

当年生高山姬鼠最大代谢率

柳鹏飞, 王政昆*, 王 睿, 朱万龙, 刘春燕

(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)

摘要: 用开放式呼吸仪测定了当年生和往年生高山姬鼠的冷诱导和运动诱导最大代谢率。当年生高山姬鼠的冷诱导最大代谢率为: $(7.25 \pm 0.25) \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$, 运动诱导最大代谢率为 $(9.22 \pm 0.27) \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$; 当年生鼠冷诱导最大代谢率雌雄间无显著差异, 运动诱导最大代谢率雌雄间差异显著。当年生高山姬鼠的冷诱导最大代谢率低于往年个体, 运动诱导最大代谢率高于往年个体。结果表明: 当年生高山姬鼠忍受寒冷的能力低于往年个体, 可能是对横断山地区年平均气温较低的自然环境的胁迫产生的适应; 而雄性运动诱导最大代谢率大于雌性, 可能是为了适应避免近亲繁殖和激烈竞争而在性成熟后从出生地向外扩散。

关键词: 高山姬鼠; 最大代谢率; 扩散

Maximal metabolic rate in *Apodemus chevrieri* born in current year

LIU Pengfei, WANG Zhengkun*, WANG Rui, ZHU Wanlong, LIU Chunyan

School of Life Science of Yunnan Normal University, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy Ministry of Education, The Key Laboratory of Biomass Energy and Environment Biological Technology in Yunnan Province, Kunming 650092, China

Abstract: The cold-induced Maximal Metabolic Rate (MMR) and locomotion-induced MMR of *Apodemus chevrieri* born in current year and in past years are measured with the open-respiratory analyzer. Cold-induced MMR and locomotion-induced MMR of *Apodemus chevrieri* born in current year are $(7.25 \pm 0.25) \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$ and $(9.22 \pm 0.27) \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$ respectively. There was no significant difference between males and females in cold-induced MMR, whereas locomotion-induced MMR in males was higher than females obviously. Cold-induced MMR of animals born in current year was lower than those born in past years, but Locomotion-induced MMR is the opposite. The results suggested that: the cold-induced MMR of males and females born in current year are almost the same, but lower than those born in past years because of the adaptation to the lower annual average temperature in Heng-duan mountain region. Locomotion-induced MMR in males was higher than that in females, it is possibly the result of long time adaptation in natural dispersing process after maturation to avoid inbreeding and competition.

Key Words: *Apodemus chevrieri*; maximal metabolic rate; natal disperse

最大代谢率(maximum metabolic rate, MMR)影响动物的生存, 包括抵抗寒冷、逃避天敌和捕获猎物^[1]。小型哺乳动物的最大代谢率对其生存相当重要, 具有较高 MMR 的个体抵抗低温的能力更强^[1]。小型哺乳动物个体的 MMR 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^[2]。哺乳动物 MMR 受许多因素的影响。首先受体重的制约^[3], MMR 与体重的某次方成正比。涉及动物类群不同, 异速方程也不同^[4]。其次受系统发生的影响^[5]。另外 MMR 还受到环境温度^[2], 海拔梯度^[6]、个体发育^[7]等因素的影响。

小型哺乳动物在性成熟以后, 由于竞争和性选择过程中的压力, 以及为了避免近亲繁殖, 年轻的个体会选

基金项目: 云南省科技强省重点资助项目(2007C000Z1); 云南省教育厅科研专项重大资助项目

收稿日期: 2009-05-11; **修订日期:** 2009-08-17

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

择从出生地向外扩散,以获得更好的生存空间^[8-11]。而在向外扩散的过程中,动物不可避免地会受到低温的胁迫、天敌的威胁,而且还要寻找食物、配偶,在这个过程中,具有较大代谢率的动物适合度更高,扩散成功的几率更大。

