

野外围栏条件下根田鼠肠道寄生物的感染率

聂绪恒^{1 2} 曹伊凡¹ 堵守杨^{1 2} 何慧^{1 2} 边疆晖[✉]

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

(2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 寄生物是调节小哺乳动物种群波动的因子之一。许多生物和非生物因子可影响寄生物的感染。本研究以根田鼠为对象, 在野外围栏条件下测定了根田鼠肠道寄生物种类及其感染率, 并分析了根田鼠建群者数量、性别、年龄及时间对寄生物感染率的影响。结果表明, 根田鼠肠道寄生物有球虫、线虫和绦虫, 球虫是主要寄生物, *Eimeria wenrichi* 为球虫中的优势种; 其感染率随根田鼠建群者数量增加而增加, 且随时间而显著变化。在根田鼠幼体中, 高密度处理组 *E. wenrichi* 的感染率显著高于低密度处理组, 而根田鼠幼体的 *E. ochrogasteri* 感染率显著高于成体。本研究未发现根田鼠性别间的球虫感染率差异。上述结果说明, 在根田鼠种群中, 球虫感染率有时间变化, 且受宿主密度的制约, 高密度种群引起的生前应激与当前密度制约性感染可能对球虫感染率具有耦合效应。

关键词: 根田鼠; 寄生物; 感染率; 种群波动; 影响因子

中图分类号: Q958.9

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2014) 02 - 0172 - 09

Intestinal parasites prevalence in root voles (*Microtus oeconomus*) from field enclosures

NIE Xuheng^{1 2}, CAO Yifan¹, DU Shouyang^{1 2}, HE Hui^{1 2}, BIAN Jianghui[✉]

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Parasitism is one of the factors that can regulate fluctuations of small rodent populations. Many biotic and abiotic factors can affect parasite infections. In this study, we examined the types and prevalence of gastrointestinal parasites in root voles (*Microtus oeconomus*) from field enclosures, and analyzed the effects of the number of founders, sex, age and time on parasite infections. The results showed that intestinal parasites of the root voles are coccidia, cestode and nematodes; and coccidia is the key intestinal parasite; *Eimeria wenrichi* is a dominant species among the coccidia. We found a positive association between *E. wenrichi* prevalence and the number of founders; *E. wenrichi* prevalence significantly increased with time. In addition, *E. wenrichi* prevalence in juveniles in high density enclosures was higher than that in low density enclosures. *E. ochrogasteri* prevalence was higher in juveniles than in adults. However, sex-related susceptibility was not found for coccidian species. These results indicate that coccidian infection varied with time and depended on the density of root vole populations. Prenatal stress due to high density and density-dependent effects on the coccidian infection may have a coupling effect on coccidian prevalence to the root vole populations.

Key words: Factors; Parasites; Population fluctuations; Prevalence; Root voles (*Microtus oeconomus*)

Elton (1924) 首次提出了流行病可引起啮齿动物种群波动的疾病假设 (disease hypothesis), 但直到 20 世纪 90 年代才引起普遍关注 (Tompkins

et al., 2010)。相继进行的野外及相关模型的研究表明, 寄生物可通过宿主适合度而影响其种群波动 (Laakkonen et al., 1998; Hakkarainen et al., 2006;

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31170394)

作者简介: 聂绪恒 (1987 -), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2013 - 12 - 09; 修回日期: 2014 - 01 - 14

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: bjh@nwipb.ac.cn

Vandegrift *et al.*, 2008)。Hudson 等 (1998) 通过驱虫剂降低了红松鸡 (*Lagopus scotica*) 种群寄生虫的感染率, 继而减缓了种群的衰减。随后的研究进一步发现, 寄生虫与宿主种群内部或外部因子间的相互作用可对宿主种群波动产生重要作用 (Redpath *et al.*, 2006; Pedersen and Greives, 2008)。

寄生虫对宿主的感染受许多生物因子和非生物因子的影响。大多数生物因子属于种群内部因子, 如宿主年龄、性别、免疫力以及种群密度等; 而非生物因子属于种群外部因子, 如温度、降雨量以及食物条件等 (Decker *et al.*, 2001)。开展影响寄生虫对小哺乳动物感染率因子及感染率与宿主种群密度关系的研究, 有助于理解寄生虫在其宿主种群波动中的作用, 且对有害动物的生物防控具有重要的生态学意义 (Scott, 1988; 杜寅等, 2012)。

根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 是青海高寒草甸地区的主要啮齿动物。该地区根田鼠肠道感染的寄生虫有 4 个球虫种, 分别为 *Eimeria wenrichi*、*Eimeria saxei*、*Isospora mexicanasubsimi* 和 *Eimeria ochrogasteri*; 感染根田鼠的绦虫为 *Paranoplocephala* 属; 线虫分别为 *Mastophorus* 属和 *Syphacia* 属 (Cao *et al.*, 2014)。球虫隶属原生动物门, 孢子虫纲, 真球虫目, 艾美耳科的 4 个属; 而绦虫为扁形动物门 (Platyhelminthes) 绦虫纲 (Cestoda); 线虫隶属线虫动物门 (Aschelminthes) 线虫纲 (Nematoda)。本研究以根田鼠为研究对象, 于 2012 年 4 月在野外围栏内建立不同密度的根田鼠种群, 在种群标志重捕过程中, 通过测定根田鼠肠道寄生虫的感染率, 分析感染根田鼠的主要寄生虫及其优势种类, 以及感染率与性别、年龄及种群数量的关系, 为进一步研究肠道寄生虫在根田鼠种群波动中的作用奠定基础。

