

不同海拔地区高原鼠兔热中性区及 静止代谢率的差异

朱红娟^{①③} 钟亮^{①③} 余义博^{①③} 曲家鹏^{①②*}

① 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室 西宁 810008; ② 青海省动物生态基因组学重点实验室
西宁 810008; ③ 中国科学院大学 北京 100049

摘要: 高原地区动物面临一系列严峻的生存考验, 随着海拔的变化, 动物栖息地的食物资源等差异大, 温度、氧分压等环境因子都将发生变化。环境差异可能会影响动物种群的生活史对策。在生理功能适应中, 动物的能量代谢适应扮演着重要的角色。为探究高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 在不同海拔地区的能量代谢适应与热中性区范围, 分别选取青海省的玛多县地区 (34°88' N, 98°23' E, 海拔 4 193 m)、贵德县地区 (36°36' N, 101°41' E, 海拔 3 663 m) 和贵南县地区 (35°50' N, 100°66' E, 海拔 3 321 m) 作为本研究的高、中和低海拔样地, 采用 8 通道 FMS 便携式呼吸代谢系统和数字式温度计, 在环境温度 (T_a) 15 ~ 35 °C 范围内, 测定三个海拔地区高原鼠兔的代谢率和体温 (T_b), 并计算其热传导率 (C), 确定三个海拔种群的热中性区 (TNZ)。结果表明, 高海拔与中海拔地区高原鼠兔的体重显著高于低海拔地区; 三个海拔地区高原鼠兔的体温均随环境温度的升高而升高; 高海拔与中海拔地区高原鼠兔静止代谢率显著高于低海拔地区; 高海拔与中海拔地区高原鼠兔的热中性区范围均为 24 ~ 30 °C, 低海拔地区高原鼠兔的热中性区范围为 25 ~ 30 °C; 环境温度 (T_a) 在 15 ~ 29 °C 内, 热传导率最低且恒定, 平均值分别为, 高海拔地区 (0.18 ± 0.09) ml/(g·h·°C)、中海拔地区 (0.19 ± 0.09) ml/(g·h·°C)、低海拔地区 (0.19 ± 0.08) ml/(g·h·°C)。高原鼠兔通过调整代谢率与热传导率等生理参数, 以适应不同海拔地区的寒冷环境。

关键词: 高原鼠兔; 静止代谢率; 热中性区; 热传导率; 海拔

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 01-132-11

Variations in Thermal Neutral Zone and Resting Metabolic Rate of Plateau Pikas at Different Altitudes

ZHU Hong-Juan^{①③} ZHONG Liang^{①③} YU Yi-Bo^{①③} QU Jia-Peng^{①②*}

① *Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of*

基金项目 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (No. 2019QZKK05010212), 国家自然科学基金项目 (No. 31770459), 中国科学院“西部之光”创新交叉团队项目, 青年创新促进会项目 (No. 2018469), 青海省重点研发与转化计划项目 (No. 2019-SF-150), 青海省自然科学基金项目 (No. 2021-ZJ-929), 三江源国家公园联合专项 (No. THZX-2020-01);

* 通讯作者, E-mail: jpqu@nwipb.cas.cn;

第一作者介绍 朱红娟, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: zhu hongjuan@nwipb.cas.cn。

收稿日期: 2021-06-04, 修回日期: 2021-10-17 DOI: 10.13859/j.cjz.202201014

Science, Xining 810008; ② Qinghai Province Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Xining 810008;

③ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: [Objectives] Animals which inhabit in plateau are facing with the unique environmental challenges such as low temperature and hypoxia. As the rising of altitude, these challenges may increase. The metabolism of animals plays an important role during long-term physiological adaptation. With the changes of altitude, the metabolic rates of many animals vary synchronously to adapt to different habitats. However, it is still unclear whether the animal thermal neutral zone (TNZ) changes with altitude. In this study, we took Plateau Pikas (*Ochotona curzoniae*) as studying objects to test how their thermal neutral zone range changes at different altitudes. **[Methods]** We examined the physiological traits of Plateau Pikas by measuring body temperature (T_b), metabolic rate and thermal conductance (C). Resting metabolic rates (RMR) were measured using 8-channel FMS portable respiratory metabolic system (Sable Systems International, Henderson, NV, USA). Biochemical incubators (LHR-250, Shanghai Yiheng Scientific Instruments Co., LTD.) was used to adjust the chambers' temperature (T_a) within ± 0.5 °C. Experiments were conducted under 15.0 °C, 20.0 °C, 22.5 °C, 24.0 °C, 25.0 °C, 26.0 °C, 27.5 °C, 29.0 °C, 30.0 °C, 31.5 °C, 32.5 °C and 35.0 °C, respectively. The differences of metabolic rate among each group at ambient temperature were analyzed by repeated measure ANOVA, the differences between resting metabolic rate and body weight at different altitudes were analyzed by one-way ANOVA. **[Results]** The results showed that the body mass of Plateau Pikas at high or medium altitude region was significantly higher than that of low altitude region (Fig. 3). The body temperature of Plateau Pikas at three altitude regions continuously increased with the increase of ambient temperature (Fig. 1). Compared with high and medium altitude regions, Plateau Pikas at low altitude region had a lower metabolic rate (Fig. 3). The thermal neutral zone of Plateau Pikas was 24 - 30 °C at both high and middle altitude regions, while it was 25 - 30 °C at low altitude region (Fig. 2). The thermal conductance of Plateau Pikas at three altitude regions continuously increased with the increase of ambient temperature (Fig. 4). The thermal conductance was the lowest and stable when the ambient temperature was between 15 °C and 29 °C, the mean thermal conductance values at high, middle and low altitude were (0.18 ± 0.09) ml/(g·h·°C), (0.19 ± 0.09) ml/(g·h·°C) and (0.19 ± 0.08) ml/(g·h·°C), respectively. **[Conclusion]** This study found that as the rising of altitude, both metabolic rate and thermal neutral zone of Plateau Pikas increased to adapt to colder environment at higher altitude regions. These results provide basic information for understanding the physiological adaptation of animals at different altitude regions.

