

中国哺乳动物生理生态学研究进展与展望

王德华^{1,9,10*} 赵志军² 张学英^{1,9} 张志强³ 徐德立⁴
邢昕⁵ 杨生妹⁶ 王政昆⁷ 高云芳⁸ 杨明⁵

(1 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理国家重点实验室, 北京 100101) (2 温州大学生命与环境科学学院, 温州 325035)
(3 安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036) (4 曲阜师范大学生命科学学院, 曲阜 273165)
(5 沈阳师范大学生命科学学院, 沈阳 110034) (6 扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009)
(7 云南师范大学生命科学学院, 昆明 650500) (8 西北大学生命科学学院, 西安 710069)
(9 中国科学院大学生物互作卓越中心, 北京 100049) (10 山东大学生命科学学院, 青岛 266237)

摘要: 中国哺乳动物生理生态学研究自 20 世纪 50 年代始, 经过 70 多年的发展, 已系统研究了分布于青藏高原、内蒙古草原、横断山脉等地理分布区的代表性物种的生理适应性, 研究主题包括能量代谢和体温调节、冬眠(蛰眠)、水代谢、生态免疫、肠道菌群与宿主的能量代谢和产热调节, 研究物种以小型哺乳动物为主。在新时期除了进一步加强对极端环境的生理适应研究外, 也需关注大型动物对环境的生理适应, 发展新兴领域如保护生理学等, 同时要借助多组学技术、同位素技术、遥感技术、红外技术等, 加强对动物生理适应的机理性探究。本文回顾了中国哺乳动物生理生态学的发展历程, 总结了主要领域取得的重要进展。

关键词: 生理适应; 体温调节和产热; 冬眠; 水代谢; 保护生理学; 生态免疫学; 肠道菌群

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2021) 05–0537–19

Research advances and perspectives in mammal physiological ecology in China

WANG Dehua^{1,9,10*}, ZHAO Zhijun², ZHANG Xueying^{1,9}, ZHANG Zhiqiang³, XU Deli⁴, XING Xin⁵, YANG Shengmei⁶, WANG Zhengkun⁷, GAO Yunfang⁸, YANG Ming⁵

(1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Beijing 100101, China) (2 College of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China) (3 College of Animal Science and Technology, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China) (4 School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu 273165, China) (5 School of Life Sciences, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China) (6 College of Life Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China) (7 School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China) (8 College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China) (9 Center of Excellence for Biointeraction, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China) (10 School of Life Sciences, Shandong University, Qingdao 266237, China)

Abstract: After more than 70 years of development, mammalian physiological ecology in China has made great progress in the study of physiological adaptation of animals living in different geographical environments, such as the Qinghai-Tibet Plateau, Inner Mongolia Grassland, and the Hengduan Mountains. The main research topics include energy metabolism and body temperature regulation, hibernation physiology, water metabolism, ecological immunology, and the thermoregulatory role of gut microbiota. Some topics and areas still require more effort, such as physiological adaptation of mammals to extreme environments, large mammals physiology and conservation physiology. The new technologies need to be better integrated including the multi-omics technology, isotope technology, and remote sensing technology. This paper reviews the main advances of mammalian physiological ecology in China.

Key words: Physiological adaptation; Thermoregulation and thermogenesis; Hibernation; Water metabolism; Conservation physiology; Ecological immunology; Gut microbiota

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31970417, 31772461)

作者简介: 王德华 (1963–), 博士, 研究员, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2021–04–29; 接受日期: 2021–08–03

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: dehuawang@sdu.edu.cn

动物生理生态学 (animal physiological ecology), 或称动物生态生理学 (ecological physiology 或 eco-physiology), 是利用生理学的理论和技术方法, 研究与动物的生存和繁殖相关的生态学问题, 用生理学信息解释和理解野生动物的地理分布和数量变化等。国际上动物生理生态学研究开始于 20 世纪 40 年代, 这个学科的发展主要是基于 Laurence Irving (1895—1979)、Per Fredrik Scholander (1905—1980)、George Adelbert Bartholomew (1919—2006)、Knut Schmidt-Nielsen (1915—2007) 等一批生理学家对野生动物的生理学特征研究工作的基础之上发展起来的 (Feder *et al.*, 1987; McNab, 2002)。我国在该领域的研究起步并不晚, 20 世纪 40 年代后期就有相关研究, 但发展比较缓慢, 经赵以炳先生 (1909—1987)、钱国祯先生 (1918—1985)、孙儒泳先生 (1927—2020)、王祖望先生 (1935—) 等前辈科学家的努力, 我国动物生理生态学的学科发展和研究队伍逐渐发展壮大, 在动物的冬眠生理学、代谢生理学、消化生理学、生态免疫学等领域都有较好的发展, 研究地区涵盖青藏高原、内蒙古高原、横断山脉和华北平原, 受关注的影响因素有环境温度、光照周期、食物 (质量和数量) 和繁殖状态等。国内关于哺乳动物生理生态学的进展已有一些不同时期不同专题的综述 (夏武平, 1984; 孙儒泳, 1991; 王祖望和张知彬, 2001; 王德华等, 2004, 2009; 王德华, 2007, 2011)。在中国动物学会兽类学分会成立和《兽类学报》创刊 40 周年之际, 本文对我国哺乳动物生理生态学的发展和主要研究进展进行了较为全面的回顾, 并对我国该领域未来可能的一些研究方向进行了展望。

1 能量学特征与体温调节

1.1 代谢特征

能量对于野生动物的生存和繁殖至关重要, 基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR)、热中性区 (thermal neutral zone, TNZ)、临界温度 (critical temperature)、热传导率 (thermal conductance) 等能量学 (energetics) 特征是动物生理生态学研究的重要内容之一。孙儒泳 (1959, 1962) 在苏联攻读副博士学位时即开展了啮齿动物生理生态特征与地理分布之间关系的研究, 20 世纪 70 年代还在国内开展了北社鼠 (*Niviventer confucianus*) 和褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 的代谢研究 (孙儒泳和黄铁

华, 1973)。王祖望等 (1979, 1980) 率先测定了高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和高原鼯鼠 (*Eospalax baileyi*) 的代谢特征和能量摄入的季节性变化, 分析了青藏高原啮齿类对高寒环境的生理适应特征。Sun 和 Jing (1984) 测定了长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 的静止代谢率和平均每日代谢率 (average daily metabolic rate, ADMR), 修正了当时国际上用 ADMR 估测能量消耗的方法。韦正道和黄文几 (1983) 比较了长江以南几种小型啮齿动物的能量代谢特点。贾西西和孙儒泳 (1986a, 1986b) 研究了青藏高原根田鼠 (*Alexandromys oeconomus*) 的能量学特征和体温调节。之后我国学者研究了不同地理环境中多个物种的能量代谢特征和适应特点, 物种涉及青藏高原的间颅鼠兔 (*O. cansus*) (王德华等, 1991a), 内蒙古的长爪沙鼠 (Wang *et al.*, 2000; 张学英等, 2016)、布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (李庆芬和黄晨西, 1994)、三趾跳鼠 (*Dipus sagitta*) (鲍卫东等, 2000)、小毛足鼠 (*Phodopus roborovskii*) (战新梅和王德华, 2004)、坎氏毛足鼠 (*P. campbeli*)、莫氏田鼠 (*A. maximowiczii*) (Chen *et al.*, 2006)、子午沙鼠 (*M. meridianus*) (Ding *et al.*, 2018), 横断山脉的倭蜂猴 (*Nycticebus pygmaeus*) (王政昆等, 2000)、大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) (Zhu *et al.*, 2010a)、高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*) (Zhu *et al.*, 2011; Zhu and Wang, 2016)、中华姬鼠 (*A. draco*) (Zhu *et al.*, 2012a)、北树鼯 (原称中缅树鼯) (*Tupaia belangeri*) (Zhu *et al.*, 2012b)、昭通绒鼠 (*E. olitor*) (Zhu *et al.*, 2013a), 东北地区的黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) (柳劲松等, 2003) 等。不同地理分布区的小型哺乳动物面临不同的环境胁迫, 表现出不同的代谢特征 (Li *et al.*, 2001)。

祝龙彪等 (1981) 报道了黄毛鼠 (*R. losea*) 的聚群行为对其代谢特征的影响, 王德华等 (1991) 研究了聚群对根田鼠的能量学特征的影响, Sukhchuluun 等 (2018) 对布氏田鼠聚群的代谢特征、体温和活动性等进行了更进一步的研究。闵红霞等 (2018) 关注了防御性攻击行为对黑线仓鼠能量收支的影响。祝龙彪和钱国祯 (1985) 比较了褐家鼠和黄胸鼠 (*R. tanezumii*) 的代谢特征, 发现褐家鼠的耐高温和低温的能力都高于黄胸

鼠,认为这是褐家鼠比黄胸鼠地理分布更广泛的一个原因。王德华和王祖望(2001)应用能量代谢特征分析了大仓鼠(*Tscherskia triton*)的地理分布,认为大仓鼠的生理生态特征可能决定了该种在我国的地理分布格局,如主要分布在长江以北的旱作区,在高寒地区和极度干旱区却没有分布。赵志军(2011)分析了黑线仓鼠繁殖输出与基础代谢率的关系。赵志军等(2014)探讨了食物和被毛对黑线仓鼠能量代谢和产热的影响。Zhao等(2014)发现黑线仓鼠 TNZ 具有季节性漂移的特点,冬季和寒冷条件下较宽,夏季和暖温条件下较窄。田双杰等(2020)研究了长爪沙鼠的个性特征(personality)与代谢水平之间的关系,发现高贮食个体的每日代谢率要低于低贮食个体。

动物的能量学特征是理解动物行为、种群特征等很多方面的基础,如 BMR 是恒温动物维持基本生命活动的最小产热速率,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, BMR 经常被作为动物种间或种内能量代谢水平比较的重要参数,它能反映不同物种不同个体的能量消耗水平。通过比较和分析,已经发现了很多普遍的规律,如热带动物的代谢水平比温带动物低,温带动物比寒温带动物低,沙漠动物比非沙漠动物低,陆生动物比水生动物低,地下活动动物比地上活动动物低,繁殖期动物代谢水平较高等(宋志刚和王德华,2002a)。关于不同器官对代谢水平的贡献、分子调控机理等,还需要进一步研究。

1.2 褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)和非颤抖性产热(non-shivering thermogenesis, NST)

BAT 产热是小型哺乳动物体温调节的重要方式,20 世纪 60 年代国际上确定了 BAT 的产热功能。我国在这方面的研究起步较晚,首先开展了青藏高原高原鼠兔和根田鼠 BAT 的重量、结构和 NST 的季节性变化的研究(王德华和王祖望,1989,1990; Wang and Wang, 1996; Wang *et al.*, 1993a, 1993b, 2006a, 2006b, 2006c)。宋晓崑和曾缙祥(1991)对达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*)、王德华等(1991a)对间颅鼠兔、孙金生和曾缙祥(1994)对刺猬(*Erinaceus europeaus*)的 BAT 和 NST 进行了测定。鲍伟东等(2001)报道了内蒙古三趾跳鼠等 4 种沙地啮齿动物 NST 的季

节变化。王政昆等(2000)和朱万龙等对倭蜂猴、北树鼯、大绒鼠、昭通绒鼠、高山姬鼠、中华姬鼠的 NST 及其体温调节机制进行了研究(朱万龙等,2008,2016; Zhu *et al.*, 2010a, 2010b, 2013a, 2013b; Zhang *et al.*, 2012; Zhu and Wang, 2016)。Li 等(2001)系统分析了我国不同地理分布区代表性小型哺乳动物的适应性产热特征。

1.3 代谢和产热的影响因素和调节机理

温带或极地地区的哺乳动物,其能量代谢和产热能力的季节变化,受各种环境因素的影响。温度、光周期及食物可利用性等是影响小型哺乳动物体重、能量代谢、产热能力和繁殖功能等变化调节的重要环境因子。王德华等(1991a, 1996a)对青藏高原根田鼠冷驯化过程中的适应性产热能力进行了测定,发现 BAT 产热在低温条件下的体温调节过程中占有重要地位;低温和短光照均能诱导根田鼠和高原鼠兔 BAT 线粒体蛋白含量、细胞色素 C 氧化酶活性增加,根田鼠对光照较敏感,而高原鼠兔对温度更敏感(Wang *et al.*, 1999)。Wang 等(2006a, 2006b)进一步从 BAT 解偶联蛋白 1(uncoupling protein 1, UCP1)的表达水平分析了光照对能量代谢、产热和体重的生理调节机制。温度和光照的协同作用可影响高原鼠兔的代谢产热特征和季节性变化(Wang *et al.*, 1999, 2006c),但最大代谢率仅在低温条件下增加(王玉山等,2001b)。

李庆芬等(1995)发现,内蒙古草原的布氏田鼠在低温驯化条件下,肝脏线粒体蛋白合成增加、呼吸功能增强, BAT 线粒体细胞色素氧化酶、琥珀酸氧化酶、 α -磷酸甘油氧化酶活力等增加,这是代谢率和 NST 的生物化学和分子基础。王德华实验室较为系统地研究了温度和光照的生理效应,发现低温和短光照均能刺激布氏田鼠的食物摄入、RMR 和 NST,诱导肝脏和 BAT 中线粒体蛋白含量、细胞色素 C 氧化酶活性和 UCP1 蛋白表达增加(李兴升等,2003; Li and Wang, 2005; Zhao and Wang, 2005, 2006; Zhang and Wang, 2006);低温和短光照也可抑制布氏田鼠的生长发育,并可长期影响动物的体重和代谢表型(Lu *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2011);同时低温或短光照诱导的产热能力增加有助于动物抵抗高脂食物诱导的肥胖(赵志军等,2008; Zhang *et al.*, 2011)。在食物短缺或取食低营养食物时(如高纤维食物),

