

# 大绒鼠体温调节和产热特征<sup>\*</sup>

王政昆<sup>\*</sup> 刘璐<sup>\*\*</sup> 梁子卿<sup>\*</sup> 李庆芬 孙儒泳

(北京师范大学生物学系, 北京, 100875)

**摘要:** 大绒鼠为横断山脉地区小型哺乳动物的典型代表; 其体温仅能在 15~30 范围内维持稳定; 在热中性区内, 最低静止代谢率为  $2.71 \pm 0.13 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ , 为其体重预期值的  $203.2 \pm 10.13\%$ ; F-值  $\{(RMR/Me) / (C_m/C')\}$  为  $0.99 \pm 0.05$ ; 在 25 的  $NST_{\max}$  为  $5.18 \pm 0.19 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ ; BAT 重量为  $0.33 \pm 0.05 \text{ g}$ , 为体重的 0.84%, BAT 细胞线粒体的产热活性较高; 肝脏也具有较强的产热活性。大绒鼠的产热特征和体温调节模式很可能反映了横断山地区小型啮齿动物的特征。

**关键词:** 大绒鼠; 产热; 体温调节

**中图分类号:** Q413 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1050 (1999) -04-0276-11

小型哺乳动物的体温调节和产热特征与其能量利用、分配、生活史对策及其进化途径等方面密切相关<sup>[1]</sup>, 反映了动物对环境的适应模式和生理能力, 体现出生物多样性与环境之间相适应的关系<sup>[2]</sup>。

横断山脉地区是我国特有的高山峡谷地区, 哺乳动物种类丰富, 特有种类和古老种类比例高, 被誉为“第四纪冰期动物的避难所”; 同时, 特殊的自然地理条件使该地区成为举世瞩目的“南北动物迁移和扩散的走廊和通道”。独特的动物地理特征可能导致小型哺乳动物出现某些特殊的生理生态适应特征。然而迄今为止关于横断山脉地区小型哺乳动物生理生态适应特征方面的研究尚未见任何报道。

绒鼠 (*Eothenomys*) 是田鼠亚科中一个特殊的类群, 为横断山脉地区的典型代表。其中大绒鼠 (*Eothenomys melitus*) 广泛分布于我国云南的横断山中部地区, 是当地主要害鼠。我们在实验室对捕自横断山地区的大绒鼠的体温调节和产热特征进行了测定, 旨在为探讨该地区小型哺乳动物的生理生态适应特征提供基础材料。

## 1 材料与方法

实验动物捕自云南省剑川县海拔 2 500 m 的灌丛中。该地区位于云岭山脉的中部 (属横断山), 北纬  $26^{\circ}15' \sim 26^{\circ}45'$ , 东经  $99^{\circ}40' \sim 99^{\circ}55'$  境内最高峰为雪邦山 (海拔 4 295 m)。西部山区平均海拔高度在 3 000 m 以上, 地势高差悬殊, 山脉南北走向。年平均气温  $9.1^{\circ}\text{C}$ ; 1 月平均最低温度为  $-4.0^{\circ}\text{C}$ , 7 月平均最高温度为  $24.1^{\circ}\text{C}$ , 低于同纬度平原地区; 气温随海拔高度的增加而显著降低。该地区干湿季节分明, 常冬无夏,

\* 基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39270118); 云南省应用基础研究基金资助项目 (C93100)

\* 现工作单位为云南师范大学生命科学系

\*\* 工作单位为昆明医学院

收稿日期: 1997-05-01; 修回日期: 1999-06-09

表现出明显的温带季风气候特征。

### 1.1 耗氧量测定

采用 Kalabukhov-Skvrtsov 封闭式流体压力呼吸仪进行测定<sup>[3]</sup>。测定静止代谢率 (RMR) 时呼吸室温度控制在 0.5 ℃ 以内。实验持续 1 h 左右, 并在实验前饥饿 2~4 h。在 RMR 测定后, 皮下注射去甲肾上腺素 (NE) 测定动物在 25 ℃ 下的最大非颤抖性产热 (NST<sub>max</sub>)。NE 注射剂量经预备实验确定为 0.8 mg/kg BW, 将注射 NE 后 5 min 内出现的最大持续耗氧量视为动物的 NST<sub>max</sub><sup>[4]</sup>。详细操作见王政昆<sup>[5,6]</sup>。

### 1.2 线粒体制备及生化测定

代谢实验结束后, 于次日断颈处死动物, 迅速取出肝脏和肩胛间褐色脂肪组织 (brown adipose tissue, BAT)。在低温 (4 ℃) 剪碎匀浆。详细制备程序见 Cannon 等和李庆芬等<sup>[7,8]</sup>。

### 1.3 线粒体呼吸活性和酶活性测定

采用铂氧电极-溶氧仪 (中国科学院上海植物生理研究所) 测定线粒体的状态呼吸, 加入 5 μmol ADP 测定状态呼吸和磷/氧比 (P/O); 肝脏线粒体呼吸底物为琥珀酸, BAT 线粒体呼吸底物为  $\beta$ -磷酸甘油。细胞色素 C 氧化酶和  $\beta$ -磷酸氧化酶活性均采用铂氧电极法进行<sup>[9]</sup>。

蛋白质定量采用 Folin-Phenol 法, 以牛血清白蛋白为标准。

以单因子方差分析, 协方差分析, 回归分析等数据处理, 均采用 SPSS 软件包进行。

## 2 结果

### 2.1 个体水平的产热调节

在室温下 (16.0~24.8 ℃), 大绒鼠平均体温为 35.9 ± 8.87 ℃ (N = 99)。经历不同环境温度 (T<sub>a</sub>) 胁迫 1~1.5 h 后, 体温出现不同程度的变化 (表 1)。在冷压范围内 (5~27.5 ℃), 实验后体温 (T<sub>b</sub>) 与环境温度的关系为: T<sub>b</sub> = 34.663 6 + 0.067 T<sub>a</sub> (R = 0.455, P < 0.001, N = 74), 并且实验后体温与实验前体温的改变量 (ΔT<sub>b</sub>) 与环境温度呈显著的正相关: ΔT<sub>b</sub> = -2.166 + 0.115 4 T<sub>a</sub> (R = 0.716 5, P < 0.001, N = 74)。大绒鼠仅能在 15~30 ℃ 范围内保持体温稳定, 在 32.5 ℃ 时出现显著的过热现象。

