

## 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策\*

### III. 甘肃鼠兔的热能调节及高寒地区

#### 小哺乳动物对环境的适应趋同

王德华 王祖望 奉 勇\*\*

(中国科学院西北高原生物研究所)

#### 摘 要

本文对甘肃鼠兔 (*Ochotona cansus*) 的静止代谢率、最小热传导率、热能调节指标(物理热调节指标和化学热调节指标)、褐色脂肪组织的重量及去甲肾上腺素诱导的非颤抖性产热能力等参数进行了季节性测定, 结果表明, 甘肃鼠兔在季节环境变得严酷时, 在适应高寒环境中与同一地区的高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)、根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 及高原麝鼠 (*Myospalax baileyi*) 等非冬眠草食性小哺乳动物具趋同现象: 基础代谢降低, 皮毛隔热能力增强, 化学体温调节占主要地位, 但在代谢特征上劣于栖息地相同的根田鼠。

关键词: 甘肃鼠兔; 热能调节; 基础代谢率; 适应趋同; 生存对策。

甘肃鼠兔个体较小, 营挖洞穴居生活, 主要栖息于高寒草甸金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛中, 种群密度相对较低, 关于其生理学、生态学的研究仅梁杰荣等 (1986) 和王权业等 (1989) 有所涉及。迄今为止, 对于鼠兔属动物能量代谢的研究并不多见, 涉及种类有高原鼠兔 (*O. curzoniae*) (王祖望等, 1979; 1980; 1987; 王德华和王祖望, 1989, 1990)、北美鼠兔 (*O. princeps*) (Johnson 和 Maxell, 1966; MacArthur 和 Wang, 1973; Wunder, 1988) 以及达乌尔鼠兔 (*O. daurica*) (Weiner 和 Gorecki, 1981; 宗浩和夏武平, 1987b)。

为了探讨甘肃鼠兔在高寒环境中的体温调节及生存适应策略, 以及与同一地区的其它小哺乳动物在适应方式上的不同点和趋同现象, 我们对其在自然状态下的静止代谢率 (RMR)、热传导率 ( $C_m$ )、褐色脂肪组织重量 (brown adipose tissue, BAT)、非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 能力及热能调节指标的季节性变化进行了初步研究, 并对高寒地区小哺乳动物适应季节环境的趋同现象进行了分析。

\* 国家自然科学基金资助项目。

\*\* 现在中国科学院昆明生态研究所。承蒙孙儒泳教授审阅文稿, 并提出宝贵建议, 特此致谢。

甘肃鼠兔成体捕自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站附近的金露梅灌丛中,就地在实验室内进行实验。定位站的自然地理概况见夏武平(1982)。实验于1987年6月至1988年4月进行,结果按草返青期、草生长盛期和草枯黄期3个物候期统计(王祖望等,1979),实验期间的气候条件见王德华和王祖望(1989,1990)的报道。

实验采用 Kalabukhov-Skvortsov 封闭式流体压力呼吸器在 0—35°C 的范围内测定动物的耗氧量<sup>1)</sup>(Gorecki, 1975),间隔 5°C,水浴控制呼吸室温度(误差 ± 1°C),每次实验前后用 95 型半导体点温计测量肛温,称量体重。

热传导率(即热散失率)根据牛顿冷却定律简化公式  $C_m = MR / (T_b - T_a)$  (McNab, 1979) 计算,式中  $MR$  为代谢率,  $T_b$  为体温,  $T_a$  为环境温度。最小热传导  $C_m$  为热中性区以下各温度组的平均值。

非颤抖性产热在 15°C 测定,以皮下注射与体重相应剂量的去甲肾上腺素(NE)诱导的最大耗氧量作为 NST 的最大值,NE 剂量约 1.0mg/kg 体重,以 Heldmaier (1971) 的公式  $NE(mg/kg) = 6.6W^{-0.458}$  计算。调节性 NST 通过下式得到  $NST能力 = NST_{max} - RMR(25^\circ C)$  (Heldmaier 等, 1982),注射 NE 后实验再进行约 40min,操作过程与王德华和王祖望(1990)相同。

每个物候期实验结束后,将动物处死,小心取出肩胛部 BAT,在分析天平上称重,精确至 0.01mg,按 BAT 的净重和相对重量(占动物总鲜重的百分比)统计(王德华和王祖望,1989)。

利用直线回归分析环境温度对耗氧量的影响,差异显著性用  $t$  测验。

## 结 果

### (一) 能量代谢

各物候期基础代谢率(RMR)与环境温度的关系见图1。在25°C以下,随着环境温度增加,耗氧量降低,超过25°C,耗氧量开始增加,因此甘肃鼠兔的下临界温度约为25°C,与梁杰荣等(1986)报道的结果一致。25°C时的BMR,草生长盛期最高[2.94 mlO<sub>2</sub>/(g·h)],草枯黄期开始降低(2.65),草返青期又有回升(2.82),草枯黄期动物的BMR比草生长盛期降低了10%(表1)。12月份的BMR比 Kleiber (1961) 期望值高110%,7—8月高137%,因此甘肃鼠兔在严冬季节不仅具较低的代谢率,其超出期望率的值同样较低。甘肃鼠兔代谢率的季节变化形式与同一地区的其它小哺乳动物相似(王祖望等,1979;贾西西和孙儒泳,1986;王德华和王祖望,1990),而与北极-亚北极区等地的一些小哺乳动物,如红背鼯(*Clethrionomys rutilus*) (Feist 等, 1976, 1984)、黄腹田鼠(*Microtus ochrogaster*) (Wunder 等, 1977) 等不同,这些动物冬季代谢率升高。甘肃鼠兔的代谢率同高原鼠兔、高原盼鼠(*Myospalas baileyi*) (王祖望等, 1979) 及根田鼠(*M. oeconomus*) (贾西西和孙儒泳, 1986) 等一样,显著高于其它地区的小哺乳动物的代谢率,BMR是期望值的2.25倍,这可能与适应高海拔、低温寒冷这一特殊生境有关。Hock 和 Robert (1966) 认为生活于高海拔地区的小哺乳动物,抵抗高海拔严寒的主要方式是增加代谢率。

1) 1988年4月部分数据是用 Beckman OM-14 开放式氧气分析仪测定,由于差异不大,在此合并分析。

表 1 甘肃鼠兔的能学参数与其它小哺乳动物的比较

Table 1 Comparison of energetic parameters between *Ochotona cansus* and other small mammals.

