

黑线姬鼠的产热及能量代谢特征研究

中文摘要

产热能力和能量代谢的季节性调节对温带地区非冬眠小型哺乳动物的生存至关重要。为确定温度对非冬眠的小型哺乳动物产热能力和能量代谢特征的影响，阐明小型哺乳动物适应季节性环境变化的策略，本文测定了黑线姬鼠 (*Apodemus agrarius*) 在季节驯化和实验室驯化 (冷驯化和脱冷驯化) 条件下的体重、体温、基础代谢率 (BMR)、非颤抖性产热 (NST)、热中性区 (TNZ)、热传导、摄入能和消化率等指标，测定了冬夏两季消化道长度和重量等指标。

实验结果表明：

①与体重的预期值相比，黑线姬鼠具有相对较低的 BMR，较高的 NST 和热传导。

②冬季体重、体温降低，体重的变化是能量摄入与消耗之间平衡的结果，降低体重是节约能量的一种有效方式；维持体温的恒定对非冬眠小型哺乳动物的能量代价很高，降低体温可减少能量消耗。

③冬季 BMR 稍高于其它季节，NST 显著高于其它季节，热传导也较高，TNZ 下临界温度向低温趋势发展。说明在冬季黑线姬鼠皮毛隔热能力没有显著增加，主要以 NST 的增加来维持体温的相对恒定。冬季总体 BAT 的相对重量显著增加，这是其 NST 增加的基础。

④黑线姬鼠冬季摄入能、消化能和可代谢能增加，消化率和可代谢能效率提高，消化道重量增加。说明冬季黑线姬鼠以加快食物周转速率、扩大消化容积、提高消化率等方式获得更多的能量，能量摄入的增加有利于动物提高冬季的存活率。

⑤冬季尽管摄入能增加，但体脂含量的下降，导致体重降低。表明在严酷的冬季，由于受自身的生理限制，黑线姬鼠增加的能量摄入不足以满足能量的消耗，需要动用体内贮存的脂肪。

⑥在冷驯化过程中，黑线姬鼠体温和体重的调节能力较强，BMR、NST 和摄入能都增加；在脱冷驯化中，产热能力和能量代谢水平均降到初始水平。说明黑线姬鼠能够通过调节产热能力和能量代谢的变化来适应环境温度的改变。

东北地区黑线姬鼠适应环境变化的特征，体现了该物种较强的生存能力和对生态环境的适应性策略，对物种的生存、繁殖和进化具有重要的意义。

关键词：黑线姬鼠，季节驯化，实验室驯化，产热，能量

A study on thermogenesis and energy metabolism characteristics of Striped field mouse

Abstract

Seasonal adjustments in thermogenesis and energy metabolism are important for survival of non-hibernating small mammals in the temperate zone. In order to determine the contributions of cold temperatures to the thermogenesis and energy metabolism in small mammals, we determined body mass, body temperature, basal metabolic rate (BMR), nonshivering thermogenesis (NST), thermal neutral zone (TNZ), thermal conductance (C), energy intake (EI) and energy digestibility of Striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in different seasons and cold ambient temperatures. In addition, length and weight of digestive tract were determined in winter and summer.

The experimental results reveal:

① Striped field mouse has relatively lower BMR, higher NST and thermal C compare to the prospective values according to the body weight.

② Body mass and body temperature reduced in winter. Changes in body mass are the result of the balance between energy intake and expenditure, decrease in body mass is one of the effective means to save energy. The maintenance of a constant body temperature is expensive for endothermic small mammals, decrease in body temperature would reduce energy expenditure.

③ BMR in winter was little higher than other seasons, NST was significant higher than other seasons, and thermal conductance was also high. Low critical temperature of TNZ has moved to lower temperature. The effect that heat insulation ability of fur enhanced in Striped field mouse was not higher in winter. The relatively constant state of body temperature mostly maintained with increasing of NST. Relative mass of total brown adipose tissue (BAT) in winter was remarkable higher than that in summer. This result reveals that, increased BAT mass has benefit in improving the ability of thermogenesis in winter.

④ Energy intake (EI), digested energy (DE) and metabolizable energy intake (MEI) were increasing in winter, digestibility and efficiency of metabolizable energy intake were developing. Weight of digestive tracts was also enlarging. Striped field mouse adopt accelerating speed of food turnover, expending digestive volume, increasing

digestibility as suitable patterns, in order to obtain much more energy. Increasing energy intake has benefit in improving survival rate of animals.

⑤Although energy intake increased in winter, reducing in percentage of body fat resulted in body mass reduced. The result shows that, in cold winter, according to body physiological limit, increased energy intake of Striped field mouse was not enough to meet its energy expenditure. Animals need to use the fat which restored in body.

⑥In the course of cold acclimation, the ability of body temperature and body mass regulation were powerful. BMR, NST and energy intake were all increased. In de-cold acclimation, thermogenesis and energy metabolism were all reduced to initial levels. This results show that Striped field mouse mainly rely on the change of its thermogenesis and energy metabolism adapting to environmental temperature changes.

Characteristics which conform to environmental changes of Striped field mouse in the northeast of China show that, it has high survival rate and adaptive strategies to adjust ecological environment. It has significant value in survival, reproduce and evolution of the species.

Key words: Striped field mouse (*Apodemus agrarius*), seasonal acclimatization, laboratory acclimation, thermogenesis, energy

第一章 引言

能量是小型哺乳动物生存和进化的主要限制因子。能量学也逐渐成为生理生态学中的一个重要研究领域,动物能量学特征是反映动物功能的一个重要限制因子。动物能量学特征的研究,对于理解动物的生活史对策、生理学和进化等问题都具有重要意义^[1, 2]。能量代谢水平对一个物种的分布、丰富度、繁殖成功和适合度起到重要的决定作用^[3, 4]。某一地区某种哺乳动物的代谢水平与兽类总体的能量代谢一般模式的差异,可能反映了该种动物对环境独特的适应机制^[1, 5, 6, 7, 8]。改变能量代谢水平是小型哺乳动物适应环境变化的主要方式。

在动物生存的环境因子中,温度、光周期、食物资源(可利用食物数量和质量)等的季节性变化能够引起许多动物生理和行为的改变,并影响动物的生存和物种的延续。动物形态、生理和行为的适应性调节,有利于它们在季节性变化的环境中存活^[9]。其中产热能力和能量代谢是最基本的生理过程,具有重要的生态适应意义^[10]。此外,产热对小型哺乳动物维持正常的生理功能也具有重要作用。在小型哺乳动物中,褐色脂肪组织(Brown adipose tissue, BAT)是适应性产热的主要器官,对产热能力具有很大贡献^[10, 11]。BAT细胞线粒体内膜上有一类独特的解偶联蛋白(Uncoupling protein, UCP),UCP的数量和活性决定了BAT的产热能力^[12, 13]。

低温作为影响动物生存和繁殖的主要环境因子,对动物体内的许多生理指标均有显著影响。实验研究表明,低温是导致哺乳动物产热增加的有效刺激^[14]。一般来说,小型哺乳动物抵抗低温的能力比大型哺乳动物差,因为体型小是小型哺乳动物的主要特征,同时也增加了其表面积与体积的比值,导致热量散失增加,从而增加冬季存活的代价^[15, 16]。温度的季节性变化是导致小型哺乳动物体重、产热能力和能量代谢出现季节性变化的重要环境因子^[17]。非冬眠小型哺乳动物在气候寒冷的冬季,会消耗很多能量,以维持高而恒定的体温,从而增加了对能量的需求,能量消耗的增加使小型哺乳动物的体重下降,而体重的降低可以有效地减少对总能量的需求,有利于它们应对寒冷的胁迫^[16, 17]。因此,小型哺乳动物的越冬存活主要取决于能量。调节小型哺乳动物产热能力变化的指标主要有:基础代谢率(Basal metabolic rate)、非颤抖性产热(Nonshivering thermogenesis)、热传导(Thermal conductance)和BAT重量等。

有关动物季节性代谢变化的研究已有不少文献报道,如分布于北方草原的冬眠动物达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*)^[18]、分布于高寒草甸的高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)^[19, 20]和根田鼠(*Microtus oeconomus*)^[19]、分布于内蒙古草原的长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)^[21]和布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)^[15]的研究报道等。

能量收支 (Energy budget) 是研究小型哺乳动物适应其周围环境的一个重要指标, 它反映的是动物能量摄入与能量消耗之间的平衡, 这种平衡取决于动物对能量的摄入、处理、分配和消耗等过程之间的相互作用^[22], 对动物的存活和繁殖成功起到非常重要的决定作用^[21]。动物的能量收支还存在生理限制, 此限制是动物生活史特征的一个决定因子, 并不受外在环境因素的制约^[22]。在自然条件下, 受自身生理状态或外界条件的影响, 能量需求经常发生变化, 小型哺乳动物必须通过行为或生理上的调节来满足能量需求, 其中消化道形态的调节是动物适应能量变化的策略之一^[23], 如动物消化道长度和/或重量发生变化^[24]。因此, 研究哺乳动物的能量收支对研究其生存机制和生理生态学特征具有重要的意义。反映小型哺乳动物能量变化的指标主要有: 摄入能、消化能、可代谢能和消化率等。

研究者通过人工控制环境条件, 在实验室内对动物进行环境因子驯化, 如不同温度、光照、食物等的驯化^[11, 13, 25, 26, 27], 这样可以更确切地测定动物对特定环境因子变化的反应, 有助于理解动物对自然环境变化的适应特征。例如, 实验条件下的冷驯化和脱冷驯化, 可根据实验动物在不同驯化时间下产热能力和能量代谢指标的变化, 揭示不同物种适应环境变化的策略和模式。对冷驯化和脱冷驯化下产热能力的研究也有很多报道, 如布氏田鼠 (*L. brandtii*)^[25]、高原鼠兔 (*O. curzoniae*)^[26]和长爪沙鼠 (*M. unguiculatus*)^[11, 27]等。

目前, 围绕动物的产热能力和能量收支两个方面, 国内外已经对很多小型哺乳动物进行了研究, 进而阐释各物种适应生存环境变化的策略。黑线姬鼠 (*Apodemus agrarius*) 是广泛分布于我国北方和南方的农田害鼠, 目前对黑线姬鼠的研究主要集中在其体外寄生虫、肥满度、繁殖规律、种群动态、消化道特征和防治方法等方面, 而对其生态学和生理生态学的研究并不多。前人的实验表明, 黑线姬鼠具有较高的体温、BMR 和热传导, 下临界温度相对较低, TNZ 较窄^[8]。目前还没有关于季节性驯化条件下黑线姬鼠产热能力和能量学方面的研究。为了进一步明确其生存策略, 本文以室外模拟自然环境的季节性变化 (包括温度和光照等) 为主要环境胁迫因子, 探讨小型哺乳动物黑线姬鼠 (*Apodemus agrarius*) 在季节驯化条件下, 一年中四个季节的产热能力和能量代谢的特征, 通过比较同一指标的季节性变化情况, 阐明季节的变化如何诱导该种动物的产热能力和能量代谢特征, 并结合实验室冷驯化和脱冷驯化的研究, 进而揭示黑线姬鼠适应环境变化所采取的策略。

第二章 材料与方法

2.1 实验动物

黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)隶属于啮齿目(Rodentia)鼠科(Muridae)姬鼠属(*Apodemus*)。又名田姬鼠,黑线鼠,是广泛分布于我国北方和南方的农田害鼠之一(图1)。形态特征为:体形较小;体背棕褐色,中央有1条明显的黑色纵形条纹,从两耳之间一直延伸至接近尾的基部;体侧棕黄色,腹部灰白色。生态学特征为:杂食性,以植物性食物为主,尤其喜食种子。夜行性物种,喜湿,在平原地区栖居于田埂、荒地及河滩草甸,以稻田埂数量居多;在山地栖居于河谷草甸、田埂、河谷灌丛及林缘草地,冬季在人们居住的地方也会发现,为非冬眠物种。繁殖能力强,胎仔数为4-10只,全年以5、8两月怀孕率最高,形成以7、10月份为高峰的双峰型繁殖趋势。国外在朝鲜、欧洲以及西伯利亚等地也有大量分布。黑线姬鼠分布广,数量多,盗食并糟蹋谷物及豆类,同时也是流行性出血热的主要贮存宿主,对人的健康有很大危害^[28]。

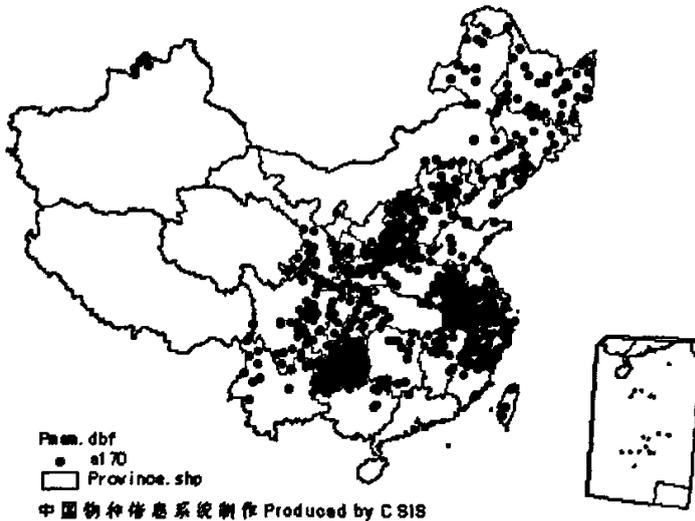


图1 黑线姬鼠中国地理分布图

Fig.1 Geographical distribution of *A. agrarius* in China

本文以分布于东北地区的黑线姬鼠作为实验动物。所有实验用个体均于2005年10月捕自辽宁省昌图县(42° 47' N, 124° 07' E)。该地区位于辽宁省北部,属于典型的温带大陆性气候,冬、夏两季气温的差距很大(65℃左右),有明显的四季变化,冬季气候恶劣、多变,昼夜温差大(30℃左右);夏季炎热、少风,空气湿度较低。活捕的实验动物均带回沈阳师范大学动物房内饲养,动物放在自然环境中驯化(图2),自然光照,动物喂以沈阳市于洪区前民动物饲料厂生产的标准鼠饲料,水、食自取(图3)。



图2 饲养情况
Fig.2 Feeding condition



图3 饲养笼
Fig.3 Feeding cage

2.2 四季实验时间的确定

本实验记录一年中环境温度的变化情况，季节按如下节气进行划分：

春季（春分—夏至）	3-5月
夏季（夏至—秋分）	6-8月
秋季（秋分—冬至）	9-11月
冬季（冬至—来年春分）	12-2月

实验过程中测定动物不同季节的 BMR 和 NST 时间分别为：春分—立夏、夏至—立秋、秋分—立冬、冬至—来年立春。实验于 2005 年 11 月—2007 年 1 月之间进行。

2.3 体温和体重的测量

用电子天平（精度 0.1g）称量体重，用京师新雅科技有限公司生产的数字式体温计测量体温，插入动物直肠内 3cm 处测定，读数时间不超过 40s。

2.4 产热指标的测定

2.4.1 基础代谢率（BMR）的测定

动物的代谢率以每小时单位体重的耗氧量表示 ($\text{mlO}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$)。耗氧量采用 Kalabukhov-Skvortsov^[29]封闭式流体压力呼吸计测定。呼吸室体积 3.6L，用 KOH 和硅胶吸收实验过程中呼吸室内的 CO_2 和水分。BMR 的测定时间在每天 9:00~17:00 之间进行。实验前需将动物禁食 3h，使之处于后吸收状态，再放入呼吸室内适应 1h，待动物稳定后，开始记录耗氧量。测定时以恒温水浴控制呼吸室内的温度，温度控制在 $\pm 0.5^\circ\text{C}$ 以内。在一年的四个季节中分别测定动物在不同水浴温度下的 BMR，以确定各季节黑线姬鼠的热中性区（Thermal neutral zone, TNZ）。

动物 BMR 的测定方法：使动物处于热中性区温度范围内，每隔 5min 记录 1 次耗氧量，共测定 60min。选取两个连续稳定的最低值来计算代谢率，所有代谢率均校正为标准状态下 (0°C 和 1 个大气压)。动物在实验前后均称量体重，并测定肛温。

2.4.2 非颤抖性产热 (NST) 的测定

非颤抖性产热 (NST) 的测定时间在基础代谢率测定结束后进行, 在热中性区 (TNZ) 以下1-2℃测定。用皮下注射去甲肾上腺素 (Noradrenalin, NE) 的方法诱导, NE注射剂量依据公式 $NE (mg/kg) = 3.3Mb^{-0.458}$ (Mb为体重, 单位为g) 计算^[17, 30]。动物在实验前后均称量体重, 测定肛温。注射的NE为天津金耀氨基酸有限公司生产的重酒石酸去甲肾上腺素注射液 (2mg/ml), 注射浓度为0.1mg/ml, 注射部位为肩胛部附近皮下。注射后迅速放回呼吸室, 每隔5min记录1次耗氧量, 共测定40-60min, 选取两个连续稳定的最高值的平均值作为最大NST, 达到高峰值15min后结束实验。

2.4.3 热传导 (C) 的测定

根据牛顿冷却定律简化公式 $C = MR / (T_b - T_a)^{[31]}$ 计算每个温度点动物的热传导率, 热传导 C 的单位为 $mlO_2 / (g \cdot h \cdot ^\circ C)$, 式中 MR 是代谢率 [$mlO_2 / (g \cdot h)$], T_b 为体温 ($^\circ C$), T_a 是环境温度 ($^\circ C$)。

用牛顿冷却定律估测活体动物的热传导有两个前提: ①代谢率必须与环境温度呈线性关系; ②当 $MR=0$ 时, 代谢率与环境温度的回归线与 X 轴相交的环境温度应该等于所测动物的体温。当代代谢率与环境温度的回归方程推测的体温大于动物的实际体温时, 用下面的方程进行校正^[31]:

$C_m = C_f (1 + 0.06 \Delta T_b)$, 其中 C_m 是最小热传导, C_f 是代谢率与环境温度的回归线的斜率, ΔT_b 是推测的体温与实际体温之差^[1, 6, 31]。

2.5 能量摄入的测定

能量摄入采用改进的代谢笼食物平衡法测定。冬季测定时在饲养笼内放入棉花用以保温, 光周期为自然光照。将原动物饲养笼 ($30 \times 15 \times 20 cm^3$) 清理干净, 向笼内加入准确称量的已烘干的巢材 (和棉花), 动物称量体重后分别放入各自笼内, 同时称量给动物喂食的食物鲜重, 并另称取部分食物测定其含水量。3d 为 1 个周期, 3d 后收集巢材、剩余食物和粪便的混合物, 在 $60^\circ C$ 的烘箱内干燥至恒重, 手工分离每只动物的粪便, 并取部分样品称量 (重量在 0.5-1.0g 之间, 精确到 0.001g), 用美国 PARR 公司生产的 PARR1281 氧弹热量计测定食物和粪便的热值。每次收集时间均在 9:00~11:00 之间进行。

按如下公式计算动物摄入干物质的总重量:

摄入干物质总重 = 加入巢材干重 + 加入食物鲜重 \times (1-含水量%)

— 巢材和剩余食物混合物的干重

(其中, 巢材和剩余食物混合物的干重 = 收集的所有材料干重 - 粪便干重)

