

兔裸皮蝇对宿主高原鼠兔生理和个性特征的影响

余义博^{1,3}, 钟亮^{1,3}, 朱红娟^{1,3}, 谭春桃^{1,2}, 曲家鹏^{1,2}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2. 青海省动物生态基因组学重点实验室, 青海 西宁 810008; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:以高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)为研究对象,比较感染与未感染兔裸皮蝇(*Oestromyia leporina*)的鼠兔生理特征(体重、束缚下的呼吸率和心率、体重矫正的静止代谢率、粪便皮质醇浓度)和个性特征(冒失性、温顺性、探索性)及其关联性。结果表明:与未感染皮蝇的鼠兔相比,感染皮蝇的鼠兔体重、呼吸率、体重矫正的静止代谢率更高,但探索性更低,而心率、皮质醇浓度、冒失性、温顺性等均没有显著差异。在未感染皮蝇的鼠兔群体中,体重与温顺性、心率与皮质醇浓度均呈弱显著的正相关。在感染皮蝇的鼠兔群体中,体重与心率和探索性分别呈显著和弱显著的负相关;体重矫正的静止代谢率与呼吸率和温顺性分别呈显著和弱显著的正相关。说明寄生虫可以操纵宿主的能量收支平衡,寄生使得宿主静止代谢率提高、能量消耗增加,同时探索性降低、能量消耗减少。研究结果为构建寄生状态—生理—行为的共变异网络提供了科学依据。

关键词:寄生;生理特征;个性特征;高原鼠兔;兔裸皮蝇

中图分类号:S852.72 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2021)02-0001-10

DOI: 10.13817/j.cnki.cyycp.2021.02.001

寄生在自然界中普遍存在,是指一种生物生活在另一种生物的体内或体表,从中取得养分,维持生活的行为^[1-3]。寄生虫感染可以直接或间接地改变宿主行为^[4]。一方面,寄生虫感染水平和宿主的行为特征之间存在显著的相关性,可能导致个体间的行为差异^[5]。例如:寄生负荷从0到最大(>40个),欧鸬鹚(*Phalacrocorax aristotelis*)的飞行时间呈线性变化,约减少了40%^[6]。另一方面,寄生状态的相对稳定,可能导致宿主行为的一致性^[7-8]。例如,感染微孢子虫(*Nosema*)的意大利蜜蜂(*Apis mellifera* subsp. *ligustica*)和欧洲黑蜂(*A. m. spp. mellifera*)飞行持续时间

随着感染天数的增加均显著降低^[9]。因此,寄生虫感染可以解释宿主行为的差异性和一致性,阐明宿主个体间行为差异产生的原因与生态学意义^[8]。

个性特征是指动物个体间稳定的、可遗传的行为差异,包括活动性、冒失性、探索性、社会性和攻击性等5个方面^[10-12]。个性特征是动物长期适应与进化的结果,具有重要的生态学意义^[13]。传统观点认为个性特征是动物应对某种环境变化或面临外界干扰时,行为做出的调整或改变^[14-16]。例如:与低捕食和低寄生风险河流中的群体相比,高捕食和高寄生风险河流中的欧亚鲈鱼表现出更高的冒失性,更低的活跃性^[17]。为了获取更多的能量和有效抵抗吸虫(*Echinoparyphium* spp.)感染,木蛙(*Lithobates sylvaticus*)幼体或蝌蚪表现出较高的活动性和探索性^[18]。这些行为适应性调整都有利于宿主的生存。然而,Vyas等^[19]研究发现感染弓形虫的大鼠更容易被猫的气味所吸引,而不是逃逸。这表明宿主的行为也可能被寄生虫操纵,从而促进寄生虫的传播^[20]。因此,寄生导致的宿主个性变异是对宿主有利,还是对寄生虫有利,还需进一步研究。

收稿日期:2020-06-28; **修回日期:**2020-07-06

基金项目:国家自然科学基金(31770459);中国科学院青年创新促进会(2018469);草地农业生态系统国家重点实验室开放课题(2018-10);青海省重点实验室建设专项(2017-ZJ-Y23)

作者简介:余义博(1991-),男,河南平顶山人,在读硕士。

E-mail:yuyibo@nwipb.cas.cn

曲家鹏为通讯作者。

E-mail:jpu@nwipb.cas.cn

寄生可以影响宿主的生理和个性特征^[8]。生理方面,寄生虫感染会导致索艾羊(*Ovis aries*)体重下降^[21],地松鼠(*Xerus inauris*)静止代谢率降低^[22],北欧驯鹿(*Rangifer tarandus*)粪便皮质醇浓度降低^[23],水蚤(*Daphnia pulex*)心率降低^[24],患者因免疫反应而呼吸加快^[25]。行为方面,与未受格留虫(*Glugea anomala*)感染的三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)相比,受感染的个体社会性和冒失性更强,在陌生环境中的活动性更高^[8]。与未受舌隐穴吸虫(*Cryptocotyle lingua*)感染的玉黍螺(*Littorina littorea*)相比,感染个体的冒失性更低^[26]。蓖子硬蜱(*Ixodes ricinus*)负荷增加了西伯利亚金花鼠(*Tamias sibiricus*)的探索性和活动性^[27]。然而,寄生状态—生理—个性是如何共变异的,目前尚不清楚。

