

横断山脉大绒鼠最大代谢率的季节性差异

朱万龙, 贾 婷, 练 硝, 王政昆*

(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, 昆明 650092)

摘要:最大代谢率对于动物的生存、繁殖和分布具有关键作用。实验用开放式呼吸仪测定了大绒鼠(*Eothenomys miletus*)夏季和冬季的冷诱导最大代谢率和运动最大代谢率。大绒鼠夏季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(7.24 \pm 0.61) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 运动最大代谢率 O_2 为 $(7.69 \pm 0.59) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$; 冬季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(8.61 \pm 0.42) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 运动最大代谢率 O_2 为 $(7.51 \pm 0.51) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。冷诱导最大代谢率冬夏之间具有差异显著, 而运动最大代谢率则差异不显著。结果表明: 栖息于横断山脉的大绒鼠由于受到低温的胁迫, 导致其冷诱导最大代谢率季节性变化较大, 而运动最大代谢率则相对稳定。

关键词:大绒鼠; 最大代谢率; 横断山脉

Seasonal variations of maximum metabolic rate in *Eothenomys miletus* in Hengduan mountains region

ZHU Wanlong, JIA Ting, LIAN Xiao, WANG Zhengkun*

School of Life Sciences of Yunnan Normal University, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy Ministry of Education, Kunming 650092, China

Abstract: Maximum metabolic rate is a physiological limit that is important for animals' survival, reproduction and geographic distribution. Cold-induced maximum metabolic rate and locomotion maximum metabolic rate were measured in a rodent species, *Eothenomys miletus*, which distributed in Hengduan mountains region, in summer and winter by using the open-circuit system respirometer. Cold-induced maximum metabolic rate and locomotion maximum metabolic rate were $(7.24 \pm 0.61) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$ and $(7.69 \pm 0.59) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$ in summer, and $(8.61 \pm 0.42) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$ and $(7.51 \pm 0.51) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$ in winter, respectively. Cold-induced maximum metabolic rate is higher in winter than that in summer, while locomotion maximum metabolic rate kept relative stable. Our data indicated that seasonal fluctuations in ambient temperatures in Hengduan mountains region might be the main force to lead the seasonal variations in cold-induced maximum metabolic rate while the locomotion maximum metabolic rate is relative stable.

Key Words: *Eothenomys miletus*; maximum metabolic rate; Hengduan mountains region

能量的获取和消耗之间的平衡对脊椎动物的生存、生长及繁殖至关重要, 这种平衡依赖于能量的摄入、处理、分配与消耗之间的平衡^[1]。长时间内的能量收支是持续代谢率的问题, 对动物有重要的生态学和进化意义^[2], 而在短时间内的能量收支则是最大代谢率(maximum metabolic rate, MMR)的问题, 它影响动物的存活率, 包括抵抗寒冷、逃避天敌和捕获猎物。小型哺乳动物的最大代谢率对其生存相当重要, 具有较高最大代谢率的个体抵抗低温的能力更强^[3]。动物个体的最大代谢率较高, 可更为有效地抵抗寒冷、逃避天敌与捕获猎物, 以及可在更寒冷的地区生存^[4]。哺乳动物最大代谢率受许多因素的影响。首先受体重的制约^[5]。其次受系统发生的影响^[6], 例如原始兽类脊尾袋鼠(*Dasyuroides byrnei*)、单孔目动物澳洲针鼹(*Tachyglossus*

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30560026); 科技强省重点项目(2007C000Z1)

收稿日期:2009-01-06; **修订日期:**2009-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wz_k_930@yahoo.com.cn

aculeatus)、鸭嘴兽(*Ornithorhynchus anatinus*)^[7]。许多小型哺乳动物的产热代谢存在季节性变化^[8-11],最大代谢率同样存在季节性变化^[12-16]。

横断山区地处古北界和东洋界两大区系交汇处,是我国特有的高山峡谷地区;哺乳动物种类丰富,特有种类和古老种类比例高,被誉为“第四纪冰期动物的避难所”;同时,该地区是举世瞩目的“南北动物迁移和扩散的走廊和通道”^[17]。由于横断山特殊的地质地貌和环境温度等条件的地带性和非地带性变化,可能对小型哺乳动物生理生态特征产生不同程度的影响。绒鼠属(*Eothenomys*)啮齿动物是田鼠亚科中的一个特殊的类群,除两种分布于日本外,余下均分布于我国的横断山脉及其附近地区。绒鼠属中的大绒鼠为横断山区的特有类群及典型代表^[18],栖息于高原山林区,是中国的特有种,在云南大绒鼠分布在剑川、鹤庆、保山等地,是滇西纵谷型鼠疫的主要动物宿主,是当地主要害鼠。

