

# 中缅树鼩体温、代谢率和蒸发失水日节律

黄春梅<sup>①</sup> 胡黎娅<sup>②</sup> 杨盛昌<sup>①</sup> 朱万龙<sup>①</sup> 李晓婷<sup>①</sup> 蔡金红<sup>①</sup> 王政昆<sup>①\*</sup>

① 云南师范大学生命科学学院 昆明 650500; ② 云南昆明肿瘤医院检验科 昆明 650118

**摘要:**为研究中缅树鼩(*Tupaia belangeri*)体温、代谢率和蒸发失水的日节律变化,采用植入式体温计测定了中缅树鼩24 h的体温,以及24 h中4个时间段(05:00~07:00时、11:00~13:00时、17:00~19:00时和23:00~01:00时)热中性区(30℃)的静止代谢率(RMR)、非颤抖性产热(NST)和蒸发失水(EWL)。结果显示,中缅树鼩的体温具有日节律变化,最高值和最低值分别出现在11:00时和03:00时,各为(39.45±0.26)℃和(36.34±0.24)℃;静止代谢率、非颤抖性产热和蒸发失水在4个时间段都有显著差异,表现出显著的日节律变化,代谢率在23:00~01:00时最大,O<sub>2</sub>含量为(2.58±0.04) ml/(g·h),在11:00~13:00时最小,O<sub>2</sub>含量为(2.28±0.09) ml/(g·h);非颤抖性产热在05:00~07:00时最大,O<sub>2</sub>含量为(3.08±0.14) ml/(g·h),在11:00~13:00时最小,O<sub>2</sub>含量为(2.69±0.63) ml/(g·h);蒸发失水在17:00~19:00时最大,失水量为(3.60±0.31) mg/(g·h)。结果表明,体温的日节律变化主要与环境温度的日节律变化和下午出窝取食活动性增强有关;当夜晚环境温度相对较低的时候,通过增强静止代谢率和非颤抖性产热来增加产热,而白天环境温度相对较高的时候,通过增强蒸发失水散热来调节体温。

**关键词:**中缅树鼩;体温;代谢率;蒸发失水

中图分类号:Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2012)02-127-09

## Circadian Rhythms of Body Temperature, Metabolic Rates and Evaporative Water Loss in *Tupaia belangeri*

HUANG Chun-Mei<sup>①</sup> HU Li-Ya<sup>②</sup> YANG Sheng-Chang<sup>①</sup> ZHU Wan-Long<sup>①</sup> LI Xiao-Ting<sup>①</sup>  
CAI Jin-Hong<sup>①</sup> WANG Zheng-Kun<sup>①\*</sup>

① School of Life Sciences Yunnan Normal University, Kunming 650500;

② Department of Clinical Laboratory of Kunming Tumour Hospital of Yunnan, Kunming 650118, China

**Abstract:** To study daily rhythms of body temperature, metabolic rates and evaporative water loss of *Tupaia belangeri*, we took measurements on body temperature (T<sub>b</sub>) for 24 h by implanting thermometer into their body. We also measured rest metabolic rate (RMR), nonshivering thermogenesis (NST) and evaporative water loss (EWL) in 4 periods of 05:00–07:00, 11:00–13:00, 17:00–19:00 and 23:00–01:00 within 24 h. The body temperature showed a change in circadian rhythm with a maximum and minimum value of 39.45±0.26℃ and 36.34±0.24℃ at 11:00 and 03:00, respectively. The value of NST, RMR and EWL taken in the four periods within 24 h also significantly varied and exhibited a circadian rhythm. The minimum value of

**基金项目** 国家自然科学基金项目(No. 31071925),云南省教育厅科研基金项目(No. ZD2009007,2011J065),云南省应用基础研究计划项目(No. 2011FZ082,2008ZC043M);

\* 通讯作者, E-mail: wzk\_930@yahoo.com.cn;

**第一作者介绍** 黄春梅,女,硕士研究生;研究方向:动物生理生态学;E-mail: hcm\_36@163.com。

收稿日期:2011-10-08,修回日期:2012-01-04

RMR<sub>TNZ</sub> was  $2.28 \pm 0.09$  ml/(g·h) at 11:00 – 13:00 and maximum value was  $2.58 \pm 0.04$  ml/(g·h) occurred at 23:00 – 01:00; the highest value of NST occurred at 05:00 – 07:00 valued at  $3.08 \pm 0.14$  ml/(g·h) and the lowest value was  $2.69 \pm 0.06$  ml/(g·h) exhibited at period of 11:00 – 13:00; The maximum value of EWL was taken at 17:00 – 19:00 with  $3.60 \pm 0.31$  mg/(g·h). The body temperature variation was varied with change of ambient temperature and with the activeness of the animal in the different period in the 24 h rhythm. The RMR and NST was increase in the night when the ambient temperature was decrease. The animal adjusted their body temperature by increasing EWL in the day.

