

青藏高原地区根田鼠脾脏重量及迟发性超敏反应的季节性变化

边疆晖¹ 曹伊凡¹ 吴雁^{2*} 景增春¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001) (2 杭州师范大学生命科学院, 杭州 310036)

摘要: 动物的免疫功能不仅与外部环境条件有密切关系, 而且可能在种群调节中有重要作用。为探讨青藏高原地区根田鼠免疫功能的季节性变化, 我们在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区, 从 2006 年 5 月至 2007 年 4 月, 逐月捕获根田鼠, 测定其脾脏重量及二硝基氟苯诱导的迟发性超敏反应。冷季 1 (2006 年 9 ~ 10 月) 个体的脾脏指数及迟发性超敏反应与暖季 (2006 年 4 ~ 8 月) 个体之间无显著差异, 但冷季 2 (2006 年 11 月至 2007 年 1 月) 和冷季 3 (2007 年 2 ~ 4 月) 个体脾脏指数、以及冷季 3 个体的迟发性超敏反应均显著低于冷季 1 和暖季个体, 表明根田鼠免疫功能随冷季而显著降低。此外, 冷季 2 不同年龄个体间的脾脏指数呈显著差异。我们认为, 青藏高原冷季低温是影响根田鼠免疫功能季节性变化的主要因素, 且冷季 2 不同年龄个体免疫功能的差异对根田鼠种群自动调节具有重要的作用。

关键词: 青藏高原; 根田鼠; 脾脏; 迟发性超敏反应; 季节

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2008) 03 - 0242 - 08

Seasonal variations in spleen mass and delay hypersensitivity responses of root voles (*Microtus oeconomus*) in Qinghai-Tibet Plateau

BAN Jianghui¹, CAO Yifan¹, WU Yan^{2*}, JING Zengchun¹

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China)

Abstract: Animal's immune functions are not only closely associated with environmental conditions but also may play a role in regulating population dynamics. The Qinghai-Tibet Plateau has a severe and long cold season (September - April) and short warm season (May - August). To explore seasonal variations in immune function of root voles (*Microtus oeconomus*), we captured root voles monthly by using live-trap methods from May 2006 to April 2007 at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Science, and monitored spleen mass and delay hypersensitivity induced by dinitrofluorobenzene. To examine the variation of immune parameters in the cold season, it was divided into cold season 1 (September - October, 2006), cold season 2 (November, 2006 - January, 2007) and cold season 3 (February - April, 2007). Individual's spleen mass and delay hypersensitivity response in cold season 1 did not significantly differ from those in warm season, but the spleen index in cold season 2 and cold season 3 was significantly reduced compared to cold season 1 and warm season, respectively. Individual's delay hypersensitivity response in cold season 3 was also significantly lower than those in cold season 1 and warm season, respectively. Age differences in spleen mass were found during the cold season 2, with sub-adults having smaller spleen weights compare to adults. The results show that immune function of root voles is gradually reduced during the cold season. We suggest that low temperature in Qinghai-Tibet Plateau may be responsible for the seasonal variation in immune parameters. Our results also suggest that the age difference in immune function may play an important role in population auto-regulation for root voles.

Key words: Delay hypersensitivity; Qinghai-Tibet Plateau; Root vole (*Microtus oeconomus*); Season; Spleen

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30570294, 30370249)

作者简介: 边疆晖 (1964 -), 男, 博士, 副研究员, 主要从事动物生态学研究. E-mail: bjh@nwipb.ac.cn

收稿日期: 2007 - 11 - 30; 修回日期: 2008 - 03 - 12

* 通讯作者, corresponding author, E-mail: wuyanqh@yahoo.com

种群波动的基本原因是种群统计参数的变化。存活率是影响种群波动的首要种群统计参数 (Norrdahl *et al.*, 2002; Koppimäki *et al.*, 2004), 而免疫功能则是影响种群存活率的重要因素之一 (Hunson, 1986; Temple, 1987; Sinclair and Lochmill, 2000; Møller *et al.*, 2003)。Koppimäki 等 (2004) 指出, 存活率对种群增长具有驱动作用, 疾病是影响种群波动的主要因子之一。Cattadori 等 (2005) 则指出, 特定气候事件导致的疾病或寄生虫感染的暴发, 可引起寄主种群数量急剧且同步的波动。因此, 探讨小哺乳动物免疫功能及其季节性变化对认识种群自动调节机制有重要作用。

外部环境条件是影响季节性繁殖小哺乳动物免疫功能的主要因素。在北半球高纬度地区, 低温和食物匮乏是动物成功越冬的主要选择压力。Nelson 和 Demas (1996) 提出的冬季免疫增强假设 (winter immunoenhancement hypothesis) 认为, 在进化过程中, 经历严酷冬季的动物为成功越冬, 选择出能依据短光照信号而停止繁殖和增强免疫功能的能力。然而, Nelson 和 Demas (1996) 的实验室工作进一步发现, 短光照处理 (8L 16D) 个体的免疫球蛋白 G (immunoglobulin G, IgG) 水平显著高于长光照 (16L 8D) 个体; 在短光照和低温 (8) 条件下的 IgG 水平与长光照和适温 (20) 条件下的 IgG 水平相类似。由此, Nelson 和 Demas (1997) 认为, 严酷的冬季环境条件有可能抵消冬季免疫增强效应; 冬季免疫功能的增强效果取决于冬季条件的恶劣程度。