Key words: Plateau Pika, *Ochotona curzoniae*; Resting metabolic rate; Thermal neutral zone; Thermal conductance; Altitude

动物生存与外界环境紧密相关，环境条件的改变会直接或间接造成温度等环境因子的变化 (McNab 2008, Olanrewaju et al. 2013)，进而影响动物的生长、发育、繁殖等各个方面 (Lovegrove 2003, McKechnie et al. 2003, Fristoe et al. 2015)。动物往往通过调节形态、

行为、生理等特征来应对复杂多变、恶劣的环境 (Pan et al. 2015, Benson et al. 2016, Richardson et al. 2018)。不同物种在相同的环境中可能会表现出类似的生理适应特征 (Jose et al. 2002)，相同的物种在不同的环境中也可能表现出不同的生理适应特征 (McNab 1970,

Riek et al. 2013)。在生理适应中，能量代谢对决定动物物种的分布、丰富度、繁殖成功率及适合度等起着重要的作用，并且与动物的生活史和行为特征等密切相关（林琳等 2010，Yaskin et al. 2011，Tickle et al. 2018）。

在能量代谢研究中，代谢率（metabolic rate, MR）是衡量动物代谢水平的重要指标，反映了动物对环境温度的适应（Bligh et al. 1973, McNab 1988），对理解动物生活史策略、生理适应和进化具有重要意义（Zhang et al. 2012, Healy et al. 2013）。静止代谢率（resting metabolic rate, RMR）是动物清醒时，维持正常生理机制及身体各项基本功能所需的最小产热速率和最小能量值，是动物在热中性区（thermal neutral zone, TNZ）环境温度范围内、静止状态、不受干扰情况下的能量消耗（Thompson et al. 1987）。环境温度可以影响动物的分布类型、产热特征和体温调节等（Swanson et al. 2014），当环境温度变化时，调整静止代谢率是动物生存的重要策略之一（Mineo et al. 2012）。已有研究表明，热带地区动物的代谢率一般低于温带地区，温带地区动物的代谢率低于寒带地区（宋志刚等 2002，王德华等 2009）。例如，生活在寒温带地区鸟类的代谢率往往高于热带地区（Tanner et al. 2017），在冬季环境温度和体温相差较大时，非冬眠哺乳动物可通过增加产热来增强对寒冷的耐受能力，与温暖地区的动物相比，东北地区的黑线仓鼠（*Cricetulus barabensis*）与高寒地区的根田鼠（*Microtus oeconomus*）都具有较高的代谢水平（王玉山等 2001，Wen et al. 2019）。在低温或者寒冷的环境中，不仅动物的代谢率发生适应性调整变化，动物的热中性区的范围和下临界点亦会发生生理适应变化（Gordon et al. 2012）。例如，随着季节变化，狭颅田鼠（*M. gregalis*）（崔志强等 2019）以及白头鹀（*Pycnonotus sinensis*）（Zheng et al. 2008）的热中性区范围及临界点均随环境温度的变化发生转移，表明热中性区的变化与环境温度有关

（Haupt et al. 2017）。

青藏高原是世界海拔最高的高原，由于各区域受控于不同的气候系统，导致不同海拔的温度有所差异（张宇欣等 2019），栖息于高原地区的动物在各方面形成了独有的适应机制（Friedrich et al. 2020）。低温等环境因素不仅影响高原动物的生存，也会影响高原动物种群的生活史对策（Brunhoff et al. 2003）。

高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）隶属兔形目鼠兔科，是广泛分布于青藏高原海拔 3 200 ~ 5 300 m 高寒草甸和草原的非冬眠植食性小哺乳动物（Smith et al. 2010），也是青藏高原的特有种和关键种（Lai et al. 2003）。随着海拔的变化，为了适应不同生境，高原鼠兔的静止代谢率存在显著差异（谭春桃等 2020），然而高原鼠兔热中性区是否随海拔变化目前尚不清楚。为进一步了解高原鼠兔在高原不同海拔生境中的生理代谢适应机制，本研究测定了不同环境温度（ambient temperature, T_a ）下，栖息于不同海拔地区高原鼠兔的代谢率和热传导（thermal conductance, C ），确定了热中性区（TNZ），从能量代谢水平探讨不同海拔地区高原鼠兔的生理代谢适应机制。

1 材料与方法

1.1 实验动物

2021 年 12 月，分别在青海省玛多县（34°88'N，98°23'E，海拔 4 193 m）、贵德县（36°36'N，101°41'E，海拔 3 663 m）和贵南县（35°50'N，100°66'E，海拔 3 321 m）捕获健康成年高原鼠兔各 14 只。玛多县年平均气温 - 4 °C，除 5 ~ 9 月份，各月平均气温在 - 3.0 °C 以下，属高寒草原气候；贵德县年平均气温 - 3.7 °C；贵南县年平均气温为 2.3 °C；贵德县与贵南县均属高原大陆性气候（马玲玲 2012，周扬 2017，吴广厚 2018）。

捕获后的高原鼠兔带回位于西宁的动物饲养实验室，在实验室光照与黑暗为 12 h : 12 h 条件下单笼饲养，每日喂以足量的兔颗粒饲料

(江苏省协同医药生物工程有限责任公司), 自由饮水, 并立即进行代谢测定实验。

1.2 代谢率测定

实验测定前, 鼠兔禁食 2~3 h, 实验前后分别测定鼠兔的体重与体温。体重用电子天平 (YP20001, 量程为 0.1~2 000 g, 精度为 0.1 g, 绵阳艾科科技有限公司) 测定。体温 (body temperature, T_b) 用肛温表示, 测定肛温时, 将数字温度计 (UT320, 优利德科技股份有限公司) 探头插入鼠兔直肠内约 2 cm 处, 测定时间不超过 30 s。

