

## 高原鼢鼠内脏器官与海拔的相关性研究

张守栋<sup>1,3</sup>, 杨传华<sup>2</sup>, 李邦<sup>1,3</sup>, 张同作<sup>1</sup>, 苏建平<sup>1\*</sup>, 林恭华<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008;

2. 浙江省湖州市现代农业技术学校, 浙江湖州 313023; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 小型哺乳动物内脏器官的质量和消化道长度具有高度可塑性, 是其对环境适应的重要指标。本研究通过对高原鼢鼠内脏器官随海拔梯度变化的比较研究, 旨在从形态结构方面来探讨高原鼢鼠对环境和低氧的适应机制。结果显示, 雄性高原鼢鼠心脏湿重和干重、脾脏干重、肺干重、胃湿重和干重、盲肠湿重与海拔呈显著或极显著正相关, 而肾湿重、大肠长度与海拔呈负相关; 雌性高原鼢鼠心脏湿重和干重、脾脏湿重和干重、胃湿重、盲肠湿重、盲肠长度与海拔呈显著或极显著正相关, 肝脏湿重和干重、脾脏干重、肾脏湿重和干重、大肠干重、大肠长度与海拔呈显著或极显著负相关; 其他与海拔无显著相关性。研究结果表明, 内脏器官与海拔的相关性体现出高原鼢鼠面对不同的生存环境、能量需求、氧气含量、外界病原体等因素做出的代偿性适应。

**关键词:** 高原鼢鼠; 内脏器官; 海拔; 相关性; 进化适应

中图分类号: Q955; Q959.8 文献标志码: A 文章编号: 1000-7083(2015)04-0574-05

## Study on the Correlation between Visceral Organs of Plateau Zokor (*Myospalax baileyi*) and Altitude

ZHANG Shoudong<sup>1,3</sup>, YANG Chuanhua<sup>2</sup>, LI Bang<sup>1,3</sup>, ZHANG Tongzuo<sup>1</sup>, SU Jianping<sup>1\*</sup>, LIN Gonghua<sup>1\*</sup>

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2. Modern Agricultural Technical School of Huzhou, Huzhou, Zhejiang Province 313023, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** The weight of the internal organs and the length of the digestive tract of small mammals are plastic and can be used to approximately indicate the animal adapting to the environment. By comparing the change of internal organs of plateau zokor (*Myospalax baileyi*) along the altitude gradient, the adaptability of plateau zokor to the environment was assessed on the basis of the morphology and structure. The result showed that the wet heart weight and dry heart weight, dry weight of spleen and lung, wet stomach weight and dry stomach weight, and wet cecum weight of male plateau zokor were significantly positive correlated with the altitude, however, the wet kidney weight, and length of large intestine were significantly negative correlated with the altitude. The fresh heart weight and dry heart weight, fresh weight and dry weight of the lungs, wet stomach weight, fresh cecum weight and cecum length of female plateau zokor were significantly positive correlated with the altitude, and the fresh weight and dry weight of liver, dry spleen weight, dry weight and fresh weight of kidney, and dry large intestine weight, and length of large intestine were significantly negative correlated with the altitude. Therefore, the correlation between the organ and elevation of plateau zokor indicated that this species adopted compensatory adaptation against the different living environment, energy demand, oxygen content, and pathogens.

**Key words:** *Myospalax baileyi*; organ; altitude; correlation; evolutionary adaptation

青藏高原平均海拔 3000 m 以上, 是世界上最高和最大的高原, 具有独特的自然和地理特征。低氧和寒冷是青藏高原最鲜明的气候特征, 平均气压为 66.5 kPa, 平均气温为 -8 ~ -4 °C, 这两大气候因素对高原动物生理及生存具有深刻的影响。随着海拔增加, 温度、氧分压降低。Ramirez 等(2007) 发现, 许

多动物通过抑制代谢来代偿氧气不足, 从而降低对氧气的需求量。但是, 对许多土著的高海拔内温动物而言, 通过抑制代谢来减少需氧量并不是最佳选择, 因为有很多需要紧急需氧产热的情况发生。比如, 很多鸟类在飞行时氧气消耗量达到未飞行时的 15 ~ 20 倍, 在这种情况下, 必须给予足够的氧气或

收稿日期: 2014-12-22 接受日期: 2015-02-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370405, 31372197); 青海省科技支撑计划项目(2014-NS-113)

