

高山地区高原鼯鼠的代谢特点 及若干生理指标的观察*

曾缙祥** 王祖堃 师治贤

(中国科学院西北高原生物研究所)

恒温动物对环境长期适应过程中,其体内各种调节机制不断发展和完善,从而增强了对环境的适应能力。长期生活于高山环境的啮齿动物,往往在身体结构上和某些生理生态机能上也产生相应变化,形成独特的代谢特点。

高山环境主要特点之一是高寒低氧。终生生活于高山地下洞道系统的高原鼯鼠(*Myospalax baileyi*)是一种穴居掘土的啮齿动物,在低氧和高浓度二氧化碳的环境条件下(此环境条件对其他啮齿动物是有害的),却能世代适应,并不断繁衍后代。所以了解这种高原地下鼠对低氧和高二氧化碳的适应过程及其反应出的代谢特点,不但在理论上有一定的意义,而且对高山地区有益动物的驯化也有一定的参考价值。

关于地下鼠代谢生理生态的研究,报道甚少。McNab (1966)对非洲五种地下鼠的趋同性现象作过研究。Arieli 和 Ar(1981)对巴勒斯坦鼯形鼠(*Spalax ehrenbergi*)于不同环境条件下的心率反应和心脏及骨骼肌的毛细血管密度的变化进行过实验研究和探讨。关于高山地区地下鼠的代谢生理生态的研究,国内尚乏报道。

在本研究工作中,我们选择了高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)作比较,因为它与高原鼯鼠栖息于同一地区、同一生境条件,而后者为地面活动鼠类。

一、材料与方 法

试验用鼠均捕自青海省海北高寒草甸生态系统定位站(北纬 37°37', 东经 101°19', 海拔约 3250 米)。将所获鼠携至室内,暂养 3—5 天,然后取健康的成体鼠于室内条件下进行测定。

(1) 耗氧量测定 采用 Kalabukhov-Skvortsov (Goreck, 1975) 封闭式流体压力呼吸计进行测定,以水浴保持恒温,温差为 $\pm 1^{\circ}\text{C}$ 。

(2) 肛温 用 95 型半导体点温计插入肛门约 1 厘米处进行测定。

(3) 洞道内温度、湿度的测定及洞道气体的收集 洞道内温、湿度测定是在高原鼯鼠

* 韩永才、何海菊二同志参加部分工作,赵静玫同志参加洞道气体测定,在此一并致谢。

** 现在通讯处:天津师范学院生物系。

取食洞(此洞距地表面一般约 12—18 厘米)内进行的。将洞道掘开,把干湿球温度计及空气采样装置安放于洞道内,然后将洞道按原样严密封闭。30 分钟后,收集洞道气体并测定洞道内的温度和湿度。

(4) 大气及洞道内的氧和二氧化碳含量 用奥氏 GX-1 型气体分析器将洞道收集的气样于当地进行测定。

(5) 动物蒸发失水的测定 用 CD-1 型气体采样器控制气体流量并自动控制时间,用 U 形管装入完全干燥的硅胶,用以吸收蒸发失水量,并用万分之一天平称量之。

(6) 动物心电图 用国产 7121A 型心电图仪记录高原麝鼠和高原鼠兔的心电图,经轻度麻醉在室温 18—20℃ 条件下进行记录。按心率 = $\frac{60}{R-R \text{ 间期(秒)}}$ 的公式计算心率(R 代表心室的活动间期)。

(7) 心脏重量 将心脏取下,用清水洗净内部瘀血,并清除表面的结缔组织,用滤纸将心脏表面水分吸干,用扭力天平称重。

(8) 红血球直径测量 用瑞氏法染制血液涂片,在 15 × 20 倍显微镜下测量,目微尺每一小格 = 5μ,每种鼠各测量 100 个红血球的直径。

二、结果与讨论

据实地观察,栖息于青海高原的高原麝鼠的分布高度可达 3800—3900 米,因终生营地下生活,故在形态和生理生态上都产生了一定的适应性变化。现将测定结果报道如下:

1. 代谢特征

(1) 洞道小生境的特点 高原麝鼠生活于密封的洞系中,洞道内环境条件相对稳定;如昼夜温差较小,湿度较大,洞道内气体弥散性差等,故洞内的气体成分与大气相比存在一定的差异(表 1、2)。

表 1 高原麝鼠洞内、外相对湿度和温度的比较

Table 1 Comparison of temperature and humidity outside and inside the burrow of mole rat

测定时间 Measuring time	洞外大气湿度(%) Humidity of outside burrow	洞内空气湿度(%) Humidity inside burrow	洞外气温(°C) Temperature of outside burrow	洞内气温(°C) Temperature inside burrow
9.00	53.33±2.32(6)	87.33±0.33(6)	4.42±0.27(6)	3.50±0.22(6)*
13.00	31.67±3.77(6)	81.17±3.95(6)	16.67±0.80(6)	9.50±0.71(6)
19.00	42.67±2.95(6)	79.00±4.23(6)	14.50±0.66(6)	12.00±0.22(6)

*样本数 Sample size.