青藏高原地区气候为典型的大陆性高寒气候, 其特点表现为冬季寒冷且漫长。根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 是栖息于该地区的主要植食性小哺乳动物。虽然, 有关野生小哺乳动物种群免疫功能的季节性变化已有研究 (Lochmiller *et al.*, 1994; Nelson and Demas, 1996; Sinclair and Lochmiller, 2000; 张志强和王德华, 2006), 然而, 在极端的高寒气候条件下, 根田鼠免疫功能如何随环境的季节性而改变的问题, 迄今尚未见报道。对此问题的探讨, 对揭示根田鼠种群自动调节机制有重要理论价值和科学意义。

脾脏是哺乳动物体内具有重要免疫功能的器官, 它不仅是 T 细胞和 B 细胞定居的场所, 而且是机体对血源性抗原产生免疫应答的主要场所。脾脏不仅能合成免疫活性物质, 而且其红髓中的巨噬细胞可清除血液中的外来抗原。因此, 脾脏在机体

的防御、免疫应答中有重要地位。超敏反应 (hypersensitivity) 则为机体受到抗原持续刺激或同一抗原再刺激后产生的一种以生理功能紊乱和组织损伤为主要表现的病理性免疫反应。而迟发性超敏反应 (delay hypersensitivity) 也称 型超敏反应, 是由致敏 T 细胞所介导, 表现为以单个核细胞浸润和细胞变性、坏死为特征的局部超敏反应炎症。在对活体 (Williams *et al.*, 1979) 及野外动物种群 (Sinclair and Lochmiller, 2000) 研究中, 迟发性超敏反应均可作为测定细胞介导的免疫反应的有效方法和指标。

本研究通过逐月测定根田鼠脾脏重量和二硝基氟苯 (dinitrofluorobenzene, DNFb) 诱导的迟发性超敏反应, 其研究目的在于探讨青海青藏高原地区根田鼠免疫功能的季节性变化及其在种群调节中的作用。

1 研究方法

1.1 研究地点自然概况

研究地点位于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区, 地处北纬 37°29' ~ 37°45', 东经 101°12' ~ 101°23' 之间。平均海拔 3 200 m。受东南季风和西伯利亚高压的影响, 该定位站地区呈典型的大陆高寒气候, 无明显四季之分, 仅有冷暖二季。9月中旬进入冬季, 翌年 5月中旬进入暖季。年平均气温为 -1.6℃, 最高气温为 23.7℃, 最低气温为 -37.1℃; 1月份的气温可降至 -15℃ ~ -20℃, 7月份的气温为 14℃ ~ 22℃ (李英年等, 2004)。高寒草甸和高寒灌丛是该地区的两种主要植被类型。根田鼠主要栖息于金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛和郁闭度较高的草甸植被。

1.2 实验动物

于 2006 年 5 月至 2007 年 4 月逐月活捕 20 ~ 40 只根田鼠, 3 d 内将其带回中国科学院西北高原生物研究所动物饲养室。将根田鼠置于 TPX-CP-4 (18.00 cm × 16.00 cm × 13.00 cm) 聚丙烯饲养笼 (苏州塑料一厂生产) 饲养。每笼 2 只, 以木屑和脱脂棉为巢材, 供给充足饮水和兔颗粒饲料 (北京实验动物饲养中心生产), 并补充少量的胡萝卜。室温控制在 20℃ 左右, 光照为自然光照长度。室内适应 3 d, 以消除运输和新环境等因素对动物造成的不适反应。之后, 选择体表无寄生物和健康个体为实验个体, 称其体重, 然后将其快速断头采血, 解剖。用感量为 0.000 1 的电子分析天平

称脾脏重量。脾脏重量以脾脏指数表示。脾脏指数 = 器官重 (mg) / 体重 (g)。

从 2006 年 6 月开始, 在每月的实验动物中, 随机取 8 ~ 13 只动物, 测定 DNFB 诱导的迟发性超敏反应。

1.3 迟发性超敏反应测定

用剃毛器在根田鼠腹部剔除约 2 cm² 的体毛, 用 30 μ 的 DNFB 溶液均匀涂抹在该无毛区。DNFB 溶于 4 l 的丙酮和橄榄油溶剂中。5 d 后, 将 20 μ l 的 DNFB 溶液涂抹于左耳, 并同时用游标卡尺分别测量左耳和右耳的厚度。2 d 后, 再分别测定双耳厚度。迟发性超敏反应指标用左耳皮肤肿胀厚度 (cm) 表示, 即迟发性超敏反应 = 左耳第 2 次测量厚度 - 左耳第 1 次测量厚度。此外, 测定误差值 = 第 2 次测量的右耳厚度 - 第 1 次测量的右耳厚度。该值作为分析迟发性超敏反应的协变量。

1.4 统计分析

依据研究地区气候特点, 本研究将 2006 年 5 ~ 8 月划分为暖季, 2006 年 9 月至 2007 年 4 月为冷季。为探讨冷季不同时期根田鼠免疫参数的变化, 将冷季划为 3 个时期, 即 2006 年 9 ~ 10 月为冷季 1, 2006 年 11 月至 2007 年 1 月为冷季 2, 2007 年 2 ~ 4 月为冷季 3。

