

高原鼯鼠对低氧高二氧化碳环境适应的相关血液生理指标的季节变化*

魏登邦** 张建梅 魏莲 于红妍 王晓君

青海大学生物学系, 西宁 810016

摘要 高原鼯鼠是终生生活于地下封闭洞道中的一种啮齿动物。为了探讨高原鼯鼠对低氧和高二氧化碳环境的适应机制, 对春、夏和秋三季高原鼯鼠血液生理指标以及心肌和骨骼肌肌红蛋白含量进行了测定。春、夏和秋季高原鼯鼠动脉血和静脉血 pH 值分别为 7.44 ± 0.09 、 7.44 ± 0.05 、 7.51 ± 0.07 和 7.17 ± 0.05 、 7.29 ± 0.07 、 7.35 ± 0.08 , 动脉血 pH 在不同季节没有显著性差异, 静脉血 pH 春季显著低于夏季和秋季。动脉和静脉血二氧化碳分压 (P_{CO_2}) 分别为 47.81 ± 14.50 mmHg、 55.10 ± 13.50 mmHg、 53.00 ± 10.81 mmHg 和 75.17 ± 31.09 mmHg、 75.40 ± 20.21 mmHg、 80.00 ± 17.44 mmHg, 没有季节性差异; 动脉和静脉血氧分压 (P_{O_2}) 分别为 76.17 ± 33.24 mmHg、 78.90 ± 16.61 mmHg、 88.67 ± 24.94 mmHg 和 7.34 ± 4.07 mmHg、 10.60 ± 2.76 mmHg、 10.33 ± 3.56 mmHg, 没有季节性差异; 动脉和静脉血血氧饱和度 (SaO_2) 分别为 $92.71\% \pm 5.00\%$ 、 $94.70\% \pm 3.65\%$ 、 $96.00\% \pm 4.38\%$ 和 $4.27\% \pm 3.03\%$ 、 $9.01\% \pm 5.26\%$ 、 $9.67\% \pm 6.02\%$, 动脉血 SaO_2 没有季节性差异, 而静脉血 SaO_2 春季显著低于夏季和秋季。血液红细胞数 (RBC)、血红蛋白 (Hb) 和红细胞压积 (HCT), 从春季到冬季依次增加, 并具有显著性差异, 血清诱导型一氧化氮合成酶 (iNOS) 活力随着夏季洞道中二氧化碳浓度的增加而显著提高。心肌和骨骼肌肌红蛋白 (Mb) 含量春季显著高于夏季和秋季, 红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸 (2, 3-DPG) 含量秋季显著高于春季和夏季。上述结果表明: 随着洞道中氧气和二氧化碳浓度的季节波动, 高原鼯鼠通过调节氧转运有关的功能蛋白含量以及氧代谢有关的生理机制维持组织的氧平衡 [动物学报 52(5): 871-877, 2006]。

关键词 高原鼯鼠 血液生理指标 低氧高二氧化碳 肌红蛋白

Seasonal changes in blood physiological parameters related to adaptation to hypoxia-hypercapnia in plateau zokors*

WEI Deng-Bang**, ZHANG Jian-Mei, WEI Lian, YU Hong-Yan, WANG Xiao-Jun

Department of Biology, Qinghai University, Xining 810016, China

Abstract Plateau zokors *Myospalax baileyi* are one of blind subterranean mole rats. To explore plateau zokors adapting mechanisms to the hypoxic-hypercapnic environment, its blood physiological parameters and the content of myoglobin in cardiac and skeletal muscle were analyzed in spring, summer and autumn seasons. The results indicated that pH of arterial blood and venous blood of plateau zokors in spring, summer and autumn seasons were 7.44 ± 0.09 , 7.44 ± 0.05 , 7.51 ± 0.07 and 7.17 ± 0.05 , 7.29 ± 0.07 , 7.35 ± 0.08 respectively. Arterial blood pH had no obvious difference, but pH of venous blood in spring significantly lower than that in summer and autumn. Arterial blood and venous blood P_{CO_2} were 47.81 ± 14.50 mmHg, 55.10 ± 13.50 mmHg, 53.00 ± 10.81 mmHg and 75.17 ± 31.09 mmHg, 75.40 ± 20.21 mmHg, 80.00 ± 17.44 mmHg in spring, summer and autumn respectively. It was without obvious seasonal difference. Arterial blood and venous blood P_{O_2} were 76.17 ± 33.24 mmHg, 78.90 ± 16.61 mmHg, 88.67 ± 24.94 mmHg and

2006-03-06 收稿, 2006-05-18 接受

* 国家自然科学基金资助 (No. 30460044) [This research was funded by the National Natural Science Foundation of China (No.30460044)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: weidengbang@163.com