作者简介: 张守栋(1989—), 男, 硕士研究生, 研究方向: 进化生态学, E-mail: zhangshoudong666@163.com

\* 通信作者 Corresponding author, E-mail: jpsu@nwipb.cas.cn; lingonghua@163.com

者具有较强的氧气传输途径( Ward *et al.* 2002)。因此,生活在高海拔环境的小型动物较生活于低海拔的小型动物而言,其形态结构和生理特征应该发生适应性调整,通过这种可塑性,使其能获得足够的氧气和适应寒冷的环境,从而更好地在较低的环境温度和氧气条件下生存。

研究发现,半野生条件下鹿鼠 *Peromyscus maniculatus* 的消化器官、心脏和肺脏的大小随海拔梯度的不同有较大差异,这可能对它们在高海拔生存有很大的作用。高海拔鹿鼠的消化道质量较大,这可能是由于低温和更高的温度调节代价导致的摄食量增加的缘故,而心脏和肺脏质量随海拔的增加而增加,可能是氧分压较低引起的,因为肺脏功能必须更加强大大才能获得足够的氧气,较大的心肌能泵出更多的血液给组织( Hock, 1961, 1964; Hammond *et al.*, 1999)。高海拔动物为了适应低氧,其中一个途径就是肺脏容积和扩散能力增加( Consolazio *et al.*, 1967)。Blanco( 1991) 等发现,低氧能影响家鼠 *Rattus* sp. 肺泡的大小和表面积,但是高海拔对豚鼠 *Cavia porcellus* 和绵羊 *Ovis aries* 的肺泡间隔没有影响( Tenney & Remmers, 1966); Hammond 等( 1999, 2001) 研究表明,随海拔梯度增加鹿鼠表型发生可塑性的变化;随海拔增加,与红细胞大小和氧气传输能力有关的支气管树的形态也会发生变化( Canals *et al.* 2007, 2008)。在鸟类的研究中也发现了类似的结果,如 Norris 和 Williamson( 1955), Dunson( 1965), Carey 和 Morton( 1976) 都发现同一物种的不同种群其心脏质量与海拔高度正相关。鸟类生活在山地森林中,其生理和形态发生了适应性改变,以此来获得足够的氧气,而这些适应性的改变可能包含心脏和肺脏质量的增加,肺脏是气体交换的地方,肺泡数量增加能提高肺脏的表面积和质量( Dunson, 1965; Schmidt-Nielsen, 1990; Hammond *et al.*, 1999), 脉搏的输出量直接与心脏质量相关,而脉搏输出量与心脏输出量正相关。Soobramoney 等( 2005) 发现,高海拔领伯劳 *Lanius collaris* 的心脏和肺脏的质量较海拔的更大。

高原鼯鼠 *Myospalax baileyi* 是青藏高原小型土著地下动物,在长期的进化过程中形成了对高原低氧环境的适应特征。本研究对不同海拔梯度下高原鼯鼠的内脏器官形态特征进行观察,拟解决以下科学问题: 1) 高原鼯鼠哪些内脏器官与海拔有相关性; 2) 这些器官与海拔、低氧环境相适应的意义。以期

