

晚成性哺乳动物体温调节能力的胎后发育

迟庆生^{①②} 王德华^{①*}

(^①中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100080; ^②中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要:按照体温调节能力的发育情况,哺乳动物的生长发育可分为早成性、晚成性和未成熟性3类。本文主要综述了晚成性哺乳动物体温调节能力的发育特点。这类动物的幼体出生时一般身体裸露,热传导率较高,产热能力较差,不能进行有效的体温调节。当环境温度低于热中性区时,单独的个体不能维持较高的恒定体温。但晚成性幼体也具有一定的体温调节能力,当受低温刺激时,即使新生幼体也会具有增加代谢率的反应,同时结合亲体关怀和幼体之间的聚群效应以及巢的保温作用等方式,仍能使其体温维持在一个较高的水平。晚成性幼体生理性产热的不足,也可看作是一种有利的特点,这样可以减少能量在体温调节方面的消耗,从而增加用于生长发育的能量。文章最后对可能的发展方向进行了展望。

关键词:晚成性;发育;体温调节;聚群;褐色脂肪组织

中图分类号:文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2005)06-137-07

Postnatal Development of Thermoregulation in Altricial Mammals

CHI Qing-Sheng^{①②} WANG De-Hua^①

(^① *Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080;*

^② *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: Mammalian neonates can be divided into three categories, namely precocial, altricial, and immature, mainly according to their establishment of successful thermoregulation. The altricial mammals are often born naked with poor insulation and weak thermogenic abilities. So they cannot thermoregulate efficiently in their early lives. When ambient temperature falls below the thermal neutral zone, isolated young cannot maintain high constant body temperatures. However, the newborns can increase thermogenesis when cold exposed, which is different from poikilotherms. The altricial mammals often show careful parental care and the young can huddle together to prevent heat loss. Thus, even newborns can maintain their body temperatures at a relatively high level in the nest. The deficiency of physiological heat production in the early stages of altricial mammals can be regarded as advantageous for development because it can promote growth and development by decreasing the energy allocation to thermoregulation. Finally the possible research trends of this field are proposed.

Key words: Altricial; Development; Thermoregulation; Huddling; Brown adipose tissue (BAT)

温度是影响动物生长发育过程的一个重要因素。恒温动物在胚胎时期,母体提供了恒定的发育环境。动物出生以后将直接面对周围环境,热量散失是威胁生存的主要方面,因此,动物在胎后(postnatal)生长发育过程中的体温调节显得十分重要^[1,2]。有关田鼠属(*Microtus*)和白足鼠属(*Peromyscus*)的种群统计学资料表明,小型哺乳动物从出生到断乳期的死亡率很高,

幼年时期很可能是其自然选择的主要时期^[3]。研究幼年时期的生理生态学特征,对理解小型哺乳动物的生态适应和进化十分必要。本文在

基金项目 国家自然科学基金(No.30430140,30470279);

* 通讯作者, E-mail: wangdh@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 迟庆生,男,硕士;主要从事动物生理生态学

研究。
收稿日期 2005-05-31, 修回日期 2005-09-12

文献的基础上,对晚成性哺乳动物体温调节能力的发育进行了综述。

1 哺乳动物幼体的产热与体温调节特点

哺乳动物新生幼体对冷刺激的反应,基本上与成体相同,即迅速收缩外周血管和竖立毛发,并提高代谢率,而对热环境的反应是舒张外周血管、出汗及喘息等。与成体不同,许多哺乳动物的新生幼体并不颤抖,而主要利用非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)来提高代谢水平。非颤抖性产热的主要部位是褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)^[4,5]。

Pembrey(1894)最早测定和比较了鸟类和哺乳动物幼体的体温调节能力,并根据其对冷暴露的反应,将幼体划分为恒温性的(homeothermic)和变温性(poikilothermic)的两类^[4]。Brück和Hincke(1996)基于BAT非颤抖性产热功能的研究,在总结前人成果的基础上,主要按照哺乳动物出生时恒温机制的发育情况,将新生幼体分为3类^[6]:

1.1 早成性(precocial) 幼体出生时发育已经很完善,一般刚出生时或出生后不久身体就有被毛,出生不久即睁眼。运动和体温调节能力等方面的发育成熟速度相对较快;受到冷刺激时,能够至少在一个较窄的环境温度范围内保持恒定体温,如豚鼠(*Cavia porcellus*)和绵羊等。

1.2 晚成性(altricial) 幼体出生时一般身体裸露,机体的许多功能还不协调和完善,未睁眼,运动能力较差。虽然出生后不久即可对冷刺激表现出产热反应,但产热能力较弱,不能有效地进行体温调节和阻止热散失,所以在环境温度稍低于热中性区(thermal neutral zone, TNZ)时体温就开始下降。同时晚成性幼体也不能像成体一样有效地取食和防御敌害,因此在出生后较长的一段时间内对亲代的依赖性较大,例如长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)^[7]和大鼠等。

1.3 未成熟性(immature) 如金色中仓鼠(*Mesocricetus auratus*)^[8]和坎氏毛足鼠(*Phodopus campbelli*)^[9]的幼体,除了机体在各方面未发育

成熟外,它们出生后数天甚至几周内对冷刺激不表现出任何提高产热的反应。

这3种发育类型的划分并不是绝对的,一个物种的幼体可能在有些方面属晚成性,而在另一些方面却表现为早成性。如猫出生时和早成性豚鼠一样有很好的被毛,且隔热能力跟豚鼠也相似,却与晚成性的兔等动物一样,未睁眼,运动能力也很差,产热能力与大鼠类似^[4]。

2 晚成性哺乳动物体温调节能力发育的特点

对于多数晚成性哺乳动物,如白足鼠(*Peromyscus leucopus*)和大鼠,刚出生的幼体只有微弱的体温调节能力,幼体被单独隔离后体温随环境温度的下降而降低,并达到接近环境温度的水平;当幼体到断乳年龄时,其体温调节即表现出典型恒温动物的特点^[10,11]。动物从出生到恒温机制的建立是一个渐进的过程,期间常有一个体温调节能力迅速发育成熟的阶段^[3,12,13]。对于变温性(poikilothermy),国际生理科学联盟(IUPS)热生理学委员会(Thermal Commission, 2003)的定义是:没有有效的温度自动调节能力,因而有机体体温随着环境温度的变化而发生较大波动^[14]。按照此定义,大鼠、小鼠、长爪沙鼠和白足鼠等小型哺乳动物的新生幼体都有明显的变温性,因此晚成性幼体在出生时常被看作变温动物(poikilotherms),其热中性区比较窄,生理性体温调节和保温能力都很差,它们更多地依靠行为调节来保持较高的体温^[4,15,16]。

2.1 行为体温调节 行为性体温调节主要包括亲体关怀如筑巢(nesting)和襁褓(swaddling),以及幼体的聚群行为(huddling)。多数哺乳动物,如果一胎产多个幼体,常会拥挤在一起,如果是双胞胎或单只幼体,会紧靠父母^[4]。

哺乳动物大多会为幼体建造各种形式的巢。在气候寒冷的地区,巢穴会较大而复杂。小鼠和大鼠通过建巢保温,可在远低于0°C的环境中成功繁殖^[4]。Bernard和Hull(1964)对母兔的研究表明,虽然平时不跟幼体在一起,但母

兔能用自己的被毛为幼体筑巢,幼体通过聚群可保持巢穴深处的温度高达 35℃,这也正是幼兔的下临界温度(lower critical temperature, LCT)^[17]。

