

大绒鼠及高山姬鼠体温调节和蒸发失水的日节律

罗谦^① 柳鹏飞^① 王政昆^{①*} 朱万龙^① 刘春燕^① 郭宪国^② 董文鸽^②

(^①云南师范大学生命科学学院 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心

云南省能源与环境生物技术重点实验室 昆明 650092; ^②大理学院病原与媒介生物研究所 云南 大理 671000)

摘要:为比较横断山区同域分布物种大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 和 高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*) 的日节律特征,对两种鼠在 24 h 中 4 个时间段 (04:00~06:00 时、10:00~12:00 时、16:00~18:00 时和 22:00~24:00 时) 的体温和蒸发失水进行了测定。结果显示,大绒鼠、高山姬鼠的体温具有相似的日节律,最高值和最低值分别出现在 04:00~06:00 时和 10:00~12:00 时,分别为 (37.45 ± 0.17)℃ 和 (37.30 ± 0.24)℃ 及 (35.77 ± 0.42)℃ 和 (36.05 ± 0.11)℃;大绒鼠与高山姬鼠种间的非颤抖性产热、基础代谢率、热传导和干燥热传导,在 4 个时段间都有显著差异;蒸发失水仅在 16:00~18:00 时具有种间差异;大绒鼠的基础代谢率和蒸发失水在 24 h 内具有节律性波动;高山姬鼠非颤抖性产热的日节律变化与体温同步;高山姬鼠的热传导和干燥热传导出现了与环境温度类似的变化趋势。结果表明,同域分布的大绒鼠和 高山姬鼠具有相似的体温日节律,高山姬鼠比大绒鼠具有更强的日生理调节能力来维持水和能量平衡,以适应横断山独特的气候特征。

关键词:大绒鼠;高山姬鼠;体温调节;蒸发失水;日节律

中图分类号:Q494 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)01-36-09

Daily Rhythms of Body Temperature Regulation and Evaporative Water Loss in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

LUO Qian^① LIU Peng-Fei^① WANG Zheng-Kun^{①*} ZHU Wan-Long^①

LIU Chun-Yan^① GUO Xian-Guo^② DONG Wen-Ge^②

(^①School of Life Science of Yunnan Normal University, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy Ministry of Education, Key Laboratory of Yunnan Province for Biomass Energy and Environment Biotechnology, Kunming 650092;

^②Institute of Pathogen and Vector Biology, Dali University, Dali 671000, China)

Abstract: To compare daily rhythms of *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri* which sympatric distributed in Hengduan Mountains region, their thermoregulation and evaporative water loss (EWL) were measured four times in 04:00–06:00, 10:00–12:00, 16:00–18:00, and 22:00–24:00 within 24 hours from 24 adult samples (12 ♀ and 12 ♂) for each species. *E. miletus* and *A. chevrieri* had a similar body temperature (T_b) circadian rhythm, their maximum body temperature, 37.45 ± 0.17°C and 37.30 ± 0.24°C, occurred at 04:00–06:00, respectively, and their minimum body temperature, 35.77 ± 0.42°C and 36.05 ± 0.11°C, occurred at 10:00–12:00. However, significant differences between the two species were found in nonshivering

基金项目 云南省科技强省重点项目 (No. 2007C0005Z1), 云南省教育厅重大项目 (No. ZD2009007), 云南师范大学青年科研基金项目 (No. 10QZ05);

* 通讯作者, E-mail: wzk_930@yahoo.com.cn;

第一作者介绍 罗谦, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生理生态学; E-mail: qianqianan@163.com。

收稿日期: 2010-07-14, 修回日期: 2010-11-19

thermogenesis (NST), basal metabolic rate (BMR), thermal conductance (C) and dry thermal conductance (C_{dry}). EWL appeared a significant difference only at 16:00–18:00. *E. miletus* had clear circadian rhythms in BMR and EWL. The NST circadian variation in *A. chevrieri* corresponded to the T_b oscillations, moreover the daily rhythms of C and C_{dry} were also synchronous with ambient temperature. Suffering high temperature and low temperature, the two species adapt to environmental conditions by taking the similar daily rhythms of T_b . Compared to *E. miletus*, *A. chevrieri* has a stronger physiological regulation mechanism to maintain water and energy balance.

Key words: *Eothenomys miletus*; *Apodemus chevrieri*; Body temperature regulation; Evaporative water loss; Daily rhythms

小型哺乳动物的代谢产热特征和体温调节与其能量利用、分配、生活史对策及进化途径等方面密切相关,反映了动物对环境的适应模式和生理能力,体现出生物多样性与环境之间相适应的关系^[1]。很多小型哺乳动物的体温在 1 d 中不能维持在一个恒定水平,而是以 1 d 为周期出现一定的节律性变化^[2-5]。体温的拟昼夜节律通常以 24 h 为周期^[5-8],每一次波动可保持 2~6 h 的稳定^[5]。体温的日节律依赖于产热和散热能力的变化,这两个参数都具有各自的节律性^[9],且相互影响^[10-11]。栖息于不同生境的宽齿姬鼠 (*Apodemus mystacinus*),以及黄喉姬鼠 (*A. flavicollis*) 和根田鼠 (*Microtus oeconomus*),其体温调节日节律均出现了显著差异^[5,9],那么,不同物种在相似的环境条件下(如同域分布种),其体温调节日节律是否也会出现差异呢?

