

余婷婷<sup>1</sup> 周庆宏<sup>2</sup> 何丽娟<sup>1</sup> 朱万龙<sup>1</sup> 张浩<sup>1</sup> 高文荣<sup>1</sup> 王政昆<sup>1\*</sup>

(1 云南师范大学生命科学学院, 昆明 650092) (2 昆明市海口林场, 昆明 650114)

**关键词：**大绒鼠；胎后发育；产热；晚成型动物

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2014) 02-0158-06

YU Tingting<sup>1</sup>, ZHOU Qinghong<sup>2</sup>, HE Lijuan<sup>1</sup>, ZHU Wanlong<sup>1</sup>, ZHANG Hao<sup>1</sup>, GAO Wenrong<sup>1</sup>,  
WANG Zhengkun<sup>1\*</sup>

(2 Haikou Forest Farm of Kunming City, Kunming 650114, China)

**Key words:** Altricial mammals; *Eothenomys miletus*; Postnatal development; Thermogenesis

横断山脉地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，该地区是举世瞩目的“南北动物迁移、扩散的走廊和通道”（吴

\* 通讯作者, Corresponding author, E - mail: wangzk\_123@163. com

征镒和王荷生, 1985)。横断山海拔高度变化剧烈、气候多变, 可能对小型哺乳动物生理生态特征产生不同程度的影响 (Zhu *et al.*, 2010)。大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 属于田鼠亚科 (Arvicolinae) 绒鼠属, 是横断山地区的固有类群及典型代表 (郑少华, 1993), 该鼠多在夜间活动, 以鲜嫩的浆汁植物、草的根茎为主要食物, 冬季没有储食行为 (杨盛昌等, 2013)。大绒鼠的体温与其他啮齿动物相近, 但仅能在  $15^{\circ}\text{C} - 30^{\circ}\text{C}$  范围内维持体温基本稳定, 其在热中性区内的静止代谢率 (Resting metabolic rate, RMR) 水平较高 (王政昆等, 1999)。本研究通过对大绒鼠幼仔生长发育和产热特征的研究, 为大绒鼠繁殖生物学、胎后发育提供一些科学数据, 以进一步深入理解大绒鼠对横断山脉地区年温差小、日温差大的适应意义, 以了解横断山脉地区小型哺乳动物幼仔的能量学策略和生存适应机理, 同时与同域分布的高山姬鼠幼仔的胎后发育进行比较研究, 探讨同域分布的两种小型啮齿动物对横断山脉地区的适应是否具有相同的特征。

## 1 研究方法

### 1.1 实验动物

实验动物于 2010 年 10 月捕自云南省昆明市团结镇海拔 2 640 m 的农田。该地区地处滇中高原中部, 位于昆明市西郊, 地形起伏明显, 年平均气温  $13^{\circ}\text{C}$ , 1 月平均气温  $5^{\circ}\text{C}$ , 7 月平均气温  $19^{\circ}\text{C}$ , 极端最低气温  $-8.6^{\circ}\text{C}$ , 极端最高气温  $28.3^{\circ}\text{C}$ 。该地区干湿季分明, 立体气候明显, 表现出明显的低纬度高原季风气候特征。

实验动物捕获后经消毒灭蚤, 带回云南师范大学生命科学院动物实验室饲养; 雌雄配对后置于半透明塑料盒内 ( $260\text{ mm} \times 160\text{ mm} \times 150\text{ mm}$ ), 无巢材, 饲养温度控制在  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ , 自然光照, 每日喂以浸泡过的玉米, 用塑料瓶供水; 挑选已妊娠母鼠,  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  条件下, 单只饲养, 自然光照, 待幼仔出生后进行相关实验。

### 1.2 体温和体重的测定

5 窝幼仔共 10 只, 胎仔数均为 2 只。选取体重接近的 6 只大绒鼠幼仔, 每天观察记录其生长发育状态, 从 1–49 日龄, 每两天测定一次体重和体温, 体重以电子天平 (Scout SL SPN202F, 精确至  $0.01\text{ g}$ ) 测定; 体温用数字式温度计 (北京师范大学

学司南仪器厂), 以腋窝温度作为体温 (McManus, 1971; 景绍亮和孙儒泳, 1982), 在  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  温度下持续测定 45 s。

