

根田鼠的行为热能调节*

王德华 姜永进 王祖望

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘 要

对世居高原寒冷地区的非冬眠草食性小型啮齿动物——根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 的聚群及筑巢行为对热能代谢的意义及昼夜活动节律的研究表明, 聚群、筑巢在低温下对节省能量、保存体热具明显的经济效应, 根田鼠为典型昼行性动物, 属昼间小节律。根田鼠的行为热调节对适应高寒环境具有重要意义。

关键词: 根田鼠; 聚群; 筑巢; 活动节律; 行为热能调节。

小型哺乳动物的体表面积与体积的比率一般较高, 其皮毛隔热能力有局限性, 身体的能量平衡与其生存的环境条件密切相关。动物为保证正常的热能代谢, 除进行象产热和散热调节等生理性热能调节外, 适应性行为(摄能增加或减少耗能)也是很重要的方面。通过行为调节可改变小环境温度或散热、保热条件, 也可回避恶劣的环境条件。

根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 是高寒草甸生态系统金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛的优势啮齿动物, 个体较小, 草食性, 非冬眠。关于其生态学如热能代谢特征, 对高寒环境的适应策略等方面已有不少报道(王祖望等, 1982; 贾西西和孙儒泳, 1986; 王德华和王祖望, 1990), 但对其行为热调节的作用还知之甚少, 为此我们对根田鼠聚群、筑巢行为对热能代谢的影响及似昼夜节律与代谢适应的关系进行了分析, 作为对根田鼠生态学研究的补充。

材料与方 法

实验动物为根田鼠成体, 捕自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区的金露梅灌丛中。捕后在室内适应 2 周余, 使其消除对环境 and 陌生个体的心理紧张和戒备因素, 然后, 就地在实验室内进行实验。饲养期间, 喂以天然食物及牧草, 添加少量胡萝卜以补充水分的不足。

聚群对耗氧量影响的实验于 1987 年 10 月和 12 月进行, 环境温度分别为 10°C 和 5°C。供耗氧量测定的动物分别为从 1 只增加到 4 或 5 只, 1988 年 1 月, 在 15°C 实验条件下对加巢材(棉花)和

* 承蒙孙儒泳教授审阅并提出修改意见, 谨此致谢。

加巢材, 单独和5只聚群者分别进行耗氧量测定。

静止状态下的代谢率采用 Kalaboknov-Skvortsov 封闭式流体压力呼吸器测定, 按 Goreki (1975) 的方法操作。动物在呼吸室内适应 30 min 左右, 实验持续 25—30 min, 实验前后均测肛温、体重, 水浴控制温度 (王德华和王祖望, 1990)。

热传导率, 根据 $C_m = M_R / (T_b - T_a)$ (McNab 和 Morrison, 1963) 计算, 式中 M_R 为代谢率 [$\text{mlO}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$], T_b 为体温 ($^{\circ}\text{C}$), T_a 为环境温度 ($^{\circ}\text{C}$)。

活动节律, 在 1989 年草返青期 (动物繁殖期) 进行, 对 8 只不同性别的根田鼠进行标志, 分属于 2 群, 群 I, 1 雌 1 雄 (f_{11} 和 m_{11}), 群 II, 6 雌 ($f_{21}, f_{22}, f_{23}, f_{24}, f_{25}, f_{26}$) 1 雄 (m_{21}), 于 5 月 17—25 日在野外用望远镜进行追踪观察, 记录其进出洞次数、巢外活动时间, 觅食和取食行为等。

能量换算, 按 1 升氧气等于 20.09kJ 计算。

结 果

动物聚群与单独生活相比, 单位体重的耗氧量下降, 热传导率降低, 每日静止状态能量消耗降低, 即聚群可使动物节省能量。1987 年 10 月, 环境温度为 10°C 时, 4 只聚群动物比单独时代谢率降低 48%, 热传导降低 47%, 每日能量消耗降低 45%; 在 12 月 5°C 时, 5 只动物聚群比单独时代谢率降低 32%, 热传导降低 36%, 每日能量消耗降低 31% (表 1)。

表 1 聚群对根田鼠能学参数的影响

Table 1 Effects of huddling on *Microtus oeconomus* energetics.