依据梁杰荣等 (1982) 和 Bian 等 (2005) 对根田鼠生长发育的研究结果, 本研究以根田鼠体重划分年龄。雄性亚成体体重 26.00 g (该年龄阶段包括幼体), 成体 > 26.00 g; 雌性亚成体 21.00 g, 成体 > 21.00 g。

由于在种群标志重捕工作中, 发现当年繁殖早期 (4 ~ 5 月) 出生的雌雄个体的体重分别较繁殖中晚期 (6 ~ 9 月初) 出生的个体体重大 5 g 和 10 g 以上。因此, 为分析各季节不同年龄个体免疫参数的差异, 依据体重将成体年龄作进一步的划分。雄性以 10 g 为组距, 将其成体划分为 2 个年龄组: 雄性成体 1: 26.1 ~ 36.1 g, 雄性成体 2: > 36.1 g; 雌性以 5 g 为组距划分: 雌性成体 1: 21.1 ~ 26.1 g, 雌性成体 2: > 26.1 g。

由于每月所测定的迟发性超敏反应的样本数较少, 无法划分年龄组, 因此, 仅分析了不同季节和性别间个体迟发性超敏反应的变化及差异。

采用三因素方差分析, 测定了季节、性别和年龄对脾脏重量的效应。用双因素方差分析分别测定

了各季节内年龄和性别对脾脏重量的效应。在方差分析中, 若主效应显著, 则用 Tukey 方法进行多重比较分析。采用协方差分析测定了季节和性别对个体迟发性超敏反应的作用。若主效应显著, 则用 Bonferroni 方法进行多重比较分析。在进行方差分析前, 首先对数据进行方差齐性检验, 若方差不齐, 进行对数转换。为说明脾脏指数能否反映其机体免疫功能, 用线性回归分析方法, 分析了各季节雌雄平均脾脏指数与其相应的迟发性超敏反应间的关系。

2 结果

2.1 根田鼠脾脏指数的季节性变化

三因素方差分析结果表明, 根田鼠脾脏指数呈显著的季节性变化 ($F_{3, 321} = 30.63, P = 0.000$, 图 1), 其中, 冷季 1 个体脾脏指数最大, 暖季个体次之, 而冷季 3 个体最低。Tukey 多重分析结果表明 (图 1), 除了暖季个体脾脏指数与冷季 1 个体之间无显著差异外 ($P > 0.05$), 其余各时期之间的脾脏指数均有显著差异 ($P < 0.05$)。不同性别和年龄间个体脾脏指数无显著差异 (性别: $F_{1, 321} = 1.28, P = 0.259$; 年龄: $F_{1, 321} = 0.05, P = 0.945$)。季节分别与性别和年龄间对脾脏指数的交互作用无显著性变化 ($F_{3, 321} = 1.83, P = 0.141$; $F_{2, 321} = 1.83, P = 0.163$), 而性别与年龄间的交互作用也无显著性差异 ($F_{1, 321} = 0.33, P = 0.564$)。

2.2 各季节根田鼠不同年龄组个体脾脏指数的变化

在冷季 1 (图 2A), 各年龄及性别间的脾脏指数无显著差异 (年龄: $F_{2, 56} = 0.26, P = 0.771$; 性别: $F_{1, 56} = 0.004, P = 0.949$)。但是, 冷季 2 (图 2B) 不同年龄个体间的脾脏指数有显著差异 ($F_{2, 81} = 5.31, P = 0.007$), 其中, 成体 2 的脾脏指数最大, 其次为成体 1, 而亚成体的脾脏指数最低。Tukey 多重分析结果表明 (图 2B), 成体 2 脾脏指数与亚成体脾脏指数之间有显著差异 ($P < 0.05$), 而成体 1 分别和成体 2 及亚成体间无显著差异 ($P > 0.05$)。在冷季 3 (图 2C), 各年龄组脾脏指数无显著差异 ($F_{1, 80} = 0.09, P = 0.925$), 也无性别间差异 ($F_{1, 80} = 1.73, P = 0.193$)。

在暖季 (图 2D), 各年龄组个体的脾脏指数无显著差异 ($F_{2, 104} = 0.54, P = 0.585$), 雄体和雌体间也无显著差异 ($F_{1, 104} = 0.02, P = 0.883$)。