在环境温度低于 27.5 ℃ 时, 大绒鼠的 RMR 随环境温度降低而显著升高 (图 1), 两者的回归关系为:

$$\text{RMR} = 6.743 - 0.145 T_a \quad (R = -0.848, P < 0.001, N = 74)$$

当 T<sub>a</sub> = 27.5 ℃ 时, 大绒鼠的 RMR 最低, 为 2.71 ± 0.13 ml O<sub>2</sub>/g·h (N = 8), 为 Kleiber 体重预期值的 203.2 ± 10.3 %<sup>[10]</sup>, 为 Hayssen 等预期值的 192 ± 9.68 %<sup>[11]</sup>。对各个温度下测定值经多组比较结果表明。当 T<sub>a</sub> 在 25~30 ℃ 之间时, RMR 差异不显著 (P > 0.05)。因此, 大绒鼠的热中性区为 25~30 ℃; 其理论下临界温度 27.8 ℃, 与实测值十分接近。另外, 在热中性区内, 大绒鼠 RMR 与体重显著相关:

$$\text{RMR} = 5.418 W^{-0.75} \quad (R = -0.733, P < 0.000 1, N = 27)$$

表1 不同环境温度下大绒鼠的体温

Table 1 The body temperature of *E. melitus* at different ambient temperatures

环境温度 Ambient temperatures ( $T_a$ , $^{\circ}\text{C}$ )	体温 Body temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )		T-值 T-value	显著性 Significance
	实验前体温	实验后体温		
5	36.5 $\pm$ 0.24 (12)	35.0 $\pm$ 0.49 (12)	2.28	$P < 0.05$
10	36.4 $\pm$ 0.18 (12)	35.3 $\pm$ 0.36 (12)	2.36	$P < 0.05$
15	36.4 $\pm$ 0.14 (12)	35.6 $\pm$ 0.26 (12)	1.36	$P > 0.05$
20	35.9 $\pm$ 0.23 (12)	36.4 $\pm$ 0.21 (12)	1.06	$P > 0.05$
25	35.6 $\pm$ 0.12 (11)	35.6 $\pm$ 0.23 (11)	0.34	$P > 0.05$
27.5	35.8 $\pm$ 0.12 (8)	36.6 $\pm$ 0.24 (8)	0.59	$P > 0.05$
30	35.5 $\pm$ 0.24 (8)	36.9 $\pm$ 0.18 (8)	1.32	$P > 0.05$
32.5	35.5 $\pm$ 0.15 (10)	37.7 $\pm$ 0.40 (10)	2.11	$P < 0.05$
35	35.8 $\pm$ 0.15 (8)	37.8 $\pm$ 0.23 (8)	3.88	$P < 0.05$

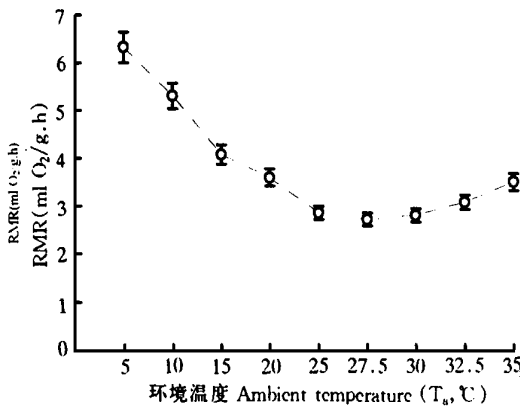


图1 不同环境温度下大绒鼠的静止代谢 (RMR)

Fig. 1 The resting metabolic rate (RMR) of *Eothenomys miletus* at different ambient temperatures

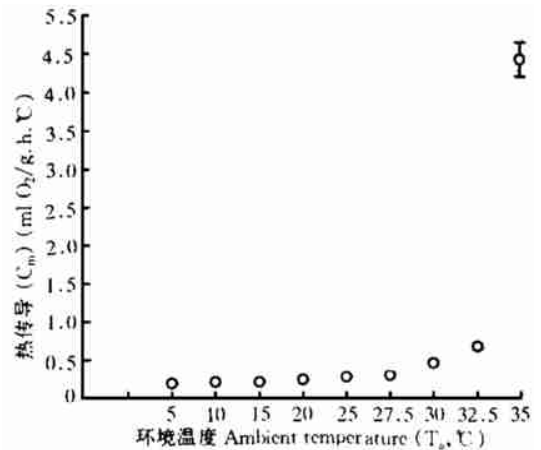


图2 不同环境温度下大绒鼠的热传导

Fig. 2 The thermal conductance ( $C_m$ ) of *Eothenomys miletus* at different ambient temperatures

大绒鼠平均最低热传导 ( $C_m$ ) 为  $0.23 \pm 0.01$  ( $\text{ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^{\circ}\text{C}$ ) ( $N = 74$ ), 分别为 Herried 等 ( $C' =$ ) 和 Bradly 等体重预期值 ( $C' =$ ) 的  $139.9 \pm 6.67\%$  和  $141.7 \pm 6.62\%$  [12,13]。当环境温度低于  $30^{\circ}\text{C}$  时,  $C_m$  随环境温度升高而缓慢上升, 此时  $C_m$  与环境温度的关系为:

$$C_m = 0.1219 + 0.0078T_a \quad (R = 0.7216, P < 0.0001, N = 99)$$

当环境温度超过  $30^{\circ}\text{C}$  后,  $C_m$  迅速上升 (图 2)。在热中性区内, 大绒鼠的 F 值 ( $\text{RMR}/\text{Me}$ ) / ( $C_m/C'$ ) 为  $0.99 \pm 0.05$  ( $N = 27$ ) [14]; 在  $0 \sim 30^{\circ}\text{C}$  范围内, F 值随环境温度上升而降低 (图 3)。

$$F = 4.251 - 0.1178T_a \quad (r = -0.993, P < 0.001, N = 99)$$

在  $25^{\circ}\text{C}$  下, 大绒鼠对注射 NE 具有强烈的代谢反应, 其  $\text{NST}_{\text{max}}$  为  $5.18 \pm 0.19$  ( $\text{ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ )。