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”^[12]。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。高山姬鼠(*Apodemus chevrieri*)属于鼠亚科,是典型的古北界种类^[13],起源于欧洲内或亚洲靠近欧洲的边缘,近代向西迁移^[14-16]。在我国分布在云南、四川、贵州、湖北、甘肃、陕西的一些地区;云南省主要分布于昭通、昆明、丽江、大理、澜沧江和怒江流域^[17]。高山姬鼠多在夜间活动,是横断山区鼠疫自然疫源地的主要宿主之一^[18]。有关高山姬鼠生理生态特征的报道甚少,仅王海等^[19]对其体温调节和产热特征进行了测定;王蓓等^[20]对其冷驯化过程中的能量收支和身体能值的季节性调节^[21]进行了测定;朱万龙等^[22]对其体温调节和蒸发失水进行了研究。为了研究环境条件是否对高山姬鼠的最大代谢率产生影响,本实验测定了当年生高山姬鼠和往年生高山姬鼠的最大代谢率,以理解该物种对横断山区地理和气候环境的适应性。

1 研究方法

1.1 动物饲养

选择云南省剑川县石龙村(北纬 26°22', 东经 99°48')海拔 2 550—2615 m 的农田、灌丛为野生鼠的捕捉样地,野外捕鼠于 2008 年 4 月进行。动物捕回后于云南师范大学生命科学学院(昆明)动物饲养室饲养,配对繁殖。实验用鼠为 2008 年 7 月份和 8 月份出生的个体。幼鼠断奶后与亲鼠分开,用饲养小白鼠的透明塑料笼(260 mm × 160 mm × 150 mm)饲养,无巢材,每笼 2—3 只,自然光照,每天喂以小鼠标准饲料(昆明医学院生产),用塑料瓶供水。

1.2 动物年龄与体重

实验所用的当年生高山姬鼠共 16 只(8♂, 8♀),年龄在 120—150d, 16 只均测定运动诱导最大代谢率,平均体重为(26.74 ± 0.34)g;其中 13 只(6♂, 7♀)测定冷诱导最大代谢率,平均体重为(27.83 ± 0.41)g。往年鼠为 2008 年 4 月捕自同一地方的高山姬鼠共 8 只(5♂, 3♀),平均体重为(34.35 ± 0.52)g,根据体重和肥满度确定其年龄均在 1a 以上,8 只均测定冷诱导和运动诱导最大代谢率。

1.3 代谢率测定

实验于 2008 年 12 月份在云南师范大学生命科学学院生态学实验室进行。用 AD ML870 开放式呼吸仪(产地:澳大利亚)测定动物的基础代谢率(Basal metabolic rate, BMR),代谢率的计算方法见 Hill^[23]。呼吸室容积为 500 mL,进入呼吸室的气体流量为 200 mL/min,用 SPX-300 型人工气候箱控制温度(上海博讯医疗设备厂),实验温度控制在(25 ± 0.5)℃(此温度为高山姬鼠的热中性区)。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,用数字式体温计(北京师范大学司南仪器厂)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 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 AD ML870 开放式呼吸仪测定动物在 25℃ 下的最大非颤抖性产热(Non-shivering thermogenesis, NST)。用浓度梯度法确定 NE 的注射剂量为 0.8 mg/kgBW, NST 测定时间进行 1—2h,选取最大代谢反应作为 NST^[24]。

用 AD ML870 开放式呼吸仪测定动物的 MMR。运动诱导 MMR 由 TES 封闭式小型哺乳动物活动跑台(德国)测定,测定前让实验动物练习适应两周。实验温度用 SPX-300 型人工气候箱控制(25 ± 0.5)℃,跑台转速采用逐步法测定(0.1、0.2、0.3、0.4、0.5 m/s),经预备实验后最终确定较适跑台转速为 0.3 m/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^[25]。

采用 AD ML870 开放式呼吸仪测定冷诱导 MMR,由改装的冰柜控温。冷诱导 MMR 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(He 的热传导性为 N₂ 的 6 倍)^[26]。在实验过程中如果耗氧量急剧下降,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(mLO₂/(g·h))可认为是 MMR^[27]。

1.4 统计分析

采用 SPSS for Windows 16.0、sigmaplot10.0 软件包进行统计分析, $P < 0.05$ 为差异显著。当年生雌雄鼠 MMR 的差异、当年生鼠与往年生鼠的差异均采用独立样本 t -检验(independent samples t -test)分析,结果均以平均值 $\pm$ 标准误表示(Mean $\pm$ SE.)。MMR 的期望值通过以下公式计算^[2]:

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

式中,MMR(mLO₂/(g·h)); M_b 为体重(g)。

2 结果

当年生高山姬鼠的冷诱导 MMR 为(7.25 $\pm$ 0.25) mLO₂/(g·h) ($n = 13$),雌雄之间差异不显著($n = 13$, $P > 0.05$)。运动诱导 MMR 为(9.22 $\pm$ 0.27) mLO₂/(g·h) ($n = 16$),雄性的运动诱导 MMR(9.91 $\pm$ 0.22) mLO₂/(g·h) ($n = 8$),雌性的运动诱导 MMR 为(8.08 $\pm$ 0.36) mLO₂/(g·h) ($n = 8$),雌雄运动诱导 MMR 间的差异极显著($t = 5.928$, $df = 14$, $P < 0.01$) (图 1)。按照 Bozinovic 等^[2]所提出的 MMR 与个体大小的异速方程,当年生高山姬鼠冷诱导 MMR 为期望值的 79.32%;运动 MMR 为期望值的 98.93%,雄性的运动诱导 MMR 为期望值的 106.33%,雌性的为期望值的 86.70%。往年生高山姬鼠的冷诱导 MMR 为(8.41 $\pm$ 0.32) mLO₂/(g·h) ($n = 8$),比当年生鼠的增加了 13.8%,两者间差异显著($t = 3.182$, $df = 19$, $P < 0.05$),用体重的 0.67 次方校正体重后,差异显著($t = 5.428$, $df = 19$, $P < 0.05$);运动诱导 MMR 为(8.73 $\pm$ 0.41) mLO₂/(g·h) ($n = 8$),较当年生鼠低 5.3%,两者间无显著差异($t = -1.171$, $df = 22$, $P > 0.05$),用体重的 0.67 次方校正体重后,无显著差异($t = 2.346$, $df = 22$, $P > 0.05$) (图 2)。

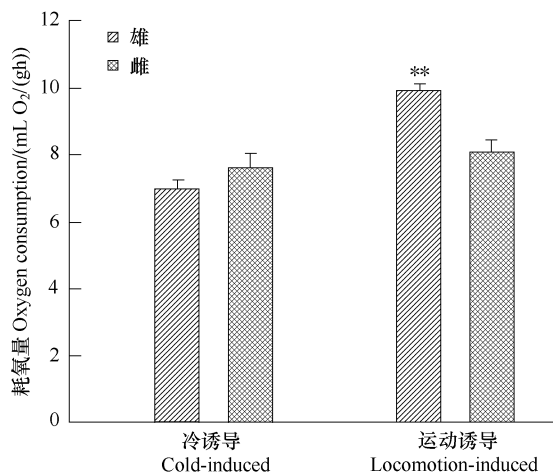


图 1 当年生高山姬鼠冷诱导和运动诱导最大代谢率 (Mean $\pm$ SE)

Fig.1 Cold-induced maximum metabolic rate and Locomotion-induced maximum metabolic rate in *Apodemus chevrieri* of born in current year (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$)

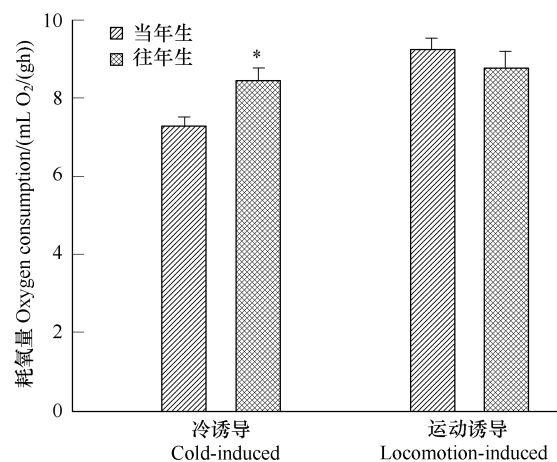


图 2 当年生与往年生高山姬鼠冷诱导和运动诱导最大代谢率 (Mean $\pm$ SE)

Fig.2 Cold-induced maximum metabolic rate and Locomotion-induced maximum metabolic rate in *Apodemus chevrieri* of born in current year and past year (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$)