动物将降低 RMR 和 NST, 降低 BAT 中 UCP1 的含量, 通过降低产热以减少总能量消耗 (Zhao and Wang, 2007; Zhan *et al.*, 2009)。

哺乳动物的产热受内分泌激素、下丘脑以及交感神经的调控。布氏田鼠、长爪沙鼠和达乌尔黄鼠等物种在急性或慢性冷暴露条件下, RMR 水平和 NST 能力的增加, 肝脏和 BAT 中脱碘酶活力的增强, 环腺苷酸 (cAMP) 含量、 Na^+/K^+ -ATP 酶活力以及 UCP1 mRNA 和蛋白表达的增加, 与下丘脑—垂体—甲状腺轴 (hypothalamus - pituitary - thyroid axis, HPT) 和下丘脑—垂体—肾上腺轴 (hypothalamus - pituitary - adrenal axis, HPA) 的激活有关 (李庆芬等, 2001; Li *et al.*, 2001; 刘小团等, 2001a, 2001b; 杨明等, 2003a)。短光照也能够激活下丘脑促甲状腺素释放激素 (thyrotropin releasing hormone, TRH) 和促肾上腺皮质激素释放激素 (corticotropin releasing hormone, CRH), 直接或间接促进 BAT 中 UCP1 的表达, 诱导 BAT 产热 (黄晨西等, 2006)。通过去除肾上腺和侧脑室注射 CRH 或注射甲状腺素实验, 验证了 HPA 轴和 HPT 轴对 BAT 产热的调节作用 (杨明等, 2003b, 2003c)。

1.4 生理极限

动物的生理极限值 (physiological limit) 对于其生存、繁殖、运动和地理分布等具有决定性作用。王德华等 (1996a, 1996c) 用低温诱导的方法, 测定了根田鼠的最大同化能量, 5°C 时根田鼠可达最大值, 为 $3.2 \sim 3.5 \times \text{BMR}$ 。王玉山等 (2001a, 2001b) 利用氦氧混合气体对高原鼠兔和根田鼠的最大代谢率 (maximum metabolic rate, MMR) 进行了测定, 发现两种动物的季节变化模式不同。宋志刚和王德华 (2001) 分析了啮齿动物最大可代谢 (metabolizable energy intake, MEI) 与 BMR 的关系, 测定了布氏田鼠的最大同化能是 BMR 的 2.5 倍。宋志刚和王德华 (2002b, 2003) 测定了冷诱导条件下长爪沙鼠和布氏田鼠的最大代谢率, 分析了主要器官大小与代谢率之间的关系。王德华和王祖望 (1998) 用踏车测定了根田鼠的活动代谢率, 分析了不同温度、不同运动速度下, 动物的代谢率、体温和蒸发失水等变化。李玉莲等 (2008) 测定了运动对布氏田鼠体重和瘦素浓度的影响, 发现强迫运动可降低身体脂肪含量和瘦素浓

度。动物的活动是每日能量消耗很重要的一个方面, 但相关研究较少。

1.5 体温调节发育

动物生长发育过程中的体温调节能力发育也是热生理学中的一个重要方面。景绍亮和孙儒泳 (1982) 对长爪沙鼠的体温调节发育进行了测定。王培潮等 (1985) 测定了毛丝鼠 (*Chinchilla lanigera*) 的体温调节发育。Sun 和 Zeng (1987) 对根田鼠的体温调节发育进行了研究, 并提出了新的恒温指数。Cai 和 Sun (1987) 研究了胎后体温调节发育的数学模型。李庆芬等 (1991) 研究了长爪沙鼠发育过程中线粒体的产热功能。奉勇和王祖望 (1992) 对高原鼠兔胎后发育过程中 BAT 的变化进行了研究。迟庆生和王德华 (2005)、迟庆生等 (2006) 对布氏田鼠的胎后体温调节能力的发育及 BAT 的功能进行了测定。

1.6 瘦素 (leptin) 对能量代谢和产热的调节作用

1994 年瘦素的发现促进了能量平衡调节机理的研究。瘦素主要是由白色脂肪细胞分泌, 肥胖基因编码, 分子量为 16 kD 的蛋白类激素, 在动物的体重调节、发育与生殖、免疫等方面有重要作用。李兴升等 (2004) 测定了长爪沙鼠血清瘦素浓度与脂肪含量的关系。随着工作的逐步展开和深入, 发现低温、短光和食物短缺等环境信号均引起布氏田鼠血清瘦素浓度降低 (Li and Wang, 2005; Zhang and Wang, 2006; Zhao and Wang, 2006; Li and Wang, 2007), 而且低温会引起下丘脑增食类神经肽如 Agouti 基因相关蛋白 (agouti-related protein, AgRP) mRNA 表达上调, 促进摄食; 恢复常温后血清瘦素浓度和下丘脑 AgRP 表达恢复。对冷暴露的布氏田鼠利用微渗透泵腹腔补充瘦素后, 体重、摄食量以及下丘脑 AgRP 表达下调 (Tang *et al.*, 2009)。对哺乳期的布氏田鼠外源施加瘦素也会产生剂量依赖性的体重和摄食量的降低, 而且会逆转哺乳期增食类神经肽 AgRP 和神经肽 Y (neuropeptide Y, NPY) 的表达升高以及厌食类神经肽阿黑皮素原 (proopimelanocortin, POMC) 表达的降低; 瘦素处理并不影响 BAT 中 UCP1 的表达 (Tang *et al.*, 2009; Cui *et al.*, 2011)。在低温、限食等负能量平衡状态下, 脂肪组织分泌的瘦素浓度降低, 负反馈调节下丘脑食欲相关神经肽的表达, 促进摄食, 满足动物的能量需求; 而产热调节

可能主要受到交感神经而不受瘦素信号通路的调控。在大绒鼠、高山姬鼠和中华姬鼠中发现血清瘦素浓度与体脂呈正相关 (Zhu *et al.*, 2010b, 2011, 2013b), 而昭通绒鼠的体重不受瘦素影响 (Zhu and Wang, 2015), 北树鼯血清瘦素浓度则与体脂呈负相关 (Zhang *et al.*, 2012)。关于瘦素对能量代谢和产热调节的作用并没有一个非常确切的结论, 可能与动物物种、环境条件以及生理状态有关, 瘦素也可能与其他内分泌信号相互作用调节动物的能量代谢和产热。

1.7 哺乳期的能量代谢和产热

繁殖是小型哺乳动物生活史的重要阶段, 而哺乳期是繁殖过程中能量摄入和支出最高的时期, 动物不仅显著增加能量摄入、降低产热和行为活动的能量支出, 甚至动用体内的能量储存, 以满足哺育后代的能量需求。哺乳动物的能量摄入在不同繁殖阶段呈现显著的可塑性变化, 许多动物的摄食量在妊娠期显著增加, 在哺乳期进一步增加。

王祖望等 (1982) 报道了根田鼠繁殖时期的能量需要, 利用气体代谢法测定了妊娠期、哺乳期的能量消耗。王培潮等 (1988) 测定了水貂 (*Mustela vison*) 的繁殖能量代谢。王德华等 (1996) 对根田鼠哺乳期的同化能和产后生长发育过程中的能量分配进行了研究, 发现哺乳期最大同化能量是 $2.3 \times \text{BMR}$, 母体在断乳前投入幼体生长的能量占哺乳代价的 25%。Liu 等 (2003) 对布氏田鼠的繁殖能量学进行了研究。黑线仓鼠在哺乳期通过增加摄食量以应对自身维持和哺育后代的能量支出, 哺乳高峰期总摄入量比哺乳初期增加了 1.2 倍, 比繁殖前增加了 2.9 倍, BMR 比繁殖前增加了 48%, 哺乳高峰期的最大能量代谢为 $4.47 \times \text{BMR}$ (赵志军, 2011; Zhao, 2011)。黑线仓鼠的繁殖输出受环境温度的影响, 随着环境温度升高, 哺乳期能量摄入和繁殖输出显著降低, 哺乳期黑线仓鼠对高温的敏感性增加, 耐受性显著降低, 其对高温的耐受温度比非繁殖个体低 $4^{\circ}\text{C} \sim 6^{\circ}\text{C}$ (Huang *et al.*, 2020; Zhao *et al.*, 2020)。Wu 等 (2009) 和 Yang 等 (2013) 用双标水 (doubly labeled water, DLW) 方法测定了布氏田鼠和长爪沙鼠的泌乳能量支出, 结果显示其占哺乳期总能量消耗的 35%。

可持续能量收支 (sustained energy intake and

expenditure, SusEI) 或称可持续代谢率 (sustained metabolic rate, SusMR), 是指动物在较长时期内体重维持稳定, 机体所需能量主要来自摄食, 而非动用体内贮存的能量。在某些环境条件下 (例如低温) 或者在动物某些生活史阶段 (例如运动、哺乳等), 可持续能量收支随着能量需求增加而升高, 达到最大值, 即最大可持续能量收支 (maximum SusEI, mSusEI)。许多动物哺乳期的能量收支都未能突破 mSusEI。当胎仔数增加到一定程度, 母体的能量摄入和泌乳能量支出未进一步增加, 表明 mSusEI 存在极限, 导致哺育幼体重量降低, 或者哺乳期延长, 这些均显著降低后代的适合度 (Zhang and Wang, 2007; Yang *et al.*, 2013)。

关于 mSusEI 限制假说的实验验证有较为系统的研究。“中心限制”假说 (central limit hypothesis) 认为, 动物不能通过增加能量摄入以哺育更多后代, 能量摄入可能受到自身摄食、消化和吸收能力的限制, 即 mSusEI 受到负责能量摄入、加工处理、吸收和分配的“中心系统”瓶颈的限制。瓶颈可能在于消化道的消化和吸收能力、肝脏对吸收后的营养物质的加工能力、肺脏吸入氧气排出 CO_2 的能力、心脏通过血液循环输送 O_2 和营养物质的能力, 或者肾脏排泄代谢废物的能力等。通过测定低温环境下哺乳期布氏田鼠 (Wu *et al.*, 2009) 和黑线仓鼠 (Zhao, 2011) 的能量收支, 发现其能量摄入可进一步增加, 结果不支持“中心限制”假说。消化道的可塑性变化是机体应对哺乳期摄食量增加的主要适应对策之一。Zhang 等 (2016) 认为黑线仓鼠消化系统的变化不是限制哺乳期 mSusEI 的因素。

与“中心限制”假说不同, “外周限制”假说 (peripheral limitation hypothesis) 则认为, mSusEI 可能被外周组织和器官的消耗能量的能力所限制, 如繁殖状态下乳腺的泌乳能力、低温环境下肌肉和 BAT 的产热能力等。该假说在许多研究中得到了证实。例如实验小鼠 (*Mus musculus*)、大鼠 (*R. norvegicus*)、豚鼠 (*Cavia porcellus*)、布氏田鼠、黑线仓鼠等不能通过增加能量收支来满足幼体额外的生长发育所需, 导致幼体生长显著变缓, 断乳时幼体体重显著低于哺育自然胎仔数的幼体 (Zhang *et al.*, 2008; Zhao, 2011; Huang *et al.*, 2020)。将哺乳期长爪沙鼠暴露于低温环境下, 母

体和幼体的产热能量支出均显著增加,但泌乳支出未增加 (Yang *et al.*, 2013)。这些研究均表明,哺乳期 mSusEI 受乳腺泌乳能力的限制,支持“外周限制”假说。

哺乳期暴露于暖温 (30℃) 的布氏田鼠和长爪沙鼠的能量摄入、泌乳量均显著降低,幼体的生长率显著下降。如果妊娠期也暴露于暖温,对幼体的影响更显著 (Wu *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2016)。高温环境不仅影响母体当前的繁殖性能,抑制哺乳期 F1 代幼体的生长发育,断乳后 F1 代的体重也显著低于室温对照组,而且 F1 代再次妊娠繁殖,其繁殖输出也显著低于未经历高温组,表明母体经历高温下的热耗散限制不仅影响当前的繁殖性能,也显著降低了后代的繁殖性能 (Bao *et al.*, 2020)。

把哺育不同胎仔数的黑线仓鼠暴露于暖温环境 (30℃),哺育小胎仔数的母体泌乳能量支出和幼体生长发育未发生显著的变化,而哺育大胎仔数的母体摄食量和泌乳能量支出均显著降低,导致幼体断乳时体重显著下降 (Wen *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2020)。这些研究表明,哺乳期 mSusEI 既受乳腺泌乳能力的限制,也受散热能力的限制,即“双重限制”假说 (Zhao *et al.*, 2013; Wen *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2020)。该假说在一定程度上解释了上述研究结果不一致的现象,推测哺乳期 mSusEI 限制与环境温度有关,暖温下以“热耗散限制”为主,低温下以“外周限制”为主。