随尿液损失的能量按消化能的2%计算，其它参数按文献^[32-34]报道中计算：

$$\text{摄入能(kj/d)} = \text{摄入干物质量(g/d)} \times \text{食物热值(kj/g)}$$

$$\text{粪便能(kj/d)} = \text{粪便干重(g/d)} \times \text{粪便热值(kj/g)}$$

$$\text{消化能(kj/d)} = \text{摄入能(kj/d)} - \text{粪便能(kj/d)}$$

$$\text{可代谢能(kj/d)} = \text{消化能(kj/d)} - \text{尿能(kj/d)} = \text{消化能(kj/d)} \times 98\%$$

$$\text{消化率(\%)} = \text{消化能(kj/d)} / \text{摄入能(kj/d)} \times 100\%$$

$$\text{可代谢能效率(kj/d)} = \text{可代谢能(kj/d)} / \text{摄入能(kj/d)} \times 100\%$$

2.6 内脏器官的测量

2.6.1 器官的测量

将动物断颈处死后解剖，小心取出心脏、肺、肝脏、脾脏、肾脏、肾上腺和消化道等内脏器官，仔细剥离各器官周围的结缔组织和白色脂肪，并称量各器官的重量。将取出的动物消化道，分离出胃、小肠、盲肠和大肠等器官，再分别测量消化道各器官的长度和重量，用精密直尺（±1mm）测量各器官长度，用电子天平（±0.1mg）称量各器官的重量，测量时使之保持自然状态。然后将消化道各器官的内容物去除干净，用生理盐水充分冲洗内容物，并用滤纸吸干，再次测量各器官的长度和重量。取动物肩胛间、肩胛下、腋下、颈腹和颈背部5处BAT，并称重。

2.6.2 体脂含量的测定

将动物的胴体（去除内脏的动物尸体）置于60℃的烘箱内干燥至恒重，用小型粉碎机粉碎，将粉碎样品混合均匀后，称取0.8-1.0g左右粉碎后的样品用于测定体脂含量。体脂含量采用索氏抽提法提取动物体内的粗脂肪的含量，控制水浴温度，使抽提液中乙醚回流次数为120-150滴/h，共回流约5h。根据抽提前后的重量差计算样品中的粗脂肪含量。体脂含量根据公式：体脂含量（%）= 体脂重量（g）/ 胴体干重（g）×100% 计算。

2.7 统计分析方法

利用SPSS统计软件包(SPSS 13.0 for Windows)进行数据统计分析。在季节驯化实验中，动物不同季节的体重、体温、BMR、NST、热传导、摄入能、消化能、可代谢能、消化率等指标的组内比较采用重复性测量方差分析(Repeated measures ANOVA)进行比较；解剖测定动物的BAT、消化道各器官的长度和重量等组间比较采用独立样本T检验(Independent-samples T test)和单因子方差分析(One-way ANOVA)进行统计。全文数据的表示方法均默认为平均值±标准误(Mean±SE)。P<0.05认为差异显著，P<0.01为差异极显著。

第三章 黑线姬鼠产热能力的季节性变化

3.1 前言

3.1.1 基础代谢率 (BMR)

BMR 是基础产热指标, 是恒温动物维持正常生理机制的最小产热速率, 是环境温度处于热中性区, 动物在静止和后吸收状态下维持身体各项基本功能所需的最小能量值^[35]。BMR 作为动物能量消耗的重要参数, 与生物体的许多生活史特征、生态特征和行为特征密切相关。BMR 通常以动物的耗氧速率作为量度, 严格地讲, 其测定条件包括 7 个方面: ①环境温度保持在动物的热中性区(TNZ); ②动物处于静止状态; ③动物处于后吸收状态 (post-absorptive), 以排除食物的特殊动力作用 (Specific dynamic action, SDA); ④选择成年个体作为实验动物 (排除生长消耗); ⑤动物处于非繁殖期 (排除妊娠、哺乳等能量消耗); ⑥动物能自主地进行体温调节; ⑦非活动时相^[35]。如今 BMR 已经成为种间和种内能量代谢水平比较的重要参数, 它反映了不同物种不同个体的能量消耗水平。

3.1.2 热中性区 (TNZ)

在相同气候条件下, 动物的代谢率随环境温度的改变而发生变化。通常环境温度越低, 哺乳动物的代谢率越高。当环境温度在一个特殊范围内时, 动物的代谢率基本维持不变, 即与环境温度无关, 这个环境温度范围叫做动物的热中性区 (TNZ)。在 TNZ 范围内, 哺乳动物用最少的代谢消耗以维持恒定的体温, 此时的代谢率可视为动物的 BMR。因此, 在 TNZ 内恒温动物通过热量获得和散失进行被动调节, 从而能够维持其 BMR 的温度范围^[36]。环境温度离 TNZ 越远, 动物维持恒定体温所消耗的能量也越多。不同物种的 TNZ 不同, 相同物种不同季节下的 TNZ 也不同。通常随环境温度的下降, 哺乳动物的代谢水平升高, 使 TNZ 的下临界温度有向低温发展的趋势。

3.1.3 非颤抖性产热 (NST)

对于非冬眠的小型哺乳动物来说, 在寒冷季节食物和温度选择压力增大的情况下, 良好的热能调节是决定个体存活的关键因素。具有较高的 NST 调节能力可部分缓解体温调节过程中对能量的要求, 减轻动物为获取高质量食物所带来的一系列生存压力, 并能够使动物在低温环境中快速升高体温^[37]。因此, NST 对小型哺乳动物在寒冷季节维持恒定体温是很重要的。许多小型哺乳动物在低温暴露时显示出 NST 的增加, 而 NST 能力增加的同时, 也增强了动物对低温限度的耐受力 and 抵抗力。

在小型哺乳动物中, 褐色脂肪组织 (BAT) 是适应性产热的重要组成部位。BAT 是一类特殊的脂肪组织, 具有高密度线粒体, 氧化速率高, 产热能力强^[36],

对产热有很大的贡献^[10-11]。

解偶联蛋白 (UCP) 是动物体内具有解偶联作用的一类蛋白。UCP1 是仅分布于 BAT 中的一种对小型哺乳动物产热起重要作用的标志性蛋白。UCP1 分布于 BAT 细胞线粒体内膜上, 是 NST 个体水平适应性变化的分子基础^[12-20], 它通过解偶联作用降低膜内外的质子动力势, 并以产热的形式损耗。

3.1.4 热传导 (C)

哺乳动物与其周围环境之间的热量交换方式主要有 4 种途径: 辐射、传导、对流和蒸发^[31-38]。在环境温度较高的夏季, 动物主要通过蒸发作用来散发多余的热量, 此时哺乳动物会降低自身的产热能力, 并将体温维持在适宜的较高水平, 这些策略可以增加动物自身体温与环境温度之间的差距, 有利于热量的散失^[39]。

热传导是反映动物体与外界环境之间热量交换的重要参数^[31], 可用包含蒸散发热和排除蒸散发热两种方式来表示。当环境温度较低时, 哺乳动物可以通过增加皮毛的厚度来减少热量的散失, 以维持恒定的体温, 此时热传导值较低。此外, 热传导也是反映动物体型大小和表面积特点的指标^[40]。哺乳动物的皮毛越厚, 其隔热能力越强, 热量的散失就越少, 从而导致热传导值较小。大型非冬眠哺乳动物在冬季通常采用增加皮毛厚度、减少热量散失的方式保留足够的能量用以度过寒冷的冬季。

3.2 材料与方法

3.2.1 实验动物

黑线姬鼠于 2005 年 10 月捕自辽宁省昌图县 (42° 47' N, 124° 07' E)。选取体重相似的黑线姬鼠成体 24 只 (12 ♂, 12 ♀), 用于监测体重的季节性变化。所有实验用鼠饲养在室外自然环境中, 每 15 天测量一次体重。实验动物从 2005 年秋末开始驯化。

从监测体重的黑线姬鼠中随机选取 8 只 (4 ♂, 4 ♀), 实验过程中饲养在室外环境中, 饲养笼 (30×15×20cm³) 内加入碎玉米秆作为巢材, 冬季合笼, 并在饲养笼内放入棉花用以保温。剪掉动物不同部位的毛用以区分, 实验过程中监测每日的环境温度, 一年中四个季节内不同温度梯度下的代谢率、热传导、BMR 和 NST 分别于 2005 年 12 月, 2006 年 4 月、7 月、10 月测定。

再从室外饲养的动物中选取用于测定冬、夏两季动物内脏重量的黑线姬鼠 20 只 (10 ♂, 10 ♀)。

3.2.2 测定方法

BMR 采用 Kalabukhov-Skvortsov^[29] 封闭式流体压力呼吸计测定。每次实验时记录当时的大气压、水浴温度和呼吸时温度。

由于 NE 诱导的非颤抖性产热与冷诱导的非颤抖性产热是等价的, 且机制相

同^[10]，因此用皮下注射去甲肾上腺素（NE）来诱导，使动物在短时间内产生最大代谢反应。一般动物在注射15-40min内出现代谢反应的最高峰^[30]。

热传导根据牛顿冷却定律简化公式及其校正公式计算。

剥离主要5个部位的BAT并称重。（详见第二章）

3.2.3 统计方法

数据经过正态分布和方差齐性检验，符合参数检验条件。采用重复性测量方差分析(Repeated measures ANOVA)确定黑线姬鼠四个季节TNZ的范围，描述统计法(Descriptive statistics)计算出各季节BMR、NST的数值，独立样本T检验(Independent-samples T test)比较冬、夏两季BAT的绝对重量和相对重量。 $P < 0.05$ 认为差异显著， $P < 0.01$ 认为差异极显著(双尾检验)。

3.3 结果

3.3.1 体重的年周期变化

黑线姬鼠的体重随环境温度的变化而出现比较明显的变化。在冬季时（1月份）体重最低（ $18.4 \pm 0.77\text{g}$ ），夏季（8月份）体重最高（ $33.9 \pm 1.91\text{g}$ ）（ $n=14$ ）。

2006年春、夏、秋、冬四个季节的环境温度范围分别为 $-18 \sim 25^\circ\text{C}$ 、 $17 \sim 32^\circ\text{C}$ 、 $-12 \sim 28^\circ\text{C}$ 和 $-29 \sim -6^\circ\text{C}$ 。体重的变化与气温的具体变化情况密切相关。当环境温度升高时，黑线姬鼠的体重随之升高；当环境温度降低时，其体重也随之下降（图4）。

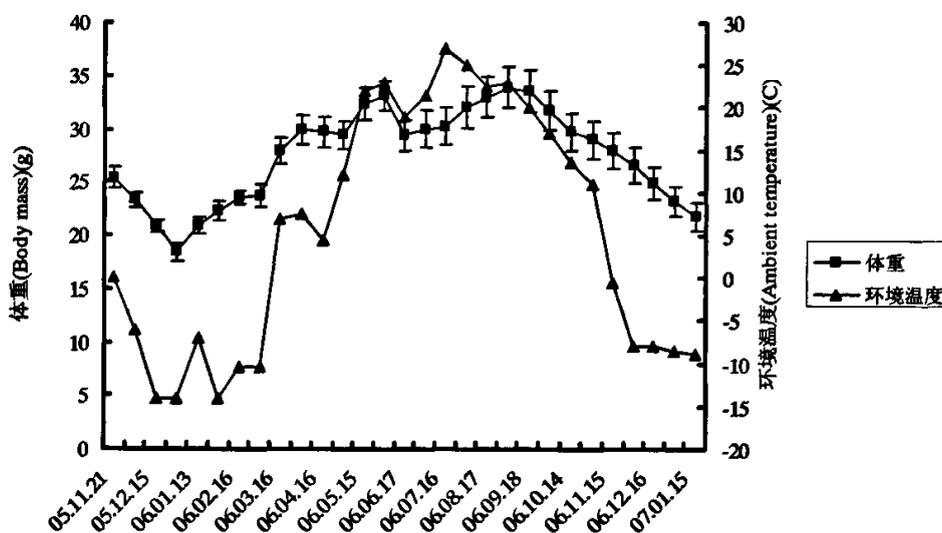


图4 黑线姬鼠体重的季节性变化

Fig.4 Seasonal variances in body mass of *A. agrarius*

3.3.2 体温的年周期变化

一年四个季节中黑线姬鼠 (*A. agrarius*) 体温的变化范围是：冬季 33.4—38.9 °C (图 5)、春季 35.4—38.9 °C (图 6)、夏季 36.4—39.5 °C (图 7)、秋季 35.5—38.8 °C (图 8)。黑线姬鼠的平均体温分别是：冬季 35.7 ± 0.16 °C、春季 37.1 ± 0.09 °C、夏季 37.8 ± 0.07 °C、秋季 37.0 ± 0.08 °C。冬季平均体温最低，夏季最高。春、秋两季的平均体温没有显著差异 ($P > 0.05$)，但两者与冬季和夏季的平均体温均有显著差异 ($P < 0.05$) (图 9)。

在下临界温度以下的温度范围内，黑线姬鼠的体温基本维持恒定，受环境温度的影响较小。在上临界温度以上，体温随环境温度的升高而迅速增加，此时体温与环境温度之间成正相关关系：

冬季 $T_b(^{\circ}\text{C}) = 26.805 + 0.33T_a$ ($R^2=0.6206, P<0.01$)

春季 $T_b(^{\circ}\text{C}) = 32.031 + 0.183T_a$ ($R^2=0.8772, P<0.01$)

夏季 $T_b(^{\circ}\text{C}) = 34.631 + 0.1154T_a$ ($R^2=0.9997, P<0.01$)

秋季 $T_b(^{\circ}\text{C}) = 32.368 + 0.1676T_a$ ($R^2=0.9269, P<0.01$)

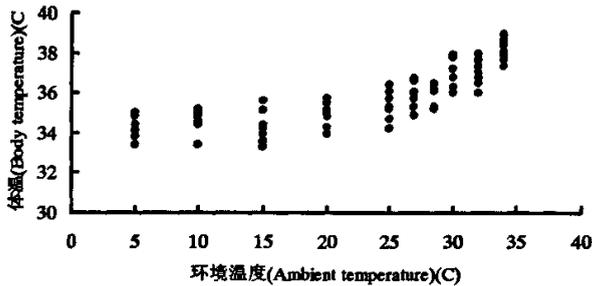


图 5 黑线姬鼠冬季体温

Fig.5 Body temperature of *A. agrarius* in winter

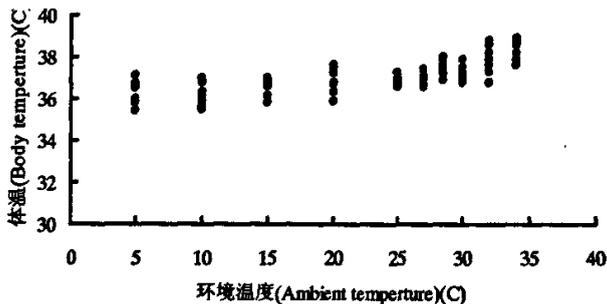


图 6 黑线姬鼠春季体温

Fig.6 Body temperature of *A. agrarius* in spring

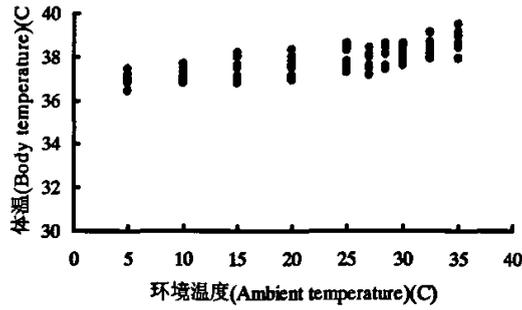


图7 黑线姬鼠夏季体温

Fig.7 Body temperature of *A. agrarius* in summer

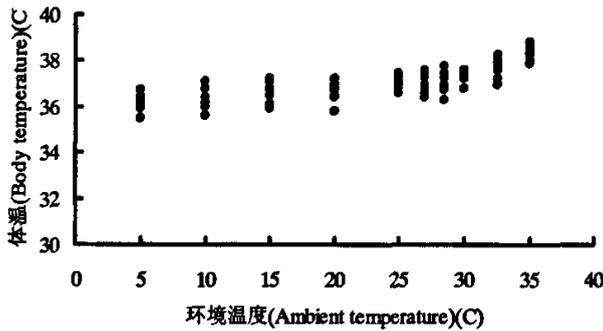


图8 黑线姬鼠秋季体温

Fig.8 Body temperature of *A. agrarius* in autumn

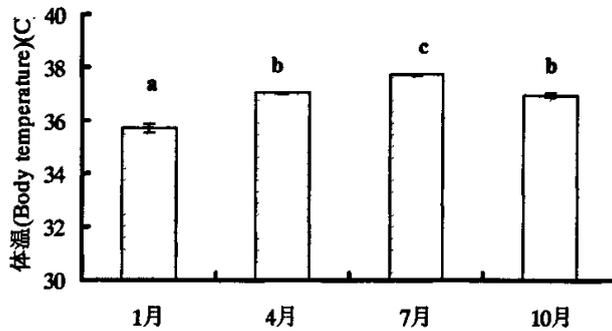


图9 黑线姬鼠体温的季节性变化

Fig.9 Seasonal variance in body temperatures of *A. agrarius*

3.3.3 BMR 和 NST 的季节间比较

不同季节中 BMR 的数值分别为: $2.17 \pm 0.080 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (冬季)、 $2.07 \pm 0.129 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (春季)、 $1.71 \pm 0.164 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (夏季) 和 $2.07 \pm 0.073 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (秋季)。虽然在一年四个季节中, 各季节间 BMR 没有显著变化 ($P > 0.05$),

但冬季 BMR 的数值高于其他三个季节，而夏季 BMR 的数值最低（图 14）。

冬、春、秋三季 TNZ 均为 27-30℃，夏季的 TNZ 为 28.5-32.5℃，下临界温度高于其他季节，使 TNZ 向高温区移动（图 10~13）。

冬、春、夏、秋四季的 NST 分别为 $8.12 \pm 0.066 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、 $6.25 \pm 0.151 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、 $4.15 \pm 0.087 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 和 $6.32 \pm 0.031 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。NST 冬季最高，夏季最低，春、秋两季 NST 居于冬、夏两季之间，而两者之间没有显著差异 ($P > 0.05$)，但两者与冬季和夏季的 NST 均有显著差异 ($P < 0.05$)（图 14）。冬、春、夏、秋四个季节的 NST/BMR (NST 范围) 分别为 3.76, 2.87, 2.43 和 3.05。

黑线姬鼠在 TNZ 以下随环境温度的下降，耗氧量逐渐增加（图 10-13），耗氧量与环境温度之间呈线性关系，回归方程分别为：

$$\text{冬季 } \text{RMR}(\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) = 9.4568 - 0.2699\text{Ta} \quad (R^2=0.9918, P<0.01)$$

$$\text{春季 } \text{RMR}(\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) = 6.0924 - 0.127\text{Ta} \quad (R^2=0.9942, P<0.01)$$

$$\text{夏季 } \text{RMR}(\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) = 6.5526 - 0.1447\text{Ta} \quad (R^2=0.9689, P<0.01)$$

$$\text{秋季 } \text{RMR}(\text{mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) = 5.9311 - 0.1326\text{Ta} \quad (R^2=0.9936, P<0.01)$$

根据以动物个体体重计算的啮齿动物代谢率的预期值公式 $\text{BMR}=6.966\text{M}^{-0.332}$ ^[41]和 $\text{BMR}=7.79\text{M}^{-0.352}$ (M 为体重, 单位 g)^[42]计算, 黑线姬鼠冬季 BMR 分别为两者的 82.3%和 78.0%, 春季为 95.3%和 91.0%, 夏季为 75.1%和 71.9%, 秋季为 90.8%和 86.9%。NST 的预期值按公式 $\text{NST}\% = 100 \times \text{NST}_{\text{max}}/30\text{M}^{0.454}$ 计算 (转引自 Heldmaier, 1971), 黑线姬鼠冬、春、夏、秋四个季节 NST 分别为预期值的 113%、134%、140%和 138%, 由计算所得比值可以看出, 黑线姬鼠 BMR 稍低于预期值, NST 全年都维持在较高的水平。