采用 8 通道 FMS 便携式呼吸代谢系统 (Sable Systems International, Henderson, NV, USA) 测量静止代谢率, 使用生化培养箱 (LHR-250, 上海一恒科学仪器有限公司) 调节置于其内的代谢系统的呼吸室温度 (T_a), 呼吸室温度控制在 ± 0.5 °C, 实验分别在 15.0 °C、20.0 °C、22.5 °C、24.0 °C、25.0 °C、26.0 °C、27.5 °C、29.0 °C、30.0 °C、31.5 °C、32.5 °C、35.0 °C 条件下进行。实验开始前, 高原鼠兔先在呼吸室中适应 30 min, 待处于静止状态后进行代谢率的测定。每个代谢室放置 1 只个体, 每次同时测定 7 只鼠兔, 一个空白呼吸室作为二氧化碳、氧气、水气与温度的基线, 每轮 30 min, 重复测量 4 轮, 共计 2 h。测试结束后, 导出数据, 得到每只个体氧气的消耗量和二氧化碳的产生量, 计算每小时的代谢率 (Boratynski et al. 2017), 统计分析高原鼠兔在不同环境温度下代谢率的差异, 差异分析得到高原鼠兔的热中性区范围。随后, 在热中性区内环境温度为 27.5 °C 时, 选取每只个体至少连续 10 min 内最低的代谢率值的平均值作为该只鼠兔的静止代谢率值。

1.3 热中性区 (TNZ)

根据 IUPS Thermal Commission (1987) 的定义, 热中性区是指在环境温度变化的范围内, 内温动物的耗氧量最低, 并且不随环境温度而变化, 动物的温度调节只通过控制热量的散失, 而不需要代谢产热调节和蒸发散热调节。比较各环境温度点的代谢率, 代谢率最低且没有差

异的环境温度范围, 即为高原鼠兔的热中性区 (TNZ)。热中性区的最低环境温度为下临界值 (T_{lc}), 最高环境温度为上临界值 (T_{uc})。

1.4 热传导率

根据牛顿冷却定律简化公式 (McNab 1980), 计算不同实验温度条件下动物的热传导, $C = R_{MR} / (T_b - T_a)$, 式中, C 为热传导率, 以耗氧量计量, 单位为 $\text{ml}/(\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C})$, T_b 为体温 ($^\circ\text{C}$), T_a 为呼吸室温度 ($^\circ\text{C}$), R_{MR} 为静止代谢率, 单位为 $\text{ml}/(\text{g}\cdot\text{h})$ 。

1.5 数据分析

采用 SPSS 20.0 进行统计分析, 体温、代谢率和热传导率对环境温度做线形回归分析, 代谢率用体重为协变量的协方差分析进行校对分析, 用重复性测量方差分析 (repeated measure ANOVA) 分析各组环境温度代谢率之间的差异, 统计分析找到高原鼠兔热中性区范围。选取位于热中性区环境温度范围内的连续代谢率最低值的平均值作为静止代谢率值, 不同海拔静止代谢率与体重等指标的差异采用单因素方差分析 (one-way ANOVA), 均以平均值 \pm 标准误差 (Mean \pm SE) 表示, 显著性水平为 $P = 0.05$ 。

2 结果

2.1 体温

高海拔地区高原鼠兔在室温条件下 (21.6 °C) 平均体温为 (38.5 ± 0.11) °C, 在环境温度为 15.0~24.0 °C 范围内, 体温基本维持恒定, 在环境温度为 25.0~32.5 °C 范围内, 鼠兔体温逐渐升高 (图 1a), 体温 (T_b) 与环境温度 (T_a) 的关系为, $T_b (^\circ\text{C}) = 34.62 + 0.13T_a (R^2 = 0.73, P < 0.01)$ 。中海拔地区高原鼠兔在室温 (21.3 °C) 下平均体温为 (38.3 ± 0.12) °C, 在环境温度为 15.0~22.5 °C 范围内, 鼠兔体温基本维持恒定, 在环境温度为 25.0~32.5 °C 范围内, 鼠兔体温逐渐升高 (图 1b), 体温与环境温度的关系为, $T_b (^\circ\text{C}) = 5.89 + 0.82T_a (R^2 = 0.69, P < 0.01)$ 。低海拔地区高原鼠兔在室温 (22.5 °C) 下平均体温为 (38.3 ± 0.14) °C, 在环境温度为 15.0~

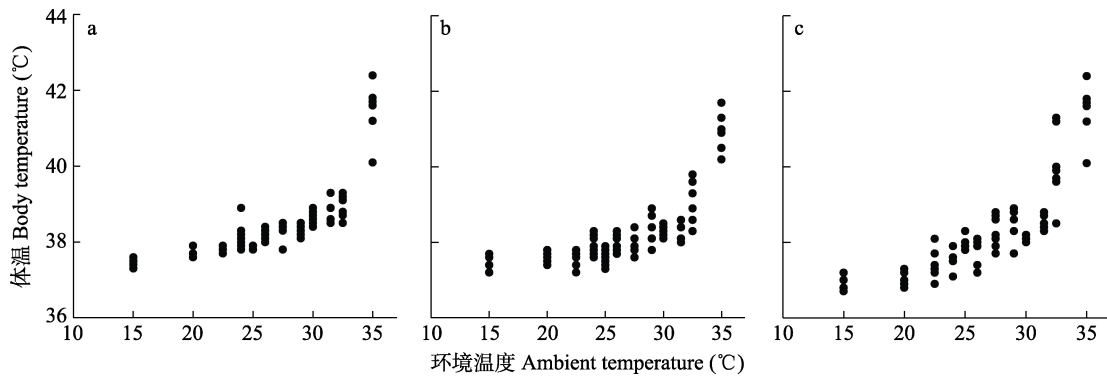


图 1 环境温度对不同海拔高原鼠兔体温的影响

Fig. 1 The effects of environmental temperatures on the body temperature of Plateau Pikas at different altitudes

a. 高海拔; b. 中海拔; c. 低海拔。

a. High altitude; b. Middle altitude; c. Low altitude.