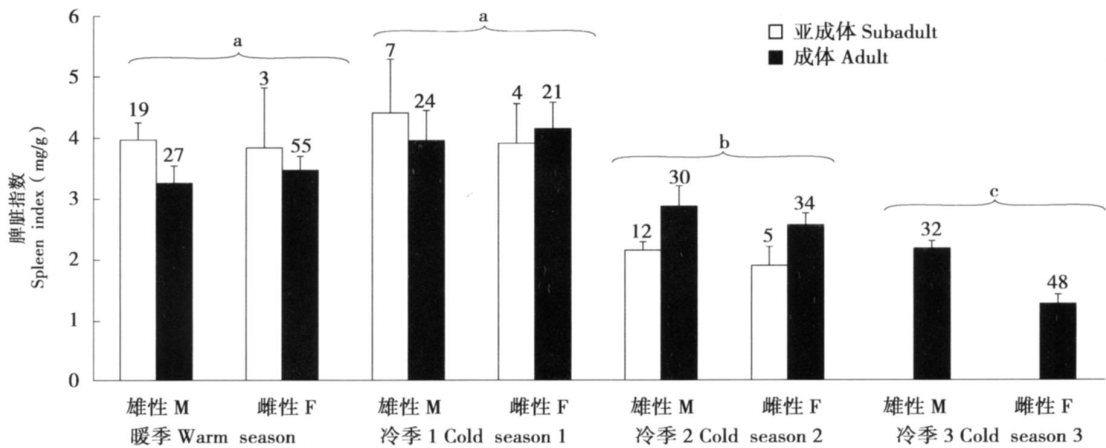


图 1 根田鼠脾脏指数的季节性变化。柱上方值为样本数，柱子上方字母表示 Tukey多重比较结果，即无相同字母的季节之间有显著差异 ($P < 0.05$)。M: 雄性; F: 雌性。暖季为 5~8 月份，冷季 1 为 9~10 月份、冷季 2 为 11 月至翌年 1 月份、冷季 3 为 2~4 月份

Fig 1 Seasonal variations in spleen index of root voles. The number above bar is the sample size. The bars sharing the same letters are statistically equivalent at the 0.05 significance level by using Tukey method for pairwise multiple comparisons. M: male, F: female. Warm season is from May to Aug, cold season 1 is from Sep. to Oct, cold season 2 is from Nov. to Jan and cold season 3 is from Feb. to Apr.

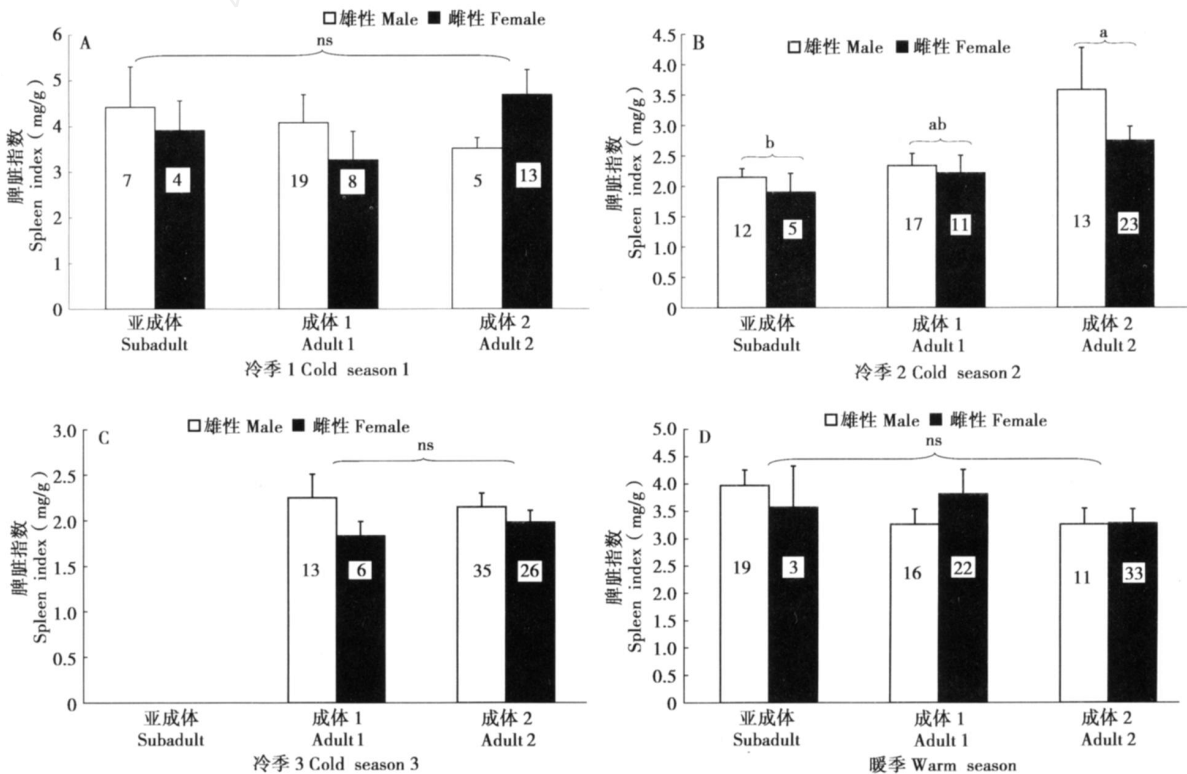


图 2 根田鼠不同年龄组个体在不同季节的脾脏指数变化。A、B、C、D 图分别为冷季 1、冷季 2、冷季 3 和暖季。各季节的时间范围见图 1。柱内值为样本数，B 图中柱子上方字母表示多重分析结果，即无相同字母的季节之间有显著差异 ($P < 0.05$)。ns 方差分析结果表明，不同年龄个体脾脏指数间无显著差异 ($P > 0.05$)

Fig 2 Variations in spleen index of individual root voles at different ages in different seasons. A, B, C and D indicated cold season 1, cold season 2, cold season 3 and warm season, respectively. The temporal range of each season is as in Fig 1. The number in each bar is the sample size. The bars sharing the same letters in Fig B are statistically equivalent at 0.05 significant level by using LSD method for pairwise multiple comparisons. ns indicates no significant difference in spleen index among different age individuals by using ANOVA ($P > 0.05$).

