

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和达乌 尔鼠兔 (*Ochotona daurica*) 的昼夜活动 节律与能量代谢的研究及比较*

——关于两种鼠兔功能分类的探讨

宗 浩 夏武平

(中国科学院西北高原生物研究所)

昼夜节律的研究近年来发展很快,过去许多悬而未决的问题已经查澄清。但对昼夜活动节律与耗氧量的节律是否同步的问题仍有争议,有些学者持肯定的态度 (Kavana 和 Rischer, 1968; Lehmann, 1976; 曾绍祥等, 1981)。也有些学者提出相反意见 (Framsted 等, 1981)。昼夜节律作为功能分类的依据早有人提出过 (Aschoff, 1963; Pitz, 1970), 但付诸实施的情况甚少。鉴于高原鼠兔和达乌尔鼠兔在形态分类上存在的意见分歧, 本文试图就以上问题进行初步探讨, 同时也为这两种草原害鼠的防治提供部分生物学资料。

一、材料与方 法

高原鼠兔捕自青海省门源县高寒草甸生态系统定位站地区, 达乌尔鼠兔捕自青海省贵南县过马营地区, 在西宁饲养 3—6 天, 进行实验。

鼠兔的活动节律系在 Animex (DSZ) 小动物活动记录仪中测定, 每只鼠兔连续测定 3 天。鼠兔放在活动箱和巢箱中, 活动箱用透明的有机玻璃制成, 巢箱是黑色的有机玻璃箱, 内放棉花和木屑, 活动箱内放新鲜的胡萝卜和面团, 鼠兔出巢活动和取食时即被自动记录下来。高原鼠兔的平均每日代谢率 (ADMR), 采用曾绍祥等 (1981) 的数据, 本文的能量代谢部分, 仅对达乌尔鼠兔作了测定。耗氧量的测定装置采用封闭式流体压力呼吸器, 静止代谢率 (RMR) 分别在 15、20、25、30、35、40°C 6 个等级的温度下进行测试, 平均每日代谢率在 20°C 的室温下进行。

野外观察在高寒草甸定位站地区进行。选择 50 × 50 米两块样地, 每日从早晨天未亮到天黑不见鼠兔活动为止, 连续记录了 3 只高原鼠兔地面活动的时间和行为。选择一块隐蔽地, 用肉眼或望远镜直接观察鼠兔的活动, 记下出洞和入洞的时间。并用秒表记下鼠兔地上活动持续的时间, 同时每 15 分钟测量一次气温和地温。7 月份观察了 6 天, 10 月份观察了 14 天, 共获得 60 只高原鼠兔野外活动的数据。

* 马世骏教授、孙儒泳教授、盛和林教授、王祖望研究员为本文提供了宝贵意见, 特此致谢!
本文 1985 年 5 月 14 日收到。

实验地点西宁的经度在东经 102°, 故其当地时间与北京时间不同, 应减去 72 分钟。文中的图由 TRS~80 型计算机绘制, 部分运算也在该机上进行。

二、结 果

1. 高原鼠兔和达乌尔鼠兔昼夜活动节律的比较

(1) 高原鼠兔昼夜活动节律的野外观察

野外工作在 1983 年 7 月和 10 月进行。高原鼠兔在野外的全天活动情况, 10 月份 0600, 天刚亮只看到少数鼠兔在活动, 预示着活动刚刚开始。上午活动最频繁的时间在 0900; 一天中, 第 2 个活动高峰出现在下午 1800; 7 月份鼠兔活动也有两个活动高峰, 但活动开始的时间比 10 月份早, 结束的时间较晚。高原鼠兔全天活动由许多行为组成, 诸如摄食、日光浴、挖掘、瞭望、护表行为、追逐、奔跑、和群体交往等。这些行为在全天活动的比例不同。统计了 26 只高原鼠兔的摄食、运动、和其它行为的数量配置。摄食活动在活动谱中具有突出的地位, 它占到总活动量的 63%, 活动高峰时 (0700—0900) 更为显著, 达到 78%。鼠兔的运动占总活动量的 22%, 而其它的行为合计占 15% (图 1)。高原鼠兔摄食时间持续最长 (5—30 分钟), 日光浴等活动在洞外停留的时间也较长, 这类活动统称为长活动。与此相反, 另一些活动行为, 如瞭望、挖掘、清理皮毛等占用时间较短 (通常 1—3 分钟), 可称之为短活动。为了研究高原鼠兔地面活动时间的长短, 以及在全天活动中的频率分布, 我们记录了 10 只鼠兔在洞外的活动时间和其对应的出洞次数。这 10 只鼠兔的总出洞次数为 64 次, 平均每只每日为 6.4 次。高原鼠兔的全天活动在 5、18、33 分钟 3 个时域中显示出一定程度的集合, 其中在 5 分钟附近分布最为稠密。33 分钟的长活