种 名 Species	季节及 物候期 Season or phenophase	体重 Average BW (g)	基础代谢率 BMR 实测值 Me (%) <sup>1)</sup> Measured value [mlO <sub>2</sub> /(g·h)]		热传导率 C <sub>m</sub> 实测值 Ce (%) <sup>2)</sup> Measured value [mlO <sub>2</sub> /(g·h·°C)]		PTI <sup>3)</sup>	CTI <sup>3)</sup>	TI <sup>3)</sup>	作者 Authors
甘肃鼠兔 <i>Ochotona cansus</i>	返青期 Green up P.	61.9	2.82	223.9	0.154	121.2	2.1	1.7	3.5	本研究 Present study
	生长盛期 Exuberance P.	56.2	2.94	237.0	0.150	112.3	3.6	1.5	5.3	
	枯黄期 Withering P.	58.2	2.65	225.1	0.145	110.6	2.5	1.9	4.6	
高原鼠兔* <i>Ochotona curzoniae</i>	返青期 Green up P.	138.0	1.67	168.1	0.139	163.2	1.5	2.0	3.0	王祖望等 Wang Zuwang et al. (1979)
	生长盛期 Exuberance P.	117.5	2.15	208.4	0.178	192.7	1.4	1.6	2.3	
	枯黄期 Withering P.	128.7	1.46	144.2	0.119	134.7	1.6	2.4	3.9	
达乌尔鼠兔 <i>Ochotona daurica</i>	夏季 Summer	95.3	0.97	89.2	0.110	112.3	4.2	/	/	宗浩等 Zong Hao et al. (1987) Weiner et al. (1981)
		127.7	1.95	193.1	0.119	141.7	/	/	/	
北美鼠兔* <i>Ochotona princeps</i>	夏季 Summer	109	1.53	146	0.07	78	1.9	1.6	3.1	MacArthur et al. (1973)
根田鼠* <i>Microtus oeconomus</i>	返青期 Green up P.	21.9	3.23	205	0.27	126	5.0	2.6	12.7	贾西西等 Jia Xixi et al. (1986)
	生长盛期 Exuberance P.	25.9	3.56	235	0.31	158	3.7	2.5	9.0	
	枯黄期 Withering P.	23.0	3.42	220	0.28	134	5.0	3.1	15.5	
高原鼠兔 <i>Myospalax baileyi</i>	返青期 Green up P.	241.2	1.32	153.9	0.14	216.2	1.3	/	/	王祖望等 Wang Zuwang et al. (1979)
	生长盛期 Exuberance P.	196.0	1.35	148.7	0.15	211.8	1.1	/	/	
	枯黄期 Withering P.	250.2	1.19	139.0	0.12	190.8	1.1	/	/	

\* NST 数据北美鼠兔根据 Wunder (1988), 高原鼠兔和根田鼠根据王德华等 (1990) 计算。  
NST data according to Wunder (1988), for *Ochotona princeps*, and Wang Dehua et al. (1990) for *Ochotona curzoniae* and *Microtus oeconomus*.

1)  $Me(\%) = (BMR) \times 100 / 3.4W^{-0.25}$ ;

2)  $Ce(\%) = (C_m) \times 100 / 1.0W^{-0.50}$ ;

3) PTI, 物理热调节指标; CTI, 化学热调节指标; TI, 总热能调节指标。

PTI, physical thermoregulatory index; CTI, chemical thermoregulatory index; TI, thermoregulatory index (PTI × CTI).

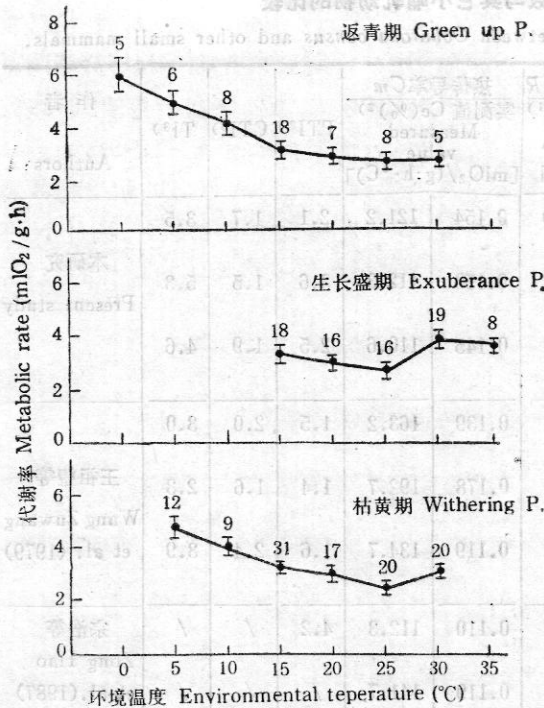


图1 甘肃鼠兔静止代谢率与环境温度的关系  
图中数字为样本数。

Fig. 1 Relationship of resting metabolic rate and ambient temperature for seasonal acclimatized *Ochotona cansus*. Numbers are sample sizes.

