

私立東海大學生命科學系

碩士論文

指導教授：林良恭 博士

Dr. Liang-Kong Lin

台灣中部不同海拔分佈野鼠的溫度調節比較

Comparative thermoregulation of field rodents at different
elevations in central Taiwan



研究生：陳佑哲

Yu-Che Chen

中華民國九十四年二月

一、前言

隨著季節、地理區位、緯度與棲地的不同，溫度亦隨著不同。對於生物體而言，環境溫度的不同會直接的影響其生理、細胞、分子層次的機制或間接的影響其型態或行為的表現形式(Cossins and Bowler, 1987)。因此，環境溫度往往被視為決定生物豐富度與分佈的重要非生物因子之一(Scheck, 1982; Bozinovic and Rosenmann, 1989)。根據牛頓冷卻定律(Newton's law of cooling)顯示在廣泛變動的環境溫度下，生物體體溫的冷卻速率會與體溫和外界溫度差成正比(Louw, 1993)。雖然體溫的變動常受活動能力、食性、季節性、環境溫度及受分類群的不同而有所差異(Morrison and Ryser, 1952)。但一般而言，哺乳動物的體溫可維持在 35-40°C 之間，以維持體內生理生化機能的恆定(McNab, 2002; Wooden and Walsberg, 2002)。

內溫動物(endothermy)在不同的環境溫度下會藉由行為機制如棲位選擇、姿勢、位置等，和生理機制如代謝熱產生體熱、內分泌調控與毛髮或血管結構的改變來維持穩定的體溫(Davenport, 1992; Louw, 1993)。而內溫動物穩定的體溫可提供體內生化生理機制的穩定進行，以利動物可活動更長的時間，及分佈更廣的棲地範圍。因此調節體溫的能力與溫度生理的特性，常被用來解釋對於環境的適應性與分佈的

限制(陳雅婷, 2001; Scheck, 1982; Bozinovic and Rosenmann, 1989; Stapp *et al.*, 1991)。

熱的產生主要是當環境溫度低於下臨界溫度點時(lower critical point)會增加代謝率以增加熱的產生維持熱的平衡(Cossins and Bowler, 1987)。另一方面，環境溫度高於上臨界溫度點(upper critical point)，內溫動物便會增加水的蒸散與非水蒸散的方式來散熱(Cossins and Bowler, 1987)。而介於上臨界溫度點(upper critical point)與下臨界溫度點(lower critical point)之間的溫度區間則稱為溫度中性區(thermoneutral zone) (Louw, 1993)。溫度中性區內動物具有最低的代謝率，稱為基礎代謝率(basal metabolic rate: BMR)，在溫度中性區內動物的代謝率與環境溫度獨立，並不會隨環境溫度的改變而增加或減少代謝率，而是藉由動物溫度傳導率的改變來維持體溫的恒定以減少能量的消耗(Louw, 1993)。因此溫度中性區的寬窄常被用來解釋內溫動物對於環境溫度變動的適應能力；即當溫度中性區越寬時表示越適應變動的環境溫度，當上臨界溫度點越高時越能適應熱的環境，反之下臨界溫度點越低時越能適應冷的環境(陳雅婷, 2001; Wang *et al.*, 2000; Peinke and Brown, 2003)。

內溫動物在溫度中性區外的環境溫度下可藉由產熱與散熱的方式來進行溫度調節。其中產熱方式的組成，除了基礎代謝率增加外，

還包括隨意肌的收縮、非隨意肌顫抖性的產熱及非顫抖性的產熱三種 (Cossins and Bowler, 1987)。當動物移動、運動及自主性的動作時則進行隨意肌收縮的產熱；而當動物過冷時，則會刺激交感神經系統進行非自主性的平滑肌收縮即為非隨意肌顫抖性的產熱，這兩種都是以消耗 ATP 造成肌肉收縮產生動能及熱能。非顫抖性的產熱是冬眠動物主要迅速產熱的重要機制，其不涉及肌肉的收縮，故不消耗 ATP，而是藉由體內儲存棕色的脂肪(brown fat)轉化產熱(Cossins and Bowler, 1987)。

在另一方面，當環境溫度高於上臨界溫度點時，內溫動物就會開始增加散熱以維持體溫的恆定。以物理的型式散熱的方式有輻射、對流、傳導及水蒸散四種，其中前兩種因不易觀測所以常忽略不計，並以熱傳導及水蒸散作為內溫動物散熱的指標(McNab, 1980)。水蒸散作用主要透過動物的表皮及呼吸道的呼氣，可使每毫克的水可帶走 2.4 焦耳的熱量，因此當環境溫度升高時動物會藉由增加水的蒸散來散熱 (Scheck, 1982)。但是水蒸散的量同時又受到氣候環境的條件與食性的不同而有差異，如生活在乾燥環境下的野鼠，由於水資源的取得不易而相對具有較低的水蒸散熱；生活在溼潤環境下的野鼠由於可依賴外源性的水資源較多，所以水蒸散量相對較大(Cortés *et al.*, 2000)。在水資源受到限制時，溫度傳導率的增加則是散熱的主要方式，生活於此

的動物會傾向藉由改變皮下組織(subcutaneous tissue)的組成、皮毛(fur)密度多寡與血管收縮(vasomotor)程度影響的血流量與血流分佈來增加溫度傳導率(Scholander, 1955; Davenport, 1992; Wooden and Walsberg, 2002)。溫度傳導率的大小也會到物種體重與物種分類群的影響而有所差異。

一般而言，哺乳動物在低的環境溫度下代謝熱的產生與熱的阻隔能力具有四種交互關係，即高的最小代謝率與高的阻熱能力、低的最小代謝率與高的阻熱能力、低的最小代謝率與低的阻熱能力和高的最小代謝率與低的阻熱能力(Alexander, 1974; Cossins and Bowler, 1987)。這四種交互關係對於低溫環境的適應又可區分成兩種方式：一是提高最小的基礎代謝率以增加產熱來降低下臨界溫度點，二是提高熱的阻隔能力減少熱的散失，以適應更低的溫度環境(Alexander, 1974; Cossins and Bowler, 1987)。在冷的環境中，具有良好溫度調節能力的哺乳動物通常具有低的熱傳導率、高的基礎代謝率和產熱的能力，因此具有高且規律的體溫。相對的，溫度調節能力差的哺乳動物則具有較低的基礎代謝率和產熱能力、較高的溫度傳導率及低且不穩定的體溫(McNab, 1966; Haim *et al.*, 1993; Aeschmann *et al.*, 1998; Campbell and Hochachka, 2000)。

然而，這些溫度調節的策略及能力的差異往往受到功能性適應

(functional adaptation)與親緣譜系(phylogenetic affiliation)的影響(McNab, 2002)。功能性適應指的就是因氣候、食性、棲地、捕食壓力等因子不同所造成的適應結果(Haim, 1987; Koteja and Weiner, 1993; Lovegrove, 2000; McNab, 2002; Mathias *et al.*, 2004)：例如共域在Switzerland 高山寒冷氣候下的物種 *Apodemus alpicola*、*A. flavicollis* 與 *A. sylvaticus* 皆具有對冷環境的調節特徵(Aeschmann *et al.*, 1998), 另外 *Mus musculus* 族群在不同的地理位置上具有不同的溫度調節特性及變異(Górecki *et al.*, 1990)。然而，在相同環境下不同分類群的鼯鼠、倉鼠及老鼠具有不同的溫度調節能力，則可能受親緣譜系關係的差異而產生(Deavers and Hudson, 1980)。所以在親緣關係的影響下，即使同屬的 *Phyllotis* 物種分佈在不同的海拔高度也會有相似的基礎代謝率(Rezende *et al.*, 2001)。

因為功能性適應與親緣譜系兩者存在相互影響的複雜性，因此對於物種的生理特徵而言，無論是功能性的適應或是親緣譜系的關係皆難以單一解釋全部的特徵變異(Westoby *et al.*, 1995; McNab, 2002)。所以生理特徵的比較一般多被建議在個體或族群層級上進行，以去除親緣譜系的因素(Haim *et al.*, 1993; Garland and Adolph, 1994)。但是也有不少研究著重在同屬不同物種的生理特徵比較，以探討物種間溫度調節能力的差異(Bradley *et al.*, 1974; Richter *et al.*, 1997)。