$O_2/g \cdot h$ ,  $N = 11$ ), 或  $13.98 \pm 1.2$  ( $ml O_2/h \cdot g^{0.73}$ ); 注射 NE 后体温 ( $35.61 \pm 0.23$ ) 与注射前 ( $35.57 \pm 0.12$ ) 差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

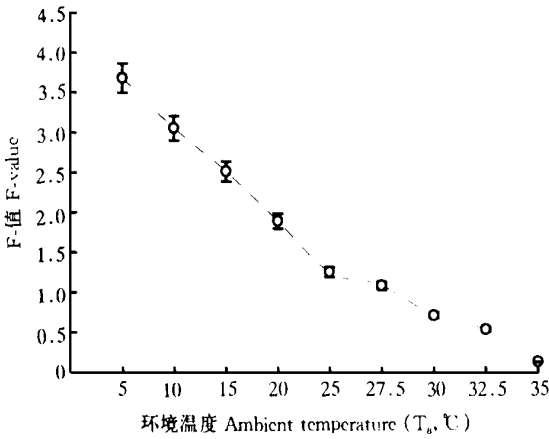


图3 在不同环境温度下大绒鼠的 F 值  
Fig. 3 F-value of *Eohenomys miletus*  
at different ambient temperatures

## 2.2 肝脏和 BAT 的产热特征

大绒鼠肝脏重量为  $2.11 \pm 0.25$  g ( $N = 1$ ), 占体重的  $5.3 \pm 0.41$  %; 总蛋白和线粒体蛋白含量分别为  $76 \pm 3.8$  mg/g 和  $20.5 \pm 1.9$  mg/g; 线粒体状态呼吸为  $35.8 \pm 2.4$  和  $61.3 \pm 4.1$  ( $ng O/mg \text{ protein min}$ ), P/O 为  $1.94 \pm 0.11$ 。细胞色素 C 氧化酶和 -磷酸甘油氧化酶活性分别为  $88.5 \pm 6.4$  和  $35.4 \pm 1.85$ 。

肩胛间 BAT 重量为  $0.33 \pm 0.05$  g ( $N = 11$ ), 占体重的  $0.84$  %; 总蛋白和线粒体蛋白含量分别为  $31.5 \pm 1.4$  mg/g 和  $18.8 \pm 0.6$  mg/g, 细胞色素 C 氧化酶和 -磷酸甘油氧化酶活性分别为  $1731.6$

$\pm 146$  ( $ng O/mg \text{ mit. protein min}$ ) 和  $64.9 \pm 5.4$  ( $ng O/mg \text{ protein min}$ ), 线粒体状态呼吸为  $76.43 \pm 1.6$  ( $ng O/mg \text{ mit. protein min}$ )。

## 3 讨论

啮齿动物都具有较高体温, Bradly 报道了 36 种非田鼠类动物的体温均在  $37$  左右 (转引自 Wunder, 1985)<sup>[13,14]</sup>。实验啮齿动物的体温 (如大白鼠、小白鼠、仓鼠和豚鼠等) 的体温也在  $36 \sim 38.5$  之间, 并且能在较宽的环境温度范围内保持稳定<sup>[15]</sup>; 大多数田鼠类的体温也较高, 并且能在  $2 \sim 34$  范围内维持体温恒定<sup>[14]</sup>。然而大绒鼠的体温虽然与其他啮齿动物相近, 但仅能在  $15 \sim 30$  范围内维持体温基本稳定 (表 1)。小型哺乳动物的体温调节特征往往受到许多因素的影响, 其中包括系统发育地位和生存环境的温度状况<sup>[15,16]</sup>。某些进化地位较特殊的真兽类的体温往往变化较大, 如食虫类中的猬科 (Erinaceidae) 的种类, 马岛猬科 (Tenrecidae), 树鼯科 (Tupaiaidae), 贫齿类, 以及低等灵长类等<sup>[5,17~20]</sup>。这些种类往往都主要分布于热带地区, 外界环境温度变化不十分剧烈, 分布区相对局限, 进化上表现出明显的保守性; 例如仅分布于马达加斯加岛上的 *Microgale* 和 *Geogale*, 它们自从该岛与非洲大陆分离后的 6 千万年以来, 环境条件没有出现剧烈的变化, 仍然保留了与 6 千万年前相似的气候条件, 因此它们的体温调节特征仍然保留了与当时气候状况相适应的特征, 代表了当时食虫类体温调节的模式<sup>[17]</sup>。大绒鼠的情况也可能与此相似, 从化石记录来看, 最早的绒鼠化石发现于第四纪川黔和云南的部分地区<sup>[21,22]</sup>。当时该地区的气候条件为温暖湿润的常绿阔叶林为主体的热带亚热带, 与现代横断山脉地区亚热带湿润常绿阔叶林为主体的生态系统相似。第四纪以来, 由于冰川的活动和云贵高原的抬升, 导致该地区的气候特征向干燥、寒冷

