

# 高原鼯鼠的基础代谢和非颤抖性产热 及其在冷适应中的意义\*

苏建平 王祖望 胡晓梅

(中国科学院西北高原生物研究所)

## 摘 要

高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*) 是世居青藏高原高寒地区典型的草食性地下鼠。其基础代谢率为  $1.3512 \pm 0.1799$  (春)、 $1.3518 \pm 0.2600$  (夏) 和  $1.2310 \pm 0.1448$  (秋)  $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$ , 相当于预期值的 132—152%, 明显高于一般草食性地下鼠; 去甲肾上腺素所诱导的最大产热 ( $\text{NST}_{\text{max}}$ ) 分别为  $1.6250 \pm 0.3236$  (春)、 $1.5816 \pm 0.2037$  (夏) 和  $1.5862 \pm 0.2236$  (秋)  $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$ , 分别为基础代谢的 120% (春)、117% (夏) 和 129% (秋)。与地面活动小哺乳动物相比, 高原鼯鼠的基础代谢率及非颤抖性产热能力都明显偏低。而且, 作为非颤抖性产热主要场所的褐色脂肪组织也很不发达或缺如。作者根据微生境分析认为, 高原鼯鼠虽分布于青藏高原寒冷地区, 但因生活在封闭式的地下洞道之中, 微生境及其本身行为方面的特点, 大大减缓了冷压对它的胁迫作用, 因而表现出较低的生理性产热能力, 即降低基础代谢和非颤抖性产热。

**关键词:** 高原鼯鼠; 基础代谢率; 非颤抖性产热; 褐色脂肪组织; 冷适应。

非颤抖性产热是小哺乳动物中广泛存在的一种产热方式。由于它不伴随肌肉的收缩过程, 在体温调节中被认为是最经济最有效的产热方式 (Jansky, 1973; Merritt, 1986; Wunder, 1979, 1985), 并且与环境冷压呈正相关关系。因此, 它在小哺乳动物的冷适应中具有十分重要的意义。现已证明, NST 的主要场所是褐色脂肪组织 (Feist, 1983; Foster 和 Frydman, 1978; Heim 和 Hull, 1966; Heldmaier 和 Buchberger, 1985)。也有学者 (Jansky, 1973) 曾认为骨骼肌也是它的主要场所之一, 但其机制尚未得到证明。由于 NST 和 BAT 之间的这种关系及它们都受环境温度等因子的影响, 在小哺乳动物的冷适应研究中受到重视。60年代以来, 国外这方面的报道已十分普遍, 而国内则刚开始此类研究, 仅见少量报道 (王德华和王祖望, 1989, 1990)。

迄今, NST 和 BAT 的研究仍主要集中在地面活动的小哺乳动物, 少数研究已涉及

\* 国家自然科学基金及中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金资助项目。

到食虫类地下兽 (insectivorous fossorial mammals) (Merritt, 1986)。在草食性地下鼠 (herbivorous fossorial rodents) 方面, 尚无 NST 和 BAT 的正式报道, 仅 Wunder (1987, 私人通讯) 利用经冷驯化的囊鼠做过类似的研究。因此, 草食性地下鼠对寒冷的适应中是否利用非颤抖性产热机制扩大产热能力以及利用的程度等尚不清楚。为此, 本文以世居青藏高原高寒地区典型的地下鼠种——高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*) 为对象, 对其冷适应策略以及基础代谢和非颤抖性产热在冷适应中的意义作了初步的探讨。

## 材料及方法

实验在中国科学院北海高寒草甸生态系统定位站地区进行, 分春 (5月)、夏 (7月) 和秋 (9月) 3次测定。冬季 (11—3月) 因冻土之故, 而且鼯鼠也不离开 1m 以下的主巢活动, 无法取材做实验。高原鼯鼠实验个体分别采用活捕笼和踩夹捕自海拔 3200m 左右的矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸。活捕笼捕获的鼠无损伤, 用于 *BMR* 和 NST 测定。而踩夹捕获的个体都有不同程度的损伤, 只能用于 BAT 的观测。

将死鼠带至实验室、检查性别、称重, 解剖, 详细观察肩胛部 (包括肩胛间和肩胛下) 是否存在褐色脂肪组织, 若有则仔细摘取, 并用万分之一分析天平称量。每季解剖成体 20 只, 雌雄各半。此外, 在繁殖期内, 收集胎仔和出生后人工饲养状态下的部分幼体, 观察其 BAT 的发育状况。