© 2006 动物学报 Acta Zoologica Sinica

7.34 ± 4.07 mmHg, 10.60 ± 2.76 mmHg, 10.33 ± 3.56 mmHg in spring, summer and autumn respectively. It had no obvious seasonal difference. Arterial blood and venous blood SaO₂ were 92.71% ± 5.00%, 94.70% ± 3.65%, 96.00% ± 4.38% and 4.27% ± 3.03%, 9.01% ± 5.26%, 9.67% ± 6.02% in spring, summer and autumn respectively. It was without obvious seasonal difference in arterial blood, but SaO₂ of venous blood in spring significantly lower than that in summer and autumn. From spring to autumn, RBC, Hb and HCT in blood of plateau zokors significantly increased in seasonal order. The activities of iNOS in serum of plateau zokors were increased markedly with increase of carbon dioxide concentration in burrows in summer. In cardiac muscle and skeletal muscle of plateau, the content of Mb was increased obviously in spring. The content of 2, 3-DPG in erythrocyte of plateau zokor was increased obviously in autumn. In conclusion, with seasonal fluctuation of oxygen and carbon dioxide in burrows, plateau zokors maintained oxygen homeostasis of their tissues by regulated the content of functional proteins related to transport oxygen and the physiological mechanisms related to metabolisms of oxygen [Acta Zoologica Sinica 52 (5): 871–877, 2006].

Key words Plateau zokor, *Myospalax baileyi*, Blood physiological parameter, Hypoxia-hypercapnia, Myoglobin

高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*) 是一种终生生活于地下封闭的洞道中的啮齿动物, 隶属于仓鼠科 (Cricetidae) 鼯鼠属 (*Myospalax*), 广泛分布于青藏高原东部海拔 2 800–4 200 m 的地区, 是青藏高原特有种之一 (樊乃昌、施银柱, 1982)。高原环境的显著特点是高寒、缺氧, 年平均气温为 -4℃–8℃, 日平均气温 ≤ 0℃ 的日数在海拔 2 000–4 000 m 的地区为 4–6 个月, 平均气压为 500 mmHg 左右 (青海省气象局提供), 这些因素直接和间接地影响着高原鼯鼠洞道中氧和二氧化碳含量。Shams et al. (2005) 通过研究 *S. galili* (分布于以色列潮湿的加利利山较高处)、*S. golani* (分布于以色列半干旱的高兰高原)、*S. carmeli* (分布于以色列温暖潮湿的加利利山较低处) 和 *S. judaei* (分布于约旦河谷、加利利山以西的沿海平原) 等地下鼠洞道气体的变化发现地下鼠洞道内氧和二氧化碳含量随降雨和土质的不同而大幅度波动: 在降雨季节, 黏土洞道内二氧化碳最高含量达 6.1%, 最小氧含量为 7.2%; 而在干旱季节, 沙土洞道中二氧化碳含量只有 0.43%, 氧含量高达 18.9%。并且地下鼠洞道中氧和二氧化碳含量随洞道深度不同发生显著的变化, 洞道越深氧含量越少, 二氧化碳含量越高 (Maclean, 1981)。研究表明, 在地面下约 18 cm 的高原鼯鼠洞道中氧和二氧化碳含量不同时期具有明显的差异: 在降雨较多的草盛期洞内氧含量为 17.04%, 二氧化碳含量高达 1.46%; 而在降雨较少的草返青期洞内氧含量为 18.02%, 二氧化碳含量为 0.22% (曾绍祥等, 1984)。由于极端环境气候因素的影响, 高原鼯鼠必需在地层深处的洞道 (70–250 cm) 度过漫长而寒冷的季节 (上年 11 月–下年 3 月) (樊乃昌、谷守勤, 1981)。在此阶段, 地表冻土层厚达 30–40 cm, 地表浅层温度很低, 高原鼯鼠挖掘取食活动停止, 依靠秋季储藏的食物生活。此时土壤通气状况