最大代谢率的测定所涉及的方法有多种,但从根本上讲不外乎两类,冷诱导和运动诱导。最近研究得也比较多^[19-24]。而横断山区大绒鼠的最大代谢率未见报道。本实验对大绒鼠夏季和冬季的运动最大代谢率和冷诱导最大代谢率进行测定,以理解该物种对横断山特殊环境的生存适应机理。

1 材料与方法

1.1 实验动物概况

实验动物分别于2007年6月份和11月份捕自云南省剑川县石龙村海拔2590m的农田中。该地区位于云岭山脉的中部(属横断山),北纬26°15′—26°45′,东经99°40′—99°55′,境内玉龙雪山最高峰扇子陡海拔5596m,西部山区平均海拔高度在3000m以上,地势高差悬殊,山脉南北走向。年平均气温9.1℃;1月份平均最低温度为-4.0℃,7月份平均最高温度为24.1℃,低于同纬度平原地区;气温随海拔高度的增加而显著降低。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^[25]。

实验动物捕回后于云南师范大学生命科学学院(昆明)动物实验室饲养,置于饲养小白鼠的透明塑料盒内,无巢材,每盒1只,自然光照;每日喂以浸泡过的玉米,用塑料瓶供水,每天喂以少许的水果蔬菜。每个季节测定最大代谢率均为同一批动物,实验动物为非繁殖期成年个体。

1.2 代谢率测定

用澳大利亚生产的AD ML870的开放式呼吸仪测定动物的静止代谢率,代谢率的计算方法见Hill^[26]。呼吸室为500 ml,进入呼吸室的气体流量为200ml/min,温度用上海博迅医疗设备厂生产的SPX-300型人工气候箱控制(温度波动 $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$),实验温度控制在 $(25 \pm 0.5)^{\circ}\text{C}$ (此温度为绒鼠的热中性区),实验进行1.5 h(前0.5 h使动物适应呼吸室环境,记录1h),每隔1min记录1次,选取10个连续稳定的最低值来计算基础代谢率。实验前后均称体重,用北京师范大学司南仪器厂生产的数字式体温计插入直肠约3cm测量动物的体温,并以实验后体温作为动物在该温度下的体温,每次测温探头在直肠内静置约45s左右读数。

在BMR测定后,迅速取出动物,皮下注射去甲肾上腺素(NE),用澳大利亚生产AD ML870的开放式呼吸仪测定动物在25℃下的最大非颤抖性产热(NST)。NE注射剂量的确定用浓度梯度法进行预备实验,最终确定NE较适注射剂量经为0.8 mg/kgBW,NST测定时间进行30 min,选取最大代谢反应作为NST^[27]。

用澳大利亚生产AD ML870的开放式呼吸仪测定动物的最大代谢率。运动最大代谢率由德国TES封闭式小型哺乳动物活动跑台测定,运动最大代谢率测定前让实验动物练习适应一段时间,温度用上海博迅医疗设备厂生产的SPX-300型人工气候箱控制,温度为 $(25 \pm 0.5)^{\circ}\text{C}$,跑台转速采用逐步法测定(0.1、0.2、0.3、0.4、0.5m/s),经预备实验后最终确定较适跑台转速为0.3m/s,每隔2.5min记录1次,在实验过程中当动物在跑台上不能继续维持跑动状态和代谢率不再增加时即停止实验^[23]。冷诱导最大代谢率采用澳大利亚生产AD ML870的开放式呼吸仪测定,由改装的冰柜控温。冷诱导最大代谢率以低温进行诱导,采用逐步降温法确定冷诱导最适温度(10、0、-5、-10℃),经预备实验后确定较适温度为-5℃,本实验利用He的热传导性为N₂的6倍的特点,采用He-O₂混合气体(He:O₂ = 79.6%:20.4%)代替空气测定出动物的最大产热能力^[28]。在实验过程中如果耗氧量急剧下降,这表明动物失去体温调节能力,则停止实验,此时之前的最大耗氧量可认