20.0 °C 范围内, 鼠兔体温基本维持恒定, 在环境温度为 22.5 ~ 31.5 °C 范围内, 鼠兔体温逐渐升高 (图 1c), 体温与环境温度的关系为, T_b (°C) = 35.15 + 0.11 T_a ($R^2 = 0.69$, $P < 0.01$)。

2.2 热中性区

在环境温度为 15 ~ 35 °C 时, 各组温度点间高海拔地区高原鼠兔的静止代谢率存在显著不同 ($F_{13,132} = 12.115$, $P < 0.05$)。当环境温度从 24 °C 上升至 30 °C 时, 24 ~ 30 °C 各温度组间高原鼠兔的静止代谢率无明显变化, 但显著低于环境温度为 22.5 °C ($P < 0.05$) 和 31.5 °C

($P < 0.05$) 时的静止代谢率 (图 2a)。因此, 24.0 ~ 30.0 °C 范围为高海拔地区高原鼠兔的热中性区。

中海拔地区高原鼠兔的静止代谢率在各环境温度点间存在显著不同 ($F_{13,132} = 60.05$, $P < 0.05$)。当环境温度由 24 °C 上升至 30 °C 时, 各温度组间高原鼠兔的静止代谢率无明显变化, 但显著低于环境温度为 22.5 °C ($P < 0.05$) 和 31.5 °C ($P < 0.05$) 时的静止代谢率 (图 2b)。因此, 24.0 ~ 30.0 °C 范围为中海拔地区高原鼠兔的热中性区。

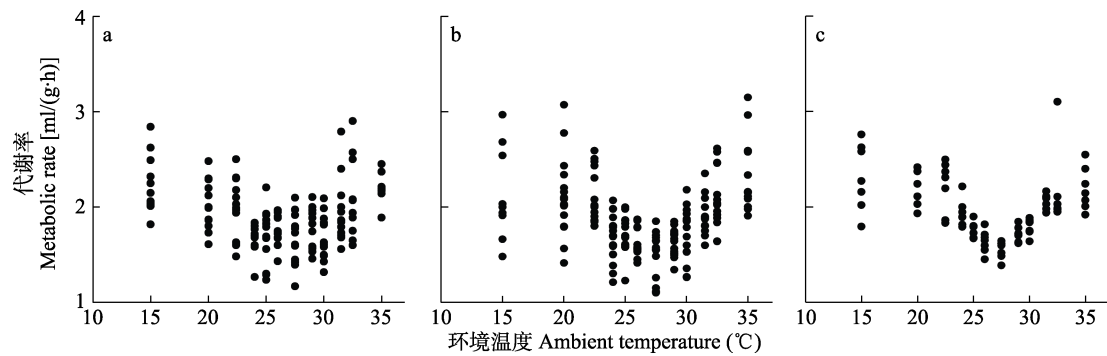


图 2 环境温度对不同海拔高原鼠兔代谢率的影响

Fig. 2 The effects of environmental temperatures on the metabolic rate of Plateau Pikas at different altitudes

a. 高海拔; b. 中海拔; c. 低海拔。

a. High altitude; b. Middle altitude; c. Low altitude.

低海拔地区高原鼠兔的静止代谢率在各环境温度点间亦存在显著不同 ($F_{13,132} = 32.96, P < 0.05$)。当环境温度由 25 °C 上升至 30 °C 时, 各温度组间高原鼠兔的静止代谢率无明显变化, 但显著低于环境温度为 24.0 °C ($P < 0.05$) 和 31.5 °C ($P < 0.05$) 时的静止代谢率 (图 2c)。因此, 25.0 ~ 30.0 °C 范围为低海拔地区高原鼠兔的热中性区。

2.3 体重与静止代谢率

高海拔和中海拔地区高原鼠兔体重显著高于低海拔地区 ($P < 0.05$, 图 3)。在热中性区温度范围内, 高原鼠兔的静止代谢率处于最低水平, 体重校正后高原鼠兔的静止代谢率, 高海拔地区为 (1.55 ± 0.36) ml/(g·h), 中海拔地区为 (1.47 ± 0.67) ml/(g·h), 低海拔地区为 (1.37 ± 0.35) ml/(g·h)。高海拔和中海拔地区高原鼠兔的静止代谢率显著高于低海拔地区高原鼠兔的静止代谢率 ($F = 3.499, P < 0.05$, 图 3)。

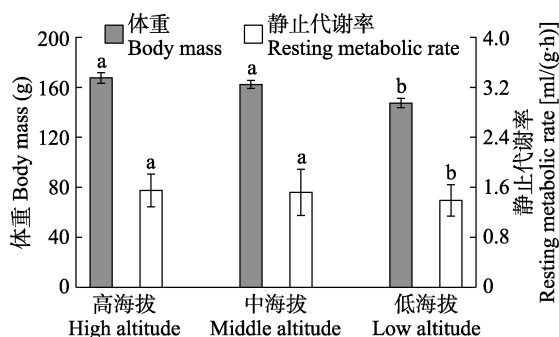


图 3 不同海拔高原鼠体重与静止代谢率的比较

Fig. 3 Comparisons of body weight and resting metabolic rate of Plateau Pikas at different altitudes

不同小写字母表示海拔间差异显著 ($P < 0.05$); 相同小写字母表示海拔间无显著差异 ($P > 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences among elevations ($P < 0.05$); same lowercase letters indicate have not significant difference among elevations ($P > 0.05$).