关于聚群行为在体温调节中的意义,Alberts(1978)做过一个经典的大鼠幼体聚群实验,发现随着环境温度的下降和上升,同窝内大鼠幼体拥挤程度有相应的紧密和疏松的变化,动物可以通过改变整体的体表面积与体积之比来调节热量散失^[18]。3 日龄的刚毛棉鼠(*Sigmogon hispidus*)的单个幼体只表现出微弱的体温调节能力,而巢中聚群的一窝幼体,却能在 0℃ 的环境条件下提高代谢率,使体温保持在 35℃ 左右长达 3.5 h^[19]。与此类似,4 日龄白足鼠幼体,单独在环境温度由 35℃ 逐渐下降到 0℃ 时,体温随环境温度的下降而降低;但在巢中聚群的情况下,幼体却表现出很好的恒温性,代谢率随着环境温度的降低而稳步上升且体温保持在 34℃ 以上^[10]。Bautista 等(2003)对穴兔(*Oryctolagus cuniculus*)的研究也表明,聚群生长的幼体比单独的幼体具有更高的体温、存活几率和能量转换效率^[20]。所有这些结果都很好地说明了行为体温调节对晚成性幼体的重要意义。新生哺乳动物的热中性区很窄,且其下临界温度比成体高。有些学者认为在如此小的温度范围内进行体温调节几乎没有意义,由此导致的代谢率提高是一种浪费。但自然状态下,动物之间常有聚群效应,如一窝大鼠幼体,在有母体照顾的巢穴中,若幼体代谢率提高一倍,对保持体温会相当有效^[11]。Hill(1992)认为幼体微弱的体温调节能力,使其在母体离巢时不至因体温过低而使生长受到阻滞^[3]。

随着幼体生长和体温调节能力的发育,聚群行为对动物静止代谢率(resting metabolic rate, RMR)的影响可能截然不同。很多研究者发现聚群能使幼体 RMR 下降,即使在出生不久的幼体也如此^[11,21]。王培潮等(1985)发现黄鼬(*Mustela sibirica*)、水貂(*Mustela vison*)和家兔幼体聚群时体温都高于未聚群时,且聚群使能量消耗降低^[2]。我们对布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)的研究也发现,在 23℃ 条件下同窝幼

体聚群时(4~9 只)代谢率明显地降低*。但也有少数研究表明,聚群能使出生不久的幼体代谢率提高,如 Bryant 和 Hails(1975)^[22]与 Vinter 等(1982)^[23]对小鼠的实验,以及 Hill(1976)对白足鼠的实验^[9]。此外,MacArthur 和 Humphries(1999)也发现刚出生的麝鼠(*Ondatra zibethicus*)幼体(20~60 g),聚群后幼体的平均代谢率是未聚群单个个体的 1.6 倍,且聚群幼体体温显著高于未聚群个体^[24]。Hill(1992)认为,这种代谢率的提高,很可能是因为动物聚群比单独时更能有效地进行体温调节^[3]。

许多研究表明,趋热性是聚群产生的直接原因,如新生幼兔无视觉能力,但它能感受温暖,并趋向热源运动^[4]。王培潮等(1985)在黄鼬、水貂和家兔幼体中也发现类似现象^[2]。近年来对大鼠的实验表明,作为热源的内置性产热很可能是聚群行为产生的直接原因^[25,26]。同时,也有研究表明低氧条件可抑制大鼠幼体由寒冷诱导的聚群行为^[27]。

2.2 生理性产热的特点及其低温耐受能力

晚成性哺乳动物幼体在刚出生时产热能力较差,主要有以下 4 个方面的原因^[4]:(1)幼体与产热有关的神经调节机制发育不完善;(2)心肺向产热组织输送氧气和糖类及脂肪酸的能力较弱;(3)产热组织的亚细胞结构和酶代谢等处理营养物质的能力有限;(4)产热组织的总量较少等。

