

# 长爪沙鼠对植物血凝素的反应及能量学 代价的性别和季节差异

张志强<sup>1,2</sup> 邱奉同<sup>3</sup> 王德华<sup>1\*</sup>

(1 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

(2 安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036) (3 山东省临沂师范学院生命科学学院, 临沂 276005)

**摘要:** 以野生长爪沙鼠为对象, 通过外源注射植物血凝素 (Phytohemagglutinin, PHA) 和磷酸盐缓冲液, 分别测定了夏季和冬季沙鼠注射前、注射 24 h 和 48 h 后体重和静止代谢率 (Resting metabolic rate, RMR) 的变化, 以及 48 h 后沙鼠足增重量和白细胞总数 (White blood cell counts, WBCs) 的变化, 以检测沙鼠的免疫功能和能量代价的性别和季节差异。结果显示: 1) 注射 PHA 能显著增加沙鼠足重和白细胞的总数, 夏季白细胞的总数高于冬季; 2) 冬季沙鼠体重高于夏季, 雄鼠大于雌鼠, 但 PHA 处理对注射前后沙鼠的体重无影响; 3) 冬季 RMR 高于夏季, 雄鼠大于雌鼠, 但 PHA 处理对沙鼠的 RMR 无影响, PHA 处理对注射前后沙鼠的 RMR 也无影响。这些结果表明, 长爪沙鼠对 PHA 的反应具有季节差异, 但无性别差异, 也没有发现明显的能量学代价, 这可能与野外环境条件的大幅度波动 (如环境温度和食物条件等) 和沙鼠的繁殖状态有关。

**关键词:** 长爪沙鼠; 植物血凝素; 静止代谢率; 性别; 季节变化

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2011) 03-0284-07

## Sex and seasonal differences and energetic cost of phytohemagglutinin responses in wild Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)

ZHANG Zhiqiang<sup>1,2</sup>, QIU Fengtong<sup>3</sup>, WANG Dehua<sup>1\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(2 College of Animal Science and Technology, Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China)

(3 College of Life Sciences, Linyi Normal University, Linyi 276005, China)

**Abstract:** To evaluate the season and gender differences, as well as the cost of mounting phytohemagglutinin (PHA) challenged immune response, we measured the variations of body mass and resting metabolic rate (RMR) before and after 24 h and 48 h by injections of PHA and PBS in male and female Mongolian gerbils in different seasons, as well as the changes of increased foot mass and the total number of white blood cell counts (WBCs) at the end of the experiment. The results showed that 1) Increased foot mass (%) was significantly increased in PHA-challenged group than control gerbils in either gender in either season. The total number of WBCs was higher in summer than winter. 2) Body mass was higher in winter than summer, and males were higher than females, but no different at different time points within PHA-challenged and control gerbils. 3) RMR was higher in winter than summer, and males were higher than females, but no different at different time points within PHA-challenged and control gerbils. We conclude that the PHA responses show significant seasonal differences in wild Mongolian gerbils, but fail to find marked sexual differences and energetic costs, suggesting that such short enhancement of immune functions may be related with wide fluctuations of environmental conditions (ambient temperature and food availability) and animal's reproductive cycle.