为是 MMR^[8]。

1.3 统计分析

采用 SPSS for Windows 15.0、sigmaplot10.0 软件包进行统计分析。 $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著,季节差异采用 t -检验(independent samples t-test),结果均以平均值 $\pm$ 标准误表示(Mean $\pm$ S. E.)。最大代谢率的期望值通过以下公式计算^[4]:

$$MMR = 28.3 M_b^{-0.338}$$

式中,MMR 的单位为 O_2 ml/(g·h), M_b 为体重(g)。

2 结果

2.1 体重

大绒鼠夏季的体温为(36.67 ± 0.53) $^{\circ}\text{C}$ ($n = 18$),而冬季的体温为(36.04 ± 0.64) $^{\circ}\text{C}$ ($n = 18$)。大绒鼠夏季的体重为 40.40g($n = 18$),而冬季的体重为 32.33g($n = 18$)两者之间差异极显著($P < 0.01$),夏季为冬季的 1.25 倍(表 1)。

表 1 大绒鼠的冷诱导最大代谢率

Table 1 Cold-induced maximum metabolic rate of *Eothenomys miletus*

参数 Parameters	季节 Season		P
	夏季 Summer	冬季 Winter	
样本数 Sample size	18	18	
体重 Mass of body/g	40.40 ± 3.12	32.33 ± 2.08	0.000
最大代谢 O_2 率 Maximum metabolic rate			
/(ml/(h·ind))	293.56 ± 41.53	278.35 ± 22.51	0.382
/(ml/(g·h))	7.24 ± 0.61	8.61 ± 0.42	0.000
/(ml/(g0.67·h))	24.56 ± 2.45	27.10 ± 1.43	0.027
/(ml/(g0.73·h))	19.67 ± 1.90	22.00 ± 1.13	0.010
/%	106.30	117.09	0.030

2.2 最大代谢率

大绒鼠夏季的冷诱导最大代谢率 O_2 为(7.24 ± 0.61)ml/(g·h),运动最大代谢率 O_2 为(7.69 ± 0.59)ml/(g·h);大绒鼠冬季的冷诱导最大代谢率 O_2 为(8.61 ± 0.42)ml/(g·h),运动最大代谢率 O_2 为(7.51 ± 0.51)ml/(g·h)。大绒鼠夏季和冬季冷诱导最大代谢率两者之间的差异极显著($P < 0.01$);而运动最大代谢率两者之间差异不显著($P > 0.05$)。按照 Bozinovic 等^[4]所提供的 MMR 与个体大小的异速方程,大绒鼠在夏季和冬季的冷诱导最大代谢率分别为期望值的 106.3% 和 117.09% (表 1);运动最大代谢率分别为期望值的 112.78% 和 102.15% (表 2)。

表 2 大绒鼠的运动最大代谢率

Table 2 Locomotion maximum metabolic rate of *Eothenomys miletus*

参数 Parameters	季节 Season		P
	夏季 Summer	冬季 Winter	
样本数 Sample size	18	18	
体重 Mass of body/g	40.40 ± 3.12	32.33 ± 2.08	0.000
最大代谢率 O_2 Maximum metabolic rate			
/(ml/(h·ind))	310.83 ± 34.41	242.65 ± 18.95	0.000
/(ml/(g·h))	7.69 ± 0.59	7.51 ± 0.51	0.530
/(ml/(g0.67·h))	26.06 ± 2.13	23.65 ± 1.54	0.061
/(ml/(g0.73·h))	20.87 ± 1.68	19.20 ± 1.25	0.055
/%	112.78	102.15	0.783

大绒鼠夏季的基础代谢率 O_2 为(1.94 ± 0.19)ml/(g·h),冬季的 O_2 为(2.17 ± 0.27)ml/(g·h),两者之

间差异显著 ($P < 0.05$); 大绒鼠夏季的非颤抖性产热 O_2 为 $(4.36 \pm 0.40) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 冬季的 O_2 为 $(4.74 \pm 0.35) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 两者之间差异显著 ($P < 0.05$) (图 1)。

3 讨论

3.1 体温、体重

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、生活史对策及其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^[29]。某些啮齿动物体温具有明显的季节性变化, 如南非囊鼠 (*Saccostomus campestris*)^[11]、壮沙鼠 (*Meriones crassus*)^[30]、沙鼠 (*Gerbillus campestris*)^[31]。大绒鼠冬季体温比夏季低, 这与大多数北方田鼠都能在低温下维持体温恒定不同^[32], 这可能是对横断山区的一种适应, 因为横断山区的气候年温差小, 日温差大, 因此该动物在体温调节上可能保留了与当地相适应的特征, 即低的体温可以减少与环境之间的温差, 节省热能^[33]。