本文以高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)为研究对象,探讨体表寄生虫对宿主的生理和个性特征及其关联性的影响。高原鼠兔是青藏高原特有的小型哺乳动物,是高原草甸草原生态系统中的关键物种^[28-29]。前期研究已发现,高原鼠兔的冒失性、探索性、温顺性均具有较高的重复性,且都与交感神经反应相关,进而影响其扩散与繁殖^[30-31]。兔裸皮蝇(*Oestromyia leporina*)常寄生于高原鼠兔四肢和躯干的皮下组织。感染期通常在7月至次年3月,感染产生的瘤包容易被识别^[32-34]。同属皮蝇科的牛皮蝇(*Hypagerma bovis*)可寄生于家畜的皮下并危害其健康,导致牦牛体重下降、贫血、烦躁不安^[35-37]。本研究选择感染和未感染兔裸皮蝇的高原鼠兔群体,比较两组间体重、体重矫正的静止代谢率、皮质醇浓度、心率、呼吸率、冒失性、温顺性、探索性等生理和行为特征的差异,探讨兔裸皮蝇寄生对高原鼠兔生理和个性特征的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地点位于青海省果洛藏族自治州玛沁县大武镇东2 km处的高寒草甸,地理位置N 34°25', E 100°16',海拔3 984 m,属高原大陆性气候。昼夜温差大,年平均气温-2.6℃,年降水量330~513 mm,多集中在5~9月^[38]。无绝对无霜期和四季之分,暖季短暂、冷季漫长。植被以高寒嵩草草甸类型为主,主要优势种有高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮嵩草(*K. humilis*)、西藏嵩草(*K. tibetica*)等,主要伴生种有草地早熟

禾(*Poa pratensis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、苔草(*Carex moorcroftii*)等^[39-40]。

1.2 研究方法

2018年和2019年的6月至9月,采用绳套法捕获高原鼠兔,使用耳标标记。每隔30 d测量高原鼠兔的生理和行为参数,包括体重、静止代谢率、粪便皮质醇浓度、束缚下的心率和呼吸率、冒失性、温顺性和探索性等。测量完毕后,检查高原鼠兔的体表皮肤,重点检查四肢和背腹部,用手触摸皮肤的凹凸情况,统计皮蝇数量和寄生部位^[41]。反复检查3次,以触摸不到新的瘤包为止。随后,轻轻挤压,去除皮蝇。采用二分法,将发现瘤包的鼠兔标记为感染,记录为1;没有发现瘤包的鼠兔标记为未感染,记录为0。

1.2.1 生理测量 静止代谢率(resting metabolic rate, RMR)是指静止状态和不受外界干扰情况下动物在热中性区内的能量消耗,反映了动物维持正常生理活动的最低能量需求^[42]。代谢率(metabolic rate, MR)计算公式如下:

$$MR(W) = \frac{V_{O_2} [16 + 5.164 \cdot (RER)]}{60}$$

式中,RER(respiratory exchange ratio)为呼吸交换率,即CO₂产生率(V_{CO₂}, mL/min)除以O₂消耗率(V_{O₂}, mL/min)^[43-45],W为瓦特(J/s)。

静止代谢率通常和体重呈线性正相关^[42]。因此,使用体重矫正的静止代谢率(即静止代谢率除以体重)表示高原鼠兔的能量代谢情况。使用8通道FMS便携式动物呼吸代谢测量系统(FMS, Sable Systems International, Las Vegas, NV, USA)测量高原鼠兔的静止代谢率。该系统主要包括气泵、8通道分流器、呼吸室、8通道气路切换器、FMS便携式代谢仪、连接管道和电脑等(图1)。

将1号代谢室作为空白对照,7只鼠兔分别置入2—8号代谢室中,气流量设定为600 mL/min。先适应30 min,然后测定高原鼠兔的代谢率。持续且重复测量4次,每次30 min,共测量2 h。导出数据,根据上述公式计算RMR的平均值,计为静止代谢率。

皮质醇浓度。在行为测量过程中,收集高原鼠兔新鲜粪便样品,置于液氮中保存。将样品送至上海笃玛生物科技有限公司,采用酶联免疫法(ELISA)测量。检测灵敏度为1.0 ng/mL。板间和板内差异均为15%。

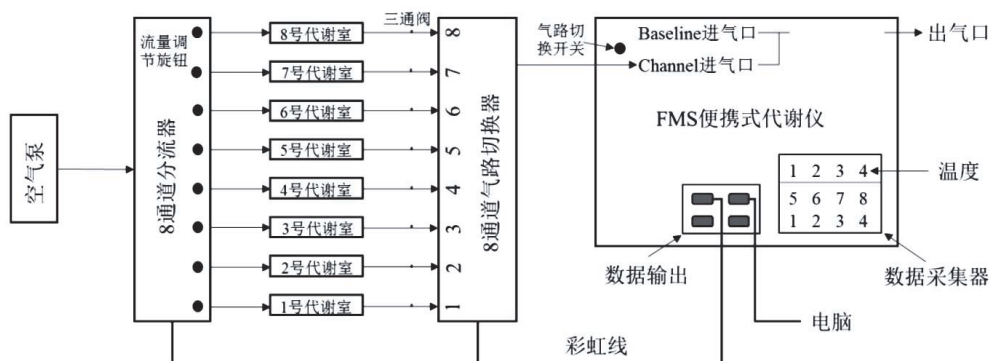


图 1 动物呼吸代谢测量系统连接示意图

Fig. 1 Diagram showing the connection of respiratory metabolism measurement system in animal