横断山区处于东亚、东南亚和西藏高原的生物地理界的交汇处,具有地形多样性和气候多样性的特点,是生物物种最为丰富的地区之一。大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 属于田鼠亚科 (Muridae) 绒鼠属,是横断山区特有类群及典型代表^[12];高山姬鼠 (*A. chevrieri*) 属于鼠亚科 (Muridae) 姬鼠属,为典型的古北界种类^[13],多分布于横断山及附近地区^[14],两种鼠同域分布在横断山脉地区,均为我国所特有。蒸发失水对于动物热量平衡起着主要的作用^[15]。国内关于小型哺乳动物的体温调节和蒸发失水的研究较多,研究物种主要包括根田鼠^[16]、高原兔 (*Ochotona curzoniae*)^[17] 和中华姬鼠 (*A. draco*)^[18]。朱万龙等对大绒鼠及高山姬鼠的

体温调节和蒸发失水进行了测定^[19],但关于这两种同域分布鼠的日节律生理特征的种间差异并不完全清楚。本文以横断山区同域分布的大绒鼠和高山姬鼠为研究对象,测定了其在 1 d 内 4 个时间段 (04:00~06:00 时、10:00~12:00 时、16:00~18:00 时和 22:00~24:00 时) 的体温调节特征及蒸发失水,旨在为探讨横断山地区同域分布物种间的日节律生理适应特征提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验动物及分布区概况 实验用大绒鼠和高山姬鼠同一时间采于同一生境,即于 2009 年 11 月捕自云南省大理白族自治州剑川县石龙村 (海拔 2 556~2 590 m; N26°15'~26°45', E99°40'~99°55')。该地区位于云岭山脉的中部(属横断山),境内最高峰为雪邦山(海拔 4 295 m)。西部山区平均海拔在 3 000 m 以上,地势高差悬殊,山脉南北走向。年平均气温 9.1℃;1 月平均最低温度为 -4.0℃,7 月平均最高温度为 24.1℃,低于同纬度平原地区;气温随海拔的增加而显著降低。该地区干湿季节分明,常冬无夏,表现出明显的温带季风气候特征,日气温变化明显,昼夜温差大。

1.2 实验动物处理 经大理剑川地方病防治站消毒灭蚤后,将动物带回云南师范大学生命科学学院(昆明)动物实验室内饲养。单只暂养于透明塑料盒内(26 cm×16 cm×15 cm),不铺设巢材,自然光照;每日喂以浸泡过的玉米和少量绿色新鲜蔬菜,食物和饮水可自取。动物在实验室内适应 3 d,选取大绒鼠和高山姬鼠

健康非繁殖期成体各 24 只、雌雄各半,选取 1 d 内 4 个时间段 (04:00 ~ 06:00 时、10:00 ~ 12:00 时、16:00 ~ 18:00 时和 22:00 ~ 24:00 时) 开始实验。

1.2.1 基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR) 和体温 (body temperature, T_b) 用开放式呼吸仪 (AD ML870 型, 澳大利亚生产) 测定动物的 BMR, 测定前动物禁食 4 h 以上, 代谢率的计算方法见 Hill^[20]。呼吸室容积为 500 ml, 进入呼吸室的气体流量为 200 ml/min, 人工气候箱 (SPX-300 型, 上海博迅医疗设备厂生产) 控温 ($\pm 0.5^\circ\text{C}$), 实验温度设定为 (25 ± 0.5) $^\circ\text{C}$, 处于大绒鼠和高山姬鼠的热中性区内^[21]。实验前使动物适应呼吸室环境, 每隔 1 min 记录一次, 选取 10 个连续稳定的最低值来计算 BMR, 实验前后均称体重。

用数字式体温计 (北京师范大学司南仪器厂生产) 插入直肠约 3 cm 处测量动物的 T_b , 每次测温探头在直肠内静置约 45 s 以上, 并以测定 BMR 之后的体温作为实验动物在该温度下的 T_b 。

1.2.2 非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 经皮下注射去甲肾上腺素 (norepinephrine, NE), 用 AD ML870 型开放式呼吸仪测定动物在 25°C 下的 NST 值。NE 按体重的 0.8 mg/kg 剂量注射^[22], NST 测定时间不少于 60 min, 选取最大代谢反应作为 NST 值。

1.2.3 热传导 (thermal conductance, C) 动物的热传导按照牛顿冷却定律简化公式^[23]: $C = \text{RMR} / (T_b - T_a)$ 计算, 式中 C 为热传导 [ml $\text{O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$], RMR 为静止代谢率 [ml $\text{O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$], T_b 为体温 ($^\circ\text{C}$), T_a 为环境温度 ($^\circ\text{C}$)。

1.2.4 干燥热传导 (dry thermal conductance, C_{dry}) 按下式计算^[24]: $C_{\text{dry}} = (\text{RMR} - \text{EWL}) / (T_b - T_a)$, 式中 RMR 为静止代谢率 [ml $\text{O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$], EWL 为蒸发失水 [mg $\text{H}_2\text{O} / (\text{g} \cdot \text{h})$], T_b 为体温 ($^\circ\text{C}$), T_a 为环境温度 ($^\circ\text{C}$)。按蒸发 1 mg 水散失 2.417 J 的热量, 呼吸 1 ml O_2 消耗 20.09 J 热量的关系式进行换算。

