

草地退化影响高原鼠兔血清总 IgG 水平、 肠道寄生虫感染及肝脏和肾脏指数

吴学琴^{1,2#} 陈慧青^{1,2#} 张璐^{1,2} 尚国珍^{1,3*} 吴雁⁴ 边疆晖^{1,3}

(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) (3 青海省动物生态基因组学重点实验室, 西宁 810001) (4 杭州师范大学生命科学学院, 杭州 310012)

摘要: 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 作为青藏高原高寒草地生态系统中的关键物种, 其种群数量随着过度放牧导致的草地退化而暴发式增长。阐明此过程中高原鼠兔天然免疫能力及肝脏和肾脏器官指数的变化, 对深入揭示青藏高原草地退化引起的高原鼠兔种群暴发机理具有重要意义。本研究在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站地区, 调查了轻度、中度、重度退化草地中高原鼠兔洞口数量, 并测定了成体高原鼠兔血清总 IgG 含量、肠道寄生虫感染状况及肝脏和肾脏指数。结果发现: 随着草地退化, 高原鼠兔洞口数量和血清总 IgG 水平显著增加; 绦虫和线虫的感染率和感染强度以及肝脏和肾脏指数均显著降低。雄性对绦虫的感染率和肝脏指数显著低于雌性; 雌性在重度退化草地中对绦虫和线虫的感染率及感染强度显著低于轻度退化草地。以上结果表明, 过度放牧介导的草地退化增强了高原鼠兔的天然免疫功能, 缓解了毒素对肝脏和肾脏的损伤, 进而可能促进其种群暴发式增长。

关键词: 高原鼠兔; 草地退化; 食物蛋白; 天然免疫; 肠道寄生虫; 种群暴发

中图分类号: Q143

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2022) 05–0531–09

Grassland degradation affects serum total IgG level, intestinal parasitic infection and liver and kidney indices of plateau pika

WU Xueqin^{1,2#}, CHEN Huiqing^{1,2#}, ZHANG Lu^{1,2}, SHANG Guozhen^{1,3*}, WU Yan⁴, BIAN Jianghui^{1,3}

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

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

(3 Qinghai Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Xining 810001, China)

(4 School of Life and Environment Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310012, China)

Abstract: As a key species in the alpine grassland ecosystem of the Qinghai–Tibet Plateau, the plateau pika (*Ochotona curzoniae*) population increased rapidly with grassland degradation. Understanding the changes in innate immune function and organ index of liver and kidney indices of plateau pika is of great significance for further revealing the physiological mechanism of plateau pika population outbreak caused by grassland degradation on the Qinghai–Tibet Plateau. In this study, we investigated the number of burrow entrances, measured serum total IgG levels, intestinal parasitic infection, and liver and kidney indices of adult plateau pikas inhabiting lightly, moderately, and heavily degraded grassland (LD, MD and HD) at Qinghai Haibei National Field Research Station of Alpine Grassland Ecosystem. Our results showed that with grassland degradation, the number of burrow entrances and serum total IgG levels increased significantly, while the prevalence and intensity of infection of cestodes and nematodes as well as liver and kidney indices decreased markedly. The prevalence of infection of cestodes and liver index in males were significantly lower than those in

基金项目: 国家自然科学基金 (31870397); 青海省自然科学基金青年项目 (2021-ZJ-945Q); 中国科学院 A 类先导专项 (XDA2005010406); 中国科学院 青海省人民政府三江源国家公园联合研究专项 (LHZX-2020-01, LHZX-2021-05)

作者简介: 吴学琴 (1995–), 女, 博士研究生, 主要从事动物生理生态学研究;

陈慧青 (1996–), 女, 博士研究生, 主要从事动物生理生态学研究. # 共同第一作者

收稿日期: 2022–07–12; **接受日期:** 2022–08–17

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

females, and the prevalence and intensity of infection of cestodes and nematodes in females in HD were significantly lower than those in LD. These results indicate that grassland degradation induced by overgrazing enhances the innate immune of plateau pika and alleviate the damage of toxins to liver and kidney, which may promote population outbreaks.

Key words: Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Grassland degradation; Food protein; Innate immune; Intestinal parasites; Population outbreaks

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 隶属于兔形目 (Lagomorpha) 鼠兔科 (Ochotonidae) 鼠兔属, 广泛栖息于海拔 3 200 ~ 5 200 m 植被低矮的高寒草甸地区, 是青藏高原特有的非冬眠小型植食性哺乳动物, 也是高寒草甸生态系统的关键种 (Smith and Fogg, 1999; Wilson and Smith, 2015; Smith *et al.*, 2019)。近几十年来, 由于过度放牧引起草地退化, 导致高原鼠兔种群数量暴发式增长, 最高时可达 2 400 只/公顷 (来德珍等, 2006)。有关草地退化与高原鼠兔种群数量关系的研究表明, 放牧降低了植被的高度和盖度, 为高原鼠兔提供了开阔的栖息环境, 有利于其躲避天敌, 降低被捕食的风险, 进而导致种群暴发 (施银柱, 1983; 边疆晖等, 1994), 但引起高原鼠兔种群暴发的生理机制, 目前尚不清楚。

免疫力是影响植食性小哺乳动物种群波动的重要调节因子 (Mihok *et al.*, 1985; Sinclair and Lochmiller, 2000; 张志强和王德华, 2005), 动物免疫力降低可增加病原体的感染 (Nordling *et al.*, 1998; Holt and Roy, 2007; Cornell *et al.*, 2008; Hawley and Altizer, 2011; Du *et al.*, 2016), 继而降低种群数量 (Yang *et al.*, 2018; Shang *et al.*, 2019); 反之, 个体免疫力增强, 种群死亡率降低, 越冬存活率增加 (Książek *et al.*, 2014), 则促进种群增长 (Lochmiller, 1996; Nelson, 2004)。在器官水平上, 肝脏和肾脏对氧化降解和排除植物次生化合物具有重要作用 (Caldwell, 1982; Lindroth and Batzli, 1983; Foley, 1992; 李俊年等, 2003a, 2003b; 何岚等, 2010), 对小哺乳动物的生存至关重要 (张志强等, 2007)。在青藏高原地区, 草地不同退化程度为高原鼠兔提供了不同的植物资源, 而不同的食物资源对动物免疫力及生长发育有不同的效应。例如高蛋白质食物可增强个体免疫力 (Lochmiller *et al.*, 1993; Davis and Lochmiller, 1995); 高次生化合物含量食物抑制个体的生长发育 (段传人等, 2003; 冶娜娜, 2015)。