**Key words:** Gender; Mongolian gerbils; Phytohemagglutinin; Resting metabolic rate; Season

免疫功能是有机体性能表现的重要方面, 能反映外界环境条件对有机体的影响 (Sheldon and

**基金项目:** 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室开放研究基金资助项目 (IPM1001); 中国科学院重要方向资助项目 (KSCX2-YW-Z-1021)

**作者简介:** 张志强 (1973-), 男, 博士, 副教授, 主要从事动物生理生态学研究。E-mail: zzq-003@163.com

**收稿日期:** 2010-11-12; **修回日期:** 2011-02-27

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: wangdh@ioz.ac.cn

Verhulst, 1996; Owens and Wilson, 1999; Rolff and Siva-Jothy, 2003; 张志强和王德华, 2005), 能量分配格局不同可能与动物免疫功能季节性差异有关 (Nelson and Demas, 1996)。动物维持或提高自身的免疫功能是否具有能量代价? 这是生态免疫学 (Ecological immunology) 和进化免疫学 (Evolutionary immunology) 的主要问题之一 (Sheldon and Verhulst, 1996; Owens and Wilson, 1999), 但结合生态学背景和能量学研究免疫功能的季节变化的报道很少 (Martin *et al.*, 2008)。小型哺乳动物的免疫功能存在季节性波动, 但多种免疫指标对季节性应答的反应程度不同 (Lochmiller *et al.*, 1994; Moshkin *et al.*, 1998; Sinclair and Lochmiller, 2000)。除了季节动态, 一些小型哺乳动物的免疫功能也存在性别差异, 这可能与睾酮对免疫功能的抑制作用有关 (Nelson and Demas, 1996; Klein and Nelson, 1998; Bilbo *et al.*, 2003)。目前, 从能量学角度研究提高和维持免疫力的能量学代价的实例, 主要来自于鸟类 (Norris and Evans, 2000; Ots *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2003), 对小型哺乳动物的研究集中于体液免疫方面, 如用匙孔血蓝蛋白 (Keyhole limpet haemocyanin, KLH) 抗原刺激小鼠 (*Mus musculus*, Demas *et al.*, 1997)、绵羊红血细胞 (Sheep red blood cell, SRBC) 处理白足鼠 (*Peromyscus leucopus*, Derting and Virk, 2005) 和棕背鼯 (*Clethrionomys rutilus*, Radwan *et al.*, 2006) 及人免疫球蛋白处理布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*, Cai *et al.*, 2009) 后, 这些动物的静止代谢率 (Resting metabolic rate, RMR) 均显著升高, 说明提高免疫力具有明显的能量学代价, 但也有不同观点 (Råberg *et al.*, 2002)。在细胞介导的免疫力方面, 植物血凝素 (Phytohemagglutinin, PHA) 是应用较广的一个指标, 可通过注射部位足部重量或皮肤组织的增厚程度来反映免疫挑战后的反应情况, 在鸟类 (Smith *et al.*, 1999; Tella *et al.*, 2008) 和哺乳类 (Derting and Compton, 2003; Bellocq *et al.*, 2006; Xu and Wang, 2010) 中都有较多应用。Martin 等 (2003) 对麻雀 (*Passer domesticus*) 的研究表明, 注射 PHA 使其 RMR 明显增高, 其所消耗的能量与产生半个卵的繁殖代价相当, 但在野外条件下, 尚无关于小型哺乳动物的相关研究。

长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 是一种群居性啮齿动物, 其自然种群主要分布于欧亚大陆草原

区东缘的荒漠草原和典型草原及其毗邻的农牧交错地带, 婚配制度为一雄多雌制, 不冬眠, 所生活的环境冬季风大寒冷, 夏季干旱炎热 (王梦军等, 1998)。我们此前的研究表明, 长爪沙鼠的产热能力、体脂含量与体液免疫力均存在着明显的季节性波动, 冬季显著高于夏季 (张志强等, 2006; 张志强和王德华, 2006; Zhang and Wang, 2007), 禁食处理对雌鼠的 PHA 反应有明显的抑制效应 (Xu and Wang, 2010)。本文在野外条件下, 以 PHA 作为外源刺激, 测定了长爪沙鼠 PHA 反应的季节和性别差异及 PHA 反应的能量代价。我们预测: 1) 雌雄长爪沙鼠的 PHA 反应于冬季应提高, 雌鼠高于雄鼠; 2) 无论是夏季还是冬季, 沙鼠免疫力的提高将伴随着能量代价的提高。

## 1 研究方法

### 1.1 实验动物

于 2004 年 8 月上旬 (夏季) 和 2005 年 3 月上旬 (冬季), 在内蒙古太仆寺旗秦家营子分别活捕成年雌雄性长爪沙鼠。以棉花作为巢材, 单笼饲养, 在室内适应 2~3 d 后, 夏季随机选取成年雌雄鼠各 12 只, 冬季随机选取成年雌雄鼠各 10 只, 均等分为 PHA 处理组和磷酸盐缓冲液 (Phosphate buffered saline, PBS) 对照组 (处死动物时剔除带有子宫斑的雌鼠)。夏季和冬季的室温分别控制为 18℃~22℃ 和 2℃~6℃, 均为自然光照。夏季模拟长爪沙鼠栖息地的食物组成, 结合太仆寺旗植保站围栏种群的实际情况, 每天 8:00~10:00 在围栏内割取青草, 按照 15 g 披碱草 (*Elymus dahuricus*)、15 g 以羊草 (*Aneurolepidium chinense*) 为主, 混杂其它杂草种类的青草和 5 g 麦粒 (*Triticum spp.*) 的比例进行饲喂; 冬季主要喂食小麦。每一季节的预实验表明, 上述食物喂食 3 d 后, 动物的体重可保持稳定。