2.4 热传导率

环境温度 (T_a) 在 15 ~ 29 °C 内, 各海拔地区高原鼠兔热传导率最低且恒定, 平均值分

别为: 高海拔地区 (0.18 ± 0.09) ml/(g·h·°C)、中海拔地区 (0.19 ± 0.09) ml/(g·h·°C)、低海拔地区 (0.19 ± 0.08) ml/(g·h·°C)。高于 30 °C 时, 热传导率随环境温度 (T_a) 的升高而增加, 35 °C 时高原鼠兔的总热传导率, 高海拔地区为 (0.35 ± 0.05) ml/(g·h·°C)、中海拔地区 (0.39 ± 0.06) ml/(g·h·°C)、低海拔地区 (0.35 ± 0.03) ml/(g·h·°C) (图 4)。

3 讨论

本研究表明, 高海拔、中海拔与低海拔地区高原鼠兔分别在在环境温度为 25.0 ~ 32.5 °C、25.0 ~ 32.5 °C 和 22.5 ~ 32.5 °C 的范围内, 体温随环境温度的升高而升高。不同海拔地区高原鼠兔的热中性区范围存在差异, 高海拔、中海拔地区高原鼠兔的热中性区范围均为 24.0 ~ 30.0 °C, 低海拔地区高原鼠兔的热中性区范围为 25.0 ~ 30.0 °C, 高海拔和中海拔地区高原鼠兔的热中性区范围宽于低海拔地区。高海拔和中海拔地区高原鼠兔的静止代谢率显著高于低海拔地区, 高海拔与中海拔地区高原鼠兔的体重亦显著高于低海拔地区。各海拔地区高原鼠兔的热传导率值随环境温度的升高而升高。

3.1 热中性区

在环境温度变化过程中, 动物对寒冷的反应通常包括静止代谢率增加、热传导率降低和热中性区下临界温度点降低 (Soriano 2002, Liwanag et al. 2010)。在热中性区范围内动物的静止代谢率最低, 在热中性区范围以外, 动物为维持体温恒定, 代谢产热增加 (Doucette et al. 2008)。本文中, 低海拔的青海贵南地区高原鼠兔热中性区为 25.0 ~ 30.0 °C, 这与王德华等 (1993) 对青海贵南地区高原鼠兔热中性区的研究结果相符。高海拔地区高原鼠兔热中性区的下临界温度点低于低海拔地区, 这与低纬度地区鼯鼠 (*Cryptomys hottentotus*) 具有较低的热中性区下临界点和较宽的热中性区范围相一致 (Broekman et al. 2006)。关于低温或冬季寒冷环境下动物热中性区 (TNZ) 宽度和下

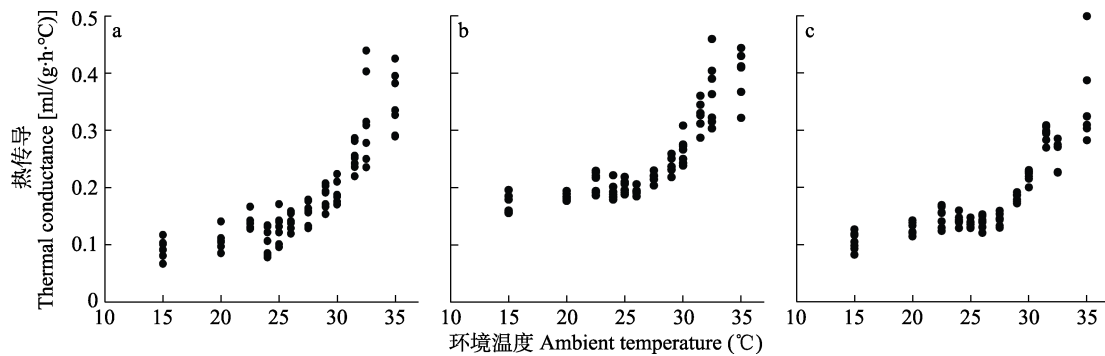


图 4 环境温度对不同海拔高原鼠兔热传导的影响

Fig. 4 The effects of environmental temperatures on the thermal conductance of Plateau Pikas at different altitudes

a. 高海拔; b. 中海拔; c. 低海拔。

a. High altitude; b. Middle altitude; c. Low altitude.

临界点的研究很多 (Gordon et al. 2012)。在高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*) 的研究中同样发现, 冬季高山姬鼠热中性区下临界点下移, 是高山姬鼠适应寒冷环境的重要策略 (朱万龙等 2016)。温度影响动物的产热调节, 寒冷地区的动物为应对寒冷的环境, 其热中性区的上下临界范围可能更为宽泛 (Wan et al. 2013)。较宽的热中性区范围意味着动物对环境变化的生理适应能力较强, 热中性区上下临界点的变化在环境温度变化时对动物的生存适应具有重要意义 (张振汉等 2007)。

3.2 静止代谢率与体重

随着海拔升高, 环境温度逐渐降低, 动物面临的生存条件更加苛刻 (Korner 2007)。随着环境温度变低, 实验低温组黑线仓鼠的静止代谢率和非颤抖性产热均高于实验低温组 (Chen et al. 2014)。来自高海拔地区的田鼠 *Iberomys cabreræ* 可以通过增加静止代谢率, 使其体温保持恒定 (Castellanos et al. 2015)。在低温环境中, 黑线仓鼠的能量摄入显著增加 (Zhou et al. 2015)。与对照相比, 低温驯化的小毛足鼠 (*Phodopus roborovskii*) 静止代谢率和非颤抖性产热均增加 (Chi et al. 2011)。长期栖息于温暖地区的鸟类, 其较低的静止代谢率能反映出鸟类较低的能量消耗, 这可能与