的方向演化,使许多喜热喜湿的种类逐渐向横断山脉地区退缩,如中华鼯鼠 (*Neotetracus sinensis*)、长尾鼯鼠 (*Sorirulus leucope*)、灰腹鼠 (*Rattus eha*)、纹背鼯鼠 (*Sorex cylindricauda*)、玉龙绒鼠 (*E. proditor*) 和中华绒鼠 (*E. chinensis*) 等<sup>[21]</sup>;而且自第四纪以来绒鼠的身体结构并未出现明显的变化,在进化上显示出明显的保守性<sup>[22]</sup>。因此,大绒鼠在体温调节上很可能保留了与当时气候特征相适应的特征,即维持体温稳定的环境温度范围较窄;适应于与当时环境温度相近的环境条件。

大绒鼠在冷压下体温变化幅度小于典型的热带种类,在经历相同时间的低温胁迫后,大绒鼠体温的改变量 ( $T_b$ ) 和环境温度 ( $T_a$ ) 之间的回归斜率 (0.115 4) 小于中缅树鼯 (*Tupaia belangeri*) (0.171 7) 和倭蜂猴 (*Nycticebus pygmaeus*) (0.567 8)<sup>[5,23]</sup>。由此可见大绒鼠的体温调节特征与上述两种典型的热带类型不同。另外,大绒鼠在环境温度高于 30 后,体温迅速升高,32.5 开始出现热死亡,并且死亡率随环境温度的上升而增加。出现死亡的环境温度明显低于中缅树鼯和倭蜂猴<sup>[5,23]</sup>,表明大绒鼠对高温的耐受能力显著低于热带种类。这一特征与分布于南非海拔 3 000 m 的马岛白尾鼠 (*Mystromys albicaudatus*) 相似,后者与大绒鼠的生活环境相似,也为较典型的热带高山环境的种类,它也只能在较狭窄的环境温度范围内 (20 ~ 30 ) 保持体温稳定,耐受高温的能力也较低<sup>[24]</sup>。

大绒鼠在热中性区内的 RMR (Basal metabolic rate, BMR) 水平较高,不仅高于许多非洲干旱半干旱地区的种类,同时也高于许多北方低海拔地区的种类,甚至接近于世居高海拔地区的类型 (表 2)。如分布于青藏高原的根田鼠 (*Microtus oeconomicus*),其 BMR 为体重预期值的 221 %<sup>[25]</sup>;甘肃鼠兔 (*Ochotona cansus*) 为 224 % ~ 237 %<sup>[26]</sup>。同时大绒鼠的 BMR 又高于一些北方低海拔种类,如 *Microtus pennsylvanicus* (141 %)、*M. ochrogaster* (129 %)、*M. richardson* (131 %)、*M. breverii* (110.4 %) 等<sup>[14,27]</sup>。因此,大绒鼠不仅保留了田鼠类具有较高的 BMR 水平,同时也显示出与特殊生存环境相适应的特征,即从大绒鼠分布的纬度来看,虽然低于根田鼠等动物,但是分布的海拔高度却与之相近,随着海拔高度的增加,低温胁迫逐渐增强,这种效应在某种程度上相当于纬度增加,例如横断山脉中部海拔 2 500 ~ 3 500 m 的地区,气温显著低于纬度相同的低海拔地区,同时,出现典型的古北界耐寒种类,如大林姬鼠 (*Apodemus speciosus*)、小林姬鼠 (*A. sylvesticus*)、巢鼠 (*Micromys minutus*) 以及松田鼠 (*Pitimyris irene*)、喜马拉雅旱獭 (*Marmota himalayna*) 等,由于这些典型的北方耐寒种类的出现,表示该地区的动物区系已显示出由东洋界向古北界逐渐过渡的特征。所以大绒鼠具有较高的 BMR 水平与其分布海拔较高、低温胁迫增强有关。这种情况也见于马岛白尾鼠和中缅树鼯<sup>[5,24]</sup>。另外,值得注意的是分布于北非的地中海田鼠 (*M. guentheri*) (138.5 %),分布纬度降低,但其 BMR 水平不趋于降低<sup>[28]</sup>,从而显示出田鼠类具有较高 BMR 水平的特征。由此可见,大绒鼠 BMR 水平上升与其分布海拔较高、低温胁迫较强有关;同时也反映了田鼠类具有较高 BMR 水平的特征。

大绒鼠在热中性区内的静止代谢率与体重显著相关 ( $BMR = 5.418 W^{-0.175}$ )。在哺乳动物中,上述回归关系中的 b 值的大小对于衡量体重在体温调节中的作用具有重要意义。体重越小,体重在产热调节中的作用就越大<sup>[29]</sup>;而且在仓鼠亚科中,不同种类的

BMR 与体重之间具有显著的相关关系，表明体重在该类动物的体温调节中确实起着重要的作用<sup>[29]</sup>。大绒鼠的结果也反映出这一特征，即随体重的减少，体温调节价（即用于体温调节的能量占总能量的比例）增加。另外，体重与 BMR 的相关关系也反映了动物能量代谢特征对生态环境的适应特征<sup>[29,30]</sup>。从大绒鼠的  $b$  值来看，其绝对值小于典型的小型放牧啮齿动物（ $BMR = 2.77 W^{-0.233}$ ）和南美的啮齿动物（ $BMR = 6.04 W^{-0.382}$ ）<sup>[29,30]</sup>。