### 1.2 RMR 的测定

在每一季节注射 PHA 之前 (定为 0 h), 先用封闭式流体压力呼吸仪在长爪沙鼠的热中性区内 (30℃±1℃, Wang *et al.*, 2000) 测定其 RMR 值 (Zhang and Wang, 2007)。水浴控温, 呼吸室体积为 3.6 L, 用 KOH 和干燥硅胶吸收呼吸室内的 CO<sub>2</sub> 和水分。实验前先让其在呼吸室内适应 1 h, 待稳定后, 开始记录耗氧量, 每隔 5 min 记录一次, 连续测定 1 h, 选取稳定的 2 个连续的最低值计算 RMR, 所有代谢率均校正为标准状态下 (0℃ 和 1

个大气压)。

### 1.3 PHA 反应

首次测定 RMR 后, 经 70% 医用酒精消毒后, 在实验组动物任一侧足随机注射 50  $\mu$ L 的 PHA (2.5 mg PHA 溶于 1 mL 灭菌的 PBS 中), 对侧足注射等量灭菌后的 PBS (0.01 mol/L, pH = 7.2); 对照组动物一侧足注射灭菌后的 PBS 50  $\mu$ L, 对侧足不注射任何物质。24 h 和 48 h 后, 再次分别测定动物的 RMR。

### 1.4 白细胞的总数和足重的测定

测完最后一次 RMR 后, 立即断颈处死动物, 取血。用移液枪吸取 20  $\mu$ L 的血液, 溶于 0.38 mL 白细胞稀释液 (冰醋酸 1.5 mL, 1% 龙胆紫溶液 1 mL, 用蒸馏水定容至 100 mL) 中, 充分混匀, 静止 2~3 min 后, 取一滴液体, 滴在血球计数板上, 于低倍镜下观察 (100 $\times$ ), 计数 4 个大方格中白细胞的数量。白细胞总数 = 4 个大方格内的白细胞数  $\times$  50 (个/ $\text{mm}^3$ )。为避免误差, 该过程始终由一人进行操作。之后, 于蹠跗关节处折断实验组和对照组动物注射后的后足, 用电子天平称重 ( $\pm 0.1$  mg)。

### 1.5 统计分析

用 SPSS 软件包 (SPSS 13.0 for windows) 进行数据处理。经重复测量方差分析的球形检验 (Mauchly's test of sphericity) 检测, 处理时间 (注射前、注射后 24 h 和 48 h) 与季节、性别和 PHA 处理对动物的体重和 RMR 的影响彼此之间无相关性 ( $P > 0.05$ ), 故用独立样本  $t$  检验 (Independent samples  $t$  test) 比较不同季节、不同性别及经 PHA 和 PBS 处理后同一时间点动物体重和 RMR 的差

别, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 分别统计各组内不同时间点动物体重和 RMR 的变化。注射后 48 h 的足增重以三因素方差分析 (Three-way ANOVA), 白细胞总数以体重为协变量用三因素协方差分析 (Three-way ANCOVA) 进行统计。文中数值均以平均值  $\pm$  标准误 (Mean  $\pm$  SE) 表示,  $P < 0.05$  为差异显著。

## 2 结果

### 2.1 季节、性别和 PHA 处理对长爪沙鼠体重和 RMR 的影响

独立样本  $t$  检验分析表明, 在 PHA 注射前、注射 24 h 和 48 h 后, 每一时间点长爪沙鼠的体重和 RMR 冬季均高于夏季 ( $P < 0.05$ ), 雄鼠均高于雌鼠 ( $P < 0.05$ ), 但 PHA 处理对动物的体重和 RMR 均无影响 ( $P > 0.05$ )。