其较慢的生活节律和较低的繁殖投入有关 (Wiersma et al. 2007), 相反, 长期生活于寒冷地区的鸟类, 其较高的静止代谢率可能与低温和高繁殖投入相关 (Liu et al. 2004)。高原鼠兔的体重、三碘甲状腺原氨酸含量、肝组织中中线粒体蛋白含量和环氧化酶活性随海拔升高而显著增加, 表明动物的代谢水平可能增加 (王建梅 2006)。本研究表明, 高原鼠兔的静止代谢率随海拔的升高显著增加, 与上述研究结果相符。研究表明, 动物的静止代谢率存在季节性差异 (Patterson 1984), 这可能与温度有关, 在冬季环境温度较低时, 较高的静止代谢率有利于动物更好地生存 (李晓婷等 2011)。本研究中, 高海拔地区高原鼠兔的静止代谢率显著高于低海拔地区, 这与谭春桃等 (2020) 的结论一致, 但其测得的静止代谢率均低于本研究, 可能是由于本实验测定于 12 月份, 而谭春桃等 (2020) 的实验测定于 9 月份, 表明高原鼠兔可以通过调整代谢率等适应环境温度的变化。

影响代谢率的因素很多, 诸如体重、气候、食性与活动性等 (宋志刚等 2002)。已有研究表明, 低温刺激会导致高原鼠兔的代谢率增加 (Wang et al. 1999)。高海拔地区低氧分压加剧了对动物的影响, 氧气的可利用性降低 (张

剑搏等 2019), 动物需要增加能量需求来为细胞呼吸提供足够的氧气 (Timonin et al. 2011)。体重是动物能量储备最直接的指标 (Swanson et al. 2017), 例如鸟类的代谢率与体重相关 (McNab et al. 2009), 在仓鼠亚科动物中也发现体重与代谢率之间显著的相关性 (Bozinovic 1992), 而 Fristoe 等 (2015) 研究发现, 静止代谢率等生理参数与体重无关。本文中, 高海拔与中海拔地区高原鼠兔的体重显著高于低海拔地区。动物体重的增加有利于减少动物个体热量损失, 增加其耐寒能力 (Haim et al. 1993)。体重的增加会降低相对动物表面积与体积的比率, 减少热量损失, 降低生存成本 (Aschoff 1981)。

3.3 体温与热传导率

动物体温是通过调节代谢率和热传导率等维持基本恒定, 并依赖于代谢产热和体表散热的平衡 (Lin 2010)。本文中, 高海拔、中海拔与低海拔地区高原鼠兔的体温分别在 25.0 ~ 32.5 °C、25.0 ~ 32.5 °C 和 22.5 ~ 32.5 °C 的环境温度范围内, 随环境温度的升高而升高。这与王祖望等 (1979) 和王德华等 (1993) 在贵南和海北对高原鼠兔体温随环境温度变化的研究结果基本一致。热中性区以下 (22.5 °C) 高原鼠兔的体温上升趋势基本平缓, 受环境温度 (T_a) 的影响较小, 热中性区以上 (32.5 °C) 高原鼠兔体温随环境温度的升高而升高, 尤其是上临界温度以上, 体温急剧增加。本研究中, 高海拔地区高原鼠兔在环境温度 32.5 °C 条件下逐渐出现死亡情况, 其他两个海拔地区高原鼠兔亦在 35 °C 条件下出现死亡, 表明长期栖息于高原寒冷环境下的高原鼠兔可能耐热性更差, 或者高原鼠兔能够适应长期寒冷环境。本研究中, 在 20 ~ 26 °C 的室温条件下高原鼠兔的体温均维持在 38 °C 左右, 从而降低了体温与环境温度的差值, 以更好地适应外界环境。从热传导率角度来说, 高原地区高原鼠兔较低的热传导率更利于其储存热量 (战新梅等 2005)。

环境温度影响动物的热传导率, 为了保持

热稳定性和恒定的体温, 动物的热传导率在低温下较低, 在高温下增加, 以消散多余的热量 (Schmidt-Nielsen 1997)。例如, 从低海拔地区捕获的加卡利亚仓鼠 (*P. sungorus*) 的热传导率更高 (Geiser et al. 2016)。本文中, 高海拔地区高原鼠兔的热传导率略低于低海拔地区, 当环境温度升高时, 动物的热传导率也随之升高, 从而达到散热的目的; 相反, 当环境温度下降时, 热传导率也随之下降并达到较好的隔热性能, 这表明低热导率在高原鼠兔适应高海拔低温环境中起着重要作用。

综上所述, 高海拔地区高原鼠兔比低海拔地区的个体具有更高静止代谢率、较低热传导率、较宽热中性区范围等生理特征。这些特征表明, 长期栖息于不同海拔寒冷地区的高原鼠兔进化出了独特的生理适应对策。了解动物在不同海拔栖息地的生存策略, 将有助于更好地理解动物在生理和生活史对策上的进化。

参 考 文 献

- Aschoff J. 1981. Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 69(4): 611-619.
- Benson A S, Dantzer B, Stricker G, et al. 2016. Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(9): 2532-2537
- Bligh J, Johnson K G. 1973. Glossary of terms for thermal physiology. *Journal of Applied Physiology*, 35(6): 941-961.
- Boratynski J S, Jefimov M, Wojciechowski M S. 2017. Individual differences in the phenotypic flexibility of basal metabolic rate in *Siberian hamsters* are consistent on short and long-term timescales. *Physiological and Biochemical Zoology*, 90(2): 139-152.
- Bozinovic F. 1992. Rate of basal metabolism of grazing rodents from different habitats. *Journal of Mammalogy*, 73(2): 379-384.
- Broekman M, Bennett N C, Jackson C R, et al. 2006. Mole-rats from higher altitudes have greater thermoregulatory