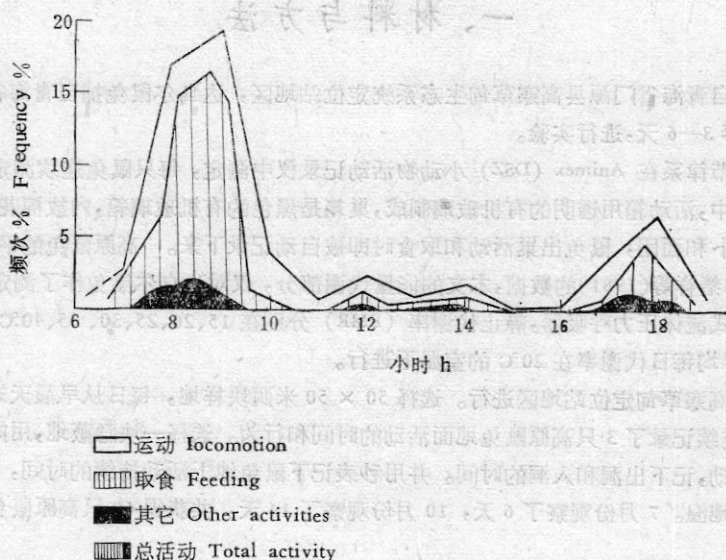


图 1 高原鼠兔的取食在昼夜活动中的分布
Fig. 1 Feeding distribution in 24hr locomotor rhythm of the plateau pikas.

动全部集中在上午 0800—0900, 正好落入上午的活动高峰区间, 也是高原鼠兔每天的主要摄食时间。5 分钟的洞外活动集中分布在鼠兔的后一个活动高峰内, 这段时间鼠兔虽然在洞外活动时间较短, 但相对出洞次数的增加补偿了这一不足(图 2)。我们认为鼠兔的这一活动特点与青藏高原的天气变化直接有关, 高原上午天气较为温暖, 鼠兔的活动时间也较长; 下午天气多变有风, 鼠兔出洞活动时间短。高原鼠兔出洞以后活动多在 10 分钟以内, 占有出洞机遇的 40%, 高原鼠兔成、幼体的昼夜活动节律也有差别, 通常成年雌鼠出洞早, 而幼体较晚。

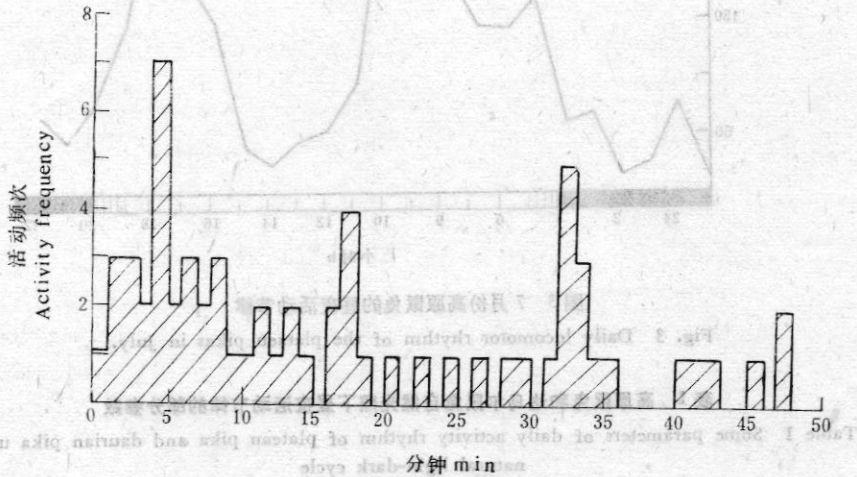


图 2 10 只高原鼠兔洞外活动时间长度和出洞次数的关系
Fig. 2 Relation between the length of time and the number of times of 10 plateau pikas going out of their burrows.