据此推测, 高原鼠兔的种群数量随草地退化

而增加, 可能是因为退化草地增强了高原鼠兔个体的免疫力, 同时缓解了植物次生化合物对肝脏和肾脏的损伤。为了验证该假设, 本研究在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站地区, 分别调查了轻度、中度、重度 3 类退化草地中高原鼠兔洞口数量并测定了高原鼠兔血清总 IgG 含量、肠道寄生虫感染状况以及肝脏和肾脏指数。通过分析不同退化草地对高原鼠兔天然免疫力能力及肝脏和肾脏的效应, 可为揭示高原鼠兔种群暴发的生理机制提供部分理论依据。

1 研究方法

1.1 实验地点与设计

本实验于 2021 年 7 月在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站进行。根据实地访问调查的放牧强度 (放牧家畜以藏系绵羊和牦牛为主), 确定并选择了轻度 (lightly degraded grassland, LD; 每公顷 4.14 个羊单位)、中度 (moderately degraded grassland, MD; 每公顷 8.77 个羊单位) 和重度退化草地 (heavily degraded grassland, HD; 每公顷 14.44 个羊单位) 各 5 块样地, 共计 15 块样地, 每块样地约 4 hm², 不同程度退化草地各样地间相距 300 m 以上, 以避免样地间的假重复。

首先, 采用样线法计数每块样地中半径为 50 m 的圆面积样方 (3 个重复) 内高原鼠兔洞口数量, 以此估算种群密度。随后采用绳套法活捕各样地中的高原鼠兔, 采用毛细吸管经眼眶静脉窦采血 100 ~ 200 μ L 于 0.5 mL 的离心管中, 并将离心管保存在有冰袋的采样盒中静置 30 min, 带回实验室后, 4 000 r/min, 4 $^{\circ}$ C 离心 15 min, 取上清液, -20 $^{\circ}$ C 冰箱保存, 留测血清总免疫球蛋白 G (Immunoglobulin G, IgG) 含量。采血后立即将高原鼠兔脱臼处死, 置于冰盒, 带回实验室称其体重, 并解剖成体高原鼠兔 (雄性体重大于 130 g, 雌性体重大于 120 g; 周立等, 1987), 剥离高原鼠兔的肝脏和肾脏, 用于干净滤纸吸去器官上的血液后称重 (精确到 0.001 g), 随后收集结肠内容物, 用于测定肠道寄生虫感染

状况。

1.2 血清总 IgG 含量测定

采用酶联免疫法 (Enzyme linked immune sorbent assay, ELISA) 测定成体高原鼠兔血清总 IgG 含量。酶联免疫试剂盒购自上海酶联生物科技有限公司 (货号: ml027974), 具体测定方法如下: 取 96 孔酶标包被板, 分别设置标准品孔、空白孔和待测样品孔。标准品孔各加不同浓度的标准品 50 μ L, 待测样品孔中先加样品稀释液 45 μ L, 再加高原鼠兔血清 5 μ L, 空白孔加样品稀释液 50 μ L。接着每孔加入酶标试剂 100 μ L (空白孔除外) 后用封板膜封板置于 37 $^{\circ}$ C 温育 60 min。然后弃去液体, 甩干, 使用 1 $\times$ 洗涤液洗涤 5 次, 每次静置 30 s 甩干。随后每孔分别先后加入显色剂 A 和 B 各 50 μ L, 37 $^{\circ}$ C 避光显色 15 min。最后, 每孔加入终止液 50 μ L, 于 450 nm 波长依序测量各孔的吸光值。依据测定的吸光值绘制标准曲线并计算高原鼠兔血清总 IgG 含量。

1.3 寄生虫感染的测定

肠道寄生虫的分类计数采用改良的麦克马斯特法 (Wetzel, 1951)。用电子天平称取 0.200 g (精确到 0.001 g) 粪便样品, 置于研钵, 加入 2 mL 饱和 NaCl 溶液研磨, 依次通过 40 目铜网筛和 100 目尼龙网筛过滤后, 将滤液用饱和 NaCl 溶液定容至 5 mL。采用饱和盐水漂浮法, 10 倍物镜下统计计数板网格内各类寄生虫卵囊数 (聂绪恒等, 2014), 并计算其感染率和感染强度 (Bush *et al.*, 1997)。感染率 = 样地取样个体感染数 / 样地取样的总个体数, 感染强度为每克粪便中的卵囊数 (Oocysts per gram, OPG), $OPG = (\text{寄生虫计数} \times 5) / (0.15 \times 2 \times \text{粪便重})$ 。

1.4 统计分析

采用广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Models, GLMMs), 以不同退化草地类型和性别作为固定因子, 样地作为随机变量, 检验高原鼠兔洞口数量、肠道寄生虫感染率和感染强度、血清总 IgG 含量、肝脏指数和肾脏指数在各因子及各因子间交互效应的显著性。由于肝脏和肾脏的绝对重量与体重具有显著相关性 (相关系数分别为肝脏: $r = 0.730$, $P < 0.01$; 肾脏: $r = 0.466$, $P < 0.001$), 所以将肝脏和肾脏的绝对重量换算为脏器指数 (脏器湿重 / 体重 $\times 100\%$) 以排除体重的效应,

并对数据经 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 进行正态性和方差齐性检验, 发现肝脏和肾脏指数不符合正态分布, 故分析前进行反正弦转换。由于肠道寄生虫感染强度的范围在 0 ~ 253 111, 所以分析前对其进行 $\ln(OPG + 1)$ 转换; 采用 Bonferroni 进行多重比较, 数据表示为平均值 $\pm$ 标准误 (mean $\pm$ SE), 显著水平为 $P < 0.05$ 。所有统计均在 SPSS 21.0 软件中进行。