2 水代谢

水代谢是指在动物的生命过程中,有机体与环境之间的水分交换过程,包含水分获得和丢失两个过程。奚家星和孙儒泳 (1973) 比较了褐家鼠和社鼠的肺皮蒸发失水量,发现喜湿的褐家鼠的肺皮蒸发失水量高于耐旱的社鼠;蔡正纬和黄文几 (1982) 研究了分布于中湿条件下的大仓鼠和黄胸鼠的肺皮蒸发失水量,并测定了肾髓部的相对厚度,发现分布于长江南岸的黄胸鼠的肺皮蒸发失水量、尿失水量都高于分布于长江北岸的大仓鼠。迄今关于小型哺乳动物肺皮蒸发失水量的比较研究,已涵盖荒漠半荒漠地区 (肖增祐和孙儒泳, 1988)、青藏高原地区 (王德华等, 1993; 王德华和王祖望, 2000) 和横断山区 (朱万龙等, 2008; 李晓婷等, 2009; 罗谦等, 2011; 黄春梅等,

2012; 朱万龙等, 2016) 等多种栖息地类型。特别需要提到的是 Liu 等 (1992) 利用同位素方法测定了布氏田鼠野外自由活动状态下的水分代谢平衡。

除肺皮蒸发失水外,尿和粪便失水也是水分流失的重要途径。然而,关于节水的形态学基础和生理适应机制的研究仍较少。肾脏是重要的泌尿器官,其重量和形态学特征随季节和栖息地环境而变化。张梦和王德华 (2018) 比较了分布于典型草原、半荒漠地区至荒漠和沙漠地区的 5 种啮齿动物肾脏形态的变化,发现肾脏的髓质厚度随干旱程度呈递增趋势,生活于较干旱地区的物种有较高的尿液浓缩能力。

分子水分代谢生理学研究主要是对肾脏水通道蛋白 (aquaporin, AQP) 的研究。AQPs 对于机体的水分平衡具有决定性作用, AQP1 的表达与肾小管节段内极高的水渗透系数呈显著正相关,可介导原尿中的水分重吸收, AQP2 位于肾集合管主细胞的胞浆和顶质膜上,在肾脏浓缩机制和维持机体水平衡及正常肾脏功能方面起重要作用。通过免疫组化技术,已对塔里木兔 (*Lepus yarkandensis*) (张建萍等, 2013)、虎鼬 (*Vormela peregusna*) (张春燕等, 2014) 等小型哺乳动物肾脏内的 AQP1 和 AQP2 进行了鉴别和定位研究。Xu 和 Wang (2016) 测定了缺水状态下,长爪沙鼠的渗透压变化与 AQP2 表达量的关系。Nouri 等 (2020) 测定了高盐食物对长爪沙鼠水盐平衡的影响,发现摄入高盐食物时,肾脏中依赖于抗利尿激素 (arginine vasopressin, AVP) 的 AQP2 表达量上调,但依赖于醛固酮的钠通道蛋白 (α -ENaC) 的表达量下调,促进了对水分的重吸收和排泄功能。受全球气候变暖的影响,哺乳动物的高温生理学,尤其是水代谢调节机理,值得关注。

3 冬眠 (蛰眠) 生理学

冬眠是许多小型哺乳动物在面临环境胁迫时,通过降低代谢和体温的方式减少能量支出、度过不利环境的一种适应方式。赵以炳先生是国际上率先研究冬眠生理学的学者之一,20 世纪 50 年代在我国最先开展了刺猬体温调节的研究。赵以炳等以刺猬、达乌尔黄鼠为实验模型,探究了刺猬在冬眠期间生理指标的变化以及环境因素对其冬眠启动的影响 (赵以炳和叶甲壬, 1955a, 1955b) 以及冬眠动物心肌细胞膜电位的耐寒性 (Liu *et al.*, 1987;

赵明蓊等, 1988)。此外, 赵以炳在国内率先尝试对非冬眠动物狗进行低温诱导, 将狗的体温降低到 20°C 以下并成功复苏 (北京大学生物学系人体及动物生理学教研室, 1959; 赵以炳等, 1961), 这是国内最早开展的低温麻醉应用研究。下丘脑视前区 (preoptic area, POA) 是调节体温的重要脑区, 儿茶酚胺等神经递质在体温调节过程中扮演着重要角色。研究表明儿茶酚胺系统的活动性在达乌尔黄鼠冬眠期间维持在较低水平 (孙久荣等, 1999), 而通过对 POA 注射 6-羟多巴胺, 损毁儿茶酚胺系统可以促进黄鼠冬眠 (黄钦恒和蔡益鹏, 1993; 方晓红和蔡益鹏, 1995), 这提示 POA 中的儿茶酚胺系统对冬眠启动和维持有重要作用。此外, 5-羟色胺也可能是触发和维持冬眠的重要神经递质 (黄钦恒等, 1993)。非冬眠动物心脏对温度极其敏感, 低体温导致心肌细胞钙超载, 进而诱发严重的心律不齐和室颤, 这对于非冬眠动物来讲是致命的。然而, 黄鼠的心肌细胞在低温条件下依然能维持钙稳态 (Wang *et al.*, 1999; Li *et al.*, 2011) 和收缩力 (王世强等, 1995)。王世强团队最新的研究结果表明, 达乌尔黄鼠心肌细胞中心肌特异性转录因子 myocardin 通过血清响应因子促进心肌细胞横管和肌质网耦联结构中的 junctophilin 2 和 caveolin 3 蛋白表达, 提高冬眠状态下心肌细胞兴奋收缩耦联的分子效率 (Yang *et al.*, 2021)。冬眠动物利用这一调控机制保证在低体温条件下, 心脏仍然具有强有力的泵血能力。此外, 达乌尔黄鼠心肌细胞膜上 L 型钙通道较高的钙内流阈值、心肌细胞肌质网较少钙泄漏和较快的钙回收能力也是黄鼠适应冬眠体温的关键分子机制。

作为国内冬眠生理生态学研究较多的物种, 达乌尔黄鼠广泛分布于我国东北、华北、西北和内蒙古干旱半干旱地区、草原和农牧交错区。曾缙祥等 (1987)、宋晓崑和曾缙祥 (1991) 研究了黄鼠在实验室条件下的代谢率、呼吸速率以及不同季节产热能力的变化。随后关于黄鼠的体温调节和产热能力的季节变化也有较多报道 (张淑珍等, 1996; Liu *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2008; 杨明等, 2011; 吕铮等, 2014; Xing *et al.*, 2015)。环境温度和光照对黄鼠的产热能力以及冬眠启动起到一定的调节作用 (张淑珍等, 1996; 刘小团等, 2001; 黄晨西等, 2006; 吕铮等,

2015)。在入睡前, 黄鼠通过大量摄取食物, 快速积累体脂作为冬眠的能量物质。体脂积累程度直接影响到黄鼠的存活率。瘦素作为体内的“能量信号”, 其表达量和血液中的含量存在明显的季节性波动 (Chen *et al.*, 2008; Xing *et al.*, 2015)。通过对冬眠前的黄鼠施加外源瘦素, 确定了瘦素作为能量信号在动物入眠启动中的作用 (Xing *et al.*, 2016, 2020)。

达乌尔黄鼠是贮脂类专性冬眠动物, 已有观点认为这类动物入眠、出眠和繁殖受控于严格的内源节律。在长达 6 个月的冬眠季节, 黄鼠不吃不动, 依靠冬眠前积累在体内的脂肪作为能源物质存活。有研究表明, 历经冬眠过程中长达数月的不活动期后, 出眠时达乌尔黄鼠的骨骼肌质量、形态与超微结构都能得到较好的维持, 没有出现明显的萎缩, 是天然的抗废用性肌萎缩动物模型 (Gao *et al.*, 2012; 孙小勇等, 2012; 党凯和高云芳, 2016; Dang *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2019)。这与非冬眠动物在去负荷、失重与卧床等骨骼肌废用条件下, 出现明显的肌萎缩显著不同 (Gao *et al.*, 2018)。对冬眠期哺乳动物运动功能的维持机制研究近年有较好的进展。通过对冬眠不同时期达乌尔黄鼠骨骼肌纤维胞浆钙水平及调控机制的研究, 提出了冬眠动物抗废用性肌萎缩的胞浆钙稳态学说 (Fu *et al.*, 2016), 发现冬眠黄鼠的骨骼肌肌纤维胞浆钙稳态的维持可能得益于冬眠期肌质网、线粒体和胞内钙相关蛋白表达水平或活性的稳态或上调, 钙稳态优先策略可能是冬眠动物抗废用性肌萎缩的重要机制 (Guo *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2020)。冬眠期黄鼠抗氧化应激能力增强, 能够对抗冬眠一阵间觉醒循环过程中反复的缺血一再灌注引起的组织过度应激 (Wei *et al.*, 2018, 2019; Zhang *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2020)。维持骨骼肌蛋白代谢的稳态可能是冬眠动物骨骼肌得以维持的关键机制, 且这一策略存在骨骼肌类型特异性 (Yang *et al.*, 2014; Dang *et al.*, 2016a; Wei *et al.*, 2018; Ma *et al.*, 2019)。有关冬眠黄鼠骨骼肌蛋白组学与糖蛋白组学的研究与这些发现可相互佐证 (Chang *et al.*, 2016, 2018; Dang *et al.*, 2019, 2020)。新近的研究发现, 冬眠期黄鼠骨骼肌蛋白代谢与骨代谢呈现协同性变化 (Zhang *et al.*, 2021), 该协同性变化提示冬眠期

黄鼠骨骼肌与骨骼之间可能存在交互作用或二者受肌骨共调节因子的调控。

我国关于哺乳动物蛰眠 (torpor) 的研究较少。Chi 等 (2018) 研究了代谢底物的变化对小毛足鼠蛰眠的诱导, 发现小毛足鼠白天的代谢底物以葡萄糖为主, 夜间则以脂肪酸为主。葡萄糖剥夺实验可以诱导小毛足鼠进入蛰眠状态, 蛰眠过程中呼吸商明显降低。

4 生态免疫学

生态免疫学 (ecological immunology, or ecoimmunology) 是 20 世纪 90 年代新兴起的一门交叉学科。该学科在进化和生态学背景下, 通过检测野生动物免疫能力的变化, 从免疫防御具有能量或资源代价的角度, 为解释生活史权衡与进化、性选择、种群动态和寄主-寄生物之间的相互作用关系等生态学难题提供了新思路。免疫学技术手段的不断进步, 促进了对这些生态学难题的深入理解 (张志强和王德华, 2005; 徐德立和王德华, 2015; 张志强等, 2015b), 国内对免疫生态学的研究重点集中于冬季免疫增强假说 (winter immunoenhancement hypothesis) 的实验室和野外验证、种群动态和生活史权衡的生理调控机制等方面。

冬季免疫增强假说认为冬季短光照能增强动物的免疫功能, 以应对冬季低温、食物短缺等应激对其存活能力的损害, 同时繁殖活动处于休滞状态 (Sinclair and Lochmiller, 2000)。长爪沙鼠冬季体液免疫能力高于夏季 (张志强和王德华, 2006), 支持该假说, 即在严峻的冬季条件下沙鼠通过增加免疫能力来提高冬季存活概率; 然而, 根田鼠冷季的脾脏指数和细胞介导的免疫能力均低于暖季 (边疆晖等, 2008)。黑线仓鼠对季节的反应与选择的免疫参数有关, 细胞介导的免疫能力和白细胞总数、中性粒细胞的百分比均在夏季最低, 而体液免疫能力却在秋季最低 (Xu *et al.*, 2018; Xu and Hu, 2020; 徐德立等, 2021)。除野外研究提供的实验证据外, 光周期、温度和食物质量等因素也会影响小型哺乳动物的免疫功能, 但结论不一。例如, 短光照抑制雌性黑线仓鼠的细胞免疫功能, 降低了免疫球蛋白 M (Immunoglobulin, IgM) 的水平, 但不影响 IgG 的浓度, 以及胸腺、脾脏的鲜重和白细胞总数 (Xu and Hu, 2017)。低温使雌、雄性黑线仓鼠的体液免疫能力和白细胞总数下降, 但不

影响胸腺和脾脏的鲜重以及细胞免疫功能 (Xu and Hu, 2017; Xu *et al.*, 2017); 低温降低了布氏田鼠的天然免疫能力, 但对长爪沙鼠无影响; 而高温处理对这两种鼠的天然免疫能力均无显著影响 (Xu *et al.*, 2019a, 2019b)。食物的数量、质量以及不同成分均会影响小型哺乳动物的免疫功能。例如, 妊娠期雌性大仓鼠经 70% (喂食自由取食量的 70%) 限食处理后, 其后代中雄性个体的体液免疫功能受到了抑制 (Liang *et al.*, 2004); 长期温和的食物资源限制对长爪沙鼠的免疫功能影响很小, 但食物资源急性短缺能显著抑制其免疫功能 (Xu and Wang, 2010, 2011; Xu *et al.*, 2011a, 2011b; 徐德立和王德华, 2015); 90% 限食能抑制黑线仓鼠的体液免疫功能, 但对细胞免疫无显著影响 (徐德立和徐来祥, 2015; Xu *et al.*, 2017)。此外, 食物中的蛋白质、多糖、脂肪酸、肽、氨基酸、维生素、金属离子和多酚等不同成分均可能影响小型哺乳动物的免疫功能, 但高蛋白食物对长爪沙鼠的免疫功能却无显著性影响 (陈竞峰等, 2007)。