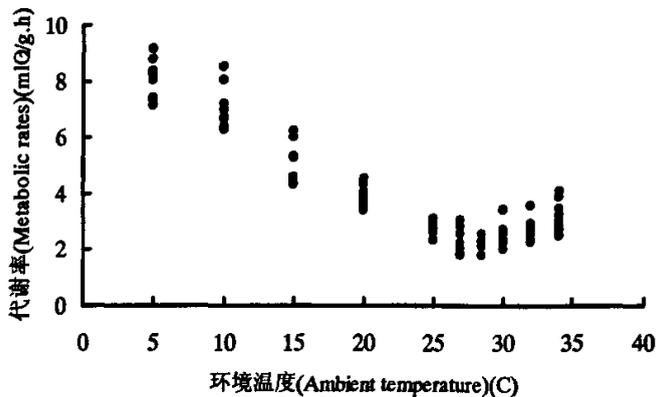


图 10 冬季环境温度对黑线姬鼠代谢率的影响

Fig.10 Effect of ambient temperature in metabolic rate of *A. agrarius* in winter

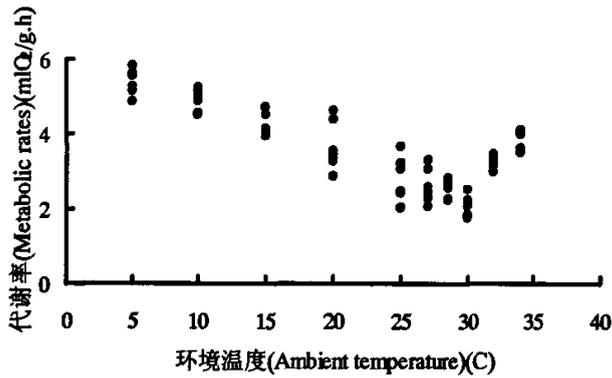


图 11 春季环境温度对黑线姬鼠代谢率的影响

Fig.11 Effect of ambient temperature in metabolic rate of *A. agrarius* in spring

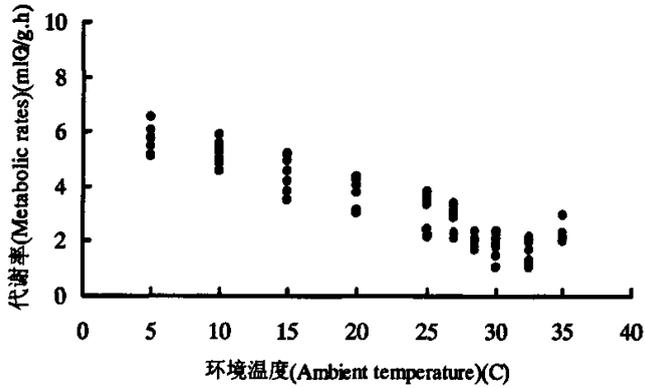


图 12 夏季环境温度对黑线姬鼠代谢率的影响

Fig.12 Effect of ambient temperature in metabolic rate of *A. agrarius* in summer

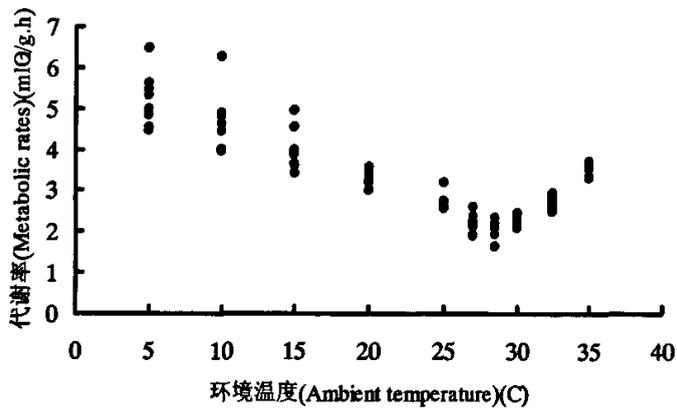


图 13 秋季环境温度对黑线姬鼠代谢率的影响

Fig.13 Effect of ambient temperature in metabolic rate of *A. agrarius* in autumn

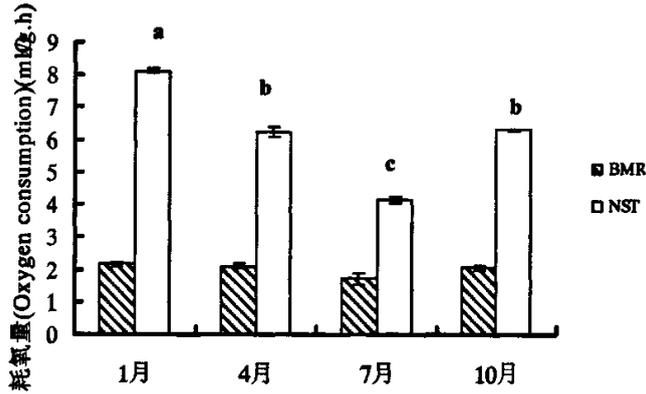


图 14 黑线姬鼠 BMR 和 NST 的季节性变化

Fig.14 Seasonal variance in BMR and NST of *A. agrarius*

3.3.4 热传导的季节间比较

本实验根据代谢率与环境温度的回归方程可知，当 $MR=0$ 时，春、夏、秋三季的环境温度远高于黑线姬鼠此时的实际体温，分别为 38.0°C 、 45.3°C 和 44.7°C （图 16~18），因此这个斜率并不是三个季节中最小热传导的一个好指标。于是根据校正公式 $C_m = C_f(1 + 0.06\Delta T_b)$ 计算黑线姬鼠春、夏、秋三季 TNZ 以下的最小热传导^[31]，冬季最小热传导仍依据牛顿冷却定律计算：

冬季 $0.29 \pm 0.009 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ，春季 $0.21 \pm 0.006 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$

夏季 $0.20 \pm 0.005 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ，秋季 $0.21 \pm 0.009 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$

当环境温度达 35°C 时，黑线姬鼠的热传导值分别为：

冬季 $0.77 \pm 0.403 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ，春季 $0.94 \pm 0.250 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$

夏季 $0.75 \pm 0.621 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ，秋季 $1.04 \pm 0.021 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$

通过重复测量的方差分析 (repeated measures ANOVA) 检验：冬季的热传导值最大（图 15），与春、夏、秋三季均有极显著差异 ($P < 0.01$)；春季的热传导与夏季有显著差异 ($P = 0.012$)，与秋季没有差异 ($P = 0.821$)；夏季与秋季热传导没有显著差异 ($P = 0.195$)。根据热传导的预期值公式 $C = 1.0M^{-0.50}$ ^[40] 和 $C = 0.76M^{-0.426}$ ^[43] 计算，黑线姬鼠冬季的热传导分别为两者的 130% 和 137%，春季为 111% 和 115%，夏季为 107% 和 110%，秋季为 113% 和 116%。从黑线姬鼠实际热传导与预期值的比值可以看出，其四个季节的热传导值都较高，属于物种的特征。

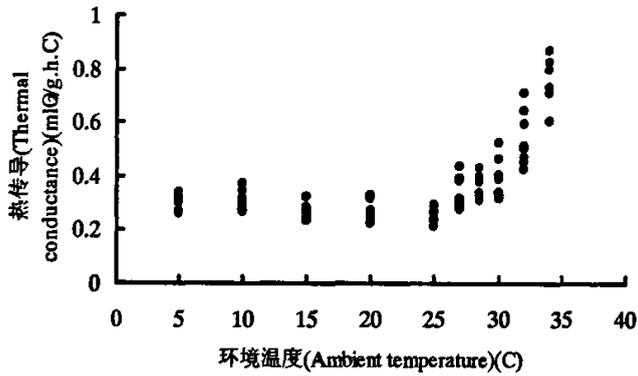


图 15 冬季环境温度对黑线姬鼠热传导值的影响

Fig.15 Effect of ambient temperature in thermal conductance of *A. agrarius* in winter

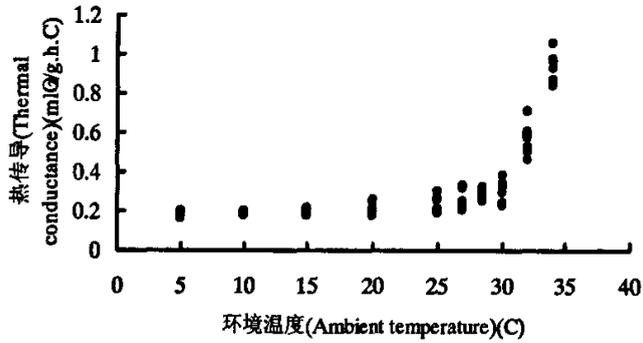


图 16 春季环境温度对黑线姬鼠热传导值的影响

Fig.16 Effect of ambient temperature in thermal conductance of *A. agrarius* in spring

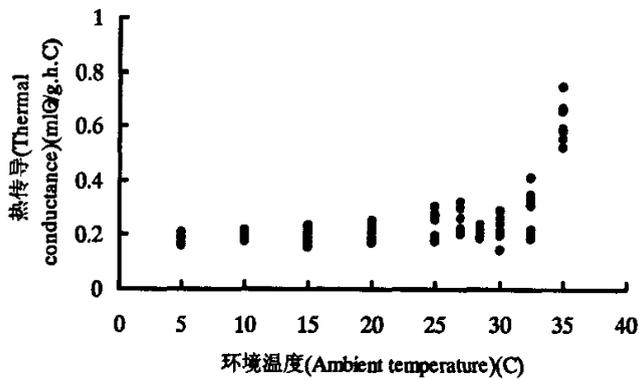


图 17 夏季环境温度对黑线姬鼠热传导值的影响

Fig.17 Effect of ambient temperature in thermal conductance of *A. agrarius* in summer

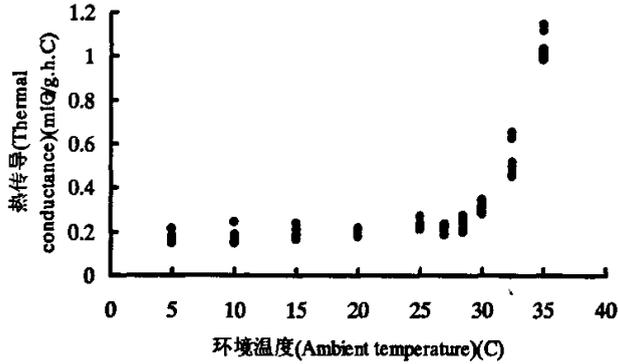


图 18 秋季环境温度对黑线姬鼠热传导值的影响

Fig.18 Effect of ambient temperature in thermal conductance of *A. agrarius* in autumn

3.3.5 冬、夏两季 BAT 重量的比较

黑线姬鼠在冬、夏两季中，肩胛间 BAT 和总 BAT 的绝对重量均没有显著差异 ($P=0.051$) (图 19)，肩胛间 BAT 的相对重量也没有显著差异 ($P=0.072$)，而总 BAT 的相对重量冬季时显著高于夏季 ($P=0.002$) (图 20)。

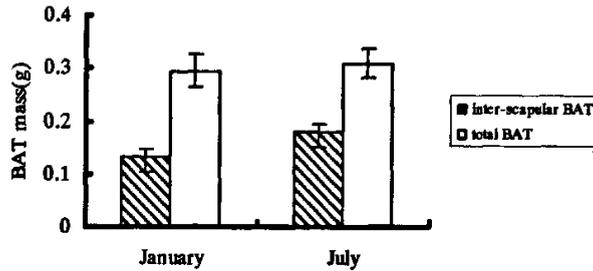


图 19 肩胛间 BAT 和总 BAT 的绝对重量

Fig.19 The absolute mass in inter-scapular BAT and total BAT

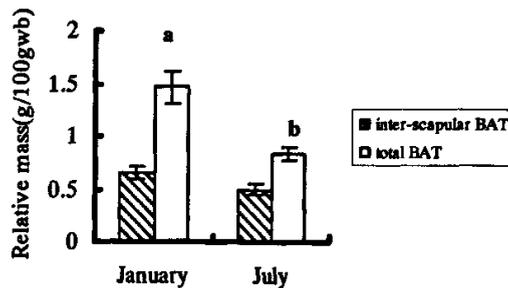


图 20 肩胛间 BAT 和总 BAT 的相对重量

Fig.20 The relative mass in inter-scapular BAT and total BAT

3.4 讨论

3.4.1 体重的季节性变化

个体大小是决定 BMR 的最主要因素, 并且对动物的产热能力起到非常重要的作用^[44]。哺乳动物的体重被认为是决定代谢和体温调节变化的最重要的参数^[45]。许多非冬眠小型哺乳动物在冬季采取降低体重的策略来适应环境温度的大幅度下降以及食物资源的缺乏, 体重下降能够增强动物代谢率和产热能力, 从而提高越冬的存活率^[9]。

本研究中黑线姬鼠的体重在冬季呈现显著下降趋势(图 4), 表明在温度足够低的条件下, 即使食物充足, 黑线姬鼠同化的能量也不足以调节体温和维持自身所需, 从而动用了体内储存的脂肪。这种现象也存在于其它小型哺乳动物中, 比如根田鼠(*M. oeconomus*)^[46]和布氏田鼠(*L. brandtii*)^[17, 34]在低温暴露过程中, 体重都会逐渐降低。

体重的变化与当年气温的具体变化情况密切相关。由于 2006 年 6 月气候凉爽, 降雨频繁, 整个月都没有出现往年夏季高温、闷热的常见天气现象, 因此, 6 月中旬测量的动物体重较 6 月初出现下降的趋势。随后天气逐渐炎热, 7 月份体重又重新恢复上升的走向。

3.4.2 体温的季节性变化

在寒冷的冬季, 黑线姬鼠的体温维持在较低的水平(图 5)。黑线姬鼠是非冬眠夜行性啮齿动物, 冬季维持较低体温能够减少其身体与环境之间的温度差, 降低热量散失^[2], 同时也减少了用于维持高体温的能量消耗, 为夜间低温时出洞觅食等活动节省了能量^[47], 从而增强动物适应寒冷环境的能力, 提高越冬存活率。

在测定黑线姬鼠 NST 的实验过程中, 随着环境温度不断升高, 当环境温度达到 35℃时, 动物进入过热区, 此时动物四肢伸展, 以最大的体表面积紧贴呼吸室, 腹部的毛逐渐变得潮湿, 呼吸频率加快, 活动加强, 不断地舔舐四肢和腹部的毛, 显得焦躁不安。40℃以上达到高温极限, 动物难以忍受。动物在夏季维持较高体温可增加其身体与环境之间的温度差, 有助于热量散失, 同时也可以避免夏季白天炎热时遭受高温的胁迫^[6], 这种季节性体温调节能力在进化上具有适应意义。高水平体温的维持, 需要高代谢率和低热传导两方面的结合才能实现, 而实际上黑线姬鼠冬季的 BMR 低于预期值, 热传导值又相对较高, 因而使其在冬季维持较低的体温成为可能^[2]。

3.4.3 BMR 的季节性变化

BMR 是恒温动物维持正常生理机制的最小产热速率, 是维持身体各项基本功能所需的最小能量值^[35]。BMR 是种间和种内能量代谢水平比较的重要参数,

它反映了不同物种不同个体的能量消耗水平,同时也是抵抗低温的主要适应性调节指标^[48]。影响动物 BMR 的因素有很多,比如个体大小、系统发育、气候条件、活动性、习性和食性等^[49]。其中体型大小对代谢率的影响是最大的^[50]。BMR 与动物体重的关系是异速增长关系 (allometry),即体重较小的动物其单位体重的 BMR 相对较大^[35]。除体型大小之外,食性也是影响 BMR 的主要因素之一。以草类或脊椎动物为食的动物,一般 BMR 较高;而以种子或无脊椎动物为食的动物, BMR 则一般较低^[6]。此外,代谢率的高低还与环境中食物资源的持续性和丰富程度密切相关^[49]。由于黑线姬鼠属于杂食性动物,其食谱中既含有使 BMR 升高的食物又含有使 BMR 降低的食物,因此从理论上分析,其 BMR 可能居中。

本实验测得黑线姬鼠的BMR比预期值低的原因可能有以下几点:①动物的年龄差异。不同的实验所选取的实验动物年龄也不同,如果实验前选取幼体和亚成体作为实验动物,那么其代谢率一般要高于成体,本实验选取的实验动物均为成体,可能造成BMR的测定结果偏低;②测定时间。黑线姬鼠为夜行性动物,BMR的测定时间均在白天,可能是由于在其非活动时相内测定的原因,而使测得的数值低于其正常活动时相的代谢率;③测定方法。前人的研究表明,测定达到后吸收状态动物的BMR,可能引起动物体温过低,因此采用这种方法会造成测定的BMR值较低^[45];④其他因素,包括地理差异、气候因素、食物因素等,这些方面比较复杂。比如:Liu et al. (2004)对黑龙江地区(48° 29' N, 124° 51' E)黑线姬鼠(*A. agrarius*)生理生态学特征的研究结果显示,其BMR高达 $3.29 \pm 0.11 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ (体重为 $24.37 \pm 1.38\text{g}$),是啮齿动物BMR预期值的128%,其代谢水平较高可能是由地理位置的差异所造成的。Haim和Izhaki(1993)对生活在以色列湿润生境中,营夜行性和地上活动的食谷类啮齿动物灰仓鼠(*Cricetulus migratorius*)的研究发现,该鼠的BMR为 $1.43 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ (体重为 30.7g),仅为啮齿动物预期值的59.9%,其代谢水平较低的特点可能是由气候条件的差异所造成的。生活在美国北部森林的食谷类松鼠科啮齿动物——美洲飞鼠(*G. volans*)冬季时BMR为 $1.14 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$,夏季BMR为 $0.73 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$ (体重 $67.1\text{-}79.3\text{g}$)^[16],分别是啮齿动物预期值的67.1%和42.9%,其代谢水平较低的特点可能是由食性的差异所造成的。黑线姬鼠的BMR与生活于内蒙古草原的夜行性物种——坎氏毛足鼠(*Phodopus campbelli*)相近($2.01 \pm 0.07 \text{ mlO}_2/\text{g}\cdot\text{h}$)^[51]。此外,BMR低对延长该物种的寿命有利^[45],在物种进化上有重要意义。

与夏季相比,动物在冬季主要面临的是寒冷,动物要维持正常的体温,就必须调整体内的产热能力,如提高 BMR 和 NST,这也是大多数哺乳动物维持体温恒定的重要途径^[19, 48, 52]。产热具有季节性变化,是外界环境刺激因子(如温度、光照)与体内产热系统(如 BAT)以及产热调节系统共同作用的结果。BAT 是

小型哺乳动物产热的主要器官。王德华和王祖望（1990）对高原鼠兔（*O. curzoniae*）和根田鼠（*M. oeconomus*）的研究同样表明，BAT 的产热变化具有季节性，充分体现了动物对栖息地自然环境变化的适应。

本实验测得黑线姬鼠冬季的 BMR 较高，其原因主要是由动物的活动性高所致^[1]。在气候寒冷的冬季，拥有较高的 BMR 水平才能维持恒定的高体温，因此提高代谢率对适应寒冷环境具有重要意义。

3.4.4 NST 的季节性变化

在炎热的夏季，降低 BMR 是有节约意义的方式，因为它能够减少能量消耗，但通过增加 BMR 水平来抵抗低温胁迫在能量预算上却是极为昂贵的。在寒冷的冬季，环境温度波动幅度较大，体温调节代价较高时，NST 随季节性环境温度而改变的方式对于小型哺乳动物维持生存具有重要的意义^[53]。NST 是体温调节中热量的最有效的来源^[45]。对长爪沙鼠（*M. unguiculatus*）^[52]和子午沙鼠（*M. meridianus*）^[53]产热能力的季节性研究表明，冬季时 NST 最大，这说明冬季产热能力增强有利于动物维持高而恒定的体温，从而提高越冬存活率。BMR 与 NST 的负相关关系也支持了 NST 的冷暴露下起重要作用的观点。

