

雄性短尾猴的等级顺位、睾酮水平 与肠道寄生虫感染强度的关系

吴伟¹ 孙丙华¹ 王希¹ 李文博¹ 李博文² 李进华^{1,3*}

(1 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601) (2 安徽师范大学生命科学院, 芜湖 241000)

(3 合肥师范学院生命科学院, 合肥 230601)

摘要: 在等级森严的非人灵长类群体中, 睾酮对雄性顺位维持有着重要作用, 且影响着体内寄生虫种类和荷虫量。本研究以栖息于安徽黄山的雄性短尾猴为研究对象, 通过计算成年雄性的等级顺位, 测定其粪便中睾酮含量以及寄生虫的荷虫量, 探讨雄性等级顺位、睾酮水平与健康间的平衡关系。结果表明: 共检测出 10 种肠道寄生虫, 包括 4 种蠕虫、5 种原虫和 1 种螨虫; 其中雄性短尾猴个体间睾酮水平 (1.00 ± 0.42) ng/g 和肠道寄生虫荷虫量 (112.44 ± 83.62) EPG 均存在显著差异 (Kruskal-Wallis H , $P < 0.05$); 等级顺位与睾酮水平呈正相关 (Spearman, $N = 8$, $\rho = 0.326$, $P < 0.05$), 与肠道原虫类的荷虫量呈负相关 (Spearman, $N = 8$, $\rho = -0.345$, $P < 0.05$), 与肠道蠕虫类的荷虫量无相关性 (Spearman, $N = 8$, $\rho = 0.065$, $P > 0.05$); 睾酮水平与肠道原虫类寄生虫的荷虫量呈负相关 (Spearman, $N = 8$, $\rho = -0.546$, $P < 0.05$), 与肠道蠕虫类的荷虫量无相关性 (Spearman, $N = 8$, $\rho = -0.013$, $P > 0.05$)。本研究表明高顺位雄性拥有更高的睾酮水平, 这不仅对其顺位的维持具有重要作用, 对原虫类寄生虫也具有明显的抑制作用。

关键词: 短尾猴; 等级顺位; 睾酮; 肠道寄生虫; 平衡关系

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2018) 05-0451-07

Correlations among dominance rank, testosterone levels and intestinal parasitic infection in adult male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)

WU Wei¹, SUN Binghua¹, WANG Xi¹, LI Wenbo¹, LI Bowen², LI Jinhua^{1,3*}

(1 School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China)

(2 School of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China)

(3 School of Life Sciences, Hefei Normal University, Hefei 230601, China)

Abstract: In nonhuman primates, testosterone influences both males' dominance and their intestinal parasites. We studied eight adult males' dominance rank, testosterone levels, and intestinal parasite loads in one group of Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, Anhui Province to explore potential correlations among dominance ranks, testosterone, and health. Our results included 10 species of intestinal parasites: 4 helminths, 5 protozoans, and 1 mite. Testosterone levels (1.00 ± 0.42) ng/g and intestinal parasite loads (112.44 ± 83.62) EPG were both significantly different among males (Kruskal-Wallis H , $P < 0.05$). Testosterone levels positively correlated with dominance rank (Spearman, $N = 8$, $\rho = 0.326$, $P < 0.05$), while protozoan loads negatively correlated with dominance rank (Spearman, $N = 8$, $\rho = -0.345$, $P < 0.05$). We found no correlation between helminth loads and dominance rank (Spearman, $N = 8$, $\rho = 0.065$, $P > 0.05$). Testosterone levels negatively correlated with protozoan loads (Spearman, $N = 8$, $\rho = -0.546$, $P < 0.05$), but we found no correlation between testosterone levels and helminth loads (Spearman, $N = 8$, $\rho = -0.013$, $P > 0.05$). The dominant males in our study had higher testosterone levels, it suggests that testosterone has a stimulating effect

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31672307, 31372215, 31400310); 科技部重大专项 (2014BAL03B00); 安徽大学博士启动基金 (J01003268); 2017 优秀青年教师培训计划 (J05011709)

作者简介: 吴伟 (1992-), 女, 硕士研究生, 主要从事灵长类行为生态学与分子生态学研究。

收稿日期: 2017-12-10; **修回日期:** 2018-03-29

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: jhli@ahu.edu.cn

on the maintenance of rank and that it inhibits protozoan infection.