- capabilities. *Physiology & Behavior*, 89(5): 750–754.
- Brunhoff C, Galbreath K E, Fedorov V B, et al. 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology*, 12(4): 957–968.
- Castellanos F E, Garcia P R, Gisbert J, et al. 2015. Intraspecific variation in the energetics of the *Cabrera vole*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 190(8): 32–38.
- Chen K X, Wang C M, Wang G Y, et al. 2014. Energy budget, oxidative stress and antioxidant in striped hamster acclimated to moderate cold and warm temperatures. *Journal of Thermal Biology*, 44(6): 35–40.
- Chi Q S, Wang D H. 2011. Thermal physiology and energetics in male desert hamsters (*Phodopus roborovskii*) during cold acclimation. *Journal of Comparative Physiology B*, 181(1): 91–103.
- Doucette L I, Geiser F. 2008. Seasonal variation in thermal energetics of the Australian owl-nightjar (*Aegotheles cristatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 151(4): 615–620.
- Friedrich J, Wiener P. 2020. Selection signatures for high - altitude adaptation in ruminants. *Animal Genetics*, 51(2): 157–165.
- Fristoe T S, Burger J R, Balk M A. 2015. Metabolic heat production and thermal conductance are mass-independent adaptations to thermal environment in birds and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(52): 15934–15939.
- Geiser F, Gasch K, Bieber C, et al. 2016. Basking hamsters reduce resting metabolism, body temperature and energy costs during rewarming from torpor. *Journal of Experimental Biology*, 219(14): 2166–2172.
- Gordon C J. 2012. Thermal physiology of laboratory mice: defining thermoneutrality. *Journal of Thermal Biology*, 37(8): 654–685.
- Haim A, Izhaki I. 1993. The ecological significance of resting metabolic-rate and nonshivering thermogenesis for rodents. *Journal of Thermal Biology*, 18(2): 71–81.
- Haupt M, Bennett N C, Oosthuizen M K. 2017. Locomotor activity and body temperature patterns over a temperature gradient in the Highveld mole-rat (*Cryptomys hottentotus pretoriae*). *PLoS One*, 12(1): 169–644.
- Healy K, McNally L, Ruxton G D, et al. 2013. Metabolic rate and body size are linked with perception of temporal information. *Animal Behaviour*, 86(4): 685–696.
- IUPS Thermal Commission. 1987. Glossary of terms for thermal physiology. *European Journal of Physiology*, 410(6): 567–587.
- Jose V. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. *Biochemistry and Molecular Biology Education*, 30(3): 215–216.
- Korner C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11): 569–574.
- Lai C H, Smith A T. 2003. Keystone status of Plateau Pikas (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds. *Biodiversity & Conservation*, 12(9): 1901–1912.
- Lin L. 2010. Metabolism and thermoregulation in crested mynas (*Acridotheres cristatellus*). *Chinese Journal of Zoology*, 45(5): 47–53.
- Liu J S, Wang D H, Wang Y, et al. 2004. Energetics and thermoregulation of the *Carpodacus roseus*, *Fringilla montifringilla* and *Acanthis flammea*. *Acta Zoologica Sinica*, 50(3): 357–363.
- Liwanag H E. 2010. Energetic costs and thermoregulation in northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) pups: the importance of behavioral strategies for thermal balance in furred marine mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(6): 889–910.
- Lovegrove B G. 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *Journal of Comparative Physiology B*, 173(2): 87–112.
- McKechnie A E, Chetty K, Lovegrove B G. 2003. Phenotypic flexibility in the basal metabolic rate of laughing doves: responses to short-term thermal acclimation. *Journal of Experimental Biology*, 210(1): 97–106.
- McNab B K. 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation. *Journal of Experimental Biology*, 53(2): 329–348.
- McNab B K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*,

