

艾美耳球虫对高原鼠兔繁殖的影响

杨彦宾^{1 2} 杜寅^{1 2} 曹伊凡¹ 堵守阳^{1 2} 边疆晖^{1*}

(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: 寄生物对宿主繁殖的影响取决于宿主对当前繁殖值和剩余繁殖值的权衡。球虫为微型寄生物, 而微型寄生物对宿主当前繁殖值的影响较剩余繁殖值要大。因此, 本研究检验了寄生在高原鼠兔肠道内的艾美耳球虫可影响其当前繁殖的假设。在繁殖早、中、晚期, 野外共观测高原鼠兔 170 只。结果表明, 不同繁殖期感染率有显著差异。在繁殖中期, 未感染雌性的妊娠率显著高于感染雌性。且未妊娠雌性较妊娠雌性有更高的感染强度, 但在另外两个繁殖期没有发现此效应。在雄性中, 任何繁殖期的感染强度和感染率与睾丸和附睾指数均无显著相关性, 且感染和未感染球虫雄性睾丸及附睾指数无显著差异。此外, 野外观测实验结果表明, 感染雌性的胚胎重较未感染雌性显著降低, 与野外感染对胚胎重量影响的实验结果相一致。说明艾美耳球虫感染可影响胚胎的发育。上述结果说明, 艾美耳球虫对高原鼠兔繁殖的影响随繁殖期而有不同效应, 且存在性别间差异, 这种效应可能与不同性别间的繁殖对策有关。

关键词: 艾美耳球虫; 繁殖; 高原鼠兔; 青藏高原

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2015) 03-0312-09

Effects of coccidian parasites (Apicomplexa: Eimeriade) on reproduction in plateau pika

YANG Yanbin^{1 2}, DU Yin^{1 2}, CAO Yifan¹, DU Shouyang^{1 2}, BIAN Jianguhui^{1*}

(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: The effects that parasitism on host reproduction depends on a trade-off between the host's current reproductive success and its residual reproductive success. Coccidian parasites are microparasites, and the effect of microparasites on current reproductive success is greater than that on residual reproductive success. We tested the hypothesis that coccidian parasites (Apicomplexa: Eimeriade) would impact on current reproduction of plateau pikas. In field observations, 170 plateau pikas were trapped in early-, middle- and late-breeding seasons. For infection rate, there were significant differences in breeding seasons. In the mid-period of breeding, non-infective females had a higher pregnant rate than infective females, and non-pregnant females had a higher infection intensity than did pregnant females. However, no effects were found in the other two breeding periods. No significant relationships between infection intensity or infection rate and testis and epididymis index were found in males in any breeding period. There also were no significant differences in testis or epididymis indices between infective and non-infective males. In addition, the field observation experiment results show that the infection with coccidia significantly decreased embryo weights. It was consistent with the results in the field infection experiment in this study. Our results demonstrated parasite infection influence on embryo development. Our results suggest that the sex-biased effects on plateau pika reproduction may be related to hosts modifying their reproductive strategy to optimize fitness

Key words: Coccidian parasites; Plateau pika; Qinghai-Tibet Plateau; Reproduction

Elton (1942) 提出的“流行病假说 (Epidemic hypothesis)”认为, 寄生虫是引起小型哺乳动物

种群波动的原因之一, 但该观点一直未得到重视, 直至 20 世纪 70 年代, 理论模型表明, 寄生物可通

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30970463, 31170394); 青海省自然科学基金项目 (2014-ZJ-913)

作者简介: 杨彦宾 (1987-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究.

收稿日期: 2014-12-12; 修回日期: 2015-05-16

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

过影响宿主繁殖而调节其种群动态 (Anderson and May, 1978)。之后, 一些实验支持了该理论 (Boonstra *et al.*, 1998; Hudson *et al.*, 1998; Pedersen and Greives, 2008; Vandegrift *et al.*, 2008)。

寄生虫感染可改变大多数小型哺乳动物生殖性状的表型, 如感染可降低繁殖概率 (Bindseil and Hau, 1991; Newey and Thirgood, 2004; Vandegrift *et al.*, 2008)、胎仔数和断乳重 (Burns *et al.*, 2005) 以及延缓性腺发育 (Wecker, 1962; Timm and Cook, 1979) 和繁殖 (Feore *et al.*, 1997; Telfer *et al.*, 2005), 但也有一些被感染宿主则会增加繁殖产出 (Schwanz, 2008) 或不改变其繁殖状态 (Kristan, 2004)。这些繁殖对策的变化反映了宿主对当前繁殖值和剩余繁殖值之间的权衡 (McCurdy *et al.*, 2001; Gandon *et al.*, 2002; Schwanz, 2006, 2008)。从生活史角度看, 当寄生物为自限性时, 宿主的最优策略是将能量主要用于免疫防御并最大限度地提高存活概率; 而对于慢性感染的宿主, 其最优策略是将能量用于当前繁殖使其适合度最大化 (Forbes, 1993; Perrin *et al.*, 1996)。细菌、病毒、原生动物属微型寄生物 (Microparasites), 此类寄生物在宿主体内可迅速繁殖 (Tompkins *et al.*, 2011), 并可使宿主产生终身免疫, 因而, 微型寄生物对宿主当前繁殖值的影响较剩余繁殖值要大 (Telfer *et al.*, 2005)。因此, 可以推测, 当宿主感染微型寄生物时, 会降低其对当前的繁殖投入而提高下一次繁殖的几率。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 生活在海拔 3 200 - 5 200 m 的青藏高原高寒草甸地区, 被认为是该生态系统中的关键物种 (Smith and Foggin, 1999)。高原鼠兔每年繁殖 1 - 3 胎, 每胎 1 - 5 只, 繁殖期为 4 月中旬至 7 月中旬 (殷宝法等, 2004)。艾美耳球虫是寄生在宿主肠道的一种原生动物, 隶属原生动物门艾美耳科艾美耳属 (*Eimeria*), 属微型寄生物, 是感染高原鼠兔种群的主要寄生物 (Cao *et al.*, 2009; 边疆晖等, 2011)。艾美耳球虫通常在单一宿主体内完成生活史, 其感染潜伏期为 9 - 13 d, 属自限制性感染 (Fuller *et al.*, 1995; 边疆晖等, 2011)。寄生于宿主肠道上皮细胞的艾美耳球虫, 可破坏宿主对养分的吸收能力, 导致宿主消瘦 (Dauguschies *et al.*, 1999)、营养不良 (Crompton and Stephenson, 1990; Solomon,