Key words: Balanced correlation; Dominance rank; Intestinal parasites; Testosterone; Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)

等级森严的多雄多雌 (Multi-male) 非人灵长类群体中, 高等级雄性个体在生存和繁殖上占有一定的优势, 可以独占有限资源 (如食物、交配对象等) (Alberts *et al.*, 2006; Hamilton *et al.*, 2015), 而攻击行为是雄性获取并维持较高等级顺位的重要手段 (Muehlenbein and Watts, 2010)。睾酮 (Testosterone) 是一种合成代谢类固醇激素, 可以加快肌肉细胞的代谢速率, 调节神经系统和肌肉骨骼系统, 同时也是与雄性脊椎动物维持第二性征、产生精子密切相关的激素。睾酮含量被认为是决定雄性攻击性的重要生理指标, 高睾酮水平可以增加攻击行为 (Bhasin *et al.*, 1996), 利于个体在争斗中取胜 (Ezenwa *et al.*, 2012), 从而与雄性的等级顺位有着密不可分的关系 (Setchell *et al.*, 2005; Alberts *et al.*, 2006; Engelhardt *et al.*, 2006; 陈燃等, 2008)。如在雄性环尾狐猴 (*Lemur catta*) (Cavigelli and Pereira, 2000)、黑猩猩 (*Pan troglodytes*) (Muller and Wrangham, 2004)、恒河猴 (*Macaca mulatta*) 和松鼠猴 (*Saimiri sciureus*) (Muehlenbein *et al.*, 2004) 等物种研究中均发现睾酮水平对雄性繁殖和顺位维持有着重要作用, 且等级顺位与睾酮水平呈正相关。

然而长期维持较高水平的睾酮也会使雄性付出代价, Folstad 和 Karter (1992) 提出的“免疫功能障碍假说 (Immunocompetence handicap hypothesis, ICHH)”, 认为睾酮在加强雄性脊椎动物性信号表达的同时能够抑制机体免疫系统, 从而增加雄性个体寄生虫感染的敏感性 (Folstad and Karter, 1992)。Muehlenbein 等 (2004) 对黑猩猩的研究发现, 雄性个体粪便中睾酮水平与肠道寄生虫的荷虫量呈正相关。而寄生虫被认为是能够影响寄主行为的关键因素 (Ezenwa *et al.*, 2012), 通过直接或间接方式减少寄主可利用的能量, 阻碍寄主的运动、交配、进食或呼吸行为等, 从而影响寄主的健康和适合度; 同时, 寄生虫还能够降低寄主对潜在伴侣的吸引力, 影响其繁殖成功率和种群动态 (Halliday *et al.*, 2014)。ICHH 目前已在哺乳类、鸟类和鱼类中得到验证 (Ros *et al.*, 2009; Greiner *et al.*, 2010; Macnab *et al.*, 2011; Müller *et al.*, 2015)。

不过, 也有研究表明睾酮不能抑制免疫功能的所有方面, 如 Buchanan 等 (2003) 对雄性麻雀 (*Passer domesticus*) 的研究发现睾酮对细胞免疫无影响, 但是对体液免疫具有显著影响。另外睾酮能够调节动物个体的行为 (例如通过改变空间活动范围、群体大小及减少个体间接触), 致使免疫功能加强, 降低感染寄生虫敏感性 (Gear, 2009)。