台灣地區高山林立，特殊的高山地景除具備多樣性的棲地外，從低海拔至高海拔更呈現出由亞熱帶漸進至寒帶的相對氣候區(陳正祥, 1993)。如此特殊的地理特性孕育了不同分佈區域範圍的小型哺乳類動物(圖一)。以台灣中部地區分佈小型野鼠為例，森鼠(*Apodemus semotus*)、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)分佈在中高海拔，赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)僅分佈在平地，巢鼠(*Micromys minutus*)在平地到中海拔都有分佈，而刺鼠(*Niviventer coxingi*)則是從平地到低、中海拔都有分佈(林良恭 等, 1987; 李玲玲, 1992)。這種物種分佈區間的差異可提供我們探討不同族群的溫度生理是否因環境因子不同而有所差異，與同屬不同物種間溫度調節能力與其分佈的關係。本實驗之目的依照各屬物種的分佈狀況，可分成三部份：

1. 赤背條鼠與森鼠的的溫度調節與海拔分佈：

Apodemus 姬鼠屬的物種源自高緯度古北地區，大多的物種都具備對於冷環境的溫度調節能力(Corbet and Hill, 1991; Haim *et al.*, 1996; Aeschimann *et al.*, 1998)。在台灣存有兩種 *Apodemus* 鼠類，分別為森鼠(*Apodemus semotus*)與赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)。森鼠為分佈在台灣海拔約一千二百公尺至三千七百公尺的特有種，而赤背條鼠為廣泛分佈物種，主要分佈範圍從歐亞大陸溫帶區南至北緯 25 度的中國大陸福建省，台灣可視為赤背條鼠的分佈的南界(林良恭 等, 1987; 林良

恭, 1989; 李玲玲, 1992)。兩種野鼠皆為雜食性並偏好植物種子與動物性食物(甘慕龍, 1995; 洪麗慧, 2002)，且可棲息於農地、草地、喬灌層等相似的棲地類型(林良恭 等, 1987; 朱惠菁, 2001; 李宜娟, 2001)，顯示兩者具有相似的生態區位。Suzuki *et al.* (2003)認為 *Apodemus* 的物種可藉由生態區位的分化共存在相同的棲地，以演化出多樣性。但是在台灣赤背條鼠卻僅分佈在屬於亞熱帶環境的低海拔區域，不像森鼠一樣位居中高海拔也不像同為古北區物種的巢鼠可由低海拔分佈至高海拔。因此台灣的赤背條鼠現階段是否仍具有適應低溫環境的能力？或是台灣的赤背條鼠受到溫度生理的限制而無法往高山遷移。

2. 刺鼠和高山白腹鼠的溫度調節與海拔分佈：

刺鼠和高山白腹鼠同屬於白腹鼠屬(*Niviventer*)的台灣特有種鼠類，高山白腹鼠的分佈可從海拔一千五百公尺到三千七百公尺而刺鼠的分佈區域則可從平地分佈至海拔兩千公尺，兩個物種在中海拔地區具有重疊區域(林良恭 等, 1987; 李玲玲, 1992)。不同的分佈範圍可能牽涉到物種對於環境的需求、物種間的競爭與生理的耐受限制等因素(Bozinovic and Rosenmann, 1989; Richter *et al.*, 1997)。這兩個物種皆為雜食性且偏好種子，對棲地的選擇也偏好森林，且活動模式皆為夜行性動物，因此可說兩物種具有相似的生態區位(張簡琳玟, 1989; 張仕緯, 1991; 林宗穎, 1996; 蔡執仲, 1997; 陳雅婷, 2001)。在陳雅婷(2001)的

研究中認為兩者分佈範圍的差異可能是高山白腹鼠受到高溫的環境壓力而限制其往低海拔分佈，而刺鼠則對高溫具有較高的適應能力。雖然陳雅婷(2001)認為，低溫的環境壓力並非是限制刺鼠往高海拔分佈的原因，但其並未對刺鼠及高山白腹鼠進行低溫的溫度調節測試。所以，刺鼠是否受到高海拔的低溫環境而限制其分佈範圍，則需進一步探討。

3. 刺鼠與巢鼠在不同族群間的溫度調節能力比較:

(1) 不同海拔刺鼠的溫度調節能力比較

刺鼠可從平地分佈至中海拔地區，隨著海拔高度的上升，但刺鼠體型並未增大來減小表面積與體積比以符合 Bergmann's rule (詹曉婷, 2004)。雖然同屬於 *Neviventer* 屬的高山白腹鼠可藉由降低基礎代謝率來適應寒冷的環境(陳雅婷, 2001)，但是刺鼠適應不同海拔的溫度生理機制仍不清楚。因此本實驗比較不同海拔的刺鼠，來釐清垂直廣分佈的刺鼠如何藉由溫度調節能力的改變來適應不同的溫度環境壓力。

(2) 不同氣候區與海拔巢鼠的溫度調節能力比較

巢鼠為 *Micromys* 屬，屬於古北區物種，主要分佈範圍在歐亞大陸溫帶區，屬於亞熱帶氣候的台灣亦有分佈(Corbet and Hill, 1991)。巢鼠的體型小(約 7-8 克)具有較大的表面積/體積比(約 4.9)，熱量容易流失且並無冬眠現象(Górecki, 1971)。所以歐洲溫帶的巢鼠會藉由良好的溫度調節能力、構築良好阻熱效能的巢、多個體共同取暖的行為及改變

活動模式減少在冬天外出的時間來適應 0°C 以下的低溫環境(Górecki, 1971; Grodziński *et al.*, 1988)。在台灣，巢鼠的分佈範圍可從平地分佈至海拔 3000 公尺高的山區(林良恭 等, 1987; 李玲玲, 1992; 甘慕龍, 1995)，因此巢鼠必須同時面臨平地地區的亞熱帶氣候和高山的寒、溫帶氣候。在此實驗我們將比較台灣平地巢鼠與歐洲溫帶巢鼠的溫度生理資料，以釐清巢鼠如何調節適應台灣平地的亞熱帶氣候。並比較台灣平地與高山的巢鼠分別適應在不同溫度氣候區的溫度生理變異。

二、材料與方法

1. 動物捕捉

利用薛門氏活捉器(Sherman live-trap)，以地瓜沾花生醬為餌，於海拔約 2600 公尺高的玉山國家公園塔塔加鞍部(X239680; Y2596954)捕捉森鼠及高山白腹鼠；海拔約 2600 公尺高的南投縣信義鄉丹大林道(X262376; Y2627868)捕捉巢鼠；海拔約 1800 公尺高的南投縣杉林溪山區(X227396; Y2616961)捕捉刺鼠；海拔 900 公尺高的台中縣和平鄉裡冷林道(X247015; Y2669482)捕捉刺鼠；海拔 200 公尺的台中縣龍井鄉大度台地(X207014; Y2671374)捕捉巢鼠、和赤背條鼠。

2. 馴養條件

將所有捕捉的動物帶回台中市東海大學生物系動物房，並個別分離飼養在單獨的飼養箱內，馴化在 24°C 的環境溫度、光週期為 12D：12L 的環境下至少三週後才進行實驗(Roxburgh and Perrin, 1994; Song and Wang, 2003)。馴養之動物每日都供應充足之地瓜、種子(鴿子飼料)和水，另外每週再以麵包蟲補充動物所須之蛋白質。

3. 體溫的測量

利用SmartReader Plus 6 Thermocouple Logger (ACR systems Inc., Surrey, BC Canada)及記錄軟體TrendReader Software (ACR systems Inc.,

Surrey, BC Canada)來進行體溫(body temperature: T_b)的測量。因為老鼠的活動力較強，因此為了避免動物在實驗過程中受到重度干擾及處於進食的狀況下的體溫變化(陳雅婷, 2001)。所以在實驗進行前就將實驗動物置於鐵線製成的透氣籠子內限制其活動並靜置 2 小時，再以 thermocouple 插入動物的肛門，深度依物種不同而有差異(高山白腹鼠、刺鼠約 3.0 cm；森鼠、赤背條鼠約 2.5 cm；巢鼠約 1.5 cm)，再將動物置於溫控箱內由馴養的環境溫度(ambient temperature: T_a) 24°C 開始，以 TrendReader Software 紀錄每兩分鐘為間隔的體溫值一小時。由實驗測試可知動物在測試環境溫度下 20 分鐘後體溫數值便趨於穩定，故擷取後三十分鐘之體溫測值的平均值當作是該環境溫度下的體溫值。每個個體一天僅進行一個環境溫度測試，於次日再漸進增加 2°C 為單位的測試溫度，直到動物的體溫隨著環境溫度漸升而增加，且產生如肌肉僵持，後腿無力與喘氣頻率增加等反應時，即停止測試。在此時動物所表現嚴重過熱反應的環境溫度，即為最大耐受溫度(critical temperature maximum: CT_{max}) (陳雅婷, 2001)。高溫測試完畢，讓動物休息一天後再進行低溫的測試。以同樣的方式一天僅進行一個溫度測試，每日漸進減少測試溫度 2°C，直至動物產生過冷反應，體溫會隨著環境溫度降低而減少，且產生顯著的顫抖(Cygan, 1985)而無法直線