2 结果

2.1 不同退化草地高原鼠兔洞口数量

不同退化草地中高原鼠兔的洞口数量差异显著 ($F_{2,12} = 17.71$, $P < 0.001$) (图 1), 重度退化草地显著高于中度和轻度退化草地 ($P < 0.05$), 且中度退化草地显著高于轻度退化草地 ($P < 0.05$) (图 1)。

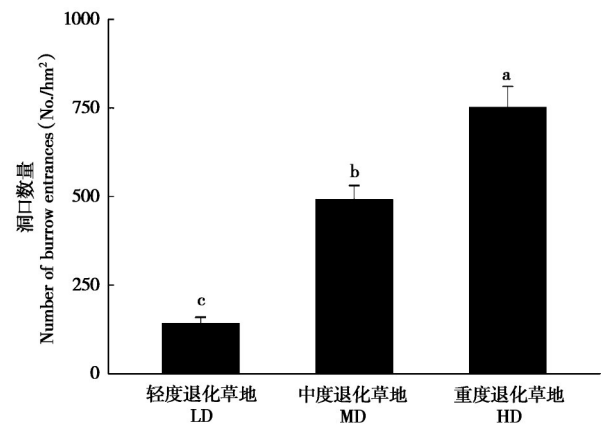


图 1 不同退化草地中高原鼠兔的洞口数量 (平均值 $\pm$ 标准误)。图中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

Fig. 1 The number of burrow entrances of plateau pika in lightly (LD), moderately (MD) and heavily degraded grassland (HD) (mean $\pm$ SE). The lowercase indicates significant difference ($P < 0.05$)

2.2 不同退化草地高原鼠兔血清总 IgG 含量

草地退化显著影响高原鼠兔血清总 IgG 含量 ($F_{2,138} = 3.38$, $P = 0.037$) (图 2)。重度退化草地中高原鼠兔血清的总 IgG 含量显著高于轻度退化草地 ($P < 0.05$), 而中度与轻度和重度退化草地之间均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 2)。性别 ($F_{1,138} = 0.00$, $P = 0.991$) 及性别与草地退化的交互作用 ($F_{2,138} = 1.26$, $P = 0.287$) 对高原鼠兔的血清总 IgG 水平无显著影响。

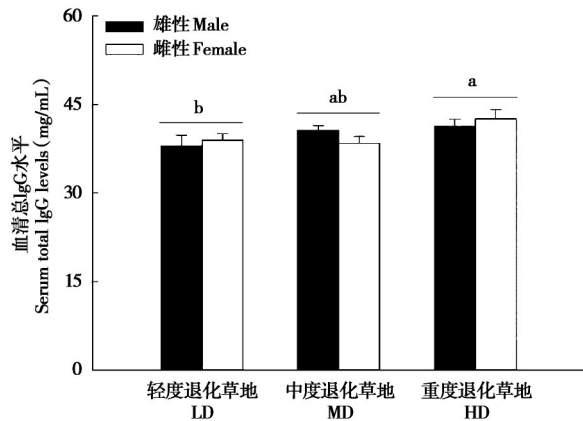


图2 不同退化草地中高原鼠兔血清总IgG水平(平均值±标准误). 轻度、中度和重度退化草地的雄性样本量分别为17、25和23, 雌性样本量分别为26、33和20. 图中不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

Fig. 2 Serum total IgG levels of plateau pika in LD, MD and HD (mean ± SE). $n = 17, 25$ and 23 for males and $n = 26, 33$ and 20 for females in LD, MD and HD, respectively. The lowercase indicates significant difference ($P < 0.05$). For abbreviations, see Fig. 1

2.3 不同退化草地高原鼠兔肠道寄生物感染状况

高原鼠兔在3类退化类型草地中的球虫感染率均为100%, 草地退化显著影响高原鼠兔对绦虫($F_{1,8} = 7.34, P = 0.027$)和线虫($F_{2,12} = 6.22, P = 0.014$)的感染率(图3A、B、C)。在中度退化草地中, 高原鼠兔未感染绦虫, 且对线虫的感染率显著低于轻度退化草地($P < 0.05$); 在重度退化草地中, 对绦虫和线虫的感染率均显著低于轻度退化草地($P < 0.05$)(图3B、C)。性别显著影响高原鼠兔对绦虫的感染率($F_{1,8} = 5.41, P = 0.049$), 雄性的感染率显著低于雌性($P < 0.05$), 但是对线虫的感染率无显著影响($F_{1,12} = 4.06, P = 0.067$)。草地退化与性别的交互作用显著影响高原鼠兔对绦虫($F_{1,8} = 9.11, P = 0.017$)和线虫($F_{2,12} = 5.48, P = 0.020$)的感染率, 雌性高原鼠兔在重度退化草地中对二者的感染率显著低于轻度退化草地($P < 0.05$); 而雄性高原鼠兔在不同退化草地中对二者的感染率无显著变化($P > 0.05$)。