活鼠带至实验室后置于笼内, 禁食 24 小时后用于气体代谢测定。气体代谢的测定采用开放式呼吸系统, 其中 OM-14 极谱式氧气分析仪为美国 Beckman 电子仪器公司产品。仪器所需定标气体 ( $O_2$ : 15.93%,  $CO_2$ : 4.00%,  $N_2$  作平衡) 由上海测试技术研究所配制。实验开始前, 先将开放式呼吸系统调至稳定的工作状态, 再用标准气体定标。然后将动物称重, 用半导体点温计测定体温 (温度计探头插入直肠内 15—20mm), 记录性别, 置于温度为 26°C 的呼吸室中, 40 min 后, 整个系统达到平衡, 动物也比较安静, 这时记录连续 5min 以上的最低耗氧量, 即为基础代谢率 (*BMR*)。然后, 将动物取出, 测定体温, 并按剂量皮下注射去甲肾上腺素 (norepinephrine, NE), 再将动物放回原呼吸室中, 整个过程应迅速完成。当动物再次安静后 (通常需 5min 左右), 观察其耗氧量变化, 在注射后 25—30min 达到最大值, 并在此水平上保持 15—20min, 然后逐渐恢复至 *BMR* 水平。这里的耗氧量最大值为 NE 诱导的最大代谢反应, 即  $NST_{max}$ 。耗氧量的计算按 Depocas 和 Hart (1957) 以及 Hill (1972) 的方法进行。全部代谢实验均在北京时间 10:00—18:00 之间进行。

非颤抖性产热分别采用  $NST_{max}$  (NE 诱导的最大代谢反应)、 $rNST$  (调节性非颤抖性产热, regulatory nonshivering thermogenesis), 即 NE 诱导的产热增量和 % *BMR* 3 种方式表示。各季节间样本资料差异的显著性采用 Student's *t*-test 进行检验。

## 结 果

### (一) 高原鼯鼠的褐色脂肪组织 (BAT)

为观测高原鼯鼠的 BAT, 各季节分别解剖雌雄成体各 10 只, 仅在 5 月份的样本中发 6 只个体 (雌 4, 雄 2; 体重 190—370g) 具有肩胛部 BAT, 平均  $0.2527 \pm 0.0784g$ , 约为体重的 0.1%。6 月初收集到 9 只临产雌体, 含胎仔 30 只, 未发现肩胛部 BAT。此 后又解剖 7 只幼仔 (分属 3 窝, 日龄 18—30 日), 也无肩胛部 BAT 存在。这种现象与 分布在同一寒冷环境中的两种地上活动小哺乳动物——高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和根田鼠 (*Microtus oeconomus*) (王德华和王祖望, 1989) 明显不同, 它们不仅在胎

仔和幼体中具有发达的 BAT, 而且在成体中亦终生存在, 只是在不同季节其发达程度有所不同, 表现出与环境温度呈密切的负相关变化格局 (王德华和王祖望, 1989)。上述结果表明, 高原鼯鼠不具备发达的褐色脂肪组织。Wunder (1987, 私人通讯) 也发现分布于北美的一种囊鼠不具备 BAT 这种与冷适应密切相关的重要产热组织。对于地下鼠和地上鼠之间的这种差异, 因资料尚少, 还不能得出令人满意的解释, 但推测认为, 两类动物生活在完全不同的微生境 (microhabitat) 之中, 微生境条件的差异可能导致对寒冷的适应采取不同的策略及其相关的组织结构和生理功能的差异。

## (二) 基础代谢率及其与体重的关系

高原鼯鼠的基础代谢率 (BMR) 分别为  $1.3512 \pm 0.1799$  (春,  $n = 20$ ),  $1.3518 \pm$

表 1 地下鼠的基础代谢率与分布的关系\*

Table 1 The relationship between BMR and distribution in fossorial rodents.