1993)、倦怠和食欲不振 (Dauguschies *et al.*, 1999)。

本研究检验如下假设, 艾美耳球虫可通过影响宿主的营养吸收能力而间接影响高原鼠兔当前繁殖。基于该假设, 本研究预测在繁殖季节, 高原鼠兔雌性妊娠率和胚胎发育以及成体雄性性腺和性器官都会受到艾美耳球虫的影响。为了验证该假设, 在繁殖早、中、晚期分别测定艾美耳球虫感染率、高原鼠兔雌性妊娠率以及成年雄性的性腺和性器官重量。为进一步检验艾美耳球虫对胚胎发育的影响, 通过野外球虫感染实验, 测定在不同处理条件下高原鼠兔胚胎的重量和胚胎重分布。

1 研究方法

1.1 野外观测实验

该研究于 2011 年 4 - 7 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统研究站进行。为了检验自然条件下艾美耳球虫感染对宿主妊娠率的影响, 在海北高寒草甸试验观测站 4 hm² 样地范围内, 于 4 月 29 日, 5 月 30 日和 7 月 23 日用 100 个弓形夹捕获高原鼠兔, 连续捕获 3 日, 收集成体性腺、性器官以及胚胎重量等数据。这三个时期分别代表早、中、晚 3 个繁殖期 (殷宝法等, 2004; 曲家鹏等, 2008)。此样地高原鼠兔种群密度为 120 - 140 只/hm²。高原鼠兔的体重、成对睾丸和附睾、全部胚胎湿重精确到 0.001 g。将直肠和结肠取下放入 20 mL 塑料管内, 用 2.5% (w/v) 重铬酸钾 (K₂Cr₂O₇) 溶液保存, 带到实验室检测艾美耳球虫的感染强度。

1.2 野外感染实验

为检验艾美耳球虫感染对胚胎发育的影响, 于 2011 年 4 月 12 - 18 日在海北高寒草甸生态观测站 1 进行感染球虫的野外实验。选择 3 块 0.25 hm² (50 m × 50 m) 样地作为处理组, 平均密度为 144 只/hm², 两块 0.25 hm² (50 m × 50 m) 样地作为对照组, 平均密度为 140 只/hm²。处理组样地之间的距离大于 50 m, 处理组和对照组样地间的距离为 200 m。处理组 3 个样地用绳套法 (曲家鹏等, 2008) 分别活捕 17 只、11 只和 6 只高原鼠兔, 对照组分别活捕 14 只和 17 只。对活捕个体剪趾标记。边疆晖等 (2011) 的研究表明, 高原鼠兔感染 60 万艾美耳球虫卵囊后每克粪便排卵囊量为 30 万。因此, 处理组捕获到的高原鼠兔个体每

只经口注入 0.5 mL 水,其中含 50 万个艾美耳球虫卵囊,对照组每只经口注入 0.5 mL 水。每个样方中所剩余的高原鼠兔未活捕标记,目的是用于检测处理组及对照组高原鼠兔的繁殖同步性。处理组剩余个体分别为 26 只、23 只和 13 只,对照组分别为 12 只和 17 只。由于高原鼠兔的妊娠期为 22 d (王学高和戴克华,1991),而艾美耳球虫的自限性感染阶段为 20 d 左右,因此,15 d 后对所有样方内的高原鼠兔进行死捕,称其体重,解剖并记录妊娠雌性的胎仔数,并称量胚胎重,精确到 0.001 g。取每只高原鼠兔直肠及结肠保存于装有 20 mL 2.5% 重铬酸钾溶液的离心管中,带回实验室用于艾美耳球虫感染率和感染强度的检测。

1.3 艾美耳球虫测定

收集并称量每个高原鼠兔结肠和直肠粪便样品,精确到 0.001 g。研磨每一份样品并用 30 mL 2.5% 的重铬酸钾溶液稀释,之后用 40 目和 100 目的滤网过滤杂质。过滤后的悬浮液在室温条件下保存一周,以便卵囊孢子化。然后通过饱和食盐水浮选法收集球虫卵囊。并用 McMaster 计数板计算卵囊个数,将该计数转换成每克粪便样品中球虫卵囊个数。

1.4 统计分析

本实验只对成体高原鼠兔数据进行统计分析。由于雄性高原鼠兔在出生当年并不参与繁殖,而第一窝出生的一些雌性高原鼠兔在当年即可参与繁殖,所以对雄性采用越冬体重作为成体标准 (> 140 g,殷宝法等,2004),而雌性以 75 日龄个体体重作为成体标准 (> 120 g,周立等,1987;叶润蓉和梁俊勋,1989)。

感染率 = 感染艾美耳球虫个体数 / 总的个体数;感染强度是每克粪便中的艾美耳球虫卵囊数目 (OPG)。妊娠率 = 妊娠雌性个体数 / 所有雌性个体数; 睾丸或附睾指数 = 成对睾丸或附睾重 / 体重; 胚胎重为同窝胚胎的平均重量。统计前,首先将感染强度进行 $\lg_{10}(x+1)$ 转化。

采用 Binary Logistic 回归分析分别检测各个繁殖期感染率对妊娠率的影响。为进一步分析艾美耳球虫感染对繁殖的效应,用卡方检验分别检测每个繁殖期感染和未感染雌性间的妊娠率差异。采用单因素方差分析测定不同繁殖期内妊娠和未妊娠雌性间的感染强度差异以及不同繁殖期内感染强度对雄

性睾丸、附睾指数的影响。此外,用一元线性回归分析每个繁殖期睾丸、附睾指数和感染强度之间的关系。不同繁殖期内不同性别个体的感染率和感染强度分别用 Binary Logistic 回归分析和单因素方差分析检验。