1 研究方法

1.1 样地概况

本研究于 2012 年 4 月 20 日至 7 月 24 日在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行。该地区位于北纬 37°29′–37°45′, 东经 101°12′–101°23′。平均海拔 3 200 m, 属于典型高原大陆性气候, 无明显的四季之分。年平均气温为 -1.6℃ (李英年等, 2004)。植被类型包括以金露梅 (*Po-*

tentilla fruticosa) 为建群种的高寒灌丛草甸和以嵩草属 (*Kobresia*) 植物为建群种的高寒嵩草草甸。小型哺乳动物的主要捕食者为艾虎 (*Mustela evermanni*)、香鼬 (*Mustela altaica*)、荒漠猫 (*Felis bieti*)、赤狐 (*Vulpes vulpes*) 和大鸮 (*Buteo hemilasius*) 等。

1.2 实验围栏与设计

围栏以 2 m × 1 m 的镀锌钢板构成。钢板埋入地下 0.5 m, 地上部分高 1.5 m, 钢板之间用 L 45 × 45 角钢固定。实验围栏总面积为 1.2 hm², 由 8 个 0.15 hm² (50 m × 30 m) 的围栏组成, 围栏用 5 cm × 5 cm 的铁丝网封顶, 以防天敌。实验前 2 周捕尽围栏内留居的根田鼠和非靶动物。

把构建围栏种群的个体称为建群者 (Founder)。建群者一部分来自于 2012 年 3 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区捕获的越冬成体, 另一部分来自实验室饲养的性成熟个体。于 2012 年 4 月中旬随机选择 4 个围栏, 每个围栏内随机放入 30 对雌雄个体, 建立高密度种群; 其余 4 个围栏中, 每个围栏随机放入 6 对雌雄个体, 建立低密度种群。

建群者在围栏内适应 1 周后, 进行标志重捕, 以耳标记个体。从 2012 年 5 月 12 日至 7 月 24 日, 每隔 2 周标志重捕 1 次, 每次持续 3–4 d。具体方法为: 以 5 m × 5 m 的间隔设置笼站, 每个笼站放置 1–2 个小型木质的自制活捕鼠笼, 鼠笼顶部用木板遮挡, 以防气温过高或淋雨造成进笼根田鼠死亡。每个鼠笼内放少量胡萝卜块作为诱饵。在标志重捕期间, 每天 06: 00–12: 00 和 14: 30–20: 30 开放鼠笼, 以防温度过低或过高而导致重捕个体死亡。

1.3 粪便样品采集及处理方法

每个诱捕期从诱捕笼内收集根田鼠的新鲜粪便。诱捕前对诱捕笼进行清扫, 以避免残留粪便对结果的影响。每个诱捕期的活捕个体仅取 1 次粪便样品。粪便样品装于聚乙烯袋中 (Ocaido *et al.*, 1999), 并在样品袋上记录围栏号、耳标号、性别、年龄 (成体 (建群者) 和幼体 (围栏出生的 F1 代个体)) 及收集日期, 随即放入 4℃–8℃ 冷藏柜中。

样品带回实验室后, 用电子天平称约 0.5 g 的粪样 (Laakkonen *et al.*, 1998; Vadlejš *et al.*,

2011) (精确到 0.001 g), 加 15 mL 的 2.5% K_2CrO_7 研磨, 依次通过 40 目铜筛和 100 目的尼龙网筛后, 26°C 培养 48 h 使其孢子化, 当孢子化率达 85% 以上时, 把含有孢子化的 2.5% K_2CrO_7 液体用水冲洗到 45 mL 的离心管中, 1 500 r/min 离心 5 min, 倾倒离心液, 在沉淀中加入 7 mL 的饱和盐水 (Vadlejch *et al.*, 2011), 采用饱和盐水漂浮法, 显微镜下观察漂浮液以检测卵囊 (Ocaido *et al.*, 1999; Gillespie and Chapman, 2006)。根据卵囊的外部形态和内部结构进行分类。球虫卵识别到种, 绦虫卵和线虫卵则识别到属, 并计算其感染率。感染率 = 围栏种群感染个体数/围栏种群的总个体数 (Bush *et al.*, 1997)。

在卵囊的检测过程中, 为了减少误差, 实验过程由同一个人完成。

1.4 统计分析

采用最小存活数法 (Chambers *et al.*, 1999) 估计种群大小。为分析根田鼠肠道寄生虫的优势种及时间效应, 采用一般线性混合模型 (General Linear Mixed Model, GLMM) 对数据进行分析。在统计前, 将寄生虫感染率进行 Logit 转换 (Warton and Hui, 2011)。寄生虫的感染率作为因变量, 寄生物物种为固定变量, 围栏为随机变量, 时间作为重复测量变量。如果效应显著, 采用 Bonferroni 方法进行多重比较。

为了分析影响根田鼠寄生虫感染率的因子, 采用广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Model, GzLMM) 对数据进行分析 (Schabenberger, 2005; Bolker *et al.*, 2009), Logit 作为关联函数。寄生虫感染率为因变量, 处理、年龄、性别为固定变量, 围栏作为随机变量, 时间作为重复测量变量。由于围栏种群在实验期间的成体均为建群者个体, 而成体数量可直接影响个体的生理状态及寄生物传播, 因而把建群者数量作为协变量。围栏种群中的年龄分为成体和幼体。如果处理效应显著, 采用 Bonferroni 方法进行多重比较。由于绦虫和线虫的感染率比较低 (见结果), 仅对球虫进行了上述统计分析。为进一步分析球虫对幼体根田鼠感染率的影响, 采用广义线性混合模型 (GzLMM) 统计分析不同密度处理条件下幼体的感染率变化。

数据分析使用 SAS 9.2 完成。显著水平为 0.05, 数值表示为平均值 \pm 标准误。

2 结果

2.1 根田鼠种群密度

在实验诱捕期间 (2012 年 5 - 7 月), 低密度处理组的根田鼠种群密度变化范围为 (61.67 \pm 5.00) 只/公顷至 (258.33 \pm 26.47) 只/公顷, 高密度处理组的根田鼠种群密度为 (330.00 \pm 17.33) 只/公顷至 (726.67 \pm 60.67) 只/公顷, 高密度处理组的根田鼠种群平均密度与低密度处理组的种群平均密度之比大于 3, 且差异显著 ($F_{1, 947} = 931.66, P < 0.001$, 图 1)。