(2) 实验室条件下高原鼠兔和达乌尔鼠兔昼夜活动节律的比较

高原鼠兔昼夜活动测定于 1983 年 7 月。它们活动开始于上午 0407, 下午 1914 活动结束。每天有两个活动高峰, 一个在上午 0900, 另一个在下午 1800, 活动中点在 1140。据 Daan 和 Aschoff (1975) 的定义, ϕ 表示位相差, 在昼行性动物中:

$$\phi_o = \text{日出} - \text{活动开始}$$

$$\phi_e = \text{日落} - \text{活动结束}$$

$$\phi_m = \frac{1}{2} (\phi_o + \phi_e)$$

ϕ_o 表示活动开始的位相差, ϕ_e 表示活动结束的位相差, ϕ_m 为活动中点的位相差。高原鼠兔 ϕ_o 等于 36 分, ϕ_e 等于 2 分, ϕ_m 等于 19 分。高原鼠兔每天平均活动为 15.11 小时, 具体的参数和活动方式见图 3, 表 1。

达乌尔鼠兔的昼夜活动节律测定于 1983 年 6 月, 该鼠活动开始于 0340, 结束于 2115。达乌尔鼠兔昼夜活动节律的位相差 ϕ_o 为 -70.8 分, ϕ_e 为 -115.2 分, ϕ_m 为 -93 分。即达乌尔鼠兔活动开始比日出早 70.8 分, 活动结束比日落晚 115.2 分。达乌尔鼠兔每天平均活动时间为 17.59 小时。部分参数与活动节律见图 4, 表 1。

高原鼠兔和达乌尔鼠兔的昼夜活动节律有许多共同之处, 二者都具有双峰型 (of do-

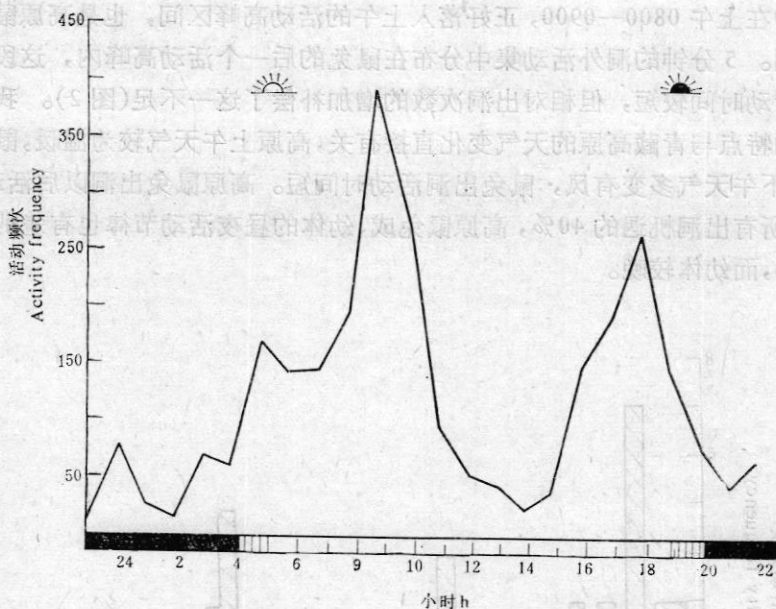


图3 7月份高原鼠兔的昼夜活动节律

Fig. 3 Daily locomotor rhythm of the plateau pikas in July.

表1 高原鼠兔和达乌尔鼠兔自然光照下昼夜活动节律的部分参数

Table 1 Some parameters of daily activity rhythm of plateau pika and daurian pika under natural light-dark cycle

种名 Species	活动开始 Onset 活动结束 End	日出 Sunrise 日落 Sunset	天亮 Dawn 天黑 Dusk	ψ_0 ψ_e (分)	天亮—活动开始 天黑—活动结束 (分)	A_m 活动中点 ψ_m (分)	活动期 α 安静期 ρ (小时)	α/ρ	日出— 日落 Ss—Sr (小时)
高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	0407 1914	0443 1916	0413 1946	36 2	13 32	1140 19	15.11 8.85	1.71	14.56
达乌尔鼠兔 <i>Ochotona daurica</i>	0340 2115	0440 1920	0409 1950	-70.8 -115.2	59 85	1225 -93	17.59 6.41	2.74	14.67

able peaks model) 活动节律,达乌尔鼠兔平均每小时活动量是 140.73 ± 73.56 次,高原鼠兔为 146.31 ± 99.46 次,二者比较接近;夏季两种鼠兔中午的活动水平均低。然而二者活动节律的差异极为明显,达乌尔鼠兔是以晨昏活动为主的动物,高原鼠兔是以昼行性为主的动物。达乌尔鼠兔的活动高峰与活动的起始与结束相距很近,是一种突变式的活动方式,高原鼠兔的活动高峰与起始和结束的活动之间有一个过渡阶段,属于渐变式类型。达乌尔鼠兔的活动高峰与日出、日落时间联系紧密,比高原鼠兔活动高峰出现的时间移向早晚两端。达乌尔鼠兔的全天活动时间长于高原鼠兔。昼夜活动节律的极差(即峰、谷之差)达乌尔鼠兔小于高原鼠兔。活动的位相差达乌尔鼠兔比高原鼠兔大得多(图5)。虽然两种鼠兔在夏季最炎热的时间1200—1300,活动都低,但高原鼠兔尤为显著。根据两种鼠兔的地理分布,达乌尔鼠兔主要分布在低海拔地区,夏季天气较热。高原鼠兔主要分布在高海拔地区,夏季温度一般较低,前者的耐热性可能较高。