关于小型哺乳动物免疫功能与种群动态的关系研究, 主要集中于室内模拟实验和野外围栏实验, 涉及社会等级、种群密度、捕食和寄生等因素。例如, 超重的长爪沙鼠 (Xu *et al.*, 2011b), 或处于优势地位的布氏田鼠 (Li *et al.*, 2007), 两种鼠的免疫功能都有所下降。中密度和高密度饲养条件下雌性布氏田鼠的脾脏指数和体液免疫功能都高于低密度个体, 但密度处理不影响雄鼠的免疫功能 (李凤华等, 2003)。高种群密度会抑制根田鼠的免疫功能 (吴雁等, 2008; Bian *et al.*, 2011), 并可通过母体应激降低子代的免疫功能 (Du *et al.*, 2016); 此外, 母体密度应激和球虫感染对于根田鼠的免疫功能具有负叠加效应 (张鑫等, 2018; Yang *et al.*, 2018), 捕食风险可通过降低根田鼠的免疫能力、增加肠道寄生物感染强度而损害其存活能力 (朱亚辉等, 2018; Shang *et al.*, 2019)。随着适用于野外研究的免疫学指标的补充和完善, 从免疫功能变化的角度揭示种群动态调节机理的研究将越来越多 (张志强等, 2015b)。

权衡是生活史理论的重要观点之一。由于动物可利用的资源不是无限的, 有限的资源必须在多种经常相互竞争的生理过程之间进行分配, 一般认为

免疫系统的维持或激活均具有能量或资源代价,故此免疫功能与其它生理活动之间可能存在权衡关系。然而,通过严格受控的室内实验来验证免疫与产热、免疫与繁殖之间的权衡关系研究,所得结论并不一致,甚至免疫系统的不同组分之间的反应模式也有差别(李凤华等,2003;徐德立和徐来祥,2015;张志强等,2015a,2015b)。切除部分褐色脂肪组织能增加长爪沙鼠的体液免疫功能,表明免疫功能与产热能力之间可能存在权衡(Yang *et al.*, 2012)。激活体液免疫反应能降低布氏田鼠睾丸和附睾的重量(Cai *et al.*, 2009);与非繁殖期长爪沙鼠相比,哺乳期长爪沙鼠的天然免疫和胸腺重量降低,表明免疫功能与繁殖状态之间可能存在权衡(Yang *et al.*, 2013)。雌性黑线仓鼠非繁殖期、妊娠期和断乳期的细胞免疫反应不存在差异,说明细胞免疫与繁殖状态之间可能不存在权衡(张志强等,2015b)。上述研究表明,免疫与繁殖之间是否存在权衡,可能与所用物种、免疫指标、实验环境等因素的差异有关。在生理学水平上,免疫反应是否具有能量或资源代价,是生态免疫学关注的理论问题之一。长爪沙鼠的细胞免疫或黑线仓鼠的体液免疫反应被激活后,它们的RMR均没有显著变化(张志强等,2011,2015a),表明免疫反应的活化所消耗的能量有限。未来研究中,还需要在更多物种中通过激活免疫系统不同成分,然后测定其能量变化,以检验免疫反应是否具有能量或资源代价的问题。

5 植物次生代谢物

植物次生代谢物(plant secondary metabolites)和植食性动物之间存在一定的协同进化关系,也会对动物的代谢特征产生一定的影响。研究发现,羊草(*Leymus chinensis*)中所含的植物次生代谢物6-甲氧基苯唑啉酮(6-methoxybenzoxazolinone, 6-MBOA)的浓度随着羊草幼苗的生长而降低,布氏田鼠的啃食行为是诱导其浓度降低的原因之一(Dai *et al.*, 2014a)。6-MBOA在短光照周期下可以刺激和促进布氏田鼠繁殖,但在长光照周期下会抑制雄性布氏田鼠的繁殖(Dai *et al.*, 2016, 2017)。食物中添加单宁酸可显著改变布氏田鼠肠道菌群的组成(Ye *et al.*, 2018)。单宁酸对雌雄布氏田鼠繁殖的促进作用可能与影响其抗氧化及自噬水平有关(Dai *et al.*, 2020; Yu *et al.*, 2021)。

植物中的单宁含量也影响高原鼠兔的食物选择(戴鑫等,2012),影响高原鼠兔、根田鼠和高原鼯鼠肠道微生物分泌的单宁酸分解酶及纤维素酶的酶活性(Dai *et al.*, 2014b, 2015),降低高原鼠兔的血脂水平(戴鑫等,2016)。陈竞峰等(2005)发现布氏田鼠的基础代谢率和能量摄入对单宁酸的反应具有时段性,短期内能量消耗增加,随着动物对食物的适应,生理功能恢复到正常水平。

6 肠道菌群与宿主的能量代谢和产热调节

野生动物的肠道菌群与其能量代谢和产热调节的关系也受到了关注。动物的代谢和产热除了受到中枢神经系统以及内分泌系统的调控外,也与栖息在动物肠道中数量庞大的微生物有关。肠道微生物不仅参与宿主的能量代谢调节,还参与免疫、神经和行为调节等过程。除了受宿主基因的影响外,许多环境因素,如饮食、温度、季节、海拔等均能影响肠道微生物群落结构。Zhang等(2018)在布氏田鼠中发现聚群行为能够提高肠道微生物群落多样性,增加有益菌而降低有害菌的相对丰度,提高代谢产物短链脂肪酸的含量,短链脂肪酸作为宿主的能量底物,从而降低在低温环境下的能量需求,维持能量和体温平衡;通过菌群移植实验证实了肠道菌群能够介导宿主的能量和体温调节。Bo等(2020)发现食粪行为可以补充布氏田鼠肠道菌群,保持核心菌群的稳定,增加代谢产物和维持动物的能量平衡,并且有利于动物维持正常的神经发育和认知水平。食物是影响肠道微生物群落的关键因子,Bo等(2019)发现低温可直接引起布氏田鼠肠道菌群的改变,与低温下摄食量增加无关。低温下菌群通过激活去甲肾上腺素—PKA信号通路,促进了产热蛋白UCP1的表达。宿主的神经递质去甲肾上腺素的增加会反馈调节肠道菌群的结构组成和多样性,从而维持肠道菌群的稳态。揭示了“肠道菌群—肠—脑”互动调控动物对寒冷环境适应的微生物神经生理机制。Khakisahneh等(2020)在单次低温适应研究的基础上,进一步发现周期性的低温或高温胁迫,引起宿主动物代谢表型和肠道微生物群落的周期性波动,而且经过多次驯化,肠道菌群对环境温度变化的适应性更强;周期性高温驯化导致肠道微生物多样性降低,证实了菌群多样性降低会损伤动物在低温下的体温调节能力,降低

动物的生存适合度。Khakisahneh 等 (2021) 通过长爪沙鼠甲亢和甲减模型, 阐明了“甲状腺—肠道菌群”轴对恒温动物产热和体温的调节作用, 揭示了肠道菌群与宿主内分泌系统相互作用对体温调节的重要生理意义。

7 消化生理学

动物的消化道形态与其食性、食物质量以及动物对能量的需求密切相关。对青藏高原高寒地区根田鼠、高原鼠兔和高原鼯鼠消化道形态的季节性变化的研究, 发现消化道形态与食物的季节变化相关, 小肠反应最敏感 (王德华等, 1995; 王德华和王祖望, 2000, 2001), 后又比较了食性与消化道形态的关系 (Wang *et al.*, 2003)。杜卫国等 (2001) 比较了 7 种鼠科动物的消化道形态, 表明消化道形态与食性密切相关, 发现消化道长度的种间差异明显大于重量, 大肠和盲肠更能反映动物食性的差异。李俊生等 (2003) 比较了荒漠 7 种啮齿动物的消化道长度与食物组成的关系, 表明栖息于同一生境的植食性小型哺乳动物具有不同的食物资源利用模式, 而同域共存物种的消化道形态结构的差异是对食物资源利用种间权衡的功能反应。薄亭贝等 (2018) 以布氏田鼠为研究对象, 测定了低温驯化条件下其小肠形态和组织学结构的适应性变化。Pei 等 (2001a, 2001b) 利用食物标记技术, 液相的消化道内容物采用钴—乙二胺四乙酸 (cobalt-ethylenediaminetetra-acetic acid, Co-EDTA) 标记, 固相的大颗粒内容物采用染色到植物细胞壁上的铬 (chromium mordanted onto cell wall constituents, Cr-CWC) 对食物在布氏田鼠和长爪沙鼠肠道内的平均滞留时间及食物质量的影响进行了测定, 发现布氏田鼠具有结肠分离机制, 长爪沙鼠则没有。Liu 等 (2013) 通过测定小肠的蔗糖酶、麦芽糖酶、氨基肽酶等变化, 结合消化道形态和消化效率等, 发现野生长爪沙鼠能够通过调节消化道的形态和功能以适应食物质量和环境温度的季节性变化, 包括增加食物摄入、加快食物流动速率、增大消化道容积以及降低小肠单位组织消化酶的活性等。Zhang 等 (2016) 发现哺乳高峰期黑线仓鼠的摄食量显著增多, 消化道的重量显著增加, 胃蛋白酶、小肠麦芽糖酶、蔗糖酶和氨基肽酶活性均显著升高。随着胎仔数增加, 母体摄入能、消化率、消化道重量和消化酶活性均显著增加, 表明消化系统

的可塑性调节利于母体提高繁殖性能。动物对食物的摄取、处理、消化和吸收等过程, 是获得生活所必需的能量和营养的基本途径, 这个领域需要进一步加强。

8 保护生理学

这是一个新的领域, 主要利用生理学的理论、途径和方法解决与生物保护相关的生态学问题。我国在这个领域也有很好的研究, 如对大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 能量代谢 (Nie *et al.*, 2015)、内外寄生虫对大熊猫应激生理学的影响 (Zhou *et al.*, 2020), 人类干扰对亚洲象 (*Elephas maximus*) 的生理胁迫和繁殖的影响 (Tang *et al.*, 2020), 普氏原羚 (*Procapra przewalskii*) 的群体大小和繁殖状态对其警戒行为和应激激素水平的影响 (Liu *et al.*, 2020) 等。特别是关于大熊猫代谢生理的研究, 结合了 DLW 技术、红外技术、遥感技术, 并结合形态学、行为学、生理学、遗传学等特征, 整合阐述了低代谢的大熊猫为什么靠食用竹子就能够生存下来的机制 (Nie *et al.*, 2015)。

9 结语与展望

我国哺乳动物生理生态学研究经过几十年的发展, 取得了许多可喜的成绩, 从早期对生理表型适应的研究开始, 到关键生态因子的影响, 产热的生物化学、细胞学、分子生物学机制, 神经内分泌调节机制的研究, 近几年进一步从肠道微生态与宿主神经递质或内分泌激素相互作用的角度阐述动物的代谢生理适应的调控机理。除此之外, 在理论思想方面, 孙儒泳先生早在 20 世纪 60 年代就对代谢指标提出了建设性意见 (孙儒泳, 1963), 70 年代就注意到体重对代谢率的影响, 并在统计分析时引入了协方差分析的方法 (孙儒泳和黄铁华, 1973; 孙儒泳, 1976)。在新技术运用方面, Liu 等 (1992) 利用同位素的方法对布氏田鼠在野外条件下的水代谢特征进行了研究。Wu 等 (2009) 用双标水 (DLW) 的方法在室内条件下测定了长爪沙鼠的繁殖能量消耗, 以及 Nie 等 (2015) 用 DLW 方法测定了大熊猫的能量消耗等。组学技术的应用, 促进了对产热机理的理解。利用脂质组学 (lipidomics) 的方法, 研究了线粒体内膜脂质成分的改变与代谢产热的关系 (Pan *et al.*, 2014)。利用代谢组学 (metabolomics) 的方法, 研究了长爪沙鼠有氧代谢能力的地理差异 (Shi *et al.*, 2015)。

利用基因组和转录组等方法,研究了东洋界热带亚热带小型哺乳动物的生理生态适应机制及其与不同海拔、温度等因子的适应关系 (Zhang *et al.*, 2019)。

我国的动物生理生态学健康发展,已经进入了一个新的发展阶段。在新时期,依然需要在很多领域深入和拓展,融合新的技术手段,发展新的思想和理论,加强对生理适应过程机理的揭示和生态进化意义的阐释。以下方面需要进一步关注:

(1) 加强新技术新方法在生理生态学领域中的应用:多组学技术、红外技术、同位素技术、遥感遥测技术,以及人工智能技术、基因编辑技术等,这些技术手段可以帮助我们深入探测和揭示野生动物生理适应的分子机制,监测和理解野外环境中动物的行为和生理功能的变化等。

(2) 高温热生理学:全球气候变暖对动物生理功能的影响需要受到关注。动物在高温环境下生理功能的调节和适应机理对于人类生存有启发意义。加强高温分子热生理学研究,如干旱地区哺乳动物水通道蛋白 AQP_s 的功能及其在水分代谢生理学中的作用。

(3) 肠道菌群与宿主的生理功能:肠道菌群研究当前是一个热点领域。虽然人们对肠道菌群的研究逐渐深入,但尚有很多未知,如肠道菌群与宿主动物的协同演化以及“肠道菌群—肠—脑”之间的相互交流机制等。很多肠道细菌仍然不能被培养,无法鉴定其功能。肠道细菌如何感知内外环境、细菌之间如何交流、菌群的代谢产物如何作用于宿主细胞、引起了哪些信号通路以及基因表达的改变、特定菌株的功能、宿主神经内分泌信号如何作用于肠道菌群等。