目前非人灵长类中关于等级顺位、睾酮水平与寄生虫感染关系的研究多集中在睾酮水平对寄生虫感染的影响, 关于个体等级顺位、睾酮水平与肠道寄生虫感染之间的关联性研究甚少 (Muehlenbein and Watts, 2010)。短尾猴 (*Macaca thibetana*) 营群居生活, 季节性繁殖, 且社会等级森严 (李进华, 1999), 群体中成年雄性个体较多, 雄性个体为获得更多的交配机会和较高的社会等级, 将更多的能量投入到高顺位争斗中 (陈燃等, 2009)。在非交配季节 (2~6月) 雄性短尾猴个体内睾酮水平变化差异不大, 且该时期群体内社会等级结构稳定 (夏东坡等, 2008)。所以成年雄性短尾猴是研究社会等级、睾酮水平与肠道寄生虫感染强度关联性的理想物种。因此我们以栖息于安徽黄山的鱼鳞坑 YA1 群成年雄性短尾猴 (*Macaca thibetana*) 为研究对象, 以期解决非人灵长类动物个体等级顺位、睾酮水平和肠道寄生虫感染强度间的关联性。

1 研究方法

1.1 研究地点和研究对象

野外研究地点位于安徽黄山浮溪 (北纬 30°29', 东经 118°10'), 海拔 600~1 200 m。研究对象为鱼鳞坑 YA1 群的 8 只成年雄性个体, 该群是自 1986 年以来长期跟踪研究的群体, 群内个体皆能准确识别, 并系统命名 (李进华, 1999)。野外数据收集时间为 2017 年 3 月至 5 月 (周期 3 个月)。

1.2 成年雄性顺位等级的判定

通过目标动物取样法, 记录样品采集同一时期行为数据, 基于群体中发生的攻击—屈服 (Aggression—submission) 行为指标和胜负比例 (Win-loses proportion), 计算出 David 值 (David's score,

DS), 确定个体间等级顺位关系 (朱磊等, 2013)。计算公式为 $DS = W + W_2 - I - I_2$, 其中 $W = \sum P_{ij}$, 代表个体 i 的所有 P_{ij} 之和; $P_{ij} = a_{ij}/n_{ij}$, 其中 P_{ij} 代表个体 i 战胜个体 j 的次数占个体 i 和个体 j 攻击一屈服总次数的比例, a_{ij} 代表个体 i 战胜个体 j

的次数, n_{ij} 代表个体 i 和个体 j 之间发生攻击一屈服行为的总次数。 $W_2 = \sum W_j \times P_{ij}$, 代表个体 i 的所有 P_{ij} 加权之和; $I = \sum P_{ij}$ 代表个体 i 的所有 P_{ij} 之和; $I_2 = \sum W_j \times P_{ji}$, 代表个体 i 的所有 P_{ji} 加权之和。成年雄性短尾猴的等级顺位见表 1。

表 1 本研究个体与取样基本信息
Table 1 Sample information of study individuals

| 个体 Individual | David 值 DS | 样品数量 Number of samples | 睾酮水平 (± 标准差) Mean testosterone (± SD) (ng/g) |
|------------------|---------------|---------------------------|---|
| 花夏明 HXM | 35.30 | 5 | 1.48 (0.23) |
| 头桂 TG | 29.18 | 5 | 1.21 (0.73) |
| 叶荣冰 YRB | 4.18 | 5 | 1.15 (0.24) |
| 白头 BT | 2.30 | 5 | 0.80 (0.25) |
| 断手 DS | -15.70 | 5 | 0.59 (0.13) |
| 头荣刚 TRG | -19.80 | 5 | 0.98 (0.35) |
| 叶春龙 YCL | -21.00 | 5 | 0.96 (0.18) |
| 叶荣强 YRQ | -33.70 | 4 | 0.89 (0.49) |

1.3 粪便样品采集和睾酮提取

当观察到猴群中有个体排便时, 记录排便个体的姓名和位置, 当该个体离开排便地点时, 迅速用一次性无菌手套收集新鲜粪便样品, 遗弃沾染尿液或其他液体污染的样本, 去除石块泥土等杂物后, 同一样本取不同部位分为两份, 分别装入 50 mL EP 管中, 并在 EP 管上标记相应的采样信息, 包括: 姓名、性别、采样日期和时间。一份置于 -20℃ 冰箱中冷冻保存 (用于测定睾酮含量), 一份加 10% 福尔马林置于 -4℃ 冰箱中保存 (用于测定寄生虫种类和荷虫量)。