**Key words:** *Tupaia belangeri*; Body temperature; Metabolic rates; Evaporative water loss

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<sup>[1]</sup>。地球上的光照、温度等生态因子都具有明显的周期性,由于地球自转引起白昼和黑夜的交替,形成昼夜节律,昼夜节律影响哺乳动物的生理和行为等方面,如醒睡周期、心血管活性、内分泌系统、体温、肾活性、胃肠道生理和肝代谢<sup>[2]</sup>。动物的昼夜节律是一种复杂的生物学现象,是其对各种环境条件昼夜变化的综合性适应,其中体温的昼夜变化是研究昼夜节律的重要指标<sup>[3]</sup>。体温的日节律依赖于产热和散热能力的动态变化,这两个参数都具有各自的节律性<sup>[4]</sup>,且相互影响<sup>[5-6]</sup>。小型哺乳动物体温会受到环境、自身生理及行为的影响,通常以 1 d 为周期出现一定的节律性变化<sup>[7-10]</sup>,如社田鼠 (*Microtus socialis*)<sup>[11]</sup>、纹鼠 (*Rhabdomys pumilio*)<sup>[12]</sup>、大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 和高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*)<sup>[13]</sup>,每一次的波动可保持 2 ~ 6 h 的稳定<sup>[10]</sup>。罗谦等<sup>[13]</sup>研究了大绒鼠和高山姬鼠体温的日节律变化,发现同域分布的不同物种体温的日节律变化无种间差异。

基础代谢率(basal metabolic rate, BMR)是动物维持正常生理活动状态的最低能量消耗,是动物在清醒时维持身体各项基本功能所需的最小能量值,反映了不同物种不同个体的能量消耗水平<sup>[14]</sup>。在寒冷环境中,非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)是小型哺乳动物体温调节的主要方式<sup>[15]</sup>。Gełbczyński 等研究了黄喉姬鼠(*A. flavicollis*)最大产热能力的

日节律变化,发现 NST 对体温的日节律变化比活动性对其变化影响更大<sup>[10]</sup>。蒸发失水对于动物热量平衡起着主要的作用<sup>[16]</sup>,国内关于小型哺乳动物的蒸发失水的研究较多<sup>[17-22]</sup>。

中缅树鼯(*Tupaia belangeri*)属攀鼯目(Scandentia)树鼯科(Tupauidae),为东洋界特有的小型哺乳动物。在我国主要分布于云南、四川西南部、贵州西南、广西南部及海南岛。中缅树鼯为昼行性动物,以黎明和黄昏时最为活跃,夜间活动较少<sup>[23]</sup>。本研究以中缅树鼯为研究对象,探讨其体温、蒸发失水和代谢率的日节律变化及能量储备对其夜间能量消耗的影响及其适应意义。

## 1 材料与方法

**1.1 实验动物** 中缅树鼯捕自昆明禄劝县灌丛,北纬  $25^{\circ}26' \sim 26^{\circ}22'$ ,东经  $102^{\circ}13' \sim 102^{\circ}57'$ ,海拔 1 679 m。昆明地处滇中高原北部,属北亚热带高原气候,年平均温度  $15.6^{\circ}\text{C}$ ;最热月(7月)平均气温  $19.8^{\circ}\text{C}$ ;最冷月(1月)为  $7.8^{\circ}\text{C}$ <sup>[24]</sup>。该地区地质地貌复杂,地表起伏较大气温垂直变化明显,年温差较小,但是日温差较大。

实验动物捕回后于云南师范大学生命科学学院动物实验室单笼室温饲养(饲养笼规格,长×宽×高为 200 mm×300 mm×400 mm),光照条件为 12L:12D,根据邹如金等<sup>[25]</sup>的报道,配制中缅树鼯饲料。所有实验动物均为成年非繁殖期雄性个体,体重差异不显著( $t = 0.948$ ,  $P > 0.05$ ),根据预实验确定每日能量需求,并以每日能量需求的 130% 作为投食量。实验在 2010 年 12 月份进行。

## 1.2 实验处理

处理 1: 动物捕回适应 1 周后进行实验。将 36 只中缅树鼩体内植入体温计 Thermochron iButtons<sup>®</sup> (Dallas Semiconductor, Texas, USA)<sup>[26]</sup>, 动物体温日节律测定的环境温度为室温(图 1), 体温计记录间隔设定为 30 min。先将 iButtons 用丝线(已消毒)拴住, 放入刚溶解的石蜡中, 然后取出, 反复几次, 最后剪断丝线。手术

前, 将手术器械用酒精消毒, 用动物麻醉剂(丙泊酚注射液, Fresenius Kabi AB Co.) 将动物充分麻醉, 使用碘伏对动物腹中线处消毒, 在消毒处切开皮肤和肌肉, 将 iButtons 放入腹腔后, 切口用手术线缝合, 再对伤口处进行消毒处理, 手术后动物需恢复 3 周<sup>[27]</sup>。实验结束后将 iButtons 取出, 导出记录的体温数据, 选取和测定代谢率同一天的 24 h 数据作图, 作为体温的日节律变化。