注:箭头表示气流的方向,气流量设为 600 mL/min

心率和呼吸率。心率反映了高原鼠兔在束缚状态下的交感神经反应^[30]。一名测量者 A 轻轻束缚住目标个体,另一名测量者 B 使用 Sony 录音机 (PCM-D100, Japan) 置于鼠兔左侧胸腔部位,听到清晰心跳声后,连续录音 30 s。同时,测量者 A 记录 30 s 内呼吸的次数,再乘以 2,计为呼吸率。为了避免观察者效应,呼吸率由同一个人进行测量。将心率文件导入 Praat 软件 (Vision 5. 4. 01, <http://www.fon.hum.uva.nl/praat/>),随机选取 12 个相邻且相似的波峰,记录相邻波峰最高点的时间差即每次心跳的时间,经换算得到鼠兔的心率值^[46]。

1.2.2 行为测量 高原鼠兔的行为测量逐只进行。每次测试完毕后使用 75% 的酒精清理试验旷场,待风干后再测量下 1 只,避免鼠兔受到尿液或粪便气味的干扰^[47]。

温顺性是动物在人为束缚下的反应^[11,48]。测完心率和呼吸率后,将高原鼠兔轻轻放入透明网袋 (长×宽:20 cm×15 cm),记录鼠兔 60 s 内静止不动的时间^[46,49]。为避免观察者效应,温顺性由同一个人进行测量。随后,称量高原鼠兔的体重。

探索性是动物对新栖息地、食物或物品的反应^[12]。将高原鼠兔轻轻放入旷场 (长×宽×高:65 cm×38 cm×45 cm),使用 Nikon 相机连续录像 3 min。录像过程中,尽量保持安静,避免人为干扰^[50]。将视频导入 Ethovision14 软件 (Noldus Information Technology, Wageningen, Netherlands),将旷场划分为边缘区 (距旷场底部边缘 10 cm 的范围) 和中心区 (长×宽:35 cm×18 cm),分析 3 min 内鼠兔在中心区活动的距离,计为探索性。

冒失性是动物在熟悉的环境中对外界风险的反应^[12,51]。探索性测试完毕后,将隐蔽物 (长×宽×高:18 cm×12 cm×10 cm) 轻轻平放到旷场底部的一侧,开口朝向旷场底部中心。待高原鼠兔进入隐蔽物后,记录 120 s 内鼠兔首次离开隐蔽物的时间 (T)。如果 120 s 内鼠兔没有离开隐蔽物,记为 120 s。将数值进行 $\lg(121-T)$ 转换获得每个个体的冒失性得分。

1.3 统计分析

使用 R 3.6.2 软件进行试验所有数据的统计分析。首先,使用 Shapiro-Wilk 法检验数据是否符合正态分布,分别选用单因素方差分析或 Wilcoxon 秩和检验进行组间比较,评估寄生虫对宿主生理和个性特征的影响。比较同一个体感染寄生虫前后生理和个性特征的差异,并使用程序包 ggplot2 作图。其次,使用广义线性模型 (GLM) 分析寄生虫、试验天数、性别对高原鼠兔生理和个性特征的影响。最后,使用 Pearson 积差相关或 Spearman 等级相关分析未感染组和感染组高原鼠兔生理与个性特征的组内相关性。

2 结果与分析

2.1 感染前高原鼠兔生理与个性特征的差异

皮质醇浓度、心率、呼吸率均符合正态分布,体重、体重矫正的静止代谢率、冒失性、温顺性、探索性均不符合正态分布。在群体水平上,感染前高原鼠兔体重、体重矫正的静止代谢率、心率、呼吸率、冒失性、温顺性、探索性均无显著差异 (表 1)。

2.2 未感染组和感染组高原鼠兔生理与个性特征的差异

在群体水平上,感染组高原鼠兔体重 (以正态分布

进行评估)、体重矫正的静止代谢率和呼吸率显著高于未感染组,而探索性显著低于未感染组;皮质醇浓度、心率、冒失性、温顺性在两组间均无显著差异(表 2)。

感染兔裸皮蝇前后,个体体重矫正的静止代谢率、呼吸率、探索性和冒失性的变化趋势明显不同(图 2)。

2.3 兔裸皮蝇、试验天数、性别对高原鼠兔生理和个性特征的影响

广义线性模型结果表明,感染兔裸皮蝇的高原鼠兔体重、体重矫正的静止代谢率、呼吸率显著高于未感染组,而探索性显著低于未感染组;随着试验天数的增加,高原鼠兔体重、呼吸率、温顺性均显著增加;性别对

高原鼠兔体重有显著的影响(表 3)。

2.4 未感染组和感染组高原鼠兔生理与个性特征的组内相关性

在未感染组中,高原鼠兔的体重与温顺性($\rho=0.77, P=0.072$)、粪便皮质醇浓度与心率($r=0.78, P=0.067$)均呈显著的正相关(表 4)。在感染组中,高原鼠兔的体重与心率($\rho=-0.73, P=0.040$)和探索性($\rho=-0.70, P=0.053$)均呈显著的负相关;体重矫正的静止代谢率与呼吸率($\rho=0.73, P=0.040$)和温顺性($\rho=0.66, P=0.076$)均呈显著的正相关(表 4)。