### 2.2 不同时间点 PHA 处理对长爪沙鼠体重、RMR、足增重和 WBCs 的影响

单因素方差分析表明, 注射 PHA 或 PBS 前及注射后 24 h 和 48 h, 同一季节同一性别动物的体重和 RMR 均无明显变化 (表 1)。

三因素方差分析表明, 注射后 48 h, PHA 处理能显著增加实验组足增重的程度, 但无季节和性别差异 (图 1A, 表 2)。以体重为协变量的三因素方差分析表明, WBCs 的数量有季节差异, 夏季高于冬季, 实验组高于对照组, 但无性别差异 (图 1B, 表 2)。季节、性别和 PHA 处理两两之间或三因素彼此之间对足增重和 WBCs 的数量均无交互作用 (表 2)。

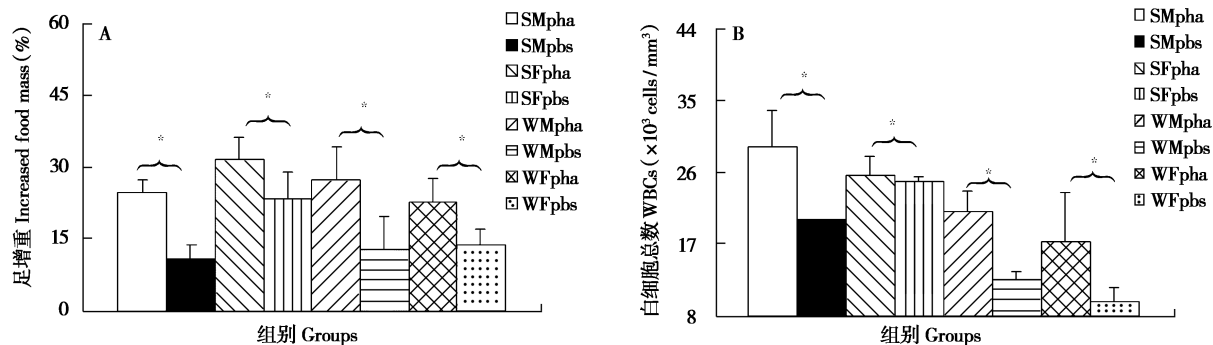


图 1 季节、性别和植物血凝素处理对实验结束时长爪沙鼠足增重 (A) 和白细胞总数 (B) 的影响。夏季各组,  $n = 6$ ; 冬季各组,  $n = 5$ 。S = 夏季; W = 冬季; M = 雄鼠; F = 雌鼠; pha = 植物血凝素; pbs = 磷酸盐缓冲液

Fig. 1 Effects of season, gender and phytohemagglutinin (PHA) challenge on increased food mass (%) (A) and the total number of white blood cells counts (WBCs) (B) at the end of the experiments in Mongolian gerbils. Sample size in summer,  $n = 6$  per group; Sample size in winter,  $n = 5$  per group. S = Summer; W = Winter; M = Male; F = Female; pha = Phytohemagglutinin; pbs = Phosphate buffered saline

表 1 植物血凝素处理对长爪沙鼠体重和静止代谢率的影响 (平均值 ± 标准误)

Table 1 Effect of phytohemagglutinin immunochallenge on body mass (g) and resting metabolic rate (RMR) in Mongolian gerbils (Mean ± SE)