## (二) 体温

在化学体温调节区内, 甘肃鼠兔体温的波动幅度(实验前体温与实验后体温之差)在 $-0.95-0.34^{\circ}\text{C}$ 。实验中还发现, 当温度为 $25^{\circ}\text{C}$ 时体温有所上升, 超过 $30^{\circ}\text{C}$ , 甘肃鼠兔的体温急剧上升, 进入过热区, 如在草生长盛期实验温度为 $35^{\circ}\text{C}$ 时, 动物的平均体温由 $37.3^{\circ}\text{C}$ 上升到 $41.2^{\circ}\text{C}$ , 部分动物有死亡现象, 与高原鼠兔(王祖望等, 1979)相似。与王祖望等(1979)报道的地下活动的高原麝鼠相比, 地上活动的甘肃鼠兔、高原鼠兔和根田鼠等耐高温能力较强。

## (三) 热传导率

甘肃鼠兔的热传导率 $C_m$ [ $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h}\cdot^{\circ}\text{C})$ ]草返青期较高(0.154), 草生长盛期居中(0.150), 草枯黄期较低(0.145), 平均值高于高原鼠兔和高原麝鼠, 但低于根田鼠(表1), 比一般哺乳动物高14%, 7—8月高12%, 但12月 $C_m$

为0.137, 仅高5%, 表明甘肃鼠兔无论在冷季还是暖季, 通过皮毛散失热量都较高。

## (四) 热能调节指标

Deavers 和 Hudson (1981) 利用最大热传导与最小热传导的比率作为物理热调节的一个量度, 据此 Tomasi (1985) 认为也可用最大代谢率与最低代谢率的比率作为化学热调节的一个指标, 并且将二者结合起来作为总热能调节的相对指标。据此我们计算了甘肃鼠兔及其它小哺乳动物的热调节指标, 其最大代谢率以 NST 的最大值替代 (Jansky, 1973; Wunder, 1984)。最大热传导以动物在过热区的最高代谢率计算。甘肃鼠兔的物理热调节指标, 草生长盛期最大(3.6), 草枯黄期次之(2.5), 草返青期较低(2.1); 而化学热调节指标则以草枯黄期最大(1.9), 草返青期居中(1.7), 草生长盛期较低(1.5)。总的相对热能调节指标以草生长盛期较高(5.3), 草枯黄期次之(4.7), 草返青期较低(3.5)(表1)。其最大热散失包括蒸发散热, 这是动物在高温时热调节能力的一个组成部分。

## (五) BAT 和 NST

甘肃鼠兔的 BAT 含量草枯黄期较高(净重 610mg, 相对重量 1.18%), 草生长盛期较低(382mg, 0.72%)。NST 能力 [ $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$ ] 草枯黄期较高(2.1), 草生长盛期

较低 (1.3), 草返青期居中 (1.9) (表 2)。如将 12 月值与 7—8 月值比较, BAT 相对重量增加 72%, 净重增加 69%; NST 能力提高 65%, 相对耗氧量的增加 (以 BMR 的百分率表示) 提高 88%, BAT 的变化与高原鼠兔和根田鼠相似 (王德华和王祖望, 1989), NST 的变化形式与根田鼠有些差异, 而更似高原鼠兔 (王德华和王祖望, 1990)。

BAT 是 NST 的主要热源, NST 对于甘肃鼠兔抵抗严寒, 增加对低温的耐受性具有重要意义。夏季气候暖和, 白天温度较高, 加之 BMR 亦较高, 物理热调节较好, 因此 NST 对于热调节的重要性有所下降, 同样 BAT 也随之退化, 在严冬时则发挥不可替代的作用, 表现在甘肃鼠兔冬季的化学热调节能力增加。

高原鼠兔、根田鼠及高原麝鼠的有关能学参数的计算结果一并列于表 1。

表 2 甘肃鼠兔的 BAT 和 NST 的季节性变化

Table 2 Seasonal variations in BAT and NST for *Ochotona cansus*.

物候期 Phenophase	BAT		NST	
	mg( $\bar{X} \pm SE$ )	%BW( $\bar{X} \pm SE$ )	NST <sub>max</sub> -BMR (mlO <sub>2</sub> /g.h)	%BMR
返青期 Green up P.	—	—	1.864 (11)	66 (11)
生长盛期 Exuberance P.	393.5±0.07 (22)	0.724±0.1 (22)	1.322 (20)	45 (20)
枯黄期 Withering P.	590.0±0.05 (22)	1.112±0.09 (22)	2.110 (33)	80 (33)

注: 括号中为样本数。

Note: Numbers in parentheses are sample sizes

## 讨 论

### (一) 甘肃鼠兔对高寒环境的适应特点

甘肃鼠兔的 BMR 是 Kleiber (1961) 期望值的 2.2 倍, 高于同地区的高原鼠兔、高原麝鼠, 仅次于根田鼠 (表 1), 这一方面除了其个体相对较小、散热较多而需更多的能量以维持体温外, 可能与其本身对环境的生理和生化适应特点有关。McNab (1980) 认为具有高代谢周转率的哺乳类, 也显示高的繁殖潜力, 因此使种群增长, 但高寒灌丛中甘肃鼠兔的种群密度却较低。

从已发表的资料看, 兔形目动物的 BMR 相对较高 (MacArthur 和 Wang, 1973; Weiner 等, 1981; 王祖望等, 1979)。表 1 所列几种鼠兔以甘肃鼠兔的代谢率最高, 但下临界温度 (23.8°C) 相对较低, 物理热调节指标较大, 化学热调节指标与北美鼠兔相似, 因此从总体看, 甘肃鼠兔的热能调节较好。