表 1 感染前高原鼠兔生理与个性特征的差异

Table 1 Differences in physiological and personality traits of plateau pika before infection				
变量	样本量	A 组	B 组	P 值
体重/g	24	109.33±13.68	136.53±9.52	0.123
体重矫正的静止代谢率/(J·s ⁻¹ ·kg ⁻¹)	22	11.11±3.13	10.11±1.09	0.771
皮质醇浓度/(ng·mL ⁻¹)	3	—	—	—
心率/(bpm)	24	348.93±17.61	331.53±16.75	0.482
呼吸率/(次·min ⁻¹)	24	165.33±14.51	142.00±10.75	0.214
冒失性/lg(s)	24	0.84±0.34	0.79±0.26	0.912
温顺性/s	24	36.00±5.88	38.60±4.65	0.733
探索性/cm	24	170.13±73.54	128.77±43.73	0.636

注:A:未感染,30 d 后仍处于未感染状态。B:感染,30 d 后处于感染状态

表 2 比较未感染和感染状态下高原鼠兔的生理与个性特征

Table 2 Comparison of physiological and personality traits between uninfected and infected plateau pika				
变量	自由度	平均值±标准误		P 值
		未感染组	感染组	
体重/g	44	133.61±8.28	151.04±4.96	0.078
体重矫正的静止代谢率/(J·s ⁻¹ ·kg ⁻¹)	36	8.59±0.80	11.80±0.46	0.008*
皮质醇浓度/(ng·mL ⁻¹)	12	170.79±9.29	146.07±13.93	0.227
心率/(bpm)	54	333.92±11.91	354.71±10.51	0.439
呼吸率/(次·min ⁻¹)	54	144.07±6.57	167.21±4.40	0.005
冒失性/lg(s)	51	0.60±0.18	0.39±0.16	0.291
温顺性/s	54	38.96±2.90	40.12±3.32	0.694
探索性/cm	45	113.35±27.79	52.72±17.28	0.056

注:* 表示显著性($P<0.05$)

表 3 广义线性模型分析兔裸皮蝇、试验天数、性别对高原鼠兔生理和个性特征的影响

Table 3 The effects of warble fly, sex and test days on physiological and personality traits of plateau pika were analyzed by generalized linear model				
因变量	自变量	系数	z/t 值	P 值
体重/g	截距	100.67	8.95	<0.001*
	兔裸皮蝇	18.97	2.21	0.031*
	试验天数	0.08	2.70	0.009*
	雄性	32.49	3.32	0.002*

续表 3

因变量	自变量	系数	z/t 值	P 值
体重矫正的静止代谢率/(J · s ⁻¹ · kg ⁻¹)	截距	6.67	4.17	<0.001 *
	兔裸皮蝇	3.17	3.42	<0.001 *
	试验天数	0.01	1.25	0.211
	雄性	0.31	0.29	0.771
皮质醇浓度/(ng · mL ⁻¹)	截距	24.08	0.13	0.899
	兔裸皮蝇	-27.15	-1.23	0.245
	试验天数	0.40	0.82	0.432
	雄性	-27.06	-1.18	0.267
心率/(bpm)	截距	343.82	16.31	<0.001 *
	兔裸皮蝇	12.13	0.76	0.449
	试验天数	-0.01	-0.09	0.926
	雄性	-14.26	-0.78	0.440
呼吸率/(次 · min ⁻¹)	截距	121.58	12.16	<0.001 *
	兔裸皮蝇	24.48	3.25	0.002 *
	试验天数	0.07	2.74	0.008 *
	雄性	0.88	0.10	0.920
冒失性/lg (s)	截距	0.76	2.86	0.004 *
	兔裸皮蝇	-0.29	-1.57	0.116
	试验天数	-0.000 5	-0.75	0.455
	雄性	0.14	0.59	0.555
温顺性/s	截距	33.6	15.89	<0.001 *
	兔裸皮蝇	1.39	0.84	0.403
	试验天数	0.02	3.11	0.002 *
	雄性	-3.02	-1.61	0.108
探索性/cm	截距	4.66	117.35	<0.001 *
	兔裸皮蝇	-0.85	-26.22	<0.001 *
	试验天数	0.000 3	2.53	0.011 *
	雄性	-0.01	-0.27	0.786

注：* 表示显著性(P<0.05)

表 4 未感染组和感染组生理与个性特征的组内相关性

Table 4 Correlation between physiological traits and personality within uninfected and infected groups

变量	体重/g	体重矫正的静止代谢率	皮质醇浓度	心率	呼吸率	冒失性	温顺性	探索性
体重		0.31	-0.31	-0.60	-0.14	0.13	0.77	-0.58
体重矫正的静止代谢率	-0.18		0.26	0.43	0.43	-0.13	0.26	-0.26
皮质醇浓度	-0.35	-0.16		0.78	0.10	-0.13	-0.20	-0.12
心率	-0.73 *	-0.43	0.56		0.28	-0.13	-0.37	0.20
呼吸率	-0.45	0.73 *	0.25	0.25		-0.65	-0.26	-0.20
冒失性	-0.03	0.09	-0.48	-0.08	-0.22		0.39	0.66
温顺性	-0.01	0.66	0.04	-0.26	0.63	-0.24		-0.32
探索性	-0.70	0.07	-0.12	0.51	-0.04	0.61	-0.42	