1.2.5 蒸发失水 (evaporative water loss, EWL)

在测定静止代谢的同时测定 EWL, 等 BMR 出现稳定值后, 将预先称重的干燥硅胶 (精确至 0.1 mg) 装入“U”型管并接在呼吸室后面, 连续测定 30 min, 测定前后干燥剂硅胶的重量差即为 EWL。若动物在测定期间有排尿现象, 则该数据作废。

1.2.6 代谢水产生和蒸发失水比率 (metabolic water production/evaporative water loss, MWP/EWL) MWP/EWL 比率是对啮齿类动物水利用效率评价的一个重要指标^[25]。MWP 按消耗 1 ml $\text{O}_2 = 0.62$ mg 代谢水换算^[26]。

1.3 数据分析 数据采用 SPSS for Windows 16.0 统计软件包进行处理。大绒鼠和高山姬鼠的 BMR、NST、 C 、 C_{dry} 、EWL 和 MWP/EWL 以体重为协变量进行协方差分析 (ANCOVA)。每种鼠在不同时间段的 T_b 、BMR、NST、 C 、 C_{dry} 、EWL 和 MWP/EWL 的差异用单因子方差分析 (One-way ANOVA)。两种鼠的种间 T_b 、BMR、NST、 C 、 C_{dry} 、EWL 和 MWP/EWL 的日节律差异用独立样本 t -检验分析 (independent-samples t -text)。文中数据以平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 体温 大绒鼠的 T_b 在 24 h 内具有节律性波动, 04:00 ~ 06:00 时的 T_b 值显著高于 10:00 ~ 12:00 时的 T_b 值 ($F_{(3,20)} = 3.65, P < 0.05$)。高山姬鼠的 T_b 在 04:00 ~ 06:00 时最高, 极显著高于 10:00 ~ 12:00 时和 16:00 ~ 18:00 时, 但与 22:00 ~ 24:00 时的 T_b 值相当 ($F_{(3,20)} = 7.46, P < 0.01$) (图 1)。两种鼠的 T_b 在 24 h 内无种间差异 ($P > 0.05$)。

2.2 基础代谢率 大绒鼠的 BMR 在 24 h 内出现明显节律性波动, 04:00 ~ 06:00 时的 BMR 值极显著高于 10:00 ~ 12:00 时和 16:00 ~ 18:00 时的 BMR 值 ($F_{(3,20)} = 6.04, P < 0.01$)。高山姬鼠的 BMR 在 4 个时间段间无显著差异 ($F_{(3,20)} = 1.45, P > 0.05$) (图 2)。两种鼠的种间 BMR 在 24 h 内具有显著差异 ($P < 0.05$)。

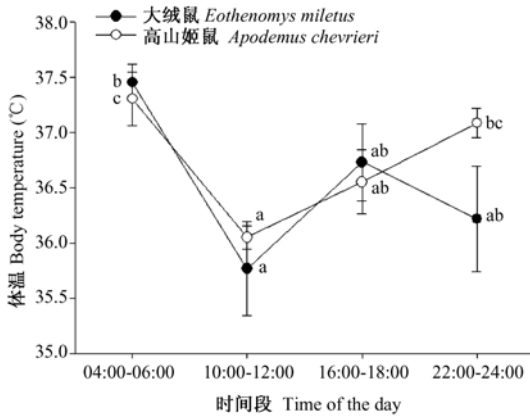


图 1 大绒鼠和高山姬鼠体温的日节律
(Mean ± SE, n = 6)

Fig. 1 Daily rhythm of body temperature in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

相同字母表示差异不显著,相异字母表示差异显著;后图同。
The same letter not significantly different, different letters indicate significant differences. The below illustrations of the same.

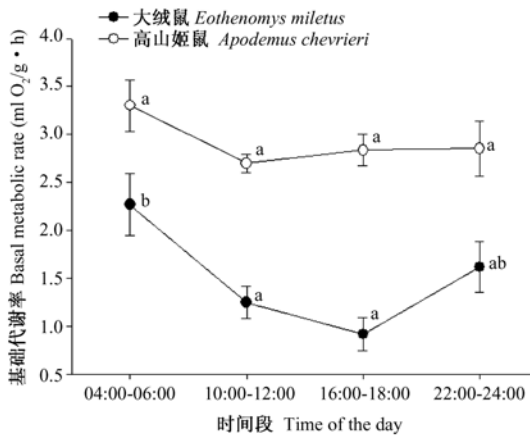


图 2 大绒鼠和高山姬鼠基础代谢率的日变化
(Mean ± SE, n = 6)

Fig. 2 Daily variation of basal metabolic rate in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

2.3 非颤抖性产热 大绒鼠的 NST 在 4 个时间段之间无显著差异 ($F_{(3,20)} = 1.45, P > 0.05$)。高山姬鼠的 NST 在 24 h 中的 4 个时间段内出现了节律性变化,04:00 ~ 06:00 时和 22:00 ~ 24:00 时的 NST 值相当,显著高于 10:00 ~ 12:00 时和 16:00 ~ 18:00 时的 NST 值 ($F_{(3,20)} = 3.95, P < 0.05$) (图 3)。两种鼠的种间 NST 在 24 h 内差异极显著 ($P < 0.01$)。