- 151(1): 5–28.
- McNab B K. 2009. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(1): 22–45.
- McNab B. K. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology*, 53(2): 145–156.
- McNab B. K. 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 63(1): 25–54.
- Mineo P M, Cassell E A, Roberts M E. 2012. Chronic cold acclimation increases thermogenic capacity, non-shivering thermogenesis and muscle citrate synthase activity in both wild-type and brown adipose tissue deficient mice. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 161(4): 395–400.
- Olanrewaju H A, Purswell J L, Collier S D, et al. 2013. Interactive effects of photoperiod and light intensity on blood physiological and biochemical reactions of broilers grown to heavy weights. *Poultry Science*, 92(4): 1029–1039.
- Pan Y, Zhang L, Lin C, et al. 2015. Influence of flow velocity on motor behavior of sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Physiology & Behavior*, 144(2): 52–59.
- Patterson J W. 1984. The influence of temperature, sexual condition, and season on the metabolic rate of the lizard *Psammodromus hispanicus*. *Journal of Comparative Physiology B*, 154(3): 311–316.
- Richardson C S, Heeren T, Kunz T H. 2018. Seasonal and sexual variation in metabolism, thermoregulation, and hormones in the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 91(1): 705–715.
- Riek A, Geiser F. 2013. Allometry of thermal variables in mammals: consequences of body size and phylogeny. *Biological Reviews*, 88(3): 564–572.
- Schmidt-Nielsen K. 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. New York: Cambridge University Press, 169–214
- Smith A T, Xie Y, Hoffmann R S, et al. 2010. *A Guide to the Mammals of China*. Princeton: Princeton University Press.
- Soriano P J, Ruiz A, Arends A. 2002. Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean cloud forests. *Journal of Mammalogy*, 83(2): 445–457.
- Swanson D L, McKechnie A E, Vezina F. 2017. How low can you go? An adaptive energetic framework for interpreting basal metabolic rate variation in endotherms. *Journal of Comparative Physiology B*, 187(8): 1039–1056.
- Swanson D, Zhang Y, Liu J S, et al. 2014. Relative roles of temperature and photoperiod as drivers of metabolic flexibility in dark-eyed juncos. *Journal of Experimental Biology*, 217(6): 866–875.
- Tanner E P, Elmore R D, Fuhlendorf S D. 2017. Extreme climatic events constrain space use and survival of a ground-nesting bird. *Global Change Biology*, 23(5): 1832–1846.
- Thompson S D, Ono K A, Oftedal O T, et al. 1987. Thermoregulation and resting metabolic rate of California sea lion (*Zalophus californianus*) pups. *Physiological Zoology*, 60(6): 730–736.
- Tickle P G, Hutchinson J R, Codd J R. 2018. Energy allocation and behaviour in the growing broiler chicken. *Scientific Reports*, 8(1): 1–13.
- Timonin M E, Carriere C J, Dudysh A D, et al. 2011. Individual differences in the behavioural responses of meadow voles to an unfamiliar environment are not correlated with variation in resting metabolic rate. *Journal of Zoology*, 284(3): 198–205.
- Wan L Z, Zheng K W, Lin Z, et al. 2013. Metabolism, thermoregulation and evaporative water loss in the Chaotung Vole (*Eothenomys olitor*) in Yunnan-Kweichow Plateau in summer. *Journal of Thermal Biology*, 38(6): 318–323.
- Wang D, Sun R, Wang Z, et al. 1999. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in Plateau Pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 169(1): 77–83.
- Wen J, Qiao Q, Zhao Z. 2019. Effects of thyroid hormones and cold acclimation on the energy metabolism of the striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Journal of Comparative Physiology B*, 189(1): 153–165.
- Wiersma P, Munoz-Garcia A, Walker A, et al. 2007. Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(22): 9340–9345.
- Yaskin V A. 2011. Seasonal changes in hippocampus size and spatial behaviour in mammals and birds. *Biology Bulletin Reviews*,

- 72(1): 27–39.
- Zhang L, Liu P, Zhu W. 2012. Variations in thermal physiology and energetics of the tree shrew (*Tupaia belangeri*) in response to cold acclimation. *Journal of Comparative Physiology B*, 182(1): 167–176.
- Zheng W H, Liu J S, Jiang X H, et al. 2008. Seasonal variation on metabolism and thermoregulation in Chinese bulbul. *Journal of Thermal Biology*, 33(6): 315–319.
- Zhou S S, Cao L L, Xu W D, et al. 2015. Effect of temperature on oxidative stress, antioxidant levels and uncoupling protein expression in striped hamsters. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 189(7): 84–90.
- 崔志强, 刘新宇, 宋士一, 等. 2019. 狭颅田鼠的代谢特征及体温调节. *兽类学报*, 39(3): 295–301.
- 李晓婷, 朱万龙, 刘鑫, 等. 2011. 中缅树鼩能量代谢的季节变化. *兽类学报*, 31(3): 291–298.
- 林琳, 王丽华, 柳劲松. 2010. 八哥的代谢产热特征及体温调节. *动物学杂志*, 45(5): 47–53.
- 马玲玲. 2012. 青海省拉脊山地区植物群落结构、植被生产力及土壤因子对海拔梯度变化的响应. 青海: 青海师范大学硕士学位论文, 7–8.
- 宋志刚, 王德华. 2002. 哺乳动物基础代谢率的主要影响因素. *兽类学报*, 22(1): 53–60.
- 谭春桃, 余义博, 姜占萍, 等. 2020. 不同海拔地区高原鼠兔探究性和静止代谢率的差异. *兽类学报*, 40(1): 27–36.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1993. 高原鼠兔蒸发失水的地位及热能调节. *兽类学报*, 13(2): 104–113.
- 王德华, 杨明, 刘全生, 等. 2009. 小型哺乳动物生理生态学研究及进化思想. *兽类学报*, 29(4): 343–351.
- 王建梅. 2006. 青藏高原高原鼠兔和根田鼠能量代谢, 产热能力和体重的季节性调节及其影响因素. 青海: 中国科学院西北高原生物研究所博士学位论文, 78–87.
- 王玉山, 王德华, 王祖望. 2001. 高原鼠兔和根田鼠的最大代谢率. *动物学报*, 47(6): 601–608.
- 王祖望, 曾缙祥, 韩永才. 1979. 高原鼠兔和中华鼯鼠气体代谢的研究. *动物学报*, 25(1): 75–85.
- 吴广厚, 邢生惠, 赵久渊, 等. 2018. 基于气候适宜度的贵南小油菜发育期预报. *农业灾害研究*, 8(4): 38–40.
- 战新梅, 王德华. 2005. 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*, 24(2): 62–69.
- 张剑搏, 丁学智, 李晨, 等. 2019. 高原土著动物适应性进化的研究进展. *畜牧兽医学报*, 50(9): 1723–1736.
- 张宇欣, 李育, 朱耿睿. 2019. 青藏高原海拔要素对温度、降水和气候型分布格局的影响. *冰川冻土*, 41(3): 505–515.
- 张振汉, 程富华, 于洪川. 2007. 不同温度对小鼠能量代谢的影响. *农业科学研究*, 28(3): 18–20.
- 周扬, 徐维新, 张娟, 等. 2017. 2013–2015年青藏高原玛多地区两次动态融雪过程及其与气温关系对比分析. *自然资源学报*, 32(1): 101–113.
- 朱万龙, 孙舒然, 陈金龙, 等. 2016. 高山姬鼠热中性区和蒸发失水的季节性差异. *生物学杂志*, 33(1): 57–61.