对角线上方是未感染组,对角线下方是感染组。表中的数值表示相关系数 r/rho, * 表示显著性(P<0.05)。单位:体重(g),体重矫正的静止代谢率(J · s⁻¹ · kg⁻¹),皮质醇浓度(ng · mL⁻¹),心率(bpm),呼吸率(次 · min⁻¹),冒失性(lg (s)),温顺性(s),探索性(cm)

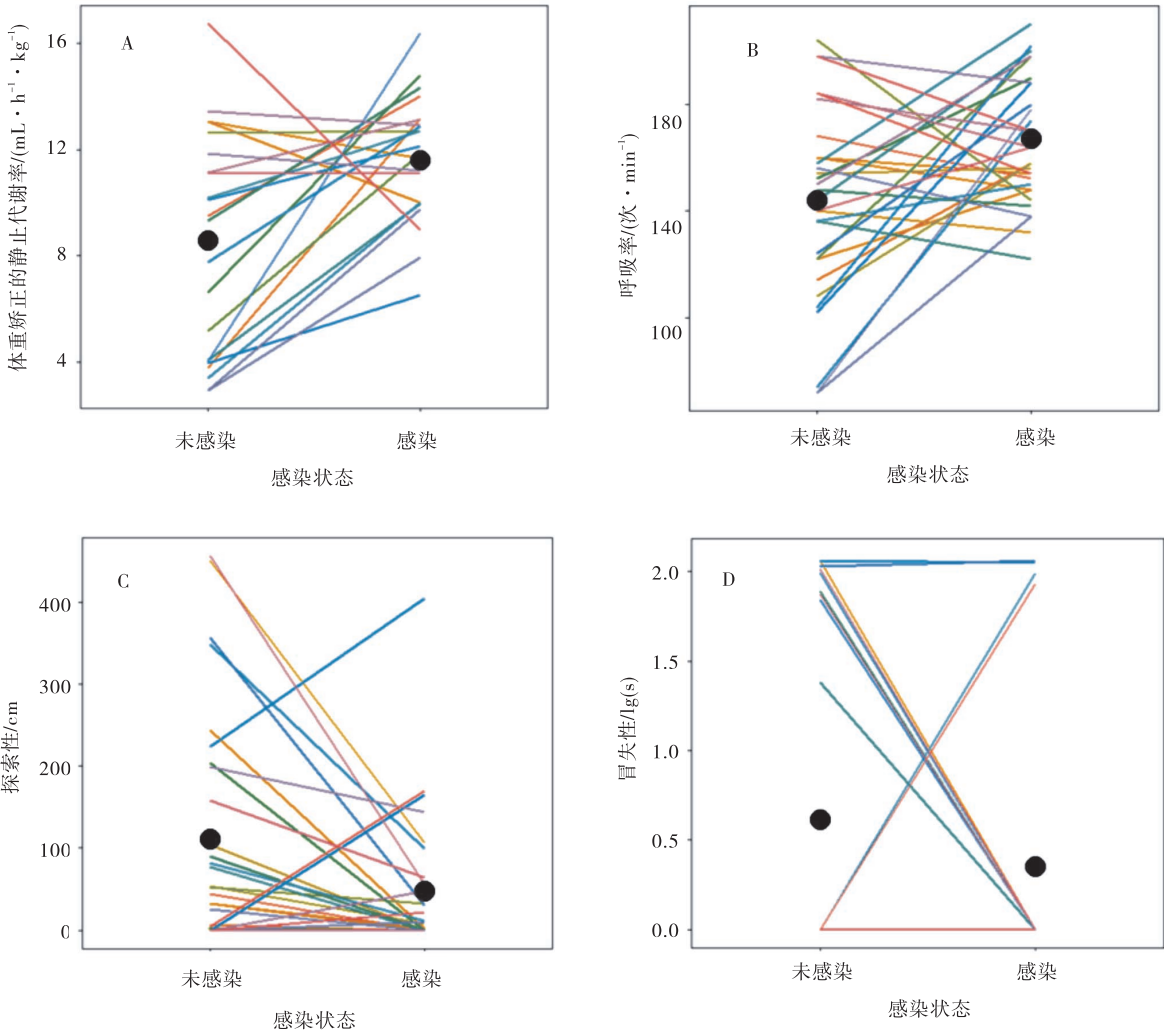


图 2 感染前后高原鼠兔体重矫正的静止代谢率(A)、呼吸率(B)、探索性(C)和冒失性(D)的变化

Fig.2 Changes of the mass-corrected resting metabolic rate (A) ,respiratory rate(B)and exploration(C) ,boldness(D)of plateau pikas before and after infection

注：每条实线代表同一个个体，黑色实点代表该状态下参数的平均值。W/kg 即 $J \cdot s^{-1} \cdot kg^{-1}$

3 讨论

兔裸皮蝇寄生使高原鼠兔体重、体重矫正的静止代谢率增加、呼吸率加快，探索性降低，生理与个性特征的关联性改变。寄生负荷不仅能解释宿主生理和行为(探索性的组间差异呈弱显著)的变异，而且也能较好地解释生理与行为关联性的变异，这与 Poulin 的结论一致^[5]。寄生虫感染能引起宿主生理特征的变化，尤其是能量消耗的变化，进而导致个性特征的变异以及生理与个性特征关联性的改变。