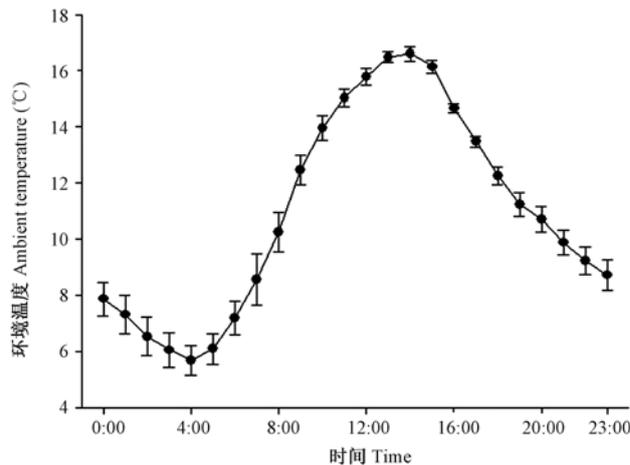


图 1 环境温度的日变化 (Mean ± SE)

Fig. 1 The daily variation of ambient temperature

处理 2: 将没有植入体温计的另外 24 只中缅树鼩随机分成 4 组, 每组 6 只, 测定早(05:00 ~ 07:00 时)、中午(11:00 ~ 13:00 时)、下午(17:00 ~ 19:00 时)、晚(23:00 ~ 翌日 01:00 时) 4 个时段(每组动物测定 1 个时段) 动物在 30°C (热中性区)<sup>[24]</sup> 的静止代谢率、注射去甲肾上腺素(norepinephrine, NE) 后的非颤抖性产热和蒸发失水。

**1.3 静止代谢率 (rest metabolic rate, RMR) 和非颤抖性产热测定** 在室内采用开放式呼吸仪 (ADML870 型, 澳大利亚生产) 测定耗氧量, 用气体分析仪 (ADML206 型, 澳大利亚生产) 进行气体分析; 用 SPX-300 型人工气候箱 (上海博迅医疗设备厂生产) 将呼吸室的温度控制为 (30.0 ± 0.5) °C。呼吸室容积为 760 ml, 进入呼吸室的气体流量为 200 ml/min。依 Hill 的方法计算代谢率<sup>[28]</sup>。实验动

物进入呼吸室后适应 60 min, 实验过程不少于 2 h, 选取 10 个连续稳定的最低值来计算静止代谢率。

测定 RMR 后, 皮下注射去甲肾上腺素 (NE), 用 ADML870 型开放式呼吸仪测定动物在 30°C 下的非颤抖性产热 (NST)。用浓度梯度法确定 NE 注射剂量为体重的 0.8 mg/kg。NST 测定 60 min, 选取最大持续耗氧量作为动物的 NST<sup>[29]</sup>。

**1.4 蒸发失水 (evaporative water loss, EWL) 测定** 在测定实验动物静止代谢率的同时测定 EWL, 等 RMR 出现稳定值后, 将已预先称重 (精确至 0.1 mg) 的盛有干燥硅胶的 U 型管接在呼吸室后面, 测定蒸发失水 30 min, 实验前后干燥剂的重量差即为 EWL。统计分析时, 去除在测定期间动物有排尿现象的实验数据。

**1.5 代谢水产生和蒸发失水的比率 (metabolic water production/evaporative water loss, MWP/EWL)** MWP/EWL 是评价啮齿动物水利用效率的一个重要指标<sup>[30]</sup>。MWP 按消耗 1 ml O<sub>2</sub> 相当于 0.62 mg 代谢水换算<sup>[31]</sup>。

**1.6 数据处理** 利用 SPSS 16.0 统计软件包进行相关统计处理,日节律体温、RMR、NST、EWL 用 One-way ANOVA 分析,组间差异性用多重比较 (Duncan) 分析。结果均以平均值 ± 标准误 (Mean ± 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 体温的日节律变化** 一天内,中缅树鼩的体温具有节律性波动,变化差异极显著 ( $P < 0.01$ ),平均体温为  $(37.82 \pm 0.06) ^\circ\text{C}$ 。中缅树鼩 11:00 时体温 ( $T_b$ ) 最高,为  $(39.45 \pm 0.26) ^\circ\text{C}$ ,在 03:00 时体温 ( $T_b$ ) 最低,为  $(36.34 \pm 0.24) ^\circ\text{C}$  (图 2)。