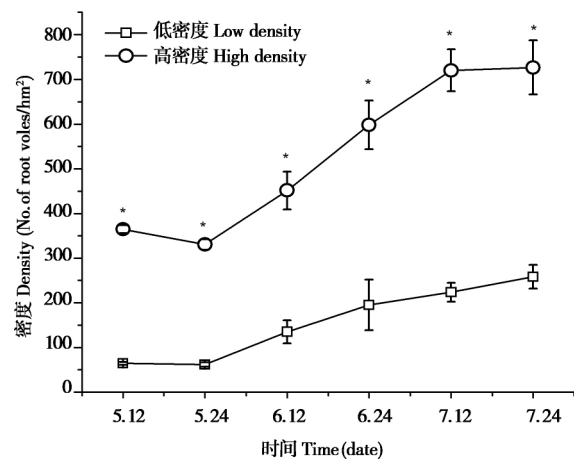


图 1 不同处理根田鼠种群密度的变化。* 表示高密度与低密度的根田鼠种群密度差异显著 ($P < 0.05$)

Fig. 1 The temporal dynamics of root vole populations densities. * means that density was significantly different between low- and high-density root vole populations ($P < 0.05$)

2.2 根田鼠肠道寄生虫及优势种类

球虫、绦虫和线虫对根田鼠的感染率分别为 24.8%、2.2% 和 1.1%。三者之间存在显著性差异 ($F_{2, 140} = 64.83, P < 0.001$, 图 2), 其中, 球虫的感染率分别比绦虫和线虫增加了 11.27 倍和 22.55 倍 (球虫—绦虫: $P < 0.001$; 球虫—线虫: $P < 0.001$, 图 2), 而绦虫和线虫感染率之间无差异 ($P = 0.634$, 图 2), 表明, 球虫是根田鼠肠道的主要寄生物。4 种球虫中, *E. wenrichi*、*E. saxei*、*I. mexicanasubsimi* 和 *E. ochrogasteri* 的感染率分别为 21.0%、1.2%、0.5% 和 4.1%。*E. wenrichi* 的感染率分别比 *E. saxei*、*I. mexicanasubsimi* 和 *E. ochrogasteri* 显著增加了 18.10 倍、46.67 倍和 5.16 倍 (*E. wenrichi* - *E. saxei*: $P < 0.001$;

E. wenrichi - *I. mexicanasubsimi*: $P < 0.001$;
E. wenrichi - *E. ochrogasteri*: $P < 0.001$, 图 3), 而
E. saxei、*I. mexicanasubsimi* 和 *E. ochrogasteri* 之间的
感染率无显著差异 (*E. saxei* - *I. mexicanasubsimi*:
 $P = 0.728$; *E. saxei* - *E. ochrogasteri*: $P = 0.158$;
I. mexicanasubsimi - *E. ochrogasteri*: $P = 0.079$, 图
3), 表明, *E. wenrichi* 为球虫中的优势种。

2.3 时间、处理、性别、年龄及建群者数量对球
虫感染率的影响

球虫的感染率随时间而显著变化 ($F_{5,944} = 4.07$,
 $P = 0.002$, 图 2), 但绦虫和线虫的感染率无此变化
(绦虫: $F_{5,944} = 1.48$, $P = 0.205$; 线虫: $F_{5,944} = 1.01$,
 $P = 0.414$, 图 2)。在球虫种内, *E. wenrichi* 的感染率
随时间而显著变化 ($F_{5,944} = 4.05$, $P = 0.002$, 图 3),
而 *E. saxei*、*I. mexicanasubsimi* 和 *E. ochrogasteri* 的感
染率无此效应 (*E. saxei*: $F_{5,944} = 0.36$, $P = 0.875$;
I. mexicanasubsimi: $F_{5,944} = 1.40$, $P = 0.231$;
E. ochrogasteri: $F_{5,944} = 0.52$, $P = 0.759$, 图 3)。

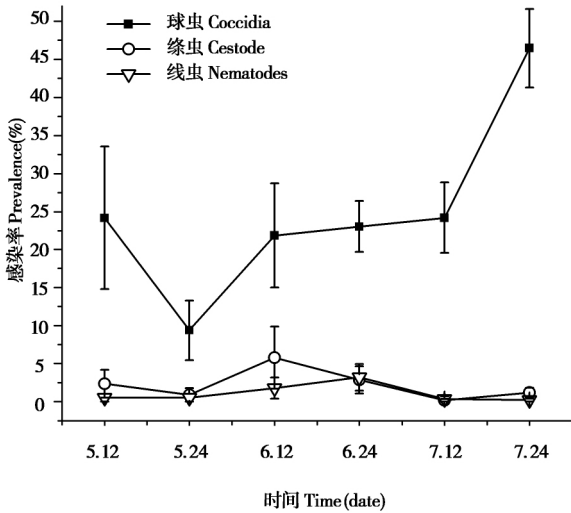


图 2 根田鼠肠道寄生虫感染率及时间变化. 球虫的感染率随
时间而显著地变化 ($P = 0.002$) 球虫的感染率显著高于绦虫和
线虫 ($P < 0.001$); 绦虫和线虫的感染率随时间无显著差异 ($P >$
 0.05)

Fig.2 The temporal dynamics of intestinal parasite prevalence in
root voles. The prevalence of coccidia significantly varied with time
($P = 0.002$), Coccidian prevalence was higher than cestode and
nematodes ($P < 0.001$) but cestode and nematodes had neither an
effect of time nor a significant difference in prevalence ($P > 0.05$)

