

高原鼠兔蒸发失水的地位及热能调节*

王德华 孙儒泳

(北京师范大学生物系, 北京, 100875)

王祖望

(中国科学院动物研究所)

Q 959.836

摘 要

本文对高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)的静止代谢率(RMR)、蒸发失水(EWL)、非颤抖性产热(NST)等能学参数进行了测定, 计算了干燥热传导(dry C)、热能调节热标(TI)等, 评估了蒸发散热(EHL)在热传导(C)中的地位, 结果表明: 高原鼠兔的基础代谢率(BMR)和最小热传导(C_{min})均高于期望值, 25℃以上 EHL 占有重要地位; 热能调节能力较好, 但抗高温能力较差, 这些特征对于栖居在年气温差较小, 日温差大的高寒环境中的高原鼠兔具有重要的适应意义。

关键词 高原鼠兔; 蒸发失水; 基础代谢率; 热传导; 非颤抖性产热; 热能调节

鼠兔

动物生理生态特征的研究, 对于理解动物的生活史对策、生理学和进化等具有重要意义。动物的能学参数与一般模式的差异, 可能反映了动物对环境的特殊适应方式及生理能力。

高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)是青藏高原特有的非冬眠草食性小型兔类, 主要栖居在开阔的高寒草甸生态系统中, 穴居, 面临高寒, 低压等恶劣气候条件, 其对环境的适应机制必有特色。

以前的研究发现, 高原鼠兔的代谢率和热传导较高(王祖望等, 1979; 王德华等, 1991), 褐色脂肪组织(BAT)长年存积, 非颤抖性产热(NST)水平较高(王德华等, 1990), 这些特征均具适应意义。高的热传导率可能与蒸发失水(Evaporative water loss, EWL)有关, 代谢率水平较高可能有利于维持恒定的体温。对于高原鼠兔的蒸发散热(Evaporative heat loss, EHL)及其在热传导中的地位尚不清楚, 为此我们对高原鼠兔的EWL、静止代谢率(RMR)、NST等参数进行了测定, 并对其热能调节能力进行了分析。

材料与方 法

高原鼠兔成体于1991年6—8月捕自青海省贵南自治州森多乡地区(海拔3100米), 带回西宁在室温20℃左右, 光照12L:12D条件下饲养月余进行实验, 喂以青菜和北京朝阳颗粒饲料厂产的兔饲料。

* 国家自然科学基金和中国科学院西北高原生物研究所所长择优基金资助项目。

本文于1992年3月31日收到, 1992年9月15日收到修改稿。

代谢测定：用开放式系统进行代谢测定，耗氧量用Beckman OM-14氧气分析仪测定，动物放入3升的呼吸室内，进入呼吸室的气体流量为1000毫升/分，预先用干燥变色硅胶吸收水分，流出气体进入氧气分析仪前用KOH吸收CO₂，硅胶吸收水分。实验前后均校正分析仪，共设4个呼吸室，3个用以测定，1个作为对照，实验呼吸室与对照室的氧含量差用以计算耗氧量（4个呼吸室条件完全一致），动物静止后，至少持续稳定5—10分钟，取3个值进行平均。耗氧量计算按Depocas等（1957）及Hill（1972）描述的方法：

$$MR = \frac{F(F_{IO_2} - F_{EO_2})}{M(1 - F_{EO_2})}$$

式中F，标准状态下的气体流量（毫升/分）；F_{IO₂}，进入呼吸室气体的氧气浓度；F_{EO₂}，流出呼吸室气体的氧气浓度；MR，代谢率（毫升氧/克·小时）；M，体重（克）。

温度控制在±0.5℃，实验进行1—1.5小时，实验前后均称体重、测肛温，一般动物饥饿2—4小时进行实验。

蒸发失水（EWL）：在测定静止代谢率的同时测定EWL，当RMR出现稳定值后，将预先称重（精确至0.0001克）、盛有硅胶的“U”型管接在呼吸室后边，测定30分钟左右，实验前后干燥剂的重量差即为EWL。

热传导（C）：按C = MR / (T_b - T_a)（MR：代谢率毫升氧/克·小时；T_b，体温℃；T_a：环境温度℃）和MR与T_a的回归斜率（用McNab，1980b的校正因子校正）两种方法计算。干燥热传导按下式计算：dry C = (MR - EWL / T_b - T_a)，式中EWL按蒸发1毫克水散失2.427焦耳热量，1毫升氧 = 20.09焦耳热量换算（Deavers等，1981）。