Haim 和 Izhaki（1993）认为，具有较低 BMR 的沙漠啮齿动物，其 NST 范围（ NST_{max}/BMR_{min} ）比湿润生境的种类高，夜行性种类的 NST 范围比昼行性种类高，并认为这种产热机制对沙漠啮齿动物有重要的适应意义^[44]。当动物处于正常活动水平的时候，能够维持较低的 BMR，而一旦活动加剧，就会迅速增加产热，升高体温^[54]。较高的 NST 范围对黑线姬鼠是有益的，因为黑线姬鼠多在环境温度较低的夜间活动，需要增加产热来维持体温；其次，黑线姬鼠是不冬眠的物种，在冬季也频繁活动，较高的 NST 范围能够使其在低温环境下迅速增加产热，以维持恒定的体温。

改变调节 NST（NST-BMR）来适应环境中日趋下降的环境温度具有显著的适应意义。对于非冬眠动物来说，具有较高的调节 NST 可部分缓解体温调节过程中对能量的需求，减轻动物为获取高质量食物所带来的一系列生存压力，并能够使动物在低温条件下快速升高体温^[53]。实验证明：南方和北方物种产热的适应性策略不同，北方物种主要依靠 NST 的增加，而南方物种大多依靠 BMR 的增加，因此北方物种在冬季 NST 的增加幅度比较明显^[12, 55]。

3.4.5 热传导的季节性变化

个体大小的限制使小型哺乳动物改变皮毛隔热性的能力是有限的，同时增加皮下脂肪等策略对其生存也有些不利^[2]，所以减小热传导，增强隔热能力并不是小型哺乳动物越冬所采取的主要生存策略。本实验结果显示：黑线姬鼠冬季的热传导值比较高，表明其皮毛的隔热能力较差。

动物的热传导与其生境和活动时间密切相关,沙漠小型哺乳动物的热传导一般低于非沙漠地区的小型哺乳动物,昼行性种类的热传导高于夜行性种类^[56],这是由高的热传导率可能与蒸发失水有关造成的。其次,热传导还与摄入能、消化能和可代谢能之间存在显著的正相关关系,说明增加热传导,可使动物的能量摄入增加^[54]。黑线姬鼠冬季热传导值最高,摄入能也最多。此外,动物在换毛期间需要消耗很多能量,此时代谢率和体温调节作用的增加可以补偿皮毛隔热能力的降低^[19]。冬季换毛的强度还能够影响动物的代谢水平和体温调节能力。

影响热传导的因素很多,其中栖息地类型是一个重要因素。栖息在寒冷和干旱环境中的哺乳动物的热传导值较低,而营地下生活的物种,由于周围环境比较稳定,因此其热传导与期望值接近^[35]。本研究结果显示,黑线姬鼠四季的热传导均高于预期值,这可能与它营穴居生活有关,高的热传导也有利于夏季炎热时的身体散热^[57]。尽管黑线姬鼠针对栖息环境和季节的变化,在热传导上有能力进行一些调节,但作为分布于北方个体较小的非冬眠小型哺乳动物而言,在皮毛隔热性能上并没有表现出较强的适应趋势。因此,黑线姬鼠不能很好的利用改变热传导的方式进行体温调节。

3.4.6 BAT 的季节性变化

随着环境温度的下降和可利用食物资源的减少,肩胛间 BAT 的相对重量没有差异,但总体 BAT 的相对重量显著增加(图 20),导致 NST 能力增强^[19, 58]。但本实验对肩胛间 BAT 相对重量的季节性结果进行比较,并没有显示出黑线姬鼠肩胛间 BAT 对产热能力的影响,而总体 BAT 的相对重量却在冬季显著增加。有研究显示:BAT 中含有较高能量,在食物缺乏,尤其是水分缺乏时,高原鼠兔(*O. curzoniae*)和根田鼠(*M. oeconomus*)有弱肉强食的现象,而且肩胛部位首先被啃食^[19]。

在环境温度较低条件下, BAT 线粒体蛋白的增加主要是热原(Thermogenin)的增加,亦称解偶联蛋白(UCP)。低温刺激通过兴奋交感神经释放去甲肾上腺素(NE),与 BAT 细胞膜上的 β 受体结合,从而激活了 cAMP 环化酶,使 cAMP 的浓度增加,促进 BAT 增生;同时激活了 UCP 的质子通道,UCP 合成增加使线粒体呼吸加速,从而使 BAT 产生大量的热。因此, BAT 是低温下个体能量代谢水平(BMR 和 NST)提高的组织学机制之一^[26]。

第四章 黑线姬鼠能量指标的季节性变化

4.1 前言

能量收支 (Energy budget) 是研究小型哺乳动物适应其周围环境的一个重要指标, 它反映的是动物能量摄入与能量消耗之间的平衡, 这种平衡取决于动物对能量的摄入、处理、分配和消耗等过程间的相互作用^[22], 对动物的存活和繁殖成功起到非常重要的作用^[21]。能量消耗在较短时间内可以通过体内储存的能量来补偿, 但在较长时间内要通过能量摄入来达到平衡^[59]。此外, 动物的能量收支还存在生理限制, 此限制是动物生活史特征的一个决定因子, 并不受外在环境因素的制约^[22]。因此, 研究哺乳动物的能量收支对研究其生存机制和生理生态学特征具有非常重要的意义。

在自然环境中, 动物获取能量的能力以及分配能量的途径在决定其生存、繁殖等生活史特征时起着重要的作用, 在这个过程中, 消化道容积和长度的作用是极其重要的^[60-61]。在消化策略上, 动物可能采取加大消化容积或延长滞留时间, 以提高消化率或者加快食物周转速度等方法, 以获取更多的能量^[34]。为揭示非冬眠小型哺乳动物黑线姬鼠对季节性变化环境的适应性策略, 我们分别测定了四个季节能量收支指标, 及冬、夏两季消化道各器官的长度和重量。

4.2 材料与方法

4.2.1 实验动物

选取体重相似的成体黑线姬鼠 8 只 (4 ♂, 4 ♀), 在一年中的四个季节内分别测定其摄入能、消化能和消化率等指标。再选取用于测定冬、夏两季动物内脏重量的黑线姬鼠 20 只 (10 ♂, 10 ♀)。

4.2.2 测定方法

4.2.2.1 能量收支的测定

用改进的代谢笼食物平衡法测定动物的能量收支。(详见第二章)

4.2.2.2 器官的测量

在冬季和夏季各选取成体黑线姬鼠 10 只 (5 ♂, 5 ♀), 断颈处死, 分离出胃、小肠、盲肠和大肠等消化道器官, 测量长度并称重。

剥离消化道各器官周围结缔组织和白色脂肪后的重量为含内容物重, 将各器官内容物去除干净后的重量为去除内容物重。最后剔出体腔内其它脏器后的重量为胴体鲜重, 将胴体置于 60℃ 烘箱内干燥至恒重, 此重量为胴体干重。

4.2.2.3 体脂含量的测定

用索氏抽提法提取动物体内的粗脂肪含量。(详见第二章)

4.2.3 统计方法

数据经过正态分布和方差齐性检验,符合参数检验条件。采用重复测量的方差分析(Repeated measures ANOVA)比较四个季节黑线姬鼠的摄入能、消化能、可代谢能和消化率等能学指标的变化情况。为排除体重的影响,对摄入干物质量、摄入能、消化能和可代谢能的原始数据用体重的 0.67 次幂进行校正^[41]。

采用单因子方差分析(One-way ANOVA)并采用 LSD 进行多重比较,分析冬、夏两季黑线姬鼠的胴体重量、消化道各器官长度和重量等解剖学指标,以及体脂含量。为消除体重及体长个体差异的影响,采用相对重量、相对长度进行比较分析,相对重量=(消化道重量/体重)×100%,相对长度=(消化道长度/体长)×100%^[62]。

4.3 结果

4.3.1 能量摄入和消化

选取实验动物的体重与季节性驯化个体的整体趋势一致,即冬季体重较低(表 1),其与春、夏、秋三个季节的差异值分别为 $P=0.006$ 、 $P=0.013$ 、 $P=0.011$ 。黑线姬鼠每日单位体重摄入的干物质量随环境温度的下降而呈上升趋势,即冬季最高,夏季最低。摄食量在冬季和夏季分别与其他三个季节有显著差异($P_{冬-春}=0.032$ 、 $P_{冬-夏}=0.014$ 、 $P_{冬-秋}=0.028$; $P_{夏-春}=0.046$ 、 $P_{夏-秋}=0.025$),春、秋两季虽然没有显著差异($P=0.178$),但秋季的数值要高于春季。摄入能、消化能和可代谢能的季节性变化均体现出上述特点。摄入能冬季最大,与春、夏、秋三个季节的差异值分别为 $P_{冬-春}=0.021$ 、 $P_{冬-夏}=0.002$ 、 $P_{冬-秋}=0.009$;夏季最小,与春、秋两季的差异值分别为 $P_{夏-春}=0.043$ 、 $P_{夏-秋}=0.008$;春季和秋季的摄入能没有显著差异($P=0.568$)。消化能冬季最大,与春、夏、秋三个季节的差异值分别为 $P_{冬-春}=0.002$ 、 $P_{冬-夏}<0.001$ 、 $P_{冬-秋}=0.047$;夏季最小,与春、秋两季的差异值分别为 $P_{夏-春}=0.019$ 、 $P_{夏-秋}=0.003$;春季和秋季的摄入能没有显著差异($P=0.206$)。可代谢能冬季最大,与春、夏、秋三个季节的差异值分别为 $P_{冬-春}=0.002$ 、 $P_{冬-夏}<0.001$ 、 $P_{冬-秋}=0.048$;夏季最小,与春、秋两季的差异值分别为 $P_{夏-春}=0.019$ 、 $P_{夏-秋}=0.004$;春季和秋季的摄入能没有显著差异($P=0.234$)。冬季的消化率和可代谢能效率远远高于其他季节。

表 1 黑线姬鼠能量的季节性变化
Table 1 Seasonal effects on energy in *A. agrarius*

	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 October
样本量 No.	8	8	8	8
体重 BW (g)	22.7±1.37 ^a	31.1±2.23 ^b	30.7±2.65 ^b	30.9±2.26 ^b
日单位体重摄食量 DMI(g/d)	0.224±0.005 ^a	0.136±0.009 ^b	0.090±0.015 ^c	0.161±0.019 ^b
日单位体重粪便量 FW(g/d)	0.049±0.001 ^a	0.039±0.003 ^b	0.035±0.004 ^b	0.050±0.006 ^a
摄入能 EI (kj/ d) (kj/ g ^{0.67} ·d)	83.94±3.494 ^a 3.72±0.080 ^a	68.48±3.541 ^b 2.57±0.151 ^b	47.94±7.196 ^c 2.08±0.184 ^c	69.54±2.981 ^b 2.62±0.157 ^b
粪便能 FE (kj/ d) (kj/ g ^{0.67} ·d)	14.80±0.845 ^a 0.65±0.013 ^a	16.54±1.211 ^a 0.55±0.046 ^a	15.11±2.019 ^a 0.29±0.031 ^b	16.28±1.310 ^a 0.51±0.075 ^a
消化能 DE (kj/ d) (kj/ g ^{0.67} ·d)	69.14±2.716 ^a 3.65±0.079 ^a	51.94±2.464 ^b 1.92±0.111 ^b	32.83±5.346 ^c 1.69±0.226 ^c	56.64±3.425 ^b 1.98±0.091 ^b
可代谢能 MEI (kj/ d) (kj/ g ^{0.67} ·d)	67.76±2.662 ^a 3.07±0.076 ^a	50.90±2.415 ^b 1.69±0.109 ^b	32.17±5.239 ^c 1.37±0.141 ^c	55.16±3.292 ^b 1.80±0.081 ^b
消化率 Digestibility (%)	82.4±0.004 ^a	76.0±0.007 ^b	71.9±0.022 ^c	75.1±0.007 ^b
可代谢能效率 MEIE (%)	80.8±0.004 ^a	74.4±0.007 ^b	70.4±0.022 ^c	73.6±0.007 ^b

Note: BW: Body weight; DMI: Dry matter intake; FW: feces weight; EI: Energy intake; FE: Feces energy; DE: Digested energy; MEI: Metabolizable energy intake; MEIE: Efficiency of metabolizable energy intake.

4.3.2 消化道长度和重量的季节间比较

动物的体重和体长冬、夏两个季节之间有极其显著的差异 ($t=-4.771$, $df=18$, $P=0.001$; $t=-4.869$, $df=18$, $P<0.001$), 消化道各器官含内容物的总重季节间无显著差异 ($t=-0.492$, $df=18$, $P=0.068$), 而去除内容物后的总重冬季显著低于夏季 ($t=0.921$, $df=18$, $P=0.037$), 胴体鲜重和干重也都有显著差异 ($t=-4.926$, $df=18$, $P<0.001$; $t=-3.867$, $df=18$, $P=0.001$) (表 2)。

排除体重的影响后, 冬季消化道各器官的容积都大于夏季, 总的变化趋势为: 两者含内容物的重量没有显著差异, 而冬季去除内容物的重量要显著低于夏季, 这说明冬季时黑线姬鼠消化道的容积相对扩大, 可容纳更多食物。相比之下, 小肠和盲肠的相对容积更大一些。

小肠和盲肠的长度在不同季节间没有显著差异 ($P>0.05$), 冬季大肠的长度明显大于夏季 ($P=0.028$) (表 3)。

表 2 黑线姬鼠总消化道的季节变化

Table 2 Seasonal variations in total digestive tract morphology in *A. agrarius*

	冬季 (January)	夏季 (July)	P 值 (Significance)
样本量 (Sample size)	10	10	
体重 (g) (Body mass)	20.6±0.89	38.4±3.62	0.001
体长 (mm) (Body length)	91.6±1.71	107.4±4.68	0.005
含内容物重 (g) (Weight with contents)	3.20±0.122	3.58±0.252	0.068
去除内容物重 (g) (Weight without contents)	0.87±0.094	1.21±0.079	0.037
胴体鲜重 (g) (Wet mass)	14.77±0.630	27.17±2.435	<0.001
胴体干重 (g) (Dry carcass mass)	6.27±0.477	13.57±1.804	0.001
消化道/体重	15.53±0.162	9.32±0.317	0.021

表 3 黑线姬鼠消化道各器官的季节变化

Table 3 Seasonal variations in different organs of digestive tract morphology in *A. agrarius*

	冬季 (January)	夏季 (July)	P 值 (Significance)
胃 (Stomach)			
含内容物重 (g) (Weight with contents)	1.113±0.0258	1.056±0.0855	0.741
去除内容物重 (g) (Weight without contents)	0.261±0.0189	0.373±0.0422	0.032
小肠 (Small intestine)			
长度 (mm) (Length)	335.26±6.412	325.88±8.297	0.257
含内容物重 (g) (Weight with contents)	1.246±0.0566	1.276±0.1007	0.263
去除内容物重 (g) (Weight without contents)	0.505±0.0403	0.644±0.0285	0.004
盲肠 (Caecum)			
长度 (mm) (Length)	43.29±2.147	53.26±3.582	0.116
含内容物重 (g) (Weight with contents)	0.594±0.0342	0.676±0.0714	0.102
去除内容物重 (g) (Weight without contents)	0.126±0.0158	0.190±0.0157	0.006
大肠 (Large intestine)			
长度 (mm) (Length)	94.87±3.843	120.11±5.276	0.028
含内容物重 (g) (Weight with contents)	0.449±0.0337	0.540±0.0418	0.058
去除内容物重 (g) (Weight without contents)	0.165±0.0193	0.206±0.0180	0.044

4.3.3 体脂含量

冬季黑线姬鼠的体脂重量和体脂含量均显著低于夏季 (P=0.001), 两季节间动物的胴体干重也存在显著差异 (P<0.001) (表 4)。

表 4 黑线姬鼠体脂含量的季节变化

Table 4 Seasonal variations in percentage of body fat in *A. agrarius*

	冬季 Winter	夏季 Summer	P 值
胴体干重 Dry carcass mass(g)	6.27±0.477	13.54±1.804	0.001
体脂重量 Body fat mass(g)	1.37±0.104	5.07±0.983	0.001
体脂含量 Percentage of body fat(g)	21.88±0.579	36.20±2.005	<0.001

4.4 讨论

4.4.1 能量收支的季节性变化

随环境温度的下降,黑线姬鼠的活动加强,需要更多的能量,而能量只能来自摄取的食物,因此,在冬季面临低温条件时,黑线姬鼠每日摄入的干物质量和能量高于常温状态,此时消化能和消化率最大,同时可代谢能和可代谢能率也最大(表1)。在夏季高温条件下,黑线姬鼠活动减少(包括觅食),所需能量相应减少,其每日摄入的干物质量和能量低于常温状态。温度是一年四季的主要参照物,是外界环境变化的最可靠信息(包括季节变化和昼夜变化),也是动物辨别的主要信号之一^[55]。在自然环境条件下冬季食物并不充足,气候也较寒冷,因而动物需要贮存大量的能量以度过不良的环境^[21]。因此,冬季黑线姬鼠每日摄入的干物质和能量、消化能、可代谢能、消化率和可代谢能效率等均为最大(表1),而随粪便和尿液损失的能量占摄入能的比例也下降,以增加可代谢能。

在环境温度较低的冬季,动物为了维持高而恒定的体温需要消耗更多能量,此时能量摄入的增加对动物成功越冬具有至关重要的作用,它可以补偿其用于产热和自身维持等生理活动的能量消耗的增加,从而保持能量的相对平衡和体重的稳定^[21]。

动物的体重变化与其能量代谢状况密切相关。动物体重的维持和调节取决于能量摄入和能量消耗之间的平衡,摄入能减少、能量消耗增加、消化率降低、动物活动量增加和节律改变等因素均可导致体重下降^[63]。黑线姬鼠冬季体重降低的主要原因是能量消耗增加。虽然采用增加摄入能、提高消化率的策略能够弥补能量消耗的增加,但仍然无法维持体重的恒定。

摄入能(Energy intake, EI)对哺乳动物的存活、繁殖和分布具有重要的作用^[4, 22]。从长远意义上讲,动物的能量消耗必须与能量摄入保持平衡。自然选择也趋向于那些保证能量摄入和能量消耗平衡的生活史策略^[22]。当环境温度降低时,增加EI和动员体内脂肪的储存能够补偿用于体温调节所需能量的增加^[25]。黑线姬鼠冬季的摄入能增加(表1),从而也扩大了消化道的容积。

当食物周转速度加快,在体内停留时间缩短时,动物排出的粪便量增加,通常导致消化率的降低^[34]。虽然冬季黑线姬鼠的粪便量较多,但其消化率也很高(表1),说明此时动物对食物的利用效率增强。所以,黑线姬鼠在冬季采取加快食物周转速度、提高消化率和加大消化道容积的方式获得更多能量。

此外,在消化率不变的前提下,摄食量或EI的增加可导致消化道的容积扩大,在获得更多能量的同时,使BMR增加^[64]。而BMR的增加又引起能量消耗的增加,所以动物要在能量摄入与能量消耗之间保持平衡。

4.4.2 消化道长度和重量的季节性变化

在外界胁迫因子的影响下,小型哺乳动物消化道能发生相应的反应,调节其形态结构,这在动物适应能量消耗增加或食物质量降低等方面十分重要^[65]。消化道形态的调节主要有两个途径:一是消化道容积的改变,可能由消化道长度或管径的变化引起;二是消化道壁组织结构的变化,如微绒毛的增加等,这也能导致消化道组织重量的增加^[66]。

本实验中,由于冬季和夏季两组动物的体重具有显著性差异,体重的差异导致了黑线姬鼠消化道总体指标均具有显著差异(表 2)。此时,以器官的绝对重量作为比较依据,显然对很多问题无法解释,因此,消化道长度和重量季节间的比较应排除体长和体重的影响,所以采用相对体长、相对重量的标准来表示。结果显示:冬季黑线姬鼠消化道各器官的容积均大于夏季(表 3),同时消化率也有显著提高(表 1),这使黑线姬鼠可以在冬季获得更多的能量,以维持生存。在消化策略上,动物可能采取加大消化道容积或延长滞留时间,提高消化率或者加快食物周转速度等方法,以获取更多的能量^[34]。