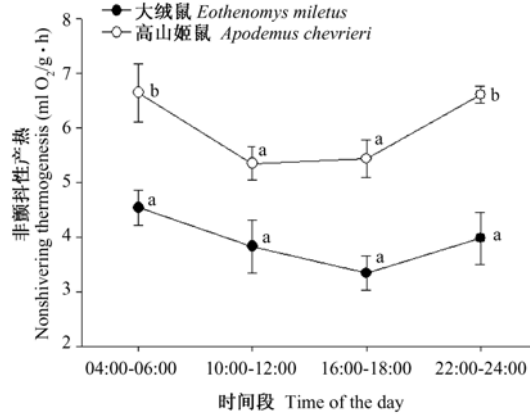


图 3 大绒鼠和高山姬鼠非颤抖性产热的日变化
(Mean ± SE, n = 6)

Fig. 3 Daily variation of nonshivering thermogenesis in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

2.4 热传导 高山姬鼠的 C 在 24 h 内出现明显节律性波动,在 16:00 ~ 18:00 时最高,极显著高于 04:00 ~ 06:00 时、10:00 ~ 12:00 时和 22:00 ~ 24:00 时的 C 值 ($F_{(3,20)} = 7.66, P < 0.01$)。大绒鼠的 C 在 4 个时间段间无显著差异 ($F_{(3,20)} = 1.19, P > 0.05$) (图 4)。两种鼠的种间 C 在 24 h 内差异显著 ($P < 0.05$)。

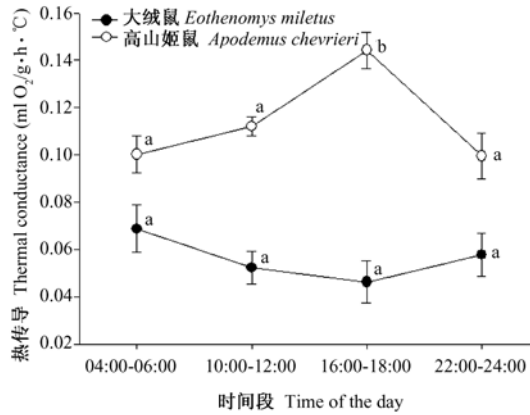


图 4 大绒鼠和高山姬鼠热传导的日变化
(Mean ± SE, n = 6)

Fig. 4 Daily variation of thermal conductance in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

高山姬鼠的 C_{dry} 在 24 h 内出现明显节律性波动,与 C 的波动相似,16:00 ~ 18:00 时和 10:00 ~ 12:00 时的 C_{dry} 值极显著高于 22:00 ~

24:00时的 C_{dry} 值 ($F_{(3,20)} = 9.42, P < 0.01$)。大绒鼠的 C_{dry} 也与其 C 一样,在 4 个时间段之间无显著差异 ($F_{(3,20)} = 2.04, P > 0.05$) (图 5)。两种鼠的种间 C_{dry} 值在 04:00~06:00 时、10:00~12:00 时和 16:00~18:00 时差异显著 ($P < 0.05$)。

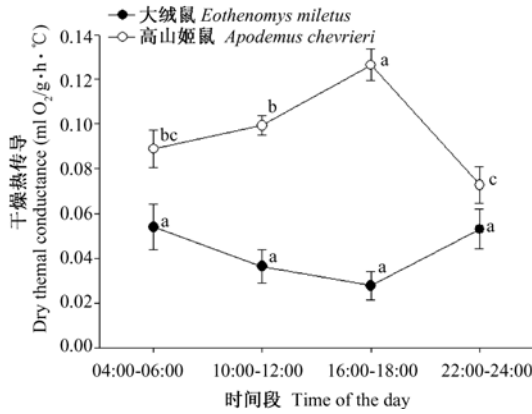


图 5 大绒鼠和高山姬鼠干燥热传导的日变化 (Mean ± SE, n = 6)

Fig. 5 Daily variation of dry thermal conductance in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

2.5 蒸发失水 大绒鼠的 EWL 在 24 h 内出现明显节律性波动,在 16:00~18:00 时最高,显著高于 22:00~24:00 时,但与 04:00~06:00 时和 10:00~12:00 时的 EWL 值相当 ($F_{(3,20)} = 3.43, P < 0.05$)。高山姬鼠的 EWL 在 4 个时间段之间无显著差异 ($F_{(3,20)} = 1.68, P > 0.05$) (图 6)。两种鼠的种间 EWL 仅在 16:00~18:00 时差异显著 ($P < 0.05$)。

2.6 蒸发失水与产热的关系 大绒鼠的 MWP/EWL 在 24 h 内出现明显节律性波动,在 22:00~24:00 时其值最高,极显著高于 10:00~12:00 时和 16:00~18:00 时的 MWP/EWL 值 ($F_{(3,20)} = 6.258, P < 0.01$)。高山姬鼠的 MWP/EWL 在 4 个时间段之间无显著差异 ($F_{(3,20)} = 1.571, P > 0.05$) (图 7)。两种鼠的种间 MWP/EWL 值在 04:00~06:00 时、10:00~12:00 时和 16:00~18:00 时差异显著 ($P < 0.05$)。