				0 h	24 h	48 h	F 值 F value	P 值 P value	
体重 Body mass (g)	夏季 Summer	雄鼠 Male	PHA	47.8 ± 4.4	48.3 ± 4.4	47.4 ± 4.0	0.011	0.989	
		雌鼠 Female	PBS	43.6 ± 4.0	44.6 ± 4.2	43.9 ± 4.0	0.013	0.987	
	冬季 Winter	雄鼠 Male	PHA	39.4 ± 0.7	39.3 ± 0.7	39.4 ± 0.7	0.019	0.982	
		雌鼠 Female	PBS	36.8 ± 1.0	36.3 ± 1.1	36.2 ± 1.0	0.100	0.905	
			雄鼠 Male	PHA	61.1 ± 5.0	61.3 ± 4.9	60.1 ± 4.2	0.019	0.982
			雌鼠 Female	PBS	57.2 ± 6.6	58.5 ± 7.1	58.0 ± 6.8	0.010	0.990
静止代谢率 RMR (mLO <sub>2</sub> /h)	夏季 Summer	雄鼠 Male	PHA	109.0 ± 5.0	108.5 ± 13.2	107.9 ± 11.5	0.004	0.996	
		雌鼠 Female	PBS	103.1 ± 7.3	103.2 ± 5.8	105.0 ± 9.7	0.477	0.630	
	冬季 Winter	雄鼠 Male	PHA	82.2 ± 8.3	87.4 ± 4.0	86.8 ± 7.7	0.166	0.849	
		雌鼠 Female	PBS	92.0 ± 6.4	85.3 ± 4.6	94.3 ± 4.5	0.807	0.465	
			雄鼠 Male	PHA	137.9 ± 14.2	147.3 ± 17.9	167.3 ± 22.4	0.661	0.534
			雌鼠 Female	PBS	143.7 ± 23.5	111.3 ± 12.5	180.2 ± 33.2	1.967	0.182
		雄鼠 Male	PHA	111.0 ± 12.5	126.2 ± 18.3	118.9 ± 16.6	0.257	0.778	
		雌鼠 Female	PBS	119.4 ± 6.4	113.6 ± 10.0	113.7 ± 10.5	0.760	0.489	

夏季各组,  $n=6$ ; 冬季各组,  $n=5$ . PHA = 植物血凝素; PBS = 磷酸盐缓冲液

Sample size in summer,  $n=6$  per group; Sample size in winter,  $n=5$  per group. PHA = Phytohemagglutinin; PBS = Phosphate buffered saline

表 2 季节、性别和植物血凝素处理对长爪沙鼠足增重和白细胞总数的影响

Table 2 Effects of season, gender and phytohemagglutinin (PHA) challenge on increased food mass and the total number of white blood cells counts (WBCs) in Mongolian gerbils

效应 Effects		方差之和 SS	df	均方差 MS	F 值 F value	P 值 P value
足增重 Increased food mass (%)	S	0.014	1	0.014	0.999	0.327
	G	0.007	1	0.007	0.507	0.483
	P	0.072	1	0.072	5.347	0.029
	S × G	0.008	1	0.008	0.585	0.452
	S × P	0.002	1	0.002	0.160	0.693
	G × P	0.000	1	0.000	0.003	0.958
	S × G × P	0.006	1	0.006	0.432	0.517
白细胞总数 WBCs ( $\times 10^3$ cells/mm <sup>3</sup> )	Error	0.338	25	0.014		
	S	945887545	1	945887545	19.159	0.000
	G	86837	1	86837	0.002	0.967
	P	385673409	1	385673409	7.812	0.008
	S × G	19812866	1	19812866	0.401	0.531
	S × P	26024722	1	26024722	0.527	0.473
	G × P	59648890	1	59648890	1.208	0.279
S × G × P	36568901	1	36568901	0.741	0.395	
Error	1727966719	35	49370478			

S = 季节; G = 性别; P = 植物血凝素

S = Season; G = Gender; P = PHA

### 3 讨论

经 PHA 注射处理, 长爪沙鼠的足重和白细胞的总数均显著增加, 白细胞的总数夏季高于冬季, 但 PHA 处理对 RMR 无影响, 这说明长爪沙鼠细胞介导的免疫力有季节差异, 但无性别差异, 免疫力

的提高不具有明显的能量学代价。

长爪沙鼠白细胞的总数注射 PHA 的动物高于对照组, 夏季高于冬季, 这可能与多变的环境因子和动物的繁殖状态有关。我们的野外实验于 3 月份和 8 月份进行。3 月份长爪沙鼠所生活的环境风大寒冷, 以秋季贮存的食物为食, 食物质量较差, 两