(4) 生态免疫学:野外环境条件下,多种生态因子可共同作用于动物的免疫系统,有必要在更多物种中开展不同生态因子对动物免疫能力的影响及其作用机制的研究。外界环境的变化通过神经内分泌系统对诸多生理功能包括免疫活动发挥调节作用,故将 HPA 轴、HPT 轴、下丘脑—垂体—性腺轴 (HPG) 等整合起来探讨动物免疫功能变化的机制及其与其它生理过程如代谢、应激和繁殖等功能之间的关系,仍是十分必要的。同时要组学技术,如转录组 (transcriptome) 等现代分子生物学技术,应用于生态免疫学研究,将全面深入揭示动

物免疫能力变化的原因。未来一段时间,免疫指标的选择仍将是制约野生动物免疫生态学学科发展的主要障碍之一,而免疫功能可塑性与其它生理活动的权衡关系及其在种群动态调节中的作用,仍将是备受关注的热点领域之一。

(5) 冬眠生理学:冬眠研究不仅让我们了解动物在适应自然过程中产生的生理多样性及其内在机制,冬眠动物对极端生理条件的耐受性也为冬眠研究的应用前景提供了广阔的空间。冬眠动物对极端低温、低氧和反复多次缺血或再灌注损伤的耐受,以及对骨骼肌抗废用性萎缩机制的研究等,都将为器官移植、器官低温保存、因久坐或长期卧床等导致的肌萎缩的预防和治疗,以及航空航天生理学等提供一些有益的启示。贮脂类冬眠动物天然而健康的“肥胖”机理,也可为人类日益增加的代谢综合症的预防和治疗提供新的思路。加强蛰眠生理学、调节机理,及其生态和进化意义的研究。

(6) 保护生理学:加强大型哺乳动物的生理生态学研究,尤其是珍稀濒危物种生理适应的研究。

(7) 加强与其他学科的交叉和融合:动物的生理生态特征是很多学科领域的基础,如动物行为学和动物地理学等。个体的生物学特征也是理解种群动态变化和群落组成与结构的基础,产生了一些交叉学科领域,如环境内分泌学、生态毒理学、行为生理学、整合生理学、种群生理学、群落生理学等。

参考文献:

- Bao M H, Chen L B, Hambly C, Speakman J, Zhao Z J. 2020. Exposure to hot temperatures during lactation in Swiss mice stunted offspring growth and decreased the future reproductive performance of female offspring. *Journal of Experimental Biology*, **223**: jeb223560.
- Bo T B, Zhang X Y, Kohl K D, Jing W, Tian S J, Wang D H. 2020. Coprophagy prevention alters microbiome, metabolism, neurochemistry and cognitive behavior in a small mammal. *ISME Journal*, **14** (10): 2625–2645.
- Bo T B, Zhang X Y, Wen J, Deng K, Qin X W, Wang D H. 2019. The microbiota-gut-brain interaction in regulating host metabolic adaptation to cold in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *ISME Journal*, **13** (12): 3037–3053.
- Bian J H, Wu Y, Getz L L, Cao Y F, Chen F, Yang L. 2011. Does maternal stress influence winter survival of offspring in root voles *Microtus oeconomus*? A field experiment. *Oikos*, **120**: 47–56.

- Cai B, Sun R Y. 1987. Studies of the mathematical model for postnatal development of thermoregulation. *Journal of Thermal Biology*, **12** (3): 189–193.
- Cai X Q, Yang M, Zhong W Q, Wang D H. 2009. Humoral immune response suppresses reproductive physiology in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Zoology*, **112** (1): 69–75.
- Chang H, Jiang S F, Dang K, Wang H P, Gao Y F. 2016. iTRAQ-based quantitative proteomic analysis of myofibrillar contents and relevant proteolytic proteins in soleus muscle of hibernating Daurian ground squirrels. *Proteome Science*, **14** (1): 16.
- Chang H, Jiang S F, Ma X F, Peng X, Zhang J, Wang Z, Xu S H, Wang H P, Gao Y F. 2018. Proteomic analysis reveals the distinct energy and protein metabolism characteristics involved in myofiber type conversion and resistance of atrophy in the extensor digitorum longus muscle of hibernating Daurian ground squirrels. *Comparative Biochemistry and Physiology D*, **26**: 20–31.
- Chen J F, Zhong W Q, Wang D H. 2006. Metabolism and thermoregulation in Maximowicz's voles (*Microtus maximowiczii*) and Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Journal of Thermal Biology*, **31** (8): 583–587.
- Chen J F, Yang M, Zhong W Q, Wang D H. 2008. Seasonal changes in body mass, serum leptin concentration and UCPI content in Daurian ground squirrel (*Spermophilus dauricus*). In: Lovegrove B G, McKechnie A E eds. *Hypometabolism in Animals Hibernation, Torpor and Cryobiology*. Springer, Pietermaritzburg, 271–282.
- Cui J G, Tang G B, Wang D H. 2011. Hypothalamic neuropeptides, not leptin sensitivity, contributes to the hyperphagia in lactating Brandt's voles, *Lasiopodomys brandtii*. *Journal of Experimental Biology*, **214**: 2242–2247.
- Chi Q S, Li X J, Wang D H. 2018. 2-Deoxy-D-glucose, not mercaptoacetate, induces a reversible reduction of body temperature in male desert hamsters (*Phodopus roborovskii*). *Journal of Thermal Biology*, **71**: 189–194.
- Dai X, Jiang L Y, Han M, Ye M H, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2016. Reproductive responses of male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) to 6-methoxy-benzoxazolinone (6-MBOA) under short photoperiod. *The Science of Nature*, **103** (3–4): 29.
- Dai X, Shi J, Han M, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2017. Effect of photoperiod and 6-methoxybenzoxazolinone (6-MBOA) on the reproduction of male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *General and Comparative Endocrinology*, **246**: 1–8.
- Dai X, Zhang Y Q, Jiang L Y, Yuan F, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2014a. Evaluation of the variations in secondary metabolite concentrations of leymus chinensis seedlings. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, **60** (2–4): 75–84.
- Dai X, Zhou L Y, Xu T T, Wang Q Y, Luo B, Li Y Y, Gu C, Li S P, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2020. Reproductive responses of the male Brandt's vole, *Lasiopodomys brandtii* (Rodentia: Cricetidae) to tannic acid. *Zoologia*, **37**: 1–11.
- Dai X, Jiang L Y, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2015. Tannin-degrading bacteria with cellulose activity isolated from the cecum of the Qinghai-Tibet plateau zokor (*Myospalax baileyi*). *Israel Journal of Ecology & Evolution*, **61** (1): 21–27.
- Dai X, Zhang B, Wu X Y, Jiang L Y, Zou Z Z, Wang A Q, Wei W H, Yang S M. 2014b. Identification of tannin-degrading microorganisms in the gut of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *Symbiosis*, **63** (1): 1–9.
- Dang K, Feng B, Gao Y F, Hu N F, Jiang S F, Fu W W, Hinghofer-Szalkay H G. 2016. Muscle protection during hibernation of Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*): role of atrogen-1, MuRF1, and fiber-type transition. *Canadian Journal of Zoology*, **94** (9): 619–629.
- Dang K, Gao Y G, Yu H J, Xu S H, Jiang S F, Zhang W J, Wang H P, Li Z, Gao Y F. 2019. Regular alteration of protein glycosylation in skeletal muscles of hibernating Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*). *Comparative Biochemistry and Physiology B*, **237**: 110323.
- Dang K, Li Y Z, Gong L C, Xue W, Wang H P, Goswami N, Gao Y F. 2016. Stable atrogen-1 (*Fbxo32*) and MuRF1 (*Trim63*) gene expression is involved in the protective mechanism in soleus muscle of hibernating Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*). *Biology Open*, **5**: 62–71.
- Dang K, Yu H J, Xu S H, Ma T R, Wang H P, Li Y, Li Z, Gao Y F. 2020. Remarkable homeostasis of protein sialylation in skeletal muscles of hibernating Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*). *Frontiers in Physiology*, **11**: 37.
- Ding B Y, Chi Q S, Liu W, Shi Y L, Wang D H. 2018. Thermal biology of two sympatric gerbil species: the physiological basis of temporal partitioning. *Journal of Thermal Biology*, **74**: 241–248.
- Du S Y, Cao Y F, Nie X H, Wu Y, Bian J H. 2016. The synergistic effect of density stress during the maternal period and adulthood on immune traits of root vole (*Microtus oeconomus*) individuals—a field experiment. *Oecologia*, **181** (2): 335–346.
- Feder M E, Bennett A F, Burggren W W, Huey R B. 1987. *New Directions in Ecological Physiology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fu W W, Hu H X, Dang K, Chang H, Du B, Wu X, Gao Y F. 2016. Remarkable preservation of Ca²⁺ homeostasis and inhibition of apoptosis contribute to anti-muscle atrophy effect in hibernating Daurian ground squirrels. *Scientific Reports*, **6**: 27020.
- Gao Y F, Arfat Y, Wang H P, Goswami N. 2018. Muscle atrophy induced by mechanical unloading: mechanisms and potential countermeasures. *Frontiers in Physiology*, **9**: 235.
- Gao Y F, Wang J, Wang H P, Feng B, Dang K, Wang Q, Hinghofer-Szalkay H G. 2012. Skeletal muscle is protected from disuse in hibernating daurian ground squirrels. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **161** (3): 296–300.
- Guo Q L, Mi X, Sun X Y, Li X Y, Fu W W, Xu S H, Wang Q, Arfat Y, Wang H P, Chang H, Gao Y F. 2017. Remarkable plasticity of Na⁺, K⁺–ATPase, Ca²⁺–ATPase and SERCA con-

- tributes to muscle disuse atrophy resistance in hibernating Daurian ground squirrels. *Scientific Reports*, **7** (1): 10509.
- Huang Y X, Li H H, Wang L, Min H X, Xu J Q, Wu S L, Cao J, Zhao Z J. 2020. The ability to dissipate heat is likely to be a more important limitation on lactation in striped hamsters with greater reproductive efforts under warmer conditions. *Physiological and Biochemical Zoology*, **93** (4): 282–295.
- Khakisahneh S, Zhang X Y, Nouri Z, Wang D H. 2020. Gut microbiota and host thermoregulation in response to ambient temperature fluctuations. *mSystems*, **5** (5): e00514–20.
- Khakisahneh S, Zhang X Y, Nouri Z, Wang D H. 2021. Caecal microbial transplantation attenuates hyperthyroid-induced thermogenesis in Mongolian gerbils. *Microbial Biotechnology*, DOI: 10.1111/1751–7915.13793.
- Li F H, Zhong W Q, Wang Z X, Wang D H. 2007. Rank in a food competition test and humoral immune functions in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Physiology and Behavior*, **90** (2): 490–495.
- Li Q F, Sun R Y, Huang C X, Wang Z K, Liu X T, Hou J J, Liu J S, Cai L Q, Li N, Zhang S Z, Wang Y. 2001. Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **129**: 949–961.
- Li X S, Wang D H. 2005. Seasonal adjustments in body mass and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): the roles of short photoperiod and cold. *Journal of Comparative Physiology B*, **175**: 593–600.
- Li X S, Wang D H. 2007. Photoperiod and temperature can regulate body mass, serum leptin concentration, and uncoupling protein I in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, **80**: 326–334.
- Liang H, Zhang J J, Zhang Z B. 2004. Food restriction in pregnant rat-like hamsters (*Cricetulus triton*) affects endocrine, immune function and odor attractiveness of male offspring. *Physiology and Behavior*, **82** (2): 453–458.
- Liu B, Zhao M J, Chao I. 1987. Effect of cold on transmembrane potentials in cardiac cells of the hedgehog. *Journal of Thermal Biology*, **12** (2): 77–80.
- Liu Q S, Zhang Z Q, Caviedes-Vidal E, Wang D H. 2013. Seasonal plasticity of gut morphology and small intestinal enzymes in free-living Mongolian gerbils. *Journal of Comparative Physiology B*, **183**: 511–523.
- Liu R, Shi J, Liu D, Dong S, Zhang Y, Wu Y, Guo D. 2020. Effect of group size and reproductive status on faecal glucocorticoid concentration and vigilance in a free-ranging population of Przewalski's gazelle. *Conservation Physiology*, **8** (1): coaa027. doi: 10.1093/conphys/coaa027
- Liu X T, Lin Q S, Li Q F, Huang C X, Sun R Y. 1998. Uncoupling protein mRNA, mitochondrial GTP-binding, and T4 5'-deiodinase activity of brown adipose tissue in Daurian ground squirrel during hibernation and arousal. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **120** (4): 745–752.
- Liu X T, Li Q F, Lin Q S, Sun R Y. 2001. Uncoupling protein mRNA, mitochondrial GTP-binding, and T4 5'-deiodinase of brown adipose tissue in euthermic Daurian ground squirrel during cold exposure. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **128** (4): 827–835.
- Liu Z L, Liu Z M, Sun R Y. 1992. Seasonal water turnover rates of free-living Brandt's voles *Microtus brandtii*. *Physiological Zoology*, **65**: 215–225.
- Lu Q, Zhong W Q, Wang D H. 2007. Effects of photoperiod history on body mass and energy metabolism in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Experimental Biology*, **210**: 3838–3847.
- Li X C, Wei L, Zhang G Q, Bai Z L, Hu Y Y, Zhou P, Bai S H, Chai Z, Lakatta E G, Hao X M, Wang S Q. 2011. Ca²⁺ cycling in heart cells from ground squirrels: adaptive strategies for intracellular Ca²⁺ homeostasis. *PLoS ONE*, **6** (9): e24787.
- Liu H, Wang D H, Wang Z W. 2003. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandtii*). *Journal of Mammalogy*, **84**: 1410–1416.
- Ma X F, Chang H, Wang Z, Xu S H, Peng X, Zhang J, Yan X, Lei T Y, Wang H P, Gao Y F. 2019. Differential activation of the calpain system involved in individualized adaptation of different fast-twitch muscles in hibernating Daurian ground squirrels. *Journal of Applied Physiology*, **127** (2): 328–341.
- McNab B K. 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Ithaca: Comstock Publishing Associates, Cornell University Press.
- Nie Y G, Speakman J R, Wu Q, Zhang C L, Hu Y B, Xia M H, Yan L, Hambly C, Wang L, Wei W, Zhang J G, Wei F W. 2015. Exceptionally low daily energy expenditure in the bamboo-eating giant panda. *Science*, **349** (6244): 171–174.
- Nouri Z, Zhang X Y, Wang D H. 2020. The physiological and molecular mechanisms to maintain water and salt homeostasis in response to high salt intake in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology B*, **190**: 641–654.
- Pan Q, Li M, Shi Y L, Liu H W, Speakman J R, Wang D H. 2014. Lipidomics reveals mitochondrial membrane remodeling associated with acute thermoregulation in a rodent with a wide thermoneutral zone. *Lipid*, **49**: 715–730.
- Pei Y X, Wang D H, Hume I. 2001a. Effects of dietary fibre on digesta passage, nutrient digestibility, and gastrointestinal tract morphology in the granivorous Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Physiological Biochemical Zoology*, **74** (5): 742–749.
- Pei Y X, Wang D H, Hume I. 2001b. Selective digesta retention and coprophagy in Brandt's vole (*Microtus brandtii*). *Journal of Comparative Physiology B*, **171**: 457–464.
- Shi Y L, Chi Q S, Liu W, Fu H P, Wang D H. 2015. Environmen-