许多实验室和野外的研究表明,消化道形态的改变在动物适应能量消耗增加或食物质量降低等方面具有重要意义^[24, 65]。动物消化道容积的增加,可使消化道内承载的内容物增多,减少巢外取食和低温暴露的机会^[60],增加非冬眠动物冬季存活的几率。比如,在食物质量下降的冬季,大仓鼠(*Cricetulus triton*)通过增加消化道的长度来吸收更多的营养物质,以维持正常的生命活动^[24]。

哺乳动物的消化道由胃、小肠、盲肠和大肠四个器官组成。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重、食物质量和温度条件相关,即体型较大、食物质量较低或环境温度较低条件下,小型哺乳动物的胃容量相对较大^[60, 67]。胃的形态与很多因素有关,如温度、食物质量和繁殖状态等^[68],胃的长度和重量增加可以满足繁殖季节动物对能量需求的增加^[69]。冬季的低温使黑线姬鼠所需的能量增加,摄食量也随之增加,因此黑线姬鼠必然通过增加胃的重量来适应能量的需求。

小肠是食物消化和营养吸收的主要场所,其变化反映了动物对能量的需求,随着能量需求增加(繁殖、低温等),小肠长度或重量增加。因此,相对较长的小肠可能意味着动物能量需求较高,比如低温环境和繁殖期啮齿动物的小肠长度要高于温暖和非繁殖季节^[65, 67]。摄食量增加可导致吸收组织,即肠粘膜重量的增加,而小肠重量的增加主要是由粘膜组织的增加产生的^[65]。本研究发现,黑线姬鼠小肠重量全年总的变化趋势是:冬季重于夏季,这与其能量需求的变化是相适应的。

盲肠是后肠发酵动物的主要发酵场所,盲肠容积增大,将延长消化物在消化

道内的滞留时间，从而提高对食物的消化效率^[60]。盲肠是纤维素的发酵部位，当食物质量下降（食物中纤维素含量高）时，盲肠长度或重量随之增加。

大肠的变化与水分和离子的重吸收需要增加有关^[69]。由于小肠和盲肠是营养物质主要的消化和吸收场所，其重量显示明显的季节性变化表明两者在增加能量摄入方面的作用更显著。黑线姬鼠大肠重量在冬季增加，使其能吸收更多的营养物质来满足冬季低温胁迫所需的能量。

本研究发现，黑线姬鼠消化道器官重量的变化比长度的变化更明显。消化道重量的增加可能是由于肠壁组织加厚等原因引起的，这种变化消耗的能量小于长度增加所消耗的能量。因此，当消化道重量的增加足以使动物摄入食物、能量需求的季节性变化时，不需要改变消化道器官的长度。

动物的基础代谢率随体重增加呈非线性下降，即相对单位体重较小的小型哺乳动物需要更多的能量。因此，野外小型哺乳动物在冬季主要取食纤维素含量低、营养物质含量高的食物（如种子等）来适应对能量的需求。高质量食物可在动物的胃和小肠内直接消化吸收，只有纤维素需要在盲肠内酵解^[60, 67]。因此对于体型较小的黑线姬鼠来说，具有较长的小肠和较短的盲肠是与其食性相一致的。

动物在低温胁迫下，能量需求增加，必然需要增加同化能量才能维持自身的能量平衡。由于摄食量增加，消化效率也可能随之改变。因此，能量需求与消化效率的增加两方面共同作用，可促进动物在消化道形态结构上进行一些有益的调节^[60]。黑线姬鼠在寒冷和食物短缺的冬季，主要通过增加消化道容积、提高消化率的策略增加冬季的能量摄入。

4.4.3 体脂含量的季节性变化

体脂含量是衡量动物身体状况的重要指标。Voltura 和 Wunder (1998) 认为，当食物资源缺乏时，动物可以动用体内的能量储存来抵抗外界环境条件的胁迫。许多研究也发现，在低温条件下，小型哺乳动物会动用体内的脂肪储存以弥补能量的消耗^[70]。

对长爪沙鼠 (*M. unguiculatus*) 的研究表明，尽管其体重在低温下没有显著的变化，但体脂含量显著下降^[11]，这说明在寒冷环境中长爪沙鼠会增加体内脂肪存积，作为能量来源的补充，以此来维持体重的恒定。以前的研究也表明，在低温胁迫下长爪沙鼠的体重基本维持稳定^[71]，而同域分布的布氏田鼠 (*L. brandtii*) 则在能量需求增加的繁殖期和低温胁迫下会降低体重，这说明此时布氏田鼠 (*L. brandtii*) 的能量消耗不足以维持体重的恒定，需要动用体内储存的脂肪^[34]，而其体脂含量也随之下降^[25]。黑线姬鼠冬季的体脂重量和体脂含量都显著低于其他季节（表 4），可以解释其冬季体重下降、能量摄入增加的原因。

第五章 冷驯化和脱冷驯化对黑线姬鼠 产热和能量代谢的影响

5.1 前言

在动物生存的环境因子中,光周期、温度、可利用食物数量和质量的變化等因素都影响动物的生存和物种的延续。小型哺乳动物在低温环境中存活,需要采取适合的策略和有效的产热机制^[72]。动物在其栖息生境中的生存能力及其对周围环境的适应策略主要表现为生理的适应,其中能量代谢是最基本的生理过程,产热同样具有重要的生态适应意义^[10]。温度的季节性变化是导致小型哺乳动物体重和产热随之出现季节性变化的重要环境因子^[17]。非冬眠小型哺乳动物面临可利用食物短缺的冬季时,通常会增加能量需求。

大量研究表明,实验室冷驯化可使小型哺乳动物的整体产热水平增加,而在脱冷驯化中则表现出相反的结果^[18, 25, 26, 46, 55]。不同物种冷驯化和脱冷驯化的模式差异,反映出物种适应环境变化所采取的策略不同。本研究旨在探讨小型哺乳动物黑线姬鼠对环境变化所采取的适应性策略。

5.2 材料与方法

5.2.1 实验动物

选取成体黑线姬鼠 12 只 (6♂, 6♀), 在 $23\pm 1^{\circ}\text{C}$ 的恒温房中饲养 2 周后, 立即转入低温房 ($5\pm 1^{\circ}\text{C}$) 中冷暴露 5 周, 随后又转回恒温房 ($23\pm 1^{\circ}\text{C}$) 中饲养, 脱冷驯化时间为 2 周, 光照 12L:12D。在冷驯化第 2 周时, 有 2 只动物死亡, 第 3、4 周各有 1 只动物死亡。清除动物死亡之前的实验数据, 不录入结果统计中。实验于 2006 年 4 月-2006 年 6 月之间进行。

5.2.2 测定方法

测定动物在不同驯化时间下的体温、体重、BMR、NST 和能量摄入各指标。
(详见第二章)

5.2.3 统计方法

数据经过正态分布和方差齐性检验, 符合参数检验条件。采用重复测量的方差分析 (Repeated measures ANOVA) 检验同一个体在不同驯化时间下测定的所有指标之间的差异。

5.3 结果

5.3.1 体温的变化

体温在冷驯化初始过程中呈上升趋势，但并没有显著差异 ($P>0.05$)；冷驯化第4周时的体温增加达到显著水平 ($37.7\pm 0.26^{\circ}\text{C}$, $P=0.023$)，随后体温逐渐升高；体温在脱冷驯化过程中依然呈现上升趋势，第2周达到最高值 ($38.2\pm 0.23^{\circ}\text{C}$, $P=0.003$)，是初始体温的105% (图21)。

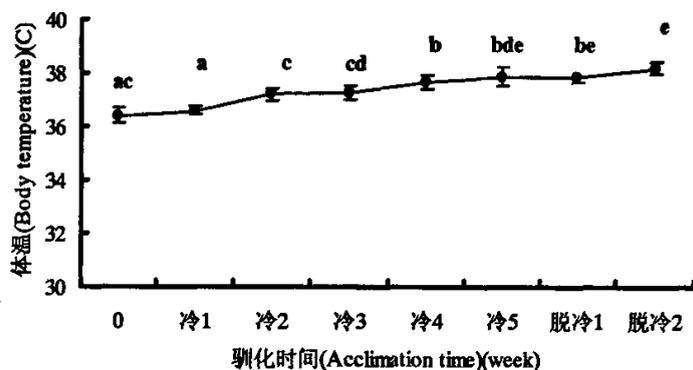


图 21 冷驯化和脱冷驯化对黑线姬鼠体温的影响

Fig.21 Body temperature during cold acclimation and de-cold acclimation in *A. agrarius*

5.3.2 体重的变化

黑线姬鼠的体重在冷驯化过程中有下降趋势，第1周便达到显著水平 ($26.7\pm 1.34\text{g}$, $P=0.037$)；随后维持在相似的水平，但与初始体重已没有显著差异 ($P>0.05$)；脱冷驯化后，体重增加，第1周接近初始体重，与冷驯化时体重无差异 ($P>0.05$)，第2周时为初始体重的101%，比冷驯化第5周显著增加 ($28.3\pm 1.49\text{g}$, $P=0.035$) (图22)。

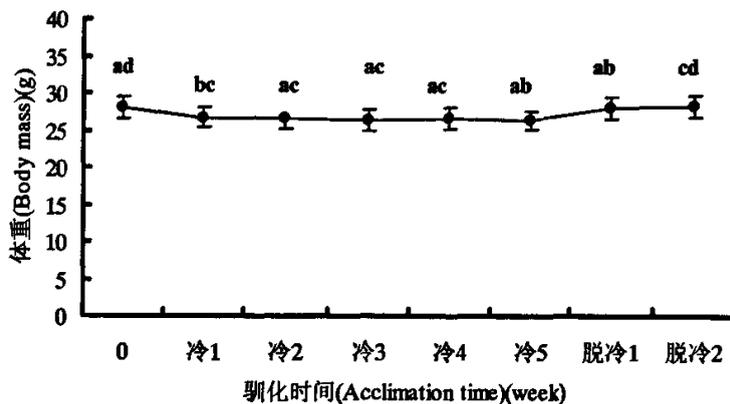


图 22 冷驯化和脱冷驯化对黑线姬鼠体重的影响

Fig.22 Body mass during cold acclimation and de-cold acclimation in *A. agrarius*

5.3.3 BMR 的变化

BMR 在冷驯化初始过程中增加缓慢, 没有显著差异 ($P>0.05$); 随冷驯化时间增加, BMR 逐渐升高, 在冷驯化第 5 周达到显著水平 ($2.48 \pm 0.158 \text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $P=0.025$), 此时的 BMR 为初始水平的 125%; 在脱冷驯化过程中 BMR 逐渐降低, 第 1 周就可达到初始水平 ($2.20 \pm 0.246 \text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $P=0.538$) (图 23)。

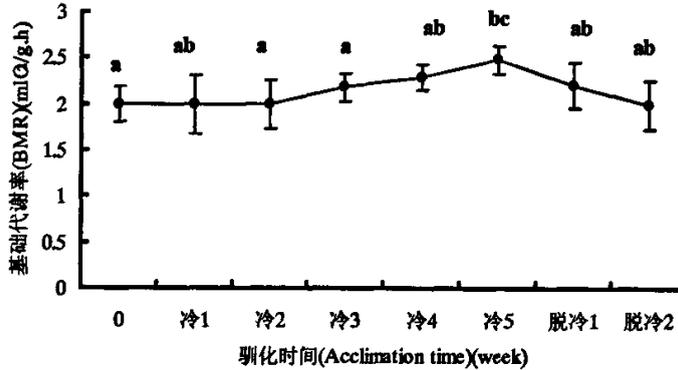


图 23 冷驯化和脱冷驯化对黑线姬鼠 BMR 的影响

Fig.23 BMR during cold acclimation and de-cold acclimation in *A. agrarius*

5.3.4 NST 的变化

NST 随冷驯化时间的延长而增加, 第 2 周达到显著水平 ($6.01 \pm 0.364 \text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $P=0.037$); 随后继续增加, 第 5 周达到最高值 ($6.47 \pm 0.398 \text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $P=0.028$), 此时的 NST 为初始水平的 138%; 脱冷驯化时, NST 迅速下降, 第 1 周即可达到初始水平 ($5.73 \pm 0.182 \text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $P=0.095$) (图 24)。

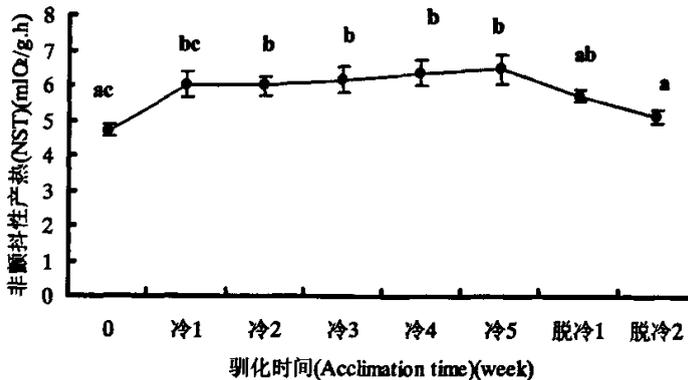


图 24 冷驯化和脱冷驯化对黑线姬鼠 NST 的影响

Fig.24 NST during cold acclimation and de-cold acclimation in *A. agrarius*

5.3.5 能量学指标的变化

黑线姬鼠每日摄入的干物质量 (DMI)、摄入能 (EI)、消化能 (DE) 和可代谢能 (MEI) 都随冷驯化时间的延长而逐渐增加, 在冷驯化第 1 周时均达到显著差异 ($P < 0.05$); 冷驯化第 3 周分别达到最大值 (DMI=6.43±0.492g, $P=0.018$; EI=85.28±7.980Kj/d, $P=0.008$; DE=76.00±7.482Kj/d, $P=0.011$; MEI=74.88±7.336Kj/d, $P=0.009$); 冷驯化第 4 周时, 各能量指标稍有下降 (DMI=6.17±0.274g, $P=0.026$; EI=82.56±2.623Kj/d, $P=0.031$; DE=72.35±2.178Kj/d, $P=0.036$; MEI=71.90±2.139Kj/d, $P=0.034$); 到冷驯化第 5 周时, 各指标与第 4 周保持相同的水平; 脱冷驯化第 1 周就达到了初始水平 (DMI=3.85±0.408g, $P=0.375$; EI=64.79±5.102Kj/d, $P=0.107$; DE=51.27±4.017Kj/d, $P=0.241$; MEI=50.34±4.035Kj/d, $P=0.267$)。

消化率和可代谢能效率在冷驯化第 1 周时有所下降 ($P < 0.05$), 从冷驯化第 3 周开始又恢复到初始水平 ($P > 0.05$), 脱冷驯化过程中始终维持在初始水平 ($P > 0.05$) (表 5)。

表 5 冷驯化和脱冷驯化对黑线姬鼠的能量影响

初始	Table 5 Effects on energy in during cold acclimation and de-cold acclimation <i>A. agrarius</i>												
	冷驯化时间 (周/week)					脱冷驯化时间 (周/week)							
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5			
每日摄食量 DMI(g/d)	3.88 ± 0.321 ^a	4.60 ± 0.325 ^b	6.43 ± 0.492 ^c	6.17 ± 0.274 ^{bc}	5.98 ± 0.327 ^{bc}	3.85 ± 0.408 ^a	3.59 ± 0.369 ^a						
每日粪便量 FW(g/d)	0.86 ± 0.006 ^a	1.12 ± 0.014 ^b	1.26 ± 0.018 ^c	1.21 ± 0.009 ^b	1.18 ± 0.010 ^b	0.85 ± 0.005 ^a	0.78 ± 0.008 ^a						
摄入能 EI(kj/d)	63.52 ± 5.225 ^a	74.34 ± 5.132 ^b	85.28 ± 7.980 ^c	82.56 ± 2.623 ^d	79.83 ± 3.416 ^{bd}	64.79 ± 5.102 ^a	62.36 ± 2.638 ^a						
(kj/g ^{0.67} ·d)	2.20 ± 0.161 ^a	2.68 ± 0.143 ^b	3.64 ± 0.293 ^d	3.39 ± 0.168 ^d	3.18 ± 0.159 ^c	2.24 ± 0.185 ^a	2.19 ± 0.139 ^a						
粪便能 FE(kj/d)	15.76 ± 0.875 ^a	14.37 ± 0.208 ^b	13.79 ± 0.258 ^c	13.97 ± 0.260 ^{bc}	14.18 ± 0.318 ^b	15.68 ± 0.526 ^a	15.84 ± 0.421 ^a						
(kj/g ^{0.67} ·d)	0.51 ± 0.112 ^a	0.48 ± 0.146 ^b	0.40 ± 0.325 ^c	0.45 ± 0.311 ^b	0.47 ± 0.104 ^b	0.50 ± 0.147 ^a	0.52 ± 0.192 ^a						
消化能 DE(kj/d)	50.99 ± 4.437 ^a	56.03 ± 4.651 ^{bc}	76.00 ± 7.482 ^d	72.35 ± 2.178 ^c	70.84 ± 3.297 ^c	51.27 ± 4.017 ^a	50.29 ± 2.34 ^a						
(kj/g ^{0.67} ·d)	1.82 ± 0.189 ^a	2.09 ± 0.131 ^{bc}	2.91 ± 0.285 ^d	2.68 ± 0.136 ^c	2.61 ± 0.239 ^c	1.90 ± 0.126 ^a	1.81 ± 0.311 ^a						
可代谢能 MEI(kj/d)	49.97 ± 4.356 ^a	55.85 ± 4.560 ^b	74.88 ± 7.336 ^d	71.90 ± 2.139 ^c	69.85 ± 3.208 ^c	50.34 ± 4.035 ^a	49.48 ± 2.812 ^a						
(kj/g ^{0.67} ·d)	1.73 ± 0.142 ^a	1.99 ± 0.134 ^b	2.91 ± 0.283 ^d	2.52 ± 0.137 ^c	2.45 ± 0.226 ^c	1.79 ± 0.326 ^a	1.70 ± 0.147 ^a						
消化率	0.80 ± 0.028 ^a	0.78 ± 0.016 ^b	0.81 ± 0.022 ^a	0.79 ± 0.015 ^{ab}	0.79 ± 0.026 ^{ab}	0.80 ± 0.021 ^a	0.81 ± 0.013 ^a						
Digestibility(%)	0.79 ± 0.028 ^a	0.76 ± 0.016 ^b	0.79 ± 0.022 ^a	0.77 ± 0.015 ^{ab}	0.77 ± 0.026 ^{ab}	0.78 ± 0.021 ^a	0.79 ± 0.013 ^a						
可代谢能效率													
MEIE(%)													

5.4 讨论

作为影响动物生存和繁殖的主要环境因子,低温对动物体内的许多生理指标均有显著影响。大量研究表明,冷驯化可使小型哺乳动物的整体产热水平增加,而在脱冷驯化中则表现出相反的结果^[18, 25, 26, 46, 55]。但栖居于不同生境的动物,对低温的反应程度不同,从而导致了产热程度的差异^[10]。

5.4.1 体温的适应性变化

在冷驯化和脱冷驯化整个过程中,黑线姬鼠的体温基本随驯化时间的延长而升高(图 21)。脱冷驯化过程中体温的升高可能是由于环境温度升高所致,因为整个驯化实验历时 2 个月,实验结束时已经是 6 月份了。而在炎热的夏季,小型哺乳动物通常会将体温升高,因为适当的维持高体温可以增加体温与环境温度之间的差距,有利于小型哺乳动物的散热^[39]。排除外界自然环境对动物的内源影响,黑线姬鼠在冷驯化和脱冷驯化过程中,基本能够维持体温的恒定。