3.1 群体水平上

寄生虫操纵假说认为某些寄生虫会为了自身利益而改变宿主的生理、行为或表型特征^[4,52-53]。一

方面，寄生虫可以通过对宿主能量收支平衡的操纵来调节宿主的行为特征^[4,6]。能量分配模型认为动物具有稳定的能量收支平衡，总能量保持不变；某一方面消耗的能量增加，其他方面消耗的能量就会减少^[48,54-55]。探索性是一种重要的能量消耗行为^[56]。感染组高原鼠兔的探索性降低，既减少了被捕食风险又节约了能量^[57-58]。高原鼠兔通过降低探索性来补偿寄生的能量消耗，这与对欧鸬鹚的研究结果一致^[6]。另一方面，感染组的高原鼠兔呼吸率与体重矫正的静止代谢率呈显著的正相关，表明皮蝇感染同时提高了高原鼠兔的能量产生与消耗，动物能量上限的阈值会受到寄生虫的操纵。因此，高原鼠兔生理和行为特征的变异可能是能量分配模型下寄生虫操纵的结果。

3.2 个体水平上

动物应对同一种外界刺激常表现出不同的反应。例如:在捕食气味诱导下发育的捷蛙(*Rana dalmatina*)群体中,活动性在个体上既表现出不同的反应模式,又表现出较高的行为一致性,这与本文图 2 的结果类似^[59]。在持续短时光照下,不同个体的欧洲绿蜥(*Lacerta viridis*)冒失性保持相对一致^[60]。寄生感染与捕食气味刺激、短时光照刺激相似,都属于相对稳定的长期刺激,可以维持个体的行为一致性^[5,8]。因此,寄生虫感染可能是宿主个性产生的原因之一;在研究动物群体性状时,需要考虑群体水平的变化能否全面反映个体水平的变化^[61]。

3.3 生理和个性特征的相关性

与未感染组相比,感染组高原鼠兔的探索性降低而相关的体重增加,说明体外寄生感染迫使宿主保持体能;代谢增加而相关的呼吸率也增加、温顺性却无显著变化(表 1 和表 3),说明体外寄生感染导致宿主消耗了更多的能量,可能表现在寄生虫生长和免疫反应两个方面^[1,62]。一方面,寄生虫的生长发育消耗了宿主的能量。例如:跳蚤的生长可导致啮齿动物的体重减少和贫血^[63]。另一方面,先天免疫在宿主抵抗一些寄生感染时扮演着重要的角色,同时也消耗了宿主的能量^[6,64]。动物的总能量是相对稳定的,在寄生虫诱导的免疫反应和行为表现之间可能存在能量分配的权衡^[6]。例如:鸟类承担消耗能量的任务后,自身免疫力减弱^[64]。因此,我们推测减少探索性可能增加高原鼠兔的免疫力,这需要进一步的研究。

4 结论

兔裸皮蝇寄生导致高原鼠兔体重、静止代谢率、呼吸率和探索性的改变以及生理与个性特征的关联性增强。高原鼠兔不同个体应对皮蝇感染时的生理与行为反应不同,群体水平的变化不能代表个体水平的变化。在研究动物对外界刺激的反应时,需要考虑不同个性特征类型的个体应对模式可能存在差异。

参考文献:

[1] Zelmer D A. An evolutionary definition of parasitism[J]. International Journal for Parasitology, 1998, 28(3): 531—533.

[2] Leung T L F. Fish as parasites; an insight into evolutionary convergence in adaptations for parasitism[J]. Journal

of Zoology, 2014, 294(1): 1—12.

- [3] Poulin R. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints[J]. International Journal for Parasitology, 2014, 44(9): 581—589.
- [4] McElroy E J, De Buron I. Host performance as a target of manipulation by parasites: a meta-analysis[J]. Journal of Parasitology, 2014, 100(4): 399—410.
- [5] Poulin R. Parasite manipulation of host personality and behavioural syndromes[J]. Journal of Experimental Biology, 2013, 216(1): 18—26.
- [6] Hicks O, Burthe S J, Daunt F, *et al.* The energetic cost of parasitism in a wild population[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2018, 285(1879): 20180489.
- [7] Barber I, Dingemanse N J. Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 365(1560): 4077—4088.
- [8] Petkova I, Abbey-Lee R N, Lovlie H. Parasite infection and host personality: Glugea-infected three-spined sticklebacks are more social[J]. Behavioral Ecology & Sociobiology, 2018, 72(11): 173:20180489.
- [9] Alaux C, Crauser D, Pioz M, *et al.* Parasitic and immune modulation of flight activity in honey bees tracked with optical counters[J]. Journal of Experimental Biology, 2014, 217(19): 3416—3424.
- [10] Gosling S D. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? [J]. Psychological Bulletin, 2001, 127(1): 45—86.
- [11] Petelle M B, McCoy D E, Alejandro V, *et al.* Development of boldness and docility in yellow-bellied marmots[J]. Animal Behaviour, 2013, 86(6): 1147—1154.
- [12] Réale D, Reader S M, Sol D, *et al.* Integrating animal temperament within ecology and evolution[J]. Biological Reviews, 2007, 82(2): 291—318.
- [13] Wolf M, Weissing F J. Animal personalities: consequences for ecology and evolution[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2012, 27(8): 452—461.
- [14] Stamps J A. Growth-mortality tradeoffs and ‘personality traits’ in animals[J]. Ecology Letters, 2007, 10(5): 355—363.
- [15] Briffa M. Animal Personalities; behaviour, physiology and evolution[J]. Animal Behaviour, 2014, 87(1): 239—240.