更好地理解高原鼯鼠对高海拔的适应,为高原鼯鼠对高寒低氧环境在形态、生理及基因表达的代偿性适应研究提供一定的依据。

## 1 研究方法

### 1.1 试验动物及栖息地特征

2012年5月于青海省19个采样地共捕获高原鼯鼠263只,具体采样信息见表1。

表1 高原鼯鼠样本及栖息地信息

Table 1 Samples and the habitat characteristics of plateau zokor

采样地 Sampling sites	东经 East longitude/°	北纬 North latitude/°	海拔高度 Altitude/m	样本量 Sample size /只
门源县 Menyuan	101.825 50	37.323 48	2715	11
互助县 Huzhu	102.256 00	37.035 35	2857	12
大通县 Datong	101.789 10	37.152 03	2988	12
湟源县 Huangyuan	101.078 20	36.654 60	3043	12
千户乡 Qianhu	101.553 90	36.299 37	3119	11
化隆县 Hualong	102.297 10	36.188 48	3185	11
共和县 Gonghe	99.734 98	37.033 82	3209	12
祁连县 Qilian	100.193 20	38.104 08	3213	12
过马营 Guomaying	101.069 10	35.775 58	3255	12
贵德县 Guide	101.301 20	35.767 45	3302	11
贵南县 Guinan	100.461 80	35.577 38	3306	12
泽库县 Zeku	100.961 70	35.237 65	3428	13
河南县 Henan	101.559 80	34.774 88	3552	12
海塔尔 Haitaer	100.525 50	37.659 58	3566	12
兴海县 Xinghai	99.918 70	35.852 98	3566	10
班玛县 Banma	100.563 90	33.124 53	3705	12
久治县 Jiuzhi	101.491 60	33.259 88	3741	12
索呼日麻 Suohurima	100.822 10	33.604 97	3847	12
白玉乡 Baiyu	100.138 60	33.423 89	4208	52

### 1.2 器官组织的解剖

捕获动物用电子天平称量其体质量(精确到0.01 g),经冷冻处理带回实验室。试验在中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室进行。试验方法参考杨传华等(2012)的方法。解剖时由腹部向上纵向剪开,小心分离并取出内脏器官,仔细剔除其附带的结缔组织和白色脂肪组织,并置于电子天平上称重(精确到0.001 g),获取心、肝、脾、肺、肾的湿重。取出消化道各器官,分离出胃、小肠、大肠和盲肠,将肠道各器官剔除肠系膜,在有生理盐水的解剖盘上平展为最大长度,但不拉伸,用卷尺测量各部分长度(精确到0.1 cm),最后将消化道各段用解剖剪纵向剪开,用生理盐水将内容物冲洗干净,在滤纸上吸干,置于电子天平上称重,即为肠道各部分和胃的湿重。将各器官置于60℃下烘干至恒重,测定其干重。

1.3 数据统计分析

采用 SPSS 16.0 进行数据处理。高原鼯鼠捕捉于 5 月 此时正值其繁殖季节,为了避免繁殖状况对内脏器官的影响 雌、雄鼯鼠单独分析。由于海拔梯度是个复合的生态因子,与氧分压和温度的关系密切,海拔与氧分压呈负相关,且内脏器官受体质量影响较大。故本研究采用偏相关分析,以体质量和海

拔为控制变量分析,以此来探讨高原鼯鼠内脏器官与氧分压的关系  $P < 0.05$  为显著相关,  $P < 0.01$  和  $P < 0.001$  为极显著相关。

2 结果

高原鼯鼠内脏器官质量及大小与海拔相关性的分析结果见表 2。

表 2 高原鼯鼠内脏器官重量及大小与海拔的相关性  
Table 2 Internal organ weight and size of plateau zokor and the correlation with altitude

测定项目 Items	雄性 Male		雌性 Female	
	r 值 r-value	P 值 P-value	r 值 r-value	P 值 P-value
心脏湿重 Wet heart weight	0.208	0.037	0.210	0.008
心脏干重 Dry heart weight	0.302	0.002	0.210	0.008
肝湿重 Wet liver weight	0.053	0.602	-0.215	0.006
肝干重 Dry liver weight	-0.095	0.346	-0.457	<0.001
脾湿重 Wet spleen weight	0.144	0.151	-0.133	0.094
脾干重 Dry spleen weight	0.235	0.018	-0.184	0.020
肺湿重 Wet lung weight	0.189	0.058	0.406	<0.001
肺干重 Dry lung weight	0.245	0.013	0.345	<0.001
肾湿重 Wet kidney weight	-0.197	0.048	-0.309	<0.001
肾干重 Dry kidney weight	-0.063	0.530	-0.418	<0.001
胃湿重 Wet stomach weight	0.278	0.005	0.202	0.010
胃干重 Dry stomach weight	0.381	<0.001	0.057	0.474
小肠湿重 Wet small intestine weight	0.134	0.183	0.088	0.268
小肠干重 Dry small intestine weight	0.043	0.668	-0.126	0.112
大肠湿重 Wet large intestine weight	0.093	0.353	0.012	0.883
大肠干重 Dry large intestine weight	-0.144	0.152	-0.251	<0.001
盲肠湿重 Wet caecum weight	0.222	0.026	0.213	0.007
盲肠干重 Dry caecum weight	0.103	0.305	-0.023	0.771
小肠长 Small intestine length	0.005	0.961	0.092	0.248
大肠长 Large intestine length	-0.218	0.029	-0.181	0.022
盲肠长 Caecum length	0.078	0.439	0.273	<0.001