种名 Species	体重 Mass (g)	基础代谢率 BMR observed % expected (mIO <sub>2</sub> /(g.h))		平均洞温 Mean burrow temperature (°C)	分布与海拔 Distribution and altitude (m)	参考文献 Reference
<i>Heterocephalus glaber</i>	39	0.66	48	30.1	非洲 Africa	McNab, 1966
<i>Heliophobius argentocinereus</i>	88	0.85	76	26.0	非洲 Africa	McNab, 1966
<i>Thomomys umbrinus</i>	85	0.85	75	—	非洲 Africa	Bradley, 1974
<i>Thomomys talpoides</i>						
(summer)	106	1.03	97	—	非洲 Africa, 2300	Bradley, 1974
(winter)	111	1.33	124	—	北美 North America	Gettinger, 1975
<i>Tachyorctes splendens</i>	191	0.79	86	23.2	非洲 Africa, 1707	McNab, 1966
<i>Spalacopus cyanus</i>						
	185	0.79	85	—	智利 Chile	McNab, 1979
	136	0.75	74	15.0	智利 Chile, 2500	Contreras, 1986
	83	0.96	85	26.0	智利 Chile, 20	Contreras, 1986
<i>Spalax leucodon</i>	178	0.63	67	—	欧洲 Europe	Gorecki等, 1969
<i>Geomys bursarius</i>	197	0.70	77	—	—	Bradley等, 1975
<i>Geomys pinetis</i>	200	0.71	78	22.2	佛罗里达 Florida, 55	McNab, 1966
<i>Myospalax baileyi</i>						
(spring)	254	1.35	152	6.9	青藏高原, 3200	本研究
(summer)	241	1.35	155	10.6	Qinghai-Tibet	
(autumn)	213	1.23	132	5.7	Plateau, 3200	This study

\* 地下鼠的体重和基础代谢率都随冷压的加强而增加, 这里贝格曼定律似乎与体重和基础代谢率之间的负相关关系发生了矛盾。对此, 文内作了详细解释。

As the negative correlation between BMR and body size, Bergmann's rule would expect body size increase with a decrease in BMR. But BMR and body size both increase with cold stress. For this reason, an explanation is given in text.



0.2600 (夏,  $n=28$ ) 和  $1.2310 \pm 0.1448$  (秋,  $n=17$ )  $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$ 。t 测验结果表明, 春夏之间无明显差异 ( $t=0.0130$ ,  $df=46$ ,  $P>0.05$ ), 两者都明显高于秋季 (春秋之间:  $t=2.2103$ ,  $df=35$ ,  $P<0.05$ ; 夏秋之间:  $t=1.7528$ ,  $df=43$ ,  $P<0.05$ )。各季节的  $BMR$  不仅高于 Kleiber 的预期值, 分别为它的 152% (春), 150% (夏) 和 132% (秋), 而且也高于一般草食性地下鼠 (表1); 但却低于同地区体重相近的地面活动种类高原鼠兔, 这与王祖望等 (1979) 报道的结果完全一致。

基础代谢率 ( $BMR$ ) 与体重 ( $W$ ) 之间存在明显的负相关关系, 即体重越大, 基础代谢率越低。幂函数回归为,

春:  $BMR = 20.03W^{-0.4884}$  ( $n=20$ ,  $r=-0.7902$ ,  $P<0.01$ )

夏:  $BMR = 20.69W^{-0.5085}$  ( $n=28$ ,  $r=-0.6549$ ,  $P<0.01$ )

秋:  $BMR = 18.17W^{-0.5137}$  ( $n=17$ ,  $r=-0.8926$ ,  $P<0.01$ )

式中,  $BMR$  以  $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$  表示,  $W$  以  $\text{g}$  表示。McNab (1979) 认为, 作为适应性趋同 (adaptive convergence) 的生理特征, 地下鼠的  $BMR$  与  $W^{-0.50}$  成正比, 而不是与  $W^{-0.25}$  成正比。上述结果与 McNab (1979) 的结论基本相符。

### (三) 非颤抖性产热能力及其季节变化

非颤抖性产热能力反映了动物对非颤抖产热机制利用的程度, 它与动物所面临的冷压密切相关。若以去甲肾上腺素诱导的最大代谢反应能力表示高原鼠兔的非颤抖性产热

表 2 小哺乳动物的非颤抖性产热

Table 2 Nonshivering thermogenesis (NST) of small mammals.