在许多小型哺乳动物中, 体重存在季节性变化是对能量的获得性与能量需求的适应^[34]。许多小型哺乳动物的体重也都具有比较显著的季节性变化, 如加卡利亚仓鼠 (*Phodopus sungorus*)^[35]、鼯鼠属 (*Sorex*) 的大多数种类^[36]。欧鼯 (*Clethrionomys*)^[37]。大绒鼠夏季的体重为 40.40g, 而冬季的体重为 32.33g, 夏季为冬季的 1.25 倍, 这一变化是与横断山特殊的年温差小, 日温差大气候特征相适应的, 当冬季 (外界环境温度降低) 的时候, 降低体重以减少能量的绝对需求, 而夏季是大绒鼠的繁殖期, 其需要的能量较多。在繁殖期, 大绒鼠需要消耗大量的能量来完成妊娠、哺乳等过程, 需要摄入大量的能量完成繁殖过程, 因此体重较大^[38]。

3.2 最大代谢率

生活于不同地域的哺乳动物, 其 MMR 也不相同。生活于寒冷环境中的哺乳动物 MMR 高于温和环境中的动物, 这是因为产热能力直接影响哺乳动物在环境中的生存能力, 而 MMR 是决定性的因子。相反, 热带物种的 MMR 相对较小和沙漠种类的 MMR 也相对较低^[4]。

最大代谢率存在季节性变化, 一般为冬季 MMR 高于夏季。如黄喉姬鼠 (*Apodemus flavicollis*)^[8]、红背鼯 (*Clethrionomys rutilus*)^[12]、仓鼠 (*Abrothrix andinus*)^[13]、白足鼠 (*Peromyscus leucopus*)^[14]、根田鼠 (*Microtus oeconomus*)^[28]、棕尾袋鼯 (*Dasyuroides byrnei*)^[39]、加卡利亚仓鼠 (*Phodopus sungorus*)^[40]、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)^[41] 等。大绒鼠的冷诱导最大代谢率同存在季节性变化, 大绒鼠夏季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(7.24 \pm 0.61) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 冬季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(8.61 \pm 0.42) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 大绒鼠夏季和冬季冷诱导最大代谢率两者之间的差异极显著, 但单位时间大绒鼠夏季和冬季的冷诱导最大代谢率 O_2 (ml/h) 却差异不显著, 可能与横断山的气候特征是相适应的: 横断山区年温差较小, 但日温差较大, 大绒鼠在夏季每天经历高温和低温的胁迫, 为了抵抗低温, 导致了大绒鼠在夏季冷诱导最大代谢率较高, 在夏季较高的 MMR 有利于其在的横断山区特别生境下存活。大绒鼠夏季和冬季运动最大代谢率两者之间差异不显著, 但单位时间大绒鼠夏季和冬季的运动最大代谢率 O_2 (ml/h) 却差异显著, 这可能是由于大绒鼠在冬季为了减少能量消耗, 降低了活动性, 从而导致大绒鼠在夏季单位时间的运动最大代谢率高于冬季。

冷诱导最大代谢率一直以来研究得较多^[19-24]。大绒鼠夏季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(7.24 \pm 0.61) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 冬季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(8.61 \pm 0.42) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 低于高纬度地区的小型哺乳动物, 如黄喉姬鼠 (S:11.6 W:13.4)^[8]、红背鼯 (S:13.5 W:26.4)^[12]、红背鼯 (S:16.23 W:23.05)^[42]; 高于热带和沙漠的种类, 如胼胝暮鼠 (*Calomys callosus*)^[28]、巴山更格卢鼠 (*Dipodomys panamintinus*)^[43], 接近于青藏高原的高原鼠兔 (*Ochotna curzoniae*) (S:5.93 W:6.33)^[16], 说明虽然大绒鼠分布的纬度低于北方的种类, 但是海拔较