虽然晚成性哺乳动物幼体的体温调节能力很差,常被看作“变温动物”,但并不意味着在内温性产热方面一直被动顺应。Taylor(1960)发现大鼠新生幼体,在出生后 24 h 内,环境温度由热中性区的温度下限 36℃ 降至 34℃ 时,代谢率可提高一倍^[11]。Cassin(1963)发现新生小鼠,在出生当天也会在冷暴露条件下提高产热^[28]。Gębczyński(1975)发现 1~3 日龄欧鼯(*Clethrionomys glareolus*)能在环境温度降低时表现出代谢率升高的反应^[21]。出生不久的白足

* 迟庆生,布氏田鼠胎后生长和体温调节能力的发育,硕士学位论文,中国科学院动物研究所,2005。

鼠幼体在刚放入低温环境时,代谢率也有明显的瞬时升高反应^[3]。Hill(1976)还发现被单独隔离的白足鼠幼体,代谢率在环境温度由35℃下降至30℃时逐渐升高;若环境温度继续下降,代谢率才随之降低^[10]。我们对布氏田鼠的研究也发现,单独的幼体在环境温度由30℃降低为23℃时,至少从5日龄开始即可表现出提高产热的反应*。

如果将幼体暴露在成体所经历的环境温度下,幼体的体温调节反应的确很微弱,Blumberg和Sokoloff(1998)认为这并不能说明其体温调节机制的真实能力,更不能简单地把新生哺乳动物理解为变温性动物^[12]。幼体对低体温常具有成体难以达到的耐受能力^[4]。如白足鼠幼体能从5~7℃的低体温下恢复正常体温,在体温0.5~3.0℃时,体温恢复的可能性为80%^[10]。MacArthur和Humphries(1999)在麝鼠的研究中也发现即使冻得冰冷的幼体也能恢复正常体温^[24]。Harjunpää和Rouvinen-Wat(2004)的实验也表明,水貂在恒温发育的前3周内,单独暴露于低温时幼体很快会出现低体温现象,但被温暖后可恢复正常,且对以后的发育不会造成任何危害^[29]。相比而言,白足鼠成体体温降至大约15℃以下时就很难恢复^[30],在极度寒冷的条件下,白足鼠成体只能允许体温适度下降至28~30℃^[31]。幼体对低体温的耐受是提高存活率的一种适应。幼体的体温调节十分复杂,其体温调节能力的发育,不能被简单的认为是向成体体温调节能力水平发育的过程,在体温调节能力发育过程中,幼体表现出进化形成的一些策略,以满足在发育过程中有关生理学方面的一些特殊需求^[12]。

2.3 褐色脂肪组织产热的意义 幼体的体温调节研究中,有一个方面必须要提及,即褐色脂肪组织的作用。BAT是非颤抖性产热的主要部位^[32,33]对新生幼体的产热及动物适应寒冷环境具有重要意义^[34]。不同发育类型的新生幼体,其BAT的发育特点也不同^[35](1)早成性幼体在出生时BAT的发育已经高度完善,且幼体出生后BAT的产热作用立即被激活,如豚鼠;

(2)晚成性的幼体在出生时只有少量的BAT,出生后到5日龄左右BAT有一个逐渐增补的过程,如大鼠、小鼠、长爪沙鼠^[36]。在晚成性布氏田鼠幼体的胎后发育过程中,我们也发现BAT的增补非常明显*。应当指出,早成性和晚成性幼体BAT的增补与成体中的情况类似,都需要环境低温的刺激诱导;如果幼体出生后即生活在热中性区环境中,胎后发育过程中BAT的增补可被完全抑制(3)未成熟性幼体出生时在这方面(包括BAT)的发育更加不成熟,BAT的增补一般从第二周开始,其过程可能和晚成性幼体相似,也需要低温的刺激诱导,如仓鼠*。

虽然晚成性哺乳动物幼体的BAT产生的热量与维持恒温所需热量相比明显不足,但由于BAT在体内的特殊分布和血管分布走向,使热量在最需要并能很好保存的地方产生,主要部位如脊柱、心脏和肺等^[4,37]。BAT产热对心律维持以及幼体体温的行为调节如聚群行为和活动性睡眠的形成等起到了非常重要的作用^[8,12,25,26,37]。