本研究采用酶联免疫吸附法 (ELISA) 测定短尾猴粪便中睾酮含量, 首先使用玻璃棒将解冻的 EP 管中粪便样品混匀, 称取 1 g 粪便, 加入生理盐水制备 10% 浓度的粪便匀浆, 离心机 3 000 r/min 离心 15 min, 取上清液, 而后利用上海酶联生物公司生产的猴睾酮 ELISA 检测试剂盒测定样品中的睾酮含量 (同一份样品测两次, 取平均值); 同时每份湿粪便样品再取 1 g 冷冻干燥, 然后称重, 计算每份样品的含水量, 对原测定的睾酮含量进行换算 (Ezenwa *et al.*, 2012)。

1.4 粪便样品肠道寄生虫检测

参照顾志远 (2017)、张波等 (2017) 检测非

人灵长类动物粪便中肠道寄生虫的方法, 混匀保存于 10% 福尔马林溶液中的粪便样品, 称取 1 g, 经尼龙筛和纱布过滤, 将静置的沉渣用移液枪转移至 10 mL 的离心管中, 并用无菌水定容至 10 mL, 吸取 2 mL 沉渣在显微镜下镜检, 计数, 个体感染的肠道寄生虫数量即每克粪便样本所包含的虫卵数量 (egg per gram, EPG)。本研究的计算公式为: 肠道寄生虫荷虫量 = 镜检下所观察到的该个体粪便样本肠道寄生虫数量的均值 × 5 (顾志远, 2017; 张波等, 2017)。

1.5 数据分析

所有数据采用 Excel 2010、SPSS 17.0 软件处理和制表, 运用 Kruskal-Wallis H 检验雄性短尾猴个体间的睾酮水平和肠道寄生虫荷虫量的差异性, 运用 Spearman 相关性检验雄性短尾猴个体睾酮水平、肠道寄生虫荷虫量和等级顺位之间的相关性, 所有检验的显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ (双尾检验)。

2 结果

本研究 39 个样本共检测到 10 种肠道寄生虫, 包括 4 种蠕虫、5 种原虫和 1 种螨虫 (表 2); 8 只雄性短尾猴个体间肠道原虫类寄生虫荷虫量 (Kruskal-Wallis H , $P = 0.033$, $\chi^2 = 15.067$, $df = 7$)

和睾酮水平 (Kruskal-Wallis H , $P = 0.040$, $\chi^2 = 14.363$, $df=7$) 皆存在差异, 个体间肠道蠕虫类

寄生虫荷虫量无差异 (Kruskal-Wallis H , $P = 0.572$, $P = 0.612$, $\chi^2 = 5.391$, $df=7$) (图 1)。

表 2 雄性短尾猴肠道寄生虫的感染率

Table 2 Intestinal parasite prevalence in males of *Macaca thibetana*

| 分类 Class | 肠道寄生虫种类 Intestinal parasites | 阳性数 n | 感染率 Prevalence (%) |
|--------------|--|------------|-----------------------|
| 蠕虫 Helminth | 粪类圆线虫 <i>Strongyloides stercoralis</i> | 10 | 25.64 |
| | 毛圆线虫 <i>Trichostrongylus</i> sp. | 8 | 20.51 |
| | 钩虫 Ancylostomatidae | 3 | 7.69 |
| | 蛔虫 <i>Ascaris lumbricoides</i> | 1 | 2.56 |
| 螨虫 Mite | 螨虫 Mite | 1 | 2.56 |
| 原虫 Protozoan | 结肠小袋纤毛虫 <i>Balantidium coli</i> | 33 | 84.62 |
| | 蓝氏贾第鞭毛虫 <i>Giardia lamblia</i> | 1 | 2.56 |
| | 溶组织内阿米巴 <i>Entamoeba histolytica</i> | 1 | 2.56 |
| | 结肠内阿米巴 <i>Entamoeba coli</i> | 1 | 2.56 |
| | 人芽囊 <i>Blastocystis hominis</i> | 1 | 2.56 |