当年生高山姬鼠的 BMR 为(3.09 $\pm$ 0.27) mLO₂/(g·h) ($n = 16$),NST 为(5.58 $\pm$ 0.37) mLO₂/(g·h) ($n = 16$) (图 3)。当年生高山姬鼠的运动诱导 MMR 比冷诱导 MMR 高出 21.37%。

3 讨论

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^[28]。长时间内的能量收支涉及持续代谢率,对动物的生存有重要的生态学 and 进化意义,而在短时间内的能量收支则是最大代谢率的问题,它同样影响动物的存活能力包括抵抗寒冷、逃避天敌和捕获猎物,以及动物的扩散能力等。目前对小型啮齿动物 MMR 的研究主要是对冷诱导和运动诱导 MMR 的研究^[25,29-33]。

冷诱导 MMR 与运动诱导 MMR 之间的关系因物种而不同,拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 的产热 MMR 大于运动 MMR^[34],拜氏黄鼠 (*Spermophilus beldingi*) 无论是亚成体还是成体,其运动 MMR 均低于产热 MMR^[7],普通鼯鼠 (*Sorex araneus*) 冷诱导 MMR 比运动诱导 MMR 高 30%^[35];而北侏鼠 (*Baiomys taylori*)、东美花鼠 (*Tamias stratus*) 和大白鼠 (*Rattus norvegicus*),冷诱导 MMR 小于运动诱导 MMR 16%—23%^[36]。

许多啮齿类冷诱导 MMR 显著低于运动诱导 MMR,非更格卢鼠的运动 MMR 比冷诱导值高 25%,在所测定的啮齿动物中,大多运动诱导 MMR 比冷诱导高出 17% 以上^[37]。当年生高山姬鼠运动诱导 MMR 比冷诱导 MMR 高出 21%,而在往年生鼠中两者没有显著差别。可能是当年生鼠在性成熟后从出生地向外扩散的过程中,为了躲避天敌、寻找食物而采取的适应机制。当年生鼠体温调节能力较差,必须获得更多的能量以抵抗寒冷,为了抵抗低温,需要更多地去寻找食物,具有较强的运动能力无疑是有利的。

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*)^[27]、红背鼠平 (*Clethrionomus rutilus*)^[38]、仓鼠 (*Abrothrix andinus*)^[39]、白足鼠 (*Peromyscus leucopus*)^[40]、根田鼠 (*Microtus oeconomus*)^[26]、棕尾袋鼯 (*Dasyuroides byrnei*)^[41]、加卡利亚仓鼠 (*Phodopus sungorus*)^[42]、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)^[43] 等。当年生高山姬鼠冷诱导最大代谢率高于往年生鼠,这可能是因为当年生高山姬鼠经历的低温胁迫较少。研究表明,小哺乳动物在室内冷驯化可导致其 MMR 增加。如红背鼠平在 5 °C 驯化比在 20 °C 驯化的具更大的最大代谢率^[38],白足鼠冷驯化条件下的 MMR 较温和驯化条件下要大^[44]。对栖息于安第斯山脉的叶耳鼠 (*Phyllotis xanthopygus*) 进行驯化,发现冷驯化个体的 MMR 也显著大于非冷驯化个体^[45]。在小型哺乳动物中,聚群是减少热量损失,抵抗寒冷的一种主要行为方式,在初生个体和亚成体尤其如此^[46-48]。当年生高山姬鼠具有明显的聚群行为,这样可以减少热量散失。当性成熟后个体单独行动时,抵抗寒冷主要依靠自身的冷诱导 MMR。当年生高山姬鼠与往年生高山姬鼠相比,其经历的冷胁迫较少,其冷诱导 MMR 低于往年生高山姬鼠。

小型哺乳动物在性成熟以后,由于竞争和性选择过程中的压力,以及为了避免近亲繁殖,年轻个体,特别是雄性个体,会选择从出生地向外扩散,以获得更好的生存空间^[8-11]。在向外扩散的过程中,动物不可避免的受到天敌的威胁,而且还要寻找食物、寻找配偶,具有较大代谢率的动物适合度更高,扩散成功的几率更大。当年生高山姬鼠的运动诱导 MMR 高于往年生鼠,当年生雄鼠的运动诱导 MMR 显著高于雌性,可能是因为当年生个体在性成熟后向外扩散的过程中长期进化的结果。