高寒草甸中的几种小哺乳动物, 甘肃鼠兔的体温较高 (37.6°C), 下临界温度较低, 物理热调节指标仅次于根田鼠, 化学热调节指标较低, 总热能调节指标优于高原鼠兔, 次于根田鼠。甘肃鼠兔的热传导率较高, 较根田鼠低, 因此其皮毛隔热能力仅优于根田鼠, 通过热传导等散失的热量较多, 故其物理热调节能力有所发展, 下临界温度降低,

以减少额外的能量消耗。与同一生境的个体较小的根田鼠相比，无论物理热调节还是化学热调节指标，甘肃鼠兔都明显低，其总的热能调节指标也必然较低，因此甘肃鼠兔对环境的适应，除隔热性能较好外，不管在其它方面是否优于根田鼠，其代谢特征处于劣势，但明显优于高原鼯鼠。

暴露在低温条件下，小哺乳动物依靠 NST 产热维持恒温 (Jansky, 1973; Heldmaier 等, 1982)。甘肃鼠兔的 NST 强度 (化学体温调节能力的一个量度) 明显低于同地区的高原鼠兔和根田鼠 (王德华和王祖望, 1990), 亦明显低于 Heldmaier (1971) 报道的冷驯化和季节驯化的温带种类 ( $NST_{max}/BMR = 13.92W^{-0.312}$ ), 夏季是期望值的 38%, 冬季为 51%。

对环境的季节适应, 甘肃鼠兔与同地区的其它小哺乳动物也不尽相同, 如物理热调节指标冬季较低, 热能调节能力降低等, 但 BAT 重量、NST 能力及化学热调节能力等增加。甘肃鼠兔在 15°C 和 25°C 时, 冬季的 RMR、 $C_m$  均下降, 但静止状的维持价在 15°C 时, 冬季和夏季相似, 而在 25°C 时, 冬季明显降低 (表 3), 与高原鼠兔相同, 而与根田鼠有一定差异 (王德华和王祖望, 1990)。

表 3 甘肃鼠兔在 15°C 和 25°C 时各物候期的静止代谢率 (RMR)、热传导 (C) 及维持价 (MC)

Table 3 Resting metabolic rate, thermal conductance and cost of maintenance for *Ochotona cansus* at different phenophase under the condition of 15°C and 25°C.

	返青期 Green up P.	生长盛期 Exuberance P.	枯黄期 Withering P.
15°C RMR[m $lO_2$ /(g.h)]	3.24	3.37	3.32
15°C C[m $lO_2$ /(g.h.°C)]	0.144	0.150	0.146
15°C MC[kJ/(indiv.h <sup>-1</sup> )]	3.95	3.71	3.88
25°C RMR[m $lO_2$ /(g.h)]	2.82	2.94	2.65
25°C C[m $lO_2$ /(g.h.°C)]	0.226	0.247	0.203
25°C MC[kJ/(indiv.h <sup>-1</sup> )]	3.72	3.27	2.94

表 4 矫正体重后四种小哺乳动物冬季和夏季的 BMR、BAT 相对重量及 NST 能力比较

Table 4 Comparison of BMR, relative mass of BAT and NST capacity for four species of small mammals after corrected the effects of body weight during summer and winter.

	BMR[m $lO_2$ /(g.0.73h)]			BAT(%BW <sup>0.73</sup> )			NST[m $lO_2$ /(g.0.73h)]		
	夏 Summer	冬 Winter	增加 Increase (%)	夏 Summer	冬 Winter	增加 Increase (%)	夏 Summer	冬 Winter	增加 Increase (%)
甘肃鼠兔 <i>O. cansus</i>	8.735	7.739	-11	2.18	3.82	75	3.92	6.54	67
高原鼠兔 <i>O. curzoniae</i>	7.787	5.419	-30	1.66	2.96	78	4.01	6.16	54
根田鼠* <i>M. oeconomus</i>	8.571	7.034	-18	0.87	2.07	139	8.07	15.34	90
高原鼯鼠* <i>M. baileyi</i>	5.614	5.285	-6	—	—	—	—	—	—

\* BMR 引自王祖望等 (1979)、贾西西等 (1986) 草盛期及枯黄期数据。

Values of BMR were that of exuberance and withering period from

Wang Zuwang et al. (1979) and Jia Xixi et al. (1989).

高寒草甸4种小哺乳动物的BMR, BAT及NST以 $W^{0.73}$ 矫正体重的影响, 列于表4。由表4可见, 3种地上活动动物的BMR明显高于地下活动的高原麴鼠, 与王祖望等(1979)的观察一致。BAT含量甘肃鼠兔较高, 根田鼠较降, 但后者冬季增加幅度较大; NST能力根田鼠较高, 甘肃鼠兔与高原鼠兔相似, 但在冬季的上升幅度, 甘肃鼠兔高于高原鼠兔, 由此亦可看出高寒草甸小哺乳动物对同一环境的不同适应方式。

## (二) 甘肃鼠兔与同地区的其它小哺乳动物对高寒环境的适应趋同现象

我们的结果与以前的研究结果(王祖望等, 1979; 贾西西和孙儒泳, 1986)都说明, 世居高海拔寒冷地区的小哺乳动物, 无论是地上活动的种类, 还是地下活动种类, 均是较高的代谢率, 并且它们的热传导率也相对较高, 代谢率与热传导的期望值比率除高原麴鼠外, 3种地上活动的种类均大于1, 表明具备良好的热调节能力。

王祖望等(1979)、贾西西和孙儒泳(1986)曾在McNab(1970, 1979), 关于动物的最低代谢率与体重、代谢率与传导率的关系图中补充进高寒地区的种类, 若将甘肃鼠兔的数据补充进去, 并在McNab(1979)最小热传导与体重的关系图中补充进高寒地区4种小哺乳动物的数据, 结果见图2, 图4。