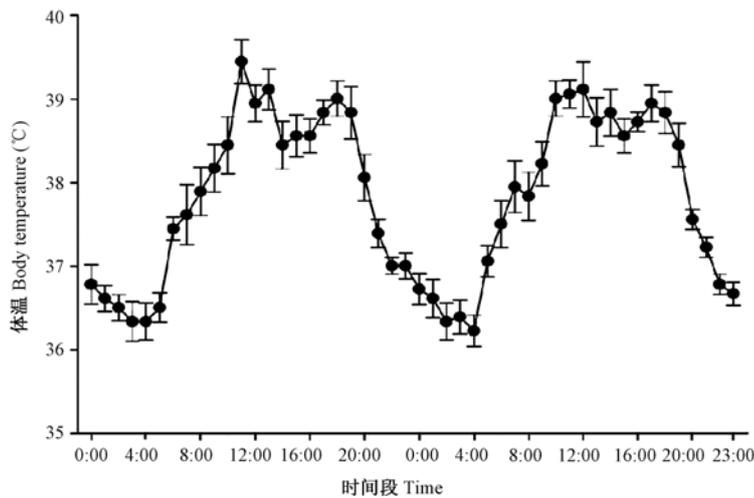


图 2 中缅树鼩体温的日变化 (Mean ± SE,  $n = 36$ )

Fig. 2 The variation of body temperatures in different time interval of the day in *Tupaia belangeri*

### 2.2 静止代谢率和非颤抖性产热的日变化

在热中性区内 (TNZ),中缅树鼩的静止代谢率在中午 (11:00 ~ 13:00 时) 最小, O<sub>2</sub> 含量为  $(2.28 \pm 0.09) \text{ ml}/(\text{g}\cdot\text{h})$ ; 到晚上 (23:00 ~ 01:00 时) 增加至最大值, O<sub>2</sub> 含量为  $(2.58 \pm 0.04) \text{ ml}/(\text{g}\cdot\text{h})$  (图 3); 中缅树鼩静止代谢率在一天内的 4 个时段差异显著 ( $F = 3.468, P < 0.05, n = 24$ ), 表现出显著的日节律变化。

中缅树鼩非颤抖性产热在中午 (11:00 ~ 13:00 时) 最小, O<sub>2</sub> 含量为  $(2.69 \pm 0.63) \text{ ml}/(\text{g}\cdot\text{h})$ ; 随后逐渐增加, 到早上 (05:00 ~ 07:00 时) 达到最大, O<sub>2</sub> 含量为  $(3.08 \pm 0.14) \text{ ml}/(\text{g}\cdot\text{h})$  (图 4)。中缅树鼩非颤抖性产热在一天内的 4 个时段差异显著 ( $F = 4.489, P < 0.05, n = 24$ ), 也表现出显著的日节律变化。

### 2.3 蒸发失水的日节律变化

中缅树鼩的蒸发失水 (EWL) 在 24 h 内出现明显节律性波动 ( $F = 3.485, P < 0.05, n = 24$ )。EWL 在 17:00 ~ 19:00 时达到最大值, 失水量为  $(3.60 \pm 0.31) \text{ mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$  (图 5), 显著高于 05:00 ~ 07:00 时 ( $F = 3.485, P < 0.05, n = 12$ ), 极显著高于 23:00 ~ 01:00 时 ( $F = 3.485, P < 0.01, n = 12$ )。

中缅树鼩的 MWP/EWL 在 24 h 内出现明显节律性波动 ( $F = 3.807, P < 0.05, n = 24$ ), 在 17:00 ~ 19:00 时其值最低 (图 6), 显著低于 05:00 ~ 07:00 时的 MWP/EWL 值 ( $F = 3.807, P < 0.05, n = 12$ ), 极显著低于 23:00 ~ 01:00 时的 MWP/EWL 值 ( $F = 3.807, P < 0.01, n = 12$ )。

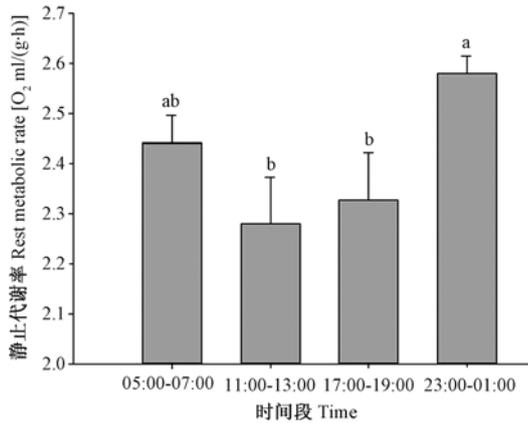


图3 不同时段下中缅树鼩静止代谢率的变化 (Mean ± SE, n = 24)

Fig. 3 The variation of rest metabolic rate in different time interval of the day in *Tupaia belangeri*

图上的字母不同表示差异显著。

Significant differences between times are indicated by different superscript letters.