关于 MMR 与 BMR、NST 之间的关系,一直以来是学者们关注和争论的热点^[35,49-50],Heldmaier 等^[51]认为 MMR 的增加主要是由 NST 增加带来的,与颤抖性产热关系不大。对营地下生活的鼯足鼠 (*Spalacopus cyanus*)

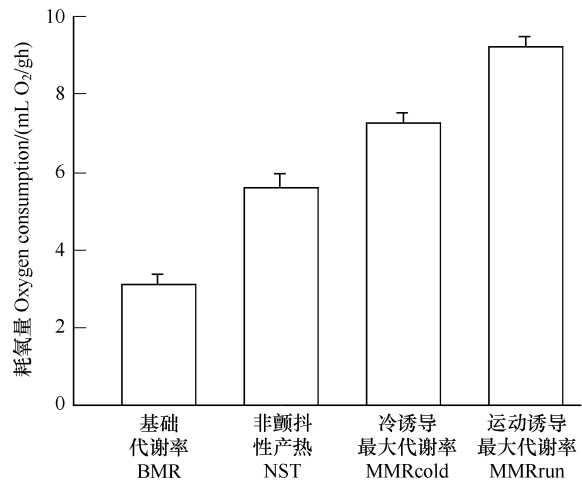


图3 当年生高山姬鼠基础代谢率、非颤抖性产热、冷诱导和运动诱导最大代谢率 (Mean ± SE)

Fig.3 BMR(basal metabolic rate), NST(nonshivering thermogenesis), MMRcold (cold-induced maximum metabolic rate) and MMRrun (locomotion-induced metabolic rate) in *Apodemus chevrieri* of born in current year

进行的驯化实验中也得到相似的结论^[52]。也有学者认为 MMR 的增加不光是 BAT (Brown adipose tissue) 的 NST 导致的,在运动状态下代谢率的增加也有骨骼肌的贡献^[30],一般认为生活在高海拔、高纬度环境中的小型哺乳动物,为了抵抗和躲避寒冷,BAT 和骨骼肌是同时作用的^[30]。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^[53]。呼吸因子范围存在季节性变化,如鹿鼠 (*Habromys simulatus*) (4.91—8.12)^[54],研究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 (*Octodon degus*) 的 11.9 之间变化^[55],普通鼯鼠冷诱导呼吸因子范围为 4.1,运动诱导呼吸因子范围为 3^[35]。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。当年生高山姬鼠冷诱导的呼吸因子范围(冷诱导 MMR/BMR)为 2.3,较小;运动诱导的呼吸因子范围(运动诱导 MMR/BMR)为 3.0,这是因为生活于横断山地区的高山姬鼠具有较高的 BMR,可能是对横断山独特地理环境的一种适应。

总之,生活于横断山地区的高山姬鼠由于受到低温的胁迫,冷诱导最大代谢率在当年生鼠低于往年生鼠;运动诱导最大代谢率在当年生鼠尤其是雄性鼠为高,是为了在性成熟以后更好地向外扩散。高山姬鼠所具有的最大代谢率的特征,很可能是对横断山自然地理环境的生理适应。

致谢: 云南师范大学生命科学学院生态学实验室全体同学在实验过程中给予帮助,在此致谢。

References:

- [1] 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.
- [2] Bozinovic F, Rosenmann M. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. *Functional Ecology*, 1989, 3: 173-181.
- [3] Lechner A J. The scaling of maximal oxygen consumption and pulmonary dimensions in small mammals. *Respiratory Physiology*, 1978, 34: 29-44.
- [4] Hinds D S, Baudinette R V, MacMillen R E, Halpern E A. Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms. *Journal of Experimental Biology*, 1993, 182: 41-56.
- [5] MacMillen R E, Hinds D S. Standard, cold-induced, and exercise-induced metabolism of rodents. In: Tomasi, T. E. and T. H. Horn ed. *Mammalian Energetics*. Ithaca and London: Cornell University Press, 1992, 16-33.
- [6] Hayes J P. Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes. *Physiological Zoology*, 1989, 62: 732-744.
- [7] Chappell M A, Bachman G C. Aerobic performance in Belding's ground squirrel (*Spermophilus beldingi*): variance, on togeny, and aerobic capacity model of endothermy. *Physiology Zoology*, 1995, 68: 421-442.
- [8] Greenwood P J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior*, 1980, 28:1140-1162.
- [9] Moore J, Ali R. Are dispersal and inbreeding avoidance related. *Animal Behavior*, 1984, 32:94-112.
- [10] Pusey A E. Sex-biased dispersal and inbreeding in birds and mammals. *Trends Ecological Evolution*, 1987, 10:295-299.
- [11] Perrin N, Mazalov V. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *Am Nat*, 2000, 155:116-127.
- [12] Wu Z Y, Wang H S. *Physical Geography of China*. Beijing: Science Press, 1983, 118-121.
- [13] Corbet G B. *The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review*. London: British Museum (Natural History), 1978: 200-314.
- [14] Mielke H W. *Patterns of Biogeography of a Changing World*. Boston: Unwin Hyman, 1989.
- [15] Serizawa K, Suzuki H, Tsuchiya K. A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes. *Biochemical Genetics*, 2000, 38:28-40.
- [16] Suzuki H, Sato J J, Tsuchiya K, Luo J, Zhang Y P, Wang Y X, Jiang X L. Molecular phylogeny of wood mice (*Apodemus*, Muridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003, 80: 469-481.
- [17] Huang W J, Chen Y X, Wen Y X. *Chinese rodents*. Shanghai: Fudan University Press, 1995: 126-127.
- [18] Tian J. The host of plague natural focus of Jianchuan, Yunnan. *Endemic Diseases Bulletin*, 1998, 13 (2):35-39.
- [19] Wang H, Yang X M, Liu C Y, Wang Z K. Thermoregulatory and thermogenic properties in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, 2006, 26 (2):144-151.
- [20] Wang B, Xu W J, Jiang W X, Lian X, Cai J H, Yin X Q, Wang Z K. Energy budget in *Apodemus chevrieri* during cold exposure. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27(4):395-402.