种名 Species	体重 Mass (g)	非颤抖性产热 NST [ $\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$ ]	NST/ $BMR$	分布 Distribution	参考文献 Reference
<i>Clethrionomys rutilus</i>	17.4	10.3	5.8	阿拉斯加 Alaska	Feist 等, 1981
	27.8	6.8	4.4	阿拉斯加 Alaska	Feist 等, 1976
<i>C. glareolus</i>	26.8	7.8	4.8	温带 Temperate	Heldmaier, 1971
	40.5	7.0	4.2	Zone	Heldmaier 等, 1982
<i>Peromyscus leucopus</i>	23.5	6.5	2.6	Iwoa	Lynch, 1973
<i>Blarina brevicauda</i>	18.0	6.4	2.3	宾州 Pennsylvania	Merritt, 1986
<i>Microtus ochrogaster</i>	—	2.6	1.5	科罗拉多 Colorado	Wunder, 1989
<i>Microtus oeconomus</i>	25.4	7.0	2.0	青藏高原	王德华等, 1990
<i>Ochotona curzoniae</i>	114.3	3.4	1.6	Qinghai-Tibet Plateau	王德华等, 1990
<i>Otomys irroratus</i>	102.4	2.4	3.1	—	Haim 等, 1987
<i>Myospalax baileyi</i>					
(spring)	254.8	1.63	1.20	青藏高原	本研究
(summer)	225.3	1.58	1.17	Qinghai-Tibet	
(autumn)	219.4	1.59	1.29	Plateau	This study

(NST<sub>max</sub>) 则各季节分别为 $1.6250 \pm 0.3236$  (春,  $n = 11$ ),  $1.5816 \pm 0.2037$  (夏,  $n = 12$ ) 和  $1.5862 \pm 0.2236$  (秋,  $n = 7$ )  $\text{mlO}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$ , 相当于同季节基础代谢率的 120% (春), 117% (夏), 129% (秋)。这些比例明显低于已报道过的地面活动小哺乳动物 (表2)。 $t$  测验结果表明, NST<sub>max</sub> 各季节间的差异并不显著。

由于 NST<sub>max</sub> 包含调节性非颤抖性产热 ( $r$ NST) 和基础代谢 (BMR) 两个部分, 两者的产热在体温调节中虽可相互代偿, 但机制不同。BMR 与 NE 无关; 而  $r$ NST 为 NE 诱导下产热能力的绝对增量, 是随环境冷压的变化可调节的部分, 其产热过程与线粒体中一种特殊的呼吸链蛋白——酸性磷酸化非偶联蛋白相关 (Bazin 等, 1985)。因此, 有必要单独分析  $r$ NST 的季节变化规律。通过计算, 高原鼯鼠各季节的  $r$ NST 分别为  $0.3251 \pm 0.0680$  (春,  $n = 11$ ),  $0.2689 \pm 0.0394$  (夏,  $n = 12$ ) 和  $0.4591 \pm 0.0649$  (秋,  $n = 7$ )  $\text{mlO}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$ , 季节间的差异达到显著或极显著水平 (春夏之间:  $t = 1.7919$ ,  $df = 21$ ,  $P < 0.05$ ; 春秋之间:  $t = 4.2155$ ,  $df = 16$ ,  $P < 0.001$ ; 夏秋之间:  $t = 7.4155$ ,  $df = 17$ ,  $P < 0.001$ )。值得注意的是,  $r$ NST 的季节变化趋势 (秋 > 春 > 夏) 与环境温度 (以 20cm 深处的平均地温表示) 的变化规律 (秋  $4.0^\circ\text{C} < 春 7.1^\circ\text{C} < 夏 10.8^\circ\text{C}$ ) 正好相反。这一结果意味着高原鼯鼠的非颤抖性产热能力同地面活动小哺乳动物 (王德华和王祖望, 1989, 1990) 一样, 与环境温度压力之间存在着密切的正相关关系。

## 讨 论

基础代谢率 (BMR) 和非颤抖性产热 (NST) 是反映小哺乳动物冷适应能力的两个重要生理指标。本文结合高原鼯鼠的实例, 探讨了它们在地下鼠冷适应中的意义。

### (一) 基础代谢与温度压力的关系

通常, 草食性地下鼠的 BMR 都比较低, 仅为预期值 (按  $BMR = 3.42W^{-0.25}$ ) 的 60—90% (表1)。对此, 学者们早已有了明确的解释, 有两种不同的观点, 即热压力理论 (thermal stress theory) 和掘土价理论 (cost of burrowing theory)。前者以 McNab (1966, 1979) 等为代表, 主张地下鼠低的 BMR 是对热压 (heat stress) 的适应; 后者以 Vleck (1979, 1981) 等为代表, 认为低的 BMR 是对能压 (energy stress) 适应的结果, 即减少体温调节价以利于能量贮存, 从而代偿挖掘过程中巨大的能量消耗。