表 2 一些小型兽类的能学参数

Table 2 The energetic parameters of some small mammals

物种 Species	体重 (BW, g)	BMR (ml O <sub>2</sub> /g·h)	Me (%)	C <sub>m</sub> (ml O <sub>2</sub> /g·h)	C (%)	F	作者 Author
<i>Microtus loicaudus</i>	25			0.181	91.6		Beck and Anthomy <sup>[49]</sup>
<i>M. pennsylvanics</i>	51	1.93	141	0.139	101.5	1.57	Morrison and Ryser <sup>[50]</sup>
<i>M. ochrogaster</i> (W)	48	1.18	129	0.116	81.9	1.58	Wunder et al. <sup>[51]</sup>
<i>M. ochrogaster</i> (W)	38			0.148	90.1	1.43	Wunder et al. <sup>[51]</sup>
<i>M. montanus</i>	31			0.171	96.6		Packard et al. <sup>[52]</sup>
<i>M. richardson</i>	51	1.74	131	0.117	84.8	1.54	Bradly <sup>[18]</sup>
<i>M. guentheri</i>	43.8	1.83	138.8	0.26	175.2	0.79	Banin <sup>[28]</sup>
<i>M. oeconomus</i>	24	3.40	221	0.30	146	1.51	贾西西和孙儒泳 <sup>[25]</sup>
<i>M. breverii</i>	53.1	1.39	110.4	0.152	113	0.98	Kurta and Ferlin <sup>[27]</sup>
<i>Cricetulus migratorius</i>	30.7	1.43	99	0.255	143.3	0.69	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>Xerus inauris</i>	542	0.60	85	0.071	172.6	0.49	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>X. priceps</i>	602	0.57	82.3	0.048	123.1	0.67	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>Cryptomys hottentotus</i>	102	0.68	63.7	0.144	149.3	0.43	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>Gerbillus gerbillus</i>	29.7	1.43	92.2	0.233	128.8	0.76	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>G. pyramidum</i>	53.1	1.0	79.4	0.166	123.3	0.64	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>Sekeelamys calurus</i>	56.9	0.78	63.1	0.18	138.6	0.45	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>Acomys russatus</i>	60	0.75	61.4	0.18	142.4	0.43	Haim and Izhaki <sup>[40]</sup>
<i>Tupaia belangeri</i> (W)	133.7	1.56	155.3	0.145	176.9	0.88	王政昆等 <sup>[5]</sup>
<i>Tupaia belangeri</i> (S)	113.4	1.94	182.6	0.186	199.9	0.88	王政昆等 <sup>[5]</sup>
<i>Nycticebus pygmaeus</i>	310	0.498	63.7	0.08	148	0.43	王政昆等 <sup>[6,23]</sup>
<i>Eothenomys miletus</i>	40.5	2.71	203.2	0.23	139.9	0.99	本研究 present study

在整个冷压范围内（5 ~ 30 ℃），大绒鼠的  $C_m$  基本保持不变，为体重预期值的 139.9%；较典型的北方田鼠类高，接近于许多热带种类的水平（表 2）。与典型的世界高寒地区的 *M. oeconomus*（146%）相接近；而又低于地中海田鼠（*M. guentheri*）（175.2%）<sup>[25,28]</sup>。这种情况似乎表明大绒鼠一方面具有适应海拔高度增加，热辐射增强的散热需要，出现热传导增加的趋势；同时海拔高度的增加，高温胁迫降低（与地中海地区相比较），所以热传导低于地中海田鼠。同时从  $C_m$  随环境温度的变化也可见，当

环境温度高于 30 后, 大绒鼠的  $C_m$  迅速增加 (图 2), 增加的幅度和速度都显著高于中缅树鼩和倭蜂猴<sup>[5, 23]</sup>。尤其是在环境温度高于 32.5 后, 伴随着  $C_m$  的迅速增加, 体温也显著升高 (表 1)。表明大绒鼠已处于明显的过热状态, 死亡率增加。因此, 大绒鼠对高温的耐受能力显著低于中缅树鼩和倭蜂猴。这一结果很可能与大绒鼠和中缅树鼩分布区的演化有关。从第三纪后期以来, 随着青藏高原的隆起, 横断山的形成, 绒鼠属的分布区也逐渐向横断山地区延伸, 其延伸方向基本上从北向南, 并逐渐成为亚洲横断山地区的特殊类群<sup>[21, 22]</sup>。而树鼩科则主要分布于亚洲南部热带地区, 中缅树鼩是分布最北的一个种。因此, 从历史上来看大绒鼠经历低温胁迫较中缅树鼩多, 对高温的耐受性较弱, 反映在热传导上, 就表现为出现过热的温度或热传导显著增加的环境温度较低。而且这一特征也与大绒鼠现在分布条件适应, 即主要分布于南北动物交汇的横断山地区, 既比典型的北方古北界种类耐受高温的能力强, 而又较典型的热带种类耐受高温的能力弱。体现出明显的过渡性, 只不过大绒鼠比中缅树鼩更接近于北方种类。

F- 值是衡量动物体温调节能力的一个重要指标, 其大小等于代谢预期比 (RMR/ME  $\times 100\%$ ) 与热传导预期比 ( $C_m/C' \times 100\%$ )。可以作为衡量在不同温度下动物产热与散热之间的相对大小。对于体重小于 100 g 的哺乳动物而言, 要维持体温恒定, F- 值必须大于 1.0<sup>[31]</sup>。大绒鼠在热中性区内的 F- 值仅为  $0.99 \pm 0.05$ , 十分接近上述标准。同时, 大绒鼠的 F- 值也低于许多北方田鼠类, 如 *M. pennylvanicus* (1.57)、*M. ochrogaster* (1.58, 1.43)、*M. richardson* (1.54) 等; 然而又较分布于以色列的 *M. guentheri* (0.79)、各种沙鼠、*Acomys russatus* (0.43) 等典型的热带种类高。因此, 它维持体温恒定的能力有限, 在低温或高温下体温稳定性降低 (表 1)。另外, 从 F- 值随环境温度变化情况来看, 可分为 3 种情况: 在环境温度低于 25 时, F- 值随环境温度的降低而显著升高, 表明在此温度范围内, 由于  $C_m$  基本保持不变 (图 2), 低温刺激化学产热增加 (RMR), 维持体温恒定; 在热中性区内, F- 值的变化不显著, 但当环境温度超过 32.5 后, F- 值迅速降低, 并趋于 0。表明大绒鼠在高温下调节体温的能力较差, 动物处于严重的过热状态。所以, F- 值随环境温度变化情况与其体温变化趋势相同。由此可见, 高温很可能是限制大绒鼠向南扩散的主要环境因子。