2.3 根田鼠迟发性超敏反应的季节性变化

根田鼠迟发性超敏反应的季节性变化与脾脏指数的季节性变化相类似 (图 3)。协方差分析结果表明, 根田鼠迟发性超敏反应有显著的季节性变化 ($F_{3,115} = 3.96$, $P = 0.010$), 其中, 冷季 1 个体的迟发性超敏反应最大, 暖季次之, 而冷季 3 最低。Bonferroni 多重分析结果表明 (图 3), 暖季个体的超敏反应显著大于冷季 3 个体 ($P < 0.05$), 而冷季 1 个体的超敏反应分别显著大于冷季 2 和冷季 3 个体 ($P < 0.05$), 其余时期个体的超敏反应彼此间无显著差异 ($P > 0.05$)。不同性别个体间的超敏反应无显著性差异 ($F_{1,115} = 3.47$, $P = 0.065$), 也未发现显著的季节和性别间的交互作用 ($F_{3,115} = 0.36$, $P = 0.779$)。

各季节的脾脏指数与迟发性超敏反应的回归分析结果表明 (图 4), 二者有显著的线性回归关系 ($F_{1,7} = 144.31$, $P = 0.009$)。

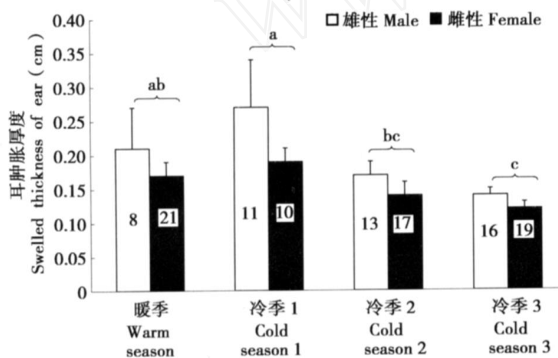


图 3 根田鼠迟发性超敏反应的季节性变化。柱内值为样本数, 柱子上方字母表示 LSD 多重比较的结果, 即无相同字母的季节之间有显著差异 ($P < 0.05$)。各季节的时间范围见图 1

Fig 3 Seasonal variations in delay hypersensitivity of root voles. The number in each bar is the sample size. Bar sharing the same letters are statistically equivalent at the 0.05 significant level by using LSD method for pairwise multiple comparisons. The temporal range of each season is as in Fig 1.

3 讨论

脾脏是哺乳动物最大的淋巴器官。在鸟类中, 其重量大小被视为反映免疫功能的重要指标 (Smith and Hunt, 2004)。然而, 哺乳动物脾脏的增大, 或者反映了机体免疫能力的增强, 或者是由于机体受病菌的感染所致。因此, 脾脏指数能否反映免疫功能, 尚需依赖细胞或体液免疫指标的佐证 (张志强和王德华, 2006)。本研究结果表明, 脾脏指数的季节性变化与迟发性超敏反应的季节性变

化相类似 (图 1, 图 3), 且二者间存在显著的线性回归关系 (图 4)。说明, 在本研究中, 脾脏指数可反映根田鼠的免疫功能。

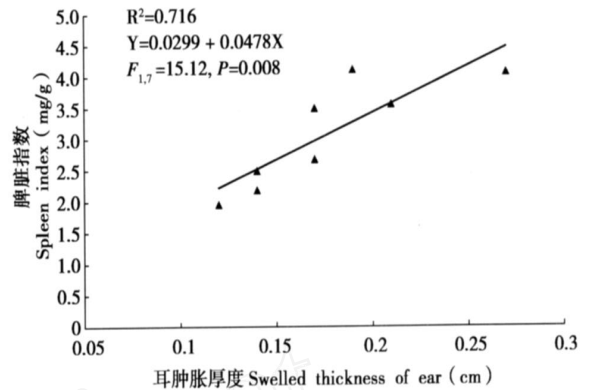


图 4 根田鼠脾脏指数与迟发性超敏反应在不同季节间的回归关系

Fig 4 The regression relationship between spleen index and delay hypersensitivity of root voles in different seasons

在本研究中, 冷季 2 (11月至翌年 1 月份) 和冷季 3 (2~4 月份) 个体脾脏指数, 以及冷季 3 个体的迟发性超敏反应均显著低于冷季 1 和暖季个体 (图 1, 图 3)。虽然冷季 1 (9~10 月份) 个体脾脏指数和超敏反应明显大于暖季 (4~8 月份) 个体, 但冷季 1 与暖季个体间的此类免疫参数无显著差异 (图 1, 图 3)。上述结果说明, 根田鼠免疫功能呈季节性变化, 且随冷季进程而逐渐降低。

Nelson 和 Demas (1996) 认为, 恒温脊椎动物淋巴器官在秋季和冬季最大, 而春季和夏季最低; 变温动物和异温啮齿动物冬季的淋巴器官萎缩, 而繁殖期结束后增大。根田鼠脾脏指数变化结果不支持 Nelson 和 Demas (1996) 的关于恒温脊椎动物的结论, 相反, 却与变温动物和异温啮齿动物相类似。此外, 本研究结果没有充分支持冬季免疫增强假设 (Nelson 和 Demas, 1996), 但符合 Nelson 和 Demas (1997) 关于冬季个体免疫力的变化取决于冬季环境条件的观点。