非颤抖性产热（NST）的测定：NST在热中性区以下测得，当BMR测定结束后，迅速取出动物，皮下注射与体重相当剂量的去甲肾上腺素（0.7毫克/千克体重），剂量计算按Heldmaier（1971），以最大代谢反应作为NST_{max}，NST能力（或调节性NST）为（NST_{max} - BMR），详细描述见王德华等（1990，1991）。

统计分析用回归方法，结果表示为平均数±标准误（ $\bar{X} \pm SE$ ），样本数为5—7只。

结 果

代谢率：RMR与T_a的关系见表1。

表1 高原鼠兔不同温度下的代谢率、热传导、蒸发失水量及体温

Table 1 Resting metabolic rate (RMR), thermal conductance (C), evaporative water loss, (EWL), and the body temperature T_b of pre- and after experiment in *Ochotona curzoniae*, as a function of ambient temperature T_a ($\bar{X} \pm SE$)

温 度 T _a (℃)	代 谢 率 RMR (ml O ₂ /g·h)	热 传 导 C (ml O ₂ /g·h·℃)	蒸 发 失 水 EWL (mg/g·h)	实验前体温 T _{b1} (℃)	实验后体温 T _{b2} (℃)
15	2.85 ± 0.31	0.14 ± 0.01	1.74 ± 0.29	37.1 ± 0.24	37.5
20	2.80 ± 0.15	0.14 ± 0.01	1.75 ± 0.33	37.5 ± 0.18	—
22.5	2.46 ± 0.10	0.17 ± 0.01	1.85 ± 0.33	37.2 ± 0.34	37.9 ± 0.40
25	1.74 ± 0.12	0.13 ± 0.01	2.06 ± 0.39	37.5 ± 0.15	—
27.5	1.54 ± 0.17	0.18 ± 0.02	2.18 ± 0.16	37.2 ± 0.12	37.6 ± 0.29
30	1.71 ± 0.22	0.23 ± 0.03	3.56 ± 0.35	37.2 ± 0.12	38.8 ± 0.28
32.5	2.43 ± 0.17	0.41 ± 0.03	2.82 ± 0.17	37.2 ± 0.12	39.5 ± 0.32
35	3.29 ± 0.30	0.83 ± 0.07	3.48 ± 0.39	37.5	40.1 ± 0.58

热中性区(TNZ)为25℃—30℃, TNZ以下, 随Ta降低, 耗氧量明显增加; BMR为 1.54 ± 0.17 毫升氧气/克·小时, 比 Kleiber(1961) 期望值($BMR = 3.4W^{-0.25}$) 高42% (表2); 30℃以上代谢率明显增加, 35℃高达3.29毫升氧气/克·小时, 此时1小时左右动物即出现死亡现象。TNZ以下RMR与Ta的关系式可描述为:

$$RMR(\text{ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}) = 4.6909 - 0.1115Ta \quad (r = -0.9364, P < 0.01)$$

表2 高原鼠兔的能学参数

Table 2 Energetic parameters in *Ochotona curzoniae*

能学参数 Parameters	实测值 Measured	期望值 Predicted	实测值为期望值的百分率 % Predicted
基础代谢率 BMR(ml O ₂ /g·h)	1.54	1.06	142
中性温度区 TNZ(℃)	25—30	26.7*	
热传导** C(ml O ₂ /g·h·℃)	0.152	0.107	142
体温 Tb(℃)	37.5	42.1***	

* 下临界温度, T_{lc}, Lower critical temperature; ** $C = MR/(Tb - Ta)$; *** X轴截距, X intercept.

热传导: 按简化牛顿冷却定律计算的每一温度下的热传导列于表1。TNZ以下, C基本维持恒定, 平均为 0.152 ± 0.01 毫升氧/克·小时·度, 比 Herried等(1967)的期望值($C = 1.0W^{-0.50}$)高51% (表2), 比 Bradly 等(1980)的期望值($C = 0.76W^{-0.426}$)高42%。用牛顿冷却定律估计活体动物的热传导有两个假设(1)产热与Ta成线性相关;(2)当代谢率MR=0时, MR与Ta的回归线与X轴的交点应大约等于体温。在本研究中, 当MR=0时, 与X轴交点为42.1℃(表2), McNab(1980b)认为此时由下式校正: $C_m = C_t(1 + 0.06\Delta Tb)$ (C_m , 最小热传导; C_t , MR与Ta回归线之斜率; ΔTb 为推测体温与实测体温之差), 由此式求得 $C_m = 0.142$ 毫升氧/克·小时·度, 比Herried等(1967)和Bradly等(1980)的期望值分别高41%和33%。TNZ以下, C与Ta不相关:

$$C = 0.1299 + 0.0007Ta \quad (r = 0.178, P > 0.05)$$

蒸发失水(EWL): 高原鼠兔EWL在TNZ以下增加不明显, TNZ以上显著增加(表1)。TNZ以下 EWL 平均为1.788毫克/克·小时, 30℃ EWL最大(3.557毫克/克·小时), 超过30℃稍有下降, 且动物出现死亡, 因此高原鼠兔EWL可能有一极限。TNZ以上(包括TNZ)EWL与Ta之关系式为:

$$EWL(\text{mg/g} \cdot \text{h}) = -3.096 + 0.210Ta \quad (r = 0.872, P < 0.05)$$