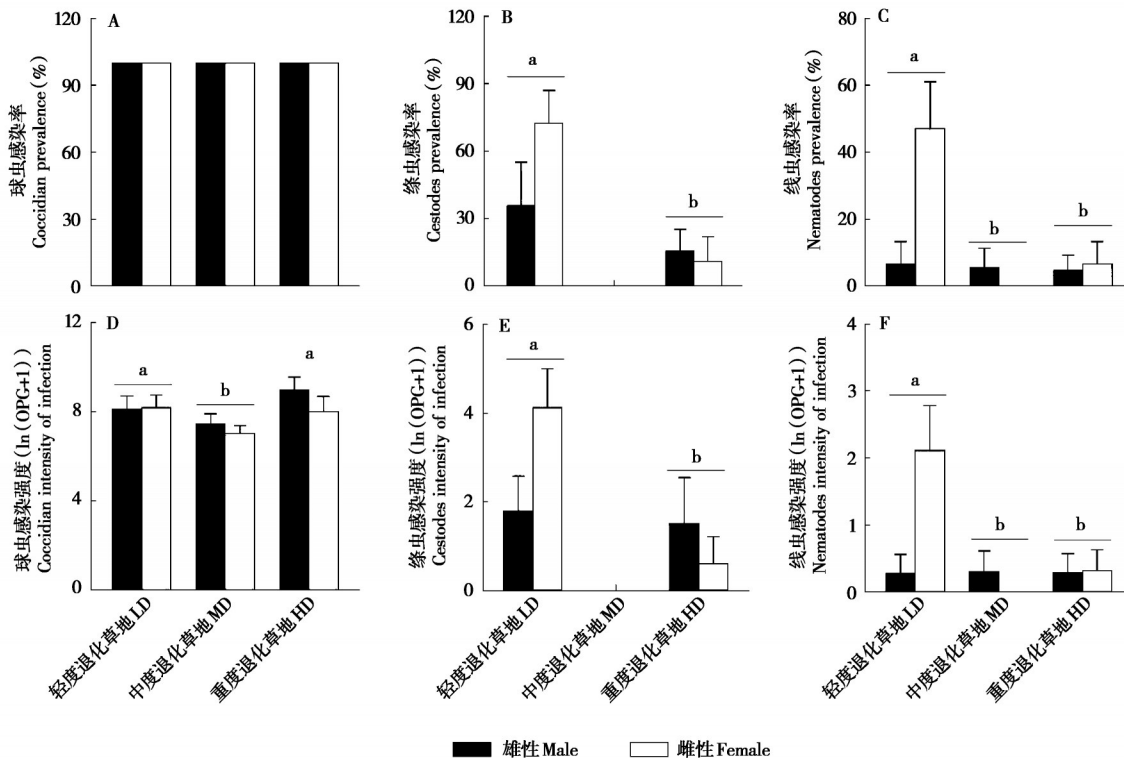


图3 不同退化草地中高原鼠兔对球虫、绦虫和线虫的感染率及感染强度(平均值±标准误). 轻度、中度和重度退化草地的雄性样本量分别为12、11和11, 雌性样本量分别为13、19和10. 图中不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$). 由于所检测的高原鼠兔均感染了球虫, 所以未对球虫的感染率进行统计分析. 中度退化草地中高原鼠兔未感染绦虫, 所以统计分析时删除了该组

Fig. 3 Prevalence and intensity of intestinal parasites infection of plateau pika in LD, MD and HD (mean ± SE). $n = 12, 11$ and 11 for males and $n = 13, 19$ and 10 for females in LD, MD and HD, respectively. The lowercase indicates significant difference ($P < 0.05$). Because all the plateau pikas were infected with coccidia, the coccidian prevalence was not analyzed. The plateau pikas in MD were not infected with cestode, so the group was excluded during the statistical analyses. For abbreviations, see Fig. 1

草地退化显著影响高原鼠兔对球虫 ($F_{2,70} = 17.07, P < 0.001$)、绦虫 ($F_{2,42} = 5.09, P = 0.029$) 和线虫 ($F_{2,70} = 5.20, P = 0.008$) 感染强度 (图 3D、E、F)。中度退化草地球虫感染强度显著低于轻度与重度退化草地 ($P < 0.001$), 而轻度与重度退化草地之间无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3D); 重度退化草地绦虫感染强度显著低于轻度退化草地 ($P < 0.05$) (图 3E); 中度和重度退化草地线虫感染强度均显著低于轻度退化草地 ($P < 0.001$), 但彼此间无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3F)。性别对球虫 ($F_{1,70} = 1.59, P = 0.211$)、绦虫 ($F_{2,42} = 2.62, P = 0.113$) 和线虫 ($F_{1,70} = 3.16, P = 0.080$) 的感染强度均无显著影响。草地退化与性别的交互作用对球虫感染强度无显著影响 ($F_{2,70} = 0.69, P = 0.505$), 但显著影响绦虫 ($F_{2,42} = 11.26, P = 0.002$) 和线虫 ($F_{2,70} = 5.41, P = 0.007$) 的感染强度。雌性在重度退化草地中对二者的感染强度均显著低于轻度退化草地 ($P < 0.01$), 而雄性对二者的感染强度在不同退化草地中无显著变化 ($P > 0.05$)。

2.4 不同退化草地中高原鼠兔肝脏和肾脏指数

草地退化显著影响肝脏 ($F_{2,176} = 17.53, P < 0.001$; 图 4A) 和肾脏 ($F_{2,176} = 5.18, P = 0.007$; 图 4B) 指数。重度退化草地中高原鼠兔的肝脏和肾脏指数均显著低于轻度和中度退化草地 ($P < 0.05$), 而二者在轻度与中度退化草地之间无显著差异 ($P > 0.05$) (图 4)。性别影响肝脏指数 ($F_{1,176} = 21.68, P < 0.001$), 雄性个体肝脏指数显著低于雌性 ($P < 0.05$)。肾脏指数无性别差异 ($F_{1,176} = 1.59, P = 0.209$); 退化草地与性别的交互作用对肝脏 ($F_{2,176} = 2.04, P = 0.133$) 和肾脏 ($F_{2,176} = 0.61, P = 0.543$) 指数无显著影响。

3 讨论

天然免疫功能是机体抵抗病原体或寄生虫感染的第一道屏障, 对动物的生存至关重要 (Frank *et al.*, 2000; Lochmiller and Deerenberg, 2000; Ochsenbein and Zinkernagel, 2000; Rickert, 2005)。大量的研究中都以血清总 IgG 水平或白细胞数量衡量机体的天然免疫能力 (Greives *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2012; Forbes *et al.*, 2014, 2016)。尽管本研究中仅测定了血清总 IgG 水平, 但实验结果与寄生虫感染率和感染强度的降低相互印证地说明, 在高寒草