移動時的環境溫度即最小耐受溫度(critical temperature minimum: CT_{min})。

體溫的特徵值除了最大耐受溫度與最小耐受溫度外還包括平均體溫(T_b)、動物發生過冷時的環境溫度與動物發生過熱時的環境溫度。我們藉由多重比較(multiple-comparative test)可得動物的體溫在不同環境溫度下與動物在 $24^{\circ}C$ 環境溫度下無顯著性差異($P > 0.05$)的環境溫度範圍即為溫度穩定區間(Bradley *et al.*, 1974; Mathias *et al.*, 2003)。在溫度穩定區間內的所有個體的體溫測值平均即為該物種的平均體溫。

4. 代謝熱的產生

代謝熱的產生主要以動物的耗氧量作為代表(Schmidt-Nielsen, 2002)，測量方式利用開放式流動系統(open flow system)測量動物於休息狀態下在不同環境溫度的耗氧量(resting metabolic rate: RMR)(裝置如圖一)(Withers, 1977)。藉由空氣幫浦以負壓方式將大氣空氣(假設大氣所含氧氣量比為 20.95%)吸入流動系統中，在空氣流入代謝箱(高山白腹鼠與刺鼠使用容量 1 L 的代謝箱，赤背條鼠、森鼠、巢鼠則使用容量 420 ml 的代謝箱)之前會先經過矽膠(silica gel)以去除空氣中的水份。經過代謝箱後的空氣帶有實驗動物消耗過後的氧氣濃度及產生的二氧化碳和水汽，在經過矽膠(silica gel)去除水汽後進入二氧化碳分析儀(CA-2A, Sable System Inc., Henderson, Nevada)分析空氣中的二氧化

碳濃度，再流經氫氧化鉀(KOH)以去除二氧化碳。無水氣、無二氧化碳的空氣進入氧氣分析儀(FC-1, Sable System Inc., Henderson, Nevada)分析氧氣濃度，最後空氣流經流速控制器(Mass Flow Controller, Sable System Inc., Henderson, Nevada)，測得校正成標準溫度及氣壓(STP)下的空氣流量(高山白腹鼠與刺鼠的空氣流量設定值為 500 ml/min，赤背條鼠、森鼠、巢鼠的空氣流量設定值為 300 ml/min)。實驗流程中所有儀器所得的訊號資料將被電腦接收並使用 DATACAN V 軟體之 Data Acquisition 記錄和 Data Analysis 分析(Sable System Inc., Henderson, Nevada) (Withers, 1977; Campbell and Hochachka, 2000)。

實驗進行前將實驗動物置於溫控箱內測試的環境溫度中靜置 2 小時，讓動物穩定並適應測試的環境溫度，再將動物置於代謝箱中至少一小時以進行耗氧量測量(Downs and Perrin, 1995; Cortés *et al.*, 2003; Song and Wang, 2003)。實驗動物每日僅在單一環境溫度下進行實驗(Roxburgh and Perrin, 1994; Campbell and Hochachka, 2000)，測試的環境溫度由 24°C 開始漸進增加 2 或 4°C 為間隔的環境溫度，直至動物因高溫導致動物躁動或是排出尿液散熱時而無法得到穩定數據時便停止高溫的測試。高溫測試完畢，讓動物休息一天後再進行低溫的測試。以同樣的方式從環境溫度 24°C 漸進減少 4°C 為間距的環境溫度來進行測試，直至動物因低溫而產生顫抖或是產生躁動而無法取得穩定的實

驗數據時則停止低溫的測試。在測量耗氧量過程中設定每隔一分鐘記錄氧氣濃度、二氧化碳濃度及氣體流速，再以公式計算總耗氧量 (Withers, 1977)。

$$\dot{V}O_2 = (\dot{V}_e \times (F_i O_2 - F_e O_2) - (0.2095 \times \dot{V}CO_2)) / (1 - F_i O_2)$$

\dot{V}_e = 空氣流量(ml/min)；

$F_i O_2$ = 流進氣體中的氧氣所佔之比例，假設為 20.95%；

$F_e O_2$ = 流出氣體中的氧氣所佔之比例；

$\dot{V}CO_2$ = 流出氣體中的二氧化碳所佔之比例。

本實驗擷取所有資料中最低的連續十五分鐘耗氧量值的平均 (coefficient of variation < 10) 當作是該動物在環境溫度下的耗氧量。每次實驗前和實驗後測量實驗動物的體重，並於實驗後使用 thermocouple 測量動物肛溫，測量時間不超過十五秒 (Campbell and Hochachka, 2000)。

代謝率的特徵值包括動物所必須的基礎代謝率、溫度中性區的上、下臨界溫度點和當環境溫度低於下臨界溫度點時耗氧量與環境溫度的斜率關係。此外，本實驗亦利用實驗動物之體重 (M_b) 以異速成長公式 $\log_{10} BMR = 0.758 - 0.359 \log_{10} M_b$ (Hayssen and Lacy, 1985) 來估算基礎代謝率的期望值。當實際值比期望值高時表示動物具有較高的基

礎代謝產熱能力(柳勁松 等, 2003), 反之則表示動物的基礎代謝產熱能力較低(Cortés *et al.*, 2003)。

5. 溫度傳導率

溫度傳導率(thermal conductance)為在體溫與環境溫度溫差下的能量改變量。若溫度傳導的熱量包含水蒸散熱的話, 則最小溫度傳導率(minimal thermal conductance: C_{\min})為在環境溫度低於溫度中性區時的溫度傳導率。本實驗以在不同環境溫度下所測得的耗氧量以公式計算, 求得不同環境溫度下的溫度傳導率(McNab, 1980):

$$\bullet \text{ Thermal conductance} = \text{Metabolic rate} / (T_b - T_a)$$

$$T_b = \text{體溫}(^{\circ}\text{C}); T_a = \text{環境溫度}(^{\circ}\text{C})$$

而最小溫度傳導率的期望值則可藉由體重(M_b)用異速成長公式:
 $C_{\min} = 0.84M_b^{-0.47}$ (Bradley and Deavers, 1980) 運算求得相似體重下野鼠的最小溫度傳導率。當最小溫度傳導率實際值比期望值高時, 表示動物具有較高的散熱能力(Roxburgh and Perrin, 1994), 反之則表示動物增加熱阻隔能力來保存熱量(Aeschmann *et al.*, 1998)。

6. 水的蒸散熱

在開放式流動系統中, 流入的空氣以矽膠過濾吸收水汽後, 流過代謝箱後再以矽膠吸收動物所釋放的水氣。在代謝箱無動物的情況下, 代謝箱後的矽膠在實驗過程一小時內並不改變重量, 顯示空氣中

的水汽可藉由代謝箱前的矽膠去除水分。在耗氧實驗中，秤重代謝箱後的矽膠在動物穩定狀況下至少 15 分鐘所增加的重量。若實驗動物在測量過程中活動或是排出糞便尿液時，則放棄該實驗數值(Scheck, 1982; Roxburgh and Perrin, 1994)。水蒸散的量即由矽膠所增加的重量來代表，而水蒸散的熱量佔整個產熱量的比例，則是假設 1 mg 的水可蒸散 2.4 J 的熱量，與 1ml O₂ 可產生 20.188 J 的熱量來換算(Scheck, 1982; Schmidt-Nielsen, 2002)。

7. 統計方式

利用重複測量與多重比較(multiple-comparative test)的最小顯著性差異法(LSD)來決定體溫穩定區間(Mathias *et al.*, 2003)。溫度中性區的臨界溫度低點則是由 fitting two phases 來決定(Nickerson *et al.*, 1988)。利用簡單迴歸來分析環境溫度與氧氣消耗量的關係。利用共變方分析(analysis of covariance)及 *t*-test 來比較赤背條鼠、刺鼠和巢鼠不同族群的溫度調節特徵。

三、 結果

1. 赤背條鼠與森鼠的溫度調節特徵

(1) 體溫

赤背條鼠($n = 8$)在不同環境溫度下的體溫具有顯著性的差異($F_{14,105} = 21.08, P < 0.01$)，再經多重比較可得體溫穩定區間的環境溫度為 18-38°C，其間所有體溫的平均值為 $37.12 \pm 0.15^\circ\text{C}$ ，當動物產生嚴重過冷反應的最小耐受環境溫度為 12°C，動物產生嚴重過熱反應時的最大耐受環境溫度為 40°C(圖二)。