本研究发现, 高原鼯鼠具有很高的 BMR, 为预期值的 132—152%, 这与一般的草食性地下鼠相比, 虽然具有不同的适应意义。王祖望等 (1979) 曾报道过相似的结果, 并认为, 高的 BMR 是对寒冷环境长期适应的结果。Gettinger (1975) 发现生活在北美的一种地下鼠 (*Thomomys talpoides*) 也具有较高的 BMR, 为预期值的 124%; 他认为, 分布在寒冷地区洞温较低的地下鼠为了满足体温调节的能量需要, 具有高于预期值的基础代谢率乃是对冷压 (cold stress) 适应的结果。这一观点的提出, 暗示了地下鼠基础代谢率的适应意义存在着地理上的差异。对此, McNab (1979) 从大的地理范围内重新考察了地下鼠 BMR 的适应意义, 接受了 Gettinger (1975) 的观点, 并对热压力学说作了重大修改。

迄今, 关于地下鼠 BMR 的地理变异及其适应意义从体温调节方面可作如下概述, 由于地理分布 (纬度和海拔高度) 的不同, 地下鼠所面临的温度压力也不一样, 从非洲近



赤道热带地区到北美高纬度寒冷地带以及青藏高原高寒地区, 温度压力由热压向冷压转变。随着热压的减弱和冷压的递增, 地下鼠的体型大小出现了基本上符合贝格曼定律 (Bergmann's rule) 式的梯度变化 (McNab, 1966), 而基础代谢率则由预期值的 48% (*Heterocephalus glaber*) (McNab, 1966, 1979) 上升到 124% (*Thomomys talpoides*) (Gettinger, 1975) 以及 132—152% (*Myospalax baileyi*, 本研究)。即在热带, 地下鼠面临热压威胁, 个体变小, *BMR* 也下降, 符合 McNab (1966) 的热压力理论; 而在寒冷地区, 地下鼠则受冷压胁迫, 个体增大, *BMR* 也上升, 与修改后的热压力学说或叫温度压力学说 (McNab, 1979) 相符。这里, 贝格曼定律似乎与 *BMR* 随纬度升高 (或冷压加热) 而升高的事实发生了矛盾。即前者认为, 随着纬度升高, 冷压加强, 个体增大以减少相对散热面积, 节约能量消耗, 表现出对冷压加强的适应; 另一方面, 根据个体大小与 *BMR* 之间存在的负相关关系可以推知, 贝格曼定律将期望 *BMR* 随纬度的升高而下降。对于上述矛盾, 首先必须肯定贝格曼定律从形态学角度解释了动物为降低体温调节价所表现出来的对冷压加强的适应。然而, 就地下鼠而言, 个体的增大将引起取食价 (cost of foraging) 的迅速增加, 通过挖掘取食的地下生活方式将因此而变得越来越不经济 (Vleck, 1979, 1981), 所以, 个体的增大是极有限的, 难以满足对冷压适应的需要, 而增加 *BMR* 则补充了形态适应的不足。事实上, 许多分布在寒冷地区的小哺乳动物都要靠增加基础代谢等生理调节能力来实现对寒冷环境的适应 (王祖望等, 1979; 贾西西和孙儒泳, 1986; Gettinger, 1975)。在现有文献中, 高原鼢鼠是地下鼠中 *BMR* 最高的一种, 尽管它在地理分布上纬度并不太高, 但因处在青藏高原这一特殊的高寒环境之中, 所面临的冷压可能是地下鼠中最大的 (表 1)。由此可见, 环境温度对地下鼠 *BMR* 的影响和选择意义可能较纬度更为重要。

## (二) 非颤抖性产热及其在冷适应中的意义

非颤抖性产热是小哺乳动物中广泛存在的冷适应机制, 其大小与冷压有着密切的相关关系 (王德华和王祖望, 1990; Jansky, 1973; Merritt, 1986; Wunder, 1984)。在在未经冷驯化的鼢鼠中,  $NST_{max}$  为 *BMR* 的 117—129%, 明显低于地面活动小哺乳动物 (表 2), 而且作为 *NST* 主要产热场所的 *BAT* 也很不发达, 甚至缺如。类似现象在囊鼠中也曾发现 (Wunder, 1987, 私人通信)。但是高原鼢鼠的 *rNST* 仍然表现出与环境冷压之间存在着一定的相关关系 (冷压越大, 即温度越低, *rNST* 也越大), 表明, 尽管地下鼠对非颤抖性产热机制的利用不如地面活动种类, 但对冷压胁迫仍具有一定的适应意义。