张志强和王德华 (2006) 对内蒙古地区长爪沙鼠种群的研究结果表明, 注射匙孔血蓝蛋白 (Keyhole limpet haemocyanine, KLH) 的冬季个体, 其血清抗 KLH 抗体含量显著高于夏季个体。类似地, Sinclair 和 Lochmill (2000) 对美国堪萨斯州地区橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 种群的研究发现, 原发性和细胞因子刺激的 T 细胞增殖反应在冬季达到最大, 春季反应降低。此类研究均

支持冬季免疫增强假设 (Nelson and Demas, 1996)。

不同研究地区的冬季温度是引起本研究与上述研究结果不一致的主要因素。内蒙古地处蒙古高原东南端, 属中温带大陆性气候, 海拔为 1 300 ~ 1 800 m, 1月平均气温为 -18 , 7月平均气温为 17.8 (张志强和王德华, 2006)。美国堪萨斯州地区平均海拔为 610 m, 1月平均气温为 -1.7 , 7月气温为 26.1 (Sinclair and Lochmill, 2000)。然而, 中国科学院海北高寒草甸生态定位站地区位于青藏高原的东北隅, 1月份气温可降至 -20 , 7月平均气温为 10.1 。该地区年内日最低气温低于 0 的天数为 280 (左右) (李英年等, 2004)。根田鼠在冷季无储存食物的习性, 加之冷季食物匮乏, 需频繁地在地面取食, 其次, 根田鼠隧道短而浅, 其保暖性能较差。而不良营养条件和冷应激均可抑制机体的免疫能力 (Geller and Christian, 1982; McLean, 1982; Lochmiller *et al.*, 1993; Chew, 1996; Heugten *et al.*, 1996; Saino *et al.*, 1997; Stewart *et al.*, 1988; Bamard *et al.*, 1995, 1996)。因而, 青藏高原漫长的冷季低温可通过直接的冷应激和间接的食物匮乏作用而导致根田鼠冷季免疫功能的降低。

另一方面, 王德华 (2007) 在实验室和野外条件下, 通过对长爪沙鼠外源注射植物血凝素 (phytohemagglutinin PHA) 和 KLH 后发现, 实验组动物静止代谢率显著高于对照组, 但实验组动物褐色脂肪组织 (brown adipose tissue, BAT) 和小肠湿重显著低于对照组, 说明免疫力的提高具有直接的能量代价, 且免疫与产热器官之间存在权衡关系。在本研究地区, 根田鼠 BAT 和非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 在寒冷条件下的热能调节中占据重要地位, 且 BAT 和 NST 呈季节性变化, 冬季比夏季增加 (王德华和王祖望, 1989; 王德华, 2007)。因此, 根田鼠冬季免疫功能降低的原因, 还可能与其在严寒的冷季环境为维持体温而分配更多能量用于产热有关。

基于上述研究结果和分析, 认为, 青藏高原冷季低温是导致根田鼠冷季免疫功能降低的主要因素。

Sinclair 和 Lochmill (2000) 的研究表明, 橙腹田鼠的免疫功能与其种群存活率有密切关联。类似地, 对沼泽鼠 (*Rattus fuscipes*) (McDonald *et al.*, 1988)、澳洲白尾鼠 (*Zygomys argurus*)

(Bradley *et al.*, 1988) 及袋鼠 (*Antechinus*) 类动物 (Bradley *et al.*, 1980; McDonald *et al.*, 1981) 的研究发现, 个体免疫力抑制可增加病菌的感染率和死亡率。在本研究地区, 根田鼠种群呈典型的季节性波动, 越冬成体是当年种群繁殖和发展的基础, 其存活特点对全年的种群动态具有决定性作用 (姜永进等, 1991)。因此, 根田鼠冷季免疫功能的降低通过对种群冷季存活率的影响而对种群动态有重要的调节作用。该论点可在冷季 2 不同年龄个体脾脏指数变化中得到佐证 (图 2B)。

在冷季 2 (10月至翌年 2月份), 亚成体脾脏指数显著低于成体 2, 然而, 此类现象在其他季节或时期未发现。在哺乳动物中, 成体对亚成体和幼体的适合度存在抑制作用。Rodd 和 Boonstra (1988) 对草原田鼠的研究表明, 种群中去除成体后, 幼体的存活率、性成熟时间及繁殖率显著提高。成体对幼体的此类抑制现象在拉不拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) (Sadleir, 1965; Healey, 1967; Haigh, 1987)、西岸田鼠 (*Microtus townsendii*) (Boonstra, 1978)、美洲兔 (*Lepus americanus*) (Boutin, 1984) 及黑松鼠 (*Sciurus niger*) (Hansen and Nixon 1985) 等动物中均有存在, 其作用途径主要是成体通过限制幼体的食物获取、适宜栖息地的占据以及迫使幼体扩散所致 (Krebs *et al.*, 1976; Beacham, 1981; Saitoh, 1981)。在根田鼠越冬种群中, 成体对亚成体和幼体适合度抑制的可能结果之一, 就是当年繁殖晚期 (8月至 9月初) 出生的亚成体和幼体被前一年越冬成体及当年繁殖早期 (4~5月份) 出生的成体排挤到环境条件较次的次适宜栖息地, 甚至成为流浪者, 且承受来自优势个体的社群压力。由于冷季 2 属隆冬时节, 其环境条件最为恶劣, 因此, 冷季 2 时期不同年龄个体间的免疫力差异是根田鼠种内竞争和外部环境条件综合作用的结果, 且该差异受密度制约作用。再次, 如果具有较低免疫功能的个体对极端环境更敏感、更容易感染病菌和微生物, 并有较高的死亡率 (Seed *et al.*, 1976), 或更易被捕食者捕获 (Hunson, 1986; Møller *et al.*, 2003), 那么, 在种群密度较高的越冬种群中, 由于成体在种群中的比例较高, 种内竞争大, 幼体和亚成体等次优势个体的免疫功能则可能被进一步恶化, 其结果则导致来年繁殖种群年龄结构趋于老化, 存活率和繁殖潜能降低, 反之, 在种群密度较低的越冬种群中, 繁殖中晚期出生的个体所占的比例较高, 相对于高