森鼠($n = 6$)在不同環境溫度下的體溫具有顯著性的差異($F_{18,95} = 14.82, P < 0.01$)，多重比較所得體溫穩定區間的環境溫度為 12-32°C，平均體溫為 $38.04 \pm 0.16^\circ\text{C}$ ，最小耐受環境溫度為 0°C，最大耐受環境溫度為 38°C(圖二)。

(2) 代謝產熱

赤背條鼠($n = 6$)的體重為 $24.97 \pm 2.50 \text{ g}$ ，在溫度中性區 29.8-34.0°C 內的基礎代謝率為 $2.34 \pm 0.08 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，以公式所得之基礎代謝率期望值為 $1.80 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，實際值為期望值的 129.70%(表一)，當環境溫度低於下臨界溫度點 29.8°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 10.85 - 0.29T_a$ ($P < 0.05, r^2 = 0.78$) (圖三)。

森鼠(n = 6)的體重為 27.84 ± 2.49 g，在溫度中性區 $29.2-32.0^{\circ}\text{C}$ 內的基礎代謝率為 2.30 ± 0.11 ml $\text{O}_2/\text{g}/\text{h}$ ，而基礎代謝率期望值為 1.74 ml $\text{O}_2/\text{g}/\text{h}$ ，實際值為期望值的 132.61% (表一)。當環境溫度低於下臨界溫度點 29.2°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 8.44 - 0.21T_a$ ，($P < 0.01$, $r^2 = 0.84$) (圖三)。

(3) 最小溫度傳導率

赤背條鼠(n = 6)的最小溫度傳導率為 0.3014 ± 0.0156 ml $\text{O}_2/\text{g}/\text{h}/^{\circ}\text{C}$ (圖四)，期望值為 0.1851 ml $\text{O}_2/\text{g}/\text{h}/^{\circ}\text{C}$ ，實際值為期望值的 162.84% (表一)。

森鼠(n = 6) 的最小溫度傳導率為 0.2364 ± 0.0090 ml $\text{O}_2/\text{g}/\text{h}/^{\circ}\text{C}$ (圖四)，最小溫度傳導率的期望值為 0.1759 ml $\text{O}_2/\text{g}/\text{h}/^{\circ}\text{C}$ ，實際值為期望值的 134.39% (表一)。

(4) 水蒸散熱

赤背條鼠(n = 6)在環境溫度為 12°C 時，水蒸散的量為 3.19 ± 0.39 mg $\text{H}_2\text{O}/\text{g}/\text{h}$ ，隨著環境溫度升高至 36°C 時，水蒸散的量增至 8.39 ± 0.50 mg $\text{H}_2\text{O}/\text{g}/\text{h}$ ，水蒸散(EWL)的量與環境溫度(T_a)的關係為： $\text{EWL} = 0.82 + 0.19T_a$ ($P < 0.05$, $r^2 = 0.65$) (圖五)。水蒸散熱佔代謝熱的比例與環境溫度的關係為： $\text{EWL}/\dot{V}\text{O}_2$ (%) = $12.7541 + 0.5653T_a$ ($P < 0.01$, $r^2=0.79$)

(圖六)。在環境溫度 32°C 下蒸散水可驅散 $34.42 \pm 3.13\%$ 的代謝熱，但在環境溫度 36°C 時水蒸散可驅散的熱則僅有 $33.94 \pm 2.56\%$ 。

森鼠($n = 5$)在環境溫度 4°C 時水蒸散的量為 2.63 ± 0.24 mg H₂O/g/h，隨環境溫度上升至 20°C 水蒸散的量增加為 4.84 ± 0.40 mg H₂O/g/h，水蒸散(EWL)的量與環境溫度(T_a)的關係為： $EWL = 2.1516 + 0.14T_a$ ($P < 0.05$, $r^2 = 0.55$)，但當環境溫度高於 20°C 時水的蒸散量則趨向平穩 (圖五)。水蒸散佔代謝熱的比例為與環境溫度的關係為： $EWL/\dot{V}O_2 (\%) = 3.8069 + 1.0934T_a$ ($P < 0.01$, $r^2 = 0.82$) (圖六)。在環境溫度 32°C 下蒸散水可驅散 $25.78 \pm 2.61\%$ 的代謝熱，而在環境溫度 34°C 時則僅可驅散 $23.98 \pm 1.90\%$ 的代謝熱。

2. 高山白腹鼠與刺鼠的溫度調節特徵

(1) 體溫

高山白腹鼠($n = 3$)在不同環境溫度下的體溫具有顯著性的差異 ($F_{20,42} = 14.64$, $P < 0.01$)，再經多重比較可得體溫穩定區間的環境溫度為 4-32°C，期間所有體溫的平均值為 $38.85 \pm 0.10^\circ\text{C}$ ，最小耐受環境溫度為 -4°C，最大耐受環境溫度為 38°C (圖七)。

在的刺鼠體溫測量上，僅進行裡冷地區個體的體溫測量，刺鼠 ($n = 3$) 在不同環境溫度下的體溫具有顯著性的差異 ($F_{17,36} = 7.19$, $P < 0.01$)，再經多重比較可得體溫穩定區間的環境溫度為 10-38°C 其間所有

體溫的平均值為 $37.62 \pm 0.04^{\circ}\text{C}$ ，最大耐受環境溫度為 40°C ，最小耐受環境溫度為 6°C (圖七)。

(2) 代謝產熱

高山白腹鼠($n=5$)的體重為 $100.82 \pm 7.11\text{ g}$ ，在溫度中性區 $27.16\text{-}30.0^{\circ}\text{C}$ 內的基礎代謝率為 $1.32 \pm 0.02\text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，以公式所得之基礎代謝率期望值為 $1.09\text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，實際值為期望值的 120.85% (表二)，當環境溫度低於下臨界溫度點 27.16°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 4.13 - 0.1T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.88$) (圖八)。

裡冷刺鼠($n=6$)的體重 $141.06 \pm 12.54\text{ g}$ ，在溫度中性區 $28.63\text{-}32.0^{\circ}\text{C}$ 內的基礎代謝率為 $1.35 \pm 0.08\text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，而基礎代謝率期望值為 $0.96\text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，實際值為期望值的 139.51% (表二)，當環境溫度低於下臨界溫度點 28.63°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 4.15 - 0.10T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.81$) (圖八)。

杉林溪刺鼠($n=3$)的體重 $125.30 \pm 6.69\text{ g}$ ，在溫度中性區 $29.06\text{-}32.0^{\circ}\text{C}$ 內的基礎代謝率為 $1.06 \pm 0.06\text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，而基礎代謝率期望值為 $1.01\text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，實際值為期望值的 104.71% (表二)。當環境溫度低於下臨界溫度點 29.06°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 3.81 - 0.09T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.93$) (圖九)。

(3) 最小溫度傳導率

高山白腹鼠($n = 5$)的最小溫度傳導率為 0.1141 ± 0.0019 ml $O_2/g/h/^\circ C$ (圖十)，期望值為 0.0961 ml $O_2/g/h/^\circ C$ ，實際值為期望值的 118.76% (表二)。

裡冷刺鼠($n = 6$)的最小溫度傳導率為 0.1267 ± 0.0065 ml $O_2/g/h/^\circ C$ (圖十)，期望值為 0.0820 ml $O_2/g/h/^\circ C$ ，實際值為期望值的 154.48% (表二)。

杉林溪刺鼠($n = 3$)的最小溫度傳導率為 0.1128 ± 0.0037 ml $O_2/g/h/^\circ C$ (圖十一)，期望值為 0.0867 ml $O_2/g/h/^\circ C$ ，實際值為期望值的 130.00% (表二)。

(4) 水蒸散熱

高山白腹鼠($n = 3$)在環境溫度 $4^\circ C$ 時水蒸散的量為 1.37 ± 0.17 mg $H_2O/g/h$ ，隨環境溫度上升至 $20^\circ C$ 水蒸散的量增加為 2.54 ± 0.04 mg $H_2O/g/h$ ，水蒸散(EWL)的量與環境溫度(T_a)的關係為： $EWL = 1.1390 + 0.069T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.83$)，但當環境溫度高於 $20^\circ C$ 水的蒸散量則趨向平穩 (圖十二)。水蒸散熱佔代謝熱的比例與環境溫度的關係為： $EWL/\dot{V}O_2 (\%) = 2.6682 + 1.1227T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.89$) (圖十三)，在環境溫度 $32^\circ C$ 下蒸散水可驅散 $24.98 \pm 0.47\%$ 的代謝熱。