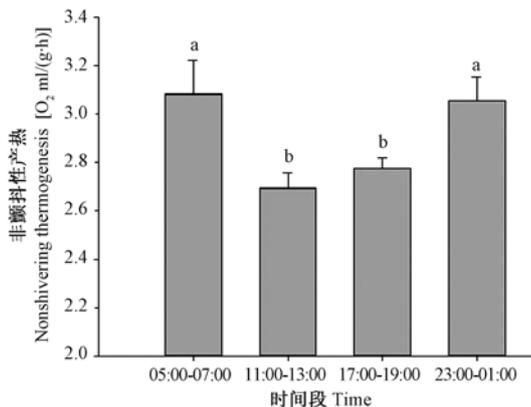


图4 不同时段下中缅树鼩非颤抖性产热的变化 (Mean ± SE, n = 24)

Fig. 4 The variation of nonshivering thermogenesis in different time interval of the day in *Tupaia belangeri*

图上的字母不同表示差异显著。

Significant differences between times are indicated by different superscript letters.

### 3 讨论

**3.1 体温的日节律变化** 在寒冷环境条件下, 内温动物需要适当的策略和有效的体温调节机制来维持生存, 这对于小型哺乳动物尤为重要,

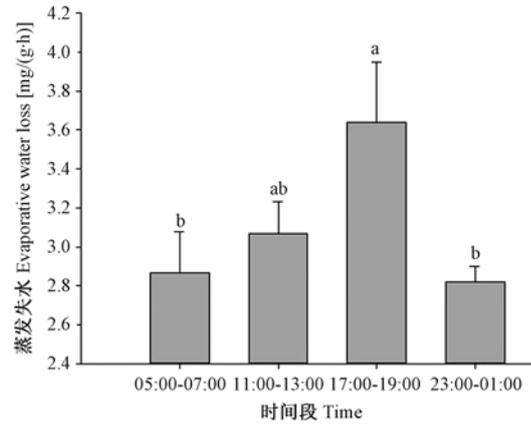


图5 不同时段下中缅树鼩蒸发失水的变化 (Mean ± SE, n = 24)

Fig. 5 The variation of EWL in different time interval of the day in *Tupaia belangeri*

图上的字母不同表示差异显著。

Significant differences between times are indicated by different superscript letters.

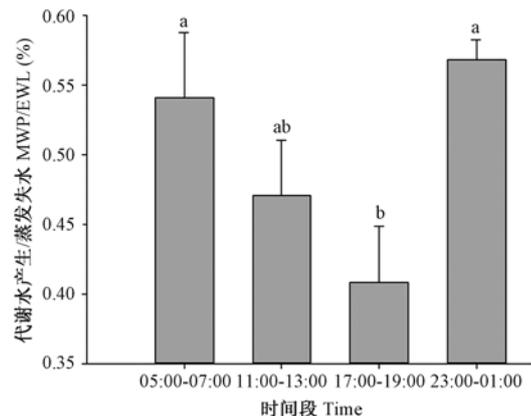


图6 不同时段下中缅树鼩代谢水产生和蒸发失水比率的变化 (Mean ± SE, n = 24)

Fig. 6 The variation of MWP/EWL in different time interval of the day in *Tupaia belangeri*

图上的字母不同表示差异显著。

Significant differences between times are indicated by different superscript letters.

因为小型哺乳动物具有较大的相对体表面积<sup>[32]</sup>。体温的波动可能代表了动物在不同时段的活动性<sup>[33]</sup>。中缅树鼩 11:00 时体温最高, 为 (39.45 ± 0.26) °C, 在 03:00 时体温最低, 为 (36.34 ± 0.24) °C, 平均体温为 (37.82 ±

0.06)℃。中缅树鼩的体温呈现白天高、夜晚低的趋势,并且在白天出现了2个峰值,在上午11:00时达到第一个高峰,随后逐渐降低,在18:00时左右出现第二个高峰。而Gębczyński等对黄喉姬鼠的研究发现,其体温的日节律也出现了多个峰值,这种变化与其活动性有关<sup>[10]</sup>。Hasler等研究发现,中缅树鼩每天太阳升起前0.5 h开始活动,至07:00时达第一个高峰,随后活动减少,大约在下午17:00时左右出现第二个高峰<sup>[34]</sup>。说明中缅树鼩体温的日节律变化可能与其活动性有一定的关系。

低温环境是引起动物体温降低的重要因素之一,许多小型哺乳动物通常在低温条件下利用降低体温作为一种节省能量的生存对策,如北方小沙鼠(*Gerbillus campestris*)<sup>[35]</sup>、大绒鼠<sup>[36]</sup>、高山姬鼠<sup>[37]</sup>和中缅树鼩<sup>[38]</sup>。根据禄劝气象站所提供的气象资料显示,禄劝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。分布于该地区的中缅树鼩要面临白天的相对高温和晚上的寒冷胁迫以及日气温变化明显的进化压力,其夜间降低体温可能是减少与环境之间的温差,减少热散失,从而适应其特殊的生存环境,因此中缅树鼩在体温调节上可能保留了与当地相适应的特征。