对高原鼠兔(*O. curzoniae*)冷驯化和脱冷驯化的实验表明,其体温在实验过程中始终保持不变^[26],这是因为高原鼠兔(*O. curzoniae*)长期生活在低温条件下,其体温调节能力很强所致。布氏田鼠(*L. brandtii*)在急性冷暴露条件下(冷暴露 1 天)体温迅速降低,随后又恢复到正常水平,长期冷暴露下,其体温没有显著差异^[25],在低温条件下,为保存能量而被迫降低体温,而在 1 天之内体温就恢复到正常水平,这说明布氏田鼠(*L. brandtii*)适应低温环境的能力非常强。本实验没有测定急性冷暴露的指标,所以没有体现出黑线姬鼠的体温变化情况。

5.4.2 体重的适应性变化

黑线姬鼠的体重在冷驯化过程中一直维持在较低的水平。冷驯化 1 周后就达到显著差异($P=0.037$);随后在冷驯化过程中维持在相似的水平,但与初始体重已没有显著差异($P>0.05$);脱冷驯化后,体重增加,与初始体重仍无显著差异($P>0.05$)。说明在急性冷驯化(冷驯化第 1 周)条件下,黑线姬鼠的体重发生显著变化,说明它还不能维持体重的恒定;经过 5 周的长期冷驯化后,黑线姬鼠逐渐能够适应相同强度的低温环境,并将体重维持在恒定的水平;在脱冷驯化中也能够很好的适应环境温度的波动,体重但始终维持在初始体重的水平,此时其体重的增加补偿了冷驯化使其体内脂肪储存的下降^[25]。这说明与高温环境相比,低温对黑线姬鼠的影响更大。本实验结果否定了李庆芬等(1994)认为低温时只要食物营养充分,动物的体重就不会下降的观点。体重维持恒定在对高原鼠兔(*O. curzoniae*)、布氏田鼠(*L. brandtii*)和长爪沙鼠(*M. unguiculatus*)的实验室驯化中也有所体现^[11, 26, 73]。

5.4.3 产热能力的适应性变化

在冷驯化过程中,黑线姬鼠的 BMR 增加相对较慢,增加幅度较低,第 5 周才达到显著水平 ($P=0.025$),此时的 BMR 为初始水平的 125%;而在脱冷驯化中,黑线姬鼠的 BMR 下降较快,第 1 周就达到了初始水平 ($P=0.538$)。很多小型哺乳动物在冷驯化条件下, BMR 都有显著增加,前人对很多野生动物的研究表明,在冷驯化下 BMR 也会逐渐增加,而且还发现 BMR 增加的幅度与冷暴露温度和时间呈正相关。比如根田鼠(*M. oeconomus*)^[74]、长爪沙鼠(*M. unguiculatus*)^[21]和黑线毛足鼠(*P. sungorus*)^[14]等。

NST 在冷驯化过程中增加速率较高,增加幅度较大,第 2 周达到显著水平 ($P=0.037$),第 5 周达到最高值 ($P=0.028$),此时的 NST 为初始水平的 131%;脱冷驯化时, NST 迅速下降,第 1 周即可达到初始水平 ($P=0.095$),降低了 38%。冷暴露 5 周后,黑线姬鼠 BMR 提高 24.6%, NST 提高 37.7%,表明慢性冷暴露下的适应性产热中, NST 对黑线姬鼠的作用大于 BMR。在受到环境温度的影响时,黑线姬鼠通过调节产热能力(以调节 NST 为主)来适应环境变化。这与布氏田鼠(*L. brandtii*)^[73]、北短尾鼯鼠(*B. breviccude*)^[9]、根田鼠(*M. oeconomus*)和高原鼠兔(*O. curzoniae*)^[19-20]在低温环境中主要依靠增加 NST 来抗寒的方式相似。

Heldmaier 等(1989)认为, NST 高对动物成功越冬有利,因为生活在高纬度地区的非冬眠小型哺乳动物,冬季觅食活动频繁,寒冷的刺激使交感神经系统(Sympathy nerve system, SNS)兴奋,去甲肾上腺素(NE)分泌随之增加,导致 NST 增加,进而增强了动物对寒冷的耐受性。同时,黑线姬鼠在低温环境中的散热能力增加,要维持高而恒定的体温,就必须以增加产热能力、增加摄食量和消耗体内脂肪等适应策略来实现,相应的表现为提高 BMR 和 NST。在脱冷驯化中,动物预先已经适应了冷环境,除了产热能力增加外,隔热能力(如皮毛厚度、皮下脂肪等)也充分完善起来,因此,当动物突然由冷环境转入温暖环境时,隔热能力的减退较慢,相应大幅度减少组织的产热,以更快、更好地适应环境温度的变化^[26]。

此外,黑线姬鼠在冷驯化过程中, NST 是常温条件下的 138%,这与高原鼠兔(*O. curzoniae*)^[26]冷驯化时的 NST 提高的水平相近,而低于褐家鼠(*R. norvegicus*)^[10]、小家鼠(*Mus musculus*)^[58]和布氏田鼠(*L. brandtii*)^[73]等动物冷驯化时的 NST 提高的水平,这并不意味着黑线姬鼠诱导 NST 的能力差,可能跟不同物种之间食性、行为等的差异以及其分布地区的气候环境和地理位置差异有关。

5.4.4 能量学指标的适应性变化

黑线姬鼠每日摄入干物质量、摄入能、消化能和可代谢能随冷驯化时间的延长而增加,在脱冷驯化时减少。表明黑线姬鼠的个体代谢水平受环境温度的影响较大,而体温却基本维持恒定,反映出中纬度小哺乳动物在温度驯化中不仅需要调整产热能力来适应其外界环境,而且还伴随着能量摄入的增加和体重的下降。

动物对能量的摄入、处理及分配的速率和效率是影响动物存活的重要因子。在较长的时间内,动物的能量消耗必须与能量摄入保持平衡。自然选择会趋向于那些保证能量摄入和能量消耗平衡的生活史策略^[22]。能量摄入、能量消耗和消化效率的改变均可引起体重的变化,动物体重的稳定取决于其体内能量摄入和能量消耗的相对平衡。冷驯化条件下黑线姬鼠的摄入能显著增加,在对长爪沙鼠的实验研究中也发现了同样的结果^[11]。在冷驯化条件下,随着黑线姬鼠摄入能的增加,其BMR和NST也显著升高,这说明在低温条件下,黑线姬鼠的能量摄入和产热能力均增加。能量摄入的增加可以补偿其用于产热和自身维持等生理活动的能量消耗的增加,从而保持能量的相对平衡和体重的稳定。

黑线姬鼠在冷驯化第1周时消化率和可代谢能效率降低,而此时,其摄入干物质量、摄入能、消化能和可代谢能均有所增加,这说明黑线姬鼠在急性冷暴露下对食物的利用效率降低,使食物在消化道内停留的时间变短,从而加快食物周转速度,虽然摄入体内的能量很多,但利用能量的效率却下降了。在冷驯化第3周时,黑线姬鼠已经适应了低温环境,于是消化率和可代谢能效率又恢复到正常水平。

结 论

本研究以东北地区的黑线姬鼠为研究对象,主要探讨其在季节驯化和实验室冷驯化、脱冷驯化条件下产热能力和能量代谢的变化特征和模式。

在动物生存的环境因子中,温度、光周期、食物资源(可利用食物数量和质量)等的季节性变化能够引起许多动物生理和行为的变化,并影响动物的生存和物种的延续。低温作为影响动物生存和繁殖的主要环境因子,对动物体内的许多生理指标均有显著影响。动物为了在季节性变化的环境中存活,必须从形态、生理和行为等方面进行适应性调节。其中产热能力和能量代谢是最基本的生理过程,具有重要的生态适应意义。

季节驯化的结果显示:东北地区黑线姬鼠的 BMR 偏低(是预期值的 82.3%),这与 Liu et al. (2004) 对黑龙江地区该物种的研究结果不同(是预期值的 128%)。已有研究表明, BMR 低有利于动物保存更多能量,并可延长动物的寿命,对其存活具有重要意义。随着环境温度的降低,黑线姬鼠的能量消耗不足以维持其体重的恒定,动用了体内的脂肪,而使体重降低,以减少能量消耗和对能量的需求。此外,黑线姬鼠 NST 常年维持在较高水平,热传导值也略高于期望值。

黑线姬鼠的产热能力存在显著的季节性差异。当环境温度下降时,黑线姬鼠的体重和体温会适当降低,减少了能量消耗和绝对能量需求,有利于能量的贮存;增加产热能力,即增加 BMR 和 NST(以 NST 增加为主),以维持体温的相对恒定;BAT 相对重量增加,以提高产热能力;皮毛隔热能力,即热传导的调节作用在季节性驯化条件下的作用不显著。

环境温度的降低使黑线姬鼠的生存代价增大,能量消耗随之增加。此时黑线姬鼠采取增加能量摄入的策略来弥补能量消耗的增加。于是在寒冷的冬季,黑线姬鼠的摄入能、消化能和可代谢能均增加,同时消化率和可代谢能效率的增加提高了动物对食物的利用效率。此外,消化道容积的扩大有利于动物取食更多食物,增加能量摄入。体脂含量降低可减少体内脂肪的储存,使动物的体重降低。黑线姬鼠在冬季主要采取摄入能增加、消化能增加、体脂含量降低的策略以摄入更多能量,减少能量消耗,从而提高存活率。

实验室冷驯化和脱冷驯化实验的结果显示:在整个实验过程中,黑线姬鼠的体温基本保持不变,表明其体温调节能力较强。在冷驯化过程时,体重第1周(急性冷暴露)显著降低,第2周就恢复到初始水平,仅需2周时间就能适应5℃的低温环境,说明黑线姬鼠的体重调节能力也很强。同时, BMR、NST、摄入干物质质量、摄入能、消化能、可代谢能、消化率和可代谢能效率在冷驯化过程中都有不同程度的升高,而在脱冷驯化中,各指标又都恢复到初始水平。

第六章 文献综述

哺乳动物适应环境变化的能量代谢和体温调节

哺乳动物的能量代谢特征对决定物种的分布和丰富度等具有十分重要的制约作用^[3, 4, 35]。某一地区某种哺乳动物的代谢水平反映了该物种对环境独特的适应机制^[5, 6, 8]。

6.1 环境的季节性变化

外界自然环境存在着季节性变化,哺乳动物必须适应高温、低温和干旱等自然现象,它们以不同的形态结构、生活习性等表现出对其所处的生存环境的适应能力。自然环境的变化包括温度、光照和食物资源(可利用食物数量和质量)等因素的改变^[75],冬季食物数量减少和质量下降对植食性哺乳动物来说是个重要的能量挑战。环境的季节性变化能够塑造哺乳动物的生理生态学方面的适应性特征。此外,哺乳动物在季节性变化的自然环境中调节产热能力,以维持高而恒定的体温,表现出产热能力和体温调节对其存活和分布的重要作用^[76]。全球每个地理分布区域都生活着种类繁多的哺乳动物,有的可以耐受赤道的炎热,有的可以耐受极地的寒冷,有的可以耐受高原的低氧,有的能够耐受沙漠的干旱,它们通过改变不同的行为和生理反应来适应环境的变化。比如,低纬度地区的哺乳动物避免在白天高温时觅食,或通过增加呼吸频率来增加蒸发失水进行散热^[77];干旱地区的动物形成高浓度尿和含水量很少的粪便以防止体内水分的蒸发^[38]等等。

小型哺乳动物适应环境的方式多种多样,其代谢产热特征和体温调节与其能量利用、分配、生活史对策及其进化途径等方面密切相关,反映了小型哺乳动物对环境的适应模式和生理能力,也体现出生物多样性与环境之间相适应的关系^[7]。

6.2 环境变化对哺乳动物的影响

环境温度、光周期、食物资源(可利用食物数量和质量)的变化能够引起许多动物生理和行为的季节性变化,而动物形态、生理和行为的适当调节,可以保证它们在季节性变化的环境中存活^[9]。

6.2.1 环境温度对哺乳动物的影响

环境温度的变化包括不同地域、不同季节和不同驯化环境三个方面^[78]。实验研究表明,低温是导致哺乳动物产热变化的有效刺激,是使动物出现季节性产热适应的环境条件^[14]。

6.2.1.1 环境温度对哺乳动物基础代谢率的影响

BMR 是基础产热指标,是恒温动物维持正常生理机制的最小产热速率,是

环境温度处于热中性区,动物在静止和后吸收状态下维持身体各项基本功能所需的最小能量值^[35]。BMR 作为动物能量消耗的重要参数,与生物体的许多生活史特征、生态特征和行为特征密切相关。影响哺乳动物 BMR 的因素很多,如体型、食性、气候、活动和发展史,气候条件是影响动物 BMR 的最重要因素之一^[48]。如今, BMR 已成为能量代谢水平的重要参数,能反映不同物种不同个体的能量消耗水平。

动物的代谢水平还具有适应性。在不同的区域、不同的季节环境中,不同的物种为了生存会采取不同的策略调节其生理因素。不同的物种在相似的环境条件下,也可能表现出相似的生理适应(适应性趋同);同样,相同的物种,在不同的分布区,经受不同的环境压力,也可能表现出不同的生理适应方式(适应性趋异)^[2]。比如食虫类、田鼠类和兔类等都具有较高水平的 BMR,而沙漠种类和营地下生活种类的 BMR 水平则较低^[35]。一般来说,沙漠小型哺乳动物的 BMR 比湿润生境小型哺乳动物的 BMR 低,较低的 BMR 可以降低能量需求和减少蒸发失水^[56]。生活在高原或低纬度寒冷地区的大多数哺乳动物具有较高的 BMR^[45-79],如高原鼠兔(*O. curzoniae*)、根田鼠(*M. oeconomus*)^[74]和拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)^[80]。干旱沙漠地区的哺乳动物和营地下生活种类的 BMR 较低^[8],如长爪沙鼠(*M. unguiculatus*)和布氏田鼠(*L. brandtii*)^[17, 21]。多数非冬眠小型哺乳动物冬季 BMR 高于夏季,如美洲飞鼠(*Glaucomys volans*)等;也有一些小型哺乳动物冬季 BMR 要低于夏季,如褐家鼠(*Rattus norvegicus*)、社鼠(*R. niviventer*)^[81]和黄毛鼠(*R. losea*)^[82]等。因此对于动物代谢水平的研究,有利于对动物的生活史、生理学及进化等许多重要方面的理解^[2]。

6.2.1.2 环境温度对哺乳动物非颤抖性产热的影响

非冬眠小型哺乳动物除了增加BMR来抵抗寒冷外,另一个重要的生理策略是提高产热能力,尤其是褐色脂肪组织(BAT)的非颤抖性产热(NST)^[10, 15, 74, 83]。NST是指不包括肌肉收缩而释放化学能量的调节性产热^[44],是小型哺乳动物在低温环境下增加产热的有效途径,也是小型哺乳动物适应寒冷季节的有效而经济的产热方式^[17, 21]。对几种小型哺乳动物NST的季节性变化的研究表明,NST是动物低温驯化时的主要产热来源^[15, 44]。NST的研究对了解小型哺乳动物在低温环境中生存的热能调节具有重要的意义^[19]。在小型哺乳动物中,适应性产热的主要器官是褐色脂肪组织(Brown adipose tissue, BAT)。BAT是一类特殊的脂肪组织,具有高密度线粒体,氧化速率高,产热能力强^[36]。因此,BAT在动物体内的数量决定NST能力的高低^[75],对产热的贡献很大^[10-11]。

对于温带地区的非冬眠小型哺乳动物来说,维持恒定的体温是一个非常重要而又耗能很大的过程。大型哺乳动物主要通过增加食物摄入和肌肉颤抖来增加产

热,小型哺乳动物由于体型较小,其体表面积与体积的比率相对较高,散热较快,代谢水平较高,因此需要更多的能量供应和较强的产热能力用以维持体温的恒定^[21]。温带地区的小型哺乳动物在严寒的冬季往往面临许多环境因子的胁迫,主要包括低温导致的能量消耗的增加,以及可利用食物数量和质量的下降。对于非冬眠的小型哺乳动物来说,在寒冷季节食物和温度选择压力增大的情况下,良好的热能调节是决定个体存活的关键因素。具有较高的NST调节能力可部分缓解体温调节过程中对能量的要求,减轻动物为获取高质量食物所带来的一系列生存压力,并能够使动物在低温环境中快速升高体温^[53]。因此,NST对小型哺乳动物在寒冷季节维持恒定体温是很重要的。许多小型哺乳动物在低温暴露时显示出NST的增加,而NST能力增加的同时,也增强了动物对低温限度的耐受力和抵抗力。

产热能力存在季节性变化,一般非冬眠哺乳动物冬季的BMR比夏季要高。已研究的物种包括黑线毛足鼠(*P. sungorus*)、长爪沙鼠(*M. unguiculatus*)^[21]、布氏田鼠(*L. brandtii*)^[17]、草原田鼠(*M. pennsylvanicus*)等。但高原鼠兔(*O. curzoniae*)和根田鼠(*M. oeconomus*)冬季BMR有下降的趋势^[19],表现出对青藏高原独特气候环境的适应特点。

哺乳动物在实验室内冷驯化下也可导致其代谢水平升高。布氏田鼠(*L. brandtii*)和高原鼠兔(*O. curzoniae*)对冷驯化的适应性产热的实验表明,随着冷暴露时间的延长,动物的体温和体重与对照组没有明显改变,但BMR和NST随冷暴露时间的延长而不断增加^[26, 73]。

解偶联蛋白(uncoupling protein, UCP)是动物体内具有解偶联作用的一类蛋白。其中UCP1是仅分布于BAT中的一种对小型哺乳动物产热起重要作用的标志性蛋白。UCP1分布于BAT细胞线粒体内膜上,是NST个体水平适应性变化的分子基础^[12, 20],它通过解偶联作用降低膜内外的质子动力势,并以产热的形式损耗。

除了UCP1,肝脏、肌肉和甲状腺激素都影响小型哺乳动物的适应性产热。动物在静止状态下,56%的热量来自于内脏器官,而肝脏在总代谢中占20-30%,因此肝脏是重要的产热器官)。一般而言,代谢活性器官的重量越大,动物的BMR就越大^[35]。肌肉组织也具有产热能力,动物产热能力的适应性变化对运动和体温调节起到重要作用。骨骼肌的重量接近动物体重的40%,是冷暴露下动物通过BMR、颤抖性产热(ST)和NST提高产热能力的主要部位。甲状腺激素是影响哺乳动物BMR的重要内分泌激素,并在调节BMR中起着重要的作用^[26]。柳劲松等(1995)对高原鼠兔(*O. curzoniae*)脱冷驯化过程中产热能力的研究表明:通过甲状腺激素的改变,可降低高原鼠兔(*O. curzoniae*)的BMR;同时,

甲状腺激素也是调节动物代谢产热和季节驯化的主要内分泌激素^[26]，能刺激 BMR 和 NST 增加，主要通过 BAT 产热刺激来维持体温的恒定^[12]。

6.2.2 光周期对哺乳动物的影响

除了温度，光周期也是季节性驯化的有效环境因子，同时也是影响小型哺乳动物适应性产热改变的环境信号^[14]。哺乳动物的体重、BMR、NST 和能量平衡等许多生理指标均受到光周期的影响^[17]。

光周期在调节动物的生理和行为上起到重要作用，前人的研究发现，光周期也参与体温调节的季节性控制，改变光周期是使季节性驯化下哺乳动物的体温调节机制发生变化的重要途径^[14]。不同的物种对光周期长度的改变会有不同的反应，比如在短光照条件下，黑线毛足鼠 (*P. sungorus*) 和布氏田鼠 (*L. brandtii*)^[84] 的体重均下降，而环颈旅鼠 (*D. groenlandicus*) 则体重增加^[27]。最近对根田鼠 (*M. oeconomus*) 的研究表明，短光照驯化下体重的降低主要是由体脂含量下降所引起的^[20]。