3 哺乳动物晚成性发育的进化和适应意义

Hopsor(1973)认为小体型在自然选择中是一种有利的特征,这是晚成性发育进化的一个主要推动力^[38]。Case(1978)通过比较现代鸟类和哺乳类的体型与发育类型之间的关系得出如下规律:只要动物成体体重小于10g,其幼体一定是晚成性^[39]。但仅身体大小这一个条件,还不足以决定动物的发育类型,例如McClure和Randolph(1980)的研究表明,佛罗里达林鼠(*Neotoma floridana*)4日龄晚成性幼体(20g左右)在20℃环境温度下尚不能有效的保持体温^[40]而体重相似的白足鼠,甚至体重小很多的假面鼯鼠(*Sorex cinereus*)的成体却能有效地保持体温。

当幼体体重足够大时,动物会面临发育模

* 迟庆生.布氏田鼠胎后生长和体温调节能力的发育.硕士学位论文.中国科学院动物研究所,2005.

式的选择。Case(1978)^[39]以及 Pagel 和 Harvey(1988)^[41]强调物种的生活史特征常会影响发育类型的进化过程:对一个不是很容易获得食物的物种,晚成性发育是有利的,幼体早从母体产出,可减少因怀孕对母体捕食能力的影响。巢的安全性也是一个重要因素,具有相对安全的巢和较好亲体关怀的物种更可能形成晚成性发育类型。同时,晚成性发育也是提高最大繁殖率的一个途径。

早成性幼体能够较早的独立生活,可减少对亲代的依赖,如果亲代抚育减少或遇意外死亡时,幼体具有较高的存活率。早成性幼体具有相对较大的脑体比例,在发育早期即可较好地逃避捕食者^[41,42]。从早成性发育类型的特点来看,晚成性的发育类型似乎对动物不利。而 Case(1978)认为,如果爬行动物的早期发育特点和哺乳动物的早成性可以类比,那么现在哺乳动物的早成性发育应该是一种原始特征^[39]。晚成性的幼体在发育早期不能有效地进行生理性体温调节,因而常依靠亲代抚育来保持体温。幼体这种生理产热的不足可看作一种具有重要适应意义的特点,因为体温调节是耗能的过程,减少自身化学能在体温调节方面的利用,就会相对增加用于生长的能量^[3,4]。晚成性发育具有上述适应意义,需要以下 4 个假设为前提^[3]:

假设 1:无论靠自身还是亲代来保持较高的体温,幼体始终都能获得稳定的能量供应,即亲代为保持幼体较高体温的付出,不会对乳汁的分泌量产生明显影响。而幼体在体温调节方面节省的能量,可用于其他用途。学者们普遍认为,为保持幼体较高的体温,亲代仅付出微不足道的额外能量^[43]。对大多数物种,多数情况下亲代具有很大的能量空间,既能使早期幼体保持较高体温,又不至明显影响提供给幼体的能量。对小鼠的研究表明,在充足的食物供应条件下,低温虽使母体的体温调节代价升高,但乳汁分泌量反而增多^[44]。

假设 2:如果幼体能量从产热中节省出来,则可加速动物的生长和成熟。即幼体生长和成熟受能量限制,如果获得更多的能量供应,生长

和成熟速度能加快。

假设 3:较高的体温能够促进生长和身体的成熟。Harrison(1963)发现小鼠幼体在温暖的环境生长速度较快^[45]。对白足鼠幼体每天实施一定时间的冷、热处理,为消除环境对亲代影响的间接效果,而使亲代始终处于不变的环境条件,结果表明低温处理明显减慢了幼体生长和成熟的速度^[46]。Spiers 和 Adai(1987)对大鼠类似的实验也得到相同的结论^[47]。