食物是引起动物体温降低的另一个重要因素,生活在温带地区的小型哺乳动物,通过降低体温和体重等途径来适应食物缺乏的环境<sup>[39]</sup>,如同域分布的高山姬鼠<sup>[40]</sup>。本研究发现,中缅树鼩在食物充足的条件下,其夜间体温依然持续下降,推测食物不是导致中缅树鼩产生低体温的因素。

**3.2 产热特征的日节律变化** 静止代谢率(RMR)是生理生态学中的重要指标,受温度、食物、动物的活动性等多种因素影响<sup>[41]</sup>,常常与冷耐受能力相关,冷刺激会导致RMR增加,同时,RMR在动物适应环境的过程中具有重要意义<sup>[42]</sup>。本文的研究结果显示,中缅树鼩的静止代谢率出现了日节律变化,中缅树鼩是东洋界特有小型哺乳动物,冷耐受能力相对较差,而禄劝地区昼夜温差较大,在夜晚温度相对较低

的情况下,中缅树鼩的RMR在23:00~01:00达到最大,最大值为(2.58±0.04) ml/(g·h) (O<sub>2</sub>含量),表明中缅树鼩通过增加RMR来提高产热,从而维持正常的生命活动。

面临寒冷环境,小型哺乳动物如果通过基础代谢产热维持体温,需付出较高的代价,则通过增加非颤抖性产热(NST)来进一步提高产热,NST是小型哺乳动物适应严寒环境的有效而经济的产热方式,在小型哺乳动物抵抗低温胁迫、提高低温生存能力上具有重要的意义,寒冷已被认为是刺激NST的强有力因素<sup>[43]</sup>。研究表明,NST具有日节律变化,如小林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*)<sup>[44]</sup>、普通刺毛鼠(*Acomys cahirinus*)<sup>[45]</sup>和高山姬鼠<sup>[13]</sup>。本研究中,在4个时段,中缅树鼩的NST也出现了日节律性变化,在05:00~07:00时达到最大,最大值为(3.08±0.14) ml/(g·h) (O<sub>2</sub>含量);11:00~13:00时达到最小,最小值为(2.69±0.63) ml/(g·h) (O<sub>2</sub>含量)。夜间NST显著高于白天,其变化趋势与同域分布的高山姬鼠<sup>[12]</sup>的日节律变化相似,而与普通刺毛鼠、金黄刺毛鼠(*A. russatus*)和西伯利亚仓鼠(*Phodopus sungorus*)的变化趋势不同<sup>[45-47]</sup>。这可能是由于动物栖息地环境不同,从而引发了它们不同的NST日节律变化形式。金黄刺毛鼠、普通刺毛鼠和西伯利亚仓鼠均生活于炎热、干旱的环境中<sup>[48]</sup>。而中缅树鼩栖息于年温差小、日温差大的干旱和湿润地区的过渡地带。在白天由于外界环境温度高,中缅树鼩为了防止机体过热现象发生,NST水平降低,而在凌晨05:00~07:00时达到最大值,此时通过加强NST来抵抗低温。

**3.3 蒸发失水的日节律变化** 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<sup>[49]</sup>。蒸发失水(EWL)既影响体温调节机制,又是维持水代谢平衡的重要因子<sup>[50]</sup>。对于生活在热带地区的内温动物,当环境温度超过其体温时,蒸发失水就成为了动物散热的主要手段<sup>[51]</sup>。本研究中,中缅树鼩的EWL在下午17:00~19:00时出现最大值,23:00~01:00时其值急剧降低。在大绒鼠的

研究中也发现,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<sup>[52]</sup>。面临昼夜环境变化,中缅树鼩的 EWL 出现了节律性波动。中缅树鼩在下午外出觅食,活动性较强,体温较高,可能通过增加蒸发失水散热来调节体温,故 EWL 在下午时段出现最高值。中缅树鼩的蒸发失水(图 5)高于热带干旱地区绒毛鼠(*Chinchilla lanigera*)和智利八齿鼠(*Octodon degus*),后二者的蒸发失水分别为 0.58 mg/(g·h) 和 0.89 mg/(g·h)<sup>[53]</sup>,说明中缅树鼩可能保持了热带小型哺乳动物较高的蒸发散热特征。MWP/EWL 比率是评价啮齿类动物水利用效率的一个重要指标<sup>[29]</sup>,当 MWP = EWL 时,动物可以完全以干燥的食物维持生存而不需要外源水的补充,当 MWP < EWL 时,动物必须有外源水的供给<sup>[54]</sup>。本研究中,中缅树鼩的 MWP < EWL,表明中缅树鼩的生存需依靠外界水源,并且 MWP/EWL 比率在 24 h 中出现了节律性波动,同时 MWP/EWL 比率较低,说明生活在由湿热类型向干旱寒冷类型逐渐转变的明显气候过渡地带的中缅树鼩要付出较高的生理代价才能维持水平衡<sup>[55]</sup>,以适应禄劝地区的特殊气候特征;为了达到维持水平衡和能量平衡之间的最小代价水平,中缅树鼩主要通过生理调节机制来应对在生存过程中所面对的水资源的短缺和对水资源的依赖。