广义线性混合模型的结果表明, 虽然第一次诱
捕期中, *E. wenrichi* 感染率在不同处理组之间无显
著差异 ($\chi^2 = 1.43$, $df = 1$, $P = 0.232$, 图 4), 但在
随后的实验期间, 密度处理对 *E. wenrichi* 的感染率

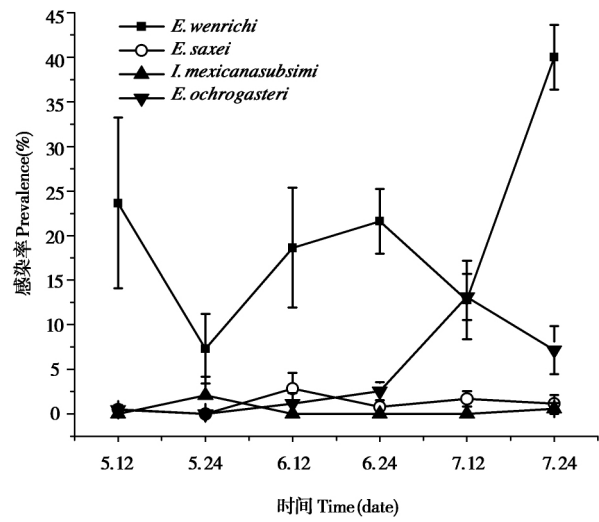


图 3 不同球虫种的感染率及时间变化. *E. wenrichi* 的感染率随
时间而显著变化 ($P = 0.002$), 且感染率显著高于其它 3 个种
($P < 0.001$), 但是其它 3 个种的感染率即没有时间变化, 也没有
差异 ($P > 0.05$)

Fig.3 The temporal dynamics of coccidian prevalence. *E. wenrichi*
prevalence significantly varied with time ($P = 0.002$); *E. wenrichi*
prevalence was higher than others ($P < 0.001$), but others had nei-
ther effects of time nor significant difference ($P > 0.05$)

有显著影响, 低密度处理组的平均感染率显著低于
高密度处理组 ($\chi^2 = 11.80$, $df = 1$, $P = 0.001$, 图
5)。本研究并没有发现密度处理对 *E. saxei*、
I. mexicanasubsimi 和 *E. ochrogasteri* 的显著效应
(*E. saxei*: $\chi^2 = 1.54$, $df = 1$, $P = 0.214$;
I. mexicanasubsimi: $\chi^2 = 3.75$, $df = 1$, $P = 0.053$;
E. ochrogasteri: $\chi^2 = 0.51$, $df = 1$, $P = 0.475$, 图 5)。
此外, 建群者数量对 *E. wenrichi* 的感染率有显著影
响, 其感染率随根田鼠建群者数量的增加而增加
($\chi^2 = 13.69$, $df = 1$, $P = 0.001$, 图 6), 建群者数
量对 *E. wenrichi* 的感染率的回归方程为:

$$P(Y=1) = \frac{e^{-2.0751 + 0.0106 \text{density}}}{1 + e^{-2.0751 + 0.0106 \text{density}}}$$
 (Wald $\chi^2 =$
 20.33 , $P < 0.001$); 但建群者数量对 *E. saxei*、
I. mexicanasubsimi 和 *E. ochrogasteri* 的感染率无显著
影响 (*E. saxei*: $\chi^2 = 0.40$, $df = 1$, $P = 0.527$;
I. mexicanasubsimi: $\chi^2 = 0.02$, $df = 1$, $P = 0.890$;
E. ochrogasteri: $\chi^2 = 1.12$, $df = 1$, $P = 0.290$)。

E. ochrogasteri 感染率在不同年龄间有显著差
异, 幼体感染率显著高于成体 ($\chi^2 = 11.86$, $df = 1$,
 $P = 0.001$)。但未发现 *E. wenrichi*、*E. saxei* 和

I. mexicanasubsimi 的感染率有年龄间的差异 (*E. wenrichi*: $\chi^2 = 3.05$, $df = 1$, $P = 0.081$; *E. saxei*: $\chi^2 = 2.86$, $df = 1$, $P = 0.091$; *I. mexicanasubsimi*: $\chi^2 = 0.00$, $df = 1$, $P = 0.952$), 也未发现不同球虫感染率在性别之间的差异

(*E. wenrichi*: $\chi^2 = 0.00$, $df = 1$, $P = 0.981$; *E. saxei*: $\chi^2 = 0.10$, $df = 1$, $P = 0.746$; *I. mexicanasubsimi*: $\chi^2 = 0.01$, $df = 1$, $P = 0.904$; *E. ochrogasteri*: $\chi^2 = 2.09$, $df = 1$, $P = 0.148$) (表 1)。

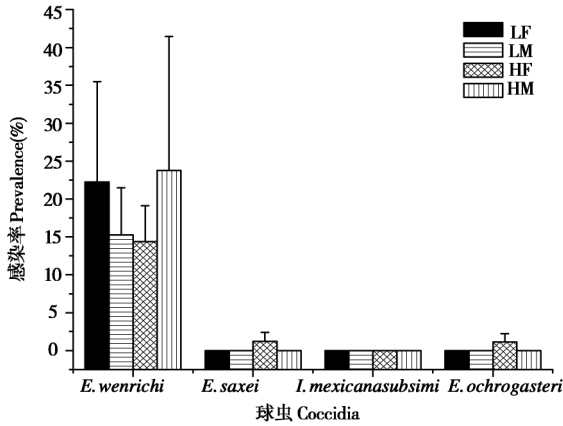


图 4 根田鼠围栏种群第一次诱捕期的球虫感染率. 不同处理组间和不同性别间球虫的感染率均无显著差异 ($P > 0.05$). LF: 低密度雌性; LM: 低密度雄性; HF: 高密度雌性; HM: 高密度雄性

Fig. 4 Coccidian prevalence of the first trapping period in root voles in field enclosures. Coccidian prevalence was not different between low- and high-densities or between females and males ($P > 0.05$) in the first trapping period. LF: Females from low density; LM: Males from low density; HF: Females from high density; HM: Males from high density