- tal metabolomics reveal geographic variation in aerobic metabolism and metabolic substrates in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology D*, **14**: 42–52.
- Sinclair J A, Lochmiller R L. 2000. The winter immunoenhancement hypothesis: associations among immunity, density, and survival in Prairie vole (*Microtus ochrogaster*) populations. *Canadian Journal of Zoology*, **78** (2): 254–264.
- Sukhchuluun G, Zhang X Y, Chi Q S, Wang D H. 2018. Huddling conserves energy, decrease core body temperature, but increases activity in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Frontiers in Physiology*, **9**: 563.
- Sun R Y, Jing S L. 1984. Relation between average daily metabolic rate and resting metabolic rate of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Oecologia*, **65** (1): 122–124.
- Sun R Y, Zeng J X. 1987. Postnatal development of thermoregulation in the root vole (*Microtus oeconomus*) and the quantitative index of homeothermy ability. *Journal of Thermal Biology*, **12** (4): 267–272.
- Shang G Z, Zhu Y H, Wu Y, Cao Y F, Bian J H. 2019. Synergistic effects of predation and parasites on the overwinter survival of root voles. *Oecologia*, **191** (1): 83–96.
- Tang G B, Cui J G, Wang D H. 2009. Role of hypoleptinemia during cold adaptation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *American Journal of Physiology R*, **297**: 1293–1301.
- Tang R, Li W, Zhu D, Shang X, Guo X, Zhang L. 2020. Raging elephants: effects of human disturbance on physiological stress and reproductive potential in wild Asian elephants. *Conservation Physiology*, **8** (1): coz106. DOI: 10.1093/conphys/coz106.
- Wang D H, Pei Y X, Yang J C, Wang Z W. 2003. Digestive tract morphology and food habits in six species of rodents. *Folia Zoologica*, **52** (1): 51–55.
- Wang D H, Wang Z W. 1996. Seasonal variations in thermogenesis and energy requirements of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica*, **41**: 225–236.
- Wang D H, Sun R Y, Wang Z W, Liu J S. 1999. Effects of photoperiod and temperature on thermogenic characteristics in plateau pikas and root voles. *Journal of Comparative Physiology B*, **169**: 77–83.
- Wang D H, Wang Y S, Wang Z W. 2000. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica*, **45**: 183–192.
- Wang J M, Zhang Y M, Wang D H. 2006a. Photoperiodic regulation in energy intake, thermogenesis and body mass in root voles (*Microtus oeconomus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **145**: 546–553.
- Wang J M, Zhang Y M, Wang D H. 2006b. Seasonal regulations of energetics, serum concentrations of leptin, and uncoupling protein 1 content of brown adipose tissue in root voles (*Microtus oeconomus*) from the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Comparative Physiology B*, **176**: 663–671.
- Wang J M, Zhang Y M, Wang D H. 2006c. Seasonal thermogenesis and body mass regulation in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Oecologia*, **149**: 373–382.
- Wang S, Zhou Z, Qian H. 1999. Temperature dependence of intracellular free calcium in cardiac myocytes from rat and ground squirrel measured by confocal microscopy. *Science China Life Sciences*, **42** (3): 293–299.
- Wang Z, Jiang S F, Cao J, Liu K, Xu S H, Arfat Y, Guo Q L, Chang H, Goswami N, Hinghofer-Szalkay H, Gao Y F. 2019. Novel findings on ultrastructural protection of skeletal muscle fibers during hibernation of Daurian ground squirrels: Mitochondria, nuclei, cytoskeleton, glycogen. *Journal of Cellular Physiology*, **234** (8): 13318–13331.
- Wang Z, Zhang J, Ma X F, Chang H, Peng X, Xu S H, Wang H P, Gao Y F. 2020. A temporal examination of cytoplasmic Ca²⁺ levels, sarcoplasmic reticulum Ca²⁺ levels, and Ca²⁺-handling-related proteins in different skeletal muscles of hibernating Daurian ground squirrels. *Frontiers in Physiology*, **11**: 562080.
- Wei Y H, Zhang J, Xu S H, Peng X, Yan X, Li X Y, Wang H P, Chang H, Gao Y F. 2018. Controllable oxidative stress and tissue specificity in major tissues during the torpor-arousal cycle in hibernating Daurian ground squirrels. *Open Biology*, **8** (10): 180068.
- Wei Y H, Zhang J, Yan X, Peng X, Xu S H, Chang H, Wang H P, Gao Y F. 2019. Remarkable protective effects of Nrf2-mediated antioxidant enzymes and tissue specificity in different skeletal muscles of Daurian ground squirrels over the torpor-arousal cycle. *Frontiers in Physiology*, **10**: 1449.
- Wen J, Tan S, Qiao Q G, Fan W J, Huang Y X, Cao J, Liu J S, Wang Z X, Zhao Z J. 2017. Sustained energy intake in lactating Swiss mice: a dual modulation process. *Journal of Experimental Biology*, **220** (Pt 12): 2277–2286.
- Wu S H, Zhang L N, Speakman J R, Wang D H. 2009. Limits to sustained energy intake. XI. A test of the heat dissipation limitation hypothesis in lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Experimental Biology*, **212**: 3455–3465.
- Xing X, Liu S, Liu X Y, Yang M, Wang D H. 2020. Cold exposure increased hypothalamicorexigenic neuropeptides but not food intake in fattening Daurian ground squirrels. *Zoology*, **143**: 125834.
- Xing X, Tang G B, Sun M Y, Yu C, Song S Y, Liu X Y, Yang M, Wang D H. 2016. Leptin regulates energy intake but fails to facilitate hibernation in fattening Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*). *Journal of Thermal Biology*, **57**: 35–43.
- Xing X, Yang M, Wang D H. 2015. The expression of leptin, hypothalamic neuropeptides and UCPI before, during and after fattening in the Daurian ground squirrel (*Spermophilus dauricus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **184**: 105–112.
- Xu D L, Wang D H. 2010. Fasting suppresses T cell-mediated immunity in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comparative and Biochemical Physiology A*, **155** (1): 25–33.

- Xu D L , Wang D H . 2011 . Glucose supplement reverses the fasting-induced suppression of cellular immunity in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) . *Zoology* , **114**: 306 – 312 .
- Xu D L , Hu X K . 2017 . Photoperiod and temperature differently affect immune function in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) . *Comparative Biochemistry and Physiology A* , **204**: 211 – 218 .
- Xu D L , Hu X K . 2020 . Season and sex have different effects on hematology and cytokines in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) . *Journal of Comparative Physiology B* , **190**: 87 – 100 .
- Xu D L , Liu X Y , Wang D H . 2011a . Food restriction and refeeding has no effect on cellular and humoral immunity in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) . *Physiological and Biochemical Zoology* , **84**: 87 – 98 .
- Xu D L , Liu X Y , Wang D H . 2011b . Impairment of cellular and humoral immunity in overweight Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) . *Integrative Zoology* , **6**: 353 – 366 .
- Xu D L , Xu M M , Wang D H . 2019a . Effect of temperature on antioxidant defense and innate immunity in Brandt's voles . *Zoological Research* , **40**: 305 – 316 .
- Xu D L , Xu M M , Wang D H . 2019b . Effects of air temperatures on antioxidant defense and immunity in Mongolian gerbils . *Journal of Thermal Biology* , **84**: 111 – 120 .
- Xu M M , Wang D H . 2016 . Water deprivation up-regulates urine osmolality and renal aquaporin 2 in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) . *Comparative and Biochemical Physiology A* , **194**: 37 – 44 .
- Xu S H , Fu W W , Zhang J , Wang H P , Dang K , Chang H , Gao Y F . 2020 . Different fuel regulation in two types of myofiber results in different antioxidant strategies in Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*) during hibernation . *Journal of Experimental Biology* , **224**: jeb231639 .
- Xu D L , Hu X K , Tian Y F . 2017 . Effect of temperature and food restriction on immune function in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) . *Journal of Experimental Biology* , **220**: 2187 – 2195 .
- Xu D L , Hu X K , Tian Y F . 2018 . Seasonal variations in cellular and humoral immunity in male striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) . *Biology Open* , **7**: 1 – 8 .
- Yang C X , He Y , Gao Y F , Wang H P , Goswami N . 2014 . Changes in calpains and calpastatin in the soleus muscle of Daurian ground squirrels during hibernation . *Comparative Biochemistry and Physiology A* , **176**: 26 – 31 .
- Yang D B , Xu Y C , Wang D H . 2012 . Partial removal of brown adipose tissue enhances humoral immunity in warm-acclimated Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) . *General and Comparative Endocrinology* , **175**: 144 – 152 .
- Yang D B , Xu Y C , Wang D H , Speakman J R . 2013 . Effects of reproduction on immuno-suppression and oxidative damage , and hence support or otherwise for their roles as mechanisms underpinning life history tradeoffs , are tissue and assay dependent . *Journal of Experimental Biology* , **216**: 4242 – 4250 .
- Yang L , Li R C , Xiang B , Li C , Wang L P , Guo Y B , Liang J H , Wang X T , Hou T , Xing X , Zhou Z Q , Ye H , Feng R Q , Lakatta E G , Chai Z , Wang S Q . 2021 . Transcriptional regulation of intermolecular Ca²⁺ signaling in hibernating ground squirrel cardiomyocytes: The myocardin-junctophilin axis . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , **118** (14): e2025333118 .
- Yang Y B , Shang G Z , Du S Y , Zhang X , Wu Y , Bian J H . 2018 . Maternal density stress and coccidian parasitism: Synergistic effects on overwinter survival in root voles . *Functional Ecology* , **32** (9): 2181 – 2193 .
- Ye M H , Xu M T , Ding M M , Nie J Y , Ding X Q , Kuai J J , Wei W H , Yang S M , Zhou B . 2018 . Sex-associated effects of dietary tannic acid on the abundance and diversity of caecal microbes in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) . *Animal Science Papers and Reports* , **36** (1): 99 – 113 .
- Yu M H , Sun X F , Dai X , Gu C , Gu M H , Wang A Q , Wei W H , Yang S M . 2021 . Effects of tannic acid on antioxidant activity and ovarian development in adolescent and adult female Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) . *Reproductive Sciences* . DOI: 10. 1007/ s43032 – 021 – 00578 – 3 .
- Zhan X M , Li Y L , Wang D H . 2009 . Effects of fasting and refeeding on body mass , thermogenesis and serum leptin in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) . *Journal of Thermal Biology* , **34**: 237 – 243 .
- Zhang J , Chang H , Yin R R , Xu S H , Wang H P , Gao Y F . 2021 . A temporal study on musculoskeletal morphology and metabolism in hibernating Daurian ground squirrels (*Spermophilus dauricus*) . *Bone* , **144**: 115826 .
- Zhang J , Li X Y , Ismail F , Xu S H , Wang Z , Peng X , Yang C X , Chang H , Wang H P , Gao Y F . 2020 . Priority strategy of intracellular Ca²⁺ homeostasis in skeletal muscle fibers during the multiple stresses of hibernation . *Cells* , **9** (1): 42 .
- Zhang J , Wei Y H , Qu T , Wang Z , Xu S H , Peng X , Yan X , Chang H , Wang H P , Gao Y F . 2019 . Prosurvival roles mediated by the PERK signaling pathway effectively prevent excessive endoplasmic reticulum stress-induced skeletal muscle loss during high-stress conditions of hibernation . *Journal of Cellular Physiology* , **234** (11): 19728 – 19739 .
- Zhang L , Liu P F , Zhu W L , Wang Z K . 2012 . Variations in thermal physiology and energetics of the tree shrew (*Tupaia belangeri*) in response to cold acclimation . *Journal of Comparative Physiology B* , **182**: 167 – 176 .
- Zhang X Y , Li Y L , Wang D H . 2008 . Large litter size increases maternal energy intake but has no effect on UCP₁ content and serum-leptin concentrations in lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) . *Journal of Comparative Physiology B* , **178** (5): 637 – 645 .
- Zhang X Y , Sukhchuluun G , Bo T B , Chi Q S , Yang J J , Chen B , Zhang L , Wang D H . 2018 . Huddling remodels gut microbiota to