EWL对总热传导的贡献在TNZ以下占13%, TNZ以内为18%, TNZ以上为15%。干燥热传导的变化形式与总热传导相似(图1)。

由于TNZ以上RMR急剧增加, 而EWL却稍有下降, 因此导致干燥热传导剧烈增加。

EWL/MR比率是Ta的函数, 反映了每消耗1毫升氧气动物的蒸发失水量, 高原鼠兔的EWL/MR随Ta增加而增加(图2), 15℃—30℃之间, 二者关系式为:

$$EWL/MR(\text{mg H}_2\text{O/ml O}_2) = -1.266 + 0.102Ta \quad (r = 0.861, P < 0.01)$$

体温(Tb): 27.5℃以下Tb基本维持恒定, 平均为37.5℃, 受Ta影响不大, 27.5℃以上Tb与Ta成正相关(表1):

$$Tb(℃) = 24.75 + 0.45Ta \quad (r = 0.996, P < 0.01)$$

30℃以上动物进入过热区, 四肢伸展, 以最大的面积贴紧呼吸室, 增加散热, 呼吸频率加快, 活动加强, 显得焦躁不安, 35℃以上动物难以忍受, 死亡时体温42℃。

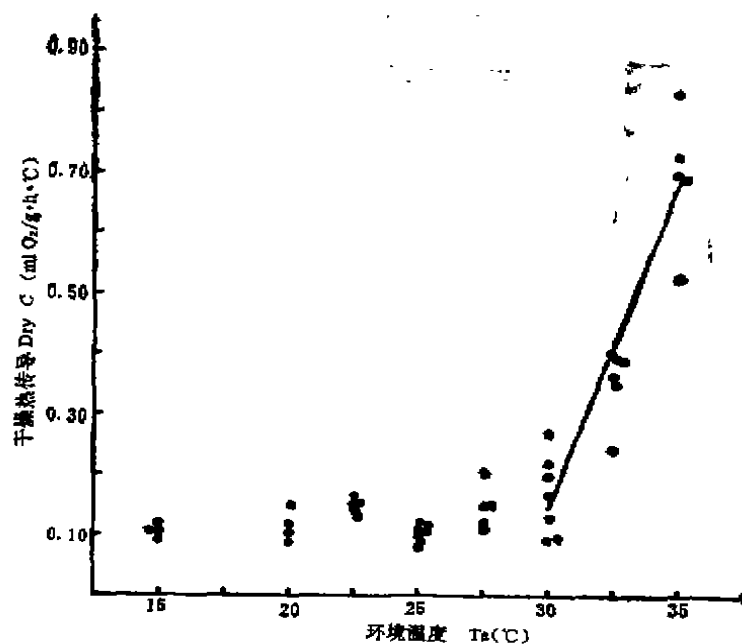


图 1 高原鼠兔干燥热传导与环境温度的关系
Fig.1 The relationship between dry thermal conductance and environmental temperature in *Ochotona curzoniae*
The regression equation is $Y = -3.0566 + 0.1059X$, $r = 0.9152$, $P < 0.01$

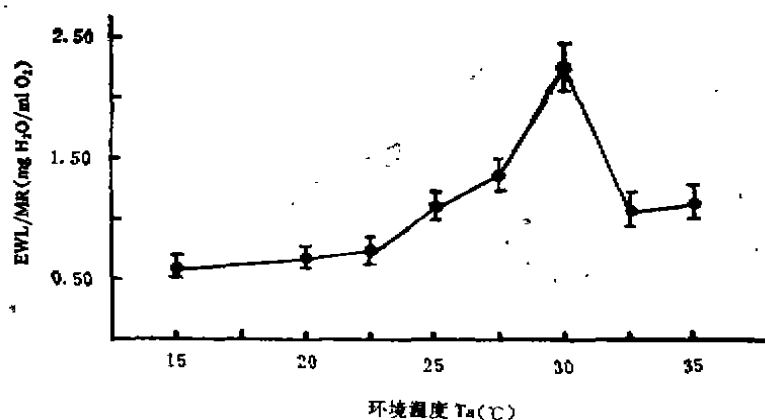


图 2 高原鼠兔EWL/MR比率与环境温度的关系
Fig.2 The relationship between the ratio of EWL/MR and environmental temperature (T_a) in *Ochotona curzoniae* ($\bar{X} \pm SE$)