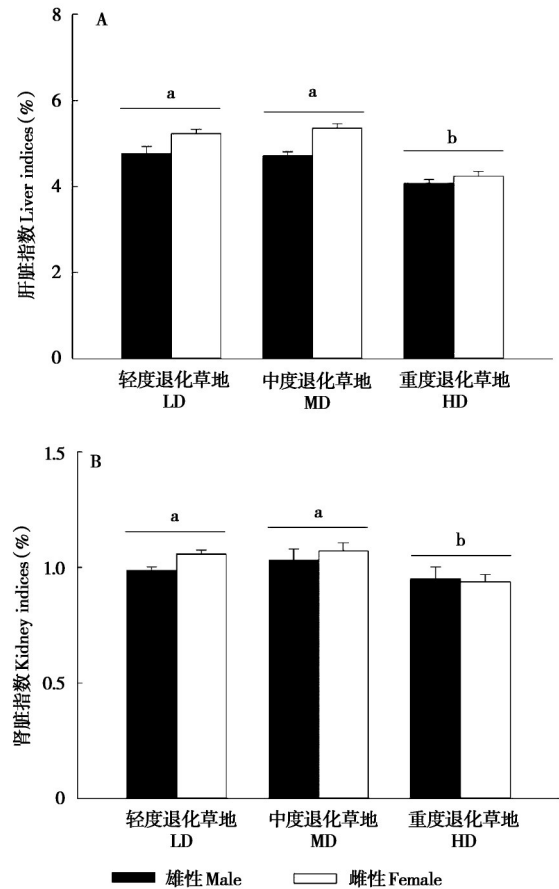


图 4 不同退化草地中高原鼠兔的肝脏指数和肾脏指数 (平均值 $\pm$ 标准误)。轻度、中度和重度退化草地的雄性样本量分别为 22、30 和 28, 雌性样本量分别为 32、41 和 29。图中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

Fig. 4 The liver and kidney indices of plateau pika in LD, MD and HD (mean $\pm$ SE). $n = 22, 30$ and 28 for males and $n = 32, 41$ and 29 for females in LD, MD and HD, respectively. The lowercase indicates significant difference ($P < 0.05$). For abbreviations, see Fig. 1

甸生态系统中, 草地退化增强了高原鼠兔的天然免疫功能。

在自然界中, 食物和捕食是影响动物免疫功能的重要因素 (Nohr *et al.*, 1985; Lord *et al.*, 1998; 徐德立和王德华, 2015; Shang *et al.*, 2019)。大量研究表明, 食物短缺可抑制动物的免疫功能 (Nohr *et al.*, 1985; Lord *et al.*, 1998; 徐德立和王德华, 2015), 尤其是食物蛋白质对动物免疫功能具有重要影响。Davis 和 Lochmiller (1995) 以及 Lochmiller 等 (1993) 发现, 即使中度限制蛋白质摄入水平, 也会显著降低棉鼠 (*Sigmodon hispid*) 的免疫功能。在本研究中, 不同退化草地中高原鼠兔天然免疫

力的变化,可能与其获取的食物蛋白质密切关联。在青藏高原地区, Li 等 (2019) 通过放牧控制实验的结果表明,高放牧强度可显著增加豆科植物的相对生物量。虽然豆科植物对家畜而言是有毒牧草,但对高原鼠兔而言,则是富含蛋白质的喜食食物 (蒋志刚和夏武平, 1985; 樊乃昌和张道川, 1996; 刘伟等, 2008)。我们的另一研究发现,在中度和重度退化草地中,高原鼠兔胃内容物蛋白质含量显著高于轻度退化草地,且草地退化为高原鼠兔提供了丰富的高蛋白质食物资源 (未发表资料)。由此可见,重度退化草地通过提供丰富的高蛋白质食物,使其免疫力维持在较高水平。另一方面,高原鼠兔免疫力变化还可能与捕食风险有关。高原鼠兔具有警戒、观察和啄食式取食模式等反捕食行为特征 (边疆晖和樊乃昌, 1997; 边疆晖等, 1999),而过度放牧通过降低植被高度和盖度为高原鼠兔提供了开阔视野 (施银柱, 1983; 边疆晖等, 1994); 反之,未退化或轻度退化的郁闭生境可通过抑制高原鼠兔的反捕食行为而增大其捕食风险,捕食风险的增大可引起个体的捕食应激反应,进而导致免疫功能降低 (Boonstra *et al.*, 1998; Bian *et al.*, 2005; Sheriff *et al.*, 2010, 2011; Shang *et al.*, 2019)。因此,草地退化对高原鼠兔天然免疫力的增强效应可能是退化草地中高蛋白质食物资源与低捕食风险的耦合效应所致。

血清总 IgG 水平升高可说明动物个体的身体状况更加健康,抵抗寄生虫感染的能力更强 (Forbes *et al.*, 2016)。球虫是高原鼠兔的主要肠道寄生虫 (曹伊凡等, 2011; 边疆晖等, 2011),高原鼠兔为其直接宿主。本研究发现,中度退化草地高原鼠兔球虫感染强度显著低于轻度退化草地,但在重度退化草地中,没有发现显著变化。球虫感染强度不仅与免疫力相关,而且与种群密度正相关 (聂绪恒等, 2014)。例如球虫感染与红松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 种群密度呈显著正相关 (Bertolino *et al.*, 2003)。在本研究的重度退化草地中,高原鼠兔洞口密度为 751 个/公顷,是轻度退化草地的 5.3 倍,在这种高密度条件下,高原鼠兔球虫感染强度通过粪便污染食物而加剧,加之高原鼠兔具食软便习性 (刘全生和王德华, 2004),从而导致重度退化草地中球虫感染强度增加,而绦虫和线虫需中间宿主才能完成其生活史,从虫卵到终宿主体内发

育成成虫需较长时间,因而,其感染与宿主天然免疫力有更直接的关联性。

本研究发现,高原鼠兔肝脏和肾脏指数随草地退化而显著降低。在自然界中,引起动物肝脏和肾脏重量变化的因素众多,如光周期 (张志强等, 2007; 郭子涵等, 2022)、温度 (张志强等, 2007)、食物质量 (Liu and Wang, 2007; Zhang *et al.*, 2012) 等。本研究在同一地区同一时期进行,因此,高原鼠兔肝脏和肾脏指数的变化可能与食物质量有密切关联。对于植食性小哺乳动物,在觅食过程中不可避免地摄入或多或少的植物次生化合物。肝脏和肾脏作为机体重要的解毒器官,其重量变化能够直接反映植物次生化合物的毒副作用。何岚等 (2010) 研究发现,当饲喂高次生化合物含量 (6%) 的食物时,可显著增加东方田鼠 (*Alexandromys fortis*) 肝脏和肾脏指数,而高蛋白质含量食物 (20%) 可减弱次生化合物对肝肾指数的负效应。在青藏高原地区,草地退化是通过长期过度放牧,家畜频繁地大量采食和践踏草地而导致,而频繁采食亦可导致植物的再生。相对于老的枝叶,再生的嫩枝叶富含较高的蛋白质和较低的次生化合物 (白玉龙等, 1999; 李富娟和王永雄, 2006; 戴鑫等, 2012),这提示,相较于轻度退化草地,重度退化草地所提供的高蛋白质、低次生化合物食物可减轻植物次生化合物对高原鼠兔肝脏和肾脏的损伤,继而降低对高原鼠兔生长发育的不利影响,表现为重度退化草地的高原鼠兔肝脏和肾脏指数显著低于轻度退化草地。该结果也进一步佐证了重度退化草地高原鼠兔的较高天然免疫力可能与食物质量有关的推论。事实上,家畜选择性地采食可改善小哺乳动物食物质量 (高蛋白质和低次生化合物) 的取食易化效应 (feeding facilitation),在其他生态系统中已有大量的例证 (Krueger *et al.*, 1986; Arsenault and Owen-Smith, 2002; Cheng and Ritchie, 2006)。