- reduce energy requirements in a small mammal species during cold exposure. *Microbiome*, **6**: 103.
- Zhang X Y, Wang D H. 2006. Energy metabolism, thermogenesis and body mass regulation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) during cold acclimation and rewarming. *Hormones and Behavior*, **50**: 61–69.
- Zhang X Y, Wang D H. 2007. Thermogenesis, food intake and serum leptin in cold-exposed lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Experimental Biology*, **210**: 512–521.
- Zhang X Y, Zhang Q, Wang D H. 2011. Pre- and post-weaning cold exposure does not lead to an obese phenotype in adult Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Hormones and Behavior*, **60**: 210–218.
- Zhang J Y, Zhao X Y, Wen J, Tan S, Zhao Z J. 2016. Plasticity in gastrointestinal morphology and enzyme activity in lactating striped hamsters (*Cricetulus barabensis*). *Journal of Experimental Biology*, **219**: 1327–1336.
- Zhao Z J, Hambly C, Shi L L, Bi Z Q, Cao J, Speakman J R. 2020. Late lactation in small mammals is a critically sensitive window of vulnerability to elevated ambient temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **117** (39): 24352–24358.
- Zhao Z J, Li L, Yang D B, Chi Q S, Hambly C, Speakman J R. 2016. Limits to sustained energy intake XXV: milk energy output and thermogenesis in Swiss mice lactating at thermoneutrality. *Scientific Reports*, **6**: 31626.
- Zhao Z J, Wang D H. 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiology & Behavior*, **85**: 143–149.
- Zhao Z J, Wang D H. 2006. Short photoperiod influences energy intake and serum leptin level in Brandt's voles (*Microtus brandtii*). *Hormones and Behavior*, **49**: 463–469.
- Zhao Z J, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on energy budgets and thermogenesis in Brandt's voles. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **148** (1): 168–177.
- Zhao Z J. 2011. Energy budget during lactation in striped hamsters at different ambient temperature. *Journal of Experimental Biology*, **214**: 988–995.
- Zhao Z J, Chi Q S, Liu Q S, Zheng W H, Liu J S, Wang D H. 2014. The shift of thermoneutral zone in striped hamster acclimated to different temperatures. *PLoS ONE*, **9** (1): e84396.
- Zhao Z J, Zhu Q X, Chen K X, Wang Y K, Cao J. 2013. Energy budget, behavior and leptin in striped hamsters subjected to food restriction and refeeding. *PLoS ONE*, **8** (1): e54244.
- Zhou W L, Gao K, Ma Y J, Wang L, Wang M, Wei F W, Nie Y G. 2020. Seasonal dynamics of parasitism and stress physiology in wild giant pandas. *Conservation Physiology*, **8** (1): coaa085.
- Zhu W L, Cai J H, Lian X, Wang Z K. 2010a. Adaptive character of metabolism in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region during cold acclimation. *Journal of Thermal Biology*, **35** (8): 417–421.
- Zhu W L, Jia T, Lian X, Wang Z K. 2010b. Effects of cold acclimation on body mass, serum leptin level, energy metabolism and thermogenesis in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region. *Journal of Thermal Biology*, **35** (1): 41–46.
- Zhu W L, Jia T, Wang Z K. 2012a. The effect of cold-acclimation on energy strategies of *Apodemus draco* in Hengduan Mountain region. *Journal of Thermal Biology*, **37** (1): 41–46.
- Zhu W L, Zhang H, Wang Z K. 2012b. Seasonal changes in body mass and thermogenesis in tree shrews (*Tupaia belangeri*) the roles of photoperiod and cold. *Journal of Thermal Biology*, **37** (6): 479–484.
- Zhu W L, Wang B, Cai J H, Lian X, Wang Z K. 2011. Thermogenesis, energy intake and serum leptin in *Apodemus chevrieri* in Hengduan Mountains region during cold acclimation. *Journal of Thermal Biology*, **36** (3): 181–186.
- Zhu W L, Wang Z K, Zhang L, Yang G. 2013a. Metabolism, thermoregulation and evaporative water loss in the Chaotung vole (*Eothenomys olitor*) in Yunnan-Kweichow Plateau in summer. *Journal of Thermal Biology*, **38** (3): 318–323.
- Zhu W L, Yang G, Zhang L, Wang Z K. 2013b. Effects of photoperiod and temperature on the body mass, thermogenesis, and serum-leptin levels of *Apodemus draco* (Rodentia: Muridae) in the Hengduan Mountain region, China. *Zoological Studies*, **52**: 20.
- Zhu W L, Wang Z K. 2015. Seasonal changes in body mass, serum leptin levels and hypothalamic neuropeptide gene expression in male *Eothenomys olitor*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **184** (1): 83–89.
- Zhu W L, Wang Z K. 2016. Effect of random food deprivation and re-feeding on energy metabolism, behavior and hypothalamic neuropeptide expression in *Apodemus chevrieri*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **201** (5): 71–78.
- 王玉山, 王祖望, 王德华. 2001a. 温度和光周期对高原鼠兔和根田鼠最大代谢率的影响. *动物学研究*, **22** (3): 200–204.
- 王玉山, 王德华, 王祖望. 2001b. 高原鼠兔和根田鼠的最大代谢率. *动物学报*, **47** (6): 601–608.
- 王世强, 冯强, 周曾铨. 1995. 冬眠动物黄鼠心肌兴奋收缩耦联钙源的实验分析. *生理学报*, **47** (6): 551–558.
- 王政昆, 刘璐, 李庆芬, 孙儒泳. 2000. 倭蜂猴的产热及细胞呼吸特征. *兽类学报*, **20** (1): 13–20.
- 王祖望, 张知彬. 2001. 二十年来我国兽类学研究的进展与展望: I. 历史的回顾及兽类生态学研究. *兽类学报*, **21** (3): 161–173.
- 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.
- 王祖望, 曾缙祥, 韩永才, 张晓爱. 1980. 高寒草甸生态系一小哺乳动物能量动态研究 I. 高原鼠兔和中华鼯鼠对天然食物的消化率和同化水平的测定. *动物学报*, **26** (2): 184–195.
- 王祖望, 曾缙祥, 梁杰荣. 1982. 根田鼠繁殖时期的能量需要. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社

- 社.
- 王培潮, 钱国桢, 陆厚基, 盛和林, 祝龙彪, 赵实. 1985. 温度与聚群对三种仔兽能量代谢的影响. 兽类学报, 5 (3): 211 - 221.
- 王培潮, 钱国桢, 陆厚基, 盛和林, 祝龙彪. 1985. 毛丝鼠体温调节发育的研究. 动物学报, 31 (4): 359 - 364.
- 王培潮, 陆厚基, 赵文良. 1988. 水貂妊娠与泌乳期的能量代谢. 兽类学报, 8 (2): 139 - 145.
- 王德华. 2007. 小型哺乳动物生理生态学研究进展. 见: 王德华等主编. 动物生态学研究进展—庆祝孙儒泳院士 80 寿辰纪念文集. 北京: 高等教育出版社, 29 - 46.
- 王德华. 2011. 我国哺乳动物生理生态学的一些进展和未来发展的建议. 兽类学报, 31 (1): 15 - 19.
- 王德华, 王玉山, 王祖望. 2000. 华北平原农田大仓鼠的能量代谢特征和体温调节. 动物学研究, 21 (6): 452 - 457.
- 王德华, 王祖望. 2000. 高寒地区高原鼯鼠消化道形态的季节变化. 兽类学报, 20 (4): 270 - 276.
- 王德华, 王祖望. 2001. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态. 动物学报, 47 (5): 495 - 501.
- 王德华, 张知彬, 张志强. 2004. 动物生理与种群生态学. 见: 李文华. 主编. 生态学研究的回顾与展望. 北京: 气象出版社, 296 - 307.
- 王德华, 王祖望. 2000. 高寒地区根田鼠的体温调节与蒸发失水. 兽类学报, 20 (1): 37 - 47.
- 王德华, 杨明, 刘全生, 张志强, 张学英, 迟庆生, 徐德立. 2009. 小型哺乳动物生理生态学研究与进化思想. 兽类学报, 29 (4): 343 - 351.
- 王德华, 王祖望. 1989. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 I. 高原鼠兔和根田鼠褐色脂肪组织 (BAT) 重量和显微结构的季节性变化. 兽类学报, 9 (3): 176 - 185.
- 王德华, 王祖望. 1990. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 II. 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. 1998. 根田鼠的活动代谢. 兽类学报, 18: 292 - 298.
- 王德华, 王祖望. 2000. 根田鼠的代谢特征及蒸发失水的地位. 兽类学报, 20 (1): 37 - 47.
- 王德华, 王祖望, 孙儒泳. 1995. 根田鼠消化道长度和重量的变化及适应意义. 兽类学报, 15 (1): 53 - 59.
- 王德华, 王祖望, 奉勇. 1991a. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 III. 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 (第 3 集). 北京: 科学出版社, 125 - 137.
- 王德华, 姜永进, 王祖望. 1991b. 根田鼠的行为热能调节. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统 (第 3 集). 北京: 科学出版社, 167 - 173.
- 王德华, 刘晓达, 王祖望, 师冶贤, 孙儒泳. 1993a. 高原鼠兔褐色脂肪组织成分与功能的季节动态. 兽类学报, 13 (4): 271 - 276.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1993b. 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, 孙儒泳, 王祖望, 柳劲松, 陈志. 1996a. 根田鼠冷驯化过程中的适应性产热特征. 动物学报, 42 (4): 369 - 376.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1996b. 根田鼠哺乳期的同化能及产后生长发育过程中的能量分配. 动物学报, 42 (2): 140 - 145.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1996c. 根田鼠的最大同化能量. 动物学报, 42 (1): 35 - 41.
- 韦正道, 黄文几. 1983. 三种啮齿动物气体代谢的比较研究. 兽类学报, 3 (1): 73 - 84.
- 方晓红, 蔡益鹏. 1995. 黄鼠下丘脑视前区 NE 能神经支配对冬眠阵的调制. 生理学报, 47 (2): 127 - 132.
- 北京大学生物学系人体及动物生理学教研室. 1959. 狗从体温极低状态的恢复. 北京大学学报 (自然科学), 5 (1): 99 - 102.
- 田双杰, 张学英, 刘伟, 王德华. 2020. 长爪沙鼠的贮食行为与其个性和代谢水平之间的关系. 兽类学报, 40 (4): 307 - 316.
- 边疆晖, 曹伊凡, 吴雁, 景增春. 2008. 青藏高原地区根田鼠脾脏重量及迟发性超敏反应的季节性变化. 兽类学报, 28 (3): 242 - 249.
- 吕铮, 宋士一, 杨明, 彭霞. 2014. 达乌尔黄鼠入眠准备期的体温、代谢率及能量特征. 兽类学报, 34 (4): 348 - 355.
- 吕铮, 蔡鲁纳, 宋士一, 刘新宇, 彭霞, 杨明. 2015. 光照黑暗循环条件下达乌尔黄鼠的冬眠模式和能量消耗. 兽类学报, 35 (4): 398 - 404.
- 朱亚辉, 尚国珍, 杨彦宾, 张鑫, 吴雁, 曹伊凡, 边疆晖. 2018. 捕食风险对越冬根田鼠肠道寄生物易感性的影响. 兽类学报, 38 (5): 467 - 476.
- 朱万龙, 孙舒然, 陈金龙, 蔡金红, 张浩, 孟丽华, 王政昆. 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.
- 朱万龙, 杨永宏, 贾婷, 练硝, 王政昆, 龚正达, 郭宪国. 2008. 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, 28 (1): 65 - 74.
- 刘小团, 李庆芬, 黄晨西, 孙儒泳. 2001a. 长爪沙鼠冷驯化过程中甲状腺激素的变化. 兽类学报, 21 (2): 132 - 136.
- 刘小团, 李庆芬, 黄晨西, 孙儒泳. 2001b. 达乌尔黄鼠冷暴露、冬眠及觉醒时的外周甲状腺激素水平变化. 动物学报, 47 (5): 502 - 507.
- 孙小勇, 高云芳, 王琦, 姜山峰, 郭树攀, 刘坤. 2012. 达乌尔黄鼠实验室饲养、繁殖及其冬眠阵. 兽类学报, 32 (4): 356 - 361.
- 孙久荣, 马永超, 许兆辉, 赵文剑, 董金辉, 蔡益鹏. 1999. 不同季节和冬眠时相中达乌尔黄鼠视前区温敏神经元特性和下丘脑内 NA 代谢的变化. 中国科学 C 辑: 生命科学, 29 (1): 31 - 38.
- 孙金生, 曾缙祥. 1994. 刺猬冬眠过程中褐色脂肪和非颤抖性产热研究. 兽类学报, 14 (2): 147 - 153.
- 孙儒泳. 1959. 棕背鼯普通田鼠的生态生理特征 (气体代谢) 的地理变异. 北京师范大学学报 (自然科学版), 6: 61 - 81.
- 孙儒泳. 1962. 棕背鼯和普通田鼠的生态生理特征 (气体代谢) 的地理变异 (续). 北京师范大学学报 (自然科学版), 1:

- 51-88.
- 孙儒泳. 1963. 对以耗氧量作为化学体温调节强度指标的意见. 动物学报, 15 (1): 44-48.
- 孙儒泳. 1976. 协方差分析和调整平均数在生物学研究中的应用. 北京师范大学学报(自然科学版), (2-3): 62-76.
- 孙儒泳. 1991. 动物生理生态学的发展趋势. 见: 马世骏主编. 中国生态学发展战略研究. 北京: 中国经济出版社, 1-18.
- 孙儒泳, 黄铁华. 1973. 褐家鼠和社鼠耗氧量研究中方差分析的应用. 动物学报, 19 (3): 282-292.
- 杜卫国, 鲍毅新, 刘季科. 2001. 七种鼠科啮齿动物消化道长度和重量的比较. 兽类学报, 21 (4): 264-270.
- 李凤华, 王德华, 钟文勤. 2003. 密度因素对布氏田鼠体重增长及免疫功能的影响. 动物学报, 49 (4): 438-444.
- 李玉莲, 战新梅, 刘秀珍, 陈蕾, 王德华. 2008. 长期强迫运动对布氏田鼠体重和血清瘦素浓度的影响. 兽类学报, 28 (2): 151-156.
- 李庆芬, 黄晨西. 1994. 布氏田鼠静止代谢率特征. 兽类学报, 14 (3): 217-220.
- 李庆芬, 刘小团, 黄晨西, 孙儒泳, 林其谁. 2001. 长爪沙鼠冷驯化中褐色脂肪组织产热活性及解偶联蛋白基因表达. 动物学报, 47 (4): 388-393.
- 李庆芬, 黄晨西, 刘小团. 1995. 光周期和温度对布氏田鼠产热的影响. 动物学报, 41 (4): 362-369.
- 李庆芬, 黄晨西, 孙儒泳, 蔡兵. 1991. 长爪沙鼠胎后发育的线粒体产能. 兽类学报, 11 (1): 42-47.
- 李兴升, 王德华, 杨俊成. 2003. 光周期对布氏田鼠和长爪沙鼠能量代谢和体重的影响. 兽类学报, 23 (4): 304-311.
- 李兴升, 王德华, 杨明. 2004. 冷驯化条件下长爪沙鼠血清瘦素浓度的变化及其与能量收支和产热的关系. 动物学报, 50 (3): 334-340.
- 李俊生, 宋延龄, 曾志高. 2003. 7种荒漠啮齿动物食物组成与消化道长度的比较. 动物学报, 49 (2): 171-178.
- 李晓婷, 王睿, 王蓓, 孟丽华, 刘春燕, 王政昆. 2009. 横断山区中华姬鼠的体温调节和蒸发失水. 兽类学报, 29 (3): 302-309.
- 杨明, 邢昕, 管淑君, 赵岩, 王子英, 王德华. 2011. 达乌尔黄鼠冬眠期间体温的变化和冬眠模式. 兽类学报, 31 (4): 387-395.
- 杨明, 李庆芬, 黄晨西. 2003b. 冷暴露长爪沙鼠下丘脑-垂体-肾上腺轴对产热的调节. 动物学报, 49 (5): 571-577.
- 杨明, 李庆芬, 黄晨西. 2003c. 侧脑室注射 CRH 对急性冷暴露长爪沙鼠 BAT 产热的影响及产热调节机理. 兽类学报, 23 (1): 45-51.
- 杨明, 李庆芬, 黄晨西. 2003a. 布氏田鼠在冷暴露条件下褐色脂肪组织产热的神经内分泌调节. 动物学报, 49 (6): 748-754.
- 肖增祜, 孙儒泳. 1988. 长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 和金黄地鼠 (*Mesocricetus auratus*) 的肺皮蒸发失水量研究. 兽类学报, 8 (1): 49-54.
- 吴雁, 边疆晖, 曹伊凡. 2008. 围栏条件下母体社群应激对根田鼠子代免疫力的影响. 兽类学报, 28 (3): 250-259.
- 闵红霞, 毛思思, 黄奕鑫, 赵志军. 2018. 防御性攻击行为对黑线仓鼠能量收支的影响. 兽类学报, 38 (2): 166-173.
- 宋志刚, 王德华. 2001. 内蒙古草原布氏田鼠的最大同化能. 兽类学报, 21 (4): 271-278.
- 宋志刚, 王德华. 2002a. 哺乳动物基础代谢率的主要影响因素. 兽类学报, 22 (1): 53-60.
- 宋志刚, 王德华. 2002b. 长爪沙鼠的代谢率与器官的关系. 动物学报, 48 (4): 445-451.
- 宋志刚, 王德华. 2003. 内蒙古草原布氏田鼠代谢率与身体器官的关系. 兽类学报, 23 (3): 230-234.
- 宋晓崴, 曾缙祥. 1991. 达乌尔黄鼠 (*Citellus dauricus*) 基础代谢率、静止代谢率、化学热调节强度的季节性变化研究. 兽类学报, 11 (1): 48-55.
- 迟庆生, 王德华. 2005. 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, 李兴升, 赵志军, 王德华. 2006. 布氏田鼠胎后发育过程中褐色脂肪组织和肝脏的产热特征. 兽类学报, 26 (3): 274-279.
- 张志强, 王德华. 2005. 免疫能力与动物种群调节和生活史权衡的关系. 应用生态学报, 16 (7): 1375-1379.
- 张志强, 王德华. 2006. 长爪沙鼠免疫功能、体脂含量和器官重量的季节变化. 兽类学报, 26 (4): 338-345.
- 张志强, 邱奉同, 王德华. 2011. 长爪沙鼠对植物血凝素的反应及能量学代价的性别和季节差异. 兽类学报, 31 (3): 284-290.
- 张志强. 2015. 动物生态学研究免疫学参数的选择及其优缺点分析. 四川动物, 34 (1): 145-148.
- 张志强, 黄淑丽, 赵志军. 2015a. KLH 单独刺激不影响黑线仓鼠的静止代谢率. 兽类学报, 35 (4): 405-411.
- 张志强, 黄淑丽, 赵志军. 2015b. 不同繁殖状态雌性黑线仓鼠对植物血凝素的反应模式. 兽类学报, 35 (1): 74-79.
- 张学英, 迟庆生, 刘伟, 王德华. 2016. 长爪沙鼠的行为和生理生态学研究进展. 中国科学: 生命科学, 46 (1): 120-128.
- 张建萍, 李树伟, 于伟江. 2013. 塔里木兔肾脏水通道蛋白在适应干旱环境的作用. 兽类学报, 33 (4): 377-382.
- 张春燕, 侯天德, 徐登翠, 丁卫刚, 张慧瑛. 2014. 虎脑肾组织结构及水通道蛋白 1, 2 的表达. 兽类学报, 34 (4): 406-413.
- 张梦, 王德华. 2018. 内蒙古草原五种啮齿动物肾脏形态学特征比较. 兽类学报, 38 (1): 41-50.
- 张淑珍, 李庆芬, 黄晨西. 1996. 达乌尔黄鼠产热的季节性变化. 兽类学报, 16 (3): 211-216.
- 张鑫, 杨彦宾, 堵守杨, 曹伊凡, 周华坤, 边疆晖. 2018. 母体密度应激与球虫感染对子代根田鼠免疫力的影响. 兽类学报, 38 (1): 56-65.
- 陈竞峰, 钟文勤, 刘伟, 李玉梁, 王德华. 2007. 食物蛋白含量对雄性长爪沙鼠社会行为和某些生理特征的影响. 兽类学报, 27 (3): 234-242.
- 陈竞峰, 钟文勤, 王德华. 2005. 单宁酸对布氏田鼠能量代谢的影响. 兽类学报, 25 (4): 326-332.

- 罗谦, 柳鹏飞, 王政昆, 朱万龙, 刘春燕, 郭宪国, 董文鸽. 2011. 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, **46** (1): 36-44.
- 奉勇, 王祖望. 1992. 高原鼠兔在胎后发育过程中热代谢和褐色脂肪组织 (BAT) 的变化. 动物学报, **38** (1): 73-80.
- 赵以炳, 叶甲壬. 1955a. 刺猬冬眠的人工改变——I. 在非冬眠季节用低温导致冬眠的出现. 北京大学学报 (自然科学), **1**: 127-134.
- 赵以炳, 叶甲壬. 1955b. 刺猬冬眠的人工改变——II. 在冬眠季节用高温防止冬眠的出现. 北京大学学报 (自然科学), **1**: 135-145.
- 赵以炳, 张人骥, 邝宇宽, 黄祚强, 陈瑞新. 1961. 狗的低体温性死亡与复甦. 北京大学学报 (自然科学), **7** (1): 63-74.
- 赵志军, 陈竞峰, 王德华. 2008. 光周期和高脂食物对布氏田鼠能量代谢和产热的影响. 动物学报, **54** (4): 576-589.
- 赵志军, 曹静, 陈可新. 2014. 黑线仓鼠体重和能量代谢的季节性变化. 兽类学报, **34** (2): 149-157.
- 赵志军. 2011. 黑线仓鼠繁殖输出与基础代谢率的关系. 兽类学报, **31** (1): 69-78.
- 赵明蓊, 赵以炳, 韦建恒. 1988. 达乌尔黄鼠心肌细胞膜电位的耐寒性. 生理学报, **40** (1): 36-42.
- 柳劲松, 王德华, 孙儒泳. 2003. 东北地区黑线仓鼠的代谢产热特征及其体温调节. 动物学报, **49** (4): 451-457.
- 战新梅, 王德华. 2004. 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): 152-159.
- 祝龙彪, 钱国桢. 1985. 两种家鼠的热能调节与地理分布关系. 兽类学报, **5** (3): 182.
- 祝龙彪, 王培潮, 钱国桢, 崔志兴. 1981. 聚群与环境温度对黄毛鼠耗氧量的影响. 生态学报, **1** (4): 375-382.
- 贾西西, 孙儒泳. 1986a. 根田鼠平均每日代谢率及每日能量需要的估计. 兽类学报, **6** (2): 139-146.
- 贾西西, 孙儒泳. 1986b. 根田鼠静止代谢率特征的研究. 动物学报, **32** (3): 280-287.
- 夏武平. 1984. 中国兽类生态学进展. 兽类学报, **4** (3): 223-238.
- 党凯, 高云芳. 2016. 冬眠动物骨骼肌生理适应及机制的研究进展. 动物学杂志, **51** (3): 497-506.
- 徐德立, 王德华. 2012. 生态免疫学研究进展. 生态学报, **32** (19): 251-258.
- 徐德立, 王德华. 2015. 禁食时间对雌性长爪沙鼠免疫功能的影响. 兽类学报, **35** (4): 369-378.
- 徐德立, 胡晓凯, 田玉芬, 王德华. 2021. 雌性黑线仓鼠免疫功能的季节变化. 兽类学报, **41** (2): 182-192.
- 徐德立, 徐来祥. 2015. 食物限制对黑线仓鼠免疫功能的影响. 生态学报, **35** (6): 1882-1890.
- 奚家星, 孙儒泳. 1973. 褐家鼠和社鼠肺皮蒸发失水量的初步比较. 动物学报, **19** (3): 75-85.
- 黄钦恒, 蔡益鹏, 张崇理, 王红. 1993. 腹腔注射对氯苯丙氨酸对达乌尔黄鼠冬眠的影响. 兽类学报, **3** (3): 211-216.
- 黄钦恒, 蔡益鹏. 1993. 脑室注射 6-羟多巴胺对达乌尔黄鼠睡眠—觉醒周期的影响. 北京大学学报 (自然科学版), **4** (4): 498-502.
- 黄晨西, 林琳, 李庆芬. 2006. 短光照诱导达乌尔黄鼠产热. 兽类学报, **26** (4): 346-353.
- 黄春梅, 胡黎娅, 杨盛昌, 朱万龙, 李晓婷, 蔡金红, 王政昆. 2012. 中缅树鼩体温, 代谢率和蒸发失水日节律. 动物学杂志, **47** (2): 127-135.
- 景绍亮, 孙儒泳. 1982. 长爪砂土鼠体温调节发育机制的研究. 生态学报, **2** (2): 189-199.
- 曾缙祥, 李瑞仁, 林统先, 李梦华, 邹积凭, 宋晓崑. 1987. 冬眠黄鼠代谢、循环、呼吸系统的变化. 生态学报, **7** (2): 95-101.
- 鲍伟东, 王德华, 王祖望, 周延林, 王利民. 2000. 鄂尔多斯高原库布齐沙地三趾跳鼠静止代谢率的季节变化. 动物学报, **46** (2): 146-153.
- 鲍伟东, 王德华, 王祖望等. 2001. 内蒙古库布齐沙地四种啮齿动物非颤抖性产热的季节变化. 兽类学报, **21** (2): 101-106.
- 蔡正纬, 黄文几. 1982. 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, **2** (3): 291-302.
- 薄亭贝, 张学英, 王德华. 2018. 低温驯化对布氏田鼠小肠黏膜结构和黏膜免疫相关细胞的影响. 兽类学报, **38** (2): 158-165.
- 戴鑫, 陈春雨, 杨飞, 蒋巍, 王爱勤, 殷宝法, 魏万红, 杨生妹. 2016. 单宁酸对高原鼠兔血脂水平的影响. 兽类学报, **36** (1): 368-372.
- 戴鑫, 顾新州, 石佳, 袁飞, 殷宝法, 王爱勤, 魏万红, 杨生妹. 2012. 植物次生代谢物含量的季节性变化及其对高原鼠兔食物选择的影响. 兽类学报, **32** (4): 306-317.