月 Month	聚群大小 Group size	动物数 N	体 重 Body Wt. (g)	代 谢 率 M_R [$\text{mlO}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$]	体 温 T_b ($^{\circ}\text{C}$)	热 传 导 C [$\text{mlO}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^{\circ}\text{C})$]	每日能量消耗 DEE [$\text{kJ} / (\text{indiv} \cdot \text{d})$]
10 月 October 10°C	1	6	19.1	9.07	35.8	0.351	83.56
	2	12	20.1	7.39	35.3	0.293	71.60
	3	18	19.8	7.00	35.3	0.277	66.79
	4	20	20.2	4.75	35.4	0.187	46.24
12 月 December 5°C	1	8	22.1	8.67	33.5	0.305	92.40
	2	12	20.0	7.54	34.0	0.260	72.69
	3	12	22.8	6.78	33.0	0.243	74.58
	4	16	22.8	6.04	34.0	0.208	66.39
	5	20	22.6	5.86	35.0	0.195	63.83

从表 1 可知, 10 月时聚群的动物体温并不上升且略有下降, 12 月聚群的动物体温稍有上升, 并且 10 月在 10°C 时, 动物从 2 只增加到 4 只, 代谢率一直降低, 12 月 5°C 时, 超过 4 只, 代谢率不再明显下降, 降低程度维持在 30% 左右。

表 2 列出筑巢对根田鼠代谢率、热传导率、体温及每日能量维持价的影响。

如表 2 所示, 单只动物有巢比无巢时, 代谢率降低 32%, 热传导降低 12%, 体温上升 1.1°C , 每日能量消耗降低 37%; 5 只动物聚群有巢比无巢代谢率降低 33%, 热传导降低 15%, 体温上升 1.8°C ; 5 只聚群有巢比单独有巢时代谢率降低 38%, 比单独无巢时降低 49%, 由此亦可见, 聚群与筑巢能使根田鼠的能量消耗降低。

表2 筑巢与聚群对根田鼠能学参数的影响

Table 2 Effects of nest building and huddling on *Microtus oeconomus* energetics. (January 1988, 15°C)

聚群大小 Group size	条 件 Condition	动物数 N	体 重 Body Wt. (g)	代 谢 率 M_R [mlO ₂ /(g·h)]	体 温 T_b (°C)	热 传 导 C [mlO ₂ /(g·h·°C)]	每日能量消耗 DEE [kJ/(indiv·d)]
1	无巢 No nest	11	19.2	6.49	35.1	0.324	60.07
1	有巢 With nest	8	17.9	4.40	36.2	0.207	37.95
5	无巢 No nest	10	16.9	4.96	34.8	0.251	40.42
5	有巢 With nest	10	16.4	3.32	36.6	0.154	26.25

根田鼠地面活动主要集中在白天，活动时间在 05:30 至 20:45 (北京时间) 之间。根田鼠地面活动时几乎所有时间都用于觅食或进食，只有偶尔的清洁皮毛及短时间静坐。地面活动具较明显的节律性，属于昼间小节律(diurnal-ultradian rhythm)，节律周期为

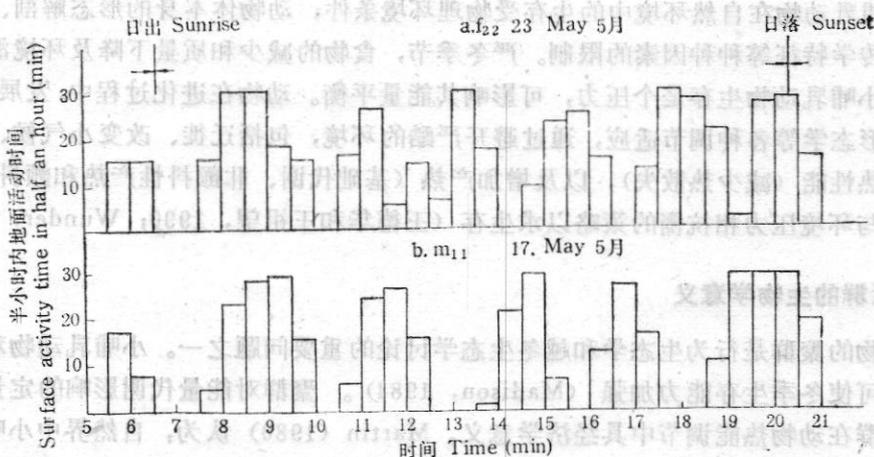


图1 根田鼠的地面活动时间(单位: 0.5h)。

Fig.1 Surface activity time of root vole, f₂₂(a) and m₁₁(b), recorded every half an hour with stopwatch.