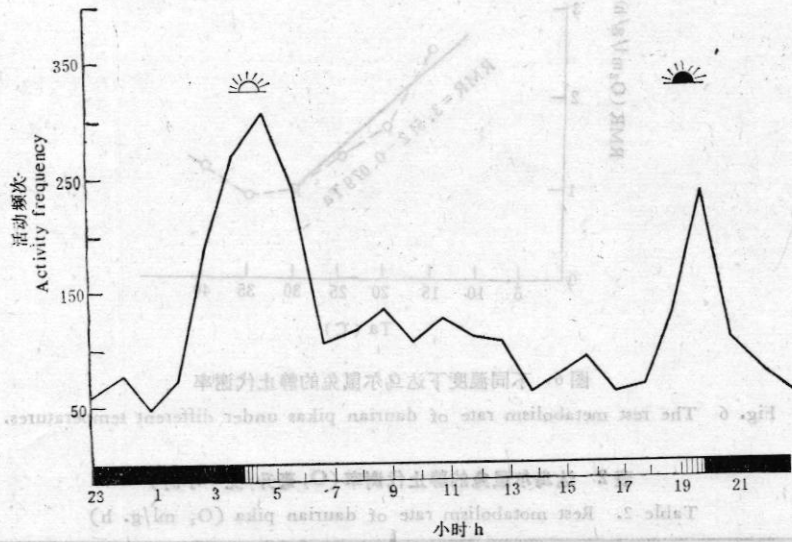


图4. 6月份达乌尔鼠兔的昼夜活动节律
Fig. 4 Daily locomotor rhythm of daurian pikas in June.

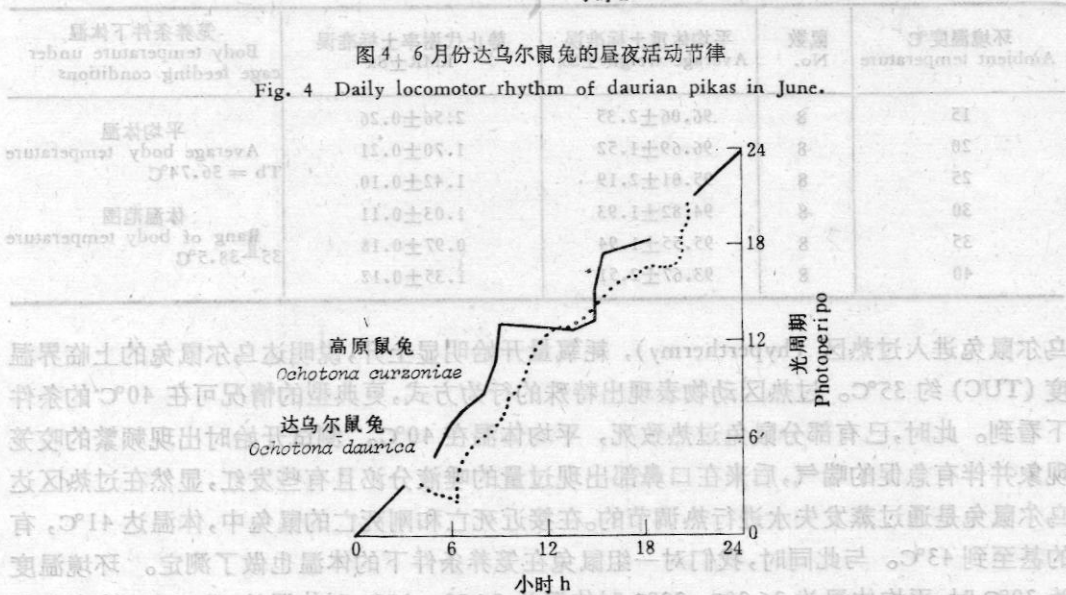


图5 两种鼠兔昼夜活动节律的比较

Fig. 5 Comparison in daily locomotor rhythm between two species of pikas.