研究表明：仅光周期作用就能影响哺乳动物的 BMR、NST 和 BAT 重量，以及 UCP1 含量及其 mRNA 表达，比如对布氏田鼠 (*L. brandtii*)^[84] 和非洲刺毛鼠 (*A. cahirinus*)^[83] 的研究表明，产热功能可在光周期的单独刺激下改变。冬季 NST 变化的 55% 源自光周期的改变^[14]。

在环境温度不变时，短光照主要通过增加 BAT 的重量，使 BAT 的产热能力增强，从而维持较长时间的高体温^[83-84]。BAT 中 UCP1 含量的显著提高与 NST 呈正相关，进而说明，UCP1 是 NST 在个体水平上的分子基础^[12, 20]。将哺乳动物暴露于短光照下，可以模拟在低温下的反应，使其产热能力增加^[21, 85]。实验证明，短光照能使沙漠物种的体重、摄食量和能量消耗增加^[39]，并且提高一些小型哺乳动物 UCP1 含量及其 mRNA 表达^[20]，比如布氏田鼠 (*L. brandtii*)^[84]、非洲刺毛鼠 (*A. cahirinus*)^[83] 和长爪沙鼠 (*M. unguiculatus*)^[21]。

6.2.3 食物资源对动物的影响

在自然环境中，影响哺乳动物生存的环境因素还有食物资源的作用，各种社会信号，以及光周期、温度等物理环境，其中食物资源的作用是最重要的因子，它从根本上决定着动物的生存^[86]。食物资源是动物机体所有活动的能量来源，其质量和分布的时空动态就决定了动物的几乎所有适应行为。从栖息地的选择、食物谱的构成到消化器官形态对不同质量食物的反应，都随食物来源发生变化，小型哺乳动物会采取一系列的生理性调节以适应食物资源匮乏等环境胁迫。

食物资源包括食物质量和数量两个方面。食物限制 (food restriction) 指动物可获得食物数量的减少。能量代谢与需求在很大程度上限制着动物的生存。在限食条件下，动物的能量消耗降低，能量需求减少，糖类、蛋白质和脂肪等物质的

代谢过程及相应的酶活性改变,细胞免疫功能降低,神经内分泌及基因表达发生变化^[87]。

此外,食物中各成分的含量也影响动物对能量的需求。比如,一种酚类水解后的常见物质——单宁酸,其作用是:可提高动物的代谢水平,并降低其摄入能和消化能^[88]。因为单宁酸可以与食物中的蛋白和纤维水平发生交互作用,从而影响动物的消化功能,影响其能量代谢和体温调节,以及对能量的获取效率^[89]。Thomas等(1988)提出,植物次生代谢物质造成能量消耗增加,主要有两种可能:一是动物对次生代谢物质的解毒过程,二是次生代谢物质引起的有机体损伤的修复过程。Iason和Palo(1991)指出,能量消耗的增加不是由解毒过程引起的,而可能是源于其解偶联的氧化磷酸化作用。陈竞峰等(2005)也证实了这一点。

6.3 哺乳动物适应季节性环境变化的策略

哺乳动物为适应季节性环境变化所采取的适应性策略是生理生态学研究的核心问题,对环境的适应程度制约哺乳动物的地理分布和生存能力。在季节性变化的自然环境中,哺乳动物会采取一系列策略来适应环境的季节性变化,这些策略通常分为逃避策略和抵抗策略^[16]。

6.3.1 逃避策略

哺乳动物逃避环境变化的策略主要包括:改变皮毛的厚度、聚群行为和冬眠等^[16],这些策略都能够使动物在寒冷的冬季减少能量消耗,节约更多能量,以增加越冬存活率^[16, 90]。

6.3.1.1 皮毛的厚度

皮毛是哺乳动物的基本结构特征,起到保护动物体和隔热的作用^[91],对哺乳动物的生存和能量平衡具有重要的调节和适应性作用^[92]。哺乳动物皮毛的厚度直接影响其隔热能力,隔热能力主要与热传导(Thermal conductance)相关。热传导是反映动物体型大小和表面积特点的指标^[40]。陆栖哺乳动物大多数情况下,皮毛的隔热能力能够保存体内热量,维持恒定的体温^[91]。通常哺乳动物的皮毛越厚,其隔热能力越强,热量的散失就越少^[92]。在环境温度较低的冬季,哺乳动物适应低温环境的策略是,增加皮毛厚度,从而增强自身的隔热能力,使热传导值降低;皮毛厚度的增加减少了身体热量向外界的散失,进而减少能量消耗,而更易于维持体温的恒定。此外,小型哺乳动物的皮毛对维持体内热量稳恒具有重要意义^[91]。但小型哺乳动物的体型较小,皮毛过厚会降低它们的运动灵活性^[53],因此,增加皮毛厚度并不是适应冬季低温的最佳策略。

6.3.1.2 聚群行为

动物的行为是影响热传导的一个重要因素,社会性较强的啮齿动物在冬季或寒冷条件下共同筑巢,聚群可以增强动物皮毛的隔热性能,降低其本身的维持代

价^[2]；还能在短期内降低活动和减少摄食量，并在维持恒定体温的前提下保持能量收支的平衡^[91]。比如根田鼠 (*M. oeconomus*)^[74]和美洲飞鼠 (*G. volans*)^[16]在冬季采用聚群的行为降低了用于体温调节的能量消耗，减少摄食量和遭遇被捕食的风险。

聚群行为是增加越冬存活率的一个重要的逃避策略，在哺乳动物中普遍存在，如根田鼠 (*M. oeconomus*)^[74]、黑线姬鼠 (*A. agrarius*)^[8]，同时也是小型哺乳动物在低温环境下节约能量、维持体温的一种方式。聚群行为能够降低哺乳动物的热传导和对能量的需求，有利于维持热量平衡，减少能量消耗^[16]。研究聚群行为作用的实验证明，冬季聚群动物洞穴内的温度高于独居动物，减少每只动物用于维持体温而消耗的能量^[93]；同时代谢水平也低于独居动物^[45]。所以聚群行为更有利于动物减少冬季的能量消耗。一些研究表明，聚群行为不仅可以降低每只动物的耗氧量，而且能够减少动物的摄食量^[82]，大大降低了动物的生存代价。还有一些研究表明，聚群动物的数量越多，其单位体重的耗氧量越低^[19]。因为聚群的哺乳动物减小了身体接触空气的面积，降低了热量散失，减少了用于体温调节的能量消耗，从而缓解了冬季由食物短缺和温度降低所带来的能量挑战。

总之，聚群行为对哺乳动物是有利的，其优点是：使动物拥有一个温暖的越冬场所；易于维持高而恒定的体温，减少散热面积^[19]；降低能量消耗，保存体热和水分；提高获取食物的效率，在食物匮乏时共同享用食物资源等^[36]。

6.3.1.3 冬眠

冬眠 (Hibernation) 通常是指动物在麻痹或昏睡的状态下越冬^[94]。大多数冬眠动物在冬季不进食，也不活动，进入睡眠状态。冬眠动物在进入冬眠时体温下降至接近环境温度，代谢率显著降低，同时心率和呼吸速率也会降低，在环境温度较低时，还能够激活自身的产热机制产生自发性激醒，恢复正常的活动状态^[95]。

冬眠是哺乳动物适应环境变化的一种有效的逃避策略，气候寒冷和食物短缺的冬季对哺乳动物的存活具有潜在的胁迫作用。动物通过较长时间的睡眠能够节约大量能量，提高存活率。多数哺乳动物的冬眠历时 4-7 个月，从秋末入眠到来年早春出蛰之间不觅食。为保证冬眠期间的存活，哺乳动物需要在入睡前以脂肪或食物的形式贮存大量能量^[96]。睡鼠 (*Glis glis*) 是依靠在夏季积累于体内的脂肪而成功越冬的冬眠动物^[95]，黑线仓鼠 (*Cricetidae barabensis*) 则选择于秋季在洞穴内贮存食物，以度过寒冷的冬季^[96]。这两种贮存策略还与冬眠动物的体型大小和食性有关，体型较大的冬眠动物大多采用贮存脂肪的策略，而食谷性冬眠动物大多采用贮存食物的策略^[96]。

当环境温度或食物质量下降时，哺乳动物开始为迎接冬季的到来做准备。很

多动物在正常生理状态下无法适应冬季寒冷的胁迫,而选择了冬眠。在食物和能量短缺的冬季,哺乳动物在冬眠时迅速降低代谢率,以此降低能量消耗,节约大量能量。同时行为活动完全停止,部分生理活动也会消失。从理论上讲,小型哺乳动物冬眠期间代谢率的降低幅度最大,甚至可以降至常温时代谢率的1%^[95]。在能量贮存一定时,降低代谢率能提高冬眠动物的存活率。冬眠是哺乳动物适应环境的一种有效策略,能够节约大量能量,提高动物的存活率,同时也消耗很多能量,冬眠的哺乳动物通过减少冬眠阵的长度和深度来权衡冬眠的这种收益与消耗。

总之,冬眠是一种复杂的生理适应现象。哺乳动物通过调节自身的体温、代谢率、心率和呼吸频率来适应各种自然环境。等春天到来的时候,随着环境温度的升高,冬眠动物从冬眠状态中苏醒过来,恢复到正常的生理状态。

此外,微气候现象也是哺乳动物适应季节性环境变化的一种逃避策略。在自然环境中,洞穴内温度的日波动和季节波动比气温的波动小,在较深洞穴内能够形成适宜的微气候,夏季稍低于环境温度,冬季稍高于环境温度^[97],使动物处在一个比外界自然环境相对舒适的环境中,从而减少能量消耗,提高存活率。

6.3.2 抵抗策略

哺乳动物通常以形态、生理和行为的季节性变化来适应环境条件的改变,它们通过自主地调节产热能力来维持高而恒定的体温^[17]。冬季食物和能量的短缺对哺乳动物存活的代价是昂贵的,如今冬季产热已成为季节性产热研究的核心。非冬眠哺乳动物抵抗环境季节性变化的方式有很多,主要包括体重、代谢水平的变化,激素和与生化活性相关的调节作用^[9, 17]。

6.3.2.1 调节体重变化

哺乳动物的体重是决定能量代谢和体温调节变化的最重要的参数^[45]。一般来说,小型哺乳动物抵抗寒冷的能力比大型哺乳动物差,所以,生活在高纬度地区的哺乳动物需要更强的抵抗寒冷的能力,因此该地区动物的体型偏大。相反,低纬度地区哺乳动物的体型较小^[36]。体重的季节性变化是许多小型哺乳动物适应环境变化的重要策略^[21, 84],能够反映动物的营养状态和随环境变化而进行的一些适应性调节,同时动物体重的变化也取决于其能量获得和消耗之间的平衡^[27]。

体重的季节性变化包括冬季增加体重、冬季降低体重和冬夏体重差异不大三种情况。增加体重主要是增加体内脂肪的含量,以体脂的形式储存能量^[21]。食谷类仓鼠科啮齿动物有贮存食物的习性,它们属于冬季体重增加的类型,而体重的增加与其食性有关。如环颈旅鼠(*D. groenlandicus*)、金色中仓鼠(*M. auratus*)和南非囊鼠(*S. campestris*)等动物为即将到来的冬天积累能量而采取增加体重

的策略^[21, 98]。这样,在食物和能量短缺的冬季,它们可以通过消耗贮存于体内的脂肪来适应严酷的环境,从而提高越冬的存活率。

哺乳动物在冬季面临体内的能量贮存和体温调节所需能量的改变时,被迫使体重降低^[16]。在食物和能量短缺的冬季,小型哺乳动物为了减少能量需求、提高越冬存活率而使体重降低,此时环境温度和能量决定动物体重的改变。导致哺乳动物体重下降的主要因素有:环境温度降低、光周期缩短和食物资源短缺等^[21]。温带小型哺乳动物在冬季面临可利用食物的短缺时,会增加对能量的需求^[15, 74],降低体重就降低了对总能量的需求,因此降低体重是节约能量的一种有效方式^[16],采取这种方式更有利于小型哺乳动物抵抗冬季严寒的考验^[15-16]。此外,冬季体重下降还可以降低动物耐受低温的极限,使动物无需冬眠就能够度过寒冷的冬季^[14]。大多数小型哺乳动物在季节性变化的环境中,都会选择在冬季降低体重^[9, 79],如黑线毛足鼠(*P. sungorus*)、长爪沙鼠(*M. unguiculatus*)、布氏田鼠(*L. brandtii*)和草原田鼠(*M. pennsylvanicus*)等^[17, 21, 27]。非冬眠的小型哺乳动物在冬季所消耗的总能量要比大型哺乳动物多^[15-16]。因为体重的降低增加动物体表面积与体积的比值,使动物更容易丧失大量能量,维持恒定体温所需的能量增加,从而增加存活的代价^[21]。

此外,还有一些哺乳动物暴露在低温条件下时,仍然能够维持恒定的体重^[90]。比如栖居于青藏高原高海拔地区的高原鼠兔(*O. curzoniae*)^[13, 74, 80]体重的季节性差异不大。这是因为高海拔地区的哺乳动物受到低温和低氧双重胁迫,而两者对产热的影响相反。低氧可以降低肺的载氧能力,使哺乳动物产热能力增强;低温又能够增加产热能力,所以特殊的环境因素导致动物的体重在季节间保持不变。体重能够维持季节性恒定的动物还有内蒙古草原的布氏田鼠(*L. brandtii*)^[25]。

6.3.2.2 改变代谢水平

代谢水平的季节性变化对许多哺乳动物的存活具有重要的生理调节作用^[84]。当小型哺乳动物处于一个寒冷环境中时,可以通过减少暴露时间,增加基础产热来提高产热能力以维持恒定的体温^[19]。在低温环境中,哺乳动物通常维持较高的代谢水平^[8]。反映动物代谢水平的生理指标主要是 BMR 和 NST。

6.3.2.2.1 基础代谢率(BMR)

不同地域动物 BMR 的差异反映了该种动物对环境独特的适应机制^[5, 7]。比如,生活在高寒地区的大多数哺乳动物具有较高的 BMR^[45, 79],如高原鼠兔(*O. curzoniae*)、根田鼠(*M. oeconomus*) (Wang and Wang, 1996)和拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)^[80]。干旱沙漠地区的哺乳动物的 BMR 较低^[8],如长爪沙鼠(*M. unguiculatus*)和布氏田鼠(*L. brandtii*)^[17, 21]。

哺乳动物 BMR 的变化受体重、食性、行为和气候的共同作用^[35, 76]。通常同种哺乳动物冬季时的 BMR 较高,这与其体重的下降有关,有利于降低动物在热中性区范围内的总能量消耗^[75]。但生活于高寒地区的高原鼠兔(*O. curzoniae*)和根田鼠(*M. oeconomus*)^[74]在冬季时却 BMR 降低,这可能是高原地区特有的温度低和氧含量低共同作用的结果。

此外,褐家鼠(*R. norvegicus*)、社鼠(*R. niviventer*)^[81]和黄毛鼠(*R. losea*)^[82]等动物在冬季时 BMR 也降低,这可能与换毛强度有关。一方面,冬季随环境温度下降,动物的皮毛厚度增加,热传导值降低,BMR 的降低是冬季代谢水平和体温调节能力降低所致^[19];另一方面,在自然环境中,冬季小型哺乳动物面临可利用食物减少和温度降低等环境压力时,也可能降低其 BMR 以减少能量消耗^[27]。

6.3.2.2.2 非颤抖性产热(NST)

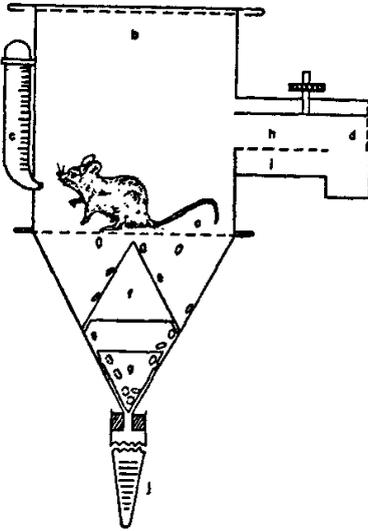
对几种小型哺乳动物NST的季节性变化的研究表明,NST是动物低温驯化时的主要产热来源^[15, 44]。冷暴露下,哺乳动物BAT的交感神经释放去甲肾上腺素(NE)激活NST,使产热能力在很短时间内被激活,降低了体温调节所消耗的能量,从而节约大量能量^[45]。冬季增加产热能力对温带和极地小型哺乳动物来说是普遍存在的现象^[15-16]。影响NST的因素主要有:温度、光照、食物质量和数量^[21],栖息地和食性也能决定哺乳动物的NST,BMR低的物种能够诱导出较高的NST^[45, 76]。干旱、半干旱地区哺乳动物的NST比湿润地区的物种高^[44]。体重越低的哺乳动物,其诱导的NST能力越强^[79]。

6.3.2.3 维持能量收支平衡

能量收支(energy budget)是研究小型哺乳动物适应其周围环境的一种常用指标,反映的是动物能量摄入与能量消耗之间的平衡,这种平衡取决于动物对能量的摄入、处理、分配和消耗等过程间的相互作用^[22],对动物的存活和繁殖成功起到非常重要的作用^[17]。能量消耗在较短时间内可以通过体内储存的能量来补偿,但在较长时间内要通过能量摄入来达到平衡^[59]。此外,动物的能量收支还存在生理限制,此限制是动物生活史特征的一个决定因子,并不受外在环境因素的制约^[22]。因此,研究哺乳动物的能量收支对研究其生存机制和生理生态学特征具有非常重要的意义。

Drozd(1968)首次提出用代谢笼测定小型哺乳动物的能量收支,该方法至今仍然应用在许多研究中^[27, 54, 88]。常用的代谢笼(图 25)是不锈钢网笼,笼底由细密金属网制成,使尿液可以流至下方玻璃管中,粪便经锥形挡板的反弹作用落入收集杯中。传统的能量收支实验包括两个步骤:一是适应阶段,动物在正式实验前要先适应代谢笼内的环境和食物,小白鼠和田鼠需要适应 2 天或更短的时

间，而野外的啮齿动物通常要适应 7-10 天；二是实验阶段，整个实验需时 5-7 天，实验期间食物自取，实验后即可获取总摄食量的数据，然后收集所有粪便和尿液，最后依据公式计算能量摄入和能量消耗^[32]。



- a. 底部; b. 顶部; c. 饮水管; d. 食槽;
 f. 锥形挡板; g. 粪便收集杯; h. 可调通道;
 i. 食物收集盘; j. 尿液计量刻度管

Fig. 1 Metabolic Cage (Drozdz, 1975)

- a. bottom; b. top; c. drinking tube; d. feeder;
 f. baffle; g. feces cup; h. adjustable tunnel;
 i. food collector; j. calibrated tube for urine.