从3个图中可以发现, 4种小哺乳动物各自形成了一个独特的适应区, 有趣的是4种动物共同形成了一个适应区。在图2和图3中, 4种动物的 $C_m$ 与BMR均高于相同大小的哺乳类或同类动物, 图4中, 4种小哺乳动物的共同适应区紧靠温带动物代谢区的右侧, 说明高寒地区小哺乳动物的代谢率亦高于一般哺乳动物或同类动物。Weiner和Gorecki(1981)认为北极及高山地区的小哺乳动物的代谢特点为热中性区较宽, 及BMR

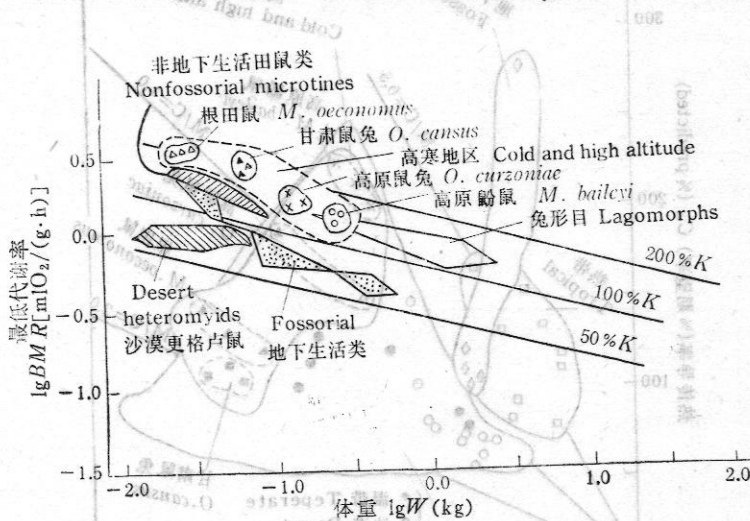


图2 最低代谢率与体重的关系

Fig. 2 Relationship of minimum BMR and body mass. %K, indicating BMR values relative to Kleiber(1961)predicted values.

高于温带相同的种类或其它哺乳类, 我们及其他一些作者的结果支持这一观点。因此栖息在高寒草甸中的小哺乳动物在代谢率和热传导方面, 均表现出对高寒这一特殊生境的共同适应特征。

Wunder(1977)指出, 人们注意到代谢作用的以下两个方面是很重要的, 首先,

动物需足够的隔热能力及产热能力，以维持在低温下正常而不至发生病变；其次，必须满足动物在特定条件下总能量的需求，否则动物将面临饥饿、体重降低甚至死亡，因此动物为在严寒环境中生存，必须能使能量周转并快速产生足够的热量以满足热能调节需

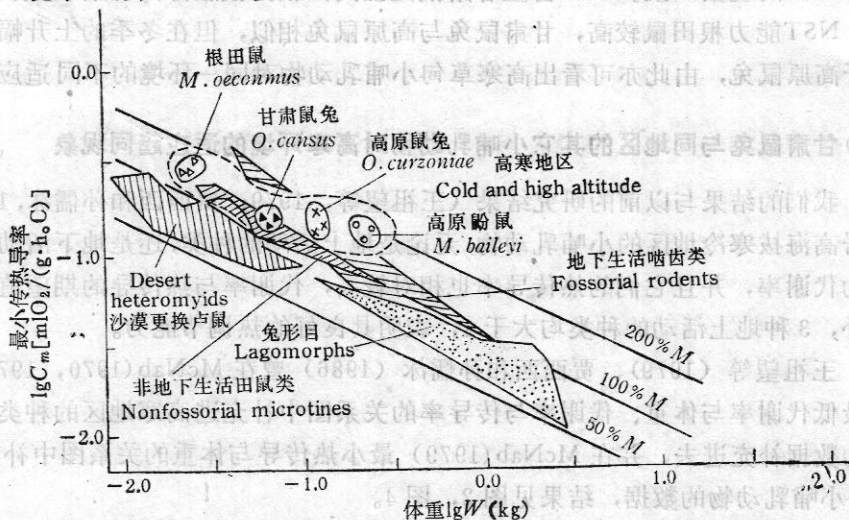


图3 最小热传导与体重的关系

Fig. 3 Relationship of minimum thermal conductance and body mass. %M, indicating  $C_m$  values to Morrison et al(1951) predicted values.

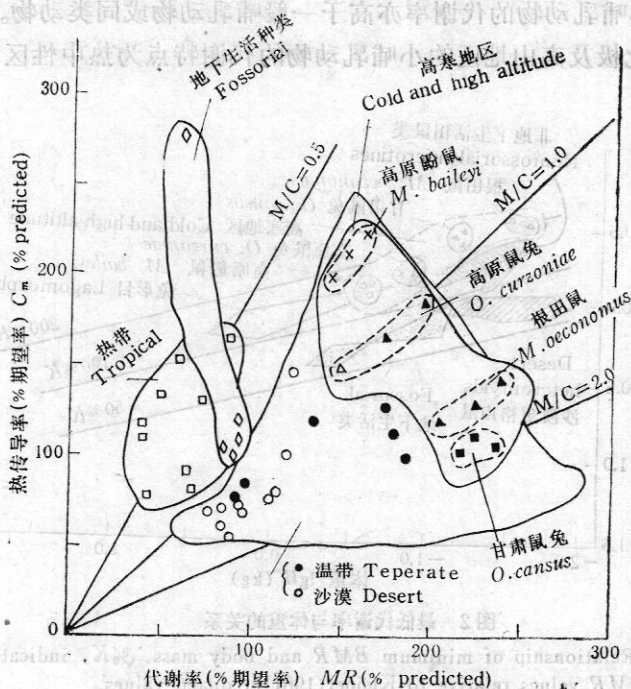


图4 代谢率与热传导的关系

Fig. 4 Relationship of thermal conductance and metabolic rate.