最差, 加之生活在地层深处的洞道, 推测洞内氧含量更低而二氧化碳含量很高。因此, 高原鼯鼠洞道中氧气和二氧化碳含量在不同季节波动幅度可能更大。

由于长期适应低氧高二氧化碳的洞道环境, 地下鼠对低氧高二氧化碳具有很强的耐受性。研究表明, 地下鼠在安静状态下肺通气很低, 轻度低氧高二氧化碳并不引起肺通气增加, 只有当氧分压 P_{O₂} < 41 Torr 和二氧化碳分压 P_{CO₂} > 35 Torr 时, 肺通气才有所增加 (Arieli and Ar, 1979; Widmer et al., 1997)。3% 氧和 15% 二氧化碳条件下, 地下鼠在生存 14 h 机体没有任何损伤, 而褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 在 2–4 h 后死亡 (Arieli and Nevo, 1991; Shams et al., 2004)。刘国富等 (1985) 研究发现, 高原鼯鼠组织乳酸脱氢酶活力显著低于大白鼠、小白鼠和同地区的高原鼠兔。因此, 我们推测高原鼯鼠虽然生活在氧含量低而二氧化碳很高的封闭洞道中, 但机体内并不缺氧, 高原鼯鼠机体内可能具有一些特殊的获取氧的生理生化机制。为了探讨高原鼯鼠对洞道低氧高二氧化碳 (Hypoxia-hypercapnia) 环境的适应机制, 本文就春夏秋三季高原鼯鼠血液参数、氧运输有关功能蛋白表达量和生理机制等进行了研究。

1 材料与amp;方法

1.1 实验动物

分别在春季 (2005 年 4 月 20 日、4 月 23 日和 4 月 27 日)、夏季 (2005 年 6 月 10 日、6 月 15 日和 6 月 20 日) 和秋季 (2005 年 9 月 17 日、9 月 23 日和 10 月 2 日) 捕获高原鼯鼠若干只, 排除受伤、病态以及体重过大或过小的鼠, 每季选择 25 只, 体重为 200–250 g。捕获地点位于青海省湟中县海拔 3 200 m 的山区, 经我们测定本地区气压为 510 mmHg。

1.2 动物处理

经对生境现场(湟中县, 海拔3 200 m)采集的血样(样本量为5只), 运回西宁青海大学(海拔2 300 m)在洞外饲养24 h后采集的血样(样本量为7只), 以及运回西宁青海大学(海拔2 300 m)后, 在饲养箱土壤洞内饲养24 h后采集的血样(样本量为10只)的血气进行了比较, 发现血气分析的结果没有显著差异。所以为了实验方便, 后期所有实验都在实验室进行。根据高原鼯鼠在土壤中挖掘洞道并封闭洞口的生态习性, 捕获后立即放入预先置入其生境土壤的饲养箱内, 当天运回实验室, 在实验室饲养箱内土壤封闭洞道中适应24 h后进行实验。

1.3 实验方法

1.3.1 血气分析 将高原鼯鼠从饲养箱土壤中挖出, 立即用5%的戊巴比妥钠腹腔注射麻醉, 剂量为50 mg/kg体重。动物麻醉后剥出颈动脉, 用日本进口真空采血器从颈动脉采取动脉血1 ml, 然后打开胸腔, 从右心室采取静脉血1 ml, 用GEM Premier 3000(美国)血气分析仪分析。

1.3.2 血常规分析 动物麻醉后, 断头采血1 ml, 用EDTA_{K₂}抗凝, 用SF-3000(美国)血常规分析仪分析红细胞数(Red blood corpuscle, RBC)、血红蛋白(Hemoglobin, Hb)含量、红细胞压积(Hematocrit, HCT)和平均红细胞体积(Mean corpuscular volume, MCV)。

1.3.3 红细胞2, 3-DPG含量分析 动物麻醉后, 断头采血3 ml, EDTA_{K₂}抗凝血, 离心(4 000 r/min)分离血浆。2, 3-DPG测定采用Bartlett(1959)方法, 略有修改。血液经离心分离血浆后用3倍量的0.9%氯化钠溶液将红细胞洗两遍, 去掉软层。吸取中层红细胞0.5 ml, 加去离子水1.7 ml, 振荡后再加入70%三氯醋酸0.3 ml, 搅拌、离心、过滤, 得无蛋白滤液。所有实验动物的滤液都是当天制取, 并放置在0℃以下。取无蛋白滤液0.1 ml于10 ml试管内, 再加入0.01% (W/V)变色酸浓硫酸溶液3.9 ml。然后在30%氯化钙盐浴内加热(100±2℃)2 h, 用光程为1 cm的比色杯, 在波长为690 nm下比色测定。

1.3.4 血清总一氧化氮合酶活力分析 动物麻醉后, 断头采血2 ml不加抗凝剂血, 在4 000 r/min离心制备血清, 按试剂盒(南京建成生物工程研究所)说明进行测定总一氧化氮合酶活力(Total ac-

tivity of nitric oxide synthase, T-NOS)和诱导性一氧化氮合酶活力(Activity of inducible nitric oxide synthase, iNOS)。

1.3.5 心肌和骨骼肌肌红蛋白分析 每只动物取其心脏和肱二头肌, 剪去血管及脂肪, 用冷蒸馏水洗去血污, 用滤纸吸干, 准确称取心肌和骨骼肌各0.5 g, 加入5 ml 0.05 mol/L Tris-HCl缓冲液(pH 7.2)匀浆后高速离心(4℃, 10 000 g)10 min, 上清液用框式微过滤器过滤, 按文献(陈铭等, 1998)测定肌红蛋白(Myoglobin, Mb)含量。