种因素叠加可能会导致动物的免疫功能下降；8月份干旱炎热，食物丰富，可能有增强免疫功能的作用。禁食条件下，雌性长爪沙鼠由 PHA 介导的免疫力会受到抑制 (Xu and Wang, 2010)，而雄性长爪沙鼠血清中抗 KLH 抗体的含量冬季显著高于夏季 (张志强和王德华, 2006)。这说明，长爪沙鼠免疫功能的季节性变化是动态的和多样的，可能与即时变化的多种环境因子有关。此外，繁殖状态也可能是影响动物免疫功能高低的一个因素。一些实验表明，小型哺乳动物在繁殖期免疫功能下降，非繁殖期免疫功能增强 (Lochmiller *et al.*, 1994; Moshkin *et al.*, 1998; Sinclair and Lochmiller, 2000)。Boonstra 等 (2001) 对北极黄鼠 (*Spermophilus parryii*) 的研究发现，在可能对存活造成损害的交配期，成年雄鼠会表现出适应性的应激反应。在免疫能力方面，参与繁殖的成年雄鼠，血细胞比容最低且白细胞数量最少，嗜酸性粒细胞的数量最多且对外界抗原攻击的反应能力最弱；而非繁殖期的雄性成鼠和幼鼠则表现为正常的应激反应。长爪沙鼠通常在每年的 3~5 月份和 9~10 月份进行繁殖，冬季仍有部分参与繁殖 (夏武平等, 1982; 王梦军等, 1998)。3 月份长爪沙鼠处于繁殖初期，8 月份为繁殖休止期，夏季细胞介导的免疫力的增强可能与繁殖能力的暂时减弱有关。有研究认为，多配制物种雄鼠睾酮的含量较单配制物种高，而睾酮对免疫功能有抑制作用，所以多配制物种会表现出下降的免疫功能，但对多配制的草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 和单配制的橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 的研究，并不支持上述观点，在两个物种中未发现免疫能力的物种和性别差异 (Klein and Nelson, 1998)。长爪沙鼠的婚配制度为一雄多雌制，雌雄鼠在细胞介导的免疫力上也未表现出性别差异。

PHA 是一种植物凝集素，它能诱导 T 细胞发生有丝分裂及通过嗜碱性细胞和巨噬细胞的作用诱导产生与局部组织炎症有关的延迟类型的超敏反应。该指标被广泛应用于鸟类研究 (Smith *et al.*, 1999; Martin *et al.*, 2003)，用 PHA 来代替寄生虫的实验感染，能够对与免疫反应有关的能量代价进行估测，而与由寄生虫增殖及其后的破坏和损伤所致的代价无关 (Smith *et al.*, 1999)。然而，关于提高免疫力是否具有能量学代价这一问题，尚有争论。鸟类中，灭活的白喉病毒对笼内饲养的蓝山雀 (*Parus caeruleus*) 的基础代谢率无影响 (Svensson

*et al.*, 1998)，但注射 PHA 可使麻雀的 RMR 显著提高 (Martin *et al.*, 2003)。在体液免疫方面，注射 KLH 的小家鼠，其 RMR 提高达 27% (Demas *et al.*, 1997)；Derting 和 Compton (2003) 对白足鼠的研究表明，与对照组相比，接受免疫挑战的动物在代谢率上没有表现出显著性差异，但小肠和睾丸的干重明显降低。他们据此认为，提高免疫应答具有明显的能量代价，这依赖于免疫反应的幅度，并能通过减少分配给其他生理系统的能量来满足免疫力的增强。注射 PHA 后，长爪沙鼠的 RMR 水平无明显变化，未表现出明显的能量学代价，这可能与夏季的炎热和冬季的低温有关，两者可能会抵消免疫功能的短期增强效应，也可能与 PHA 反应的时段性和各种白细胞出现峰值的时间不同有关。Bellocq 等 (2006) 对 10 种沙漠啮齿动物的研究表明，由 PHA 介导的免疫力的提高具有时段性，对于生活于病原类似物较少或很少感染病原类似物的物种，PHA 反应的高峰值出现较早，而对于生活于病原类似物较多或高丰富度和寄生强度或两者兼而有之的物种，PHA 反应被延迟。最近的组织学实验证明，经 PHA 处理后，麻雀体内不同种类的白细胞的数量随着注射时间的延长而变化，由 PHA 诱导的超敏反应与增强的免疫力相关，但 PHA 反应是动态变化的，该反应不但激活了天然免疫系统，也会激活免疫系统的适应性组分 (Martin *et al.*, 2006)；对美洲皱唇蝠 (*Tadarida brasiliensis*) 的研究发现，经 PHA 处理后，不同类型白细胞的数量均高于注射生理盐水的对照组动物，但淋巴细胞和嗜中性粒细胞的数量具有显著的负相关关系，前者的高峰值出现于注射后 12 h，后者出现于注射后 24 h (Turmelle *et al.*, 2010)。我们的实验将 RMR 测定时间定为 PHA 注射后 24 h 和 48 h，尽管没有统计 24 h 的足重和白细胞数量，但 48 h 后足增重的程度和白细胞的数量都显著高于对照组动物。因此，对长爪沙鼠来说，这些时间段的设定是合理的。PHA 作为反映野生动物免疫功能高低的一个指标，其变化机理较为复杂，值得在野生鼠中做进一步的深入研究。