从表 1、2 可见,洞道内全天的湿度和温度变化与洞外的测定值相比较,变化幅度明显较小,且稳定。洞内氧气含量为大气的 83—88% (年平均为 87%),而二氧化碳的含量则比大气高出 7.3—48.6 倍(平均为 28 倍),与 McNab (1966) 从非洲地下鼠洞道内测得二氧化碳含量为大气的 20—35 倍的结果基本近似。从图 1 还可看出,洞内氧含量季节变

表 2 大气与洞道内气体成分含量的比较

Table 2 Comparison of gas content inside and outside burrow

测定时期 Measure period		气体组成的含量(%) Gas content (%)	
		O ₂	CO ₂
本区大气气体组成 Atmospheric gas content		20.45(3)*	0.03(3)*
洞道内 Gas content inside burrow	草返青期 Green-up	18.02±0.12(6)* (18.52)**	0.22±0.18(6)* (0.09)**
	草盛期 Florishing	17.04±0.04(6)* (19.00)	1.46±0.27(6) (0.92)
	草枯黄期 Withering	18.43±0.14(6) (19.40)	0.81±0.11(6) (0.22)

* 样本数 Sample size.

** 括号内为无鼠洞道内的氧和二氧化碳含量。The content of oxygen and carbon dioxide in burrow without rat.

化不大,而二氧化碳却有很大的季节差异。在草生长盛期洞道内二氧化碳含量最高,这可能是因为此期间有些小鼠尚未分窝和此时正值本地区的雨季,土壤通透性较差,影响二氧化碳通过土壤弥散;又可能因为此期间地温高,土壤微生物活动加强,其呼吸产生二氧化碳增多,因而造成了草生长盛期洞道内二氧化碳含量高。

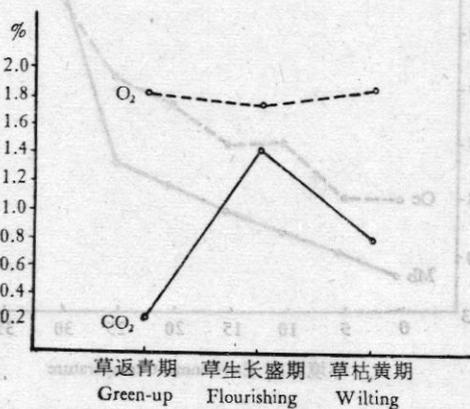


图 1 高原鼯鼠洞道内氧和二氧化碳含量的季节变化

Fig. 1 The season change of content of oxygen and carbon dioxide in mole rat burrow

地下鼠为什么能长期适应于高山低氧和高浓度二氧化碳的生境呢? Ar, Arieli 和 Shkolnik (1977) 研究巴勒斯坦鼯形鼠后指出: 这些地下鼠的组织具有较低的氧分压 (P_{O₂}) 和很高的组织二氧化碳分压 (P_{CO₂}), 且具有高的血氧亲和力和血氧解离曲线右移倾向。以致血氧含量并不减少,从而保证了在组织中毛细血管血氧分压较高,释放出足够的氧气,有利于氧向组织扩散,保证氧的供给。同为地下鼠的高原鼯鼠,能适应于高山低氧的洞道生境,也是符合上述的情况。

(2) 体温、代谢率和能量消耗的特点 经测定,高原鼯鼠的正常体温平均为 34.72°C (范围在 34—38°C 之间),而高原鼠兔的平均体温为 36.60°C,一般较地面鼠为低,与