- [16] Dall S R X, Houston A I, Mcnamara J M. The behavioural ecology of personality; consistent individual differences from an adaptive perspective[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 734—739.
- [17] Kortet R, Sirkka I, Lai Y T, *et al.* Personality differences in two minnow populations that differ in their parasitism and predation risk[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2015, 3: 9.
- [18] Koprivnikar J, Gibson C H, Redfern J C. Infectious personalities; behavioural syndromes and disease risk in larval amphibians[J]. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1733): 1544—1550.
- [19] Vyas A, Kim S, Giacomini N, *et al.* Behavioral changes induced by *Toxoplasma* infection of rodents are highly specific to aversion of cat odors[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(15): 6442—6447.
- [20] Mbatia P A. Parasites and the Behavior of Animals[J]. *African Zoology*, 2002, 37(2): 265—265.
- [21] Craig B H, Tempest L J, Pilkington J G, *et al.* Metazoan-protozoan parasite co-infections and host body weight in St Kilda Soay sheep[J]. *Parasitology*, 2008, 135(4): 433—441.
- [22] Scantlebury M, Waterman J M, Hillegass M, *et al.* Energetic costs of parasitism in the Cape ground squirrel *Xerus inauris*[J]. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1622): 2169—2177.
- [23] Carlsson A M, Mastromonaco G, Vandervalk E, *et al.* Parasites, stress and reindeer; infection with abomasal nematodes is not associated with elevated glucocorticoid levels in hair or faeces [J]. *Conservation Physiology*, 2016, 4(1): cow058.
- [24] Pe? alva-Arana D C, Forshay K, Johnson P T J, *et al.* Chytrid infection reduces thoracic beat and heart rate of *Daphnia pulex*[J]. *Hydrobiologia*, 2011, 668(1): 147—154.
- [25] Khemasuwan D, Farver C F, Mehta A C. Parasites of the air passages[J]. *Chest*, 2014, 145(4): 883—895.
- [26] Seaman B, Briffa M. Parasites and personality in periwinkles (*Littorina littorea*): Infection status is associated with mean-level boldness but not repeatability[J]. *Behavioural Processes*, 2015, 115: 132—134.
- [27] Boyer N, Reale D, Marmet J, *et al.* Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2010, 79(3): 538—547.
- [28] Smith A T, Foggin J M. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau[J]. *Animal Conservation*, 1999, 2(4): 235—240.
- [29] Wilson M C, Smith A T. The pika and the watershed: The impact of small mammal poisoning on the hydrology of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2015, 44(1): 16—22.
- [30] Qu J P, Fletcher Q E, Réale D, *et al.* Independence between coping style and stress reactivity in plateau pika [J]. *Physiology & Behavior*, 2018, 197: 1—8.
- [31] Qu J P, Chen Q Q, Zhang Y M. Behaviour and reproductive fitness of postdispersal in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) on the Tibetan Plateau [J]. *Mammal Research*, 2017, 63(2): 151—159.
- [32] 李泽民, 牛庆茂. 中国西藏常见蝇类名录(下)[J]. *医学动物防制*, 2001, 17(1): 48—52.
- [33] Fu Y, Li W, Duo H, *et al.* Morphological and molecular characterization of *Oestromyialeporina* (Pallas, 1778) (Diptera: Hypodermatinae) from wild plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) in Qinghai province, China [J]. *Experimental Parasitology*, 2016, 161: 27—34.
- [34] 丁晓涛, 何秀琼, 曹玉琼, 等. 高原鼠兔寄生虫感染调查报告[J]. *四川动物*, 1999(1): 34.
- [35] 朵红, 付永, 沈秀英, 等. 感染高原鼠兔的皮蝇蛆线粒体 CO1 基因序列分析[J]. *动物医学进展*, 2014, 35(3): 33—35.
- [36] 孙亚丽, 张洪波, 陈刚, 等. 牦牛中华皮蝇三期幼虫和高原鼠兔皮蝇三期幼虫扫描电镜形态学比较[J]. *畜牧与兽医*, 2015, 47(10): 114—117.
- [37] 昂琼. 牦牛牛皮蝇病的防治措施[J]. *当代畜牧*, 2013(8): 15—16.
- [38] 赵亮, 古松, 周华坤, 等. 青海省三江源区人工草地生态系统 CO₂ 通量[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 544—554.
- [39] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 等. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(2): 240—245.
- [40] 孙金金, 汪鹏斌, 徐长林, 等. 不同施肥水平对果洛高寒草甸草地的影响[J]. *草原与草坪*, 2019, 39(4): 25—30.
- [41] 更藏. 牛皮蝇病调查报告[J]. *畜牧兽医科学*, 2019(16): 8