用 Mann-Whitney *U* 检验分析繁殖前期及中期感染和未感染雌性的胎仔数差异,*t* 检验分析其胚胎重的差异。由于在繁殖晚期大部分高原鼠兔已经停止繁殖,该时期的胎仔数、胚胎重量、感染和未感染雌性的胚胎重量分布等数据均未包含在统计分析中。

用嵌套 ANOVA 分析艾美耳球虫感染对胎仔数、胚胎重影响以及处理组和对照组间感染强度的差异。根据胚胎的重量,将其分为 3 个组: < 0.5 g (卵泡阶段), 0.5 - 1.0 g (半成型阶段), > 1.0 g (完全成型阶段),并用 χ^2 检验分析处理组与对照组胚胎重频次分布间的差异。所有的统计分析均在 SPSS16.0 上进行。

2 结果

2.1 不同繁殖期感染率及感染强度变化

在野外观测实验中,共捕获 170 只高原鼠兔成体,包括繁殖早期的 54 只雌性和 40 只雄性,繁殖中期的 32 只雌性和 14 只雄性,繁殖晚期的 20 只雌性和 10 只雄性。雄性 ($\chi^2 = 8.98, P = 0.011$) 和雌性 ($\chi^2 = 14.28, P = 0.001$) 的感染率随繁殖期而有显著变化,均表现为繁殖早期感染率最低,繁殖晚期感染率最高。雄性 ($F_{2,61} = 4.16, P = 0.020$) 和雌性 ($F_{2,103} = 9.77, P < 0.001$) 的感染强度也随繁殖期而有显著变化,雄性在繁殖晚期的感染强度显著大于繁殖早期和繁殖中期 ($P < 0.05$; 表 1),但是繁殖早期和繁殖中期之间并无显著差异;雌性在 3 个繁殖期的感染强度均有显著差异 ($P < 0.05$),繁殖初期最低,而繁殖晚期最高 (表 1)。

2.2 感染率及感染强度对雌性妊娠的影响

繁殖早期的妊娠率为 92.6%,繁殖中期为 59.4%,繁殖晚期为 15.0%。繁殖中期的妊娠率与感染率存在相关关系 ($\chi^2 = 4.15, P = 0.042$),但在繁殖早期和晚期没有发现该相关关系 (早期: $\chi^2 = 0.02, P = 0.898$; 晚期: $\chi^2 = 0, P = 1.000$)。在繁殖中期,未感染雌性比感染雌性有

更高的妊娠率 ($\chi^2 = 4.49, P = 0.03$; 图 1), 但是这种差异在繁殖早期 ($\chi^2 = 0.02, P = 0.896$; 图 1) 和繁殖晚期 ($\chi^2 = 0.33, P = 0.563$; 图 1) 并不显著。此外, 繁殖中期的未妊娠雌性感染强度

要显著大于妊娠雌性 ($F_{1,30} = 6.70, P = 0.015$; 图 2), 但是这种差异在繁殖早期以及繁殖晚期并不显著 (繁殖早期: $F_{1,52} = 0.13, P = 0.724$; 繁殖晚期: $F_{1,18} = 2.41, P = 0.138$; 图 2)。

表 1 不同繁殖期雌雄高原鼠兔感染强度和感染率

Table 1 Infection intensities and infection prevalence of females and males during different breeding periods in plateau pikas

	感染率 Infection prevalence		感染强度 Infection intensity	
	雄性 Male	雌性 Female	雄性 Male	雌性 Female
繁殖期早期 EBP	25.00 ^a	25.92 ^a	0.47 ± 0.17 ^a	0.49 ± 0.14 ^a
繁殖期中期 MBP	42.86 ^b	46.87 ^b	0.98 ± 0.28 ^{ab}	1.22 ± 0.19 ^b
繁殖期晚期 LBP	90.00 ^c	95.00 ^c	1.46 ± 0.33 ^b	1.59 ± 0.23 ^b

表中感染强度为经 $\lg_{10}(x+1)$ 转换后数值, 用平均值 ± 标准误表示; 具有相同字母的数据表示差异不显著 (Bonferroni 多重比较); EBP、MBP 和 LBP 表示早、中、晚 3 个繁殖阶段. 样本量: EBP, 40 (雄性) 和 54 (雌性); MBP, 14 (雄性) 和 32 (雌性); LBP, 10 (雄性) 和 20 (雌性)

Infection intensities in the table are transformed data by using $\lg_{10}(x+1)$ and they are expressed as mean ± SE. Data sharing the same letters are statistically equivalent. EBP, MBP and LBP indicate early, middle, and late breeding periods. Sample size: EBP, 40 males and 54 females; MBP, 14 males and 32 females; LBP, 10 males and 20 females

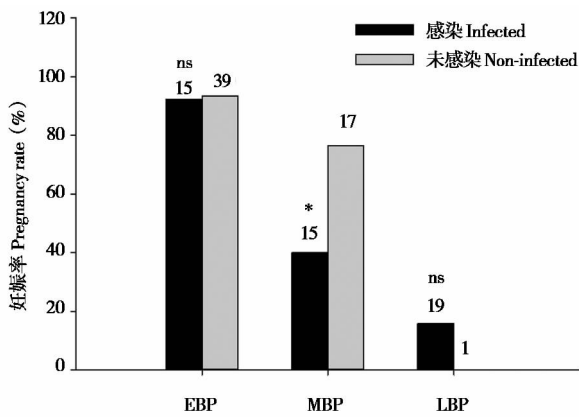


图 1 不同繁殖期感染与未感染雌性高原鼠兔的妊娠率. 图中标注数字表示样本数; EBP、MBP、LBP 分别表示繁殖期的早、中、晚期. * $P < 0.05$; ns 表示差异不显著

Fig. 1 Pregnancy rates of infected and uninfected females in different breeding periods for plateau pikas. Numbers above the bars show the number of samples; EBP, MBP and LBP indicate early, middle, and late breeding periods. * $P < 0.05$; ns means not significant at the level 0.05