McNab, 1966 对几种地下鼠研究结果是一致的。经测定,高原鼯鼠的中性温度为 25°C,而高原鼠兔为 27°C(王祖望等,1979),它们对最适温度的需求是不一致的,当环境温度升至 30°C 时,高原鼯鼠的体温迅速上升(见图 2),温度升至 35°C 时,已有少数个体死亡。而 35°C 时虽可使高原鼠兔的体温明显上升,却未出现死亡现象。在 35°C 环境中,常见有的个体的脸颊部有时几乎全身都湿,因为在中性温度以上的环境里,啮齿动物对热调节能力是很有限的,一般认为啮齿动物的汗腺不发达或缺如,故在高温环境里只有多分泌唾液,有助于蒸发散热,使身体凉爽,但也只能作为应急的暂时性作用。从图 2 尚可见到在递增的环境温度下(30°C 以上)高原鼯鼠的体温适应能力较高原鼠兔差,这表现在从 30°C 开始体温曲线发生转折上升,速率大为增加,这对机体的体温调节是非常不利的。

从耗氧量测定结果来看,高原鼯鼠的耗氧量低于高原鼠兔,其代谢率也低(王祖望等,1979),降低耗氧量是对高山低氧环境的一种适应。同时,洞道内二氧化碳浓度的增加,也会降低动物的代谢率(Kay, 1979)。所以具有较低的代谢率和较低的体温是地下鼠代谢适应的特点之一。

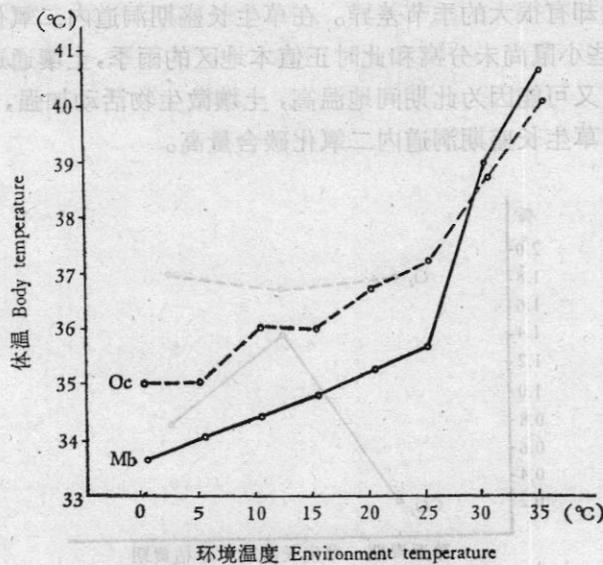


图 2 高原鼯鼠和高原鼠兔于不同环境温度下体温的变化

Fig. 2 The changes of body temperature of mole rat and plateau pika at various environment temperature

高原鼯鼠由于代谢率低,故其平均每日能量消耗相对也低。高原鼯鼠于 20°C 环境温度下平均能量消耗为 6.18 大卡/克·小时,而高原鼠兔平均为 8.44 大卡/克·小时。表现于身体组织热值和脂肪含量上,高原鼯鼠也低于高原鼠兔,见表 3。

(3) 水代谢特点 经测定,高原鼯鼠与高原鼠兔于不同环境温度下肺、皮蒸发失水的结果,如表 4 所示。

生活于同一地区的这两种动物均无饮水习惯(水分主要来自食物)。于相同的环境温度下,两者肺、皮蒸发失水差异甚大,经 t 测验,于 10、20°C 下差异达到非常显著的水平,但在 30°C 时,两者虽有差别,但未达到显著水平。一般啮齿动物于 35°C 环境里身体散热

表3 高原鼯鼠和高原鼠兔的组织热值和脂肪含量的比较

Table 3 The content of caloric value of tissue and fat in mole rat and plateau pika

动物名称 Animals	热值(大卡/克) Caloric value (Kcal/g)	测定数 No. of animals	脂肪含量(毫克/克) Content of fat (mg/g)	测定数 No. of animals
高原鼯鼠 Mole rat	4.727±0.19	41	0.265±0.08	24
高原鼠兔 Plateau pika	4.941±0.37	44	0.304±0.07	24

表4 不同环境温度下肺、皮蒸发失水(毫克/克)的比较

Table 4 The comparison of pulmonary and cutaneous evaporative water lose under different environment temperature (mg/g)

动物名称 Animals	环境温度 Environment temperature		
	10°C	20°C	30°C
高原鼯鼠 Mole rat	0.79±0.20(15)	1.39±0.33(15)	2.48±0.83(15)*
高原鼠兔 Plateau pika	1.38±0.19(15)	2.48±0.42(15)	3.36±0.82(15)
t-测验 t-test	t=4.01; p<0.01	t=5.86; p<0.01	t=1.28; p>0.05

* 样本数 Sample size.