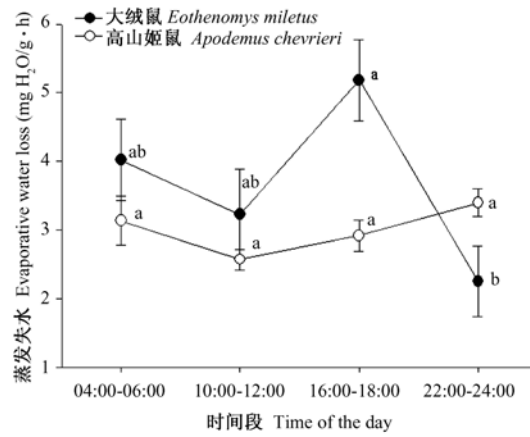


图 6 大绒鼠和高山姬鼠蒸发失水的日变化 (Mean ± SE, n = 6)

Fig. 6 Daily variation of evaporative water loss in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

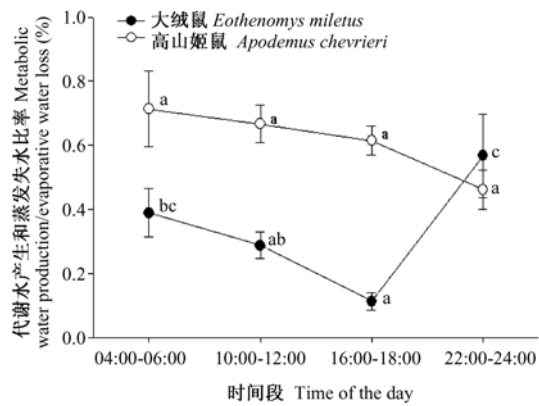


图 7 大绒鼠及高山姬鼠代谢水产生和蒸发失水比率的日变化 (Mean ± SE, n = 6)

Fig. 7 Daily variation of metabolic water production/evaporative water loss in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*

3 讨论

3.1 体温 小型哺乳动物在面临持续环境变化时,通过改变自身的生理生态特征,以保持能量的动态平衡^[27]。在昼夜周期性环境中,许多小型哺乳动物的体温都出现了节律性波动,如社田鼠 (*M. socialis*)^[28]、纹鼠 (*Rhabdomys pumilio*)^[29]、金黄刺毛鼠 (*Acomys russatus*)^[30]、金色中仓鼠 (*Mesocricetus auratus*)^[31] 等。同域分布的大绒鼠、高山姬鼠体温变化趋势相似,最

大值与最小值都出现在相同的时间段,即 04:00~06:00 时和 10:00~12:00 时。两种鼠 04:00~06:00 时的体温值与 22:00~24:00 时的相当,显著高于 10:00~12:00 时的体温值。同时,这两种鼠的种间体温差异不显著。这些可能是对其生存环境——横断山区趋同适应的结果。横断山地区的特点是年温差较小,日温差较大,昼夜温差具有明显的日节律变化。因此,在该地区同域分布的大绒鼠及高山姬鼠每天都要面临白天相对的高温和晚上寒冷的胁迫。从长期进化的观点看,大绒鼠和高山姬鼠在体温调节方面面临着日气温变化明显的进化压力,因而它们选择了与环境温度相适应的体温日节律。高山姬鼠出现了与南非沙漠地区黑尾青毛鼠 (*Thallomys nigricauda*) 类似的体温日节律变化趋势,即 04:00~06:00 时和 22:00~24:00 时的体温值相当,显著高于 10:00~12:00 时的体温值^[32]。一方面与高山姬鼠和黑尾青毛鼠的系统发育地位有关,即共属于鼠亚科;另一方面与它们都是夜行性有关,夜间活动导致了其晚上的体温值高于白天。尽管大绒鼠的体温出现了节律性波动,但与 Andrzej 等研究的根田鼠不同^[5],可能是因为它们栖息地环境不同。大绒鼠栖息于日温差较大、食物资源丰富的亚热带地区,而根田鼠生活在温差较小的温带。

3.2 产热特征

3.2.1 基础代谢率 BMR 是物种能量代谢水平比较的重要参数,能反映不同物种和个体之间的能量消耗水平,在动物适应环境的过程中具有重要意义^[33]。栖息于干燥环境中的南非乳鼠 (*Mastomys natalensis*)、白鼻乳鼠 (*M. coucha*) 的 BMR 具有明显日节律^[34]。Corp 等的研究发现栖息地相距 15 km 的小林姬鼠 (*A. sylvaticus*) 的静止代谢率会产生显著差异^[35]。本文的研究结果显示,大绒鼠的 BMR 出现了节律性变化,而同域分布的高山姬鼠无显著性变化。大绒鼠和高山姬鼠在横断山都有分布,但大绒鼠的分布较窄,只限于横断山地区,高山姬鼠的分布则较为广泛^[36]。在应对昼夜周期性环境变化时,高山姬鼠具有广泛的耐受性,采取

了与大绒鼠不同的能量消耗对策。在本研究中,高山姬鼠的代谢率水平显著高于大绒鼠。高山姬鼠以植物的种子为食,而大绒鼠食性杂、食物谱较大,除种子外,还以鲜嫩的浆汁植物、草的根茎为食,且兼食少量的昆虫^[37],这种食性上的不同,可减少同域物种对食物资源的竞争,提高动物的生存机会^[38]。此外,高山姬鼠活动性较大绒鼠强,故其 BMR 相对较高。