$NST_{max}$  在小型哺乳动物抵抗低温胁迫、提高在低温下生存能力上具有重要的意义<sup>[32, 33]</sup>。动物经历低温胁迫越多, 其  $NST_{max}$  也就越强<sup>[4, 34, 35]</sup>。大绒鼠的  $NST_{max}$  为  $5.18 \pm 0.19$  ml  $O_2/g \cdot h$  ( $13.98 \pm 1.2$  ml  $O_2/h \cdot g^{0.73}$ )。与典型北方种类相比较并不高, 如黑线毛足鼠 (*Phodopus sugorus*) (6.5)、*M. ochrogaster* (5.8)、*Peromyscus leucopus* (8.0) 等<sup>[11, 36, 37]</sup>。尤其是与绒鼠属亲缘关系较近的鼯鼠属 (*Clethrionomys*) 的种类, 它们在第四纪与绒鼠属基本是同域分布<sup>[22]</sup>, 在之后的 100 万年间逐步演化为典型的北方耐寒类型,  $NST_{max}$  水平显著提高, 如生活在北美阿拉斯加的红背鼯鼠 (*Clethrionomys rutilus*)  $NST_{max}$  冬季高达 18.7, 夏季为 6.8<sup>[38]</sup>, 广泛分布于欧洲大陆的欧鼯鼠 (*C. glarepus*) 的  $NST_{max}$  也显著高于大绒鼠<sup>[38]</sup>。另一方面, 大绒鼠的  $NST_{max}$  水平又高于大多数非洲热带种类, 如 *Gerbillus gerbillus* (4.15)、*G. allenllus* (1.74)、地中海地区的 *M. guentheri* (3.06)<sup>[40]</sup> 同时也显著高于中缅树鼩 { (2.57 (冬季), 2.21 (夏季)) }<sup>[6]</sup>。

因此，大绒鼠的  $NST_{max}$  水平很可能与其对横断山特殊生存条件的适应有关，即横断山地区既没有极地、亚极地的寒冷，又无非洲热带干旱半干旱及地中海地区种类的炎热和干燥，这就使得大绒鼠的  $NST_{max}$  水平正好处于两者之间，高于非洲热带和地中海地区种类的水平，而低于北方和极地地区种类的水平。这也许正是横断山小型兽类的  $NST_{max}$  特征。同时也很可能是限制其向北方更为寒冷地区扩散的主要因素。

在小型哺乳动物产热调节中，肝脏的产热能力占有重要的地位<sup>[41,42]</sup>；动物的 BMR 水平很可能与肝脏的氧化能力有密切关系<sup>[43,44]</sup>。因此常作为衡量强制性产热的重要指标<sup>[15]</sup>。大绒鼠肝脏的总蛋白和线粒体蛋白含量并不高，均较中缅树鼩低<sup>[6]</sup>，同时肝脏线粒体氧化能力（状态 I、状态 II 呼吸）与中缅树鼩的水平相近，这一特征至少说明大绒鼠的 RMR（或 BMR）在体温调节中的作用较强。这一特征与中缅树鼩的情况相似，后者也表现为强制性产热在体温调节中的作用较强。同时也表明大绒鼠 BMR 水平增高，在一定程度上与肝脏氧化能力增强有关。

与大绒鼠  $NST_{max}$  较高相应，其 BAT 重量也相应增加。这一特征与经历低温越多、BAT 的相对重量越大有关的结论相同<sup>[4,45]</sup>。但是，大绒鼠 BAT 的相对重量（0.84%）又较典型的北方种类小，如为 *Cricetus cricetus* 为 1.59%，*Peromyscus* sp. 为 1.24%，*Phudopos surgorus* 为 3.47%，*Clethrionomys glareolus* 为 2.1%，*Apodemus flavicollis* 为 1.24%<sup>[39,46~48]</sup>。但大绒鼠 BAT 重量却比中缅树鼩高<sup>[6,23]</sup>。另外大绒鼠 BAT 总蛋白和线粒体蛋白含量、细胞色素 C 氧化酶及  $\alpha$ -磷酸甘油氧化酶活性也都显著高于中缅树鼩。表明大绒鼠 BAT 细胞的产热能力和活性均显著高于中缅树鼩。这些特征的变化与大绒鼠的  $NST_{max}$  变化趋势一致。

## 参 考 文 献

- [1] Tomasi T E, Horton T H. Mammalian Energetics: Interdisciplinary views of metabolism and reproduction [M]. Ithaca and london: Comdtock Publishing Associats, 1992. 1~276.
- [2] McNab K B. Energy expenditure and consevation in frigidorous and mixed-diet carnivorans [J]. *J Mammal*, 1995, **76** (1): 206~222.
- [3] Gorecki A. Kalabukhov-skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodzinski W, Klekowski R Z, Duncan A eds. IBP Handbook No. 24, Methods for Ecological Bioenergetics [C]. Published for the International Biological Programme by Blackwell Scientific Publications, Edinburgh and Melbourne. 1975. 309~313.
- [4] Jansky L. Nonshivering thermogenesis and its thermoregulatory significance [J]. *Biol Rev*, 1973, **48**: 85~132.
- [5] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬, 房继明. 中缅树鼩静止代谢率研究 [J]. 北京师范大学学报 (自然科学版), 1994, **30** (3): 408~414.
- [6] 王政昆, 李庆芬, 孙儒泳. 中缅树鼩非颤抖性产热及细胞呼吸特征 [J]. 动物学研究, 1995, **16** (3): 239~248.
- [7] Cannon B, Lindberg W. Mitochondria from adipose tissue: isolation and properties. Methods in Enzymology [C]. Vol. Lx. New York: Academic Press, 1979. 65~78.
- [8] 李庆芬, 李宁, 孙儒泳. 布氏田鼠对低温的适应性产热 [J]. 兽类学报, 1994, **14** (4): 286~293.
- [9] Sundin U, Moore G, Nedergaard J, Cannon B. Thermogenin amount and activity in hamster brown fat mitochondria: effect of cold acclimation [J]. *Am J Physiol*, 1987, **252**: R822~832.