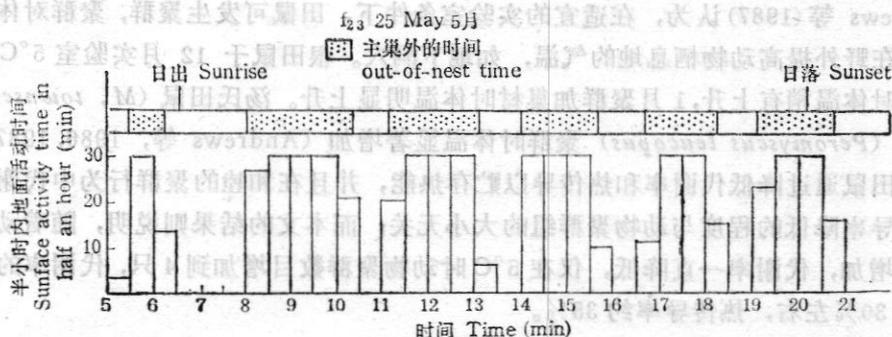


图2 根据进-出巢的时间所作的根田鼠活动节律图。隐影部分为主巢外活动时间。

Fig.2 Activity rhythm of root vole (f₂₃) judged from out-of-nest time every half an hour. Shaded parts are duration of out-of-nest time.

2.8h左右。图1列出用秒表测得的每半小时的地面活动时间。

此外,还观察到一群根田鼠(1雄多雌)共用一个主洞系,出洞后各自向四周分散活动,在主巢外的时间几乎全部用于地面活动,有时也偶尔进入其它洞穴,但一般不超过5min。对5只根田鼠记录的出-进巢时间,与用秒表测得的结果无大的差别(图2),如 f_{23} ,用秒表计时测得的活动时间为8.13h,用出-进巢为标准测得时间为9.83h。

由于根田鼠有时在太密集的灌丛中或在较厚的草丛下活动,很难发现,因此用秒表计时所得地面活动值可能偏低;若以出-进巢时间可能偏高,因为根田鼠有时会在主巢外的活动路线中短时间进入别的洞内。将二者结合起来得根田鼠的平均地面活动时间为8.33h。此外,在雄体地面活动时间(7.6h)明显少于雌体(9.0h),可能由于根田鼠此时正处于繁殖期,雌体怀孕、哺乳等需消耗较多能量之故。

讨 论

小哺乳动物在自然环境中的生存受物理环境条件,动物体本身的形态解剖、生理、生化及遗传学特征等种种因素的限制。严冬季节,食物的减少和质量下降及环境温度急剧降低对小哺乳动物生存是个压力,可影响其能量平衡。动物在进化过程中,发展了行为、生理及形态学等各种调节适应,通过避开严酷的环境,包括迁徙、改变小气候、休眠和增加隔热性能(减少热散失),以及增加产热(基础代谢、非颤抖性产热和颤抖产热)和活动等与环境压力相抗衡的策略以求生存(王德华和王祖望,1990;Wunder,1984)。

(一) 聚群的生物学意义

动物的聚群是行为生态学和越冬生态学讨论的重要问题之一。小哺乳动物和啮齿的聚群行为可使冬季生存能力加强(Madison,1984)。聚群对能量代谢影响的定量研究表明,聚群在动物热能调节中具经济学意义。Martin(1980)认为,自然界中小哺乳动物的聚群行为主要是维持体温、抵抗寒冷。根田鼠的社会性很强,喜聚群,我们的研究也说明对根田鼠的热能调节至关重要,对于其节省能量、保存热能具明显的经济效应。聚群的优势为:①避免和防御被捕食;②提高获取食物的效率;③创造舒适的越冬场所;④减少耗能、保存体热和水分;⑤食物贫乏时,共同享用食物资源(Madison,1984)。

Andrews等(1987)认为,在适宜的实验室条件下,田鼠可发生聚群,聚群对体温的影响可以在野外提高动物栖息地的气温,如地下洞穴。根田鼠于12月实验室5°C条件下,聚群时体温稍有上升,1月聚群加巢材时体温明显上升。汤氏田鼠(*M. townsendii*)和自足鼠(*Peromyscus leucopus*)聚群时体温显著增加(Andrews等,1986,1987),聚群的汤氏田鼠通过降低代谢率和热传导以贮存热能,并且在和啮齿的聚群行为中代谢率降低与热传导率降低的程度与动物聚群组的大小无关;而本文的结果则说明,随着动物聚群数目的增加,代谢率一直降低,仅在5°C时动物聚群数目增加到4只,代谢率的降低才稳定在30%左右,热传导率约35%。