总之，我们的结果揭示长爪沙鼠由细胞介导的免疫力具有季节动态，但免疫力的提高不具有明显的能量学代价，这可能与其生活环境的多样性和复杂性及动物的繁殖状态有关。由 PHA 介导的免疫力的短期增强可能有助于缓冲和抵抗即时变化的环境条件，有利于增强长爪沙鼠对环境的适应和提高

存活能力。

**致谢:** 本项研究的野外工作得到中国科学院动物研究所钟文勤先生和刘伟博士, 内蒙古太仆寺旗植保站刘文东站长和武斌先生的大力支持, 陈竞峰博士参与部分实验, 特此致谢。

#### 参考文献:

- Bellocq J G D, Krasnov B R, Khokhlova I S, Pinshow B. 2006. Temporal dynamics of a T-cell mediated immune responses in desert rodents. *Comp Biochem Physiol A*, **145**: 554 - 559.
- Bilbo S D, Dhabhar F S, Viswanathan K, Saul A, Nelson R J. 2003. Photoperiod affects the expression of sex and species differences in leukocyte number and leukocyte trafficking in congeneric hamsters. *Psychoneuroendocrinology*, **28**: 1027 - 1043.
- Boonstra R, McColi C J, Karels T J. 2001. Reproduction at all costs: the adaptive stress response of male arctic ground squirrels. *Ecology*, **82** (7): 1930 - 1946.
- Cai X Q, Yang M, Zhong W Q, Wang D H. 2009. Humoral immune response suppresses reproductive physiology in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Zoology*, **112** (1): 69 - 75.
- Demas G E, Chefern V, Talan M I, Nelson R J. 1997. Metabolic cost of mounting an antigen-stimulated immune response in adult and aged C57Bl/6J mice. *Am J Physiol*, **273**: R1631 - R1637.
- Derting T L, Virk M K. 2005. Positive effects of testosterone and immunochallenge on energy allocation to reproductive organs. *J Comp Physiol B*, **175**: 543 - 556.
- Derting T L, Compton S. 2003. Immune response, not immune maintenance, is energetically costly in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Physiol Biochem Zool*, **76**: 744 - 752.
- Klein S L, Nelson R J. 1998. Sex and species differences in cell-mediated immune responses in voles. *Can J Zool*, **76**: 1394 - 1398.
- Lochmiller R L, Vestey M R, McMurry S T. 1994. Temporal variation in humoral and cell-mediated immune response in a *Sigmodon hispidus* population. *Ecology*, **75**: 236 - 245.
- Martin L B, Han P, Lewittes J, Kuhlman J R, Klasing K C, Wikelski M. 2006. Phytohemagglutinin-induced skin swelling in birds: histological support for a classic immunoeological technique. *Func Ecol*, **20**: 290 - 299.
- Martin L B, Scheuerlerin A, Wikelski M. 2003. Immune activity elevates energy expenditure of house sparrows: a link between direct and indirect costs? *Proc R Soc Lond B*, **270**: 153 - 158.
- Martin L B, Weil Z M, Nelson R J. 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs. *Phil Trans R Soc B*, **363**: 321 - 339.
- Moshkin M P, Dobrotvorskyy A K, Mak V V, Panov V V, Dobrotvorskaya E A. 1998. Variability of immune response to heterologous erythrocytes during population cycles of red (*Clethrionomys rutilus*) and bank (*C. glareolus*) voles. *Oikos*, **82**: 131 - 138.
- Nelson R J, Demas G E. 1996. Seasonal changes in immune functions. *Quart Rev Biol*, **71**: 511 - 549.
- Norris K, Evans M R. 2000. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behav Ecol*, **11**: 19 - 26.
- Ots I, Kerimov A B, Ivankina E V, Ilyina T A, Hórak P. 2001. Immune challenge affects basal metabolic activity in wintering great tits. *Proc R Soc Lond B*, **268**: 1175 - 1181.
- Owens I P F, Wilson K. 1999. Immunocompetence: a neglected life history trait or conspicuous red herring? *Tree*, **14**: 170 - 172.
- Råberg L, Vestberg M, Hasselquist D, Holmdahl R, Svensson E, Nilsson J. 2002. Basal metabolic rate and the evolution of the adaptive immune system. *Proc R Soc Lond B*, **69**: 817 - 821.