密度而言,其免疫功能被内部和外部环境因子进一步恶化的可能性降低,来年繁殖种群的存活率和繁殖潜能则相对较高。Boonstra (1994) 在田鼠种群中提出的衰老假说 (senescence hypothesis) 认为,在田鼠类种群衰减期,种群年龄结构向老年个体偏移,其结果必然导致种群数量的衰减。因此,在冷季中,个体免疫功能的年龄差异在种群自动调节中具有重要的作用,根田鼠免疫力的季节性变化对其种群自动调节具有重要作用。

综上所述,青海青藏高原地区根田鼠的脾脏和迟发性超敏反应随冷季而显著降低,而冷季低温是影响其季节性变化的主要因素。隆冬时节根田鼠的免疫功能存在年龄间的差异,且该差异对种群自动调节具有重要作用。

参考文献:

- Barnard C J, Behnke J M, Sewell J. 1996. Social behaviour stress and susceptibility to infection in house mice (*Mus musculus*): effects of duration of grouping and aggressive behaviour prior to infection on susceptibility to *Babesia microti*. *Physiol Behav*, **60**: 1223 - 1231.
- Barnard C J, Behnke J M, Sewell J. 1995. Social status and resistance to disease in house mice (*Mus musculus*): status-related modulation of immune responses in relation to immunity costs in different social and physiological environments. *Ethology*, **102**: 63 - 84.
- Beacham T D. 1981. Some demographic aspects of dispersers in fluctuating populations of the vole *Microtus townsendii*. *Oikos*, **36**: 273 - 280.
- Bian J, Wu Y, Liu J. 2005. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*). *J Mammal*, **86**: 953 - 960.
- Boonstra R. 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evolutionary Ecology*, **8**: 196 - 219.
- Boonstra R. 1978. Effect of adult townsend voles (*Microtus townsendii*) on survival of young. *Ecology*, **59**: 242 - 248.
- Boutin S A. 1984. The effect of conspecifics on juvenile survival and recruitment of snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, **53**: 623 - 637.
- Bradley A J, Kemper C M, Kitchener D J, Humphrey W F, How R A, Schmitt L H. 1988. Population ecology and physiology of the common rock rat, *Zyzyngys argurus* (Rodentia: Muridae) in tropical northwestern Australia. *Journal of Mammalogy*, **69**: 749 - 764.
- Bradley A J, McDonald I R, Lee A K. 1980. Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuarti* Macleay). *General and Comparative Endocrinology*, **40**: 188 - 200.
- Cattadori I, Haydon D T, Hudson P J. 2005. Parasites and climate synchronize red grouse populations. *Nature*, **433**: 737 - 741.
- Chew B P. 1996. Importance of antioxidant vitamins in immunity and health in animals. *Anim Feed Sci Technol*, **59**: 103 - 114.
- Geller M S, Christian J J. 1982. Population dynamics adrenocortical function and pathology in *Microtus pennsylvanicus*. *J Mammal*, **63**: 85 - 95.
- Haigh G R. 1987. Reproductive inhibition of female *Peromyscus leucopus*: female competition and behavioural regulation. *American Zoologist*, **27**: 867 - 878.
- Hansen L P, Nixon C M. 1985. Effects of adults on the demography of fox squirrels (*Sciurus niger*). *Canadian Journal of Zoology*, **63**: 861 - 867.
- Healey M C. 1967. Aggression and self-regulation of population size in deer mice. *Ecology*, **48**: 377 - 392.
- Heugten E van, Coffey M T, Spears J W. 1996. Effects of immune challenge dietary energy density and source of energy on performance and immunity in weanling pigs. *J Anim Sci*, **74**: 2431 - 2440.
- Hunson P J. 1986. The effect of a parasitic nematode on the breeding production of red grouse. *J Anim Ecol*, **55**: 85 - 92.
- Kopimäki E, Brown P, Jacob J, Pech R P. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *Bio Science*, **54**: 1071 - 1079.
- Krebs C J, Wingate I, LeDuc J, Redfield J A, Taitt M, Hilborn R. 1976. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, **54**: 79 - 95.
- Jiang Y J, Wei S W, Wang Z W, Zheng S W, Cui R X, Sun R Y. 1991. Productivity investigation of the root vole (*Microtus oeconomus*) population in the Haibei alpine bushland (*Potentilla fruticosa*) I: Population dynamics. *Acta Theiologica Sinica*, **11**: 270 - 278. (in Chinese)
- Li Y N, Zhao X Q, Cao G M, Zhao L, Wang Q X. 2004. Plateau analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station. *Meteorology*, **23**: 558 - 567. (in Chinese)
- Liang J R, Zeng J X, Wang Z W, Han Y C. 1982. Studies on growth and development in the root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Biologica Plateau Sinica*, **1**: 195 - 207. (in Chinese)
- Lochmiller R L, Vestey M R, Boren J C. 1993. Relationship between protein nutritional status and immunocompetence in northern bobwhite chicks. *Auk*, **110**: 503 - 510.
- Lochmiller R L, Vestey M R, McMurry S T. 1994. Temporal variation in humoral and cell-mediated immune response in a *Signodon hispidus* population. *Ecology*, **75**: 236 - 245.
- McDonald I R, Lee A K, Bradley A J, Than K A. 1981. Endocrine changes in dasyurid marsupials with differing mortality patterns. *General and Comparative Endocrinology*, **44**: 292 - 301.
- McDonald I R, Lee A K, Than K A, Martin R W. 1988. Concentration of free glucocorticoids in plasma and mortality in the Australian bush rat (*Rattus fuscipes* Waterhouse). *Journal of Mammalogy*, **69**: 740 - 748.
- McLean R G. 1982. Potentiation of keystone virus infection in cotton rats by glucocorticoid-induced stress. *J Wildl Dis*, **18**: 141 - 148.
- Møller A P, Erritzøe J, Saino N. 2003. Seasonal changes in immune response and parasite impact on hosts. *Am Nat*, **161**: 657 - 671.
- Nelson R J, Demas G E. 1997. Role of melatonin in mediating seasonal