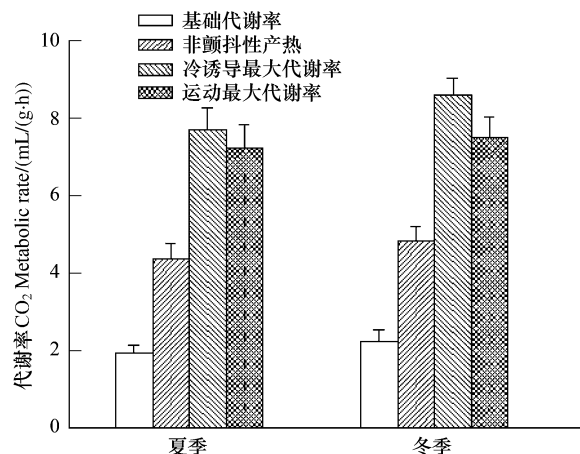


图 1 大绒鼠的代谢率

Fig. 1 Metabolic rate in *Eothenomys miletus*

高,随着海拔高度的增加,低温胁迫逐渐增加,这种效应相当于纬度的增加,因此出现了较高的冷诱导最大代谢率的特征。运动最大代谢率是衡量动物代谢的一个指标^[44],大绒鼠冬季的冷诱导最大代谢率 O_2 为 $(8.61 \pm 0.42) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$,运动最大代谢率 O_2 为 $(7.51 \pm 0.51) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$,明显低于脂尾袋鼯 (*Sminthopsis crassicaudata*) (12.26)、黄肥足袋小鼠 (*Antechinus flavipes*) (10.92)、棕尾袋鼯 (*Dasyuroides byrnei*) (11.94)^[45]。

冷诱导 MMR 和运动 MMR 二者之间是否存在着恒定的联系一直存在争论^[20]。存在以下几种情况:(1)冷诱导 MMR 大于运动 MMR,如地松鼠 (*Spermophilus beldingi*)^[46];(2)冷诱导 MMR 小于运动诱导 MMR,如黄喉姬鼠^[8]。(3)冷诱导 MMR 与运动 MMR 无显著差异,如鹿鼠 (*Peromyscus maniculatus*)^[47]。本实验大绒鼠夏季的冷诱导最大代谢率与运动最大代谢率两者之间的差异不显著;而冬季的冷诱导最大代谢率与运动最大代谢率两者之间差异显著,说明大绒鼠冷诱导最大代谢率与运动最大代谢率在不同季节有明显的变化过程:即在横断山地区,由于冬夏季两季低温胁迫变化比北方地区的小,而温度的日较差影响似乎比季节性温度变化更大,也就是说不论冬夏两季,动物都必须适应日温差较大的气候特征。因此,夏季大绒鼠也保持相对较高水平的冷诱导最大代谢率。而冬季,横断山地区低温胁迫也远远没有高纬度地区严酷,因此,其冷诱导最大代谢率增加水平也不高。但是,冬季低温胁迫毕竟比夏季强,冷诱导最大代谢率适度增加,对抵抗低温胁迫有利。

3.3 BMR, NST 与 MMR 的关系

有报道 BMR 变化与季节有关,如欧鼯^[38]。大绒鼠不同季节的 BMR 同样存在显著差异,冬季的 BMR 大于夏季。这可能与温度有关,在冬季由于环境温度较低,为了适应寒冷环境,需要高的代谢率来维持生命活动。有报道表明冷驯化也可导致许多小型啮齿动物 BMR 增加,如小白鼠 (*Mus musculus*)^[2]、南非囊鼠^[11]、沙鼠^[31]、黑田鼠 (*Microtus agrestis*)^[48]。非颤抖性产热是小型哺乳动物适应严寒环境的有效而经济的产热方式^[49]。研究表明 NST 存在着季节性变化,如根田鼠 (*Microtus oeconomus*)^[50]。大绒鼠的 NST 存在季节性变化,这同样与在冬季适应低温环境有关,即需要高的代谢率来维持生命活动。

目前关于最大代谢率与 BMR、NST 的关系已有很多研究^[51-53]。Heldmaier 等^[54]认为最大代谢率的增加主要是由非颤抖性产热增加带来的,而与颤抖性产热则关系不大。对营地下生活的鼯足鼠进行的驯化实验中也得到相似的结论^[55]。本实验中大绒鼠冬季较高的冷诱导最大代谢率与冬季较高的 NST 相一致。在小型哺乳动物中 MMR 与 BMR 是存在相关关系的^[32]。MMR 与 BMR 之间的比率被定义为“呼吸因子范围”。以前认为呼吸因子范围在哺乳动物中保持恒定,大约为 6^[56]。其实不然,呼吸因子范围存在季节性变化,如鹿鼠 $(4.91-8.12)$ ^[57],此外还发现啮齿动物中呼吸因子范围从定居于加利福尼亚海岸的加州白足鼠的 3.7 到安第斯山脉高山环境的定居动物八齿鼠的 11.9 之间变化^[29],这表明呼吸因子范围的大小与 BMR 在一定程度上反映了物种的栖息环境和地理分布的差异。栖息于横断山区的大绒鼠由于其 BMR 较高,因此呼吸因子(冷诱导 MMR/BMR)范围比较小,在夏季为 3.77,在冬季为 4.01,这可能是对横断山区特殊环境的一种生理适应。