表 3 高原鼠兔的非颤抖性产热参数

Table 3 Nonshivering thermogenesis in <i>Ochotona curzoniae</i> ($\bar{X} \pm SE$)		
参 数	Parameters	数 值 Values
体 重	BW(g)	100 ± 4.33
最大非颤抖性产热	NST_{max} (ml O_2 /g·h)	4.34 ± 0.32
基础代谢率	BMR(ml O_2 /g·h)	1.54 ± 0.17
最高体温	Tb_{max} (°C)	38.3 ± 0.28
正常体温	Tb (°C)	37.5 ± 0.42
NST范围	NST_{max}/BMR	2.82
NST能力	$NST_{max}-BMR$ (ml O_2 /g·h)	2.80
样 本 数	N	7

非颤抖性产热(NST);高原鼠兔对去甲肾上腺素反应强烈, NST_{max}是BMR的2.82倍, NST能力为2.80毫升氧/克·小时, 体温升高了1.3℃(表3)。

讨 论

能量代谢与体温调节:从已发表的资料看,兔形目动物的代谢特点是(1)BMR高于期望值;(2)BMR与C的期望值百分率之比大于1;(3)体温比其它有胎盘哺乳动物高1—3℃(Wang等,1973)。高原鼠兔符合前二项特点, BMR相对较高,是Kleiber(1961)期望值的142%,与王祖望等(1979)的观察一致。青藏高原气候严酷, BMR高对于适应高寒环境无疑是有利的。

影响BMR测定的主要因子有(1)食物的特殊动力作用(SDA);(2)动物的活动性;(3)物理和化学热能调节,这些因素均可导致BMR估计过高。本实验中,动物饥饿2—4小时,实验结束后有时发现呼吸室内有粪便,表明并非完全吸收后状态(即空腹),一般小型动物如鼯鼠饥饿2小时即已完全空腹(Deavers等,1981),中麝鼠(*Crocodyra russula*)需4小时(Geraets,1980),但食肉类的海獭可达15小时之久(Deavers等,1981),许多研究也的确表明空腹与不禁食的动物BMR确有差异(Sparti,1989)。因此如果说高原鼠兔BMR估计过高,可能是SDA的影响。但是,即使以SDA的最高比率30%估测,高原鼠兔的BMR也与期望值相同(1.08毫升氧/克·小时),显然SDA按30%估计有点过高,可以确信高原鼠兔的BMR比同体重的其它动物要高,符合兔形目的特点。在实验中也观察到,25—30℃之间,动物以弯曲的姿势蹲立,很少活动,排除了影响BMR测定的后两项因素。因此,高原鼠兔BMR水平较高是由适应环境需要和遗传因素决定的。

迄今为止,关于导致动物BMR高的原因一直争论不休,一般认为主要有以下几个原因:(1)动物活动性高所致;(2)BMR与最大代谢能力有关,高水平的BMR可导致高的最大代谢,产热能力增加对于适应寒冷环境(或季节)有利;(3)BMR与种群的内禀增长率有关,BMR高,生产输出增加,可以繁殖养育更多的后代,使种群数量增长(Hennemann,1983;McNab,1980a),但也有一些不同意见,认为TNZ内BMR高,在能学上是很不经济的。当然,在自然环境中,高原鼠兔很少碰到25℃以上的环境温度,其BMR高是与高寒环境协同进化、遗传适应有关,也可能是由于其起源于寒冷地区的缘故。以前的研究发现,高原鼠兔BMR夏季高于其它季节(王祖望等,1979),与野外观察温暖季节动物活动性增强、取食频繁、育幼需要增加相吻合。动物常年暴露在TNZ以下,(青海海北高寒草甸地区年均温-2℃),在长期的进化历程中选择了BMR高的结果,并不存在过热的危险。

以我们测定的RMR与以前报道的平均每日代谢率(ADMR)(王祖望等,1987)比较发现,20℃以下ADMR小于RMR(表4),20℃以上ADMR显著高于RMR,支持了孙儒泳等(1984)对长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)的研究报道,这说明20℃以下动物的物理和化学热调节增强,使活动成分降低,超过20℃,动物的热能调节价降低,活动价明显增加,如体重为100克的高原鼠兔,25℃时静止状态维持价为84076千焦耳/天,以ADMR推测的每日能耗为133615千焦耳/天,是前者的1.6倍,当然此为室内的测定结果,实际上由于野外环境影响因素的复杂性,每日能耗还要高。