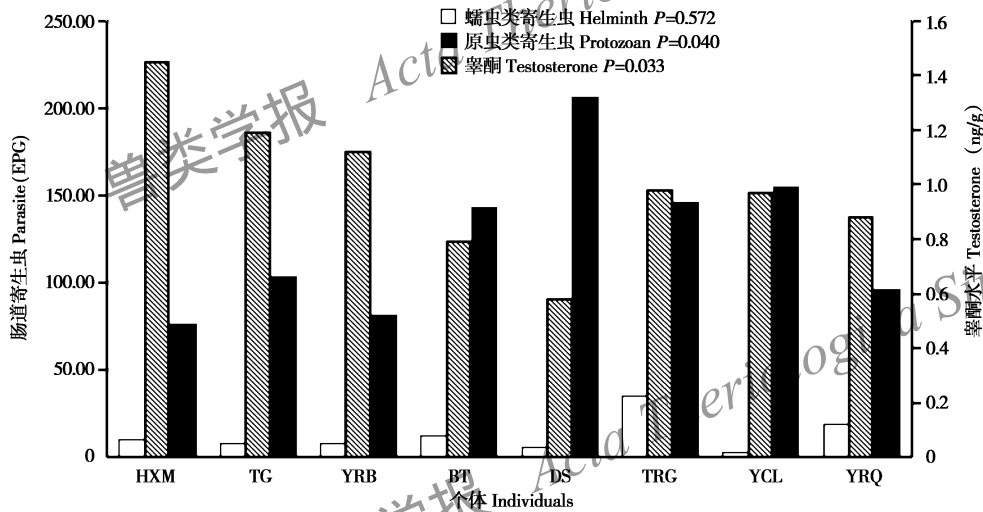


图 1 雄性短尾猴个体间睾酮水平、肠道原虫类寄生虫和蠕虫类寄生虫荷虫量的差异

Fig. 1 The differences of testosterone levels, intestinal protozoan and helminth loads in males of *Macaca thibetana*

2.1 等级顺位与睾酮水平的关系

雄性短尾猴个体等级顺位与睾酮水平呈正相关, 即高等级顺位雄性个体具有高的睾酮水平 (Spearman, $N = 8$, $n = 39$, $\rho = 0.326$, $P = 0.043$) (图 2)。

2.2 睾酮水平与肠道寄生虫感染的关系

雄性短尾猴睾酮水平与肠道原虫类寄生虫荷虫量呈负相关关系 (Spearman, $N = 8$, $n = 39$, $\rho =$

-0.546 , $P < 0.001$) (图 2), 雄性个体睾酮水平与肠道蠕虫类寄生虫荷虫量无相关关系 (Spearman, $N = 8$, $n = 39$, $\rho = -0.013$, $P = 0.939$) (图 3), 表明睾酮水平能影响雄性个体寄生虫感染的种类和强度, 尤其对原虫类寄生虫作用明显。

2.3 等级顺位与肠道寄生虫荷虫量的关系

等级顺位与肠道原虫类寄生虫荷虫量具有负相关关系 (Spearman, $N = 8$, $n = 39$, $\rho = -0.345$,

$P = 0.042$) (图 2), 但等级顺位与肠道蠕虫类寄生虫荷虫量无相关性 (Spearman, $N = 8$, $n = 39$, $\rho = -0.065$, $P = 0.692$) (图 3), 雄性短尾猴的等级顺位能影响个体寄生虫感染的种类和强度, 尤其对原虫类寄生虫作用明显。

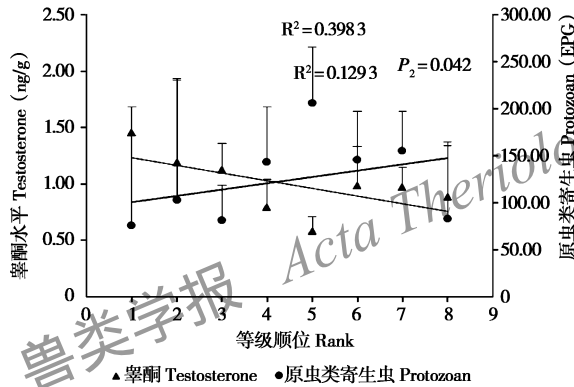


图 2 雄性短尾猴的等级顺位与睾酮水平和肠道原虫类寄生虫荷虫量的关系

Fig. 2 The relationships between rank and testosterone levels and protozoan loads in males