总之,栖息于横断山区的大绒鼠由于受到低温的胁迫,导致其冷诱导最大代谢率季节性变化较大,而运动最大代谢率则相对稳定。而大绒鼠的最大代谢率的季节变化在一定程度上反映了该物种对横断山特殊环境的生存适应对策。

致谢:感谢云南省剑川县地方病防治站尹锡全医生在样本采集中给予的帮助。

References:

- [1] Karasov W H. Energetic, physiology and vertebrate ecology. Tree, 1986, 1:101-104.
- [2] Konarzewski M, Dimond J M. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. Physiological Zoology, 1994, 67(5): 1186-1212.
- [3] Dorota O. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrews (*Sorex araneus*). Physiological and Biochemical Zoology, 2005, 78(5):808-818.
- [4] Bozinovic F, Rosenmann M. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. Functional Ecology, 1989, 3(2): 173-181.

- [5] Lechner A J. The scaling of maximal oxygen consumption and pulmonary dimensions in small mammals. *Respiratory Physiology*, 1978, 34(1) : 29-44.
- [6] MacMillen R E, Hinds D S. Standard, cold-induced, and exercise-induced metabolism of rodents // Tomasi, T. E. and T. H. Horn eds. *Mammalian Energetics*. Ithaca and London: Cornell University Press, 1992: 16-33.
- [7] Hinds D S, Baudinette R V, MacMillen R E, Halpern E A. Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms. *The Journal of Experimental Biology*, 1993, 182(41) : 41-56.
- [8] Cygan T. Seasonal changes in thermoregulation and maximum metabolism in the yellow-necked field mouse. *Acta Theriologica*, 1985, 30(1/8) : 115-130.
- [9] Heldmaier G, Bockler H, Buchberger A, Klaus S, Puchalski W, Steinlechner S, Wiesinger H. Seasonal variation of thermogenesis. In: Heller B C *et al.* eds. *Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptation*. Elsevier Science Publishing Co. Inc., 1986, 361-372.
- [10] Feist D D, Feist C F. Effects of cold, short day and melatonin on thermogenesis, body weight and reproductive organs in Alaskan red-backed voles. *Journal of Comparative Physiology*, 1986, 156(5) : 741-746.
- [11] Haim A, Racey P A, Speakman J R, Ellison G T H, Skinner J D. Seasonal acclimatization and thermoregulations in Pouched mouse *Saccostomus campestris*. *Journal of Thermal Biology*, 1991, 16(1) : 13-17.
- [12] Rosenmann M, Morrison P, Feist D D. Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. *Physiological Zoology*, 1975, 48: 303-310.
- [13] Bozinovic F, Novoa F F, Veloso C. Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes range. *Physiological Zoology*, 1990, 63(6) : 1216-1231.
- [14] Wickler S J. Maximal thermogenic capacity and body temperatures of white-footed mice (*Peromyscus*) in summer and winter. *Physiological Zoology*, 1980, 53(3) : 338-346.
- [15] Wang Y S, Wang Z W, Wang D H. Effects of temperature and photoperiod on maximum metabolic rates in plateau pikas and root voles. *Zoological Research*, 2001, 22(3) : 200-204.
- [16] Wang Y S, Wang D H, Wang Z W. Maximum metabolic rate in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Zoologica Sinica*, 2001b, 47(6) : 601-608.
- [17] Wu Z Y, Wang H S. *Physical Geography of China*. Beijing: Science Press, 1983: 118-121.