3.2.2 非颤抖性产热 小型哺乳动物处在严寒环境,通过基础代谢产热维持体温,需付出较高的代价,增加产热的另一条途径是 NST,只有当 NST 几乎消耗尽时才转变为颤抖产热^[39]。面临外界环境温度变化时,NST 在维持体温方面起着重要作用^[40]。在 4 个时段中,高山姬鼠的 NST 出现了节律性变化,夜间 NST 显著高于白天。非洲刺毛鼠 (*A. cahirinus*)、金黄刺毛鼠和西伯利亚仓鼠 (*Phodopus sungorus*) 的 NST 日节律变化形式与高山姬鼠不同,夜间 NST 值低于白天^[41-43]。这可能是由动物栖息地环境不同,引发了它们不同的 NST 日节律变化形式。金黄刺毛鼠、非洲刺毛鼠和西伯利亚仓鼠均生活于炎热、干旱的环境中^[44],高山姬鼠则栖息于干湿季节分明、年温差小、日温差大的横断山区^[45]。在白天由于外界环境温度高,高山姬鼠为了防止机体过热现象发生,穴居在洞里,NST 水平降低;在寒冷的夜间外出觅食、活动,通过加强 NST 来抵抗夜间的低温,这与小毛足鼠 (*P. roborovskii*) 相似^[46]。在 24 h 中,大绒鼠的 NST 却无明显波动,4 个时段的 NST 值都显著低于高山姬鼠。从历史上看,起源于古北界的高山姬鼠经历的低温胁迫较大绒鼠多,可能导致其 NST 水平较大绒鼠高。另外,高山姬鼠 NST 日节律变化形式与体温同步,表明高山姬鼠可能在很大程度上依赖于经济有效的 NST 来维持体温。横断山区的固有种大绒鼠^[47],由于 NST 能力较弱,因此在维持体温时还需动用较昂贵的基础代谢产热,这与朱万龙等的研究结果相一致^[22]。

3.2.3 热传导 Aschoff 等曾指出影响能量消耗的方式有很多,其中包括热传导^[48]。影响热

传导的因素很多,栖息地类型可能是一个重要因素^[16]。横断山区为不同物种提供了不同的栖息地,起源于古北界的高山姬鼠,由于自身系统发育,其侵入了横断山区的高海拔地区,而固有的大绒鼠则留在了海拔较低的地区。高山姬鼠的热传导显著高于大绒鼠,这可能由于高山姬鼠具有适应海拔高度增加,热辐射增强的散热需要,出现日热传导相对大绒鼠较高。热传导高对高山姬鼠生存是很不利的,但其非颤抖性产热水平较高,加之其穴居,聚群生活,生存于农田中,对此可能是一个补偿。Spiegel 等认为宽齿姬鼠 NST 的日节律变化是由于热传导的变化所引起的^[9]。本文研究结果显示,昼夜周期性环境变化时,高山姬鼠的热传导与其 NST 一样,也出现了昼夜节律性变化,另外,干燥热传导变化趋势也与热传导的同步。这可能是由于热传导日节律性变化,从而引起 NST 也产生日节律性摆动,以保持能量的动态平衡。在 04:00 ~ 06:00 时外界环境温度较低,高山姬鼠增加产热维持体温^[49],散热能力减少;面临 16:00 ~ 18:00 时的高温,产热减少,向环境散发的热量也增加^[50],所以高山姬鼠的热传导在 4 个时间段出现了与环境温度相一致的变化趋势。大绒鼠的热传导与高山姬鼠不同,它没有明显的热传导日节律变化,这可能与体表被毛有关。大绒鼠体表被毛较高山姬鼠厚密,面临昼夜环境变化,大绒鼠在皮毛隔热性能上表现出较强的适应趋势,其热传导在 4 个时段无显著变化。

3.2.4 蒸发失水 Mares 认为小型啮齿类动物的生理适应策略包括能量平衡和水代谢平衡^[51]。其中 EWL 既影响体温调节机制,还是维持水代谢平衡的重要因子^[52]。不同温度下,动物的 EWL 不同。本研究中,大绒鼠的 EWL 在 16:00 ~ 18:00 时出现最大值,22:00 ~ 24:00 时其值急剧降低。在根田鼠的研究中也发现,一定温度范围内根田鼠的 EWL 随着温度的增加而增大^[16]。Cortés 等曾指出不同物种间,EWL 也存在差异,如智利北部同域分布的田鼠间 EWL 不同^[53]。面临昼夜环境变化,大绒鼠

的 EWL 出现了节律性波动,同域分布的高山姬鼠则无明显波动;在环境温度较高的 16:00 ~ 18:00 时,大绒鼠的 EWL 显著高于高山姬鼠。大绒鼠是横断山特有种,高山姬鼠是古北界代表动物,是北方入侵的外来种^[13]。高山姬鼠可能保留了原有的适应干旱、寒冷环境的生理特征,即为了保存能量和水分,其 EWL 量也相对较低,这与沙漠中食谷类啮齿动物相似^[54]。MWP/EWL 比率是评价啮齿类动物水利用效率的一个重要指标^[25],当 MWP = EWL,动物完全可以以干燥的食物生存而不需要外源水分的补充,当 MWP < EWL 时,动物必须有外源水的供给^[55]。本研究中,大绒鼠及高山姬鼠的 MWP < EWL,表明同域分布的大绒鼠高山姬鼠的生存都需依靠外界水源。高山姬鼠的 MWP/EWL 无节律性波动;大绒鼠的 MWP/EWL 比率在 24 h 中出现了节律性波动,在 22:00 ~ 24:00 时的值显著高于 16:00 ~ 18:00 时。面临昼夜环境变化,高山姬鼠相对于大绒鼠,具有更强的生理调节机制来维持水和能量平衡,以适应横断山昼夜温差大的气候特征。