综上所述,中缅树鼩的体温、静止代谢率、非颤抖性产热、蒸发失水都表现出明显的日节律变化,体温的日节律变化主要与环境温度的日节律变化和下午出窝取食活动性增强有关<sup>[34]</sup>;当夜晚环境温度相对较低的时候,通过增强静止代谢率和非颤抖性产热来增加产热,而白天环境温度相对较高的时候,通过增强蒸发失水散热来调节体温。

## 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*: A, 2008, 151(1): 5 - 28.
- [ 2 ] Oren F. Metabolism and circadian rhythms-implications for obesity. *Endocrine Reviews*, 2010, 31(1): 1 - 24.
- [ 3 ] Lindsay C V, Downs C T, Brown M. Physiological variation in amethyst sunbirds (*Chalcomitra amethystina*) over an altitudinal gradient in winter. *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(4): 483 - 493.
- [ 4 ] 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.
- [ 5 ] Haim A, Fairall N. Bioenergetics of an herbivorous rodent *Otomys irroratus*. *Physiological Zoology*, 1987, 60(3): 305 - 309.
- [ 6 ] Haim A, Ellison G T H, Skinner J D. Thermoregulatory circadian rhythms in the pouched mouse (*Saccostomus campestris*). *Comparative Biochemistry and Physiology*: A, 1988, 91(1): 123 - 127.
- [ 7 ] 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.
- [ 8 ] 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.
- [ 9 ] Refinetti R. Amplitude of the daily rhythm of body temperature in eleven mammalian species. *Journal of Thermal Biology*, 1999, 24(5/6): 477 - 481.
- [ 10 ] Gębczyński A K, Taylor J R E. Daily variation of body temperature, locomotor activity and maximum nonshivering thermogenesis in two species of small rodents. *Journal of Thermal Biology*, 2004, 29(2): 123 - 131.
- [ 11 ] Zubidat A E, Haim A. The effect of  $\alpha$ - and  $\beta$ -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.
- [ 12 ] Haim A, Van Aarde R J, Zisapel N. Body temperature daily rhythms in the striped mouse *Rhabdomys pumilio*: The effects of  $\alpha$  and  $\beta$  blockade. *Physiology & Behavior*, 1998, 63(5): 889 - 893.
- [ 13 ] 罗谦, 柳鹏飞, 王政昆, 等. 大绒鼠及高山姬鼠体温调节和蒸发失水的日节律. *动物学杂志*, 2011, 46(1): 36 - 44.
- [ 14 ] Degen A A. *Ecophysiology of Small Desert Mammals*. Berlin: Springer-Verlag, 1997: 163 - 236.
- [ 15 ] Heldmaier G, Boeckler H, Buchberger A, et al. Seasonal variation in thermogenesis // Heller H C, Mussacchi X J, Wang L C H. *Living in The Cold*. New York: Elsevier,