(二) 巢穴的热能调节意义

营巢在动物生活史中是很重要的行为。小哺乳动物营巢除育幼需要外,对适应自然环

境也甚重要。巢穴能保持相对高而稳定的温度,从而构成了一个特殊的气候室,因此巢在低温环境,减缓动物的体热散失,是抵抗低温的一种适应,同时也是经济利用热能的一种适应(王培潮和陆厚基,1983)。

Casey (1981) 报道,在母体离开巢内一段时间中,幼体可维持高的体温,说明幼体的体温并不完全依靠其母体的代谢产热,而可能依赖于群聚及巢附加的隔热性。鼯鼠 (*Sorex araneus*) 利用巢穴可使静止代谢降低 30%, 节约 15% 的每日能量需要。地松鼠 (*Ammospermophilus leucurus*) 在 10°C 时,5 只聚群加巢材比单只无巢耗氧量降低 64% (Genoud, 1988) 本项研究发现,根田鼠 5 只聚群 (15°C) 加巢材比单只无巢材能量消耗降低 56%, 热传导率降低 52%。

厚而大的巢,其降温速率较慢,可使母体有足够的时间离开巢去觅食,而幼体能维持稳定的体温,对于成体也十分有利。我们曾在 1988 年 2 月笼养条件下对根田鼠的巢温作过测定,室温为 -6°C,巢温维持在 15°C 左右,根田鼠将牧草咬碎,然后网络在一起,巢柔软而精致,保温性能很好,即使在室内散养也观察到此现象。根据 Casey (1981) 的公式 $C_n = 1 \div (1/C_a + 1/C_n)$ (C_a , n 为动物在巢内的热传导率, C_a 为动物的热传导, C_n 为巢的热传导),可计算出根田鼠 15°C 时巢的隔热性能占总隔热能力(动物加巢)的 37%。在冬季的夜晚,将根田鼠笼养在室外,完全自由活动,加以足够的食物但不能作巢材,次日,则无一幸存,这是由于根田鼠主要在白天活动,夜间很少活动,更重要的可能是失去了巢及洞穴的保护。因此,在严冬或高寒地区,动物聚群和共同营巢生活是一有效的节能方式,并且动物聚群时单独活动明显减少,这也是对冬季可利用性食物减少,气温下降、代谢率降低等的一个补偿。

(三) 活动节律的能量适应意义

根田鼠的地面活动主要集中在白天,其活动非常隐匿,在灌丛之间的开阔地带几乎从不停留。夜间很少活动,出洞后活动迅速,时间短暂,其活动时间约少于半小时。海北定位站地区昼夜温差较大,5 月底夜晚气温可达 -5°C,而根田鼠的活动时间避开了夜间低温的胁迫,也避免了捕食者如艾虎 (*Mustela everamanni*) 和香鼬 (*M. altaica*) 等主要以夜行性为主的食肉动物的威胁。根田鼠的活动节律为昼间小节律,与同地区的高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 有所不同,后者在繁殖期活动高峰有两个,4 月是 11:00 和 17:00,7 月是 09:00 和 18:00,而在最严寒的 1 月,仅有一个活动高峰 (14:00),恰巧避开高温 (7 月的中午) 和低温 (凌晨、夜晚及冬季的大部分时间) 的胁迫,而选择一天最适宜的活动气温 (宗浩和夏武平,1987)。

本项观察结果与曾缙祥等 (1981) 报道的根田鼠的活动节律有明显差异,他们认为根田鼠主要以夜间活动为主,活动高峰为 06:00 和 24:00,中午很少活动,这可能是由于在实验室内人工条件下,温度适宜,食物充足所致。Madison (1985) 认为,在实验室条件下,田鼠在白天或黄昏 (拂晓) 活动,且昼夜节律有季节变动,在夏季主要是夜间活动 (白天高温抑制) 或黄昏 (拂晓) 活动,冬季则主要以白昼活动为主。Madison (1985) 发现在 1 月根田鼠为明显的夜行性,但第二年的 1 月则是明显的昼行性。在高寒草甸地区,根田鼠面临的物理和生物环境因素比较复杂,其活动受温度、捕食压力、种内和种间关系等方面的影响,其个体小,能量周转快,耗能多,栖息环境寒冷,必须