### 1.3 代谢率的测定

从 1 日龄起, 每 2 d 测定一次动物的 RMR, 从 7 日龄时开始每 5 d 测定一次非颤抖性产热 (Non-shivering thermogenesis, NST), 持续测定到 49 日龄。RMR 以每小时单位体重的耗氧量表示 ( $\text{mL O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ )。耗氧量用澳大利亚生产的 ADML870 开放式呼吸仪进行测定, 代谢率的计算方法见 Hill (1972)。19 日龄前选用 60 mL 的呼吸室, 进入呼吸室的气体流量为  $30\text{ mL}/\text{min}$ , 19 日龄后改为 150 mL 的呼吸室, 进入呼吸室的气体流量为  $100\text{ mL}/\text{min}$ , 实验温度用上海博迅医疗设备厂生产的 SPX-300 型人工气候箱控制在  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  (柳鹏飞等, 2010)。

RMR 的测定在每天 09:00–16:00 进行, 实验进行 1.5 h (前 0.5 h 使动物适应呼吸室环境, 记录 1 h), 每隔 1 min 记录一次, 选取 10 个连续稳定的最低值计算 RMR。在 RMR 测定后, 迅速取出动物, 皮下注射去甲肾上腺素 (NE), 测定动物的最大 NST, NE 注射量按体重  $0.8\text{ mg}/\text{kg}$ , NST 测定时间为 1–2 h, 每 2 min 记录一次代谢率, 选取连续 5–6 个最大耗氧量计算  $\text{NST}_{\text{max}}$  (柳鹏飞等, 2010)。调节性 NST (regulatory NST) =  $\text{NST}_{\text{max}} - \text{BMR}$ 。

### 1.4 统计分析

用 SPSS for Windows 16.0 软件包对数据进行处理。体温、RMR 和 NST 的变化采用单因素方差分析 (One-way ANOVA); 初期体温随日龄的变化做线性回归分析 (linear regression); 体重的生长采用逻辑斯蒂回归分析 (logistic regression)。结果均以平均值  $\pm$  标准误表示 ( $\text{Mean} \pm \text{SE}$ ),  $P < 0.05$  为差异显著,  $P < 0.01$  为差异极显著。

## 2 结果

### 2.1 幼仔发育

大绒鼠妊娠期约 15–18 d, 本次实验过程中胎仔数均为 2 只。刚出生的大绒鼠幼仔全身通红, 眼未睁, 能发出“吱、吱”的叫声; 出生时平均体重为  $(2.88 \pm 0.11)\text{ g}$  ( $n = 6$ ), 占母体体重的 6.87%; 在出生第 4 天时开始长毛; 7 日龄时眼已微微张开, 长牙; 10 日龄时四肢不能完全支持其

身体，能匍匐爬行；13 日龄眼全部睁开，移动更为迅速；16 日龄时四肢能支撑起身体，快速跑动，开始嗅闻食物，并试图咬食；19 日龄时，开始咬食食物，但仍以母乳为主食；大绒鼠幼仔在 22 日龄自然断奶，断奶时平均体重为  $(13.59 \pm 0.44) \text{ g}$  ( $n=6$ )，占母体体重的 32.35%。

### 2.2 幼仔的体重生长

大绒鼠体重在 40 日龄以后变化差异不显著 ( $F=1.819, P>0.05$ )，大绒鼠幼仔的体重生长为 S 形曲线 (图 1)。用逻辑斯蒂曲线拟合的拟合度为  $R^2=0.89$ ，拟合度较高，大绒鼠幼仔的体重生长符合逻辑斯蒂增长。根据回归结果，体重 ( $W$ ) 与日龄 ( $D$ ) 的关系为：

$$W = \frac{31.87}{1 + 10.77e^{-0.098D}}$$

体重 ( $W$ ) 以 g 计，日龄 ( $D$ ) 以天计。根据逻辑斯蒂曲线的拐点，大绒鼠幼仔的体重瞬时增长率的最大值为 0.78 g/d，此时对应的日龄约为 24 d，因此大绒鼠幼仔的体重生长可划分为加速生长相和减速生长相。在 24 日龄前为加速生长相，曲线下凹；在 24 日龄后为减速生长相，曲线上凸。