裡冷刺鼠($n = 6$)在環境溫度為 8°C 時，水蒸散的量為 $1.70 \pm 0.20 \text{ mg H}_2\text{O/g/h}$ ，隨著環境溫度升高至 34°C 時，水蒸散的量增至 $4.89 \pm 0.89 \text{ mg H}_2\text{O/g/h}$ ，水蒸散(EWL)的量與環境溫度(T_a)的關係為： $\text{EWL} = 1.0177 + 0.1001T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.38$) (圖十二)。水蒸散熱佔代謝熱的比例與環境溫度的關係為： $\text{EWL}/\dot{V}\text{O}_2$ (%) = $10.9291 + 0.5069T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.66$) (圖十三)，在環境溫度 34°C 下蒸散水可驅散 $40.01 \pm 6.75\%$ 的代謝熱。

杉林溪刺鼠($n = 3$)在環境溫度 8°C 時水蒸散的量為 $1.31 \pm 0.08 \text{ mg H}_2\text{O/g/h}$ ，隨環境溫度上升至 16°C 水蒸散的量增加為 $1.93 \pm 0.11 \text{ mg H}_2\text{O/g/h}$ ，水蒸散(EWL)的量與環境溫度(T_a)的關係為： $\text{EWL} = 0.7310 + 0.0775T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.64$) (圖十四)。水蒸散熱佔代謝熱的比例與環境溫度的關係為： $\text{EWL}/\dot{V}\text{O}_2$ (%) = $4.4971 + 1.1731T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.87$) (圖十五)，在環境溫度 34°C 下蒸散水可驅散 $25.76 \pm 2.26\%$ 的代謝熱。

(5) 高低海拔刺鼠族群之溫度調節特徵比較

兩族群的體重並無顯著性的差異($t = 0.84, P = 0.22$)，藉由共變方分析去除體重差異所造成的影響，可發現裡冷族群在基礎代謝率上顯著的大於杉林溪族群的刺鼠($F_{1,6} = 65.13, P < 0.01$)。但是在最小溫度傳導率上($F_{1,6} = 5.52, P = 0.057$)和耗氧量與環境溫度的關係($F_{1,50} = 0.06, P = 0.81$)上則不具顯著性差異(表二)。

3. 巢鼠的溫度調節特徵

(1) 體溫

大度山巢鼠($n = 3$)在不同環境溫度下的體溫具有顯著性的差異($F_{14,30} = 48.6, P < 0.01$)，再經多重比較可得體溫穩定區間的環境溫度為 $18-28^{\circ}\text{C}$ ，最小耐受環境溫度為 14°C ，最大耐受環境溫度為 40°C (圖十六)。因高山的丹大林道巢鼠只捕獲一個個體，在體溫測量中，因結果變異太大故不列出。

(2) 代謝產熱

大度山巢鼠($n = 3$)的體重為 $7.61 \pm 0.59 \text{ g}$ ，在溫度中性點 34°C 時的基礎代謝率為 $3.01 \pm 0.25 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，而基礎代謝率期望值為 $2.76 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，實際值為期望值的 109.06% (表三)。當環境溫度低於下臨界溫度點 34°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 17.23 - 0.41T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.88$) (圖十七)。

丹大林道巢鼠($n = 1$)的體重為 6.92 g ，溫度中性點為 32°C 時的基礎代謝率為 $3.92 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，而基礎代謝率期望值為 $3.92 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$ ，實際值為期望值的 136.36% (表三)。當環境溫度低於下臨界溫度點 32°C 時，代謝率($\dot{V}\text{O}_2$)與環境溫度(T_a)的關係為： $\dot{V}\text{O}_2 = 16.25 - 0.37T_a$ ($P < 0.01, r^2 = 0.94$) (圖十七)。

(3) 最小溫度傳導率

大度山巢鼠($n = 3$)的最小溫度傳導率為 0.6102 ± 0.0231 ml $O_2/g/h/^\circ C$ (圖十八)，期望值為 0.3236 ml $O_2/g/h/^\circ C$ ，實際值為期望值的 188.50% (表三)。丹大林道巢鼠($n = 1$)的最小溫度傳導率為 0.5488 ml $O_2/g/h/^\circ C$ (圖十八)，期望值為 0.3384 ml $O_2/g/h/^\circ C$ ，實際值為期望值的 162.16% (表三)。

(4) 台灣高低海拔巢鼠之溫度調節特徵比較

高低海拔族群的基礎代謝率無顯著性差異($t = -3.67, P = 0.06$)，在代謝率與環境溫度的關係上，高低海拔族群斜率無顯著性的差異($F_{1,9} = 0.39, P = 0.53$)，在最小溫度傳導率上高低海拔族群亦無顯著性差異($t = 2.6, P = 0.12$) (表三)。

四、討論

1. 赤背條鼠與森鼠的溫度調節能力與海拔分佈

棲息在台灣平地赤背條鼠的體溫($37.12 \pm 0.15^\circ\text{C}$)比高海拔的森鼠($38.04 \pm 0.16^\circ\text{C}$)有較低的體溫，且具有較高的最大耐受溫度(見圖二)和上臨界溫度點(見圖三)，顯示其具有較低的耐受冷能力。相較於其他 *Apodemus* 的物種，台灣地區赤背條鼠的上臨界溫度點(34°C)相對較高於中國東北地區的赤背條鼠(27.5°C)與 *A. speciosus* (30°C) (Liu *et al.*, 2004)，以色列地區的 *A. mystacinus* ($29-32^\circ\text{C}$)、*A. hermonensis* (28°C) 與 *A. favicollis* (33°C) (Haim *et al.*, 1996)，顯示台灣的赤背條鼠的確具有較高的耐熱能力，而森鼠的上臨界溫度點為 30°C 與上述其他 *Apodemus* 屬的物種相似。就下臨界溫度點而言，赤背條鼠(29.1°C)與森鼠(28.8°C)具有與 *A. mystacinus* (28°C)和 *A. favicollis* (29°C) (Haim *et al.*, 1996)相近值；中國東北地區赤背條鼠的下臨界溫度點則在 25°C (Liu *et al.*, 2004)。台灣赤背條鼠在實驗室環境溫度 14°C 時體溫開始下降，至最小耐受溫度 12°C 時會產生嚴重的過冷反應，相較於中國東北地區赤背條鼠在實驗室溫度 5°C 下仍可維持 36.1°C 的體溫(Liu *et al.*, 2004)；波蘭的 *A. favicollis* 在 10°C 下才開始呈現明顯體溫下降的失溫狀況(Cygan, 1985)，台灣的赤背條鼠顯然較無法耐受低溫的環境。而

高海拔地區的森鼠最小耐受溫度在 0°C，則比台灣赤背條鼠更具低溫的耐受能力。

在散熱能力中，台灣赤背條鼠(162%)與森鼠(134.39%)都具高於期望值的最小溫度傳導率，明顯比生活在阿爾卑斯山高海拔地區(冬季平均溫度低於-1°C)的 *A. alpicola* (85%)、*A. flavicollis* (87.8%)與 *A. sylvaticus* (94.2%)的溫度傳導率來的高出許多(Aeschimann *et al.*, 1998)。赤背條鼠與森鼠具較大值的最小溫度傳導率，可能與生活在高溫環境的動物一般，可藉由血管的擴張、皮下脂肪的減少及毛皮密度的減低來調控散熱能力(Scholander, 1955; Sparti, 1992; Louw, 1993)。台灣地區赤背條鼠的最小溫度傳導率實際值佔期望值比例比森鼠高了許多，顯示台灣的赤背條鼠比森鼠更具有耐受熱環境的能力。雖然森鼠棲息在比赤背條鼠冷的環境，但是在 2400 公尺高的阿里山其夏季的月平均溫可高達 18°C(陳正祥, 1993)。而森鼠的分佈範圍可從海拔 3700 公尺到 1200 公尺(林良恭 等, 1987; 李玲玲, 1992)，因此分佈在較低海拔的森鼠仍然必須面臨相對比阿爾卑斯山高溫的氣候環境，而森鼠具有比期望值高的最小溫度傳導率則有助於生存在台灣相對較熱的環境。

利用水蒸散來驅散過熱的能量是動物在高溫環境下的另一種適應方式(Roxburgh and Perrin, 1994; Cortés *et al.*, 2003)。赤背條鼠會隨著環

境溫度的升高而增加水蒸散熱的量，當環境溫度在 32-36°C 時，赤背條鼠藉由水蒸散來驅散的代謝熱($33.94 \pm 2.56\%$ - $34.42 \pm 3.13\%$)會趨向平穩(見圖六)。森鼠也會隨著環境溫度的升高藉由水蒸散來驅散代謝熱，但在環境溫度高過 20°C 時，森鼠的水蒸散的量便趨於平緩，顯示其在代謝箱內無水份的條件下，不再利用蒸散水來散熱。故在環境溫度高過 20°C 後，水蒸散代謝熱比例的增加主要受到代謝率的下降所致。當環境溫度為 32-34°C 時，森鼠有 $25.78 \pm 2.61\%$ 至 $23.98 \pm 1.90\%$ 的代謝熱藉由水來驅散，明顯比赤背條鼠利用水蒸散來散熱的比例 ($34.42 \pm 3.13\%$) 低了許多。由此可知，赤背條鼠無論在溫度傳導率或是水蒸散熱上，皆比森鼠具有較高的散熱能力。