要，同时必须能聚集、消化及同化足够的能量以维持自身的稳定性。

高水平的  $BMR$  可能与最大代谢率向上移动有关 (Wunder 等, 1977), 而高的最大代



谢对于动物增加抗寒能力、增加对寒冷的耐受性是有益的,显然这是一种昂贵的适应方式。动物为在低温下具有一个高产热能力,必须全年保持一个高的能量周转率,4种小哺乳动物的BMR均明显高于Kleiber(1961)期望值(高原鼠兔高出74%,甘肃鼠兔高出123%,根田鼠高出120%,高原麝鼠高出47%)。

4种小哺乳动物体内均含BAT,BAT产热对热能调节起重要作用(王德华和王祖望,1990)。3种地上活动的动物BAT在体内全年均有沉积,注射去甲肾上腺素后耗氧量明显上升,但NST强度( $NST_{max}/BMR$ )均低于温带的哺乳类(Heldmaier,1971;王德华和王祖望,1990),这可能与高寒地区年温差较小、日温差较大有关,动物常年暴露在低温下,每天又经受高温和低温双重压力的胁迫,因此在适应策略上,使NST保持在一定的水平上,即使在夏季也不会大幅度下降而 $C_m$ 又较高的特点。

动物在行为上也有一些适应,据野外观察,动物洞外活动高峰主要在日出和日落,3种地上活动的小哺乳动物主要为昼行性,这恰巧避开了夜间和凌晨的低温和中午的高温;由于其主要天敌,艾虎(*Mustela eversmanni*)和香鼬(*M. altaica*)均为夜行性为主的小型肉食性动物,因此亦可避开被捕食的威胁。洞穴内环境相对比较稳定,可躲避狂风、冰雹等恶劣天气,同时亦可通过聚群,筑巢等行为减少体温与环境温度的差值,有利于贮存热能。

高寒地区非冬眠草食性小哺乳动物与荒漠、热带和亚热带的小哺乳动物相比,其适应特征一般为:①高水平的BMR;②BAT及其产热能力维持在一个相对高的水平,除高原麝鼠不甚清楚外,地上活动种类BAT全年存积;③相对高的热传导率;④除地下鼠外,BMR与 $C_m$ 的期望值比率均大于1;⑤允许体温的适度波动;⑥行为调节的补充。

在季节环境中小哺乳动物的生存可能受其取食及巢穴等微环境温度影响较大,因此在生理、行为及形态解剖特征等方面都有一些适应调节以应付严酷的环境。4种小哺乳动物冬季的BMR及热传导均降低,隔热能力及产热能力增加(王祖望等,1979;贾西西和孙儒泳,1986;王德华和王祖望,1990),能量需求亦发生相应的变化。3种地上活动的小哺乳动物共同的变化趋势是冬季降低能量消耗,如静止状态维持价(表3,王德华和王祖望,1990),同时根田鼠还以降低体重来节省能量需求(王德华和王祖望,1990;Feist,1984;Wunder等,1977)。动物冬季BMR降低,但NST能力增加,对此是一个补偿,冬季BAT增加导致NST增加,化学热调节能力增加。野外观察表明动物在冬季的活动时间明显减少(宗浩和夏武平,1987a;王德华和王祖望,1990),减少了冷暴露的机会。

根据王祖望等(1979,1987)、贾西西和孙儒泳(1986)、曾绍祥等(1980)、王德华和王祖望(1989,1990)及其他一些作者的结果,结合本文的结果,现在已了解的高寒地区小哺乳动物在气候严寒、食物可利用性降低的冬季,其可能的一些适应调节策略列于表5。

需要说明的是动物并非完全利用表中所列对策,表中的增高项和降低项只是一个大体趋势的反映,如体重降低只限于根田鼠,高原鼠兔和甘肃鼠兔等冬季体重并不降低。关于其它方面的适应,如激素水平及受体的变化、内脏器官及心血管循环的变化,以及肌肉、血液及BAT等的生理生化指标的变化,对食物营养条件的季节适应等,尚需进一步

步研究。

表 5 高寒地区 4 种小哺乳动物对冬季严寒胁迫的一些适应调节\*\*

Table 5 Some adaptive adjustments to cold winter stress of small mammals living in high altitude and cold region.

增高项 Item increased	
褐色脂肪组织重量	Mass of brown adipose tissue (BAT) (王德华等,1989)
BAT 线粒体大小	BAT mitochondria size(同上)
BAT 线粒体内嵴数	Cristae numbers in BAT mitochondria(同上)
BAT 细胞脂肪滴密度	Fat droplets densities in BAT cell (同上)
代谢贮存	Metabolic reserve (王德华等, 1990)
非颤抖性产热能力	Capacity of nonshivering thermogenesis(NST)
体脂	Fat content of body (曾缙祥等,1981)
肥满度	Relative fatness
身体热值	Caloric value of body
体温调节能力	Ability of chemical thermoregulation(王祖望等,1979; 王德华等,1990; Present)
皮毛厚度、长度及密度	Thickness of fur and hair length and density (同上)
隔热能力	Insulation ability (同上)
中性温度区范围加宽	Widen the zone of thermal neutrality(同上)
微环境利用	Utilization of microclimate (王德华等, 1990; Present)
利用高能食物	Utilization of high energy food(同上)
聚群行为	Huddling behavior (同上)
降低项 Item decreased	
体重 <sup>1)</sup>	Body weight (王德华等 Wang Dehua 等,1990)
基础代谢率	Basal metabolic rate (BMR)(王祖望等,1979; 贾西西等,1986; Present)
活动时间	Activity time(宗浩等,1987; 王德华等,1990)
维持价	Cost of maintenance(王德华等,1990; Present)
体水	Water content of body(曾缙祥等,1981)
热传导	Thermal conductance(王祖望等,1979; 贾西西等, Jia Xixi 等,1986; Present)
下临界温度	Lower critical temperature (同上)
平均每日代谢率	Average daily metabolic rate(ADMR)(王祖望等,1987)
每日能量收支	Daily energy budget (DEB) (kJ/individ./day)(同上)
总能量代谢	Total energy metabolism(王德华等,1990; Present)
BAT 细胞及脂肪滴大小	Sizes of BAT cell and fat droplets(王德华等,1989)

\* 动物可能运用几项或综合利用各种机制以适应严寒。Animals could utilize some or combine a series adjustment mechanism for adaptation during cold Winter.