- [10] Kleiber M. The fire of life [M]. Wiley, New York: Academic Press, 1961.
- [11] Heldmaier G, Bockler H, Buchberger A, Klaus S, Puchalski W, Steinlecher S, Wiesenberger R. Seasonal variation of thermogenesis. In: Heller B C et al. eds, Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptation [C]. Elsevier Science Publishing Co. Inc., 1986. 361 ~ 372.
- [12] Herreid C F, Kessel K. Thermal conductance in birds and mammals [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1967, 21: 405 ~ 414.
- [13] Bradley S R, Deaveers D R. A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1980, 65A: 465 ~ 476.
- [14] Wunder B A. Energetics and thermoregulation. In: Tamarin R H ed. Biology of New World *Microtus* [C]. 1985. 812 ~ 843.
- [15] Gordon C J. Temperature regulation in laboratory rodents [M]. Cambridge University Press, 1993. 1 ~ 276.
- [16] Dawson T J. Primitive mammals. In: Whittow G C ed. Comparative Physiology of Thermoregulation Vol. . . . Special Aspects of Thermoregulation [C]. New York and London: Academic Press, 1973. 1 ~ 46.
- [17] Stephenson P J, Racey P A. Reproductive energetics of the Tenrecidae (Mammalia: Insectivora), . . . The large-eared tenrec, *Geogale auriat* [J]. *Physiol Zool*, 1993, 66 (5): 643 ~ 663.
- [18] Bradley S R, Hudson J W. Temperature regulation in the tree shrew *Tupaia glis* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1974, 48A: 55 ~ 60.
- [19] McNab K B. On estimating thermal conductance in endotherms [J]. *Physiol Zool*, 1980, 53 (2): 145 ~ 156.
- [20] Muller E F. Basal metabolic rate in primates: The possible of role of phylogenetic and ecological factors [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1985, 81A (4): 707 ~ 711.
- [21] 丘铸鼎. 呈贡三家村第三纪小型哺乳动物化石 [J]. 古脊椎动物学报, 1984, 22 (4): 281 ~ 293.
- [22] 郑少华. 川黔地区第四纪啮齿动物化石 [M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [23] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬. 倭蜂猴静止代谢率和体温调节研究 [J]. 动物学报, 1995, 41 (2): 149 ~ 157.
- [24] Downs C T, Perrin M R. The thermal biology of the white-tailed rat *Mystromys albicaudatus*, a cricetine relic in southern temperature African grassland [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1995, 110A (1): 65 ~ 69.
- [25] 贾西西, 孙儒泳. 根田鼠的静止代谢率的研究 [J]. 动物学报, 1986, 32 (3): 280 ~ 287.
- [26] 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 高原鼠兔蒸发失水及热能调节 [J]. 兽类学报, 1993, 13 (2): 104 ~ 113.
- [27] Kurta A, Ferkin M. The correlation between demography and metabolic rate: a test using the vole (*Microtus breweri*) and the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) [J]. *Oecologia*, 1991, 87: 102 ~ 105.
- [28] Banin D, Haim A. Metabolism and temperature in the levant vole *Microtus guentheri*: The role of photoperiodicity [J]. *J Ther Biol*, 1994, 19 (1): 55 ~ 62.
- [29] Bozinovic F. Rate of basal metabolism of grazing rodents from different habitats [J]. *J Mamm*, 1992, 73 (2): 379 ~ 384.
- [30] McNab K B. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism [J]. *Functional Ecology*, 1992, 6: 672 ~ 679.
- [31] McNab K B. Body weight and the energetics of temperature regulation [J]. *J Exp Biol*, 1970, 53: 329 ~ 348.
- [32] Heldmaier G, Klaus S, Wiesenberger R. Seasonal adaptation of thermoregulatory heat production in small mammals. In: Bligh J, Voigt K eds. Thermoreceptor and Temperature Regulation [C]. Berlin Springer Press, 1990. 235 ~ 243.
- [33] Carrey C, Florant G L, Wunder B A, Horwitz B. Life in the Cold: Ecological Physiological and Mechanisms [M]. Westview Press, 1979. 65 ~ 78.
- [34] Wunder B A. Strategies and environmental cueing mechanisms of seasonal changes in thermoregulatory parameters of small mammals. In: Merritt J F ed. Winter ecology of small mammals [C]. Pittsburgh, 1984. 165 ~ 172.
- [35] Merritt J. Winter ecology of small mammals [M]. Special Publication No. 10 Carnegie Museum of National History. Pittsburgh, 1986.