- [21] Wang B, Liu C Y, Lian X, Wang Z K. Accomodation of Body Contents in *Apodemus chevrieri* in Hengduan Mountain Reigon. Chinese Journal of Zoology, 2008, 43 (5) :139-143.
- [22] Zhu W L, Yang Y H, Jia T, Lian X, Wang Z K, Gong Z D, Guo X G. . Evaporative water loss and body temperature regulation in *Apodemus chevrieri* and *Eotheonomys miletus*. Acta Theriologica Sinica, 2008, 28 (1) :65-74.
- [23] Hill R W. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. Journal of Applied Physiology, 1972, 33 (2) : 261-263.
- [24] 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.
- [25] Rezende E L, Kelly S A, Gomes F R, Chappell M A, Garland Jr T. Effects of size, sex, and voluntary running seeds 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.
- [26] Rosenmann M, Morrison P. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. Animal Journal Physiology, 1974, 226: 490-495.
- [27] Cygan T. Seasonal changes in thermoregulation and maximum metabolism in the yellow-necked field mouse. Acta Theriologica, 1985, 30: 115-130.
- [28] Karasov W H. Energetics, physiology and vertebrate ecology. TREE, 1986, 1: 101-104.
- [29] Blanco R E, Gambini R. Maximum running speed limitations on terrestrial mammals; A theoretical approach. Journal of Biomechanics, 2007, 40: 2517-2522.
- [30] Chappell M A, Hammond K A. Maximal aerobic performance of deer mice in combined cold and exercise chanllenges. Journal of Comparative Physiology, 2004, 174: 41-48.
- [31] 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: 547-554.
- [32] 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, 2006, 1-7.
- [33] 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.
- [34] Segrem N P, Hart J S. Oxygen supply and performance in *Peromyscus maniculatus* . Canadian J Physiology Pharmacology, 1967, 45: 543 -549.
- [35] 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.
- [36] Seeherman H T, Taylor C R, Maloiy GMO, Armstrong R B. Design of the mammalian respiratory systems. II. Measuring maximum aerobic capacity. Respiratory Physiology, 1981, 44:11-23.
- [37] Hinds D S, Rice-Warner C N. Maximal metabolism and aerobic capacity in heteromyid and other rodents. Physiological Zoology, 1992, 65: 188-214.
- [38] Rosenmann M, Morrison P, Feist D D. Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles. Physiological Zoology, 1975, 48: 303-310.
- [39] 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, 63:1216-1231.
- [40] Wickler S J. Maximal thermogenic capacity and body temperatures of white-footed mice (*Peromyscus*) in summer and winter. Physiological Zoology, 1980, 53:338-346.
- [41] Smith B K, Dawson T J. Use of Helium-oxygen to examine the effect of cold acclimation on the summit metabolimof a marsupial, *Dasyuroides byrnei*. Comparative Biochemistry Physiology, 1985, 81: 445-449.
- [42] Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J. Nonshivering thermogenesis and cold resistance during seasonal acclimatization in the Djungarian hamster. Journal of Comparative Physiology, 1982, 149: 1-9.
- [43] Hart J S, Heroux O. Seasonal acclimatization in wild rats (*Rattus norvegicus*). Canndian Journal of Zoology, 1963, 41:711-716.
- [44] Heimer W, Morrison P. Effects of chronic and intermittent cold exposure on metabolic capacity of *Peromyscus* and *Microtus*. . International Journal of Biometeorology, 1978, 22:129-134.
- [45] Nespolo R F, Opazo J C, Rosenmann M, Bozinovic F. Thermal acclimation, maximum metabolic rate, and nonshivering thermogenesis of *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) in the Andes Mountains. Journal of Mammalogy, 1999, 80 (3) :742-748.
- [46] Canals M. , M. Rosenmann, and F. Bozinovic. Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in smallmammals. Acta Theriologica, 1997, 42:321-328.
- [47] Canals M. , M. Rosenmann, F. F. Novoa, and F. Bozinovic. Modulating factors of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. Acta

Theriologica, 1998, 43:337-348.

- [48] Taylor J R E. Evolution of energetic strategies in shrews // J. M. Wójcik and M. Wolsan, eds. Evolution of Shrews. Mammal Research Institute, Białowieża, 1998: 309-346.
- [49] Sadowska E T, Labocha M K, Baliga K, tanisz A, Wróblewska A K, 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.
- [50] Weibel E R, Bacigalupe L D, Schmitt B, Hoppeler H. Allometric scaling of maximum metabolic rate in mammals: muscle aerobic capacity as determinant factor. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, 2004, 140:115-132.
- [51] Heldmaier G, Bockler H, Buchberger A, Lynch G R, Puchalski W, Steinlechner S, Wiesinger H. Seasonal acclimation and thermogenesis. In: Gilles Red. Circulation, respiration and metabolism. Berlin and Heidelberg:Springer-Verlag, 1985: 490-501.
- [52] Nespolo R F, 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 Biochemistry Zoology*, 2001, 74 (3):325-332.
- [53] McNab B K. Food habits, energetic, and the population biology of mammals. *The American Naturalist*, 1980, 116:106-124.
- [54] Hayes J P. Altitudinal and seasonal effects on aerobic metabolism of deer mice. *Journal of Comparative Physiology*, 1989, 159B:453-459.
- [55] 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: 921-932.

参考文献:

- [12] 吴征镒,王荷生. 中国自然地理. 北京:科学出版社, 1983: 118-121.
- [17] 黄文凡,陈延熹,温业新. 中国啮齿类. 上海:复旦大学出版社, 1995: 126-127.
- [18] 田杰. 剑川鼠疫自然疫源地的宿主. 地方病通报, 1998: 13 (2):35-39.
- [19] 王海,杨晓密,刘春燕,王政昆. 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.
- [20] 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.
- [21] 王蓓,刘春燕,练硝,王政昆. 横断山区高山姬鼠身体能值的适应性调节. 动物学杂志, 2008, 43(5):139-143.
- [22] 朱万龙,杨永宏,贾婷,练硝,王政昆,龚正达,郭宪国. 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.