2. 达乌尔鼠兔的静止代谢和耗氧量节律及其与高原鼠兔的比较

(1) 达乌尔鼠兔静止代谢率 (RMR) 的研究
 该实验做于1984年6月,测定结果见表2,图6。达乌尔鼠兔的静止代谢率随着温度的增加而降低,呈现明显的负相关,相关系数 $r = -0.920$, 达到极显著水平。线性回归方程 $RMR = 3.512 - 0.0797T_a$, T_a 为环境温度。根据 Gordon (1968) 提出的观点,在下临界温度以下为动物的化学体温调节区,此区内,当环境温度下降时耗氧量线性增加。故达乌尔鼠兔的下临界温度 (TIC) 应为 30°C , 当环境温度在 $30 \sim 35^{\circ}\text{C}$ 时,代谢率的变化范围很小,代谢水平最低,此即达乌尔鼠兔的热中性区 (TUZ)。环境温度超过 35°C , 达

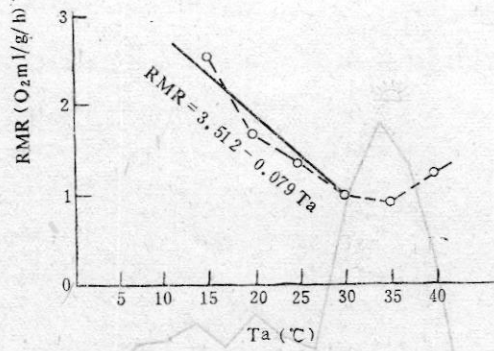


图 6 不同温度下达乌尔鼠兔的静止代谢率

Fig. 6 The rest metabolism rate of daurian pikas under different temperatures.

表 2 达乌尔鼠兔的静止代谢率 (O₂ 毫升/克·小时)

Table 2. Rest metabolism rate of daurian pika (O₂ ml/g·h)

环境温度°C Ambient temperature	鼠数 No.	平均体重±标准误 Average weight±Sx	静止代谢率±标准误 RMR±Sx	笼养条件下体温 Body temperature under cage feeding conditions
15	8	96.06±2.35	2.56±0.26	平均体温 Average body temperature T _b = 36.74°C
20	8	96.69±1.52	1.70±0.21	
25	8	95.01±2.19	1.42±0.10	
30	8	94.82±1.93	1.03±0.11	
35	8	95.55±1.94	0.97±0.18	
40	8	93.67±2.51	1.35±0.12	体温范围 Rang of body temperature 35-38.5°C

乌尔鼠兔进入过热区 (hyperthermy), 耗氧量开始明显上升, 说明达乌尔鼠兔的上临界温度 (TUC) 约 35°C。过热区动物表现出特殊的行为方式, 更典型的情况可在 40°C 的条件下看到。此时, 已有部分鼠兔过热致死, 平均体温在 40°C。测试开始时出现频繁的咬笼现象并伴有急促的喘气, 后来在口鼻部出现过量的唾液分泌且有些发红, 显然在过热区达乌尔鼠兔是通过蒸发失水进行热调节的。在接近死亡和刚死亡的鼠兔中, 体温达 41°C, 有的甚至到 43°C。与此同时, 我们对一组鼠兔在笼养条件下的体温也做了测定。环境温度为 30°C 时, 平均体温为 36.2°C, 32°C 时体温为 36.3°C, 35°C 时体温为 37.5°C。达乌尔鼠兔在自然状态下平均正常体温为 36.74°C, 由于在上临界温度以下, 动物的体温应保持在正常的范围。可见我们测定的理论上临界温度比笼养条件下对照组所得的结果略高, 修正后的上临界值应大于 32°C, 略小于 35°C。

(2) 达乌尔鼠兔与高原鼠兔每日代谢节律的比较

达乌尔鼠兔的耗氧量日周期变化见图 7。达乌尔鼠兔每天出现两次大的耗氧量变化, 第 1 次出现上午 0500, 为 3.73 毫升 O₂/(克·小时)。第 2 次大的耗氧量出现在下午 1400, 为 3.20 毫升 O₂/(克·小时)。高原鼠兔的两个耗氧量高峰一个在上午 0900, 另一个在 1700 (曾缙祥等, 1981)。两种鼠兔耗氧量高峰发生的时间显然不同。达乌尔鼠兔的最低耗氧量出现的时间在晚上 2400, 高原鼠兔在晚上 2300, 二者较为接近。夜间与白天耗氧量之比达乌尔鼠兔为 0.69, 高原鼠兔为 0.73, 两种鼠兔的白天耗氧量都大于夜晚。达乌尔鼠兔的平均每日代谢率为 1.45 毫升 O₂/(克·小时), 高原鼠兔为 1.81 毫升 O₂/(克·