2.1 雄性高原鼯鼠内脏器官与海拔的相关性

雄性高原鼯鼠心脏湿重和干重、脾脏干重、肺干重、胃湿重和干重、盲肠湿重与海拔呈显著或极显著正相关( $r = 0.208, P < 0.05; r = 0.302, P < 0.01; r = 0.235, P < 0.05; r = 0.245, P < 0.05; r = 0.278, P < 0.01; r = 0.381, P < 0.001; r = 0.222, P < 0.05$ ) ,由于海拔与氧分压负相关,所以以上指标与氧分压呈显著负相关,即:雄性高原鼯鼠心脏湿重和干重、脾脏干重、肺干重、胃湿重和干重、盲肠湿重与氧分压呈负相关,而肾湿重、大肠长度与海拔呈负相关( $r = -0.197, P < 0.05; r = -0.218, P < 0.05$ ) ,与氧分压呈正相关,即氧分压越高,肾湿重与大肠长度也越长。

2.2 雌性高原鼯鼠内脏器官与海拔的相关性

雌性高原鼯鼠肺脏湿重和干重、胃湿重、盲肠湿

重、盲肠长度与海拔呈显著或极显著正相关( $r = 0.210, P < 0.01; r = 0.210, P < 0.01; r = 0.406, P < 0.001; r = 0.345, P < 0.001; r = 0.202, P < 0.01; r = 0.213, P < 0.01; r = 0.273, P < 0.001$ ) ,肝脏湿重和干重、脾脏干重、肾脏湿重和干重、大肠干重、大肠长度与海拔呈显著或极显著负相关( $r = -0.215, P < 0.01; r = -0.457, P < 0.001; r = -0.184, P < 0.05; r = -0.309, P < 0.001; r = -0.418, P < 0.001; r = -0.251, P < 0.001; r = -0.181, P < 0.05$ ) ,其他与海拔无显著相关性。

3 讨论

雄性和雌性高原鼯鼠心脏湿重和干重与海拔显著正相关,雄性高原鼯鼠的肺干重及雌性高原鼯鼠的肺湿重和干重与海拔呈显著正相关关系,与氧分

压显著负相关,即氧分压越低,心脏和肺脏相对越大,这与鹿鼠的研究结果一致(Hock,1961,1964; Hammond *et al.*,1999)。心脏质量的增加有利于提高抵御严寒的能力。心脏的脉搏输出量直接和心脏质量相关,而脉搏输出量与心脏输出量正相关。Soobramoney等(2005)发现,高海拔领伯劳的心脏和肺脏质量较低海拔的更大。心脏又是全身组织的供氧中枢和低氧代谢产物乳酸的主要清除器官之一(刘国富等,1985)。高原鼯鼠终生营地下生活,低氧高二氧化碳是其生境主要特点(王晓君等,2008)。相对较大的心脏指数有利于高原鼯鼠清除低氧代谢产物。肺脏是气体交换的地方,Blanco等(1991)发现,低氧能影响家鼠肺泡的大小和表面积,其肺泡数量的增加会提高肺脏的表面积和质量(Dunson,1965; Schmidt-Nielsen,1990; Hammond *et al.*,1999)。高海拔动物为了适应低氧,其中一个途径就是增加肺脏容积和扩散能力(Consolazio *et al.*,1967)。栖居于高海拔地区的小哺乳动物受到低温和低氧双重胁迫,而两者对代谢率的影响却相反,低氧降低了肺承载氧的能力,这可能制约了氧耗的最大速率,也就限制了代谢产热(Rosenmann & Morrison,1974)。高原鼯鼠为满足正常的代谢需求,势必在肺脏大小上产生代偿性变化。因此,随海拔梯度的增加,洞道内的氧分压越低,高原鼯鼠为了更好地摄取氧气来满足正常的代谢耗氧需求,其心肺的形态必然发生功能性代偿变化,即心脏和肺脏的质量增大,较大的心肌能泵出更多的血液给组织,肺脏功能更加强大才能获得足够的氧气(Hock,1961,1964; Hammond *et al.*,1999)。