雖然台灣的赤背條鼠較無法耐受低溫的環境，但是卻與森鼠都具備比期望值高的基礎代謝率(赤背條鼠為 129.70%；森鼠為 132.61%)，且台灣地區赤背條鼠的基礎代謝率($2.34 \pm 0.08 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$)又與歐洲波蘭族群的基礎代謝率相似($2.27 \text{ ml O}_2/\text{g/h}$, Grodziński and Górecki, 1967)，顯示赤背條鼠在亞熱帶的台灣與溫帶的歐洲皆具備高基礎代謝率的特性。一般而言，高基礎代謝率的特性有助於內溫動物在低溫環境下產生較多的熱量來維持體溫的恆定，如生活在中國東北地區黑龍江的黑線倉鼠(*Cricetulus barabensis*)的基礎代謝率佔期望值 191% (柳勁松 等, 2003)。但是有些棲息在乾熱環境下的物種也會表現出比期望

值高的基礎代謝率如：南非的*Pedetes capensis* (119%) (Peinke and Brown, 2003)與*Otomys unisulcatus* (100-107%) (Plessis *et al.*, 1989)。所以高的基礎代謝率並無法直接反映出對冷環境適應的優勢，反而是非顫抖性產熱的潛能與低的溫度傳導率才是適應低溫環境的主因 (Aeschmann *et al.*, 1998)。因此，台灣地區赤背條鼠的高基礎代謝率可能不是對冷環境適應的特徵。雖然本實驗未測量非顫抖性的潛能，但是由每 $^{\circ}\text{C}$ 所增加的基礎代謝率產熱百分比所反應的產熱強度上則可發現赤背條鼠(11.92%/ $^{\circ}\text{C}$)與森鼠(9.82%/ $^{\circ}\text{C}$)的產熱能力大於波蘭的赤背條鼠(冬季：7.75%/ $^{\circ}\text{C}$ ，夏季：6.99%/ $^{\circ}\text{C}$; Górecki, 1969)，且在冬季野外採集的赤背條鼠、森鼠個體上，亦可發現在肩胛部上小塊狀可利用來進行非顫抖性產熱的棕色脂肪(陳佑哲，私人觀察)等，這些現象似乎可推測赤背條鼠具有與森鼠相似的產熱能力，而可能有潛能分佈至較高海拔。但是，在溫度調節能力的區分上(F 值代表產熱與散熱比，當 F 值大於1時，顯示產熱能力高於散熱能力， F 值小於1時，散熱能力高於產熱能力) (Bradley *et al.*, 1974; Richter *et al.*, 1997)。台灣地區赤背條鼠(F 值為0.80)比森鼠(F 值為0.99)具有更高的散熱能力來耐受熱的環境，相對而言高的散熱能力也會導致動物對冷環境耐受能力的降低 (Bradley *et al.*, 1974)，故台灣地區的赤背條鼠比森鼠較不具耐受低溫環境的能力。

赤背條鼠的歐洲族群與台灣族群的溫度生理比較上，台灣的赤背條鼠具有比歐洲赤背條鼠高的溫度傳導率，但基礎代謝率則無顯著性差異(見表一)。物種族群間的溫度生理特徵變異可能是反映不同的溫度環境壓力所致，如南非 Dziekanow 的 *Mus musculus* 比在 Kostinbrod 的族群具有較高的基礎代謝率，來適應該地更嚴寒的氣候(Górecki *et al.*, 1990)；*Peromyscus maniculatus* 在海拔 3000 公尺的族群比在海拔 1200 公尺的族群具有更高的野外代謝率(field metabolic rate)以適應高山的寒冷環境(Hayes, 1989)。另外，南非的 *Otmys irroratus* 在擁有因氣候不同而產生不同染色體核型的族群，也出現基礎代謝率與溫度傳導率的變異(Brown *et al.*, 1999)。而這樣的溫度調節差異可能是族群馴化在當地氣候的表型塑性(plastic phenotype)或是遺傳差異所致。赤背條鼠在歐洲及台灣具有相似的基礎產熱能力，無法反映物種對冷熱溫度環境的適應，因此熱驅散能力的改變可能是適應氣候的主要方式(Scholander, 1955)。且 Liu *et al.* (2004)認為氣候可視為是赤背條鼠在演化上的重要選擇壓力。因此，赤背條鼠台灣族群與歐洲族群在溫度傳導率上的變異可能源自台灣亞熱帶與歐洲溫帶氣候的不同演化壓力。

雖然 Liu *et al.* (2004)認為赤背條鼠並非真正屬於北方性物種，而是具有適應北方與南方特性的物種。整體而言，台灣赤背條鼠的最小溫度傳導率變異的確有助於生存在南方熱的環境，也由於最小溫度傳導

率的增加促使得熱量無法有效保留，以致無法在較低的環境下維持體溫的恆定。雖然，內溫動物馴化在低溫環境可藉由增加代謝率或是減少溫度傳導率來維持體溫的恆定(Alexander, 1974; Cossins and Bowler, 1987)，但對於台灣赤背條鼠已具備高的基礎代謝率、高的產熱潛能來說，產熱能力的增加可能是有限的。尤其，藉由增加毛皮長度、密度或是血管的收縮與血流量的改變等等來減小最小溫度傳導率，比藉由增加非顫抖產熱和最大代謝率來適應低溫環境還困難(Sparto, 1992)，且高的代謝率必需仰賴更多的食物資源來支持(Liu *et al.*, 2004)，所以能量的獲取亦是限制高基礎代謝率動物分佈的因素。因此，即使赤背條鼠是屬於古北區的物種，它在台灣的分佈範圍還是可能因為對冷環境較差的耐受能力，而限制其往高海拔環境分佈的能力。

2. 刺鼠與高山白腹鼠的溫度調節能力與海拔分佈

在陳雅婷(2001)的研究中發現，棲息在中低海拔的刺鼠，溫度中性區的範圍可隨著海拔高度的上升改變其上臨界溫度點，而推測刺鼠較具環境變動的適應力而可生存至更寒冷的地區。由於下臨界溫度點與低溫環境的適應相關，但在其研究中刺鼠的下臨界溫度點並不隨著海拔的高度增加而改變(陳雅婷, 2001)，且其未對刺鼠進行低溫環境測試，故刺鼠能否耐受低溫環境仍需進一步研究。本實驗比較低海拔裡冷的刺鼠與高海拔塔塔加的高山白腹鼠，發現刺鼠比高山白腹鼠具備

較差的低溫適應性，高山白腹鼠的最小耐受溫度(-4°C)和下臨界溫度點(27.16°C)都比刺鼠更低(6°C ; 28.57°C)。在散熱能力上，刺鼠(154.48%)比高山白腹鼠(118.76%)具備更高的最小溫度傳導率實際值與期望值的比例，顯示刺鼠具有較高的散熱能力。且在產熱能力上，刺鼠與高山白腹鼠皆具有比期望值高的基礎代謝率(刺鼠為 139.51%; 高山白腹鼠為 120.85%)，而具有對低溫的適應能力。不過在產熱散熱比(F 值)所表示的溫度調節能力上(Bradley *et al.*, 1974)，刺鼠(F 值為 0.90)比分佈在高海拔的高山白腹鼠(F 值為 1.02)與森鼠(F 值為 0.99)具更低的產熱散熱比，表示刺鼠對冷環境的耐受能力較差而無法分佈至高海拔山區。不過刺鼠的產熱散熱比又比僅分佈在平地的赤背條鼠高(F 值為 0.80)，因此應具有比赤背條鼠高的耐受冷環境能力，相對而言本種分佈可從平地到 2000 公尺高的山區(林良恭 等, 1987; 李玲玲, 1992)。雖然刺鼠的高基礎代謝特性有助於適應低溫環境，但是刺鼠高的最小溫度傳導率亦會導致對冷環境耐受能力的降低，而使刺鼠在分佈到更高海拔時仍須面臨高海拔的低溫壓力。

刺鼠具有比高山白腹鼠更低的平均體溫(見表二)，且具有較高的最大耐受溫度(見圖七)和上臨界溫度點(見圖八)可適應較熱的環境。在散熱機制上，除了刺鼠比高山白腹鼠有較高的最小溫度傳導率導致容易散熱外，藉由水蒸散熱的能力亦比高山白腹鼠來的高。刺鼠會隨著環