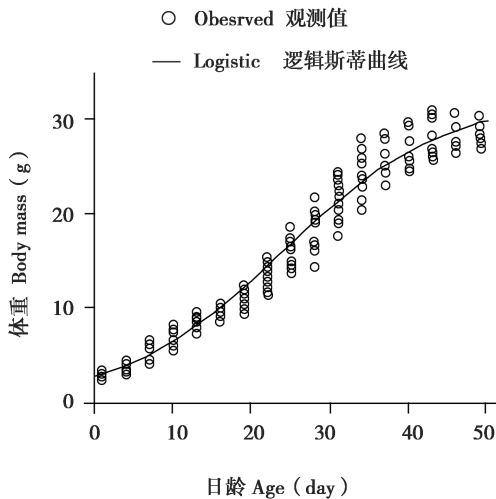


图 1 大绒鼠幼仔的体重增长

Fig. 1 Body mass growth in pups of *Eothenomys miletus*

### 2.3 体温

1 日龄体温为： $26.95^{\circ}\text{C} \pm 0.43^{\circ}\text{C}$ ，到 49 日龄时达  $37.12^{\circ}\text{C} \pm 0.28^{\circ}\text{C}$ ，体温增加约  $11^{\circ}\text{C}$ 。单因素方差分析结果显示，在 13 日龄以前，体温变化差异极显著 ( $F=28.637, P<0.01$ )；在 13–19 日龄，体温无显著变化 ( $F=1.112, P>0.05$ ) (图

2)。1–19 日龄幼体体温随日龄的增加而增加，体温与日龄的回归方程为： $Tb=0.53d+26.79$  ( $R^2=0.84, P<0.01$ )，即 1–19 日龄期间，体温平均每天升高约  $0.53^{\circ}\text{C}$ 。22 日龄后体温接近成体，单因素方差分析结果显示：22 日龄后幼仔各日龄体温与 49 日龄时无显著差异 ( $F=0.872, P>0.05$ )，表现为较高而恒定的体温 (图 2)。

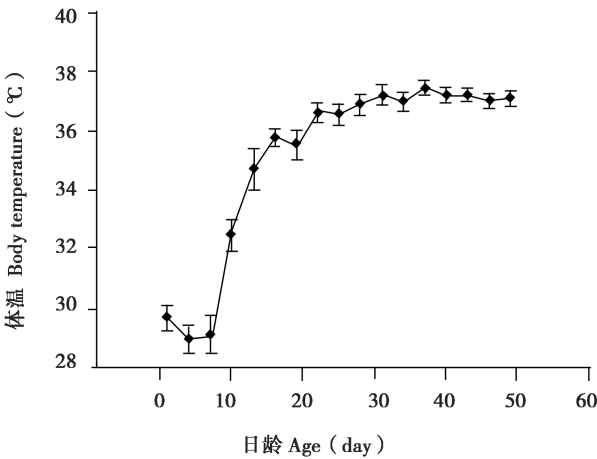


图 2 大绒鼠幼仔体温在胎后发育过程中的变化

Fig. 2 Changes in body temperature during postnatal development in pups of *Eothenomys miletus*

### 2.4 RMR

RMR 在 1–7 日龄间水平较低，在 7–28 日龄间逐渐增大，28 日龄后保持稳定 (图 3)。7–28 日龄期间，各日龄 RMR 平均值对日龄的回归方程为： $RMR=0.15d-0.65$  ( $R^2=0.85, P<0.01$ )，即此期间，大绒鼠幼仔 RMR 平均每天增加约

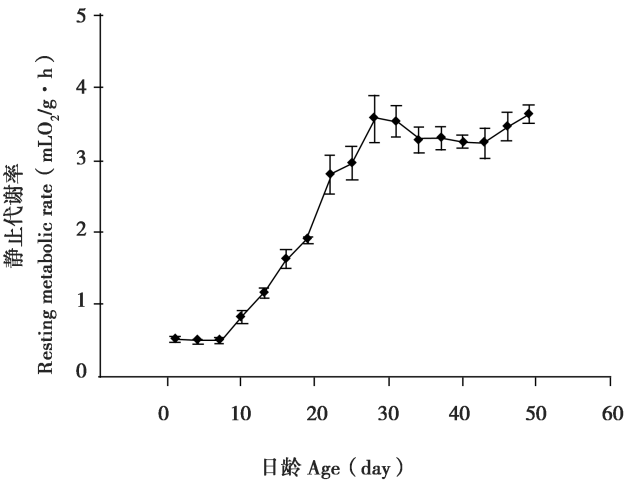


图 3 大绒鼠幼仔静止代谢率在胎后发育过程中的变化

Fig. 3 Resting metabolic rate during postnatal development in pups of *Eothenomys miletus*