综上所述,通过对同域分布物种大绒鼠和 高山姬鼠体温调节和蒸发失水日节律的比较,发现了横断山区同域分布物种间,在长期适应进程中,可能形成了与该地区气候特征相适应的体温日节律。高山姬鼠的非颤抖性产热在其体温日节律变化中起了重要作用;大绒鼠的体温日节律波动受到基础代谢率、蒸发失水多方面的影响。另外,高山姬鼠具有比大绒鼠更强的生理调节机制来维持水和能量平衡,以适应横断山日气温变化明显的气候特征。

致谢 感谢云南省生物能源与环境生物技术创新团队对本研究提供的帮助。

参 考 文 献

- [1] McNab B K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2008, 151(1): 5-28.
- [2] Aschoff J. Circadian rhythm of activity and body temperature // Hardy J D, Gagge A P, Stolwijk J A.

- Physiological and Behavioral Temperature Regulation. Springfield; Charles C Thomas Press, 1970; 905 - 919.
- [3] Aschoff J. The circadian rhythm of body temperature as a function of body size//Taylor C R, Johanson K, Bolis L. A Companion to Animal Physiology. New York: Cambridge University Press, 1982; 173 - 188.
- [4] Refinetti R. Amplitude of the daily rhythm of body temperature in eleven mammalian species. Journal of Thermal Biology, 1999, 24(5/6): 477 - 481.
- [5] Andrzej K G, Taylor R E. Daily variation of body temperature, locomotor activity and maximum nonshivering thermogenesis in two species of small rodents. Journal of Biological Rhythms, 2004, 29(2): 123 - 131.
- [6] Aschoff J. Comparative physiology: diurnal rhythms. Annual Review of Physiology, 1963, 25: 581 - 600.
- [7] Fuller C A, Sulzman F M, Moore-Ede M C. Circadian control of thermoregulation in the squirrel monkey, *Saimiri sciureus*. American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 1979, 236(3): 153 - 161.
- [8] Refinetti R, Menaker M. The circadian rhythm of body temperature. Physiology & Behavior, 1992, 51(3): 613 - 637.
- [9] Spiegel M, Haim A. Daily rhythms of nonshivering thermogenesis and responses to photoperiod manipulations in *Apodemus mystacinus* from two different ecosystems. Journal of Thermal Biology, 2004, 29(7/8): 635 - 640.
- [10] Haim A, Fairall N. Bioenergetics of an herbivorous rodent *Otomys irroratus*. Physiological Zoology, 1987, 60(3): 305 - 309.
- [11] Haim A, Ellison G T H, Skinner J D. Thermoregulatory circadian rhythms in the pouched mouse *Sacostomus campestris*. Comparative Biochemistry and Physiology, 1988, 91(1): 123 - 127.
- [12] 张荣祖. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 1999.
- [13] Corbet G B. The mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review. New York: Cornell University Press, 1978; 200 - 314.
- [14] 方喜业. 中国鼠疫自然疫源地. 北京: 人民卫生出版社, 1990; 238.
- [15] Ronald L A, Steven F G, Roger B B, et al. Dew-point hygrometry system for measurement of evaporative water loss in infants. Journal of Applied Physiology, 1997, 82(3): 1008 - 1017.
- [16] 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 - 47.
- [17] 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.
- [18] 李晓婷, 王睿, 王蓓, 等. 横断山区中华姬鼠的体温调节和蒸发失水. 兽类学报, 2009, 29(3): 302 - 309.
- [19] 朱万龙, 杨永宏, 贾婷, 等. 横断山两种小型哺乳动物的蒸发失水与体温调节. 兽类学报, 2008, 28(1): 65 - 74.
- [20] Hill R W. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. Journal of Applied Physiology, 1972, 33(2): 261 - 263.
- [21] Zhu W L, Jia T, Lian X, et al. Evaporative water loss and energy metabolic in two small mammals, voles (*Eothenomys miletus*) and mice (*Apodemus chevrieri*), in Hengduan mountains region. Journal of Thermal Biology, 2008, 33(6): 324 - 331.
- [22] 朱万龙, 王海, 贾婷, 等. 冷驯化对大绒鼠和高山姬鼠肝脏线粒体呼吸的影响. 四川动物, 2008, 27(3): 371 - 377.
- [23] McNab B K. On estimating thermal conductance in endotherms. Physiological Zoology, 1980, 53: 145 - 1561.
- [24] Deavers D R, Hudson J W. Temperature regulation in two rodents (*Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus leucopus*) and a shrew (*Blarina brevicauda*) inhabiting the same environment. Physiological Zoology, 1981, 54: 94 - 108.
- [25] Cortés A, Rosenmann M, Bozinovic F. Water economy in rodents; evaporative water loss and metabolic water production. Revista Chilena de Historia Natural, 2000, 73(2): 311 - 321.
- [26] Schmidt-Nielsen K. Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water. New York: Dover Publications Press, 1979; 277.
- [27] Johnston I A, Bennett A F. Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation. New York: Cambridge University Press, 1996.
- [28] Zubidat A E, Haim A. The effect of α - and β -adrenergic blockade on daily rhythms of body temperature, urine production, and urinary 6-sulfatoxymelatonin of social voles *Microtus socialis*. Comparative Biochemistry and Physiology, 2007, 148(2): 301 - 307.
- [29] Haim A, Van Aarde R J, Zisapel N. Body temperature daily rhythms in the striped mouse *Rhabdomys pumilio*: The effects of α and β blockade. Physiology & Behavior, 1998, 63(5): 889 - 893.
- [30] Haim A, Zisapel N. Oxygen consumption and body temperature rhythms in the golden spiny mouse; responses to changes in day length. Physiology & Behavior, 1995, 58(4): 775 - 778.
- [31] Refinetti R. Contribution of locomotor activity to the