境溫度的升高而增加水蒸散量來驅散熱的壓力(見圖十二)，在 34°C 的環境溫度下可利用水蒸散來驅散達 $40.01 \pm 6.75\%$ 的代謝熱。高山白腹鼠僅在環境溫度 20°C 以下隨著環境溫度的升高而增加蒸散水量，但超過 20°C 時水蒸散量便不再增加，此時水蒸散代謝熱比例的增加則受到代謝率的下降所致。在環境溫度 28-32°C 時，高山白腹鼠僅能藉由蒸散水來驅散 $23.03 \pm 3.03\%$ 至 $24.98 \pm 0.47\%$ 代謝熱，顯示其在高溫環境中藉由水蒸散來散熱的能力比刺鼠差。整體而言，刺鼠比高山白腹鼠具有較高的耐熱能力，及較佳的散熱能力，因此可視刺鼠為具有適應平地高溫能力的物種。相較高於 32°C 的環境溫度即會引發高山白腹鼠的過熱反應而言，顯然較不適熱的環境，因此高山白腹鼠往低海拔分佈時，則需面臨平地亞熱帶氣候的環境壓力。

3. 刺鼠與巢鼠在不同族群間的溫度調節能力比較

(1) 不同海拔刺鼠的溫度調節能力比較

物種族群間的溫度生理變異，可反應出不同的環境溫度壓力 (Górecki *et al.*, 1990)。一般而言，對於冷環境的適應可表現在高的基礎代謝率與小的溫度傳導率來維持穩定的體溫 (Hayes, 1989; Brown *et al.*, 1999)。刺鼠在海拔 1800 公尺的杉林溪必須面臨比海拔 900 公尺的裡冷更寒冷的環境壓力，然而在產熱能力上具有相似的溫度調節特徵，如具有高於期望值的基礎代謝率(裡冷族群為 139%，杉林溪族群為

104%)、相似的溫度中性區(裡冷族群為 28.6-32.0°C，杉林溪族群為 29.1-32.0°C)，與在低於下臨界溫度點時具有相似的產熱與環境溫度的關係(見圖九)，顯示兩族群對冷環境具有相似的適應能力。在散熱能力上，兩族群都具有相似的最小溫度傳導率(裡冷族群為 0.1267 ± 0.0065 ml O₂/g/h/°C，杉林溪族群為 0.1128 ± 0.0037 ml O₂/g/h/°C)來散熱，但在水蒸散熱的能力上則具有不同的表現。杉林溪族群會隨著環境溫度的升高而增加蒸散代謝熱的比例，但當環境溫度在 32°C 時，杉林溪族群僅蒸散 $25.76 \pm 2.26\%$ 的代謝熱，而裡冷族群則可蒸散 $37.09 \pm 5.87\%$ ，此外，當環境溫度高於 16°C 時，杉林溪刺鼠已無法再增加水來蒸散熱 (1.93 ± 0.11 mg H₂O/g/h)，而裡冷刺鼠在環境溫度 34°C 時，則可使用 4.89 ± 0.89 mg H₂O /g/h 的水來蒸散熱。顯示杉林溪刺鼠藉由水蒸散來散熱的能力比裡冷刺鼠差。由上述可知杉林溪的刺鼠對冷環境的適應並不與一般的溫度調節機制完全相同。

高基礎代謝率的野鼠有助於在低溫環境下增加產熱以維持體溫的恆定，但是食物的豐富度卻成了限制高基礎代謝率物種分佈的重要因子，因為高的代謝率需要更多的食物資源來支持能量的耗費(Liu *et al.*, 2004)。所以在食物資源受限的環境，動物可藉由降低代謝率的方式來減少對能量的需求(McNab, 2002)，如高山白腹鼠會因冬季食物資源的缺乏而減少基礎代謝率能量的耗費(陳雅婷, 2001)。雖然杉林溪刺鼠族

群(104%)與裡冷刺鼠族群(139%)的基礎代謝率比期望值高，但是杉林溪的刺鼠族群(1.06 ± 0.06 ml O₂/g/h)具有比裡冷族群(1.35 ± 0.08 ml O₂/g/h)更低的基礎代謝率，這顯示較高海拔的杉林溪刺鼠族群可能比較低海拔的裡冷刺鼠更偏向減少能量耗費的策略。

在詹曉婷(2004)的研究中，其認為刺鼠的體型不會隨著海拔高度的增加而變大以減小表面積與體積比，來適應高海拔較冷的環境，故推測刺鼠的體型無法反映Bergmann's rule。在本實驗中杉林溪刺鼠(125.30 ± 6.69 g, n = 3)與裡冷刺鼠(141.06 ± 12.54 g, n = 6)的體重雖然也沒有顯著性的差異，但是體型相對較小的杉林溪刺鼠，其基礎代謝率(1.06 ± 0.06 ml O₂/g/h)卻顯著性的小於裡冷族群(1.35 ± 0.08 ml O₂/g/h)。這樣的結果亦指出刺鼠不符合Bergmann's rule，而可能是Dehnel's phenomenon，亦即在冬天或是寒冷的環境下內溫動物會減小體重以減少能量的耗費(McNab, 2002)。張仕緯(1991)於陽明山面天山區的研究中發現刺鼠在秋冬之際會減小體重的增加率或是體重的下降。林宗穎(1996)亦認為霧頭山刺鼠可能受氣候變化、食物質量的改變而在11月至次年1月間進入較長的活動低峰期。體重的減少可能受限於食物資源的限制(Scheck, 1982)，而活動力減低則可減少能量的過度花費(Brown *et al.*, 1999)。因此可推測基礎代謝率高於期望值的刺鼠可藉由產生較多的熱來適應低溫環境，但在面臨更冷或是食物資源有限環境

下則會採取減少能量耗費的策略來適應環境的壓力。對於面臨低溫環境壓力的杉林溪族群具有較低的基礎代謝率來說，雖然不符合一般的溫度調節策略，增加更多產熱來維持體溫，但是卻有助於刺鼠減少能量的耗費，而有利其分佈至更廣的海拔範圍。

(2) 不同氣候區與海拔巢鼠的溫度調節能力比較

在台灣地區垂直廣分佈的巢鼠必須同時面臨平地亞熱帶氣候和高山寒、溫帶氣候的壓力。在台灣平地，巢鼠具有與赤背條鼠相同的最大耐受溫度(40°C)與相近的最小耐受溫度(14°C)，且台灣的平地巢鼠(34°C)具有比歐洲波蘭巢鼠(30°C)更高的溫度中性點(Grodziński *et al.*, 1988)，顯示台灣平地的巢鼠具有高溫的耐受能力與較差的冷耐受能力。此外，溫度中性區越廣越能適應變動的環境(Wang *et al.*, 2000; Peinke and Brown, 2003)，相對於台灣平地的赤背條鼠的溫度中性區從29°C至34°C，巢鼠的溫度中性區僅發生在一個溫度點上因此容易隨著環境的變動而必須花費更多的能量來適應環境。在產熱能力上，台灣平地巢鼠(3.01 ± 0.25 ml O₂/g/h)與歐洲波蘭巢鼠(2.86 ± 0.5 ml O₂/g/h)的基礎代謝率並無顯著性的差異，這顯示台灣平地的巢鼠並不藉由減少基礎代謝率來降低熱量的累積以適應高溫環境。在散熱能力上，台灣平地的巢鼠(0.61 ± 0.02 ml O₂/g/h/°C)具有比歐洲波蘭的巢鼠(0.35 ml O₂/g/h/°C, Bradley and Deavers, 1980)更高的最小溫度傳導率來適應台

灣平地的高溫。同屬於古北區物種的赤背條鼠，在台灣平地亦具有比在歐洲高的最小溫度傳導率來適應高溫環境。這樣溫度調節策略似乎可視為是赤背條鼠與巢鼠在適應南方亞熱帶氣候的演化過程之一。

台灣的巢鼠在高低海拔的適應上，因為本實驗高山地區捕捉的巢鼠僅有一個個體，所以高海拔巢鼠的溫度生理特徵只對所得的一個個體資料做討論。在實驗結果中，除了高海拔巢鼠(32°C)具有比平地巢鼠(34°C)較低的溫度中性點外，在溫度傳導率上、基礎代謝率上(表三)與代謝率和環境溫度的關係上並無顯著性的差異(圖十七)。在溫度調節的能力上，發現高海拔巢鼠的產熱與散熱比(F 值為 0.81)比低海拔的巢鼠大(F 值為 0.58)，顯示高海拔比平地巢鼠具有較高的溫度調節能力。同時仍具有較高的散熱能力而與台灣平地赤背條鼠的溫度調節能力相近(F 值為 0.80)。但是，台灣高海拔巢鼠的產熱散熱比卻比歐洲的巢鼠(F 值為 1.06，見表三)低，顯示其仍具有較高的散熱能力而不善熱量的保存，因此台灣高海拔的巢鼠仍然必須面臨寒冷環境的壓力。由於實驗個體數僅有一個，是否高山的巢鼠不藉由產熱能力與散熱能力的改變，則需進一步增加實驗個體數來應證。