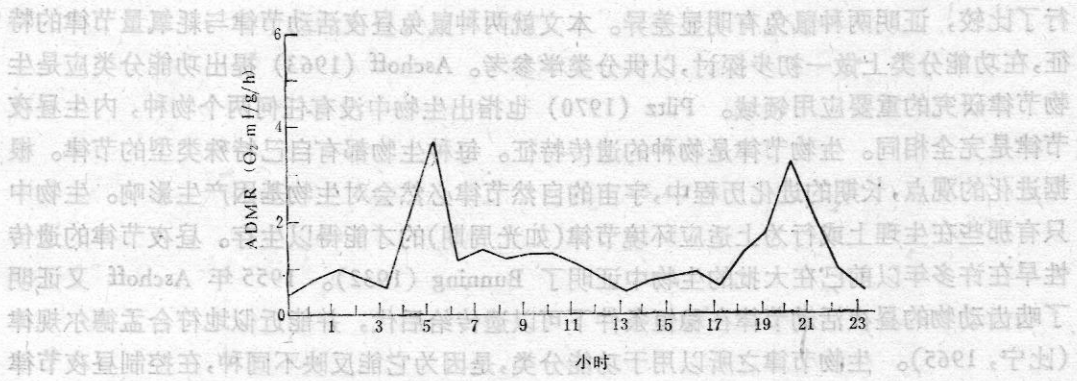


图7 达乌尔鼠兔耗氧量的昼夜节律

Fig. 7 Daily rhythm of oxygen consumption of daurian pikas

表3 高原鼠兔、达乌尔鼠兔活动频次和耗氧量(O₂毫升/克·小时)的比较

Table 3. Comparison in activity frequency and oxygen consumption (O₂ ml/g·h) between plateau pika and daurian pika

种名 Species	最高活动频次 Maximum activity f. 最大耗氧量 Maximum oxygen consumption	最低活动频次 Minimum activity f. 最小耗氧量 Minimum oxygen consumption	夜/昼 Night/day	平均每日代谢 ADMIR
高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	339(8) 2.05(9)	18(23) 1.48(23)	0.73	1.81
达乌尔鼠兔 <i>Ochotona daurica</i>	307(5) 3.73(5)	40(1) 0.57(24)	0.69	1.45

小时),前者低于后者(表3)。此外,我们从图4与图7两种不同类型的节律比较以及表3的数据中可以看出达乌尔鼠兔的昼夜活动节律方式与其耗氧量的节律极为相似,它的最大、最小耗氧量和昼夜活动中峰谷出现的时间基本重合,达乌尔鼠兔的昼夜活动节律与耗氧量节律的曲线无论在形式上还是在初相角上都是很接近的。类似的结果也由 Kavanan 和 Rischer (1968), Lehmann (1976) 得出。这个结果引出了一个重要的理论问题,即内生昼夜振荡的偶联问题。我们认为正常状态下能量代谢是受生物钟控制的,从活动节律与耗氧量节律所表现的同步性,推测这两种节律可能受同一生物钟的控制。根据这一观点,认为能量代谢是一个主动的过程,是生物钟支配下发生的自持振荡 (self-sustained oscillation) 进程,而不是只受活动性变化调节的补偿性反应。本研究的结果与 Framstad 等 (1981) 提出的意见不符。

三、讨论

1. 生物节律的功能分类

高原鼠兔和达乌尔鼠兔过去被认为是一个种,以后冯祚建、郑昌琳认为应将它们划为两个独立的种。但张荣祖认为高原鼠兔应该作为达乌尔鼠兔的一个亚种(周虞灿等, 1981)。鉴于形态分类上尚有争议,周虞灿(1981)又对两种鼠兔的血清蛋白和血红蛋白进

行了比较,证明两种鼠兔有明显差异。本文就两种鼠兔昼夜活动节律与耗氧量节律的特征,在功能分类上做一初步探讨,以供分类学参考。Aschoff (1963) 提出功能分类应是生物节律研究的重要应用领域。Piltz (1970) 也指出生物中没有任何两个物种,内生昼夜节律是完全相同。生物节律是物种的遗传特征。每种生物都有自己特殊类型的节律。根据进化的观点,长期的进化历程中,宇宙的自然节律必然会对生物基因产生影响。生物中只有那些在生理上或行为上适应环境节律(如光周期)的才能得以生存。昼夜节律的遗传性早在许多年以前已在大批的生物中证明了 Bunning (1932)。1955 年 Aschoff 又证明了啮齿动物的昼夜活动节律在稳恒条件下可以遗传给后代,并能近似地符合孟德尔规律(比宁,1965)。生物节律之所以用于功能分类,是因为它能反映不同种,在控制昼夜节律的遗传基因的差别。