0.15 mL $O_2$ /g·h。RMR 在 1–7 日龄间变化无显著差异 ( $F=0.221, P>0.05$ ), 在 7–16 日龄间变化差异极显著 ( $F=30.379, P<0.01$ ), 22 日龄后无显著差异 ( $F=1.637, P>0.05$ ), 在 28 日龄时接近成体水平, 为(3.57 ± 0.32)mL $O_2$ /g·h(图 3)。

2.5 NST

大绒鼠幼仔的 NST 在 7–49 日龄间差异极显著 ( $F=17.166, P<0.01$ ) (图 4)。NST 从 7 日龄到 19 日龄持续增大。NST 与日龄的回归方程为：

$NST=0.33d+1.60$  ( $R^2=0.82, P<0.01$ ), 即此期间大绒鼠幼仔 NST 每天约增加 0.33 mL $O_2$ /g·h; 19 日龄后开始随日龄的增长而降低。各日龄 NST 平均值对日龄的回归方程为:  $NST=-0.14d+10.70$  ( $R^2=0.83, P<0.01$ ), 即此期间大绒鼠幼仔 NST 每天约减少 0.14 mL $O_2$ /g·h。大绒鼠在 7–49 日龄的发育过程中 NST 产热在初期贡献较大 (表 1)。

表 1 大绒鼠幼仔非颤抖性产热在胎后发育过程中的贡献

Table 1 The contribution of nonshivering thermogenesis during postnatal development in pups of *Eothenomys miletus*

日龄 (d) Age	RMR ( mL $O_2$ /g·h )	NSTmax ( mL $O_2$ /g·h )	NSTmax-BMR ( mL $O_2$ /g·h )
7	0.52 ± 0.04	4.10 ± 0.33	3.06 ± 0.25
13	1.18 ± 0.07	5.56 ± 0.27	4.42 ± 0.18
19	1.91 ± 0.05	8.09 ± 0.35	6.18 ± 0.27
25	2.96 ± 0.23	7.13 ± 0.49	4.17 ± 0.35
31	3.54 ± 0.22	6.08 ± 0.34	2.54 ± 0.23
37	3.28 ± 0.16	5.17 ± 0.15	1.89 ± 0.16
43	3.24 ± 0.21	4.51 ± 0.27	1.27 ± 0.24
49	3.63 ± 0.13	3.78 ± 0.15	0.15 ± 0.11

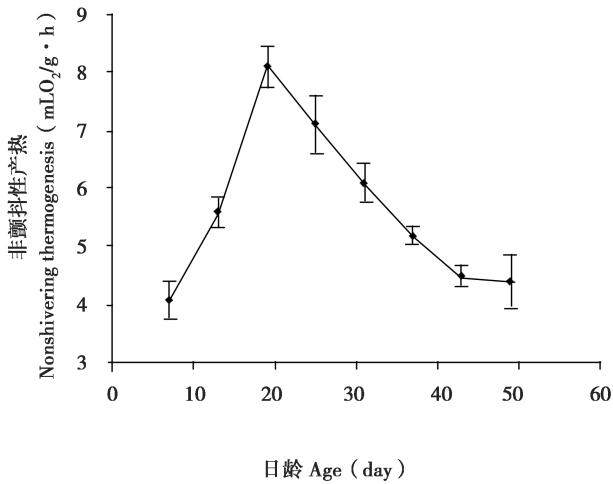


图 4 大绒鼠幼仔非颤抖性产热在胎后发育过程中的变化  
Fig. 4 Nonshivering thermogenesis during postnatal development in pups of *Eothenomys miletus*

3 讨论

3.1 幼仔发育

在自然选择条件下, 小型哺乳动物通常在繁殖期产生数量较多的后代个体, 以保证高的繁殖速率 (Cornelia *et al.*, 2005), 然而在趋向于增加后代数量的同时, 必须权衡选择后代的质量, 因为后代的

质量直接关系到幼体的生存 (Rieger, 1996)。通常哺乳动物的胎仔数与后代质量呈负相关 (Sikes, 1998)。大绒鼠的妊娠期 15–18 d, 胎仔数均为 2 只, 幼仔刚出生时皮肤裸露, 眼睛未睁开, 出生 13 日龄时眼睛方可睁开, 16 日龄时有较强的运动能力并开始咬食固体性食物, 22 日龄时自然断奶, 为典型的晚成型动物, 这些特点与其它多数田鼠类的新生个体类似 (Richmond and Conaway, 1969; Kruckenberg *et al.*, 1973; 迟庆生和王德华, 2005a)。与同域分布的高山姬鼠相比, 大绒鼠具有短的妊娠期和较少的胎仔数, 保证了其幼仔具有较高的存活率, 这可能是其对横断山地区年温差小、日温差大长期适应的结果, 与同域分布的高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*) (柳鹏飞, 2010) 相比, 其最优胎仔数少了 3 只, 繁殖速率受到一定的限制, 这可能是其分布区小于高山姬鼠的原因之一。