高原鼠兔的下临界温度(T_{lc})相对较低(25℃),与王祖望等(1979)的测定结果有些

差异, TNZ宽度(5℃)相对较大。 T_{Lc} 与BMR和C有关, 根据后二者的经验公式可以推导出 $T_{Lc} = T_b - \frac{BMR}{C} = T_b - 3.25W^{0.25}$, 由此式得 T_{Lc} 为26.7℃, 与实测值较接近。

体温、蒸发散热及其适应意义: BMR高可以导致高的体温(Deavers等, 1981), 由此高的 T_b 可以解释高的BMR。由于高代谢率水平而导致的 T_b 升高, 可以通过变换Van't Hoff定律而求得, 即 $\Delta T_b = 10 \lg K_2/K_1 / \lg Q_{10}$ (Giese, 1962, 转引自Deavers等, 1981) (式中 ΔT_b 为体温升高值, k_1 为代谢率的期望值, k_2 为代谢率的实测值, Q_{10} 为温度系数), 一般哺乳类 Q_{10} 为2—3, 经计算高原鼠兔 T_b 应比正常值高3.2℃—5.1℃, 与实测 T_b 有较大差异。实际上高水平 T_b 的维持, 需要高代谢率和低热传导两方面的结合才能实现, 因此只从代谢产热角度而不从散热角度分析动物的体热平衡, 是不全面的。从现有资料看, 兔形目的 T_b 一般较高, 如美洲兔(*Lepus americanus*)为39.8℃, 加州兔(*L. californicus*)39.2℃, 北美鼠兔(*O. princeps*)40.1℃ (Wang等, 1973), 而高原鼠兔只有37.5℃, 但显著高于同地区分布的根田鼠(*Microtus oeconomus*) (34℃)和高原鼯鼠(*Myospalax baileyi*) (34.7℃) (贾西西等, 1986; 王祖望等, 1979); 后二者的BMR也明显高于期望值, 并且三种高寒地区小哺乳动物的热传导也相对较高, 但BMR与C的期望值百分率之比除高原鼯鼠外均大于1, 因此高代谢率导致高体温的结论值得商讨。

高原鼠兔体温相对较低具适应意义, 可减少与环境的温度梯度, 有利于贮存热能, 使体温调节价降低。MacArthur等(1973)报道北美鼠兔的体温无明显的昼夜节律, 如果高原鼠兔也如此的话, 低 T_b 对于其适应高寒环境的气候特点是有益的。

TNZ以下, 高原鼠兔的 T_b 基本恒定, 并不受 T_a 的影响, 活动明显增加, 行为热调节占一定地位, 调节能力较好。TNZ以上(包括TNZ), T_b 随 T_a 增加而升高, 35℃条件下即不能长时间耐受, 而北美鼠兔可耐受42.7℃的体温, 加州兔为43—44.1℃, 高原鼠兔35℃死亡时 T_b 为42.5℃, 这从一个方面说明高原鼠兔的耐热性较差。

值得注意的是, TNZ内, 高原鼠兔 T_b 明显增加, 王祖望等(1979)也发现此现象。从理论上讲, 25℃以上有机体的酶系统功能最有效, 因此动物在进化历程中, 选择TNZ时一方面要与外界环境相适应, 另一方面还应顾及到内部环境的功能效率。但是, 在高寒环境中, 高原鼠兔遇到25℃以上的气温是不多见的, 即使有也是很短暂的, 因此在其适应环境的进化历程中, 面临的主要问题可能不是高温而是寒冷, 加上日温差大、年温差小的气候特点, 促使高原鼠兔宁愿采取固定安全的选择(如增加产热等适应低温的对策), 而不采取随机冒险的选择(如体温升高、降低代谢率等), 当遇短暂的高温环境时, 以行为调节足以缓解热胁迫, 同时动物本身又发展了热传导率相对较高的特点。这些都是高原鼠兔长期进化权衡(trade-off)的结果, 具明显的适应及经济意义。而生长在荒漠地带的北美野兔(*L. alleni*)、由于面临的生存压力主要是高温(Dawson等, 1966), 因而发展了散热策略, 如耳大(占体表面积25%)、耐热能力高(可达45℃以上), 代谢水平低, 但体温较高(38℃—39.2℃)等, 环境压力不同, 动物进化选择的生存对策亦必然

表4 高原鼠兔静止代谢率与平均每日代谢率比较

Table 4 Comparisons between RMR and ADMR in *Ochotona curzomae* ($\bar{X} \pm SE$)

温度 T_a (℃)	静止代谢率 RMR(ml O_2 /g·h)	平均每日代谢率 ADMR* (ml O_2 /g·h)
15	2.8532	2.1068
20	2.6011	2.6607
25	1.7420	2.7684