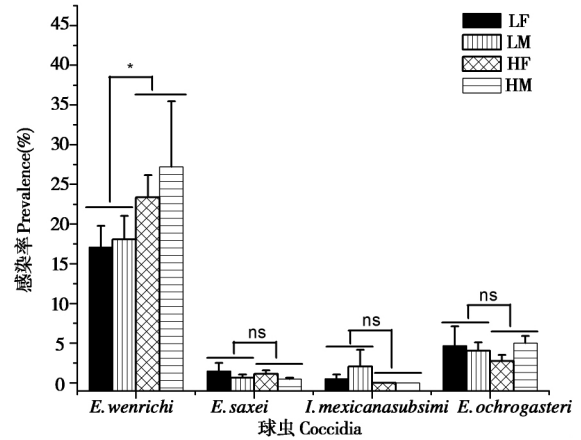


图 5 实验期间根田鼠围栏种群的球虫感染率. LF: 低密度雌性; LM: 低密度雄性; HF: 高密度雌性; HM: 高密度雄性. * 表示不同处理组球虫的感染率差异显著 ($P < 0.05$); ns 表示不同处理组的球虫感染率差异不显著 ($P > 0.05$)

Fig. 5 Coccidian prevalence of the experimental period in root voles in field enclosures. LF: Females from low density; LM: Males from low density; HF: Females from high density; HM: Males from high density. * means that coccidian prevalence was significantly different between low- and high-densities ($P < 0.05$). ns means that coccidian prevalence was not significantly different between low- and high-density ($P > 0.05$)

表 1 根田鼠不同性别和年龄的球虫感染率 (平均值 ± 标准误)

Table 1 Prevalence of coccidia in root voles of different sexes and ages (Mean ± SE)

球虫 Coccidia	感染率 Prevalence (%)			
	性别 Sex		年龄 Age	
	雌性 Female	雄性 Male	成体 Adult	幼体 Juvenile
<i>E. wenrichi</i>	20.25 ± 2.71	22.65 ± 5.59	19.66 ± 4.10	22.61 ± 4.88
<i>E. saxei</i>	1.33 ± 0.71	0.57 ± 0.29	0.39 ± 0.23	2.11 ± 1.31
<i>I. mexicanasubsimi</i>	0.26 ± 0.26	1.04 ± 1.04	0.00 ± 0.00	0.21 ± 0.21
<i>E. ochrogasteri</i>	3.72 ± 1.61	4.55 ± 0.96	1.30 ± 0.48*	7.83 ± 2.10

* 表示不同年龄间球虫感染率差异显著 ($P < 0.05$)

* means that coccidian prevalence was significantly different between adults and juveniles ($P < 0.05$)

在幼体根田鼠中, 高密度处理组的 *E. wenrichi* 的感染率显著高于低密度处理组 ($\chi^2 = 6.93$, $df = 1$, $P = 0.009$, 图 7), 但是, *E. saxei*、*I. mexicanasubsimi* 和 *E. ochrogasteri* 的感染率在不同处理组间无显著差异 (*E. saxei*: $\chi^2 = 3.19$, $df = 1$, $P = 0.074$; *I. mexicanasubsimi*: $\chi^2 = 3.27$, $df = 1$,

$P = 0.071$; *E. ochrogasteri*: $\chi^2 = 0.67$, $df = 1$, $P = 0.415$, 图 7)。性别间也无显著差异 (*E. wenrichi*: $\chi^2 = 0.00$, $df = 1$, $P = 0.995$; *E. saxei*: $\chi^2 = 0.07$, $df = 1$, $P = 0.791$; *I. mexicanasubsimi*: $\chi^2 = 1.38$, $df = 1$, $P = 0.240$; *E. ochrogasteri*: $\chi^2 = 1.43$, $df = 1$, $P = 0.231$, 图 7)。

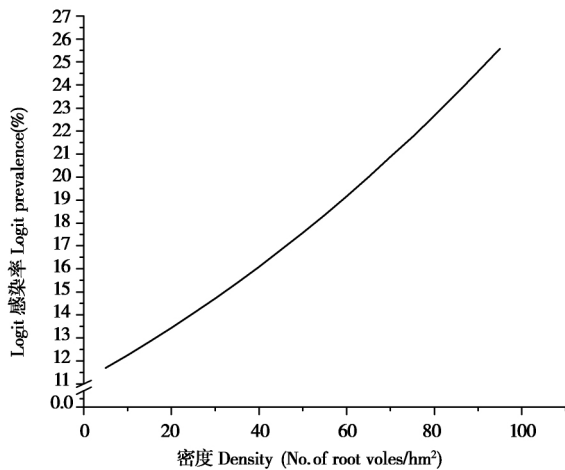


图6 根田鼠建群者密度和 *E. wenrichi* 感染率的关系(Logit 转换

后). 感染率回归方程为: $P(Y = 1) = \frac{e^{-2.0751 + 0.0106 \text{ density}}}{1 + e^{-2.0751 + 0.0106 \text{ density}}}$

Wald $\chi^2 = 20.33$, $P < 0.001$

Fig. 6 The correlation between logit-transformed *E. wenrichi* prevalence and founders' density. Regression equation of prevalence is

that $P(Y = 1) = \frac{e^{-2.0751 + 0.0106 \text{ density}}}{1 + e^{-2.0751 + 0.0106 \text{ density}}}$, Wald $\chi^2 = 20.33$, $P <$