2.3 感染率及感染强度对睾丸和附睾指数的影响

不同繁殖期的感染及未感染雄性的睾丸和附睾指数不存在显著差异 (睾丸: $F_{1,58} = 0.61, P = 0.434$; 附睾: $F_{1,58} = 0.23, P = 0.637$, 图 3)。感染和繁殖期的交互作用也不显著 (睾丸: $F_{2,58} = 0.11, P = 0.370$; 附睾: $F_{2,58} = 0.17, P =$

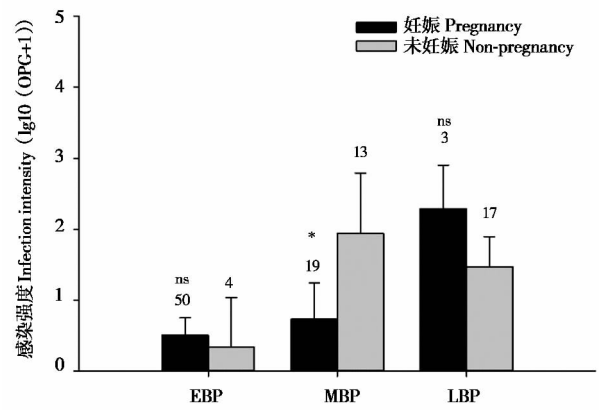


图 2 不同繁殖期妊娠与未妊娠雌性高原鼠兔的感染强度. 图中标注数字表示样本数; EBP、MBP、LBP 分别表示繁殖期的早、中、晚期. * $P < 0.05$; ns 表示差异不显著

Fig. 2 Infection intensities of pregnant and non-pregnant females in different breeding periods for plateau pikas. Numbers above the bars show the number of samples; EBP, MBP and LBP indicate early, middle, and late breeding periods. * $P < 0.05$; ns means not significant at the level 0.05

0.845)。繁殖早期 (睾丸: $F_{1,38} = 1.12, P = 0.297$; 附睾: $F_{1,38} = 0.97, P = 0.330$)、中期 (睾丸: $F_{1,12} = 1.19, P = 0.297$; 附睾: $F_{1,12} = 0, P = 0.952$)、晚期 (睾丸: $F_{1,12} = 0.14, P = 0.722$; 附睾: $F_{1,12} = 0.71, P = 0.425$) 的睾丸、附睾指数与感染强度无显著相关关系。

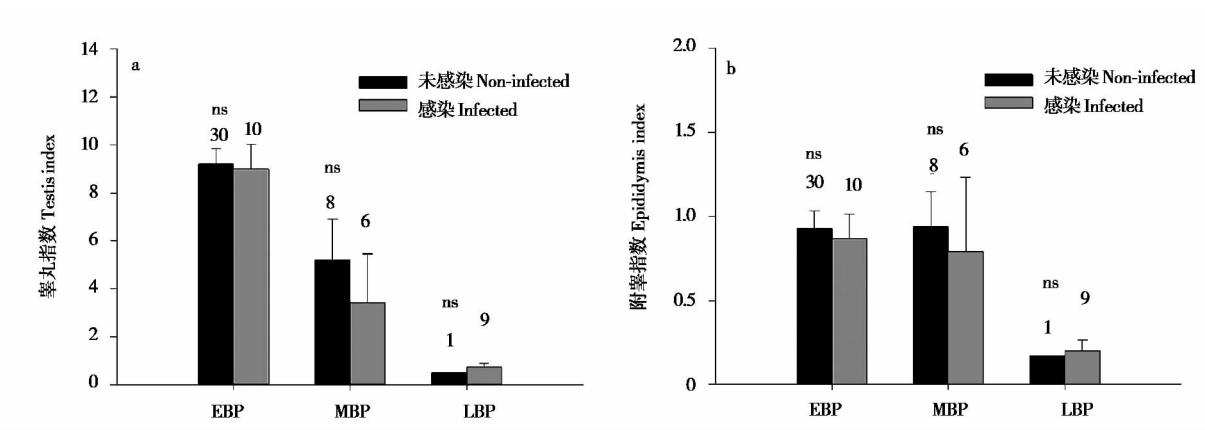


图3 不同繁殖期感染与未感染雄性高原鼠兔的睾丸指数 (a) 和附睾指数 (b)。图中标注数字表示样本量; EBP、MBP、LBP 分别表示繁殖的早、中、晚期。ns 表示差异不显著
Fig.3 Testis (a) and epididymis (b) indices of infected and uninfected males in different breeding periods for plateau pikas. Numbers above the bars show the number of samples. EBP, MBP and LBP indicate early, middle, and late breeding periods. ns means not significant at the level 0.05

2.4 感染率及感染强度对胚胎的影响

在野外观测实验中, 繁殖早期的未感染雌性胚胎重量大于感染雌性的胚胎重量 ($t = 2.21, P = 0.032$, 图 4a), 但是, 在繁殖中期则无显著差异 ($t = 0.06, P = 0.957$)。在繁殖早期 (胎仔数:

$U = 197.00, P = 0.196$, 图 4b; 胚胎重分布: $\chi^2 = 3.69, P = 0.158$, 图 4c) 或繁殖中期 (胎仔数: $U = 33.00, P = 0.581$, 图 4b; 胚胎重分布: $\chi^2 = 0.11, P = 0.949$, 图 4d), 感染和未感染雌性的胎仔数或者胚胎重量分布无显著差异。