脾脏是一种重要的免疫器官,其质量常被用作衡量动物免疫功能的一个指标(Nelson & Demas,1996)。研究表明,红背鼯鼠 *Clethrionomys rutilus*(Sealander & Bickerstaff,1967)和松田鼠 *Microtus pinetorum*(Valentine & Kinkpatrick,1970)的脾脏质量在秋季和春季最高,当取食高纤维食物时,脾脏的质量明显下降(Liu & Wang,2007)。本实验发现,雄性高原鼯鼠的脾脏干重与海拔呈显著正相关,雌性高原鼯鼠的脾脏干重与海拔呈显著负相关。可能是因为温度较低,环境中的细菌和微生物相应较少,雌性高原鼯鼠被细菌等微生物感染的几率相对较低,并不需要增加脾脏大小来增强免疫力,而且温度较低对应的食物质量和获得性也低,同时维持较大的脾脏也需消耗很大能量,这与Liu和Wang(2007)发现的结

果一致。

雄性高原鼯鼠肾脏湿重与海拔呈显著负相关,雌性高原鼯鼠肾脏的干重和湿重与海拔的相关性均达到极显著水平。肾脏有重吸收水分的功能,随着海拔升高,环境温度越低,高原鼯鼠身体水分不易丧失。因此,高原鼯鼠肾脏质量与海拔呈显著负相关。

雄性高原鼯鼠胃湿重和干重、盲肠湿重及雌性鼯鼠的胃湿重、盲肠湿重和盲肠长度与海拔呈显著正相关,雄性高原鼯鼠的大肠长度及雌性高原鼯鼠的大肠干重和大肠长度与海拔呈显著负相关。消化道形态结构与能量需求密切相关(Derting & Bogue,1993)。消化道的形态可指示野外小型草食哺乳动物所面临的能量压力大小(Wunder,1992)。胃是动物暂时贮藏食物和对食物进行初步消化吸收的场所,胃的大小一般与动物体质量、食物质量、温度和繁殖状态等条件相关(Perrin & Curtis,1980)。较大的胃意味着能一次摄入较多食物(刘璐等,2010)。野生种类相对较大的胃具有重要的生态学意义,既可提高觅食效率和获得足够食物,又可减少暴露时间,降低被捕食的风险。盲肠是后肠发酵动物的主要发酵场所(Van Soest & Pater,1994)。盲肠的容量增大,将延长消化物在消化道内的滞留时间,从而提高对细胞壁的消化效率(王德华,王祖望,2000)。大肠是水分及无机盐的主要吸收部位。高原鼯鼠处于高海拔地区,海拔越高,环境温度越低,为维持体温消耗的能量越高,高原鼯鼠需要一个强大的胃储存食物和一个功能强大的盲肠分解纤维素,增强营养物质的分解。在春季雌性鼯鼠处于繁殖状态,能量需求更大,盲肠长度增加是对高能量胁迫的一种代偿性适应。随着海拔升高,环境温度越低,高原鼯鼠体内水分越不容易丢失,大肠吸收水分的功能相对低。

不同性别的高原鼯鼠的各器官与海拔表现出不同程度的相关性。这种器官与海拔的相关性体现出高原鼯鼠面对不同的生存环境、氧含量、能量需求、外界病原体等因素做出的代偿性适应。高原鼯鼠对高海拔低氧环境在形态、生理、基因表达的反应还有待进一步研究。

致谢:野外工作由李维平、邓小弓协助完成,在此一并致谢!