0.001

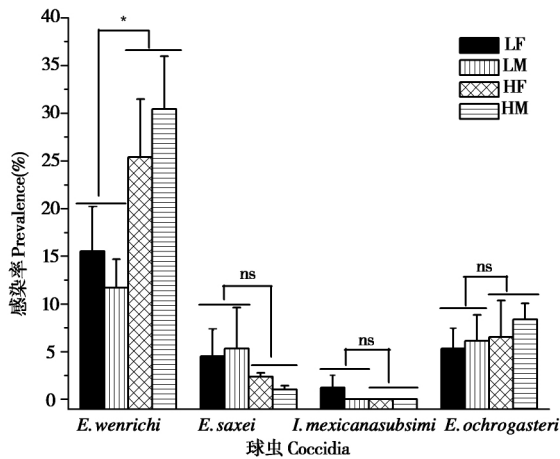


图7 幼体根田鼠球虫的感染率. LF: 低密度雌性; LM: 低密度雄性; HF: 高密度雌性; HM: 高密度雄性. * 表示处理之间球虫感染率差异显著 ($P = 0.009$); ns 表示不同处理组的球虫感染率差异不显著 ($P > 0.05$)

Fig. 7 The coccidian prevalence in the juveniles. LF: Females from low density; LM: Males from low density; HF: Females from high density; HM: Males from high density. * means coccidian prevalence was significantly different between low- and high-densities ($P = 0.009$); ns means that coccidian prevalence was not significantly different between low- and high-densities ($P > 0.05$)

3 讨论

本研究结果表明, 球虫是感染根田鼠肠道的主要寄生虫, *E. wenrichi* 是球虫中的优势种。球虫感染率随时间而显著变化。球虫为单宿主寄生虫, 其生活史由以下 5 个阶段组成: (1) 成熟卵囊随粪便排出体外, 经孢子生殖 (即孢子化) 形成对宿主具有感染力的孢子化卵囊; (2) 孢子化卵囊被动物吞食后, 囊壁在胃中破裂, 释放出孢子囊, 进入小肠后孢子囊内孢子被胆汁或胰蛋白酶激活, 脱离孢子囊; (3) 孢子囊直接或借助白细胞进入肠上皮细胞, 进行裂殖生殖, 形成第一代裂殖体, 并进行增殖; (4) 大多数增殖的裂殖子侵入新的宿主上皮细胞后开始有性生殖, 即配子生殖, 形成卵囊; (5) 卵囊形成后, 宿主细胞破溃, 进入肠腔, 随粪便排出 (汪明, 2003; 李国清, 2006)。因此, 球虫能否感染宿主的关键阶段是卵囊的孢子化过程。有关球虫生物学的研究表明, 温度和湿度是影响卵囊孢子化的两个关键因子 (Fuller, 1996)。特别是, 只有当温度超过孢子化的临界温度后, 孢子化率才随温度的增加而增加。在本研究地区, 仅有冷暖二季, 9 月中旬进入冬季, 翌年 5 月中旬进入暖季 (李英年等, 2004)。因此, 球虫感染率的时间变化与环境温度和湿度有关, 即随实验进程, 气温和降水量不断升高和增加, 排出体外的球虫卵囊的孢子化率随之逐渐提高, 继而导致根田鼠种群中球虫感染率增加。在本研究中, 除了 *E. wenrichi* 外, 其余 3 种球虫的感染率极低, 并不随时间而变化。因此, 球虫感染率的时间动态是由 *E. wenrichi* 的变化所致。

绦虫的生活史周期较长 (林宇光等, 1982a, 1982b), 需要中间宿主才能完成其生活史。绦虫的中间宿主一般为地螨, 当绦虫虫卵或孕节随粪便排出体外被地螨吞食后, 在适宜的温度下需要 140 - 150 d 才能发育为似囊尾幼, 当终宿主感染地螨后, 绦虫在终宿主体内经 4 - 6 周发育为成虫 (李国清, 2006)。线虫也有类似较长而复杂的生活史周期 (Quentin, 1970), 因此, 绦虫和线虫经中间宿主到终宿主体内发育为成虫需较长的时间, 因而在本实验中此类寄生虫的感染率极低, 并无时间变化。

由于线虫和绦虫在根田鼠种群中的极低感染

率,因而本研究仅分析了影响球虫感染率的因子及其与宿主种群密度的关系。在小哺乳动物种群中,任何以密度制约方式影响种群统计参数的过程都可调节种群波动。已有的研究表明,高密度宿主是维持其寄生物群落丰富度和稳定性的重要因子,且寄生物传播与宿主种群密度密切相关 (Stanton *et al.*, 1992; Seville *et al.*, 1996)。Bertolino 等 (2003) 研究发现,球虫的感染与红松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 种群密度呈正相关关系。Patterson 和 Ruckstuhl (2013) 通过元分析 (meta-analyses) 发现,寄生物的感染与宿主的聚集性有显著的正相关关系。本研究结果也表明,在高密度根田鼠种群中 *E. wenrichi* 的感染率显著高于低密度种群,且 *E. wenrichi* 感染率随根田鼠种群建群者数量的增加而增加。在高密度种群中,一方面,宿主较小的巢区面积和较多的社群冲突以及较强的资源竞争,使种内个体的糖皮质激素水平升高 (杨乐等, 2011), 继而可能抑制宿主的免疫功能,增加感染寄生物的概率 (Godbout and Glaser, 2006; Bartolomucci, 2007); 另一方面,随种群数量的增加,排出体外的虫卵总量也随之增加,继而增大了 *E. wenrichi* 对宿主食物的污染概率,从而表现为根田鼠种群的建群者数量对 *E. wenrichi* 感染率具有显著的效应。该结果与相关的模型和理论预测相符 (Dobson, 1990)。说明, *E. wenrichi* 在根田鼠种群中的感染率受密度制约。但本研究未发现处理、建群者数量对 *E. saxei*、*I. mexicanasubsimi* 及 *E. ochrogasteri* 感染率的相关效应,这可能与其非常低的感染率有关。