- Radwan J, Chadzińska M, Cichoń M, Mills L C, Matula B, Sadowska E T, Baliga K, Stanisław A, Lopuch S, Koteja P. 2006. Metabolic costs of sexual advertisement in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Evol Ecol Res*, **8** (5): 859 - 869.
- Rolf J, Siva-Jothy M T. 2003. Invertebrate ecological immunology. *Science*, **301**: 472 - 475.
- Sheldon B C, Verhulst S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Tree*, **11**: 317 - 321.
- Sinclair J A, Lochmiller R L. 2000. The winter immunoenhancement hypothesis: associations among immunity, density, and survival in prairie vole (*Microtus ochrogaster*) populations. *Can J Zool*, **78**: 254 - 264.
- Smith J, Bortolotti G, Tella J. 1999. Simplifying the phytohemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Func Ecol*, **13**: 567 - 572.
- Svensson E, Råberg L, Koch C, Hasselquist D. 1998. Energetic stress, immunosuppression and the cost of antibody response. *Func Ecol*, **12**: 912 - 919.
- Tella J L, Lemus J A, Carrete M, Blanco G. 2008. The PHA test reflects acquired T-cell mediated immunocompetence in birds. *PLoS One*, **3** (9): e3295.
- Turmelle A S, Ellison J A, Mendonça M T, McCracken G F. 2010. Histological assessment of cellular immune response to the phytohemagglutinin skin test in Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*). *J Comp Physiol B*, **180** (8): 1155 - 1164.
- Wang D H, Wang Y S, Wang Z W. 2000. Metabolism and thermoregulation of Mongolian gerbils. *Acta Theriol*, **45**: 183 - 192.
- Wang M J, Zhong W Q, Wan X R. 1998. Ecology and management of Mongolian gerbils. In: Zhang Z B, Wang Z W eds. Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture. Beijing: China Ocean Press, 209 - 238. (in Chinese)
- Xia W P, Liao C H, Zhong W Q, Sun C L, Tian Y. 1982. On the population dynamics and regulation of *Meriones unguiculatus* in agricultural region north to Yin Mountains, Inner Mongolia. *Acta Theriologica Sinica*, **2** (1): 51 - 71. (in Chinese)
- Xu D L, Wang D H. 2010. Fasting suppresses T cell-mediated immunity in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comp Biochem Physiol A*, **155**: 25 - 33.
- Zhang Z Q, Liu Q S, Li J Y, Wang D H. 2006. Seasonal changes of

- thermogenic capacity of brown adipose tissue and liver in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Zool Sin*, **52** (6): 1034 - 1041. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Wang D H. 2005. Animal immunocompetence and its effect on population regulation and life history trade-off. *Chin J Appl Ecol*, **16** (7): 1375 - 1379. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Wang D H. 2006. Seasonal changes of immune function, body fat mass and organ mass in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica Sinica*, **26** (4): 338 - 345. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Wang D H. 2007. Seasonal changes in thermogenesis and body mass in wild Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comp Biochem Physiol A*, **148**: 346 - 353.
- 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 1998. 长爪沙鼠的生态学及控制对策. 见: 张知彬, 王祖望主编. 农业重要害鼠的生态学和控制对策. 北京: 海洋出版社, 209 - 238.
- 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, 王德华. 2006. 长爪沙鼠免疫功能、体脂含量和器官重量的季节变化. *兽类学报*, **26** (4): 338 - 345.
- 张志强, 刘全生, 李纪元, 王德华. 2006. 长爪沙鼠褐色脂肪组织和肝脏产热能力的季节性变化. *动物学报*, **52** (6): 1034 - 1041.
- 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 孙崇璐, 田云. 1982. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节研究. *兽类学报*, **2** (1): 51 - 71.