#### 参考文献:

刘璐,徐金会,孔杰,等.2010.三种鼠类消化道长度和重量的比较

- [J]. 曲阜师范大学学报: 自然科学版, 36(2): 109-112.
- 刘国富, 温得启, 胡晓梅. 1985. 高原鼠兔和高原鼫鼠乳酸脱氢酶同工酶的初步研究[J]. 兽类学报, 5(3): 223-228.
- 王德华, 王祖望. 2000. 高寒地区高原鼫鼠消化道形态的季节变化[J]. 兽类学报, 20(4): 270-276.
- 王晓君, 魏登邦, 魏莲, 等. 2008. 高原鼫鼠和高原鼠兔肺细叶的结构特征[J]. 动物学报, 54(3): 531-539.
- 杨传华, 都玉蓉, 谢久祥, 等. 2012. 两种鼫鼠内脏器官形态差异及其分类学意义[J]. 兽类学报, 32(3): 1-10.
- Blanco LN, Massaro D, Massaro GD. 1991. Alveolar size, number and surface area: developmentally dependent response to 13% O<sub>2</sub> [J]. American Journal of Physiology, 261: 370-377.
- Canals M, Donoso C, Figueroa DP, et al. 2007. Pulmonary hematological parameters, energetic flight demands and their correlation with oxygen diffusion capacity in the lungs [J]. Revista Chilena de Historia Natural, 80: 275-284.
- Canals M, Sabat P, Veloso C. 2008. The proximal airway of the bat *Tadarida brasiliensis*: a minimum entropy production design [J]. Journal of Comparative Physiology B, 178: 377-384.
- Carey C, Morton ML. 1976. Aspects of circulatory physiology of montane and lowland birds [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 54A: 61-74.
- Consolazio CF, Johnson HG, Mataush LO, et al. 1967. Energy, nitrogen and water requirements of normal adults residing at 4300 meters for 28 days [J]. Report US Army Medical Research and Nutrition Laboratory, 7: 1-49.
- Derting TL, Bogue BA. 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*) [J]. Journal of Mammalogy, 71(1): 59-68.
- Dunson WA. 1965. Adaptation of heart and lung weight to high altitude in the robin [J]. Condor, 67: 215-219.
- Hammond KA, Roth J, Janes DN, et al. 1999. Morphological and physiological responses to altitude in deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) [J]. Physiol Biochem Zool, 75: 613-622.
- Hammond KA, Szewczak J, Krol E. 2001. Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient [J]. Journal of Experimental Biology, 204: 1991-2000.
- Hock RJ. 1961. Effect of altitude on endurance running [J]. J Appl Physiol, 16: 435-438.
- Hock RJ. 1964. Physiological responses of deer mice to various native Altitudes [M] // Weihe WH. The physiological effects of high altitude. New York: Macmillan: 59-72.
- Liu QS, Wang DH. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. Journal of Comparative Physiology B, 177: 509-518.
- Nelson RJ, Demas GE. 1996. Seasonal changes in immune functions [J]. The Quarterly Review of Biology, 71: 511-549.
- Norris RA, Williamson FSL. 1955. Variation in relative heart size of certain passerines with increases in altitude [J]. Wilso Bulletin, 67: 78-83.
- Perrin MR, Curtis BA. 1980. Comparative morphology of the digestive system of 19 species of Southern African myomorph rodents in relation to diet and evolution [J]. South African Journal of Zoology, 15(1): 22-33.
- Ramirez JM, Folkow LP, Blix AS. 2007. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic [J]. Annu Rev Physiol, 69: 113-143.
- Rosenmann M, Morrison P. 1974. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O [J]. Journal of Physiology, 226: 490-495.
- Schmidt-Nielsen K. 1990. Animal Physiology: Adaptation and Environment [M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sealander JA, Bickerstaff LK. 1967. Seasonal changes in reticulocyte number and in relative weights of the spleen, thymus, and the kidneys in the Northern red-backed mouse [J]. Canadian Journal of Zoology, 45: 253-260.
- Soobramoney S, Downs CT, Adams NJ. 2005. Morphological variation in the Common Fiscal *Lanius collaris* along an altitudinal gradient in southern Africa [J]. Ostrich, 76(3 & 4): 130-141.
- Tenney SM, Remmers JE. 1966. Alveolar dimensions in the lungs of animals raised at high altitude [J]. Journal of Applied Physiology, 22: 1528-1530.
- Valentine GL, Kirkpatrick RL. 1970. Seasonal changes in reproductive and related organs in the pine vole, *Microtus pinetorum*, in south western Virginia [J]. Journal of Mammalogy, 51: 553-560.
- Van Soest, Peter J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant, Second edition [M]. New York: Cornell University Press.
- Ward S, Bishop CM, Woakes AJ, et al. 2002. Heart rate and the rate of oxygen consumption of flying and walking barnacle geese (*Branta leucopsis*) and bar-headed geese (*Anser indicus*) [J]. J Exp Biol, 205: 3347-3356.
- Wunder BA. 1992. Morphophysiological indicators of the energy state of small mammals [M] // Tomasi TE, Horton TA. Mammalian energetics: interdisciplinary views of metabolism and reproduction. New York: Comstock Publishing Associates, Cornell University Press: 86-104.