(7): 2963-2972.
- [13] 常新萍. 基于蛋白质组学探究牦牛肉和犏牛肉品质特性差异的分子机理[D]. 成都: 成都大学, 2024.
- CHANG X P. Exploring the molecular mechanisms of quality characteristic differences between yak meat and cattle-yak meat based on proteomics[D]. Chengdu: Chengdu University, 2024.
- [14] OTTE K A, FREDERICKSEN M, FIELDS P, *et al.* The cuticle proteome of a planktonic crustacean [J]. Proteomics, 2024, 24(14): 2300292.
- [15] HULME C H, FULLER H R, RIDDELL J, *et al.* Investigation of the blood proteome in response to spinal cord injury in rodent models[J]. Spinal Cord, 2022, 60(4): 320-325.
- [16] FROMENT C, ZANOLLI C, HOURSET M, *et al.* Protein sequence comparison of human and non-human primate tooth proteomes[J]. Journal of Proteomics, 2021, 231: 104045.
- [17] REN Y, YU G, SHI C P, *et al.* Majorbio Cloud: a one-stop, comprehensive bioinformatic platform for multiomics analyses [J]. iMeta, 2022, 1(2): e12.
- [18] 潘舵, 殷子奇, 刘默芳. RNA调控在精子发生及男性不育中的新功能和新机制[J]. 中国科学: 生命科学, 2024, 54(1): 59-72.
- PAN D, YIN Z Q, LIU M F. New functions and mechanisms of RNA regulation in spermatogenesis and male infertility [J]. Scientia Sinica (Vita), 2024, 54(1): 59-72.
- [19] 吴怡颖, 张炜, 孔德志. 蛋白质组学数据揭示可变剪接蛋白质变体[J]. 生物化学与生物物理进展, 2024, 51(12): 3151-3162.
- WU Y Y, ZHANG W, KONG D Z. Proteomics data reveals alternative splicing proteoforms [J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 2024, 51(12): 3151-3162.
- [20] QIN J C, HUANG T, WANG Z X, *et al.* Bud31-mediated alternative splicing is required for spermatogonial stem cell self-renewal and differentiation [J]. Cell Death & Differentiation, 2023, 30(1): 184-194.
- [21] HENKE-SCHULZ L, MINOCHA R, MAIER N H, *et al.* The Prp19C/NTC subunit Syf2 and the Prp19C/NTC-associated protein Cwc15 function in TREX occupancy and transcription elongation [J]. RNA, 2024, 30(7): 854-865.
- [22] DUAN J Z, ZHANG J P, ZHU S X, *et al.* Expression of a *Cwc15* ortholog gene *mED1* in the early embryonic development of mice [J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2010, 26(7): 637-642.
- DUAN J Z, ZHANG J P, ZHU S X, *et al.* Expression of a *Cwc15* ortholog gene *mED1* in the early embryonic development of mice [J]. Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2010, 26(7): 637-642.
- [23] LI Z M, LIU X P, ZHANG Y, *et al.* FBXO24 modulates mRNA alternative splicing and MIWI degradation and is required for normal sperm formation and male fertility [J]. eLife, 2024, 12: RP91666.
- [24] CHEN Y, ZHENG Y X, GAO Y, *et al.* Single-cell RNA-seq uncovers dynamic processes and critical regulators in mouse spermatogenesis [J]. Cell Research, 2018, 28(9): 879-896.
- [25] 王硕. 全转录组揭示光周期调控黑线仓鼠睾丸细胞凋亡的分子机制: miR-222-3p/TRAF7轴的作用[D]. 曲阜: 曲阜师范大学, 2024.
- WANG S. Full transcriptome reveals the molecular mechanism of photoperiod regulation of apoptosis in *Cricetulus barabensis* testicular cells: the role of miR-222-3p/TRAF7 axis [J]. Qufu: Qufu Normal University, 2024.