假设 4:较快的生长和成熟速度对动物有利。较快的生长和成熟速度使动物提前断乳,幼体断乳时具有相对较大的体重且发育比较成熟。Beachan(1979)在对西岸田鼠(*M. townsenii*)的身体大小和存活率关系的研究中发现,能存活两周以上个体的断乳时体重高于不到两周的个体^[48]。Myers 和 Master(1983)对拉布拉多白足鼠(*P. maniculatus*)的研究^[49];Kaufman 和 Kaufman(1987)关于灰背鹿鼠(*P. polionotus*)的实验^[50]等都证明了断乳时较高的体重有利于动物的繁殖或存活。

理解晚成性发育的适应进化意义,需要对动物胎前(prenatal)和胎后的发育进行整合分析。因为晚成性发育在不同分类阶元之间的差异,还需要我们积累足够的资料^[3],传统的体温调节发育研究仍要继续,但其主要是针对单独个体,虽然可明确幼体能像成体一样进行体温调节的时间,却几乎不能揭示自然状况下幼体体温调节的真实情况^[3,42]。随着生理机制和行为机制在体温调节中的作用机制的逐渐明确,发现恒温状态的维持需要通过多重生理和行为机制在神经中枢不同水平上的整合来实现^[51,52]。在变化的环境条件下,随着机体的生长发育,理解其恒温状态的演变过程和机理是目前面临的一个重要问题。

致谢 感谢中国科学院动物研究所动物生理生态学研究组的全体成员对论文的修改和建议。

参 考 文 献

[1] Leon M. Development of thermoregulation. In: Blass E M ed.