本研究结果表明, *E. ochrogasteri* 对根田鼠幼体的感染率显著高于成体,该结果与 Laakkonen 等 (1998) 及 Ball 和 Lewis (1984) 的研究结果一致。这可能与根田鼠幼体在断乳前未感染寄生物,在体内没有形成或形成少量的相应抗体有关。虽然,许多研究发现感染率存在性别间的差异,雄性的感染率显著高于雌性 (Bundy, 1988; Poulin, 1996; Zuk and McKean, 1996), 但本研究未发现不同性别间的球虫感染率差异,其原因可能是繁殖期的雌性根田鼠在繁殖过程中投入更多的能量有关 (Perrin *et al.*, 1996; Schwanz, 2008)。

边疆晖等 (2008) 和吴雁等 (2008) 的研究表明,高密度围栏出生的 F1 代个体为生前应激子代,其免疫力显著低于无生前应激子代。由于本实

验在 7 月份结束,本研究所划分的幼体为 F1 代个体,因此,高密度种群中幼体较高的 *E. wenrichi* 感染率可能是根田鼠高密度种群引起的生前应激效应与其当前密度对 *E. wenrichi* 感染率的制约性效应所产生的耦合效应所致。需说明的是,本研究虽然未测定建群者放入围栏前的球虫感染状况,但建群者适应围栏 2 周后的第一次诱捕结果表明,不同处理间的球虫感染率无显著差异。说明本实验期间球虫感染率变化只能归结于密度处理效应。

综上所述,球虫是根田鼠的主要肠道寄生物, *E. wenrichi* 是球虫中的优势种,其感染率不仅存在时间动态,而且受根田鼠种群密度制约,高密度种群出生的 F1 代个体较高的 *E. wenrichi* 感染率可能是高密度种群引起的生前应激效应与当前密度对球虫感染率的制约性作用所产生的耦合效应所致。由于球虫寄生于宿主肠道上皮细胞中,可抑制宿主对养分的吸收 (Solomon 1993; Dausgschies *et al.* 1999), 因此可能会对根田鼠的适合度产生影响,所以需进一步研究球虫在根田鼠种群波动中的作用。

参考文献:

- Ball S, Lewis D. 1984. Eimeviu (Protozoa: Coccidia) in wild populations of some British rodents. *Journal of Zoology*, **202** (3): 373 - 381.
- Bartolomucci A. 2007. Social stress, immune functions and disease in rodents. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **28** (1): 28 - 49.
- Bertolino S, Wauters L A, De Bruyn L, Canestri-Trotti G. 2003. Prevalence of coccidia parasites (Protozoa) in red squirrels (*Sciurus vulgaris*): effects of host phenotype and environmental factors. *Oecologia*, **137** (2): 286 - 295.
- Bian J H, Wu Y, Zhou K K. 2008. Effects of population density on demography and individual corticosterone level during breeding period in root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica Sinica*, **28** (2): 135 - 143. (in Chinese)
- Bolker B M, Brooks M E, Clark C J, Geange S W, Poulsen J R, Stevens M H H, White J S S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **24** (3): 127 - 135.
- Bundy D. 1988. Sexual effects on parasite infection. *Parasitol Today*, **4**: 186 - 9.
- Bush A O, Lafferty K D, Lotz J M, Shostak A W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *The Journal of parasitology*, 575 - 583.
- Cao Y F, Nie X H, He H, Du S Y, Duszynski D W, Bian J H. 2014. Gastrointestinal parasites of root voles, *Microtus oeconomus* (Rodent-