由此,验证了本文提出的草地退化可增强高原鼠兔的天然免疫功能,缓解植物次生化合物对高原鼠兔肝脏和肾脏损伤的假设。

在小哺乳动物种群波动中,免疫和寄生虫是影响种群统计参数的重要因子 (Boonstra *et al.*, 1998; 张志强和王德华, 2005; Książek *et al.*, 2014; Shang *et al.*, 2019)。我们前期研究表明,应

激—免疫—寄生虫感染之间可形成恶性循环, 导致种群死亡率增加, 继而导致种群衰减 (Yang *et al.*, 2018), 这从另一方面说明, 重度退化草地可通过增强高原鼠兔天然免疫力, 防止或削弱应激—免疫—寄生虫感染之间的恶性循环, 继而导致高原鼠兔种群数量的增加。基于上述结果与分析, 本研究认为, 草地退化可通过提高高原鼠兔天然免疫力、降低次生化合物对其生长发育的负效应, 继而在高原鼠兔种群暴发中起促进作用。

参考文献:

- Arsenault R, Owen-Smith N. 2002. Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, **97** (3): 313–318.
- Bai Y L, Wu Y H, Han X H. 1999. Study on the relationship between the plant age and the nutrient component of alfalfa. *Pratacultural Science*, **16** (1): 18–21. (in Chinese)
- 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, Cao Y F, Du Y, Yang L, Jing Z C. 2011. Effects of Parasitic Eimerians (*Eimeria cryptobarretti* and *E. klondikensis*) on mortality of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **31** (3): 299–305. (in Chinese)
- Bian J H, Fan N C. 1997. The effect of predation risk on animals' behavior and their decision. *Chinese Journal of Ecology*, **16** (1): 34–39. (in Chinese)
- Bian J H, Jing Z C, Fan N C, Zhou W Y. 1999. Influence of cover on habitatutilization of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **19** (3): 212–220. (in Chinese)
- Bian J H, Wu Y, Liu J K. 2005. Effect of predator-induced maternal stress during gestation on growth in root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica*, **50** (4): 473–482.
- Boonstra R, Krebs C J, Stenseth N C. 1998. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. *Ecology*, **79** (5): 1479–1488.
- Bush A O, Lafferty K D, Lotz J M, Shostak A W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*, **83** (4): 575–583.
- Caldwell J. 1982. Conjugation reactions in foreign-compound metabolism: definition, consequences, and species variations. *Drug Metabolism Reviews*, **13** (5): 745–777.
- Cao Y F, Du Y, Yang L, Bian J H. 2011. Two new record species of eimeria (*Apoicomplexa*, *Eimeriidae*) from plateau pika in China. *Sichuan Journal of Zoology*, **30** (3): 402–403. (in Chinese)
- Cheng E, Ritchie M E. 2006. Impacts of simulated livestock grazing on Utah prairie dogs (*Cynomys parvidens*) in a low productivity ecosystem. *Oecologia*, **147** (3): 546–555.
- Cornell S J, Bjornstad O N, Cattadori I M, Boag B, Hudson P J. 2008. Seasonality, cohort-dependence and the development of immunity in a natural host-nematode system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275** (1634): 511–518.
- Dai X, Gu X Z, Shi J, Yuan F, Yin B F, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2012. The seasonal changes of plant secondary metabolites and their influence on the food selection of plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **32** (4): 306–317. (in Chinese)
- Davis R, Lochmiller R I. 1995. Splenocyte subpopulation of weanling cotton rats (*Signodon hispidus*) are influenced by moderate protein intakes. *Journal of Mammalogy*, **76**: 912–924.
- Du S Y, Cao Y F, Nie X H, Wu Y, Bian J H. 2016. The synergistic effect of density stress during the maternal period and adulthood on immune traits of root vole (*Microtus oeconomus*) individuals—a field experiment. *Oecologia*, **181** (2): 335–346.
- Duan C R, Wang B C, Xu S R. 2003. The effects of the environment stress on the plant secondary metabolites. *Journal of Chongqing University*, **26** (10): 67–71. (in Chinese)
- Fan N C, Zhang D C. 1996. Foraging behavior of *Ochotona curzoniae* and *Ochotona dauurica* and their adaptation to habitat. *Acta Theriologica Sinica*, **16** (1): 48–53. (in Chinese)
- Foley W J. 1992. Nitrogen and energy retention and acid-base status in the common ringtail possum (*Pseudocheirus peregrinus*): evidence of the effects of absorbed allelochemicals. *Physiological Zoology*, **65** (2): 403–421.
- Forbes K M, Mappes T, Sironen T, Strandin T, Stua P, Meri S, Vapalahti O, Henttonen H, Huitu O. 2016. Food limitation constrains host immune responses to nematode infections. *Biology Letters*, **12** (9): 20160471.
- Forbes K M, Stuart P, Mappes T, Hoset K S, Henttonen H, Huitu O. 2014. Diet quality limits summer growth of field vole populations. *PLoS ONE*, **9** (3): e91113.
- Frank M M, Miletic V D, Jiang H X. 2000. Immunoglobulin in the control of complement action. *Immunologic Research*, **22** (2): 137–146.
- Greives T J, McGlothlin J W, Jawor J M, Demas G E, Ketterson E D. 2006. Testosterone and innate immune function inversely covary in a wild population of breeding Dark-Eyed Juncos (*Junco hyemalis*). *Functional Ecology*, **20** (5): 812–818.
- Guo Z H, Jiang Q Q, Wang B, Zhao N, He Z F, Li H J, Lü J Z. 2022. Effect of lighting rhythm on growth performance, serum biochemical indexes, meat quality and welfare of rabbits. *Acta Veterinaria Et Zootechnica Sinica*, **53** (5): 1500–1508. (in Chinese)
- Hawley D M, Altizer S M. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology*, **25** (1): 48–60.
- He L, Li J N, Yang D M, Tao S L. 2010. Effects of plant phenolic compound on the growth and organ development of reed voles (*Microtus fortis*). *Acta Theriologica Sinica*, **30** (3): 297–303. (in Chinese)