- [36] Wunder B A. Mophophysiological indicators of the energy state of small mammals. In: Tomasi T E, Horton T H eds. *Mammalian Energetics: Ineterdisciplinary views of metabolism and reproduction* [C]. Ithaca and London: Comstock publishing Associats, 1992. 1 ~ 276.
- [37] Lynch R G. Seasonal changes in thermogenesis, organ weights and body composition in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus* [J]. *Oecologia*, 1973, 13: 363 ~ 367.
- [38] Feist D D, Rosenmann M. Norepinphrine thermogenesis in seasonally acclimatized and cold acclimated red-backed voles in Alaska [J]. *Can J Physiol Phormacol*, 1978, 54: 146 ~ 153.
- [39] Rafael J, Vsiansky P, Helmaier G. Seasonal adaptation of brown adipose tissue in the Djungarian hamster [J]. *J Comp Physiol B*, 1985, 155: 531 ~ 528.
- [40] Haim A, Izhaki L. The ecological significance of resting metabolic rate and nonshivering thermogenesis for rodents [J]. *J Ther Biol*, 1993, 18 (2): 71 ~ 91.
- [41] Claussen T, Hardeveld C V, Everts M E. Significance of cation teansport in vontrol of energy metabolism and thermogenesis [J]. *Physiol Review*. 1991, 71 (3): 733 ~ 773.
- [42] Porter R K, Brand M D. Body mass dependence of  $H^+$  leak in mitochondria and its relevance to metaolic rate [J]. *Nature*, 1993, 362 (15): 628 ~ 630.
- [43] Brander M D, Coutre P, Else P L, Wihters K W, Hulbert A J. Evolution of energy metabolism [J]. *Biochem J*, 1991, 275: 81 ~ 86.
- [44] Couture P, Hulbert A J. Relationship between body mass, tissue metabolic rate and sodium pump activity in mammalian liver and kidney [J]. *Am J Physiol*, 1995, 268: R641 ~ 650.
- [45] Smith R E, Horwitz B A. Brown fat and thermogenesis [J]. *Physiol Rev*, 1969, 49: 330 ~ 425.
- [46] Chaffee R R, Roberts J C. Temperature acclimation in bird and mammals [J]. *Annu Rev Physiol*, 1971, 33: 155 ~ 202.
- [47] Chaffee R R J, Kaufman W C, Kratochvil C H, Sorenson M W, Conaway C H, Middleton C C. Comparative chemical thermoregulation in cold- and heat-acclimated rondents, insectivores, proprimates and primates [J]. *Federation Proceedings*, 1969, 28 (3): 1029 ~ 1934.
- [48] Klaus S, Heldmaier G, Ricquier D. Seasonal acclimation of bank voles and thermogenic properties of brown adipose tissue itochondria [J]. *J Comp Physiol B*, 1988, 158: 157 ~ 164.
- [49] Beck L R, Anthony R G. Methods and behavioral thermoregulation in the long-tailed vole, *Microtus longicaudus* [J]. *J Mamm*, 1971, 52: 404 ~ 412.
- [50] Morrison P R, Dieterich R, Preston D. Body growth in sixteen rodent species and subspecies maintained in laboratory colonics [J]. *Physiol Zool*, 1977, 50: 294 ~ 310.
- [51] Wunder B A. Yearly differences in seasonal thermogenic shifts of Prairie voles (*Microtus ochrogaster*) [J]. *J ther Biol*, 1978, 3: 98.
- [52] Packard G G. Oxygen consumption of *Microtus montanus* in relation to ambient temperature [J]. *J Mamm*, 1968, 49: 215 ~ 220.

## THERMOGENIC CHARACTERISTICS AND BODY TEMPERATURE REGULATION IN THE ORIENTAL VOLES ( *EOTHENOMYS MILETUS* )

WANG Zhengkun LIU Lu LIANG Ziqing LI Qingfen SUN Ruyong  
( *Biology Department of Beijing Normal University, Beijing, 100875* )

**Abstract:** The oriental voles (*Eothenomys miletus*) is a typical species inhabiting Hengdu-

an mountains region of Yunnan Province. In our paper, we interested in the characteristics of thermoregulation, including the feathers of heat production at individual level, the biochemical mechanisms in liver and brown adipose tissue (BAT). The body temperature ( $T_b$ ) at room temperature (16.0 ~ 24.8 °C) was  $35.9 \pm 0.37$  °C ( $N = 99$ ), Its  $T_b$  was only stable in 15 ~ 30 °C approximately. When the ambient temperature reached 32.5 °C, the animals were hyperthermal obviously. The thermal neutral zone (TNZ) was from 25 °C to 30 °C, and the minimum resting metabolic rate (BMR) was  $2.71 \pm 0.18$  ml  $O_2$ /g·h, which was 213.2 ± 10.3 % of previous predicted by body mass. At the ambient temperature below 27.5 °C, there was a negative relationship between RMR and  $T_a$ , which was be described:

$$RMR = 6.473 - 0.145T_a \quad (T_a: 5 \sim 27.5 \text{ °C}; r = -0.848, P < 0.001; N = 74)$$

The average minimum thermal conductance ( $C_m$ ) was  $0.23 \pm 0.01$  ml  $O_2$ /g·h, which was 141.7 ± 6.6 % of previous predicted by body mass. When the  $T_a$  was below 30 °C,  $C_m$  increased slowly with  $T_a$  increasing, and the relationship of  $C_m$  and  $T_a$  was as follows:

$$C_m = 0.1219 + 0.0078T_a \quad (T_a: 5 \sim 27.5 \text{ °C}; r = -0.7216; P < 0.0001, N = 74)$$

When  $T_a$  was above 30 °C,  $C_m$  increased strikingly. The consumption of oxygen induced by noradrenaline (NE) injected was  $5.18 \pm 0.01$  ml  $O_2$ /g·h ( $N = 11$ ;  $T_a: 25 \text{ °C}$ ). The liver mass was  $2.11 \pm 0.25$  g,  $\frac{\text{Liver}}{\text{BW}} \times 100\%$  was 5.3 % ( $N = 11$ ), the total and mitochondrial protein content were  $76 \pm 3.8$  and  $20.5 \pm 1.9$  mg/g respectively; The activity of cytochrome C oxidase (COX) in mitochondria was  $88.5 \pm 8.4$  (ng O atom/mg mit. protein min). The BAT mass was  $0.33 \pm 0.05$  g,  $\frac{\text{BAT}}{\text{BW}} \times 100\%$  was 0.84 % ( $N = 11$ ), the total and mitochondrial protein content were  $31.5 \pm 1.4$  and  $18.8 \pm 0.05$  mg/g respectively; The activity of cytochrome C oxidase (COX) in mitochondria was  $1731.6 \pm 146$  (ng O atom/mg mit. protein min). The mitochondrial respirations of state was  $76.43 \pm 1.6$  (ng O atom/mg mit. protein min).

In conclusion that the high level of RMR and  $NST_{\max}$  in the voles were related with adapting to altitude environments; the thermogenical capacity of liver was the main factor resulting in its RMR increasing.

**Key words:** Oriental vole (*Eothenomys miletus*); Thermogenesis; RMR;  $NST_{\max}$