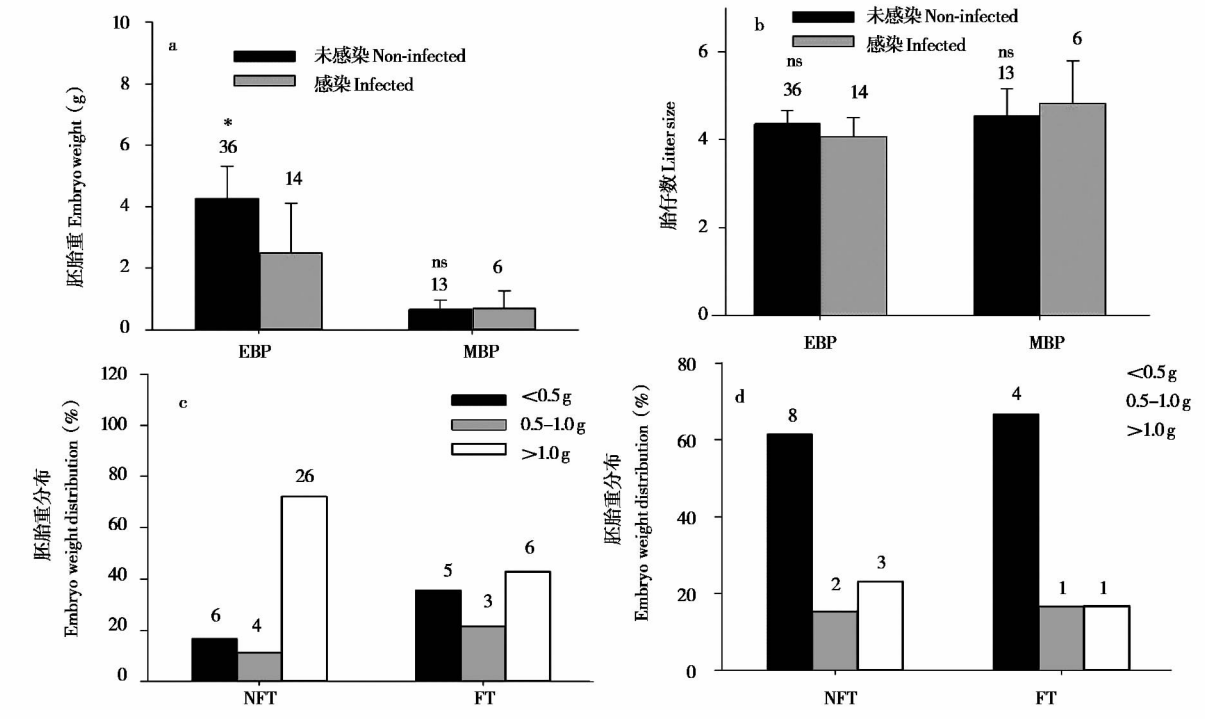


图4 高原鼠兔繁殖早期和中期艾美耳球虫感染对胚胎重 (a) 和胎仔数 (b) 的影响及对早期 (c) 和中期 (d) 胚胎重分布的效应。图中标注数字表示样本量; EBP、MBP 分别表示繁殖期的早、中期; NFT、FT, 分别表示未感染和感染。* $P < 0.05$; ns 表示差异不显著
Fig.4 Effects of coccidian parasites on embryo weight (a) and litter size (b) in EBP and MBP, as well as on embryo weight distribution in EBP (c) and MBP (d). Numbers above the bars show the number of samples; EBP and MBP indicate early and middle breeding periods. NFT and FT indicate non-infected and infected. * $P < 0.05$; ns means not significant at the level 0.05

在野外感染实验中, 未标记鼠兔的胎仔数 ($F_{1,45} = 3.27, P = 0.077$, 图 5a)、胚胎重 ($F_{1,45} = 1.82, P = 0.184$, 图 5a) 以及胚胎重分布 ($\chi^2 = 4.43, P = 0.109$, 图 5b) 在处理组和对照组间无显著差异。但是, 对照组标记鼠兔的胚胎重较处理组标记鼠兔显著增大 ($F_{1,21} = 8.38, P = 0.009$, 图 6a), 且胚胎重分布也存在显著差异 ($\chi^2 = 6.51, P = 0.039$, 图 6b), 但胎仔数无显著变

化 ($F_{1,21} = 0.15, P = 0.701$, 图 6a)。处理组标记鼠兔的感染强度显著高于对照组标记个体 ($F_{1,66} = 14.03, P < 0.001$, 表 2), 但性别间无显著差异 ($F_{1,66} = 0.05, P = 0.832$)。对于未标记的高原鼠兔, 对照组和处理组的感染强度无显著差异 ($F_{1,87} = 0.01, P = 0.933$, 表 2), 也无性别效应 ($F_{1,87} = 0.04, P = 0.847$)。

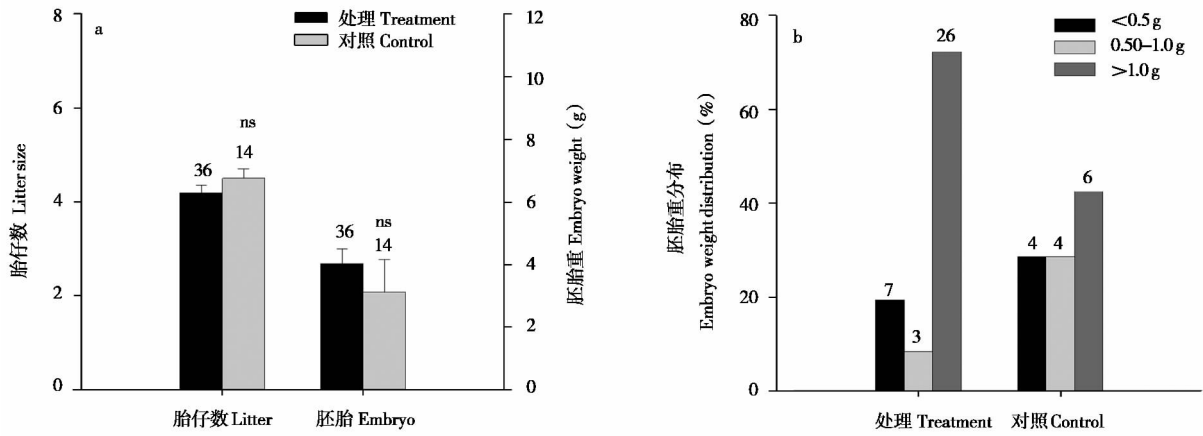


图 5 野外感染实验中处理组和对照组中未标记雌性高原鼠兔胎仔数 (a)、胚胎重 (a) 与胚胎重分布 (b)。图中标注数字表示样本数。ns 表示差异不显著

Fig. 5 Litter size (a), embryo weight (a) and embryo weight distributions (b) for unmarked female pikas in treatment and control groups in a field infection experiment. Numbers above the bars show the number of samples. ns means not significant at the level 0.05 for litter sizes