图 25 代谢笼 (仿 Drozdz, 1975)

哺乳动物与其生存环境有着密切的关系，自然环境中的温度、湿度和光照等条件都影响哺乳动物的地理分布和存活能力。它们选择不同的逃避和抵抗策略来适应环境的变化，这些适应性策略已经受到很多生理生态学家的关注。研究哺乳动物适应环境变化的策略，不仅可以确定其地理分布范围，而且为发现新物种奠定了坚实的基础。

参 考 文 献

- [1]王德华, 孙儒泳, 王祖望. 高原鼠兔蒸发失水的地位及热能调节. 兽类学报. 1993. 13 (2): 104-113.
- [2]王德华, 王祖望. 高寒地区根田鼠的体温调节与蒸发失水. 兽类学报. 2000. 20 (1): 37-74.
- [3]Bozinovic F, Rosenmann M. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distribution limits. *Functional ecology*. 1989. 3(2): 173-181.
- [4]Bozinovic F. Rate of basal metabolism of grazing rodents from different habitats. *Journal of Mammalogy*. 1992. 73(2): 379-384.
- [5]Tomasi TE. Basal metabolic rates and thermoregulatory abilities in four small mammals. *Canadian Journal of Zoology*. 1985. 63: 2534-2537.
- [6]王德华, 王玉山, 王祖望. 华北农田大仓鼠的能量代谢特征及其体温调节. 动物学研究. 2000. 21 (6): 452-457.
- [7]柳劲松, 王德华, 孙儒泳. 东北地区黑线仓鼠的代谢特征及其体温调节. 动物学报. 2003. 49(4): 451-457.
- [8]Liu JS, Wang DH, Sun RY. Metabolism and thermoregulation in three species of rodent from Northeastern China. *Journal of Thermal Biology*. 2004. 29: 177-183.
- [9]Merritt JF. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in an Appalachina montane forest. *Journal of Mammalogy*. 1986. 67: 450-464.
- [10]Jansky L. Nonshivering thermogenesis and its thermo-regulatory significance. *Biology Review*. 1973. 48: 265-375.
- [11]李兴升, 王德华, 杨明. 冷驯化条件下长爪沙鼠血清瘦素浓度的变化及其与能量收支和产热的关系. 动物学报. 2004. 50(3): 334-340.
- [12]Liu JS, Sun RY, Wang DH. Thermogenic properties in three species of rodent from Northeastern China. *Journal of Thermal Biology*. 2006. 31(1): 172-176.
- [13]Wang JM, Zhang YM, Wang DH. Photoperiodic regulation in energy intake thermogenesis and body mass in root voles (*Microtus oeconomus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 2006a. 145: 546-553.
- [14]Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J. Nonshivering thermogenesis and cold resistance during seasonal acclimatization in the Djungarian hamster. *Journal of Comparative Physiology*. 1982. 26: 339-345.
- [15]Merritt JF. Seasonal thermogenesis and body changes in body mass of masked shrews, *Sorex cinereus*. *Journal of Mammalogy*. 1995. 76: 1020-1035.
- [16]Merritt JF, Zegers DA, Rose LR. Seasonal thermogenesis of southern flying squirrels

- (*Glaucomys volans*). Journal of Mammalogy. 2001. 82(1): 51-64.
- [17]Li XS, Wang DH. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles (*Microtus brandti*). Hormones and Behavior. 2005a. 48(3): 321-328.
- [18]张淑珍, 李庆芬, 黄晨西. 达乌尔黄鼠产热的季节性变化. 兽类学报. 1996. 16(3): 211-216.
- [19]王德华, 王祖望. 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的季节性变化. 兽类学报. 1990. 10(1): 40-53.
- [20]Wang JM, Zhang YM, Wang DH. Seasonal thermogenesis and body mass regulation in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). Oecologia. 2006b. 149: 373-382.
- [21]Li XS, Wang DH. Seasonal adjustments in body mass and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): the roles of short photoperiod and cold. Journal of Comparative Physiology B. 2005b. 175(8): 593-600.
- [22]Karasov WH. Energetics, physiology and vertebrate ecology. TREE. 1986. 1(4): 101-104.
- [23]Bozinovic FF, Nova F, Claudio V. Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *A. brothrix andinus* in the Andes Range. Physiological Zoology. 1990. 63: 216-231.
- [24]王淑卿, 张知彬, 张建旭等. 大仓鼠消化道长度和重量变化的初步研究. 动物学杂志. 1999. 34(6): 17-21.
- [25]Zhang XY, Wang DH. Energy metabolic, thermogenesis and body mass regulation in Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*) during cold acclimation and rewarming. Hormones and Behavior. 2006. 50: 61-69.
- [26]柳劲松, 李庆芬. 高原鼠兔冷驯化和脱冷驯化中的产热变化. 动物学报. 1996. 42(4): 377-385.
- [27]李兴升, 王德华, 杨俊成. 光周期对布氏田鼠和长爪沙鼠体重和能量代谢的影响. 兽类学报. 2003. 23(4): 304-311.
- [28]肖增祜(主编). 辽宁动物志(兽类). 沈阳: 辽宁科学技术出版社. 1988. 99-105.
- [29]Gorecki A. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodzinski W, et al. (Eds.), International Biological Programme Handbook 24. Methods for Ecological Bioenergetics. Blackwell Scientific, Oxford. 1975. 309-313.
- [30]王建梅, 王德华. 不同去甲肾上腺剂量下布氏田鼠非颤抖性产热比较. 兽类学报. 2006. 26(1): 84-88.
- [31]McNab BK. On estimating thermal conductance in endotherms. Physiol Zool. 1980a. 53: 145-156.
- [32]Drozdz A. Metabolic cages for small rodents. In: Grodzinski W, Klekowski RZ, Duncan A eds: Methods for Ecological Bioenergetics. Oxford: Blackwell Scientific Press. 1975. 346-351.

- [33]Grodzinski W, Wunder BA. Ecological energetics of small mammals. In: Colley FB, Petruszewicz K, Ryszkowski L eds. Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge: Cambridge University Press. 1975. 173-204.
- [34]宋志刚, 王德华. 内蒙古草原布氏田鼠的最大同化能. 兽类学报. 2001. 21(4): 271-278.
- [35]宋志刚, 王德华. 哺乳动物基础代谢率的主要影响因素. 兽类学报. 2002. 22(1): 53-60.
- [36]王德华. 动物生理生态学. 戈峰编. 见现代生态学. 北京: 科学出版社. 2002. 33-72.
- [37]齐恒玉, 刘殿辉, 林卓强等. 冷暴露过程中高原鼠兔的产热变化. 高师理科学刊. 1999. 19(1): 47-49.
- [38]Peinke DM, Brown CR. Metabolism and thermoregulation in the springhare (*Pedetes capensis*). Journal of Comparative Physiology B. 2003. 173: 347-353.
- [39]Haim A. Food and energy intake, non-shivering thermogenesis and daily rhythm of body temperature in the bushy-tailed gerbil *Sekeetamys calurus*: the role of photoperiod manipulations. Journal of Thermal Biology. 1996. 21(1): 37-42.
- [40]Herreid CF, Kassel B. Thermal conductance in birds and mammals. Comparative Biochemistry Physiology. 1967. 21: 405-414.
- [41]Hayssen V, Lacy RC. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of Resting Metabolic Rates and body mass. Comparative Biochemistry Physiology. 1985. 81(4): 741-754.
- [42]McNab BK. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. Quarterly Review of Biology. 1988. 63(1): 25-54.
- [43]Bradly SR, Deavers DR. A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. Comparative Biochemistry Physiology. 1980. 65A: 465-476.
- [44]Haim A, Izhaki I. Non-shivering thermogenesis and its ecological significance. Thermal Physiology. 1989. 235-240.
- [45]Haim A, Izhaki I. The ecological significance of Resting Metabolic Rates and Non-Shivering Thermogenesis for Rodents. Journal of Thermal Biology. 1993. 18(2): 71-81.
- [46]王德华, 孙儒泳, 王祖望. 根田鼠的最大同化能. 动物学报. 1996. 42(1): 35-41.
- [47]Wang DH, Wang YS, Wang ZW. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. Acta Theriol. 2000. 45(2): 183-192.
- [48]Lovegrove BG. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. Journal of Comparative Physiology B. 2003. 173: 87-112.
- [49]McNab BK. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. Ecological Monographs. 1986. 56(1): 1-19.
- [50]McNab BK. Food habits, energetics and the population biology of mammals. Am Nat. 1980b.

116(1): 106-124.

- [51]Chen JF, Zhong WQ, Wang DH. Metabolism and thermoregulation in Maximowicz's voles (*Microtus maximowiczii*) and Djungarian hamsters (*Phodopus Campbelli*). *Journal of Thermal Biology*. 2006. 31: 583-587.
- [52]蔡理全, 黄晨西, 李庆芬. 长爪沙鼠季节性产热特征比较. *兽类学报*. 1998. 18(3): 215-218.
- [53]鲍伟东, 王德华, 王祖望等. 2001. 内蒙古库布齐沙地四种啮齿动物非颤抖性产热的季节变化. *兽类学报*. 21(1): 101-106.
- [54]战新梅, 王德华. 内蒙古浑善达克沙地小毛足鼠的能量代谢和体温调节. *兽类学报*. 2004. 24(2): 152-159.
- [55]Li QF, Sun RY, Huang CX, et al. Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 2001. 129: 949-961.
- [56]Degen AA. *Ecophysiology of small desert mammals*. Berlin: Springer. 1997.
- [57]李庆芬, 黄晨西. 布氏田鼠静止代谢率特征. *兽类学报*. 1994. 14(3): 217-220.
- [58]Heldmaier G, Klaus S, Wiesinger H et al. Cold acclimation and thermogenesis. In: Malan A, Canguilhem B (eds) *Living in the cold II*. 1989. 347-358.
- [59]王玉山. 高寒地区小型兽的能学特征对其维持、生长与繁殖的制约. 博士学位论文. 北京: 中国科学院动物研究所. 1997.
- [60]王德华, 王祖望. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态. *动物学报*. 2001. 47(5): 495-501.
- [61]刘艳华, 陈萌, 李兴平. 不同生境黑线姬鼠消化道长度和重量的比较. *南京林业大学学报*. 2004. 28(2): 90-92.
- [62]沈丽, 王勇, 王劭等. 洞庭湖不同生态类型区黑线姬鼠消化道重量和长度的季节变化. *四川动物*. 2005. 24(2): 132-137.
- [63]Polly B, Herk V, Serge D. Effect of photoperiod on body mass, daily intake and energy expenditure in young rat. *Physiology and Behavior*. 1997. 62(4): 913-919.
- [64]Song ZG, Wang DH. The maximum metabolizable energy intake and the relationship with basal metabolic rate to the striped hamster *Cricetulus barabensis*. *Acta Theriologica*. 2002. 47(4): 417-423.
- [65]Derting TL, Noakes EB. Seasonal changes in gut capacity in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) and meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Can J Zool*. 1995. 73: 243-252.
- [66]杜卫国, 鲍毅新, 刘季科. 七种鼠科啮齿动物消化道长度和重量的比较. *兽类学报*. 2001.

- 21 (4) : 246-270.
- [67]王德华, 王祖望, 孙儒泳. 根田鼠消化道长度和重量的变化及其适应意义. 兽类学报. 1995. 15: 53-59.
- [68]王祖望, 孙儒泳. 根田鼠消化道长度和重量的变化及其适应意义. 兽类学报. 1995. 15 (1) : 53-59.
- [69]Wunder BA. Morpho-physiological indicators of the energy state of small mammals. In: Tomasi TE, Horton TA (eds). *Mammalian Energetics: Interdisciplinary views of metabolism and reproduction*. Assoc: Comstock Pub. 1992. 83-104.
- [70]Puerta M, Abelenda M. Cold acclimation in food restricted rats. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1987. 87A: 31-33.
- [71]Liu H, Wang DH, Wang ZW. Maximum metabolizable energy intake in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Journal of Arid Environment*. 2002. 52: 405-411.
- [72]McNab BK. *The Physiological Ecology of Vertebrates*. Cornell Univ. Press, Ithaca. 2002.
- [73]李庆芬, 李宁, 孙儒泳. 布氏田鼠对低温的适应性产热. 兽类学报. 1994. 14(4) : 286-293.
- [74]Wang DH, Wang ZW. Seasonal variations on thermogenesis and energy requirements of plateau pikas *Ochotona curzoniae* and root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriol*. 1996. 41: 225-236.
- [75]Holloway JC, Geiser F. Seasonal changes in the thermoenergetics of the marsupial sugar glider, *Petaurus breviceps*. *Journal of Comparative Physiology B*. 2001. 171: 643-650.
- [76]Song ZG, Wang DH. Metabolism and thermoregulation in the striped hamster *Cricetulus barabensis*. *Journal of Thermal Biology*. 2003. 28: 509-514.
- [77]王政昆, 孙儒泳, 李庆芬. 倭蜂猴静止代谢率和体温调节的研究. 动物学报. 1995. 41(2) : 149-156.
- [78]王玉山, 王祖望, 王德华等. 哺乳动物最大代谢率的研究进展. 兽类学报. 2002. 22(3) : 305-317.
- [79]Lovegrove BG. Seasonal thermoregulatory responses in mammals. *Journal of Comparative Physiology B*. 2005. 175: 231-247.
- [80]王玉山, 王德华, 王祖望. 高原鼠兔和根田鼠的最大代谢率. 动物学报. 2001. 47(6) : 601-608.
- [81]孙儒泳, 黄铁华. 褐家鼠和社鼠耗氧量研究中协方差分析的应用. 动物学报. 1973. 19 (3) : 271-280.
- [82]祝龙彪, 王培潮, 钱国桢等. 聚群与环境温度对黄毛鼠耗氧量的影响. 生态学报. 1981. 1 (4) : 375-382.
- [83]Kronfeld-Schor N, Haim A, Dayan T et al. Seasonal thermogenic acclimation of diurnally and

- nocturnally active desert spiny mice. *Physiology Biochemistry of Zoology*. 2000. 73: 37-44.
- [84]Zhao ZJ, Wang DH. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brand't voles. *Physiol and Behavior*. 2005. 143-149.
- [85]Zhao ZJ, Wang DH. Effects of photoperiod on energy budgets and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Thermal Biology*. 2006. 31: 323-331.
- [86]张建军, 梁虹, 张知彬. 食物限制对异性大仓鼠气味选择的影响. *动物学杂志*. 2003. 38 (3): 33-37.
- [87]徐世侠, 叶广俊, 薛彬等. 早期限食对仔鼠胸腺凋亡的影响. *营养学报*. 2000. 22(1): 55-58.
- [88]陈竞锋, 钟文勤, 王德华. 单宁酸对布氏田鼠能量代谢的影响. *兽类学报*. 2005. 25(4): 326-332.
- [89]李俊年, 刘季科, 陶双伦. 根田鼠基础代谢率对单宁酸反应的格局. *兽类学报*. 2001. 21(2): 116-121.
- [90]Nagy TR. Effects of photoperiod history and temperature on male collared lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. *Journal of Mammalogy*. 1993. 74: 990-998.
- [91]Kenagy GJ, Pearson OP. Life with fur and without: experimental field energetics and survival of naked meadow voles. *Oecologia*. 2000. 122: 220-224.
- [92]Kauffman AS, Cabrera A, Zucker I. Energy intake and fur in summer- and winter-acclimated Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Am J Physiol-Regulatory, Integrative and Comp Physiol*. 2001. 281: R519-R527.
- [93]Gordon CJ, Becker P, Ali JS. Behavioral thermoregulatory responses of single- and group-housed mice. *Physiology Behavior*. 1998. 65(2): 255-262.
- [94]蔡益鹏(主译). 哺乳动物和鸟类的冬眠和蛰眠. 北京: 北京大学出版社. 1992. 1-13.
- [95]Wilz M, Heldmaier G. Comparison of hibernation, estivation and daily torpor in the edible dormouse, *Glis glis*. *Journal of Comparative Physiology B*. 2000. 170: 511-521.
- [96]Humphries MM, Thomas DW, Kramer DL. The role of energy availability in mammalian hibernation: A Cost-Benefit Approach. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2003. 76(2): 165-179.
- [97]Jefimow M, Wojciechowski M, Tegowska E. Seasonal changes in the thermoregulation of laboratory golden hamsters during acclimation to semi-natural outdoor conditions. *Comp Biochem Physiol*. 2004. 139: 379-388.
- [98]Haim A, Racey PA, Speakman JR et al. Seasonal acclimatization and thermoregulation in the pouched mouse *Saccostomus campestris*. *Journal of Thermal Biology*. 1991. 16(1): 13-17.

致 谢

首先感谢导师杨明教授三年来对我在科研工作中的言传身教,在她的精心指导下,经过三年的努力求索,论文终将封笔。本文是在杨明老师的悉心指导下完成的,从论文的选题、实验设计、实验操作和撰写,这几个重要过程都凝聚了恩师的大量心血。杨老师高尚的人格情操,渊博的学识造诣,严格的治学态度和孜孜以求的敬业精神将使我受益终身。在三年的相处和了解中,杨老师不仅培养了我严谨、实事求是的科学态度,而且教育了我诚实、守信的做人道理。忆往昔,学生基础薄弱,才疏学浅,是导师将我领入科学殿堂,领悟学术真谛,感受创新的喜悦。在学生陷入困境不能自拔时,导师力疏开导、指点迷津,使我增强了战胜困难的勇气和信心。当论文发表的时候,是最高兴的时候,不但证明了自己的努力没有白费,而且也见证了杨老师的全心投入。此外,在完成学业期间,杨老师还为我们争取一切参加全国性会议和展示自己实验成果的机会,让我们开扩眼界,并为我们光明的前途铺平道路。实验期间还得到迟庆生老师的热情帮助和指导,受益匪浅。在此,谨向两位老师致以深深的敬意、真诚的感谢和衷心的祝福,祝愿两位老师在今后的教育生涯中,以同样的热情教书育人,桃李满天下。

在完成毕业论文的整个实验过程中,感谢沈阳师范大学的陶思源老师和王勇老师提供实验操作室和部分实验仪器,感谢校医务室的许院长为我们提供实验药品。同时在这三年的学习生活中,与各位同学和师弟、师妹共度了很多美好时光。与祁冲、袁丽丽、孙晓光、官桂红、王有以及参与大学生课题项目的本科生班东野、张成超、许佳、张哲文、张学强、王月婷、沈新、杨彬、肖金玲、付亚南、郭玲、胡国霞和马国娟等各位学友情同手足,在学业和生活上也给予了我很多真诚的关心和帮助,在此一并感谢!

值此硕士论文完成之际,感谢父母对我完成学业的全力支持。在我受阻遇挫时,父母的谆谆劝慰、孜孜告诫,犹如甘露滋润心田,给予我战胜困难的勇气和信心;当命运的不公让我心灰意冷、逃避现实时,他们无言的鼓励使我重拾信心,温暖的阳光让我感到生活的美好和亲情的可贵。在我这一生中,亏欠最多的就是我的父母,但我却无以为报。无论过去还是将来,我都无法偿还父母无悔的付出,只能用光荣的毕业证书和对未来生活的乐观态度来慰藉养育了我 27 年的父母。真心的感谢,并祝福二老!

最后,借此机会向多年来给予我关心、帮助和支持的师长、同学和朋友致以最诚挚的谢意和良好的祝愿!

个人简历

姓名: 刁颖 性别: 女 出生年月: 1980.11.10 籍贯: 辽宁沈阳

学习经历:

2000年9月—2004年6月	沈阳师范大学	生物技术专业	理学学士
2004年9月—2007年6月	沈阳师范大学	动物学专业	理学硕士

发表论文

1. 刁颖, 祁冲, 袁丽丽. 哺乳动物的冬眠及其影响因素. 生物学通报. 2006. 41 (8): 14-16.
2. 祁冲, 刁颖, 袁丽丽. 捕食风险对小型哺乳动物行为、神经和内分泌的影响. 四川动物. 2007. 26 (1): 213-215.
3. 刁颖, 杨明, 迟庆生等. 用改进的代谢笼方法测定黑线姬鼠的能量收支. 沈阳师范大学学报(自然科学版). 2007. 25 (2): 241-244.

发表摘要

1. 杨明, 迟庆生, 刁颖等. 哺乳动物冬眠期的体温和能量学特征. 第二届全国野生动物生态与资源保护学术研讨会. 2005. 110.
2. Ying Diao, Ming Yang, Qing-Sheng Chi. Winter energy metabolism and thermoregulation of *Apodemus agrarius* from northeast of China. 3rd International Conference on Rodent Biology and Management. 2006. 161-162.
3. 刁颖, 杨明, 迟庆生等. 东北地区黑线姬鼠冬夏两季产热特征和体温调节的比较. 第三届全国野生动物生态与资源保护学术研讨会. 2006. 136-137.

参与课题

1. 国家自然科学基金(30470279)
2. 辽宁省科技厅博士启动基金资助项目(20031030)
3. 沈阳师范大学实验中心主任基金资助项目(sy200509)
4. 沈阳师范大学博士启动基金资助项目(054-554304)