- energetic and immunological adaptations *Brain Res Bull*, **44**: 423 - 430.
- Nelson R J, Demas G E. 1996. Seasonal changes in immune functions *The Quarterly Review of Biology*, **71**: 511 - 549.
- Norrdahl K, Kopimäki E. 2002. Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles *Oikos*, **96**: 331 - 345.
- Rodd F H, Boonstra R. 1988. Effects of adult meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, on young conspecifics in field populations *Journal of Animal Ecology*, **57**: 755 - 770.
- Sadleir R M F S. 1965. The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner). *Journal of Animal Ecology*, **34**: 331 - 352.
- Saino N, Calza S, Møller A P. 1997. Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort *J Anim Ecol*, **66**: 827 - 836.
- Saitoh T. 1981. Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* *Journal of Animal Ecology*, **50**: 79 - 87.
- Seed J R, Ashman P U, Pinter A J, Ackerman S, King L. 1976. Weight of the spleen, adrenals and gonads during a chronic trypanosoma brucei gambiense infection of Laboratory-reared *Microtus montanus* *American Midland Naturalist*, **96**: 379 - 390.
- Sinclair J A, Lochmiller R L. 2000. The winter immunoenhancement hypothesis: association among immunity, density, and survival in prairie vole (*Microtus ochrogaster*) populations *Can J Zool*, **78**: 254 - 264.
- Smith K G, Hunt J L. 2004. On the use of spleen mass as a measure of avian immune system strength *Oecologia*, **138**: 28 - 31.
- Stewart G L, Mann M A, Ubelaker J E, McCarthy J L, Wood B G. 1988. A role for elevated plasma corticosterone in modulation of host response during infection with *Trichinella pseudospiralis* *Parasite Immunol*, **10**: 139 - 150.
- Temple S A. 1987. Do predator always capture substandard individuals disproportionately from prey populations? *Ecology*, **68**: 669 - 674.
- Wang D H, Wang Z W. 1989. Strategies for survival in a cold alpine environment of small mammals. Seasonal variations in the weight and structure of brown adipose tissue in *Ochotona curzoniae* and *Microtus oecnanus* *Acta Theriologica Sinica*, **9**: 176 - 185. (in Chinese)
- Williams E A, Gebhart B M, Morton B, Newbeme P M. 1979. Effects of early marginal methylthionine-choline deprivation on the development of the immune system in rat *Am J Clin Nutr*, **32**: 1214 - 1233.
- Zhang Z Q, Wang D H. 2006. Seasonal changes in immune function, body fat mass and organ mass in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica Sinica*, **26** (4): 338 - 345. (in Chinese)
- 王德华. 2007. 小型哺乳动物生理生态学研究进展. 见: 王德华主编, 动物生态学研究进展—庆祝孙儒泳院士八十寿辰纪念文集. 北京: 高等教育出版社, 29 - 46.
- 王德华, 王祖望. 1989. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策. 高原鼠兔和根田鼠褐色脂肪组织 (BAT) 重量和显微结构的季节性变化. *兽类学报*, **9** (3): 176 - 185.
- 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**: 558 - 567.
- 张志强, 王德华. 2006. 长爪沙鼠免疫功能、体脂含量和器官重量的季节性变化. *兽类学报*, **26** (4): 338 - 345.
- 姜永进, 魏善武, 王祖望, 郑生武, 崔瑞贤, 孙儒泳. 1991. 海北高寒草甸金露梅灌丛根田鼠种群生产力的研究: 种群动态. *兽类学报*, **11**: 270 - 278.
- 梁杰荣, 曾缙祥, 王祖望, 韩永才. 1982. 根田鼠生长和发育的研究. *高原生物学集刊*, **1**: 195 - 207.