1.4 统计方法

数据用SPSS (Version11.0)统计软件处理, 除体重数据外其余数据在做进一步统计分析前, 采用Levene和Kolmogorov-Smirnov分别检验方差的正态性和同质性。数据符合正态分布并具有同质性, 用One-Way ANOVA进行方差分析, 采用Duncon's多重比较, 数据表示为Means ± SD。

2 结果

通过血气(Blood-gas)分析发现, 高原鼯鼠动脉血(Arterial blood, AB) pH值没有季节性差异($P>0.05$), 春季静脉血 pH值显著低于夏季和秋季($P<0.05$), 夏季与秋季没有显著性差异($P>0.05$) (表1)。但高原鼯鼠动脉血和静脉血(Venous blood, VB)二氧化碳分压(Partial pressure of carbon dioxide, P_{CO_2})没有显著的季节差异($P>0.05$) (表2); 动脉氧分压(Partial pressure of oxygen, P_{O_2})和血氧饱和度(Degree of oxygen saturation, SaO_2)、静脉氧分压、动脉血与静脉血氧分压差(Difference of partial pressure of oxygen,

表1 不同季节高原鼯鼠血液 pH 值

Table 1 Blood pH of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	pH	
		动脉血 Arterial blood	静脉血 Venous blood
春 Spring	10	7.44 ± 0.09 ^a	7.17 ± 0.05 ^a
夏 Summer	10	7.44 ± 0.05 ^a	7.29 ± 0.07 ^b
秋 Autumn	10	7.51 ± 0.07 ^a	7.35 ± 0.08 ^b
		$df=29, F=2.22$	$df=29, F=16.89$

表中值为平均值±标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著(Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean ± SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

表 2 不同季节高原鼯鼠血液 P_{CO_2} 和 P_{O_2} Table 2 P_{CO_2} and P_{O_2} in blood of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	二氧化碳分压 P_{CO_2} (mmHg)		氧分压 P_{O_2} (mmHg)		动静脉氧分压差 $DPO_{(a-v)}$ (mmHg)
		动脉血	静脉血	动脉血	静脉血	
		Arterial blood	Venous blood	Arterial blood	Venous blood	
春 Spring	10	47.81 ± 14.50 ^a	75.17 ± 31.09 ^a	76.17 ± 33.24 ^a	7.34 ± 4.07 ^a	68.82 ± 33.45 ^a
夏 Summer	10	55.10 ± 13.50 ^a	75.40 ± 20.21 ^a	78.90 ± 16.61 ^a	10.60 ± 2.76 ^a	68.30 ± 15.75 ^a
秋 Autumn	10	53.00 ± 10.81 ^a	80.00 ± 17.44 ^a	88.67 ± 24.94 ^a	10.33 ± 3.56 ^a	78.50 ± 23.05 ^a
		$df=29, F=0.77$	$df=29, F=0.69$	$df=29, F=0.45$	$df=29, F=5.53$	$df=29, F=0.37$

表中值为平均值 ± 标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著 (Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean ± SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

DPO) 和血氧饱和度差都没有显著性差异 ($P > 0.05$), 但春季静脉血氧饱和度显著低于夏季和秋季 ($P < 0.05$) (表 2, 表 3)。高原鼯鼠红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸 (2, 3-diphosphoglycerate, 2, 3-DPG) 含量秋季显著增加, 高于春季和夏季 ($P < 0.05$) (表 5)。

高原鼯鼠 RBC、Hb 和 HCT 在春夏秋三季具有显著的差异 ($P < 0.05$), 秋季高于夏季, 夏季

高于春季。红细胞平均体积没有明显的季节差异 ($P > 0.05$) (表 4)。

春季高原鼯鼠心肌和骨骼肌肌 Mb 含量显著高于夏季和秋季 ($P < 0.05$), 夏秋两季之间没有明显的差异 ($P > 0.05$) (表 6)。夏季高原鼯鼠总一氧化氮合酶活力 (T-NOS) 和诱导性一氧化氮合酶活力 (iNOS) 都显著高于春秋两季 ($P < 0.05$), 春秋两季之间没有显著性差异 ($P > 0.05$) (表 7)。