- 1986; 361 – 372.
- [16] Ariagno R L, Glotzbach S F, Baldwin R B, et al. Dew-point hygrometry system for measurement of evaporative water loss in infants. *Journal of Applied Physiology*, 1997, 82(3): 1008 – 1017.
- [17] 奚家星, 孙儒泳. 褐家鼠和社鼠肺皮蒸发失水量的初步比较. *动物学报*, 1973, 19(3): 272 – 282.
- [18] 蔡正伟, 黄文几. 大仓鼠和黄胸鼠的肺皮蒸发失水及其和地理分布的关系. *生态学报*, 1982, 2(3): 291 – 302.
- [19] 肖增祜, 孙儒泳. 长爪沙鼠和金黄地鼠的肺皮蒸发失水量研究. *兽类学报*, 1988, 8(1): 49 – 54.
- [20] 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: 104 – 113.
- [21] 王德华, 王祖望. 高寒地区根田鼠的体温调节和蒸发失水. *兽类学报*, 2000, 20(1): 37 – 47.
- [22] Zhu W L, Zhang L, Wang Z K. Thermogenic characteristics and evaporative water loss in the tree shrew (*Tupaia belangeri*). *Journal of Thermal Biology*, 2010, 35(6): 290 – 294.
- [23] 王应祥, 李崇云, 马世来. 树鼩的分类与生态//彭燕章, 叶智彰, 邹如金, 等. 树鼩生物学. 昆明: 云南科学技术出版社, 1991: 21 – 70.
- [24] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬. 中缅甸树鼩静止代谢率的研究. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 1994, 30(3): 408 – 414.
- [25] 邹如金, 季维智, 严晔, 等. 树鼩的饲养与繁殖//彭燕章, 叶智彰, 邹如金, 等. 树鼩生物学. 昆明: 云南科学技术出版社, 1991: 71 – 130.
- [26] Wilson W A, O' Riain M J, Hetem R S, et al. Winter body temperature patterns in free-ranging Cape ground squirrel, *Xerus inauris*: no evidence for torpor. *J Comp Physiol: B*, 2010, 180(7): 1099 – 1110.
- [27] Chi Q S, Wang D H. Thermal physiology and energetics in male desert hamsters (*Phodopus roborovskii*) during cold acclimation. *J Comp Physiol: B*, 2011, 181(1): 91 – 103.
- [28] Hill R W. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. *J Appl Physiol*, 1972, 33(2): 261 – 263.
- [29] 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, 26(1): 65 – 74.
- [30] 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.
- [31] Schmidt-Nielsen K. *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*. New York: Dover Publications Press, 1979: 277.
- [32] McNab B K. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Ithaca, London: Cornell University Press, 2002.
- [33] Benstaali C, Mailloux A, Bogdan A, et al. Circadian rhythms of body temperature and motor activity in rodents: Their relationships with the light-dark cycle. *Life Sci*, 2001, 68(24): 2645 – 2656.
- [34] Hasler J F, Sorenson M W. Behavior of the tree shrew *Tupaia chinensis*, in captivity. *Amer Mia Naturel*, 1974, 91(2): 294 – 314.
- [35] Oufara S, Barré H, Rouanet J L, et al. Adaptation to extreme ambient temperatures in cold acclimated gerbils and mice. *American Journal of Physiology*, 1987, 253(2): 39 – 45.
- [36] 朱万龙, 贾婷, 李宗翰, 等. 冷驯化条件下大绒鼠的产热和能量代谢特征. *动物学报*, 2008, 54(4): 590 – 601.
- [37] 姜文秀, 王蓓, 王睿, 等. 冷驯化条件下高山姬鼠能量对策的初步研究. *动物学杂志*, 2009, 44(4): 142 – 149.
- [38] Zhang L, Wang R, Zhu W L, et al. Adaptive thermogenesis of the liver in a tree shrew (*Tupaia belangeri*) during cold acclimation. *Animal Biology*, 2011, 61(4): 385 – 401.
- [39] Voltura M B, Wunder B A. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction on body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Physiological Zoology*, 1998, 71(3): 321 – 328.
- [40] 柳鹏飞, 蔡金红, 朱万龙, 等. 食物限制对高山姬鼠能量代谢和内脏器官形态的影响. *兽类学报*, 2010, 30(3): 151 – 156.
- [41] Terblanche J S, Janion C, Chown S L. Variation in scorpion metabolic rate and rate-temperature relationships: implications for the fundamental equation of the metabolic theory of ecology. *J Evol Biol*, 2007, 20(4): 1602 – 1612.
- [42] McNab B K. On the utility of mammalian rates of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology*, 1997, 70(6): 718 – 720.
- [43] Jansky L. Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biological Reviews*, 1973, 48(1): 85 – 132.
- [44] Haim A, McDevitt R M, Speakman J R. Daily variations

- in the response of wood mice *Apodemus sylvaticus* to noradrenaline. *J Exp Biol*, 1995, 198(2): 561 – 565.
- [45] Haim A, Zisapel N. Daily rhythms of nonshivering thermogenesis in common spiny mice *Acomys cahirinus* under short and long photoperiods. *J Therm Biol*, 1999, 24(5/6): 455 – 459.
- [46] 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: Birkhäuser Verlag Press, 1994: 185 – 189.
- [47] Jefimow M, Wojciechowski M, Tęgowska E. Daily variations in the influence of noradrenaline on preferred ambient temperature of the Siberian hamster. *Comparative Biochemistry and Physiology: A*, 2003, 134(4): 717 – 726.
- [48] Haim A, Zubidat A E, van Aarde R J. 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.
- [49] 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.
- [50] Bozinovic F, Gallardo P. The water economy of South American desert rodents: From integrative to molecular physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology: C*, 2006, 142: 163 – 172.
- [51] McKechnie A E, Wolf B O. Partitioning of evaporative water loss in white-winged doves: plasticity in response to short-term thermal acclimation. *J Exp Biol*, 2004, 207(2): 203 – 210.
- [52] Duarte L C, Vaanholt L M, Sinclair R E, et al. Limits to sustained energy intake XII: is the poor relation between resting metabolic rate and reproductive performance because resting metabolism is not a repeatable trait. *J Exp Biol*, 2010, 213(2): 278 – 287.
- [53] MacMillen R E, Hinds D S. Scaling of energy metabolism and evaporative water loss in heteromyid rodents. *Physiol Zool*, 1985, 58(3): 282 – 298.
- [54] MacMillen R E, Hinds D S. Water regulatory efficiency in heteromyid rodents; a model and its application. *Ecology*, 1983, 64(1): 152 – 164.
- [55] 谢静, 单振光, 张麟, 等. 中缅树鼯蒸发失水及其热能研究. *兽类学报*, 2010, 30(4): 430 – 438.