- generation of the daily rhythm of body temperature in golden hamsters. *Physiology & Behavior*, 1994, 56(4): 829 – 831.
- [32] Coleman J C, Colleen T D. Daily rhythms of body temperature and activity in free-living black-tailed tree rats (*Thallomys nigricauda*) along an aridity gradient. *Physiology & Behavior*, 2010, 99(1): 22 – 32.
- [33] McNab B K. On the utility of mammalian rates of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology*, 1997, 70(6): 718 – 720.
- [34] Haim A, Zubidat A E, Rudi J A. Daily rhythms of body temperature and heat production of sibling mastomys species from different ecosystems—the response to photoperiod manipulations. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2008, 151(4): 505 – 510.
- [35] Corp N, Gorman M L, Speakman J R. Seasonal variation in the resting metabolic rate of male wood mice *Apodemus sylvaticus* from two contrasting habitats 15 km apart. *Journal of Comparative Physiology*, 1996, 167(3): 229 – 239.
- [36] Suzuki H, Sato J J, Tsuchiya K, et al. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003, 80: 469 – 481.
- [37] 罗泽珣, 陈卫, 高武. 中国动物志. 北京: 科学出版社, 2000: 451 – 453.
- [38] Benton M J. Large-scale replacements in the history of life. *Nature*, 1983, 302: 16 – 17.
- [39] Jansky L. Nonshivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1973, 48(1): 85 – 132.
- [40] Heldmaier G, Steinlechner S, Ruf T, et al. Photoperiod and thermoregulation in vertebrates: body temperature rhythm and thermogenesis acclimation. *Journal of Biological Rhythms*, 1989, 4(2): 251 – 265.
- [41] Haim A, Zisapel N. Daily rhythms of nonshivering thermogenesis in common spiny mice *Acomys cahirinus* under short and long photoperiods. *Journal of Biological Rhythms*, 1999, 24(5/6): 455 – 459.
- [42] Kronfeld N, Zisapel N, Haim A. Diurnal variations in the response of golden spiny mice (*Acomys russatus*) to noradrenaline injection // Zeisberger E, Schonbaum E, Lomax P. *Thermal Balance in Health and Disease: Advances in Pharmacological Sciences*. Basel: Birkha User Verlag Press, 1994: 185 – 189.
- [43] Jefimow M, Wojciechowski M, Tegowska E. Daily variations in the influence of noradrenaline on preferred ambient temperature of the *Siberian hamster*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2003, 134(4): 717 – 726.
- [44] Klingenspor M, Niggemann H, Heldmaier G. Modulation of leptin sensitivity by short photoperiod acclimation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 2000, 170(1): 37 – 43.
- [45] 王政昆, 刘璐, 梁子卿, 等. 大绒鼠体温调节和产热特征. *兽类学报*, 1999, 19(4): 276 – 285.
- [46] 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.
- [47] 郑少华. 川黔地区第四纪啮齿动物化石. 北京: 科学出版社, 1993.
- [48] Aschoff J, Pohl H. Rhythmic variation in energy metabolism. *Federation Proceedings*, 1970, 29(4): 1541 – 1552.
- [49] 王海, 杨晓密, 刘春燕, 等. 大绒鼠和高山姬鼠的体温调节和产热特征. *兽类学报*, 2006, 26(2): 144 – 151.
- [50] Speakman J R. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 2008, 363(1490): 375 – 398.
- [51] Mares M A. South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 1975, 72(5): 1702 – 1706.
- [52] Bozinovic F, Gallardo P. The water economy of South American desert rodents: From integrative to molecular physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2006, 142(3/4): 163 – 172.
- [53] Cortés A, Zuleta C, Rosenmann M. Comparative water economy of sympatric rodents in a Chilean semi-arid habitat. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1988, 91(4): 711 – 714.
- [54] Withers P C, Louw N, Henschel J. Energetics and water relation of Namib desert rodents. *South African Journal of Zoology*, 1982, 15: 131 – 137.
- [55] MacMillen R E, Hinds D S. Water regulatory efficiency in heteromyid rodents: a model and its application. *Ecology*, 1983, 64(1): 152 – 164.