1) 只限于根田鼠。Only for root vole.

### 参 考 文 献

- 王权业、蒋志刚、樊乃昌, 1989, 高原鼯鼠、高原鼠兔及甘肃鼠兔种间关系的初步探讨, 动物学报, 35(1): 205—212。
- 王祖望、刘季科、苏建平、刘阳、窦丰满, 1987, 高寒草甸生态系统——小哺乳动物能量动态的研究, II. 通过高原鼠兔种群能流的初步估计, 兽类学报, 7(3): 189—202。
- 王祖望、曾缙祥、韩永才, 1979, 高原鼠兔和中华鼯鼠气体代谢的研究, 动物学报, 25(1): 75—85。
- 王祖望、曾缙祥、韩永才、张晓爱, 1980, 高山草甸生态系统小哺乳动物能量动态的研究, I. 高原鼠兔和中华鼯鼠对天然食物的消化率和同化水平的测定, 动物学报, 26(2): 184—195。
- 王德华、王祖望, 1989, 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策, I. 高原鼠兔和根田鼠褐色脂肪组织 (BAT) 重量和显微结构的季节性变化, 兽类学报, 9(3): 176—185。
- 王德华、王祖望, 1990, 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策, II. 高原鼠兔和根田鼠非颤抖性产热 (NST) 的季节性变化, 兽类学报, 10(1): 40—53。
- 宗浩、夏武平, 1987a, 高原鼠兔似昼夜节律的研究, 兽类学报, 7(3): 211—233。

- 宗浩、夏武平, 1987b, 高原鼠兔和达乌尔鼠兔的昼夜活动节律与能量代谢的研究比较——关于两种鼠兔功能分类的探讨, 高原生物学集刊, 5: 85—90。
- 夏武平, 1982, 高寒草甸生态系统, 甘肃人民出版社, 1—7。
- 贾西西、孙儒泳, 1986, 根田鼠静止代谢率特征的研究, 动物学报, 32(3): 280—287。
- 梁杰荣、金菊香、黄孝龙, 1986, 四种小哺乳动物气体代谢的一些材料, 高原生物学集刊, 5: 91—97。
- 曾缙祥、王祖望、韩永才、何海菊, 1981, 高山草甸小哺乳动物身体热值、水分和脂肪含量的季节性变化, 动物学报, 27(3): 292—298。
- Deavers, D. R. and J. W. Hudson, 1981, Temperature regulation in two rodents (*Clethrionomys gapperi*, *Peromyscus leucopus*) and a shrew (*Blarina brevicauda*) inhabiting the same environment. *Physiol. Zool.*, 54: 94—108.
- Feist, D. D. 1984, Metabolic and thermogenic adjustments in winter acclimatization of subarctic Alaskan red-backed voles. 131—137. in Winter ecology of small mammals, (J. F. Merritt, ed.), *Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist.*
- Feist, D. D. and M. Rosenmann, 1976, Norepinephrine thermogenesis in seasonally acclimatized and cold acclimated red-backed voles in Alaska, *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 54: 146—153.
- Gorecki, A., 1975, Klabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. 309—313; in IBP handbook 24 (methods for ecological bioenergetics) (Grondzinsky, W. ed.), Blackwell Scientific, Oxford.
- Heldmaier, G., 1971, Zitterfreie warmbildung und Körpergröße Säugetieren, *Z. Vergl. Physiol.*, 73: 222—248.
- Heldmaier, G., S. Steinlechner and J. Rafael, 1982, Nonshivering thermogenesis and cold resistance during seasonal acclimatization in the Djungarian hamster, *J. Comp. Physiol. B.*, 149: 1—9.
- Hock, R. J., and J. C. Robert, 1966, Effect of altitude on oxygen consumption of deer mice: relation of temperature and season, *Can. J. Zool.*, 44: 365—376.
- Jansky, L., 1973, Nonshivering thermogenesis and its thermoregulatory significance, *Biol. Rev.* 48: 85—132.
- Johnson, R. D. and M. H. Maxell, 1966, Energy dynamics of Colorado pikas, *Ecology*, 47: 1059—1061.
- Kleiber, M., 1961, The fire of life, Wiley, New York.
- MacArthur, R. A. and L. C. Wang, 1973, Physiology of thermoregulation in the pika, *Ochotona princeps*, *Can. J. Zool.*, 51: 11—16.
- McNab, B. K., 1966, The metabolism of fossorial rodents: A study of convergence. *Ecology*, 47: 712—731.
- McNab, B. K., 1970, Body weight and the energetics of temperature regulation, *J. Exp. Biol.*, 53: 329—348.
- McNab, B. K., 1979, The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals, *Ecology*, 60: 1010—1021.
- McNab, B. K., 1980, Food habits, energetics, and the population biology of mammals, *Amer. Nat.*, 116: 106—124.
- Tomasi, T. E., 1985, Basal metabolic rates and thermoregulatory abilities in four small mammals, *Can. J. Zool.*, 63: 2534—2537.
- Weiner, J. and A. Gorecki, 1981, Standard metabolic rate and thermoregulation in five species of Mongolian small mammals. *J. Comp. Physiol.*, 145B: 127—132.
- Wunder, B. A., 1984, Strategies for, and environmental cueing mechanism of, seasonal changes in thermoregulatory parameters of small mammals, 165—172. in Winter ecology of small mammals (J. F. Merritt, ed.), *Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist.*
- Wunder, B. A., 1988, The use of morpho-physiological measurements to indicate the energy state of small mammalian herbivores. The Proceedings of the International Symposium of Alpine Meadow Ecosystem, 35—48, Scientific Press.
- Wunder, B. A., D. S. Dobkin and R. D. Gettinger, 1977, Shifts of thermogenesis in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*): strategies for survival in a seasonal environment. *Oecologia*, 29: 11—26.