机能大大下降,主要以增加体表水分蒸发来调节体温。30°C环境温度已超过高原鼯鼠生活环境的洞温¹⁾,在此温度下其肺、皮蒸发失水比20°C时增长78%,而高原鼠兔仅增长35%,从而形成于30°C环境温度里两者蒸发失水差距缩小的原因。

从表4还可看出,环境温度每提高10°C,两者蒸发失水的比例也不完全相同。如高原鼯鼠从10°C升至20°C时肺、皮蒸发失水率增长76%,高原鼠兔增长80%;从20°C升至30°C,高原鼯鼠失水率继续增长(增78%),而高原鼠兔者却有些下降(增35%),可见高原鼠兔对热耐受力高于高原鼯鼠。

从每天活动节律来看,昼夜均有活动的高原鼯鼠,据捕打观察(特别在草生长盛期),在地表温度最高时(13:00—16:00时)活动频率显著减少,此或与减少身体水分的蒸发有关。

2. 若干生理指标的适应性变化

(1) 血象的变化 高原鼯鼠的红细胞数和血红蛋白(Hb)含量,我们已报道过(王祖望等,1979)。两者均高于高原鼠兔。红细胞增多是低氧的补偿反应,增加红细胞的数目和增加血液中Hb的含量,在低氧的情况下可刺激血液生成,在动物系统发育中是一种积极的因素。高原鼯鼠的红细胞(603.17万/立方毫米)和Hb(12.39克/100毫升)均比

1) 根据1980年本站气象资料,全年最高气温在8月分,最高地面温度为48.5°C,此时高原鼯鼠取食洞的温度为22.5°C。

高原鼠兔(545.80万/立方毫米和9.61克/100毫升)有所增加,可见高原鼯鼠在高山地区地下洞道中,对低氧的适应之一,可能是增加细胞内对氧的利用和减少组织的需氧量,另外,其机体内一定存在某些加强组织氧的释放手段来维持体内的正常代谢,这是一个值得深入研究的问题。

另外,我们还测量了两种鼠各100个红细胞的直径,结果见表5。高原鼯鼠红细胞的直径与巴勒斯坦鼯形鼠的红细胞(直径为 $6.3\mu\text{m}$)相接近(Arieli和Ar,1981),但显著大于高原鼠兔。这与高原鼯鼠的血红蛋白含量高于高原鼠兔的情况是一致的,红细胞直径的增大这可能也是对低氧环境适应性变化之一。

表5 红血球直径的比较

Table 5 The comparison of red cell diameters

动物名称 Animals	测量数(个) Sample size	直径±标准误(μm) Diameter±S. E.
高原鼯鼠 Mole rat	100	$6.53(5-10)\pm 0.11$
高原鼠兔 Plateau pika	100	$5.99(4.5-8)\pm 0.09$
t 测验 t-test	$t=3.4; p<0.01$	

关于白细胞,经测定,高原鼯鼠的白细胞平均值为2958.30个/立方毫米,而高原鼠兔为6833.33个/立方毫米。可见高原鼠兔与多数哺乳动物的正常值较为接近,高原鼯鼠的白细胞则相当低。这一情况可能与其所处的生境有关。白细胞的主要功能是抵抗疾病的入侵。由于洞道内小气候比较稳定,病菌相对地较地面为少(高山地区地下洞道一般较为寒冷,不利于细菌的繁殖),加之天敌较少,在系统发育过程中形成了对洞道环境的适应,所以白细胞的数目也会相对减少。

(2) 心电图、心率和心脏重量 在高原鼯鼠和高原鼠兔轻度麻醉下各描记10只鼠的心电图(于志铭(1980)认为轻度麻醉对大白鼠心电图并无重要的影响。),其结果如图3所示。从心电图记录可看出高原鼯鼠和高原鼠兔的心电图大部分均无异常的变化。Arieli和Ar(1981)对巴勒斯坦鼯形鼠的心电图研究发现,多数鼯形鼠均有心律不齐的现象。在高原鼯鼠的心电图中,也常见到心律不齐的现象(图3—(2))。从 AVR 导联里可明显看到心律不齐的现象。我们的记录与Arieli的结论基本相一致。