地下鼠 *NST* 能力较地面活动种类低的原因至今仍不完全清楚, 根据 Wunder (1987, 私人通信) 的观点, 较低的 *BMR* 和不发达的甚至缺如的 *BAT* 可能是地下鼠 *NST* 低的直接原因。因为 *BMR* 和 *NST* 都代表着动物的产热能力, 两者的适应趋势应该一致。其次封闭式的洞道系统为地下鼠提供了一个良好的微生境, 它一方面使地下鼠免遭环境中最强盛的冷压胁迫, 另一方面又减少了它们的对流性散热, 这样实际上削弱了冷压对 *NST* 的诱导作用。此外, 地下鼠利用其良好隔热性能的巢, 减少了传导性热损耗, 从而提高主巢局部温度。在实验室条件下, 室温在 0—5°C 时, 巢温也高达 22°C。而地下鼠贮存食物的习性, 可避免或减少在冬季寒冷时期离开温度较高的主巢觅食。周文杨等利用无线电遥测高原鼢鼠的活动结果表明, 从 12 月初至翌年 3 月底, 高原鼢鼠几乎不离开主巢

活动。上述特征都十分有效地减轻了冷压对地下鼠的胁迫，因而成为地下鼠 NST 能力低于地面活动小哺乳动物的重要原因。

### (三) 地下鼠对寒冷适应的特点——有效和经济

Wunder (1984) 曾将小哺乳动物对寒冷适应的策略 (adaptive strategy) 分成两大类：(1) 避免 (减少环境压力)；包括迁徙，运用温暖的小生境，休眠和增加隔热性等；(2) 抵抗 (与环境压力抗衡)；包括增加产热 (BMR 和 NST 以及颤抖) 和活动等。显然，与环境压力抗衡较之避免环境压力的胁迫必然要消耗更多的能量。从能量利用的经济性观点来看，消耗能量越多就越不经济。而最佳的适应策略应有助于最大限度地减少对能量的消耗。就高原鼯鼠而言，它对寒冷的适应主要表现为利用微生境的优势，结合行为学适应，大大降低了冷压对它的胁迫；同时，由于它分布在青藏高原高寒地区，即使在最温暖的夏季，其洞温 (按 20 cm 深处的平均地温计算) 也低于 15°C，因此，微生境的优势并不能完全抵消冷压的作用，所以它也在一定程度上利用了增加产热能力的非颤抖性机制。但较之同一地区的地面活动小哺乳动物 (如根田鼠、高原鼠兔等)，在冷适应中所消耗的能量要少得多。而减少体温调节价正是地下鼠长期适应地下生活方式的结果 (Vleck, 1979, 1981)。

### 参 考 文 献

- 王祖望、曾绍祥、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) 的季节变化，*兽类学报*，**10**(1)：40—53。
- 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。
- Bazin, R., D. Ricquier, and F. Dupuy, J. Hoover-Plow and M. Lavau, 1985, Thermogenic and lipogenic activities in brown adipose tissue of I-strain mice, *J. Biochem.*, **231**: 761—764.
- Bradley W. G., J. S. Miller and M. K. Yousef 1974, Thermoregulatory patterns in pocket gopher: desert and mountain, *Physiol. Zool.*, **47**: 172—179.
- Bradley, W. G., and M. K. Yousef, 1975, Thermoregulatory responses in the plains pocket gopher, *Geomys bursarius*, *Comp. Biochem Physiol.*, **52A**: 35—38.
- Contreras, L. C., 1986, Bioenergetics and distribution of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia): thermal stress or cost of burrowing, *Physiol. Zool.*, **59**: 20—28.
- Depocas, F. and J. S. Hart, 1957, Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit system and in a short-lag, closed-circuit apparatus, *J. Appl. Physiol.*, **10**: 388—392.
- Feist, D. D., 1983, Increased adrenergic receptors in brown fat of winter acclimatized Alaska voles, *Amer. J. Physiol.*, **245**: R357—R363.
- Feist, D. D. and P. R. Morrison, 1981, Seasonal changes in metabolic capacity and norepinephrine thermogenesis in the Alaska redbacked voles; environmental cues and annual difference, *Comp. Biochem. Physiol.*, **69A**: 697—700.
- Feist, D. D. and M. Rosenmann, 1976, Norepinephrine thermogenesis in seasonally acclimatized and cold acclimatized redbacked voles in Alaska, *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, **54**: 146—153.
- Foster, D. O. and M. L. Frydman, 1978, Nonshivering thermogenesis in rats, II. Measurements of blood flow with microspheres point to brown adipose tissue as the dominant site of the calorogenesis induced by noradrenaline, *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, **56**: 110—122.
- Gettinger, R. D., 1975, Metabolism and thermoregulation of a fossorial rodent, the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*), *Physiol. Zool.*, **48**: 311—322.
- Gorecki, A. and L. Christov, 1969, Metabolic rate of the lesser mole rat, *Acta Theriol.*, **14**: 441—448.
- Haim, A. and N. Fairall, 1987, Bioenergetics of an herbivorous rodent (*Otomys irroratus*), *Physiol.*