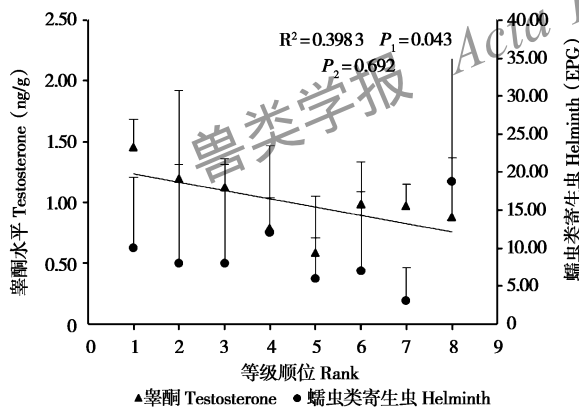


图 3 雄性短尾猴的等级顺位与睾酮水平和肠道蠕虫类寄生虫荷虫量的关系

Fig. 3 The relationships between rank and testosterone levels and helminth loads in males of *Macaca thibetana*

3 讨论

本研究发现雄性短尾猴个体等级顺位与睾酮水平密切相关, 即高等级顺位个体具有高水平的睾酮含量, 这反映了短尾猴社会群体中雄性个体获得高等级顺位可能存在的生理机制。有研究表明雄性个体维持较高水平的睾酮能够增加其攻击行为 (Bhasin *et al.*, 1996), 陈燃等 (2008) 认为雄性

短尾猴等级顺位能够通过攻击行为获得。高睾酮水平决定攻击行为的表达, 即攻击强度大意味着可打败其他个体的优势明显, 我们推测睾酮水平高也是成年雄性短尾猴维持其高等级顺位的必要条件。高睾酮水平维持高等级顺位的结果也存在于恒河猴 (*Macaca mulatta*)、松鼠猴 (*Saimiri sciureus*) 和野生黑猩猩 (*Pan troglodytes*) 等物种中 (Muehlenbein *et al.*, 2004; Muller and Wrangham, 2004)。

本研究发现雄性短尾猴等级顺位与肠道寄生虫的荷虫量呈负相关关系, 即高等级顺位的个体感染较少的肠道寄生虫。从行为层面分析, 我们认为出现该结果的原因是由于在短尾猴社会群体中高顺位个体可以得到更多被同伴理毛的机会, 而理毛行为具有清洁功能, 能够清除被理毛者体表的寄生虫 (顾志远, 2017), 即个体通过调节行为影响寄生虫感染的丰富度和多度, 所以高顺位个体感染较少的寄生虫。另外, 从生理层面分析, 雄性个体被理毛时心率降低, 能够缓解个体的紧张状态, 促进机体免疫, 对个体健康有利 (Feh and Mazières, 1993), 所以高顺位短尾猴个体比低顺位个体感染寄生虫的概率要低。

本研究中高等级个体具有低的肠道寄生虫荷虫量, 即顺位越高可能越健康, 这可能由于睾酮能抑制寄生虫感染。研究表明, 在成年雄性短尾猴中, 睾酮对原虫类寄生虫作用明显, 睾酮水平高的雄性短尾猴感染较少的原虫类寄生虫, 而睾酮对蠕虫类寄生虫无影响。之前有研究表明睾酮对免疫功能具有双重作用, 不是所有的物种都支持免疫功能障碍假说, 如 Ditchkoff 等 (2001) 对白尾鹿 (*Odocoileus virginianus*) 的研究表明, 雄性个体的睾酮水平与肠道蠕虫类寄生虫的感染无相关性; Pelletier 等 (2005) 在大角羊 (*Ovis canadensis*) 的研究中发现了相似的结果; Fuxjager 等 (2011) 通过控制蜥蜴体内的睾酮水平, 发现睾酮会因寄生虫种类不同而产生不同作用, 推测是因为睾酮对动物体内不同的免疫成分产生不同的作用, 该结果证明了同一个体中睾酮对免疫能力可能存在双重作用。我们在成年雄性短尾猴中关于睾酮水平与肠道寄生虫感染的研究支持 Fuxjager 等 (2011) 的推测。此外, 由于睾酮可以改变体内皮质酮的循环, 所以我们推测某些寄生虫种类可能较少受到皮质酮的影响, 而其他寄生虫则可能较多的受到皮质酮影响。