高原鼯鼠与高原鼠兔的平均心率,从心电图计算所得结果见表6。表明高原鼯鼠的心率明显低于高原鼠兔。Arieli和Ar(1981)认为掘土鼠和穴居的哺乳动物趋向于具

表6 高原鼯鼠和高原鼠兔心率的比较

Table 6 Heart rate of mole rat and plateau pika

动物名称 Animals	动物数(个) No.	平均心率(次/分) Heart rate mean	标准误 SE
高原鼯鼠 Mole rat	10	296.60(250—333)	± 8.86
高原鼠兔 Plateau pika	10	332.65(300—429)	± 15.04

有较低的心率。根据这一观点和我们对洞内气体测定表明，地下鼠的心率对洞高浓度的二氧化碳不敏感，这可看作是高原鼯鼠对于高浓度二氧化碳环境的适应性表现。

高原鼯鼠心脏的平均重量为 1.65 克 (N = 32)，占体重 0.57%，而高原鼠兔心脏平均重量为 0.84 克 (N = 22)，占体重 0.38%。故高原鼯鼠心脏重量显著大于高原鼠兔，也比巴勒斯坦鼯形鼠心脏重量 (0.38%) (Arieli 和 Ar, 1981) 为大。

出肺动脉的每搏输出量增加而心脏重量增加，说明高原鼯鼠比高原鼠兔具有较大的心脏重量，这是对低氧环境的一种适应。

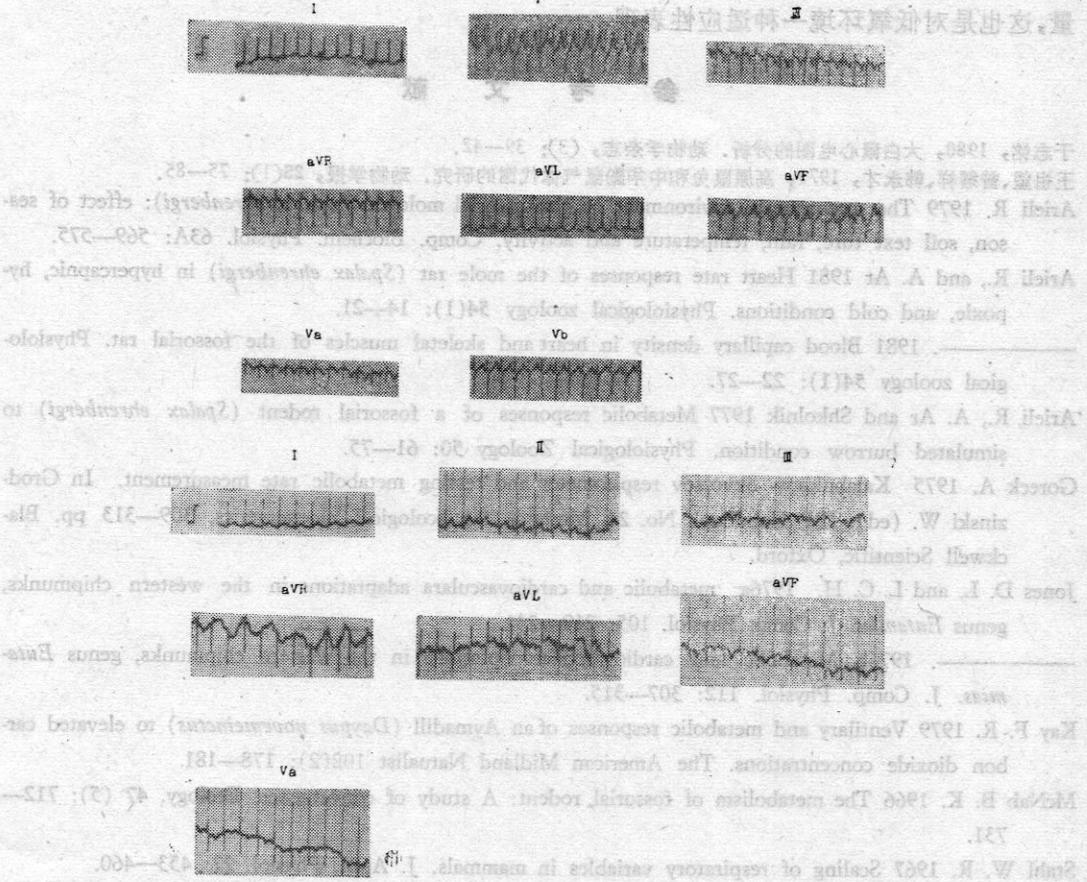


图 3 高原鼯鼠和高原鼠兔的心电图: (1) 高原鼠兔 (2) 高原鼯鼠
 Fig. 3. The electrocardiogram of mole rat and plateau pika:
 (1) Plateau pika (2) mole rat.