- Zool., 60: 305-309.
- Heim, T. and D. Hull, 1966, The effect of propranolol on the calorogenic response in brown adipose tissue of newborn rabbits to catecholamins, glucagen, corticotrophin and cold exposure, *J. Physiol.*, 187: 271-283.
- Heldmaier, G., 1971, Zitterfreie warmebildung und Körpergröße Säugetieren, *Z. Vergl. Physiol.*, 73: 222-248.
- Heldmaier, G. and A. Buchberger, 1985, Sources of heat during nonshivering thermogenesis in Djungarian hamsters; a dominant role of brown adipose tissue during cold adaptation, *J. Comp. Physiol. B.*, 156: 237-245.
- 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.
- Hill, R. W., 1972, Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer, *J. Appl. Physiol.*, 33: 261-263.
- Jansky, L., 1973, Nonshivering thermogenesis and its significance, *Biol. Rev.*, 48: 85-132.
- Lynch, R. G., 1973, Seasonal changes in thermogenesis, organ weight and body composition in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*, *Oecologia*, 13: 363-376.
- McNab, B. K., 1966, The metabolism of fossorial rodents: A study of convergence, *Ecology*, 47: 712-733.
- McNab, B. K., 1971, On the ecological significance of Bergmann's role, *Ecology*, 52: 845-854.
- McNab, B. K., 1979, The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals, *Ecology*, 60: 1010-1021.
- Merritt, J. F., 1986, Winter survival adaptations of the shorttailed shrew (*Blarina brevicauda*) in an appalachian montane forest, *J. Mamm.*, 67: 450-464.
- Vleck, D., 1979, The energy cost of burrowing by the pocket gopher, *Thomomys bottae*, *Physiol. Zool.* 52: 122-136.
- Vleck, D., 1981, Burrow structure and foraging costs in fossorial rodent, *Thomomys bottae*, *Oecologia*, 49: 391-396.
- Wunder, B. A., 1979, Hormonal mechanism, 143-158, in Comparative mechanism of cold adaptation (L. S. Hunderwood, L. L. Tieszan, A. B. Callahan and G. E. Folk, eds.), Academic Press, New York, 379.
- 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. Publi. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 10: 1-380.
- Wunder, B. A., 1985, Energetics and thermoregulation, 812-844, in Biology of New World *Microtus* (R. H. Tamarin, ed.), *Spec. Publi. Amer. Soci. Mammalogists*, 8: 1-893.
- Wunder, B. A., 1989, The use of morpho-physiological measurements to indicate the energy state of small mammalian herbivores, pp. 35-47, The Proceedings of the International Symposium of Alpine Meadow Ecosystem, Science Press, 196.



The results above led to the following explanation; as a resident of the very cold environment, the zokor would face much higher cold stress than others fossorial rodents, and its higher BMR ensured thermoregulatory energy requirements under the stress, while compared with the aboveground species especially in the same area.

## THE PHYSIOLOGICAL BASIS OF COLD ADAPTATION IN THE FOSSORIAL RODENT (*MYOSPALAX BAILEYI*): BASAL METABOLISM (BMR) AND NONSHIVERING THERMOGENESIS (NST)

Su Jianping, Wang Zuwang and Hu Xiaomei

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

This paper is devoted to dealing with the aspects of physiology (BMR and NST) and anatomy (brown adipose tissue, BAT) in relation to cold adaptation of plateau zokor (*Myospalax baileyi*), a species of fossorial rodent distributed in the area of the Qinghai Plateau. Experiments were carried out seasonally in spring (May to June), summer (Jul. to Aug.) and autumn (Sept. to Oct.) in 1987 at Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem. Winter experiments were not conducted because the deep freezing of soil in the study area made the capture of zokors unfeasible. The results were as follows:

Twenty individual adults were dissected in each season. Only six zokors in May had scapular brown adipose tissue amounting to 0.1% of body mass. No individuals having the tissue were found in the rest samples including 30 embryos and seven newborns collected in June.