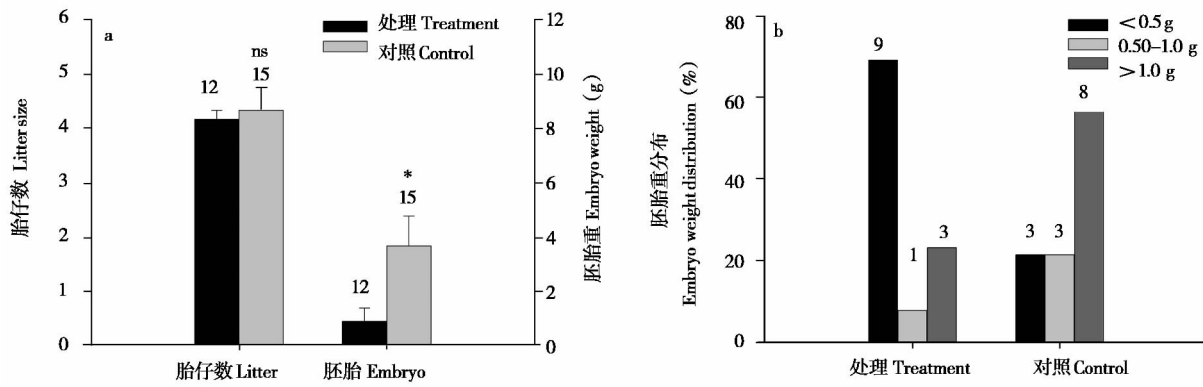


图 6 在野外感染实验中处理组和对照组中标记雌性高原鼠兔胎仔数 (a)、胚胎重 (a) 与胚胎重分布 (b)。图中标注数字表示样本数。* $P < 0.05$; ns: 差异不显著

Fig. 6 Litter size (a), embryo weight (a) and embryo weight distribution (b) for marked female plateau pikas in treatment and control groups in a field infection experiment. Numbers above the bars show the number of samples. * $P < 0.05$; ns means not significant at the level 0.05 for litter sizes

表2 在野外感染实验中标记和未标记高原鼠兔的感染强度
Table 2 Infection intensity of marked and non-marked plateau pikas in a field infection experiment

	标记 Marked		未标记 Non-marked	
	雄性 Males	雌性 Females	雄性 Males	雌性 Females
处理 Treatment	1.66 ± 0.28 (13)	1.83 ± 0.22 (22)	0.46 ± 0.18 (27)	0.47 ± 0.15 (35)
对照 Control	0.93 ± 0.28 (13)	0.65 ± 0.24 (18)	0.49 ± 0.25 (13)	0.41 ± 0.23 (16)

表中数据为感染强度; 用 $\lg_{10}(x+1)$ 做变换处理, 用平均值 \pm 标准误表示; 括号内值为样本数. 处理组标记鼠兔的感染强度显著高于对照组标记个体

Data in the table are transformed infection intensity by using $\lg_{10}(x+1)$ and they are expressed as mean \pm SE. The value in Parentheses indicate sample sizes. Marked individuals' infection intensity in treatment group is significantly higher than it in control group

3 讨论

本研究发现, 艾美耳球虫感染影响雌性的妊娠率, 且随繁殖期而变化。在繁殖中期, 未感染雌性较感染雌性有更高的妊娠率, 且未妊娠雌性比妊娠雌性有更高的感染强度, 但在另外两个繁殖阶段没有发现此类效果。说明, 艾美耳球虫对妊娠率的影响随繁殖期而不同。

有研究表明, 在雄性哺乳动物交配活动的高峰期, 受睾酮和社群应激的影响, 导致个体免疫力下降, 使其易受寄生物感染 (Nelson and Demas, 1996; Padgett and Glaser, 2003), 进而影响其繁殖 (Wecker, 1962; Dunaway *et al.*, 1967; Getz, 1970; Hensley, 1976; Catts, 1982)。但本研究中, 在繁殖期任何阶段均未发现感染强度与睾丸、附睾指数呈负相关关系。

艾美耳球虫对高原鼠兔繁殖中期影响的性别差异可能与宿主的最优繁殖策略相关。在小型哺乳动物中, 宿主繁殖对球虫的应答取决于感染宿主对当前和以后繁殖成功率间的权衡 (Perrin *et al.*, 1996)。从生活史对策而言, 当球虫感染对当前繁殖成功率产生负效应时, 宿主可能减少对当前的繁殖投入, 以增加存活概率, 以便在下一繁殖季节 (Schwanz, 2006, 2008) 参与繁殖。相反, 如果参与下次繁殖的潜能或几率很低, 即使感染了球虫, 宿主也会增加对当前繁殖的投入 (Minchella and LoVerde, 1981; Clutton-Brock, 1984; Forbes, 1993)。高原鼠兔体型较小 (成体: 120 - 150 g), 自然条件下个体存活时间不超过两年 (王学高和戴克华, 1989), 繁殖期从4月中旬开始到7月中旬结束。在海北站地区, 成年雌性每年繁殖3胎 (殷宝法等, 2004)。雄性在出生当年不参与繁殖,