表 3 不同季节高原鼯鼠血液 SaO_2 Table 3 SaO_2 in blood of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	氧饱和度 SaO_2 (%)		动静脉血 氧饱和度差 $SaO_{2(a-v)}$ (%)
		动脉血	静脉血	
		Arterial blood	Venous blood	
春 Spring	10	92.71 ± 5.00 ^a	4.27 ± 3.03 ^a	88.44 ± 6.64 ^a
夏 Summer	10	94.70 ± 3.65 ^a	9.01 ± 5.26 ^b	85.69 ± 5.13 ^a
秋 Autumn	10	96.00 ± 4.38 ^a	9.67 ± 6.02 ^b	86.33 ± 4.84 ^a
		$df=29, F=1.15$	$df=29, F=3.46$	$df=29, F=0.62$

表中值为平均值 ± 标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著 (Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean ± SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

表 4 不同季节高原鼯鼠血常规

Table 4 Blood indices of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	红细胞数 RBC ($N \times 10^{12}/L$)	血红蛋白 Hb (g/L)	红细胞压积 HCT (%)	红细胞平均体积 MCV (fL)
春 Spring	10	7.15 ± 0.70 ^a	130.56 ± 11.58 ^a	40.74 ± 4.23 ^a	57.07 ± 3.70 ^a
夏 Summer	12	8.17 ± 0.59 ^b	148.08 ± 9.43 ^b	46.05 ± 2.98 ^b	56.38 ± 2.11 ^a
秋 Autumn	10	9.01 ± 0.49 ^c	163.33 ± 8.53 ^c	50.96 ± 2.66 ^c	56.57 ± 1.91 ^a
		$df=31, F=22.02$	$df=31, F=24.84$	$df=31, F=21.34$	$df=31, F=0.19$

表中值为平均值 ± 标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著 (Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean ± SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

表 5 不同季节高原鼯鼠红细胞 2, 3-DPG 含量

Table 5 The contents of 2, 3-diphosphoglycerate in erythrocyte of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	红细胞 2, 3-二磷酸甘油酸 Contents of 2, 3-DPG ($\mu\text{mol/g Hb}$)
春 Spring	12	4.98 \pm 0.99 ^a
夏 Summer	13	4.42 \pm 0.78 ^a
秋 Autumn	8	5.80 \pm 0.86 ^b
$df=32, F=6.09$		

表中值为平均值 \pm 标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著 (Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean \pm SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

表 6 不同季节高原鼯鼠心肌和骨骼肌肌红蛋白含量

Table 6 The contents of Mb in cardiac muscle and skeletal muscle of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	心肌肌红蛋白含量 Content of Mb in cardiac muscle (nmol/g)	骨骼肌肌红蛋白含量 Content of Mb in skeletal muscle (nmol/g)
春 Spring	12	1001.25 \pm 103.25 ^b	781.85 \pm 100.98 ^b
夏 Summer	10	726.50 \pm 54.70 ^a	672.15 \pm 108.88 ^a
秋 Autumn	10	767.33 \pm 88.73 ^a	676.80 \pm 77.31 ^a
		$df=31, F=24.06$	$df=31, F=4.99$

表中值为平均值 \pm 标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著 (Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean \pm SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

表 7 不同季节高原鼯鼠血清一氧化氮 (NOS) 活力

Table 7 Activities of NOS in blood serum of plateau zokor *Myospalax baileyi* in different seasons

分组 Group	样本数 Sample size	一氧化氮合酶活力 Activities of NOS (μml)	
		总一氧化氮合酶活力 T-NOS	诱导性一氧化氮合酶活力 iNOS
春 Spring	21	36.23 \pm 2.86 ^a	12.93 \pm 3.73 ^a
夏 Summer	16	46.59 \pm 2.24 ^b	40.66 \pm 2.62 ^b
秋 Autumn	8	36.61 \pm 6.32 ^a	11.93 \pm 4.77 ^a
		$df=44, F=43.93$	$df=44, F=284.49$

表中值为平均值 \pm 标准差, 同一列不同上标的平均值之间表示差异显著 (Duncon's 检验, $\alpha=0.05$)。

Values are given as Mean \pm SD. Means with different superscripts are statistically different in same rank (Duncon's) test, $\alpha=0.05$.