- Handbook of Behavioral Neurobiology. vol. 8. New York : Plenum Press , 1986 , 97 ~ 322.
- [2] 王培潮, 钱国桢, 陆厚基等. 温度与聚群对三种仔兽能量代谢的影响. *兽类学报*, 1985, **5**(3) : 211 ~ 221.
- [3] Hill R W. The altricial/precocial contrast in the thermal relation and energetics of mammals. In : Tomasi T E, Horton T H eds. *Mammalian Energetics*. New York : Cornell Univ Press , 1992 , 122 ~ 159.
- [4] Hull D. Thermoregulation in young mammals. In : Whittow G C ed. *Comparative Physiology of Thermoregulation*. 3rd Edition. New York : Academic Press , 1973 , 167 ~ 200.
- [5] 王德华, 王祖望. 褐色脂肪组织及其产热研究进展. *生态学杂志*, 1992, **11**(3) : 43 ~ 48.
- [6] Brück K, Hinckel P. Ontogenetic and adaptive adjustments in the thermoregulatory system. In : Fregly M J, Blatteis C M eds. *Handbook of Physiology*. Oxford : Oxford Press , 1996 , 597 ~ 611.
- [7] 景绍亮, 孙儒泳. 长爪沙鼠体温调节发育的研究. *生态学报*, 1982, **2**(2) : 189 ~ 199.
- [8] Blumberg M S. Ontogeny of cardiac rate regulation and brown fat thermogenesis in Golden Hamsters (*Mesocricetus auratus*). *J Comp Physiol*, 1997, **167**(8B) : 552 ~ 557.
- [9] Newkirk K D, Silverman D A, Wynne-Edwards K E. Ontogeny of thermoregulation in the Djungarian Hamster (*Phodopus campbelli*). *Physiol Behav*, 1995, **57**(1) : 117 ~ 124.
- [10] Hill R W. The ontogeny of homeothermy in neonatal *Peromyscus leucopus*. *Physiol Zool*, 1976, **49** : 292 ~ 306.
- [11] Taylor P M. Oxygen consumption in new-born rats. *J Physiol Lond*, 1960, **154** : 153 ~ 168.
- [12] Blumberg M S, Sokoloff G. Thermoregulatory competence and behavioral expression in the young of altricial species-revisited. *Dev Psychobiol*, 1998, **33**(2) : 107 ~ 123.
- [13] Sun R Y, Zeng J X. Postnatal development of thermoregulation in the Root Vole (*Microtus oecomomus*) and quantitative index of homeothermic ability. *J Therm Biol*, 1987, **12** : 267 ~ 272.
- [14] IUPS Thermal Commission. Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition. *J Therm Biol*, 2003, **28**(1) : 75 ~ 106.
- [15] McMamus J J. Early postnatal growth and the development of temperature regulation in the Mongolian Gerbil, *Meriones unguiculatus*. *J Mamm*, 1971, **52**(4) : 782 ~ 792.
- [16] Satinoff E. Behavioral thermoregulation in the cold. In : Fregly M J, Blatteis C M eds. *Handbook of Physiology*. Oxford : Oxford University Press , 1996 , 481 ~ 505.
- [17] Bernard E, Hull D. The effect of the environmental temperature on the growth of new-born rabbits reared in incubators. *Biol Neonat*, 1964, **27** : 172 ~ 178.
- [18] Alberts J R. Huddling by rat pups : group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. *J Comp Physiol Psychol*, 1978, **92**(2) : 231 ~ 245.
- [19] Sheck S H. Development of thermoregulatory abilities in the neonatal Hispid Cotton Rat, *Sigmodon hispidus texianus*, from northern Kansas and south-central Texas. *Physiol Zool*, 1982, **55** : 91 ~ 104.
- [20] Bautista A, Drummond H, Martinez-Gomez M, et al. Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev Psychobiol*, 2003, **43**(3) : 208 ~ 215.
- [21] Gębczyński M. Heat economy and energy cost of growth in the Bank Vole during the first month of postnatal life. *Acta Theriol*, 1975, **20** : 379 ~ 434.
- [22] Bryant D M, Hails C J. Mechanisms of heat conservation in the litters of mice (*Mus musculus* L.). *Comp Biochem Physiol*, 1975, **50A** : 99 ~ 104.
- [23] Vinter J, Hull D, Elphick M C. Onset of thermogenesis in response to cold in newborn mice. *Biol Neonate*, 1982, **42** : 145 ~ 151.
- [24] MacArthur R A, Humphries M M. Postnatal development of thermoregulation in the Semiaquatic Muskrat (*Ondatra zibethicus*). *Can J Zool*, 1999, **77** : 521 ~ 529.
- [25] Sokoloff G, Blumberg M S, Adams M M. A comparative analysis of huddling in infant Norway Rats and Syrian Golden Hamsters : does endothermy modulate behavior? *Behav Neurosci*, 2000, **114**(3) : 585 ~ 593.
- [26] Sokoloff G, Blumberg M S. Contributions of endothermy to the huddling behavior in infant Norway Rats (*Rattus norvegicus*) and Syrian Golden Hamster (*Mesocricetus auratus*). *J Comp Psychol*, 2002, **116**(3) : 240 ~ 246.
- [27] Mortola J P, Feher C. Hypoxia inhibits cold-induced huddling in rat pups. *Respir Physiol*, 1998, **113**(3) : 213 ~ 222.
- [28] Cassin S. Critical oxygen tensions in new born, young, and adult mice. *Am J Physiol*, 1963, **205** : 325 ~ 330.
- [29] Harjunpää S, Rouvinen-Watt. The development of homeothermy in mink (*Mustela vison*). *Comp Biochem Physiol*, 2004, **137**(2A) : 339 ~ 348.
- [30] Morhardt J G, Hudson J W. Daily torpor induced in White-footed Mice (*Peromyscus* spp.) by starvation. *Nature*, 1966, **212** : 1046 ~ 1047.
- [31] Wickler S J. Maximal thermogenic capacity and body temperatures of White-footed Mice (*Peromyscus*) in summer and winter. *Physiol Zool*, 1980, **53** : 338 ~ 346.
- [32] Foster D O, Frydman M L. Tissue distribution of cold-induced thermogenesis in conscious warm- or cold-acclimated rats reevaluated from changes in tissue blood flow : the dominant