The BMRs of the zokor in different seasons were respectively  $1.3512 \pm 0.1799$  (spr.  $n = 20$ ),  $1.3518 \pm 0.2600$  (sum.  $n = 28$ ),  $1.2310 \pm 0.1448$  (aut.  $n = 17$ )  $\text{mlO}_2/(\text{g} \cdot \text{h})$ , significantly much higher than either the expected values based on Kleiber's equation ( $BMR = 3.42W^{-0.25}$ ) or those of the other fossorial rodents (see Table 1.) but lower than those of the aboveground small mammals distributed in the same area (such as plateau pika, root vole, etc.).

The maximal metabolic response ( $\text{NST}_{\text{max}}$ ) after norepinephrine injection for each season was respectively  $1.6250 \pm 0.3236$  (spr.  $n = 11$ ),  $1.5816 \pm 0.2037$  (sum.  $n = 12$ ), and  $1.5862 \pm 0.2236$  (aut.  $n = 7$ )  $\text{mlO}_2/(\text{g} \cdot \text{h})$ , equivalent to 117—119% of BMR. The  $r\text{NST}$ , ie. the absolute increasement induced by norepinephrine, were equivalently  $0.3251 \pm 0.0680$  (spr.),  $0.2689 \pm 0.0394$  (sum.),  $0.4591 \pm 0.0649$  (aut.)  $\text{mlO}_2/(\text{g} \cdot \text{h})$ . No significant seasonal difference was detected in  $\text{NST}_{\text{max}}$ . The  $r\text{NST}$ , however, were markedly different seasonally, and presumably related to ambient temperature.

The results above led to the following explanation: as a resident of the very cold environment, the zokor would face much higher cold stress than other fossorial rodents, and its higher BMR ensured thermoregulatory energy requirements under the stress, while compared with the aboveground species especially in the same area, lower BMR and NST capacity found in the zokor suggested a lower cold stress faced by zokor than by aboveground species, because of adaptive behaviour strategies (e.g. utilizing a closed burrow system, caching food, reducing activity out of nest during the coldest period, etc.).

**Key words:** Plateau zokor, *Myospalax baileyi*; Basal metabolic rate, BMR; Nonshivering thermogenesis, NST; Brown adipose tissue, BAT; Cold adaptation.

This paper is devoted to dealing with the physiology (BMR and NST) and anatomy (brown adipose tissue, BAT) in relation to cold adaptation of plateau zokor (*Myospalax baileyi*), a species of fossorial rodent distributed in the area of the Qinghai Plateau. Experiments were carried out seasonally in spring (May to June), summer (July to Aug.), and autumn (Sept. to Oct.) in 1987 at Haihei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem. Winter experiments were not conducted because the deep freezing of soil in the study area made the capture of zokors unfeasible. The results were as follows:

Twenty individual adults were dissected in each season. Only six zokors in May had scapular brown adipose tissue amounting to 0.1% of body mass. No individuals having the tissue were found in the rest samples including 30 embryos and seven newborns collected in June.

The BMRs of the zokor in different seasons were respectively  $1.3512 \pm 0.1739$  (spr.,  $n=20$ ),  $1.3248 \pm 0.2600$  (sum.,  $n=28$ ),  $1.3310 \pm 0.1448$  (aut.,  $n=17$ )  $\text{mlO}_2$  (g.h.), significantly much higher than either the expected values based on Kleiber's equation ( $\text{BMR} = 3.42W^{0.75}$ ) or those of the other fossorial rodents (see Table 1), but lower than those of the aboveground small mammals distributed in the same area (such as plateau pika, root vole, etc.).

The maximal metabolic response ( $\text{NST}_{max}$ ) after norepinephrine injection for each season was respectively  $1.6250 \pm 0.3336$  (spr.,  $n=11$ ),  $1.5816 \pm 0.2937$  (sum.,  $n=12$ ), and  $1.5802 \pm 0.2326$  (aut.,  $n=7$ )  $\text{mlO}_2$  (g.h.), equivalent to 115–119% of BMR. The NST, i.e. the absolute increment induced by norepinephrine, were equivalently  $0.3251 \pm 0.0680$  (spr.),  $0.2689 \pm 0.0394$  (sum.),  $0.4591 \pm 0.0649$  (aut.)  $\text{mlO}_2$  (g.h.). No significant seasonal difference was detected in  $\text{NST}_{max}$ . The NST, however, were markedly different seasonally, and presumably related to ambient temperature.