3 讨 论

在春夏秋三季, 高原鼯鼠洞道内氧气和二氧化碳含量分别为 18.02%、17.04%、18.43% 和 0.22%、1.46%、0.81% (王祖望等, 1979), 氧气含量没有明显的季节变化, 但二氧化碳的季节变化非常显著。血气分析表明, 高原鼯鼠动脉血 pH、 P_{O_2} 、 P_{CO_2} 和 SaO_2 没有显著的季节差异, 静脉血 P_{O_2} 和 P_{CO_2} 也没有显著的季节差异, 但春季高原鼯鼠静脉血 pH 和 SaO_2 显著低于夏季和秋季。这可能是春季为完成繁殖和获得食物, 高原鼯鼠进行大量的挖掘活动 (樊乃昌、谷守勤, 1981), 因此组织糖酵解水平较高 (未发表结果, 魏登邦等, 2006), 引起静脉血 pH 和 SaO_2 的下降。本文研究结果表明, 随着季节变化和洞道气体含量的波动, 高原鼯鼠氧代谢有关生理指标也发生着季节性变化。研究发现, 从春季到秋季, 高原鼯鼠血液 RBC、Hb 浓度和 HCT 依次显著增加, 这可能与不同季节高原鼯鼠挖掘活动量和洞道气体含量的变化有关。在冬季, 高原鼯鼠生活于离地面 70 - 250 cm 深处的洞道中, 挖掘活动停止 (樊乃昌、谷守勤, 1981), 可能处于冬睡状态 (在实验过程中观察到这一现象), 代谢明显下降, 氧耗量减少。虽然此时洞道氧气含量可能最低, 二氧化碳含量最高, 但足够满足机体对氧的需求, 表现出春季高原鼯鼠血液 RBC、Hb 浓度和 HCT 在春、夏、秋三季中最低, 这种生理现象也可能与洞道的高二氧化碳浓度有关。近年来的研究发现, 不同浓度低氧和高二氧化碳的协同作用具有双重效应, 严重低氧高二氧化碳引起红细胞增多, 血粘度增大, 因而引起右心肥大, 肺动脉高压和内皮功能的损伤; 而在一定浓度范围内, 低氧和高二氧化碳协同, 不仅有利于血气的改善和血流动力学的好转, 并能抑制低氧引起的血管重建和细胞增殖, 防止低氧引起的器官损伤 (喻林升等, 1998; 谢永宏等, 2005; Ooi et al., 2000), 这需要进一步深入研究。随着春季高原鼯鼠繁殖季节的到来, 其挖掘活动达到高峰, 此时由于血液 RBC 和 Hb 浓度较低, 有氧呼吸不能完全满足机体对能量的需求, 需增加糖酵解过程供能。由于春季高原鼯鼠组织相对缺氧, 从而诱导机体血液红细胞数目的增加和血红蛋白浓度的升高, 表现出夏季血液 RBC、Hb 浓度和 HCT 显著增加。同时由于春季缺氧的刺激, 引起心肌和骨骼肌肌红蛋白含量的增加, 增强了血液运输氧和组织利用氧的

能力。在夏季,虽然高原鼯鼠挖掘活动明显下降,但是由于气温升高,土壤生物代谢活动增强,植物生长旺盛,根系呼吸加强,加之幼鼠尚未分窝,因此高原鼯鼠隧道中氧气含量明显下降,二氧化碳含量显著上升(王祖望等,1979)。在这双重因素的诱导下,进一步表现出秋季高原鼯鼠血液 RBC、Hb 浓度和 HCT 的增加。本文结果表明,随着夏季高原鼯鼠隧道二氧化碳浓度的显著增加,血液中 T-NOS 和 iNOS 活力显著提高,其催化产物一氧化氮(NO)具有扩张微循环的功能(Fagan et al., 1999),有利于血液运输氧。

高原鼯鼠动脉血与静脉血 P_{O_2} 差(平均约为 70.19 mmHg)、动脉血与静脉血 SaO_2 差(平均约为 86.68%)显著高于高原鼠兔(P_{O_2} 差平均约为 30.07 mmHg, SaO_2 差平均约为 43.54% (何加强等,1994)) 和大白鼠(P_{O_2} 差平均约为 24.10 mmHg, SaO_2 差平均约为 19.53% (何加强等,1994))。说明高原鼯鼠尽管生活在低氧高二氧化碳的隧道中,但组织具有非常高的血氧利用率,其体内并不缺氧,同时也提示高原鼯鼠机体具有特殊的获取氧和利用样的机制。血液是运输氧的载体,在一定范围内血液红细胞数和血红蛋白浓度越高、红细胞体积越小,血液运输氧的能力越强。相反,如果血液红细胞数过高,红细胞体积过大,会引起血液黏度增大,血流阻力增加,血液运氧能力下降。与同地区高原鼠兔和大白鼠等相比,高原鼯鼠血液中红细胞数和血红蛋白浓度明显增高,但红细胞比积增加并不明显,血粘度没有大幅度增加,因此提高了血液运输氧的能力(王祖望等,1979;叶润蓉等,1994)。二氧化碳和 2, 3-二磷酸甘油酸都影响血红蛋白在肺部结合氧和在组织释放氧。与二氧化碳相比,2, 3-二磷酸甘油酸对血红蛋白具有较高的亲和力,因此红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸含量越高,就会造成肺部越多的游离血红蛋白不能结合氧;相反,红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸含量越低,动脉血血氧饱和度就越高。组织二氧化碳分压越高,血红蛋白在组织中释放氧量就越多。与同地区高原鼠兔相比,高原鼯鼠红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸含量显著下降(周虞灿等,1984),静脉血二氧化碳分压显著增高(何加强等,1994),这不仅有利于血红蛋白在肺部结合氧,而且有利于血红蛋白在组织释放氧。因此,高原鼯鼠动脉血与静脉血血氧饱和度差大,血氧利用率高。肌红蛋白对氧的亲和力是血红蛋白的六倍(陈铬等,1998)。本