* 引自王祖望等(1987)。

不同。

实验中也发现,由于TNZ内蒸发散热增加幅度不大,尤其超过TNZ,产热增加明显快于散热增加效率。BMR高,蒸发散热有限,必然导致 T_b 升高,也导致了抗高温能力的局限性。高温时动物主要靠蒸发散热,高原鼠兔 30°C 以上,EWL/MR比率下降,很可能是抗高温能力差的反映。

EWL在TNZ内及高温时比在TNZ以下的地位重要。Gettlinger(1975)认为蒸发散热占代谢产热的百分率(%MHL)较低,可能是微环境的相对湿度所致,同时其它散热途径(传导、对流、辐射等)较有效,因而EWL降低,高原鼠兔可能与这方面的因素有关。如果将EWL以毫升氧/克·小时为单位,以%MHL表示,则高原鼠兔 $15-22.5^{\circ}\text{C}$ 之间为9%, $25-30^{\circ}\text{C}$ 为18%,提高了一倍, 30°C 以上稍有下降占12%。

TNZ以下C较高部分原因是由于EWL相对较高。高原鼠兔TNZ以下蒸发散热量与荒漠地区的北美野兔相似但低于美洲兔(30%)(Dawson等,1966),Bradly(转引自Deavers等,1981),发现7种田鼠啮齿类蒸发散热占总散热的12%,与高原鼠兔相近,因此TNZ以下高原鼠兔的蒸发散热占有相当的比重。

高温时EWL的比重下降,EWL/MR比率在TNZ以上增加不明显,也没有发现有唾液分泌,只是喘息急促,表明高原鼠兔并不具有有效的水分散失机制,但高温下EWL的散热意义还是很重要的,通过比较蒸发热传导与总热传导即可说明EWL的这种重要性,如 35°C 时,最大热传导(C_{max})为0.8323毫升氧/克·小时·度,干燥热传导为0.6909,蒸发热传导为0.1414,占 C_{max} 的17%, C_{max} 与最小热传导(C_{min})之百分比率为549%;而在 30°C 蒸发热传导占总热传导的25%,可见高温时尽管高原鼠兔的EWL/MR比率下降,仍在体热平衡中占重要地位。 30°C 以上,蒸发散热占代谢产热的百分率并不增加,明显低于干旱地区种类,如鼯鼠在 38°C 时蒸发散热占54%(Duplessis等,1980),再如荒漠地区的北美野兔, 20°C 时蒸发散热占产热的8—10%, 23°C 以上EWL的重要性增加, $T_a=33^{\circ}\text{C}$ 时达50%,当 $T_a=T_b(38-39^{\circ}\text{C})$ 时,可达100%,当 $T_a>T_b$ 时,蒸发散热还可增加(Dawson等,1966),高原鼠兔与北美野兔的这种差异表明了其生存环境的压力不同。

非颤抖性产热(NST)及热能调节指标:高原鼠兔的NST较高,与BMR的比率为2.82(有时称之为NST范围),NST能力也较高(2.80毫升氧/克·小时)(有时称调节性NST,regulatory NST),这对于抵抗寒冷、维持恒温具有重要意义。以前的研究表明,高原鼠兔的NST能力全年都维持在一个相对高的水平(王德华等,1990),这说明了其在热能调节中的重要性。

物理热调节的一个度量是 C_{max} 与 C_{min} 之比,而化学热调节可以 NST_{max}/BMR 来度量(颤抖性产热在热能调节中的重要性不大,Tomasi,1985)二者结合起来可作为衡量一个动物的总热能调节能力(Thermoregulatory ability)的热能调节指标(Thermoregulatory index, TI)。热能调节能力的定义是,当暴露在不同的温度压力下,动物维持恒温的能力,如假定一个动物的热贮存增加2倍(即散热减少一半),产热增加3倍,那么其在温度压力下的有效调节体温的能力可提高6倍,即 $TI=6$,同样如果热传导降低3倍(隔热能力增加3倍),产热增加4倍,则 $TI=12$,比较而言后者比前者热能调节能力好(Tamasi,1985),在此,TI综合了产热增加和散热降低两个因素,TI也与MR- T_a 曲线相关,在下致死温度,动物产热最大而散热最小,即产热与散热比率最大;而在上致死