3.2 体重和体温

根据逻辑斯蒂曲线的拐点, 大绒鼠幼仔的体重瞬时增长率的最大值为 0.78 g/d, 此时对应的日龄约为 24 d, 大绒鼠达到最大瞬时生长速率的时间比高山姬鼠 (柳鹏飞等, 2010) 早 2 d, 表明其胎后发育在体重方面较高山姬鼠慢, 导致虽然出生时大

绒鼠体重较大,但断奶时大绒鼠体重比高山姬鼠小,这可能与不同物种的种属差异和食性的不同有关。

动物胎后发育过程中的体温调节十分重要,动物出生以后将直接面对周围环境,热量散失威胁其生存(Leon,1986)。在外界环境温度为 $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ 的条件下,大绒鼠幼仔的体温随日龄的增加而趋向稳定,1-13日龄,体温变化较大,幼仔的体温恒定能力较差,13日龄以后,体温差异不显著,说明大绒鼠在13日龄后即具有一定的体温恒定能力,比高山姬鼠早4d,相对于其它小型哺乳动物也较早,如布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*) (迟庆生和王德华,2005a),这可能与其体表较早长毛以及胎仔数小受到亲本较好的照顾有关,在22日龄后体温保持稳定可能与其体表被毛的加厚,体内其他器官产热能力的增强有关。

### 3.3 RMR 和 NST

大绒鼠幼仔 RMR 在 1-7 日龄间较小且变化无显著差异,这可能与其产热能力较低以及初生体重差异较小有关。7-28 日龄间,RMR 随日龄而增大,可能与该时期大绒鼠幼仔的生长率较高相关,较高的生长率要求高的 RMR。在 28 日龄时 RMR 接近成体水平,之后随着日龄的增加以及体重增长的减缓其 RMR 趋于稳定。

与成体不同,许多哺乳动物的新生幼体主要利用 NST 来提高代谢水平(迟庆生和王德华,2005b)。NST 的主要产生部位是褐色脂肪组织(Brown adipose tissue, BAT) (王德华和王祖望,1992)。晚成型幼体出生时只有少量 BAT,出生后 BAT 有逐渐增补的过程,如大鼠、小鼠、长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*) (李庆芬等,1992)。大绒鼠幼仔的 NST 发育分为两个阶段,7-19 日龄间随日龄而增大,在 19 日龄后随体重的增加以及 RMR 的稳定而减小,说明大绒鼠在胎后发育过程中 BAT 产热活性激活较早,符合晚成型动物的特征,随着体重的增大和体表被毛的逐渐加厚、皮下脂肪的增多,以及其它器官特别是肝脏和肌肉产热能力的逐渐完善,BAT 的产热作用逐渐降低。

综上所述,大绒鼠胎后发育及产热能力符合晚成型动物的一般特征,具有较短的妊娠期、较少的胎仔数和较长的哺乳期,保证了其后具有较高的存活率,以适应横断山地区海拔高度变化剧烈、气候

多变的环境。大绒鼠幼仔的体重生长符合逻辑斯蒂生长曲线,在体重增长的快速期,其 RMR 及 NST 都表现出较高的水平;随着体重及 RMR 的稳定,NST 产热减少,即幼体对 BAT 产热作用的依赖随动物逐渐发育成熟而降低。