文研究结果表明,高原鼯鼠心肌和骨骼肌具有高浓度肌红蛋白,其含量显著高于大白鼠和小白鼠(魏登邦、马建宾,2001;陈铬等,1998)。这不仅有利于肌肉组织储存大量的氧,而且有利于氧气从血液向组织的扩散。

综上所述,随着高原鼯鼠活动的季节性变化以及隧道内氧气和二氧化碳浓度的波动,其血液红细胞数、血红蛋白浓度、红细胞比积、红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸含量和诱导性一氧化氮合酶活力发生季节性变化,但血液红细胞数的增加并没有引起血粘度的明显增大,隧道内氧气和二氧化碳浓度的波动并没有引起血气的改变;高原鼯鼠血液具有很高的二氧化碳分压,动脉血氧分压和血氧饱和度很高而静脉血氧分压和血氧饱和度很低,动脉血与静脉血血氧饱和度差大,组织血氧利用率高;高原鼯鼠血液红细胞数目多、血红蛋白浓度高、血粘度小,红细胞内 2, 3-二磷酸甘油酸含量低,组织微循环发达,心肌和骨骼肌肌红蛋白浓度高,这不仅有利于血液在肺部结合并运输较多的氧,在组织充分释放氧,而且有利于组织有效摄取氧。因此,高原鼯鼠体内并不缺氧。

参考文献 (References)

- Arieli R, Ar A, 1979. Ventilation of a fossorial mammal *Spalax ehrenbergi* in hypoxic and hypercapnic conditions. *J. Appl. Physiol.* 47: 1 011 - 1 017.
- Arieli R, Nevo E, 1991. Hypoxic survival differs between two mole rat species *Spalax ehrenbergi* of humid and arid habitats. *Comp. Biochem. Physiol. A* 100: 543 - 545.
- Bartlett GR, 1959. Colorimetric assay methods and phosphorylated glyceric acids. *J. Biol. Chem.* 234: 469 - 471.
- Chen M, Yang X, Zhou ZN, 1998. Biochemistry determination method for cardiac muscle myoglobin content. *Chin. J. Appl. Physiol.* 14 (3): 283 - 284 (In Chinese).
- Fagan JM, Rex SE, Hayes-Licitra SA, Waxman L, 1999. L-Arginine reduces right heart hypertrophy in hypoxia-induced pulmonary hypertension. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 254: 100 - 103 (In Chinese).
- Fan NC, Shi YZ, 1982. A revision of the zokors of subgenus *Eospalax*. *Acta Theriologica Sinica* 2 (2): 180 - 199 (In Chinese).
- Fan NC, Gu SQ, 1981. The structure of the tunnel system of the Chinese zokor *Myospalax (fontanieri)*. *Acta Theriologica Sinica* 1 (1): 67 - 71 (In Chinese).
- He JQ, Xu CH, Meng XF, 1994. Comparative analysis in transport and intake of oxygen between pikas *Ochotona curzoniae* and rats. *J. Prev. Med. Chinese PLA.* 12 (6): 431 - 435 (In Chinese).
- Liu GF, Wen DQ, Hu XM, 1985. Lactate dehydrogenase isoenzymes of the pika *Ochotona curzoniae* and the plateau zokor *Myospalax baileyi*. *Acta Theriologica Sinica* 5 (3): 223 - 228 (In Chinese).
- Maclean G, 1981. Factors influencing the composition of respiratory gases in mammal burrows. *Comp. Biochem. Physiol. A* 84: 517 - 522.
- Ooi H, Cadogan E, Sweeney M, Howell K, O'Regan RG, McLoughlin P, 2000. Chronic hypercapnia inhibits hypoxic pulmonary vascular remodeling. *Am. J. Physiol.* 278: H331 - H338.