从上述对高原鼠兔和达乌尔鼠兔昼夜活动节律的研究和比较,可以看出两种鼠兔的节律存在着很大差别。不仅表现在数量上,如耗氧量、活动量的大小。达乌尔鼠兔的 ADMR 较低,但最大耗氧量却高于高原鼠兔,高原鼠兔在酷热的中午活动要比达乌尔鼠兔少。而且在节律的形态结构,峰值的分布、活动的启闭等方面亦有不同。如达乌尔鼠兔开始活动时间较早,而活动结束时间较晚,高原鼠兔的活动高峰较为集中(图 8)。按照两种鼠兔各自的昼夜活动节律来划分,达乌尔鼠兔属于晨昏性的动物,高原鼠兔为昼行性的动物,它们具有不同的活动型。鉴于达乌尔鼠兔和高原鼠兔的昼夜节律具有足够大的差别,从节律功能分类的角度它们应隶属于不同的分类单元。

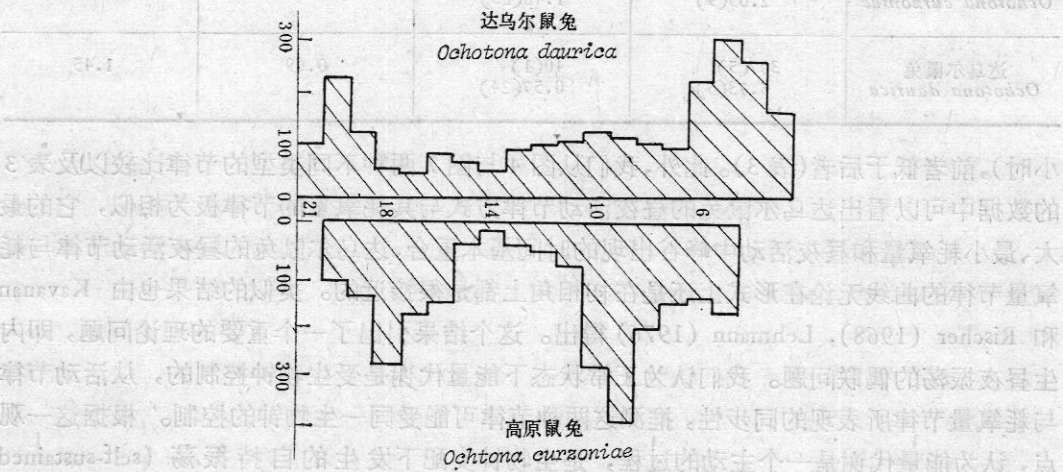


图 8 两种鼠兔昼夜活动节律的区别

Fig. 8 Difference between daily activity rhythms of two species pikas.

生物节律用于功能分类是一个初步的尝试,多年来国内外这方面的研究较为薄弱。对于节律的可靠性和稳定性程度依赖于大量切实的数据和资料。生物节律的功能分类在分类学中的实用价值如何,它能否阐明自然系统中不同的分类阶元和一定的进化阶梯,这些问题有待于深入探讨。

2. 高原鼠兔实验室与野外活动的差别

高原鼠兔在实验室内表现的昼夜活动节律与野外观察的结果虽极为相似,但在夜间

活动上略有区别。高原鼠兔在实验室晚上有少量活动,这一现象也见于曾绍祥(1981)的报道,但野外晚上并不能观察到其活动。我们曾在晚上做了放夹实验,不能捕到鼠兔。因此,我们对高原鼠兔实验室内的夜间活动做了细心观察,发现鼠兔晚上有少量摄食行为。鼠兔的昼夜食量测定,说明鼠兔晚上的摄食可以占到白天的1/3。野外笼养实验也发现高原鼠兔夜晚摄食的现象。若晚上不给鼠兔放食物,则活动明显降低或消失。实验室内晚上记录有少量活动的另一个原因,是因为鼠兔晚上的排除粪便的活动,清晨常常可以看到活动箱里有鼠兔排出的新鲜粪便。由以上推断高原鼠兔实验室与野外活动的差别是由于不同环境的差异造成的。特别是活动箱模拟的野外露天环境,使得鼠兔晚上的一些本应发生在巢穴内的活动(如排粪便,吃食等),也被记录仪当作露天的行为记录了下来。这个问题的最后证实还需要对高原鼠兔夜间行为加以研究,但无论怎样,可以肯定实验室研究模拟自然环境应是生物节律研究的一个重要环节。