本研究结果为短尾猴行为生态学和生态免疫学提供了有价值的证据,未来需要在更多的物种尤其是非人灵长类动物中进一步研究激素、顺位和免疫功能间的关系。同时,由于激素研究需要长期数据,故今后将对不同年份间个体顺位与健康状态的关系进行研究。

致谢:感谢安徽大学行为生态研究组全体成员对本文数据采集和处理过程中的帮助和支持!感谢美国中央华盛顿大学 Lori K. Sheeran 教授对英文摘要的修改!感谢黄山野生猴谷的工作人员谢开飞、汪有国、汪日光和谢玉峰对野外采样工作的支持和帮助,感谢房东程海滨一家对日常生活的帮助和照顾!

参考文献:

- Alberts S C, Buchan J C, Altmann J. 2006. Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour*, **72** (5): 1177–1196.
- Bhasin S, Storer T W, Berman N, Callegari C, Clevenger B, Phillips J, Bunnell T J, Tricker R, Shirazi A, Casaburi R. 1996. The effects of supraphysiologic doses of testosterone on muscle size and strength in normal men. *New England Journal of Medicine*, **335** (1): 1.
- Buchanan K L, Evans M R, Goldsmith A R. 2003. Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55** (1): 50–59.
- Cavigelli S A, Pereira M E. 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior*, **37** (3): 246–255.
- Chen R, Li J H, Zhu Y, Xia D P. 2008. Seasonal changes in aggressive behavior and fecal testosterone level in male Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Huangshan, China. *Acta Zoologica Sinica*, **54** (3): 393–398. (in Chinese)
- Chen R, Li J H, Zhu Y, Xia D P, Wang X. 2009. Amicable behavior, dominance rank, and the function of social stability in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) Mt. Huangshan, China. *Acta Theriologica Sinica*, **29** (3): 246–251. (in Chinese)
- Ditchkoff S S, Lochmiller R L, Masters R E, Hooper S R, VanDen Bussche R A. 2001. Major-histocompatibility-complex-associated variation in secondary sexual traits of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): evidence for good-genes advertisement. *Evolution*, **55** (3), 616–625.
- Engelhardt A, Heistermann M, Hodges J K, Nürnberg P, Niemitz C. 2006. Determinants of male reproductive success in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) – male monopolisation, female mate choice or post-copulatory mechanisms? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59** (6): 740–752.
- Ezenwa V O, Stefan Ekernas L, Creel S. 2012. Unravelling complex associations between testosterone and parasite infection in the wild. *Functional Ecology*, **26** (1): 123–133.
- Feh C, Mazières J D. 1993. Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour*, **46** (6): 1191–1194.
- Folstad I, Karter A J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, **139** (3): 603–622.
- Fuxjager M J, Fouloupoulos J, Diaz-Uriarte R, Marler C A. 2011. Functionally opposing effects of testosterone on two different types of parasite: implications for the immunocompetence handicap hypothesis. *Functional Ecology*, **25** (1): 132–138.
- Grear D A. 2009. Does elevated testosterone result in increased exposure and transmission of parasites? *Ecology Letters*, **12** (6): 528.
- Greiner S, Stefanski V, Dehnhard M, Voigt C C. 2010. Plasma testosterone levels decrease after activation of skin immune system in a free-ranging mammal. *Gen Comp Endocrinol*, **168** (3): 466–473.
- Gu Z Y. 2017. The relationship between grooming behavior and gut nematode load in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. Master thesis. Hefei: Anhui University. (in Chinese)
- Halliday W D, Paterson J E, Patterson L D, Cooke S J, Blouin-Demers G. 2014. Testosterone, body size, and sexual signals predict parasite load in Yarrow's Spiny Lizards (*Sceloporus jarrovii*). *Canadian Journal of Zoology*, **92** (12): 1075–1082.
- Hamilton L D, Carré J M, Mehta P H, Olmstead N, Whitaker J D. 2015. Social neuroendocrinology of status: a review and future directions. *Adaptive Human Behavior and Physiology*, **1**(2): 202–230.
- Li J H. 1999. The Tibetan Macaca Society: A Field Study. Hefei: Anhui University Press. (in Chinese)
- Macnab V, Scott A P, Katsiadaki I, Barber I. 2011. Variation in the reproductive potential of Schistocephalus infected male sticklebacks is associated with 11-ketotestosterone titre. *Hormones and Behavior*, **60** (4): 371–379.
- Müller W, Heylen D, Eens M, Rivera-Gutierrez H F, Groothuis T G G. 2015. An experimental study on the causal relationships between (ecto-) parasites, testosterone and sexual signalling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67** (11): 1791–1798.
- Muehlenbein M P, Watts D P. 2010. The costs of dominance: testosterone, cortisol and intestinal parasites in wild male chimpanzees. *Bio-Psycho Social Medicine*, **4** (1): 1–12.
- Muehlenbein M P, Watts D P, Whitten P L. 2004. Dominance rank and fecal testosterone levels in adult male chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, **64** (1): 71.
- Muller M N, Wrangham R W. 2004. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the 'challenge hypothesis'. *Animal Behaviour*, **67** (1): 113–123.
- Pelletier F, Page K A, Ostiguy T, Festa-Bianchet M. 2005. Fecal counts of lungworm larvae and reproductive effort in bighorn sheep, *Ovis canadensis*. *Oikos*, **110** (3): 473–480.