- Shams I, Avivi A, Nevo E, 2005. Oxygen and carbon dioxide fluctuations in burrows of subterranean blind mole rats indicate tolerance to hypoxic-hypercapnic stress. *Comp. Biochem. Physiol.* DOI: 10.1016/j.cbpa.2005.09.003.
- Shams I, Avivi A, Nevo E, 2004. Hypoxic stress tolerance of the blind subterranean mole rat: expression of erythropoietin and hypoxia-inducible factor 1 α . *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101: 9 698-9 703.
- Widmer HR, Hoppeler H, Nevo E, Taylor CR, Weibel ER, 1997. Working underground: respiratory adaptations in the blind mole rat. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 2 062-2 067.
- Wang ZW, Zheng JX, Han YC, 1979. Studies on gas metabolism of pika *Ochotona curzoniae* and plateau zokor *Myospalax baileyi*. *Acta Zool. Sinica* 25 (1): 75-84 (In Chinese).
- Wei DB, Ma JB, 2001. Comparison of the content of myoglobin and lactate dehydrogenase in cardiac and skeleton muscle of plateau zokor and mouse. *J. Qinghai Univ.* 19 (2): 20-21 (In Chinese).
- Xie YH, Qian GS, Jin FG, Yin ZJ, Zhang Q, Liu FY, 2005. Effects of breathing different air containing 30 ml/L carbon dioxide, 950 ml/L oxygen or a mixture of 30 ml/L carbon dioxide/950 ml/L oxygen on hemodynamics and blood-gas in high-altitude hypoxia dogs. *J. Fourth Military Med. Univ.* 26 (6): 537-570 (In Chinese).
- Ye RR, Cao YF, Bai QH, 1994. Blood indices of plateau pika and relationship with hypoxia adaptation. *Acta Laboratorium Animalis Scientia Sinica* 2 (2): 115-120 (In Chinese).
- Yu LS, Xu Z, Wu ZY, 1998. The study of the endothelin and the pulmonary arteriole ultrastructure in pulmonary hypertension rats induced by hypoxia and hypercapnia. *Chin. J. Appl. Physiol.* 14 (1): 26-29 (In Chinese).
- Zeng JX, Wang ZW, Shi ZX, 1984. Metabolic characteristics and some physiological parameters of mole rat *Myospalax baileyi* in alpine area. *Acta Biologica Plateau Sinica* 3: 163-171 (In Chinese).
- Zhou YC, Liu GF, Wen DQ, 1984. A preliminary study on the red cell 2, 3-diphosphoglycerate in the pika and the zokor. *Acta Biologica Plateau Sinica* 2: 133-137 (In Chinese).
- 陈 铭, 杨 欣, 周兆年, 1998. 心肌肌红蛋白含量的测定方法. *中国应用生理学杂志* 14 (3): 283-284.
- 樊乃昌, 施银柱, 1982. 中国鼯鼠 (*Eospalax*) 亚属分类研究. *兽类学报* 2 (2): 183-199.
- 樊乃昌, 谷守勤, 1981. 中华鼯鼠 (*Myospalax fontanieri*) 的隧道结构. *兽类学报* 1 (1): 67-71.
- 何加强, 许存和, 孟宪法, 1994. 高原鼠兔与平原大鼠血液携氧能力的比较研究. *解放军预防医学杂志* 12 (6): 431-435.
- 刘国富, 温得启, 胡晓梅, 1985. 高原鼠兔和高原鼯鼠乳酸脱氢酶同工酶的初步研究. *兽类学报* 5 (3): 223-228.
- 王祖望, 曾缙祥, 韩永才, 1979. 高原鼠兔和中华鼯鼠气体代谢研究. *动物学报* 25 (1): 75-84.
- 魏登邦, 马建宾, 2001. 高原鼯鼠和小白鼠心肌及骨骼肌肌红蛋白含量和乳酸脱氢酶活性的比较研究. *青海大学学报* 19 (2): 20-21.
- 谢永宏, 钱贵生, 金发光, 殷振杰, 张 箐, 刘福玉, 2005. 不同气体吸入对高原缺氧犬血流动力学及血气的影响. *第四军医大学学报* 26 (6): 537-540.
- 叶润蓉, 曹伊凡, 白琴华, 1994. 高原鼠兔的血象及其与低氧适应的关系中. *中国实验动物学报* 2 (2): 115-120.
- 喻林升, 徐 正, 武宗寅, 1998. 低 O₂ 高 CO₂ 性肺动脉高压大鼠血浆内皮素和肺细小动脉超微结构的研究. *中国应用生理学杂志* 14 (1): 26-29.
- 曾缙祥, 王祖望, 师治贤, 1984. 高山地区高原鼯鼠的代谢特点及若干生理指标的观察. *高原生物学集刊* 3: 163-171.
- 周虞灿, 刘国富, 温得启, 1984. 高原鼠兔和高原鼯鼠红细胞 2, 3-二磷酸甘油酸含量的初步研究. *高原生物学集刊* 2: 133-137.