## STRATEGIES FOR SURVIVAL OF SMALL MAMMALS IN A COLD ALPINE ENVIRONMENT

### III. THERMOREGULATION OF *OCHOTONA CANSUS* AND ADAPTIVE CONVERGENCE OF SMALL MAMMALS TO COLD AND HIGH ALTITUDE

Wang Dehua, Wang Zuwang and Feng Yong

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences)

Metabolism and thermoregulation of Gansu pika (*Ochotona cansus*) were studied and the convergent adaptations of small mammals of the same area for survival strategies in high altitude and cold region (alpine meadow), which were *O. curzoniae*, *Microtus oeconomus*, *Myospalax baileyi* and *O. cansus* were discussed.

*O. cansus* were freshly caught each month, from June 1987 through April 1988, in *Potentilla fruticosa* shrub at Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station of Academia Sinica (Lat.  $37^{\circ} 29' - 37^{\circ} 45' N$ , Long.  $101^{\circ} 12' - 101^{\circ} 33' E$ , with an altitude about 3 200 meters), located at Menyuan County, Qinghai Province. The resting metabolic rate (RMR), basal metabolic rate (BMR), minimum thermal conductance below thermal neutral zone ( $C_m$ ), relative thermoregulatory index (TI), mass of brown adipose tissue (BAT) and norepinephrine induced nonshivering thermogenesis (NE-NST) were assessed. The following are the main results obtained:

1. The minimum resting metabolic rate at thermoneutrality [ $BMR, mlO_2 / (g \cdot h)$ ] was higher during exuberance period (2.94), lower during withering period (2.65) and green up period was medium (2.82).  $BMR$  values were higher than that of allometric equation predicted by Kleiber (1961), about 2.25 times predicted values. According to RMR at  $15^{\circ} C$  and  $25^{\circ} C$ , the resting cost of maintenance per animal per hour was similar between winter (late of withering period) and summer (exuberance period) at  $15^{\circ} C$  and lower in winter at  $25^{\circ} C$  (Tab. 3).

2. Below thermal neutral zone, the mean minimum thermal conductance ( $C_m$ ) was calculated with the formula  $C = MR / (T_b - T_a) \cdot C_m [mlO_2 / (g \cdot h \cdot ^{\circ} C)]$  was lower during withering period (0.145) and similar between green up period and exuberance period (0.154 and 0.150, respectively).  $C_m$  values were slightly higher than that of predicted by Morrison and Ryser (1950), about 1.14 times predicted values. Thus insulation properties increased during the weather which became cold because of  $Insulation [g \cdot h \cdot ^{\circ} C / (mlO_2)] = 1 / C$ .

3. Maximum to minimum conductance ratio can be used as a measure of physical thermoregulation (PTI), and the ratio of maximum to minimum metabolic rate can be used as an index of chemical thermoregulatory ability (CTI). Combining PTI and CTI, a relative thermoregulatory index (TI) of total thermoregulatory ability of an animal can be obtained. Conductance at 30°C was used as the maximum  $C$  and NSTmax can be used as the maximum metabolic rate (neglecting shivering thermogenesis).  $TI_{30}$  was higher during exuberance period (5.3), medium during withering period (4.6) and lower during green up period (3.5). But CTI was highest during withering period (1.9), and PTI was also highest during exuberance period (3.6). PTI, CTI, and TI were calculated for other small mammals (Tab.1). In *Ochotona* genus, *O. cansus* has good ability for thermoregulation. But *O. cansus* was inferior in metabolic characteristics compared to *Microtus oeconomus*, which inhabited in the same area at alpine meadow.

4. Scapular BAT were measured and found that BAT deposited throughout the year for *O. cansus* which were similar to *O. curzoniae* and *M. oeconomus*. BAT mass increased about 72% in winter relative to summer NST-capacity (regulatory NST) increased about 65% in winter compared to summer, with decreasing environmental temperatures and reducing food availability. NST magnitude (or NST scope, NSTmax/BMR) were lower than that of cold acclimated temperate zone species described by Heldmaier (1971).

5. The physiological adaptive characteristics of small mammals in cold alpine environment may be concluded as follows: high level of BMR, maintaining a relative high level of BAT and NST capacity, BAT deposited whole year, relative high thermal conductance; the ratio of predicted values for BMR and  $C_m$   $M_e\% / C_e\% > 1$  (except for *M. baileyi*, a fossorial rodent); the ability of relaxing the precision of homothermy in certain ranges and added behavioral thermoregulatory adjustments.

6. The survival strategies of winter active small mammals lived in high altitude and cold region subjected to seasonally cold environments which include: minimizing  $C_m$ , energy expenditure, active time and the difference of body temperature and ambient temperature; reducing BMR, cost of maintenance at rest and increased insulation, BAT mass and NST capacity, and thermoregulatory ability (particularly chemical thermoregulation), and huddling and nest building, etc. (Tab.5).

**Key words:** Gansu pika, *Ochotona cansus*; Thermoregulation; Basal metabolic rate, BMR; Adaptive convergence; Survival strategy.