- Holt R D, Roy M. 2007. Predation can increase the prevalence of infectious disease. *The American Naturalist*, **169** (5): 690–699.
- Jiang Z G, Xia W P. 1985. Utilization of the food resources by plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **5** (4): 251–262. (in Chinese)
- Krueger K. 1986. Feeding relationships among bison, pronghorn, and prairie dogs: an experimental analysis. *Ecology*, **67** (3): 760–770.
- Książek A, Zub K, Szafrńska P A, Wiczorek M, Konarzewski M. 2014. Immunocompetence and high metabolic rates enhance overwinter survival in the root vole, *Microtus oeconomus*. *Biology Letters*, **10** (12): 20140684.
- Lai D Z, Sun B C, He Y L, Ma Y S, Dong Q M. 2006. Reproduction traits and population amount of plateau pika in Guoluo region. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences*, **36** (2): 4–6. (in Chinese)
- Li J N, Liu J K, Tao S L. 2003a. Effects of tannic acid on the food intake and protein digestibility of root voles. *Acta Theriologica Sinica*, **23** (1): 52–57. (in Chinese)
- Li J N, Liu J K, Tao S L. 2003b. Metabolic costs (*Microtus oeconomus*) of tannic acid in root voles. *Acta Ecologica Sinica*, **23** (9): 1816–1822. (in Chinese)
- Li X C, Wang Z N, Wang D L, Wang L, Pan D F, Li J, De K J, Seastedt T R. 2019. Livestock grazing impacts on plateau pika (*Ochotona curzoniae*) vary by species identity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **275**: 23–31.
- Lindroth R L, Batzli G O. 1983. Detoxication of some naturally occurring phenolics by prairie voles: a rapid assay of glucuronidation metabolism. *Biochemical Systematics and Ecology*, **11** (4): 405–409.
- Liu Q S, Wang D H. 2004. Coprophagy in herbivorous small mammals. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (3): 333–338. (in Chinese)
- Liu Q S, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology B*, **177** (5): 509–518.
- Liu W, Zhang Y, Wang X, Zhao J Z, Xu Q M, Zhou L. 2008. Food selection by plateau pikas in different habitats during plant growing season. *Acta Theriologica Sinica*, **28** (4): 358–366. (in Chinese)
- Lochmiller R L, Deerenberg C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos*, **88** (1): 87–98.
- Lochmiller R L, Vestey M R, Boren J C. 1993. Relationship between protein nutritional status and immunocompetence in northern bobwhite chicks. *The Auk*, **110** (3): 503–510.
- Lochmiller R L. 1996. Immunocompetence and animal population regulation. *Oikos*, **76** (3): 594–602.
- Lord G M, Matarese G, Howard J K, Baker R J, Bloom S R, Lechler R I. 1998. Leptin modulates the T-cell immune response and reverses starvation-induced immunosuppression. *Nature*, **394** (6696): 897–901.
- Mihok S, Turner B N, Iverson S L. 1985. The characterization of vole population dynamics. *Ecological Monographs*, **55** (4): 399–420.
- Nelson R J. 2004. Seasonal immune function and sickness responses. *Trends in Immunology*, **25** (4): 187–192.
- Nie X H, Cao Y F, Du S Y, He H, Bian J H. 2014. Intestinal parasites prevalence in root voles (*Microtus oeconomus*) from field enclosures. *Acta Theriologica Sinica*, **34** (2): 172–180. (in Chinese)
- Nohr C W, Tchervakov J I, Meakins J L, Christou N V. 1985. Malnutrition and humoral immunity: short-term acute nutritional deprivation. *Surgery*, **98** (4): 769–776.
- Nordling D, Andersson M, Zohari S, Lars G. 1998. Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **265** (1403): 1291–1298.
- Ochsenbein A F, Zinkernagel R M. 2000. Natural antibodies and complement link innate and acquired immunity. *Immunology Today*, **21** (12): 624–630.
- Rickert R C. 2005. Regulation of B lymphocyte activation by complement C3 and the B cell coreceptor complex. *Current Opinion in Immunology*, **17** (3): 237–243.
- Shang G Z, Zhu Y H, Wu Y, Cao Y F, Bian J H. 2019. Synergistic effects of predation and parasites on the overwinter survival of root voles. *Oecologia*, **191** (1): 83–96.
- Sheriff M J, Krebs C J, Boonstra R. 2010. Assessing stress in animal populations: Do fecal and plasma glucocorticoids tell the same story? *General and Comparative Endocrinology*, **166** (3): 614–619.
- Sheriff M J, Krebs C J, Boonstra R. 2011. From process to pattern: how fluctuating predation risk impacts the stress axis of snowshoe hares during the 10-year cycle. *Oecologia*, **166** (3): 593–605.
- Shi Y Z. 1983. On the influences of range land vegetation to the density of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **3** (2): 181–187. (in Chinese)
- Sinclair J A, Lochmiller R L. 2000. The winter immunoenhancement hypothesis: associations among immunity density and survival in prairie vole (*Microtus ochrogaster*) populations. *Canadian Journal of Zoology*, **78** (2): 254–264.
- Smith A T, Badingqiuying, Wilson M C, Hogan B W. 2019. Functional-trait ecology of the plateau pika *Ochotona curzoniae* in the Qinghai-Tibetan Plateau ecosystem. *Integrative Zoology*, **14** (1): 87–103.
- 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** (4): 235–240.
- Wetzel R. 1951. Verbesserte mcmaster-kammer zum auszählen von wurmeiern. *Tierärztl Umsch*, **6**: 209–210.
- Wilson M C, Smith A T. 2015. The pika and the watershed: The impact of small mammal poisoning on the ecohydrology of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ambio*, **44** (1): 16–22.
- Xu D L, Wang D H. 2015. Effect of fasting duration on immune function in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica Sinica*, **35** (4): 369–378. (in Chinese)
- Xu Y C, Yang D B, Wang D H. 2012. No evidence for a trade-off be-