- [18] Zheng S H. Rodentine fossil in quaternary period in Sichuan and Guizhou. Beijing: Science Press, 1983.
- [19] Blanco R E, Gambini R. Maximum running speed limitations on terrestrial mammals: A theoretical approach. *Journal of Biomechanics*, 2007, 40(11) : 2517-2522.
- [20] Chappell M A, Hammond K A. Maximal aerobic performance of deer mice in combined cold and exercise challenges. *Journal of Comparative Physiology*, 2004, 174(1) : 41-48.
- [21] Lauro A B, Guilherme J M G, Jafferson K L S. The scaling of maximum and basal metabolic rates of mammals and birds. *Physica*, 2006, 359(1) : 547-554.
- [22] Perrin M R, Richardson E J. Metabolic rate, maximum metabolic, and advantages of torpor in the fat mouse *Steatomys partensis natalensis* Roberts, 1921 (Dendromurinae). *Journal of Thermal Biology*, 2005, 30: 603-610.
- [23] Rezende E L, Kelly S A, Gomes F R, Garland T. Effects of size, sex, and voluntary running speeds on costs of locomotion in lines of laboratory mice selectively bred for high wheel-running activity. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2006, 79(1) : 83-99.
- [24] Roger S S, Sue R, Russell V B. Development of maximum metabolic rate and pulmonary diffusing capacity in the superprecocial Australian Brush Turkey *Alectura lathami*: An allometric and morphometric study. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2008, 150(2) : 1-7.
- [25] Wang Z K, Liu L, Liang Z Q, Li Q F, Sun R Y. Thermogenic characteristics and body temperature regulation in the oriental voles (*Eothenomys miletus*). *Acta Theriologica Sinica*, 1999, 19(4) : 276-286.
- [26] Hill R W. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. *Journal of Applied Physiology*, 1972, 33(2) : 261-263.
- [27] Liu J S, Li Q F. Variation of the thermogenesis in plateau pika *Ochotona curzoniae* during cold acclimation and de-cold acclimation. *Acta Zoologica Sinica*, 1996, 42(4) : 377-385.
- [28] Rosenmann M, Morrison P. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology*, 1974, 226(3) : 490-495.
- [29] Bozinovic F. Scaling of basal and maximal metabolic rate in rodents and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *Physiological Zoology*, 1992, 65(5) : 921-932.
- [30] Haim A, Levri G. Role of body temperature in seasonal acclimatization: Photoperiod-induced rhythm and heat production in *Meriones crassus*. *The Journal of Experimental Biology*, 1990, 256(3) : 237-241.
- [31] Oufara S, Barre H, Rouanet J, Chatonnet J. Adaptation to extreme ambient temperatures in cold-acclimated gerbils and mice. *American Journal of Physiology*, 1987, 253(1) : 39-45.
- [32] Wunder B A. Energetics and thermoregulation // Tamarin F H ed. *Biology of New World Microtus*. Am Soc Mammal, 1985, 8: 812 - 844.
- [33] Wang D H, Wang Z W. Body temperature regulation and evaporative water loss in root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica Sinica*, 2000, 20(1) : 37-47.
- [34] Degen A A. *Ecophysiology of small desert mammals*. Berlin: Springer-Verlag, 1997, 163-236.