- 9.
- [42] Careau V, Thomas D W, Humphries M M, *et al.* Energy metabolism and animal personality[J]. *Oikos*, 2008, 117 (5): 641—653.
- [43] Boratynski J S, Jefimow M, Wojciechowski M S. Individual differences in the phenotypic flexibility of basal metabolic rate in Siberian Hamsters are consistent on short- and long-term timescales[J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2017, 90(2): 139—152.
- [44] Welch K C, Otaólor-Ardila A, Herrera M L G, *et al.* The cost of digestion in the fish-eating myotis (*Myotis vivesi*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2015, 218 (8): 1180—1187.
- [45] Otaólor-Ardila A, Herrera M L G, Flores-Martínez J J, *et al.* The effect of short-term food restriction on the metabolic cost of the acute phase response in the fish-eating *Myotis* (*Myotis vivesi*) [J]. *Mammalian Biology*, 2017, 82: 41—47.
- [46] Montiglio P O, Garant D, Pelletier F, *et al.* Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus* [J]. *Animal Behaviour*, 2012, 84(4): 1071—1079.
- [47] Sibbald A M, Erhard H W, Mcleod J E, *et al.* Individual personality and the spatial distribution of groups of grazing animals: an example with sheep [J]. *Behavioural Processes*, 2009, 82(3): 319—326.
- [48] Careau V, Garland T, Jr. Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2012, 85(6): 543—571.
- [49] Martin J G A, Réale D. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus* [J]. *Animal Behaviour*, 2008, 75(1): 309—318.
- [50] Rödel H G, Monclús R. Long-term consequences of early development on personality traits: a study in European rabbits [J]. *Behavioral Ecology*, 2011, 22 (5): 1123—1130.
- [51] Couchoux C, Clermont J, Garant D, *et al.* Signaler and receiver boldness influence response to alarm calls in eastern chipmunks [J]. *Behavioral Ecology*, 2018, 29(1): 212—220.
- [52] Poulin R. Chapter 5-Parasite Manipulation of Host Behavior; An Update and Frequently Asked Questions [J]. *Advances in the Study of Behavior*, 2010, 41(41): 151—186.
- [53] Poulin R, Maure F. Host Manipulation by Parasites; a look back before moving forward [J]. *Trends in Parasitology*, 2015, 31(11): 563—570.
- [54] Hammond K A, Diamond J M. Maximal sustained energy budgets in humans and animals [J]. *Nature*, 1997, 386 (6624): 457—462.
- [55] Montiglio P O, Dammhahn M, Dubuc Messier G, *et al.* The pace-of-life syndrome revisited; the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2018, 72 (7): 116.
- [56] Biro P A, Stamps J A. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(11): 653—659.
- [57] Careau V, Binindaemonds O R P, Thomas D W, *et al.* Exploration strategies map along fast-slow metabolic and life-history continua in muroid rodents [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 150—156.
- [58] Montiglio P, Garant D, Bergeron P, *et al.* Pulsed resources and the coupling between life-history strategies and exploration patterns in eastern chipmunks (*Tamias striatus*) [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83(3): 720—728.
- [59] Urszan T J, Garamszegi L Z, Nagy G, *et al.* Experience during development triggers between-individual variation in behavioural plasticity [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2018.
- [60] Horvath G, Meszaros B, Urszan T J, *et al.* Environment-dependence of behavioural consistency in adult male European green lizards (*Lacerta viridis*) [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12(11).
- [61] Pennisi E. The power of personality [J]. *Science*, 2016, 352(6286): 644—647.
- [62] Frcvs A V. Pathophysiology of ectoparasitic disease [J]. *Companion Animal*, 2007, 12(4): 63—68.
- [63] Hawlena H, Khokhlova I S, Abramsky Z, *et al.* Age, intensity of infestation by flea parasites and body mass, loss in a rodent host [J]. *Parasitology*, 2006, 133(2): 187—193.
- [64] Norris K, Evans M R. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds [J]. *Behavioral Ecology*, 2000, 11(1): 19—26.

Effects of warble flies(*Oestromyia leporine*) parasite on the physiological traits and personality of plateau pika(*Ochotona curzoniae*)

YU Yi-bo^{1,3}, ZHONG Liang^{1,3}, ZHU Hong-juan^{1,3},
TAN Chun-tao^{1,2}, QU Jia-peng^{1,2}

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2. Qinghai Province Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Xining 810008, China; 3. University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: In this study, plateau pika (*Ochotona curzoniae*) was used to test the variation in physiological traits (body mass, respiratory rate and heart rate, mass-corrected resting metabolic rate, fecal cortisol concentration) and personality (boldness, docility, exploration), as well as their correlations with and without warble flies (*Oestromyia leporine*) infection. The results showed that the infected colony had significantly higher body mass, respiratory rate and mass-corrected resting metabolic rate, but lower exploration, compared with that of uninfected colony. However, there were no significant differences in heart rate, fecal cortisol concentration, boldness and docility between infected and uninfected colonies. In the uninfected colony, there were weak positive correlation between body mass and docility, as well as between heart rate and fecal cortisol concentration. In the infected colony, body mass was negatively correlated with exploration or heart rate, while mass-corrected resting metabolic rate was positively correlated with respiratory rate and docility. Our results suggest that parasites could affect their host energy balance, i. e. increase metabolism and energy consumption, while decrease the exploration and energy expenditure of the hosts. This study provides a scientific basis for constructing the parasitism-physiology-behavior covariation network.

Key words: parasitism; physiological traits; personality; *Ochotona curzoniae*; *Oestromyia leporine*