- tween reproductive investment and immunity in a rodent. *PLoS ONE*, **7** (5): e37182.
- Yang Y B, Shang G Z, Du S Y, Zhang X, Wu Y, Bian J H. 2018. Maternal density stress and coccidian parasitism: Synergistic effects on overwinter survival in root voles. *Functional Ecology*, **32** (9): 2181–2193.
- Ye N N. 2015. Effects of plant secondary metabolites on the feeding behavior of plateau pika. Master thesis. Lanzhou: Lanzhou University. (in Chinese)
- Zhang M, Wu Y H, Zhou X Q, Zhou H N. 2012. The effects of endosulfan on the growth and erythrocyte immune function of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Immunopharmacology and Immunotoxicology*, **34** (5): 754–762.
- Zhang Z Q, Wang D H. 2005. Animal immunocompetence and its effect on population regulation and life history trade-off. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **16** (7): 1375–1379. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Zhang L N, Wang D H. 2007. Effect of reducing photoperiod and temperature on energy metabolism and body composition in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Acta Theriologica Sinica*, **27** (1): 18–25. (in Chinese)
- Zhou L, Liu J K, Liu Y. 1987. Study on population productivity ecology of the plateau pika I. A dynamic model of growth of body weight in the plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **7** (1): 67–78. (in Chinese)
- 白玉龙, 乌艳虹, 韩晓华. 1999. 紫花苜蓿株龄与其营养成分关系的研究. *草业科学*, **16** (1): 18–21.
- 边疆晖, 曹伊凡, 杜寅, 杨乐, 景增春. 2011. 艾美尔混合球虫对高原鼠兔致死毒力的初步研究. *兽类学报*, **31** (3): 299–305.
- 边疆晖, 景增春, 樊乃昌, 周文扬. 1999. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响. *兽类学报*, **19** (3): 212–220.
- 边疆晖, 樊乃昌, 景增春, 张道川. 1994. 高原鼠兔和甘肃鼠兔摄食行为及其对栖息地适应性的研究. *中国动物学会成立 60 周年: 纪念陈桢教授诞辰 100 周年论文集*. 北京: 中国科学技术出版社, 403–408.
- 边疆晖, 樊乃昌. 1997. 捕食风险与动物行为及其决策的关系. *生态学杂志*, **16** (1): 34–39.
- 刘伟, 张毓, 王溪, 赵建中, 许庆民, 周立. 2008. 植物生长季节不同栖息地高原鼠兔的食物选择. *兽类学报*, **28** (4): 358–366.
- 刘全生, 王德华. 2004. 草食性小型哺乳动物的食粪行为. *兽类学报*, **24** (3): 333–338.
- 李俊年, 刘季科, 陶双伦. 2003a. 单宁酸对根田鼠食物摄入量和蛋白质消化率的效应. *兽类学报*, **23** (1): 52–57.
- 李俊年, 刘季科, 陶双伦. 2003b. 根田鼠对食物单宁酸的解毒代价. *生态学报*, **23** (9): 1816–1822.
- 李富娟, 王永雄. 2006. 苜蓿蛋白质及影响苜蓿粗蛋白含量的主要因素. *四川草原*, (2): 6–9.
- 来德珍, 孙宝琛, 贺有龙, 马玉寿, 董全民. 2006. 果洛地区高原鼠兔繁殖特性种群数量和对天然草地的危害. *青海畜牧兽医杂志*, **36** (2): 4–6.
- 何岚, 李俊年, 杨冬梅, 陶双伦. 2010. 植物酚类化合物对东方田鼠体重增长和内脏器官发育的作用. *兽类学报*, **30** (3): 297–303.
- 冶娜娜. 2015. 植物次生代谢物对高原鼠兔采食行为的影响. 兰州大学硕士学位论文.
- 张志强, 王德华. 2005. 免疫能力与动物种群调节和生活史权衡的关系. *应用生态学报*, **16** (7): 1375–1379.
- 张志强, 张丽娜, 王德华. 2007. 渐变的光周期和温度对布氏田鼠能量代谢和身体成分的影响. *兽类学报*, **27** (1): 18–25.
- 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.
- 段传人, 王伯初, 徐世荣. 2003. 环境应力对植物次生代谢产物形成的作用. *重庆大学学报*, **26** (10): 67–71.
- 施银柱. 1983. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. *兽类学报*, **3** (2): 181–187.
- 聂绪恒, 曹伊凡, 堵守杨, 何慧, 边疆晖. 2014. 野外围栏条件下根田鼠肠道寄生物的感染率. *兽类学报*, **34** (2): 172–180.
- 徐德立, 王德华. 2015. 禁食时间对雌性长爪沙鼠免疫功能的影响. *兽类学报*, **35** (4): 369–378.
- 郭子涵, 蒋琪琪, 王彬, 赵娜, 贺稚非, 李洪军, 吕景智. 2022. 光照节律对肉兔生长性能, 血清生化指标, 肉品质和动物福利的影响. *畜牧兽医学报*, **53** (5): 1500–1508.
- 曹伊凡, 杜寅, 杨乐, 边疆晖. 2011. 高原鼠兔寄生艾美耳球虫 (顶复器门, 艾美耳科) 二中国新纪录种. *四川动物*, **30** (3): 402–403.
- 蒋志刚, 夏武平. 1985. 高原鼠兔食物资源利用的研究. *兽类学报*, **5** (4): 251–262.
- 樊乃昌, 张道川. 1996. 高原鼠兔与达乌尔鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. *兽类学报*, **16** (1): 48–53.
- 戴鑫, 顾新州, 石佳, 袁飞, 殷宝法, 王爱勤, 魏万红, 杨生妹. 2012. 植物次生代谢物含量的季节性变化及其对高原鼠兔食物选择的影响. *兽类学报*, **32** (4): 306–317.