摄取大量食物以补充能量需要。

总之，根田鼠的聚群、筑巢行为及昼夜活动节律具明显的适应意义。

参 考 文 献

- 王祖望、曾绍祥、梁杰荣、韩永才，1982，根田鼠繁殖时期的能量需要。高寒草甸生态系统(夏武平主编)，甘肃人民出版社，101—109。
- 王培潮、陆厚基，1983，恒温动物巢穴在繁殖时期的意义，四川动物，2(1)：32—36。
- 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，1987，高原鼠兔似昼夜节律的研究，兽类学报，7(3)：211—223。
- 贾西四、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。
- 曾绍祥、王祖望、韩永才，1981，五种小哺乳动物活动节律的初步研究，兽类学报，1(2)：189—197。
- Andrews, R. V. and R. W. Belknap, 1986, Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 85A: 775—778.
- Andrews, R. V., D. Phillips and D. Makihara, 1987, Metabolic and thermoregulatory consequences of social behaviors between *Microtus townsendii*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 87A: 345—348.
- Casey, T. M., 1981, Nest insulation: energy savings to brown lemmings using a winter nest. *Oecologia*, 50: 199—204.
- Genoud, M., 1988, Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. *Mamm. Rev.*, 18: 173—193.
- Goreki, A., 1975, Klabukhov-Skyortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In *IBR Handbook 24 (methods for ecological bioenergetics)* (W. Grondzinsky, ed.), Blackwell Scientific, Oxford, 309—313.
- Madison, D. M., 1985, Activity rhythms and spacing. in *Biology of New World Microtus* (R. H. Tamarin, ed.), *Spec. Publ. Amer. Soc. Mammalogist*, 373—419.
- Madison, O., 1984, Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. in *Winter ecology of small mammals* (J. F. Merritt, ed.), *Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 257—274.
- Matin, R. A., 1980, Social facilitation of reduced oxygen consumption in *Mus musculus* and *Meriones unguiculatus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 65A: 519—522.
- McNab, B. K. and P. R. Morrison, 1963, Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. *Ecol. Monog.*, 33: 63—82.
- Wunder, B. A., 1984, Strategies for, and environmental cueing mechanisms of seasonal changes in thermoregulatory parameters of small mammals. in *Winter ecology of small mammals* (J. F. Merritt, ed.), *Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 165—172.

BEHAVIORAL THERMOREGULATION IN ROOT VOLE, *MICROTUS OECONOMUS*

Wang Dehua, Jiang Yongjin and Wang Zuwang

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

The benefits of social huddling and nest building on metabolism (V_{O_2}), thermal conductance (C), and daily energy expenditure (DEE) and the circadian activity rhythm of root vole (*Microtus oeconomus*), a dominant small rodent inhabiting *Potetilla fruticosa* shrub at alpine meadow were studied.

In *M.oeconomus* huddling results in a lower rate of V_{O_2} , reduced C and DEE . In October, 1987 at ambient temperature 10°C , four huddled animals reduced V_{O_2} by 48%, lowered C by 47% and decreased DEE at rest by 45%, respectively relative to single animal, and in December at 5°C , V_{O_2} , C , and DEE of five huddled animals declined by 32%, 36%, and 31%, respectively compared to single animal.

Nest building can also reduced energy expenditure. In January 1988, solitary animals added cotton as nest material at 5°C reduced V_{O_2} , C and DEE by about 32%, 12%, and 37%, respectively, five huddled animals with nest at 15°C decreased V_{O_2} , C and DEE by 33%, 15% and 35%, respectively compared to no nest animals, and reduced by 24%, 26% and 31%, respectively relative to single animals with nest, reduced by 49%, 52% and 56%, respectively compared to single animal without nest.

M.oeconomus was diurnal during reproductive period at natural conditions. The activity pattern was diurnal-ultradian rhythm. The rhythm interval was about 2.8 hours. Almost all the out-of-nest time were used for surface activities. The mean daily surface activity time was 8.3 hours. Females spent more time in feeding than males because of their reproduction. Activity time of *M.oeconomus* just avoided predators such as *Mustela eversmanni* and *Mustela altaica* which are mainly nocturnal carnivores and avoided the cold stress at night.

Our results indicated that huddling and nest building in *M.oeconomus* have conspicuously economic significance for minimizing energy expenditure, reducing heat loss and gaining access to a comfortable overwintering site. Circadian rhythm had evolutionary adaptive values, and related to energy demands, environmental conditions and intraspecific relationships.

Key words: Root vole, *Microtus oeconomus*; Huddling; Nest building; Activity rhythm; Behavioral thermoregulation.