从高原鼯鼠具有较低的心率和较重的心脏来看，也是对低氧环境的一种适应，表明它具有较大的潜能，其心肌纤维的收缩力较强，从而增加心脏每搏输出量，来维持机体对氧气的正常需要。

三、小 结

(1) 高原鼯鼠(地下鼠)比高原鼠兔(地面鼠)具有较低的耗氧量和肺、皮蒸发失水量，从而形成较低的代谢率，这是长期适应于低氧和高浓度二氧化碳环境生活的结果，从而在

低 P_{O_2} 情况下组织能有效地从血液里取得足够的氧气来维持机体的正常代谢需要,这是高原鼯鼠一种重要的代谢适应。

(2) 由于长期暴露在低氧和高浓度二氧化碳的环境条件下,高原鼯鼠具有较低的心率,且有部分个体常呈现心律不齐。但在一般寒冷和低氧环境情况下尚能维持稳定的心率,在中性温度下高原鼯鼠的心率为 296.60 ± 8.86 次/分。

(3) 高原鼯鼠比高原鼠兔具有较大的心脏重量,从而可增加心脏的每搏和每分输出量,这也是对低氧环境一种适应性表现。

参 考 文 献

- 于志铭, 1980, 大白鼠心电图的分析. 动物学杂志, (3): 39—42.
- 王祖望、曾馨祥、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.
- Arieli R. 1979 The atmospheric environment of the fossorial mole rat (*Spalax ehrenbergi*): effect of season, soil texture, rain, temperature and activity. Comp. Biochem. Physiol. 63A: 569—575.
- Arieli R., and A. Ar 1981 Heart rate responses of the mole rat (*Spalax ehrenbergi*) in hypercapnic, hypoxic, and cold conditions. Physiological zoology 54(1): 14—21.
- . 1981 Blood capillary density in heart and skeletal muscles of the fossorial rat. Physiological zoology 54(1): 22—27.
- Arieli R., A. Ar and Shkolnik 1977 Metabolic responses of a fossorial rodent (*Spalax ehrenbergi*) to simulated burrow condition. Physiological Zoology 50: 61—75.
- Goreck A. 1975 Kalabukhov-Skvotsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In Grodzinski W. (ed), IBP Handbook No. 24, Methods for ecological bioenergetics. 309—313 pp. Blackwell Scientific, Oxford.
- Jones D. L. and L. C. H. 1976a metabolic and cardiovascular adaptations in the western chipmunks, genus *Eutamias*. J. Comp. Physiol. 105: 219—231.
- . 1976b Metabolic and cardiovascular adaptations in the western chipmunks, genus *Eutamias*. J. Comp. Physiol. 112: 307—315.
- Kay F. R. 1979 Ventilary and metabolic responses of an Aymadill (*Daypus novemeinctus*) to elevated carbon dioxide concentrations. The American Midland Naturalist 102(2): 178—181.
- McNab B. K. 1966 The metabolism of fossorial rodent: A study of convergence. Ecology. 47 (5): 712—731.
- Stahl W. R. 1967 Scaling of respiratory variables in mammals. J. Appl. Physiol. 22: 453—460.

**METABOLIC CHARACTERISTICS AND SOME PHYSIOLOGICAL
PARAMETERS OF MOLE RAT (*MYOSPALAX
BAILEYI*) IN ALPINE AREA**

Zeng Jinxiang Wang Zuwang Shi Zhixian
(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

1. Mole rat has lower oxygen consumption and lower evaporative water loss (pulmonary and cutaneous) than the ground rodent, plateau pika (*Ochotona curzoniae*), as a result of lower basal rate of metabolism. It maintains normal metabolic rate when the animal is active or rest under condition of hypoxia. The ability of tissues to extract enough oxygen from the blood to maintain normal metabolism at low P_{O_2} is expected as an important adaptation of the fossorial life to hypoxia.

2. The fossorial mole rat exposed naturally to hypoxia and hypercapnia tends to have low heart rate, but some of them is arrhythmia. In general, it is capable of maintaining a stable heart rate in cold and hypoxia, the heart rate of fossorial mole rat at thermoneutrality is $296.6 \pm SE 8.86 \text{ min}^{-1}$.

3. The heart weight of the fossorial mole rat (0.57% of its body weight) was differ significantly from that of Plateau pika (0.38), so that increase cardiac output, it is explained as an adaptation to hypoxia environment.