- role of brown adipose tissue in the replacement of shivering by nonshivering thermogenesis. *Can J Physiol Pharmacol*, 1979, **57**(3) :257 ~ 270.
- [33] Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J, *et al.* Photoperiodic control and effects of melatonin on nonshivering thermogenesis and brown adipose tissue. *Science*, 1981, **212** :917 ~ 919.
- [34] Cannon B, Connolly E, Obregon M J, *et al.* Perinatal activation of brown adipose tissue. In: Künzel W, Jensen A eds. *The Endocrine Control of the Fetus*. Berlin: Springer Verlag, 1988, 306 ~ 320.
- [35] Cannon B, Nedergaard J. Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiol Rev*, 2004, **84** :277 ~ 359.
- [36] 李庆芬, 黄晨西, 孙儒泳等. 长爪沙鼠产后发育中线腺体产能. *兽类学报*, 1991, **11**(1) :42 ~ 47.
- [37] Sokoloff G, Blumberg M S. Active sleep in cold-exposed infant Norway Rats and Syrian Golden Hamsters. The role of brown adipose tissue thermogenesis. *Behav Neurosci*, 1998, **112** :695 ~ 706.
- [38] Hopson J A. Endothermy, small size, and the origin of mammalian reproduction. *Am Nat*, 1973, **107** :446 ~ 452.
- [39] Case T J. Endothermy and parental care in the terrestrial vertebrates. *Am Nat*, 1978, **112** :861 ~ 874.
- [40] McClure P A, Randolph J C. Relative allocation of energy to growth and the development of homeothermy in the Eastern Wood Rat (*Neotoma floridana*) and Hispid Cotton Rat (*Sigmodon hispidus*). *Ecol Monogr*, 1980, **50** :199 ~ 219.
- [41] Pagel M D, Harvey P H. How mammals produce large-brained offspring. *Evolution*, 1988, **42** :948 ~ 967.
- [42] Harvey P H, Bennett P M. Brain size, energetics ecology and life history patterns. *Nature*, 1983, **306** :314 ~ 315.
- [43] Bartholomew G A. Body temperature and energy metabolism. In: Gordon M S ed. *Animal Physiology*. New York: Macmillan, 1982, 333 ~ 406.
- [44] Król E, Speakman J R. Limits to sustained energy intake. VIII. Milk energy output in laboratory mice at thermoneutrality. *J Exp Biol*, 2003, **206** :4267 ~ 4281.
- [45] Harrison G A. Temperature adaptation as evidenced by growth of mice. *Fed Proc*, 1963, **22** :691 ~ 697.
- [46] Hill R W. Thermal physiology and energetics of *Peromyscus*: ontogeny, body temperature, metabolism, insulation, and microclimatology. *J Mamm*, 1983, **64**(1) :19 ~ 37.
- [47] Spiers D E, Adair E R. Thermoregulatory response of the immature rat following repeated postnatal exposures to 2 450-MHz microwaves. *Bioelectromagnetics*, 1987, **8** :283 ~ 294.
- [48] Beacman T D. Size and growth characteristics of dispersing voles, *Microtus townsendii*. *Oecologia*, 1979, **42** :1 ~ 10.
- [49] Myers P, Master L L. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. *J Mamm*, 1983, **64** :1 ~ 8.
- [50] Kaufman D W, Kaufman G A. Reproduction by *Peromyscus polionotus*: number, size, and survival of offspring. *J Mamm*, 1987, **68** :275 ~ 280.
- [51] Blumberg M S, Schalk S L, Sokoloff G. Pontine and basal forebrain transections disinhibit brown fat thermogenesis in neonatal rats. *Brain Research*, 1995, **699**(2) :214 ~ 220.
- [52] Satinoff E. Neural organization and evolution of thermal regulation in mammals. *Science*, 1978, **201** :16 ~ 22.