- [35] Wiesinger H, Heldmaier G, Buchberger A. Effect of photoperiod and acclimation on nonshivering thermogenesis and GDP-binding of brown fat mitochondria in Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *European Journal of Physiology*, 1989, 413(6):667-672.
- [36] Genoud M. Energetic strategies of shrews; ecological constraints and evolutionary implications. *Mammal Review*, 1988, 18(4):173-193.
- [37] Klaus S, Heldmaier G, Ricquier D. Seasonal acclimation of bank voles and thermogenic properties of brown adipose tissue mitochondria. *Journal of Comparative Physiology B*, 1988, 158(2):157-164.
- [38] Wang B, Xu W J, Jiang W X, Lian X, Cai Y H, Yin X Q, Wang Z K. Energy budget of *Apodemus chevrieri* during cold exposure. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27(4):395-402.
- [39] Smith B K, Dawson T J. Use of Helium- oxygen to examine the effect of cold acclimation on the summit metabolism of a marsupial, *Dasyuroides byrnei*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1985, 81(3):445-449.
- [40] Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J. Nonshivering thermogenesis and cold resistance during seasonal acclimatization in the *Djungarian hamster*. *Journal of Comparative Physiology B*, 1982, 149(1):1-9.
- [41] Hart J S, Heroux O. Seasonal acclimatization in wild rats (*Rattus norvegicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 1963, 41(5):711-716.
- [42] Feist D D, Morrison P R. Seasonal changes in metabolic capacity and norepinephrine thermogenesis in the Alaskan red-backed vole; environmental cues and annual differences. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1981, 69(4):697-700.
- [43] Scelza J, Knoll J. The effects of acclimatization on body weight and oxygen consumption in *Dipodomys panamintinus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1979, 65(1):77-84.
- [44] Ellerby D J, Cleary M, Marsh R L, Buchanan C I. Measurement of maximum oxygen consumption in Guinea fowl *Numida meleagris* indicates that birds and mammals display a similar diversity of aerobic during running. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2003, 76(5):695-703.
- [45] Haim A, Izbaki H. The ecological significance of resting metabolic rate and nonshivering thermogenesis for rodents. *Journal of Thermal Biology*, 1993, 18(2):71-81.
- [46] Chappell M A, Bachman G C. Aerobic performance in Belding's ground squirrel (*Spermophilus beldingi*): variance, ontogeny, and aerobic capacity model of endothermy. *Physiological Zoology*, 1995, 68(3):421-442.
- [47] Chappell M A. Maximum oxygen consumption during exercise and cold exposure in deer mice *Peromyscus maniculatus*. *Respiratory Physiology*, 1984, 55:367-377.
- [48] McDevitt R M, Speakman J R. Limits to sustainable metabolic rate during transient exposure to temperatures in short-tailed voles (*Microtus agrestis*). *Physiological Zoology*, 1994, 67(5):1103-1116.
- [49] Jansky L, 1973. Nonshivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biology Reviews*, 1973, 48(1):85-132.
- [50] Wang D H, Wang Z W. Seasonal changes of nonshivering thermogenesis (NST) in plateau pikas *Ochotona curzoniae* and root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica Sinica*, 1990, 10(1):40-53.
- [51] Ochocinska D, Talor J R E. Living at the physiological Limits; Field and maximum metabolic rates of the common Shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 2005, 78(5):808-818.
- [52] Sadowska E T, Labocha M K, Balig K, Stanis A, Wroblewska AK, Jagusiak W, Koteja P. Genetic correlations between basal and maximum metabolic rates in a wild rodent; consequences for evolution of endothermy. *Evolution*, 2005, 59(3):672-681.
- [53] Weibel E R, Bacigalupe L D, Schmitt B, Hoppeler H. Allometric scaling of maximal metabolic rate in mammals; muscle aerobic capacity as determinant factor. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, 2004, 140(2):115-132.
- [54] Heldmaier G, Bockler H, Buchberger A, Klaus S, Puchalski W, Steinlechner S, Wiesinger H. Seasonal acclimation and thermogenesis. In: Gilles R ed. *Circulation, respiration and metabolism*. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag, 1985, 490 - 501.
- [55] Nespolo R E, Bacigalupe L D, Rezende E L, Bozinovic F. When nonshivering thermogenesis equals maximum metabolic rate; thermal acclimation and phenotypic plasticity of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia). *Physiological and Biochemical Zoology*, 2001, 74 (3):325-332.
- [56] McNab B K. Food habits, energetic, and the population biology of mammals. *The American Naturalist*, 1980, 116(1):106-124.
- [57] Hayes J P. Altitudinal and seasonal effects on aerobic metabolism of deer mice. *Journal of Comparative Physiology B*, 1989, 159(4):453-459.

参考文献:

- [15] 王玉山,王祖望,王德华. 温度和光照对高原鼠兔和根田鼠最大代谢率的影响. *动物学研究*, 2001a, 22(3):200-204.
- [16] 王玉山,王祖望,王德华. 高原鼠兔和根田鼠的最大代谢率. *动物学报*, 2001b, 47(6):601-608.
- [17] 吴征镒,王荷生. *中国自然地理*. 北京:科学出版社,1983:118-121.
- [18] 郑少华. *川黔地区第四纪啮齿动物化石*. 北京:科学出版社. 1993
- [25] 王政昆,刘璐,梁子卿,李庆芬,孙儒泳. 大绒鼠体温调节和产热特征. *兽类学报*, 1999, 19(4):276-286.
- [27] 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.
- [33] 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.
- [38] 王蓓,徐伟江,姜文秀,练硝,蔡金红,尹锡全,王政昆. 高山姬鼠冷驯化过程中的能量收支. *兽类学报*, 2007, 27(4):395-402.
- [50] 王德华,王祖望. 高原鼠兔和根田鼠非颤抖性产热(NST)的季节性变化. *兽类学报*, 1990, 10:40-53.