鼠兔在实验室内白天的活动期与夜晚的相对安静期没有绝对的界限,所谓活动的开始实际指活动突然增加的时刻;活动的结束指活动量明显降低的时刻,活动的开始与终止前后的活动量原则上与夜间一般活动水平基本相同。

四、小 结

- (1) 高原鼠兔是昼行性动物,昼夜活动有两个明显的活动高峰,分别在上午和下午。
- (2) 达乌尔鼠兔的昼夜活动节律与高原鼠兔明显不同,达乌尔鼠兔为晨昏型的,两种鼠兔的昼夜活动节律呈交错分布。
- (3) 达乌尔鼠兔比高原鼠兔能适应在较高温度下活动,两种鼠兔的昼夜活动的共同特点是夏季1300—1400高温区不出巢活动。
- (4) 达乌尔鼠兔的静止代谢率在环境温度为15—30℃时,随着温度的增加耗氧量降低。温度超过35℃,耗氧量随环境温度上升而增加。ADMR为1.4580毫升O₂/(克·小时)。
- (5) 达乌尔鼠兔每日耗氧量有两个高峰,分别在上午0500和下午1400左右,而高原鼠兔两个高峰在时间上相对集中。两种鼠兔的耗氧量节律都与各自的昼夜活动节律同步。
- (6) 高原鼠兔的野外观察与实验室研究的结果基本相符,在实验条件下鼠兔晚上有少量活动,这一现象在野外观察中没有发现。

参 考 文 献

- 比宁, E., 1964, 生理钟。科学出版社。
- 周虞灿、夏武平, 1981, 三种鼠兔血清蛋白和血红蛋白的电泳比较, 兽类学报 1(1): 39—44。
- 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): 190—197。
- Aschoff, J., 1963, Comparative physiology: Diurnal rhythm. Annual Review physiology 25: 581—600。
- Bunning, E., 1932, Über die erblichkeit der tagesperiodizität bei den phaseolus-blättern. Jb. wiss. Bot. 77: 283—320。
- Daan, S. and J. Aschoff, 1975, Circadian rhythms of locomotory activity in captive birds and mammals their variation with season and latitude, Oecologia. 18: 267—316。
- Framstad, E., Stenseth, N. C. Grodzinski, W. and N. Hansson, 1981, Analysis of the effect of temperature, weight and activity on the energy metabolism of microtine rodents. Acta Theriologica. 430—448。

- Gordon, M. S., 1968, Animal function: Principles and adaptations. Amerind Publishing Co.
- Kavanau, J. L. and C. E. Rischer, 1968, Program clock in small mammals. *Science* **161**: 1256—1259.
- Lehmann, U., 1976, Short-term and circadian rhythms in the behaviour of the vole *Microtus agrestis*. *Oecologia* **23**: 185—199.
- Piltz, A., R. V. Bever, 1970, Time without clocks. Crosset and Dunlap.

COMPARISONS IN LOCOMOTORY ACTIVITY AND ENERGY METABOLISM CONSUMPTION RHYTHMS BETWEEN THE PLATEAU PIKA, *OCHOTONA CURZONIAE* AND DAURIAN PIKA, *OCHOTONA DAURICA*

—Study of functional taxonomy on two pikas

Zong Hao Xia Wuping

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The spontaneous locomotory activity rhythms of plateau pikas and daurian pikas were recorded on "Animex" recorder. In the experiment, their metabolic rhythms were also determined. The main results are as follows:

The plateau pika is a diurnal animal with an activity pattern of two-peaks a day. It has been observed that plateau pika can also move weakly in laboratory at night (Fig. 3; Table 1). The plateau pika differs from daurian pika in daily activity rhythms. Its locomotory onset is always later, but the end earlier, than daurian pika, a crepuscular animal. A property common to both pikas, however, has less activity at noon in summer, for the capacity of heat resistance of daurian pika is obtained ($ADMR = 1.45 \text{ ml O}_2/\text{g}\cdot\text{hr}$) and oxygen consumption rhythms of the pika similar to its own daily locomotory rhythms (Fig. 4—7; Table 3). In view of different opinions in the morphologic classification of plateau pika and daurian pika, we attempted to carry out the research in functional taxonomy and began to think that these two pikas should belong to different species.

文 章 卷