**致谢:**感谢瑞士巴塞尔博物馆的 Burkart Engesser 教授对于英文摘要的修改。

### 参考文献:

- Case T J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*, **53** (3): 243-282.
- Chi Q S, Wang D H. 2005a. Postnatal development of thermoregulation in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *Acta Zoologica Sinica*, **51** (5): 780-789. (in Chinese)
- Chi Q S, Wang D H. 2005b. Postnatal development of thermoregulation in altricial mammals. *Chinese Journal of Zoology*, **40** (6): 137-143. (in Chinese)
- Comelia K, Fritz T, Joachim K. 2005. Reproduction and growth in a precocial small mammal, *Cavia magna*. *Journal of Mammalogy*, **86** (4): 763-772.
- Hill R W. 1972. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. *Journal of Applied Physiology*, **33** (2): 261-263.
- Isler D, Hill H P, Meier M K. 1987. Glucose metabolism in isolated brown adipocytes under beta-adrenergic stimulation. Quantitative contribution of glucose to total thermogenesis. *Biochemical Journal*, **245**: 789-793.
- Jing S L, Sun R Y. 1982. Studies on development of thermoregulation in Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Acta Ecologica Sinica*, **2** (2): 189-199. (in Chinese)
- Kruckenbergs S M, Gier H T, Dennis S M. 1973. Postnatal development of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Laboratory Animal Science*, **23** (1): 53-55.
- Leon M. 1986. Development of thermoregulation. In: Blass E M ed. *Handbook of Behavioral Neurobiology*. New York: Plenum Press, 297-322.
- Liu P F, Zhang L, Wang R, Zhu W L, Liu C Y, Meng L H, Wang Z K. 2010. Growth and thermogenesis in pups of *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (1): 45-50. (in Chinese)
- Li Q F, Cai B, Huang C X, Sun R Y. 1992. Postnatal development of homeothermic ability and thermogenesis in the rat. *Acta Zoologica Sinica*, **38** (1): 87-94. (in Chinese)
- McManus J J. 1971. Early postnatal growth and the development of temperature regulation in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Journal of Mammalogy*, **52** (4): 782-792.
- Millar J S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolu-*

tion, **31** (2): 370 – 386.

Richmond M, Conaway C H. 1969. Management, breeding and reproductive performance of the vole, *Microtus ochrogaster*, in a laboratory colony. *Laboratory Animal Care*, **19** (1): 80 – 87.

Rieger J F. 1996. Body size, litter size, timing of reproduction, and juvenile survival in the Uinta ground squirrel, *Spermophilus armatus*. *Oecologia*, **107** (4): 463 – 468.

Sikes R S. 1998. Tradeoffs between quality of offspring and litter size: differences do not persist into adulthood. *Journal of Mammalogy*, **79** (4): 1143 – 1151.

Wang D H, Wang Z W. 1992. Brown adipose tissue and its thermogenesis: a review. *Chinese Journal of Ecology*, **11** (3): 43 – 48. (in Chinese)

Wang Z K, Liu L, Liang Z Q, Li Q F, Sun R Y. 1999. Thermogenic characteristics and body temperature regulation in the oriental voles (*Eothenomys miletus*). *Acta Theriologica Sinica*, **19** (4): 276 – 286. (in Chinese)

Yang S C, Zhu W L, Huang C M, Yu T T, Gao W R, Wang Z K. 2013. Effects of food restriction on energy metabolism in male *Eothenomys miletus*. *Acta Theriologica Sinica*, **33** (1): 55 – 62. (in Chinese)

Zhu W L, Cai J H, Lian X, Wang Z K. 2010. Adaptive character of metabolism in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region during cold acclimation. *Journal of Thermal Biology*, **35** (8): 417 – 421.

王政昆, 刘璐, 梁子卿, 李庆芬, 孙儒泳. 1999. 大绒鼠体温调节和产热特征. 兽类学报, **19** (4): 276 – 286.

王德华, 王祖望. 1992. 褐色脂肪组织及其产热研究进展. 生态学杂志, **11** (3): 43 – 48.

李庆芬, 蔡兵, 黄晨西, 孙儒泳. 1992. 大鼠恒温能力和产热的胎后发育. 动物学报, **38** (1): 87 – 94.

杨胜昌, 朱万龙, 黄春梅, 余婷婷, 高文荣, 王政昆. 2013. 食物限制对雄性大绒鼠能量代谢特征的影响. 兽类学报, **33** (1): 55 – 62.

吴征镒, 王荷生. 1985. 中国自然地理——植物地理. 北京: 科学出版社, 118 – 121.

迟庆生, 王德华. 2005a. 布氏田鼠体温调节能力的胎后发育. 动物学报, **51** (5): 780 – 789.

迟庆生, 王德华. 2005b. 晚成性哺乳动物体温调节能力的胎后发育. 动物学杂志, **40** (6): 137 – 143.

郑少华. 1993. 川黔地区第四纪啮齿动物化石. 北京: 科学出版社, 67 – 82.

柳鹏飞, 张麟, 王睿, 朱万龙, 刘春燕, 孟丽华, 王政昆. 2010. 高山姬鼠幼仔的生长发育和产热特征. 兽类学报, **30** (1): 45 – 50.

景绍亮, 孙儒泳. 1982. 长爪砂土鼠体温调节发育的研究. 生态学报, **2** (2): 189 – 199.