温度时,产热最小而散热最大,即产热与散热比率最小。TI计算公式为 (Tamasi, 1985);

$$TI = (M_{max}/BMR) \cdot (C_{max}/C_{min})$$

或

$$TI = (HP_{max}/HL_{min})/(HP_{min}/HL_{max})$$

式中 M_{max} , 最大代谢率; HP , 产热量; HL , 散热量; max 或 min 表示最大值或最低值。

据此计算,高原鼠兔的物理热调节指标是5.49、化学热调节为2.82, $TI = 15.48$, 而Tamasi(1985)据此测定的3种啮齿动物 (*Microtus montanus*; *Peromyscus maniculatus*; *Reithrodontomys megalotis*) TI分别为16.2、23.1和17.5, 因此比这些啮齿动物体重大得多的高原鼠兔,热能调节能力非常好,且在一般情况下,物理热调节占主要地位,也说明了增加产热是高原鼠兔抵抗严寒的一条有效途径。

参 考 文 献

- 王祖望,刘季科,苏建平,刘阳,樊丰满. 1987. 高寒草甸生态系统小哺乳动物能量动态的研究 I. 通过高原鼠兔种群能流的初步估计. 兽类学报, 7(3):189—202.
- 王祖望,曾绍祥,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—84.
- 王德华,王祖望. 1990. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 I. 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, 10(1):40—53.
- 王德华,王祖望,李勇. 1991. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 II. 甘肃鼠兔的热能调节及高寒地区小哺乳动物对环境的适应趋同. 见:刘季科,王祖望主编. 高寒草甸生态系统. 北京:科学出版社, 3:125—137.
- 贾西西,孙儒泳. 1986. 根田鼠静止代谢率特征的研究. 动物学报, 32(3):280—287.
- Bradly S R, Deavers D R. 1980. A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. Comp. Biochem. Physiol, 65A:463—472.
- Dawson T, Schmidt-Nielsen K. 1966. Effect of thermal conductance on water economy in the antelope jack rabbit, *Lepus alleni*. J Cell Physiol, 37:463—472.
- Deavers D R, Hudson J W. 1981. Temperature regulation in two rodents (*Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus leucopus*) and a shrew (*Blarina brevicauda*) inhabiting the same environment. Physiol Zool, 54(1):94—108.
- Depocas F, Hart H S. 1957. Use of the pauling analyser for measurement of oxygen consumption of animal in open circuit system and in a short-leg closed circuit apparatus. J App Physiol, 10:388—392.
- Du Plessis A, Erasmus T, Kerley G J H. 1989. Thermoregulatory patterns of two sympatric rodents: *Otomys unsulcatus* and *Parotomys brantsii*. Comp Biochem Physiol, 94A:216—220.
- Gettinger R D. 1975. Metabolism and thermoregulation of a fossorial rodent, the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*). Physiol Zool, 48:311—322.
- Heldmaier G. 1971. Zitterfreie warmebildung und korpergrube saugtieren. Z Vergl Physiol, 73: 222—248.
- Hennemann III, W W. 1983. Relationship among body size, metabolic rate and intrinsic rate of natural increase in mammals. Oecologia, 66:104—108.
- Herreid C F, Kessel B. 1967. Thermal conductance in birds and mammals. Comp Biochem Physiol, 21:405—414.
- Hill R W. 1972. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. J App Physiol, 33:281—283.
- Kleiber M. 1961. The fire of life: an introduction to animal energetics. John Wiley and Sons, New York.
- McNab B K. 1980a. Food habits, energetics and population biology of mammals. Amer Nat, 116:106—124.
- McNab B K. 1980b. On estimating thermal conductance in endotherms. Physiol Zool, 53:145—159.
- Sparti A, Genound M. 1989. Basal rate of metabolism and temperature regulation in *Sorex coronatus* and *S. minutus* (Soricidae; Mammalia). Comp Biochem Physiol, 92A:359—363.
- Sun Ruyong, Jing Shaoliang. 1984. Relation between average daily metabolic rate and resting metabolic rate of mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). Oecologia, 65:122—124.

- Tomasz T E. 1966. Basal metabolic rate and thermoregulatory abilities in four small mammals. *Can J Zool*, 43:2534—2537.
- MacArthur R A, Wang L C H. 1973. Physiology of thermoregulation in the pika, *Ochotona princeps*. *Can J Zool*, 51:11—16.
- Wang L C H, Jones D L, MacArthur R A, Fuller W A. 1973. Adaptation to cold: energy metabolism in an atypical lagomorph, the arctic hare (*Lepus arcticus*). *Can J Zool*, 51:841—846.