- tia: Muridae) from Haibei area, Qinghai Province, China. *Comparative Parasitology*, **81** (2) (in press).
- Chambers L K, Singleton G R, Hinds L. 1999. Fertility control of wild mouse populations: the effects of hormonal competence and an imposed level of sterility. *Wildlife Research*, **26** (5): 579–591.
- Dauguschies A, Imarom S, Bollwahn W. 1999. Differentiation of porcine *Eimeria* spp. by morphologic algorithms. *Veterinary Parasitology*, **81** (3): 201–210.
- Decker K H, Duszynski D W, Patrick M J. 2001. Biotic and abiotic effects on endoparasites infecting *Dipodomys* and *Perognathus* species. *Journal of Parasitology*, **87** (2): 300–307.
- Dobson A. 1990. Models for Multi-Species Parasite-host Communities. Parasite Communities: Patterns and Processes, Springer, 261–288.
- Du Y, Cao Y F, Jing Z C, He H, Bian J H. 2012. Efficacies of coccidian parasites (Protozoa) in control of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) and their effects on embryo development. *Acta Theriologica Sinica*, **32** (3): 221–227. (in Chinese)
- Elton C S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Journal of Experimental Biology*, **2** (1): 119–163.
- Fuller C A. 1996. Population dynamics of two species of *Eimeria* (Apicomplexa: Eimeriidae) in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): biotic and abiotic factors. *The Journal of Parasitology*, 220–225.
- Gillespie T R, Chapman C A. 2006. Prediction of parasite infection dynamics in primate metapopulations based on attributes of forest fragmentation. *Conservation Biology*, **20** (2): 441–448.
- Godbout J P, Glaser R. 2006. Stress-induced immune dysregulation: implications for wound healing, infectious disease and cancer. *Journal of Neuroimmune Pharmacology*, **1** (4): 421–427.
- Hakkarainen H, Huhta E, Koskela E, Mappes T, Soveri T, Suorsa P. 2006. *Eimeria*-parasites are associated with a lowered mother's and offspring's body condition in island and mainland populations of the bank vole. *Parasitology*, **134** (01): 23–31.
- Hudson P J, Dobson A P, Newborn D. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, **282** (5397): 2256–2258.
- Laakkonen J, Oksanen A, Soveri T, Henttonen H. 1998. Dynamics of intestinal coccidia in peak density *Microtus agrestis*, *Microtus oeconomus* and *Clethrionomus glareolus* populations in Finland. *Ecography*, **21** (2): 135–139.
- Li G Q. 2006. Veterinary Parasitology. Beijing: China Agricultural University Press, 30–50. (in Chinese)
- Li Y N, Zhao X Q, Cao G M, Zhao L, Wang Q X. 2004. Analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei alpine meadow ecosystem research station. *Plateau Meteorology*, **23** (4): 558–567. (in Chinese)
- Lin Y G, Guan J Z, Wang P P, Yang W C. 1982. Studies on the developmental cycle of *Paranoplocephala ryjkove* spassky, 1950 in the intermediate host. *Acta Zoologica Sinica*, **28** (3): 266–268. (in Chinese)
- Lin Y G, Guan J Z, Wang P P, Yang W C. 1982. On the developmental cycle of the marmot cestode, *Paranoplocephala transversaria* (Krabbe, 1879), in the intermediate host. *Acta Zoologica Sinica*, **4**: 008. (in Chinese)
- Ocaido M, Siefert L, Baranga J. 1999. Seasonal changes of impala (*Aepyceros melampus*, Lichtenstein, 1812) faecal helminth egg counts through a one-year period. *African Journal of Ecology*, **37** (3): 327–333.
- Patterson J E, Ruckstuhl K E. 2013. Parasite infection and host group size: a meta-analytical review. *Parasitology*, **140** (7): 803–813.
- Pedersen A B, Greives T J. 2008. The interaction of parasites and resources cause crashes in a wild mouse population. *Journal of Animal Ecology*, **77** (2): 370–377.
- Perrin N, Christe P, Richner H. 1996. On host life-history response to parasitism. *Oikos*, **75** (2): 317–320.
- Poulin R. 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? *The American Naturalist*, **147** (2): 287–295.
- Quentin J C. 1970. Morphogénèse larvaire du spiruride *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **45** (6): 839–855.
- Redpath S M, Mougeot F, Leckie F M, Elston D A, Hudson P J. 2006. Testing the role of parasites in driving the cyclic population dynamics of a gamebird. *Ecology Letters*, **9** (4): 410–418.
- Schabenberger O. 2005. Introducing the GLIMMIX procedure for generalized linear mixed models. *SUGI 30 Proceedings*, 196–30.
- Schwanz L E. 2008. Chronic parasitic infection alters reproductive output in deer mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62** (8): 1351–1358.
- Scott M E. 1988. The impact of infection and disease on animal populations: implications for conservation biology. *Conservation Biology*, **2** (1): 40–56.
- Seville R S, Stanton N L, Gerow K. 1996. Stable parasite guilds: Coccidia in spermophiline rodents. *Oikos*, **75**: 365–372.
- Solomon N G. 1993. Body-size and social preferences of male and female prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, **45** (5): 1031–1033.
- Stanton N L, Shults L M, Parker M, Seville R S. 1992. Coccidian assemblages in the Wyoming ground squirrel, *Spermophilus elegans elegans*. *The Journal of Parasitology*, 323–328.
- Tompkins D M, Dunn A M, Smith M J, Telfer S. 2010. Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **80** (1): 19–38.
- Vadlejch J, Petrůl M, Zaichenko I, Čadková Z, Jankovská I, Langrová I, Moravec M. 2011. Which McMaster egg counting technique is the most reliable? *Parasitology Research*, **109** (5): 1387–1394.
- Vandegrift K J, Raffel T R, Hudson P J. 2008. Parasites prevent summer breeding in white-footed mice. *Peromyscus Leucopus Ecology*, **89** (8): 2251–2258.
- Wang M. 2003. Veterinary Parasitology. Beijing: China Agricultural Press, 55–58. (in Chinese)

- Warton D I, Hui F K C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, **92** (1): 3 - 10.
- Wu Y, Bian J H, Cao Y F. 2008. Maternal social stress affects immunocompetence of offspring in root voles (*Microtus oeconomus*): a field experiment. *Acta Theriologica Sinica*, **28** (3): 250 - 259. (in Chinese)
- Yang L, Wu Y, Cao Y F, Chen F, Bian J H, Chen Z. 2011. Effect of maternal density in field enclosures on sex organ index of F1 offspring in root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica Sinica*, **31** (2): 164 - 170. (in Chinese)
- Zuk M, McKean K A. 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal for Parasitology*, **26** (10): 1009 - 1024.
- 边疆晖, 吴雁, 周抗抗. 2008. 繁殖期根田鼠种群密度对其种群统计参数及个体皮质酮水平的作用. *兽类学报*, **28** (2): 135 - 143.
- 杜寅, 曹伊凡, 景增春, 何慧, 边疆晖. 2012. 艾美尔球虫防治高原鼠兔实验及其对胚胎发育的影响. *兽类学报*, **32** (3): 221 - 227.
- 李英年, 赵新全, 曹广民, 赵亮, 王勤学. 2004. 海北高寒草甸生态系统定位站气候, 植被生产力背景的分析. *高原气象*, **23** (4): 558 - 567.
- 李国清. 2006. 兽医寄生虫学. 北京: 中国农业大学出版社, 30 - 55.
- 杨乐, 吴雁, 曹伊凡, 陈芳, 边疆晖, 陈志. 2011. 围栏条件下母体密度应激对根田鼠 F1 代性器官指数的影响. *兽类学报*, **31** (2): 164 - 170.
- 吴雁, 边疆晖, 曹伊凡. 2008. 围栏条件下母体社群应激对根田鼠子代免疫力的影响. *兽类学报*, **28** (3): 250 - 259.
- 汪明. 2003. 兽医寄生虫学. 北京: 中国农业出版社, 55 - 58.
- 林宇光, 关家震, 王芑芑, 杨文川. 1982. 立氏副裸头绦虫的生活史研究. *动物学报*, **28** (3): 266 - 268.
- 林宇光, 关家震, 王芑芑, 杨文川. 1982. 横转副裸头绦虫的发育史研究. *动物学报*, **4**: 008.