- Ros A F H, Correia M, Wingfield J C, Oliveira R F. 2009. Mounting an immune response correlates with decreased androgen levels in male peafowl, *Pavo cristatus*. *Journal of Ethology*, **27** (2): 209–214.
- Setchell J M, Charpentier M, Wickings E J. 2005. Mate guarding and paternity in mandrills (*Mandrillus sphinx*): factors influencing alpha male monopoly. *Animal Behaviour*, **70** (5): 1105–1120.
- Xia D P, Li J H, Zhu Y, Chen R, Sun B H. 2008. Seasonal variations of testosterone in wild adult male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. *Acta Theriologica Sinica*, **28** (3): 287–292. (in Chinese)
- Zhang B, Ye P J, Lu L, Yao H, Yang W J, Qin J Y, Xiang Z F. 2017. The influence of ecotourism on the gastrointestinal parasites of golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Acta Theriologica Sinica*, **37** (1): 66–77. (in Chinese)
- Zhu L, Li J H, Xia D P, Zhu Y, Wang X, Sun B H, Wang S. 2013. Stability of the female dominance hierarchy in free-ranging, provisioned adult Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. *Acta Theriologica Sinica*, **33** (3): 238–245. (in Chinese)
- 朱磊, 李进华, 夏东坡, 朱勇, 王希, 孙丙华, 汪爽. 2013. 成年黄山短尾猴雌性等级结构稳定性. *兽类学报*, **33** (3): 238–245.
- 张波, 叶玘婧, 卢浪, 姚辉, 杨万吉, 覃建庸, 向左甫. 2017. 生态旅游对川金丝猴肠道寄生虫的影响. *兽类学报*, **37** (1): 66–77.
- 夏东坡, 李进华, 朱勇, 陈燃, 孙丙华. 2008. 野生黄山短尾猴雄性睾酮的季节性变化. *兽类学报*, **28** (3): 287–292.
- 李进华. 1999. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社.
- 顾志远. 2017. 短尾猴理毛行为与肠道蠕虫荷虫量关系研究. 合肥: 安徽大学硕士学位论文.
- 陈燃, 李进华, 夏东坡, 朱勇. 2008. 雄性黄山短尾猴攻击行为和粪便睾酮水平季节性变化. *动物学报*, **54** (3): 393–398.
- 陈燃, 李进华, 夏东坡, 朱勇, 王希. 2009. 黄山短尾猴不同顺位等级雄性个体友好行为的比较研究. *兽类学报*, **29** (3): 246–251.