EVAPORATIVE WATER LOSS AND THERMOREGULATION IN PLATEAU PIKA (*OCHOTONA CURZONIAE*)

WANG Dehua SUN Ruyong

(Biology department, Beijing Normal University, Beijing, 100875)

WANG Zuwang

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

Abstract

Plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a dominant species in *Kobresia humilis* meadow, in Alpine Meadow Ecosystem of Qinghai plateau. The evaporative water loss (EWL), basal and resting metabolism (BMR and RMR) nonshivering thermogenesis (NST) were measured, the total thermal conductance (C), dry conductance, and thermoregulatory index (TI) were calculated and the role of evaporative heat loss in thermoregulation, especially at high ambient temperature (T_a) of *O. curzoniae* were discussed. The results obtained mainly are as follows:

1. The thermal neutral zone (TNZ) is about 25—30°C. BMR is 1.54 ml O_2 /g·h, 42% higher to that predicted by Kleiber (1961). Below TNZ there is an inversely relationship between RMR and T_a , which can be described as:

$$RMR(\text{ml } O_2/\text{g}\cdot\text{h}) = 4.6909 - 0.1115T_a$$

while the metabolism increased significantly above 30°C, reach to 3.29 ml O_2 /g·h, and the pikas will be die about 1 h at 35°C because of the thermal stress.

2. C of *O. curzoniae* at different temperatures were calculated according to the Newton's law, mean value of C below TNZ is 0.152 ml O_2 /g·h·°C, 51% higher to that predicted by Herried et al. (1967) and 42% higher relative to that predicted by Bradly et al. (1980).

3. EWL is lower below TNZ, increased markedly during and above TNZ. Mean EWL below TNZ is 1.788 mg/g·h, and reach to peak at 30°C, 3.557 mg/g·h. The relationship between EWL and T_a in and above TNZ is described as:

$$EWL(\text{mg}/\text{g}\cdot\text{h}) = -3.096 + 0.210T_a$$

4. The contribution of EWL to total thermal conductance is 13% below TNZ, 18.0% in TNZ and 15% above TNZ. The variation pattern of dry C is similar as that of total thermal conductance. The ratio of EWL to metabolic rate (MR) is the function of T_a , increasing with T_a . The regression equation within 15—30°C is:

$$EWL/MR = -1.266 + 0.102T_a$$

5. Body temperature (T_b) is nearly constant below 27.5°C , mean 37.5°C , independent to T_a , but increasing with T_a above 27.5°C . The equation is:

$$T_b(^{\circ}\text{C}) = 24.75 + 0.454T_a$$

6. The response of *O. curzoniae* to noradrenaline is very strong. Maximum NST is $4.34 \text{ ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}$, NST scope (NST/BMR) is 2.82 and NST capacity (NST-BMR) is $2.80 \text{ ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}$, T_b of pikas increased 1.8°C after noradrenaline injection.

7. The maximum thermal conductance (C_{max}) is $0.8323 \text{ ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^{\circ}\text{C}$, while dry C is $0.6909 \text{ ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^{\circ}\text{C}$, Evaporative C is $0.1414 \text{ ml O}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^{\circ}\text{C}$ (about 17% C_{max}), The ratio of maximum C to minimum C is 549%. The thermoregulatory index (TI) is 15.40, while physical thermoregulatory index is 5.49 and chemical thermoregulatory index is 2.80.

Our results indicated that *O. curzoniae* is a species that well adapt to the cold and high altitude region. The thermoregulatory characteristics of *O. curzoniae* such as high BMR level, relative low T_b and high NST, limiting thermoregulatory ability to high T_a suggest that the main stress of *O. curzoniae* faced in the environment that they lived is cold. From the evolutionary scale, *O. curzoniae* adapt the environment mainly by increasing thermogenesis capacity, and incorporating the anatomical and behavioral mechanisms.

Key Words Plateau pika, *Ochotona curzoniae*, Evaporative water loss, EWL, Basal metabolic rate, BMR, Thermal conductance, C, Nonshivering thermogenesis, NST, Thermoregulation

上接第152页

转录和转录后的调节过程中存在着差异,从而使LDH同工酶这一基因表达的产物在不同组织之间存在着差异,各显示其特有的酶谱。

梅花鹿11种组织的LDH同工酶谱特征及亚基活性的分布规律如下:肺和脾组织的5种同工酶俱全;肝、骨骼肌、附睾、瘤胃含4种同工酶(LDH 1、2、3、5);大肠含4种同工酶(LDH 1、2、3、4);睾丸、肾、小肠含3种同工酶(LDH 1、2、3);心肌中仅含2种同工酶(LDH 1、2)。在瘤胃中A亚基和B亚基的活性近于等同;在肝和骨骼肌中以A亚基占优势;其余8种组织中均以B亚基占优势。此外在肺和大肠组织中LDH₄区带处分别出现了2条亚带,这可能是LDH同工酶的变种。

关键词 梅花鹿;同工酶;电泳

Key words Sika deer (*Cervus nippon*); Isoenzyme; Electrophoretogram

杨丽霞 程美蓉(上海农学院)

沈勤龙(上海药材公司天马鹿场)