而有些第一胎雌性可在当年参与繁殖 (殷宝法等, 2004), 因此, 在高原鼠兔种群中大部分越冬个体只有1个繁殖季节 (殷宝法等, 2004)。由于第一胎子代的存活率最高, 它们是翌年参加繁殖的主体 (王学高和 Smith, 1989; 殷宝法等, 2004; 曲家鹏等, 2008)。因此, 繁殖前期, 保证第一胎繁殖成功对其适合度来说至关重要。其次, 在繁殖中期, 所有的成年雌性已经产下第一胎, 一些雌性已怀有第二胎 (王学高, 1990; 殷宝法等, 2004), 由于雌性对第一胎的繁殖投入最大 (王学高和 Smith, 1988), 其免疫力会由此受到影响 (Sheldon and Verhulst, 1996; Klein and Nelson, 1999), 因而更容易感染艾美耳球虫。如果受感染的母体在繁殖中期继续繁殖, 则可能导致死亡率增加和剩余繁殖值降低, 特别是对当年参加繁殖的新生个体尤为如此。所以, 在繁殖中期, 感染雌性降低繁殖投入以增加存活机会是其最佳的繁殖对策。对于雄性高原鼠兔, 殷宝法等 (2004) 研究表明成年雄性的睾丸在6月中旬后开始萎缩。王学高和 Smith (1988) 发现繁殖晚期越冬雄性较雌性死亡率更高。因此, 青藏高原雄性高原鼠兔剩余繁殖价值要低于雌性。此外, 在繁殖中期, 种群中仍然有53.1%未感染雌性, 因此, 雄性个体至少还有50%的机会与未感染的雌性交配。这也是大部分越冬雄性鼠兔最后的繁殖机会 (殷宝法等, 2004)。因此, 从生活史进化角度看, 感染雄性维持繁殖状态使繁殖最大化是其最佳的繁殖对策。

本研究的野外观测实验发现, 在繁殖早期, 感染雌性的胚胎重量较未感染雌性的胚胎重量较小, 原因可能是寄生于宿主肠道上皮细胞的艾美耳球虫, 破坏了肠道上皮粘膜系统, 导致肠道内出血, 从而影响宿主的营养吸收能力。但是, 在繁殖季节

中期, 没有发现类似效应, 该时期 60% 的胚胎重量小于 0.5 g, 这表明胚胎仍处于卵泡发育阶段。由于卵泡阶段可能不需要从母体那里获取太多能量, 艾美耳球虫感染对胚胎发育的效应未显现出来。

为进一步验证野外观测的结果, 本研究进行的野外感染实验发现, 处理组的标记雌性个体的胚胎重量显著小于对照组标记个体的胚胎重, 且二者间的胚胎重量分布也有显著差异。在该实验中, 处理组和对照组未标记高原鼠兔的胎仔数、胚胎重量以及其分布无显著差异, 这表明, 不同处理样地雌性繁殖同步; 其次, 在艾美耳球虫感染实验结束时未发现处理组和对照组未标记个体间感染强度的显著差异; 再次, 高原鼠兔通常在第 4-5 天开始排出艾美耳球虫卵囊, 在第 7-8 天达到最高峰 (Fuller *et al.*, 1995; 边疆晖等, 2011), 卵囊在自然环境下的孢子化过程一般不少于 5 d, 加之 4 月温度较低, 艾美耳球虫的孢子化率很低。因此 15 d 实验期间, 人工感染艾美耳球虫不可能影响处理样地未标记个体。因此, 野外感染实验验证了野外观测结果, 即艾美耳球虫显著降低了胚胎的发育。

本研究部分验证了寄生于宿主肠道的艾美耳球虫可通过影响宿主的营养吸收能力而间接影响高原鼠兔当前繁殖, 但不清楚艾美耳球虫对繁殖的性别偏向性的影响及对胚胎发育的效应能否作用到种群水平, 这需要进一步的研究, 以便确定艾美耳球虫在调节高原鼠兔种群动态方面的重要性。

致谢: 杨乐、瓦金龙和马洪芳等在野外参加动物活捕及解剖工作, 特此致谢。

参考文献:

- Anderson R M, May R M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. 1. Regulatory Processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 219-247.
- Bian J H, Cao Y F, Yang L, Du Y, Jing Z C. 2011. Effects of parasitic Eimerians (*Eimeria cryptobarretti* and *E. klondikensis*) on mortality of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **31** (4): 299-305. (in Chinese)
- Bindseil E, Hau J. 1991. Negative effect on early post-implantation pregnancy and progesterone levels in mice infected with the intestinal trematode *Echinostoma caproni*. *Parasitology*, **102**: 387-390.
- Boonstra R, Hik D, Singleton G R, Tinnikov A. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, **68**: 371-394.
- Burns C E, Goodwin B J, Ostfeld R S. 2005. A prescription for longer life? Bot fly parasitism of the white-footed mouse. *Ecology*, **86**: 753-761.
- Cao Y F, Ye R R, Wu J H, Bian J H, Duszynski D W. 2009. *Eimeria* spp. (Apicomplexa Eimeriidae) from the Plateau pika (*Ochotona curzoniae*) from Haibei Area, Qinghai Province, China, with the description of two new species. *Journal of Parasitology*, **95**: 1192-1196.
- Catts E P. 1982. Biology of new world bot flies (Cuterebridae). *Annual Review of Entomology*, **27**: 313-338.
- Clutton-Brock T H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, **123**: 212-229.
- Crompton D W T, Stephenson L S. 1990. Hookworm infection, nutritional status and productivity. In: Warren K S, Schad G A eds. *Hookworm Disease: Current Status and New Directions*. Taylor, Francis, London, 231-264.
- Dauguschies A, Imarom S, Bollwahn W. 1999. Differentiation of porcine *Eimeria* spp. by morphologic algorithms. *Vet Parasitology*, **81**: 201-210.
- Dunaway P B, Payne J A, Lewis L L, Story J D. 1967. Incidence and effects of *Cuterebra* in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, **48**: 38-51.
- Elton C. 1942. *Voles, Mice and Lemmings. Problems in Population Dynamics*, 1st ed., Clarendon Press, Oxford.
- Feore S M, Bennett M, Chantrey J, Jones T, Baxby D, Begon M. 1997. The effect of cowpox virus infection on fecundity in bank voles and wood mice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, **264**: 1457-1461.
- Forbes M R L. 1993. Parasitism and host reproductive effort. *Oikos*, **67**: 444-450.
- Fuller C A, Hefner J, Wrosch E. 1995. Oocyst output, periodicity, and immunity of 2 deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) Eimerians (*Eimeria arizonensis* and *Eimeria delicata*). *Journal of Parasitology*, **81**: 187-194.
- Gandon S, Agnew P, Michalakis Y. 2002. Coevolution between parasite virulence and host life-history traits. *The American Naturalist*, **160**: 374-388.
- Getz L L. 1970. Botfly infestations in *Microtus pennsylvanicus* in Southern Wisconsin. *The American Midland Naturalist*, **84**: 187-197.
- Hensley M S. 1976. Prevalence of cuterebrid parasitism among woodmice in Virginia. *Journal of Wildlife Diseases*, **12**: 172-179.
- Hudson P J, Dobson A P, Newborn D. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, **282**: 2256-2258.
- Klein S L, Nelson R J. 1999. Influence of social factors on immune function and reproduction. *Reviews of Reproduction*, **4**: 168-178.
- Kristan D M. 2004. Intestinal nematode infection affects host life history and offspring susceptibility to parasitism. *Journal of Animal Ecology*, **73**: 227-238.
- McCurdy D G, Boates J S, Forbes M R. 2001. An empirical model of the optimal timing of reproduction for female amphipods infected by trematodes. *Journal of Parasitology*, **87**: 24-30.
- Minchella D J, LoVerde P T. 1981. A cost of increased early reproductive effort in the snail *Biomphalaria glabrata*. *The American Naturalist*, **118**: 876-881.
- Mousseau T A, Fox C W. 1998. The adaptive significance of maternal

- effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**: 403–407.
- Nelson R J, Demas G E. 1996. Seasonal changes in immune function. *Quarterly Review of Biology*, **71**: 511–548.
- Newey S, Thirgood S. 2004. Parasite-mediated reduction in fecundity of mountain hares. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **271**: 413–415.
- Padgett D A, Glaser R. 2003. How stress influences the immune response. *Trends in Immunology*, **24**: 444–448.
- 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**: 370–377.
- Perrin N, Christie P, Richner H. 1996. On host life-history response to parasitism. *Oikos*, **75**: 317–320.
- Qu J P, Yang M, Li W J, Li K. X, Zhang Y M, Smith A T. 2008. Seasonal variation of family group structure of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **28** (2): 144–150. (in Chinese)
- Schwanz L E. 2006. Schistosome infection in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): impacts on host physiology, behavior and energetics. *Journal of Experimental Biology*, **209**: 5029–5037.
- Schwanz L E. 2008. Chronic parasitic infection alters reproductive output in deer mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**: 1351–1358.
- Sheldon B C, Verhulst S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**: 317–321.
- Smith A T, Foggin J M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau. *Animal Conservation*, **2**: 235–240.
- Solomon N G. 1993. Body-size and social preferences of male and female prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, **45**: 1031–1033.
- Telfer S, Bennett M, Bown K, Carslake D, Cavanagh R, Hazel S, Jones T, Begon M. 2005. Infection with cowpox virus decreases female maturation rates in wild populations of woodland rodents. *Oikos*, **109**: 317–322.
- Timm R M, Cook E F. 1979. Effect of bot fly larvae on reproduction in white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. *The American Midland Naturalist*, **101**: 211–217.
- Tompkins D M, Dunn A M, Smith M J, Telfer S. 2011. Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 19–38.
- Vandegrift K J, Raffel T R, Hudson P J. 2008. Parasites prevent summer breeding in white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. *Ecology*, **89**: 2251–2258.
- Wang X G. 1990. A study on the mating season and the pattern of copulation behavior in plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **10** (1): 60–65. (in Chinese)
- Wang X G, Smith A T. 1988. On the natural winter mortality of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **8** (2): 152–156. (in Chinese)
- Wang X G, Smith A T. 1989. Studies on the mating system in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **9** (3): 210–215. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1989. Natural longevity of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **9** (1): 56–62. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1991. Studies on the population reproduction ecology on plateau pika. *Zoological Research*, **12** (3): 155–161. (in Chinese)
- Wecker S C. 1962. Effects of bot fly Parasitism on a local-population of white-footed mouse. *Ecology*, **43**: 561–565.
- Ye R R, Liang J X. 1989. Study on the growth and development of plateau pika under the condition of artificial feeding. *Acta Theriologica Sinica*, **9** (2): 110–118. (in Chinese)
- Yin B F, Wang J L, Wei W H, Zhang Y M, Cao Y F. 2004. Population reproduction characteristics of plateau pika in alpine meadow ecosystem. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (2): 222–228. (in Chinese)
- Zhou L, Liu J K. 1987. Studies on the population productivity ecology of plateau pika I. A dynamic model of growth of body weight in plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **7** (1): 67–78. (in Chinese)
- 王学高, Smith A T. 1988. 高原鼠兔冬季死亡率. 兽类学报, **8** (2): 152–156.
- 王学高, Smith A T. 1989. 高原鼠兔交配关系的研究. 兽类学报, **9** (3): 210–215.
- 王学高, 戴克华. 1989. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 自然寿命研究. 兽类学报, **9** (1): 56–62.
- 王学高. 1990. 高原鼠兔交配期及交配行为模式的研究. 兽类学报, **10** (1): 60–65.
- 王学高, 戴克华. 1991. 高原鼠兔种群繁殖生态的研究. 动物学研究, **12** (3): 155–161.
- 叶润蓉, 梁俊勋. 1989. 人工饲养条件下高原鼠兔生长和发育的初步研究. 兽类学报, **9** (2): 110–118.
- 边疆晖, 曹伊凡, 杜寅, 杨乐, 曾景春. 2011. 艾美耳混合球虫对高原鼠兔致死毒力的初步研究. 兽类学报, **31** (4): 299–305.
- 曲家鹏, 杨敏, 李文靖, 李克欣, 张堰铭, Smith A T. 2008. 高原鼠兔家群结构的季节变异. 兽类学报, **28** (2): 144–150.
- 周立, 刘季科, 刘阳. 1987. 高原鼠兔种群生产量生态学的研究 I 高原鼠兔体重生长动态数学模型的研究. 兽类学报, **7** (1): 67–78.
- 殷宝法, 王金龙, 魏万红, 张堰铭, 曹伊凡. 2004. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔的繁殖特征. 兽类学报, **24** (2): 222–228.