小型鼠類具有高表面積/體積比，因此對於低溫的適應似乎更著重在行為、冬眠、休眠上的調節，如與巢鼠相似重量的 *Sicista betulina* 會在低溫時進行冬眠或休眠，*Baiomys tailorii*、*Perognathus longimembris*

與 *Reithrodontomys megalotis* 也會進行休眠(Grodziński *et al.*, 1988)。巢鼠不會進行冬眠(Trout, 1978a)，但是巢鼠或可能具有休眠的能力來進行能量的調節(Grodziński *et al.*, 1988)。此外，巢鼠亦會隨季節的變動來改變日活動周期，尤其在冬天時會由原本的夜間活動偏向白天活動並減少出巢的時間來減少能量的花費(Górecki, 1971; Trout, 1978a)。巢鼠以行為來進行的溫度調節，如冬天時較可發現巢鼠群聚在同一個巢內，且當四隻巢鼠聚集在一起時每隻個體可以減少 13% 的能量消耗(Górecki, 1971; Trout, 1978a)。除此之外，巢鼠也會利用芒草等單子葉植物的葉子建構出直徑約 7 公分具有高度阻熱能力的巢。在夏天巢會建築在離地面約 0.5 公尺高的芒草莖桿上以幫助散熱，而在冬天時則會將巢建築在地面上或是乾草堆內以減少熱量的散失(Trout, 1978b; Grodziński *et al.*, 1988)。因此相對於同屬古北區物種但卻只分佈在平地的赤背條鼠而言，雖然巢鼠沒有具備與分佈在高海拔森鼠、高山白腹鼠的溫度調節能力，卻可能在行為等其他調節的能力上使其能分佈至高海拔的環境。

五、參考文獻

- 甘慕龍。1995。武陵地區三種啮齒類動物(森鼠、黑腹絨鼠、巢鼠)的食性與棲地研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。台北。
- 朱惠菁。2001。花蓮地區月鼠與赤背條鼠之棲地利用研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文。花蓮。
- 李宜娟。2001。關渡草澤地共域小獸類的棲地利用。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。台北。
- 李玲玲。1992。太魯閣國家公園啮齒類動物相調查。太魯閣國家公園管理處。花蓮。
- 林良恭。1989。從台灣的生物地理探討小型哺乳動物之來源。台灣動物地理淵源研討會專輯，67-83 頁。台北市立動物園。台北。
- 林良恭、歐保羅、于名振。1987。阿里山遊樂區小型哺乳動物之調查。東海學報 28：669-682。
- 林宗穎。1996。霧頭山保護區刺鼠(*Niviventer coxingi*)活動模式之研究。國立中山大學生命科學研究所碩士論文。高雄。
- 柳勁松、王德華、孫儒泳。2003。東北地區黑線倉鼠(*Cricetulus barabensis*)的代謝產熱特徵及其體溫調節。動物學報 49:451-457。
- 洪麗慧。2002。花蓮地區兩共域鼠類-赤背條鼠與月鼠之食性研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文。花蓮。
- 陳正祥。1993。台灣地誌(上冊)。南天書局。台北。
- 陳雅婷。2001。刺鼠(*Niviventer coxingi*)及高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)溫度生理與其海拔分佈之比較。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。台北。
- 張任緯。1991。面天山區刺鼠(*Niviventer coxingi*)之族群生態研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。台北。
- 張簡琳玟。1989。陽明山國家公園面天山區啮齒動物之生態研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。台北。
- 詹曉婷。2004。刺鼠(*Niviventer coxingi*)體型與粒線體核酸 D-loop 區域之地理變異。國立中山大學生物科學研究所碩士論文。高雄。
- 蔡執仲。1997。大漢山及南仁山地區刺鼠(*Niviventer coxingi*)族群動態與微棲地利用關係。國立中山大學生物科學研究所碩士論文。高雄。
- Aeschmann, J., L. Bourquin, B. Engels, C. Thomas, and P. Vogel. 1998. Comparative winter thermoregulation and body temperature in three sympatric *Apodemus* species (*A. alpicola*, *A. flavicollis*, and *A. sylvaticus*). International Journal of Mammalian Biology 63:273-284.
- Alexander, G. 1974. Heat loss from sheep. Pages 173-204, in J. L. Monrith

- and L. E. Mount, editors. Heat Loss from Animals and Man. Butterworths, London, UK.
- Bozinovic, F., and M. Rosenmann. 1989. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. *Functional Ecology* 3:173-181.
- Bradley, S. R., and D. R. Deavera. 1980. A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 65A:465-476.
- Bradley, W. G., J. S. Miller, and M. K. Yousef. 1974. Thermoregulatory patterns in pocket gophers: desert and mountain. *Physiological Zoology* 47:172-179.
- Brown, C. R., V. J. Everitt, and R. M. Baxter. 1999. Comparative metabolism, thermoregulation and morphology in two populations of vlei rat (*Otomys irroratus*). *Journal of Comparative Physiology* 169B:19-24.
- Campbell, K. L., and P. W. Hochachka. 2000. Thermal biology and metabolism of the American shrew-mole, *Neurotrichus Gibbsii*. *Journal of Mammalogy* 81:578-585.
- Corbet, G. B., and J. E. Hill. 1991. A World List of Mammalian Species. Oxford University Press, London, UK.
- Cortés, A., M. Rosenmann, and F. Bozinovic. 2000. Water economy in rodents: evaporative water loss and metabolic water production. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:311-321.
- Cortés, A., C. Tirado, and M. Rosenmann. 2003. Energy metabolism and thermoregulation in *Chinchilla brevicaudata*. *Journal of Thermal Biology* 28:489-495.
- Cossins, A. R., and K. Bowler. 1987. Temperature Biology of Animals. Chapman and Hall, London, UK.
- Cygan, T. 1985. Seasonal changes in thermoregulation and maximum metabolism in the yellow-necked field mouse. *Acta Theriologica* 30:115-130.
- Davenport, J. 1992. Animal Life at Low Temperature. Chapman and Hall, London, UK.
- Deavers, D. R., and J. W. Hudson. 1980. Temperature regulation in two rodents (*Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus leucopus*) and a shrew (*Blarina brevicauda*) inhabiting the same environment. *Physiological Zoology* 54:94-108.
- Downs, C. T., and M. R. Perrin. 1995. The thermal biology of three

- southern African elephant-shrews. *Journal of Thermal Biology* 20:445-450.
- Garland, Jr. T., and S. C. Adolph. 1994. Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67:797-828.
- Górecki, A. 1969. Metabolic rate and energy budget of the striped field mouse. *Acta Theriologica* 14:181-190.
- Górecki, A. 1971. Metabolism and energy budget in the harvest mouse. *Acta Theriologica* 15:213-220.
- Górecki, A., R. Meczewa, T. Pis, S. Gerasimov, and W. Walkowa. 1990. Geographical variation of thermoregulation in wild populations of *Mus musculus* and *Mus spretus*. *Acta Theriologica* 35:209-214.
- Grodziński W., and A. Górecki. 1967. Daily energy budgets of small rodents. Pages 295-314, in K. Petruszewicz, editor. *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems*. Polish Scientific Publishers, Warsaw, Poland.
- Grodziński W., H. Böckler, and G. Heldmaier. 1988. Basal and cold-induced metabolic rates in the harvest mouse (*Micromys minutus*). *Acta Theriologica* 20:283-291.
- Haim, A. 1987. Metabolism and thermoregulation in rodents: are these adaptations to habitat and food quality? *South African Journal of Science* 83:639-642.
- Haim, A., A. Rubal, and J. Harari. 1993. Comparative thermoregulatory adaptations of field mice of the genus *Apodemus* to habitat challenges. *Journal of Comparative Physiology* 163B:602-607.
- Haim, A., I. Plaut, and A. S. Zobodat. 1996. Physiological diversity within and among wood mice (*Apodemus*) species in Israel. *Israel Journal of Zoology* 42:347-351.
- Hayes, J. P. 1989. Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes. *Physiological Zoology* 62:731-744.
- Hayssen, V., and R. C. Lacy. 1985. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comparative Biochemistry and Physiology* 81A:741-754.
- Koteja, P., and J. Weiner. 1993. Mice, voles and hamsters: metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents. *Oikos* 66:505-514.
- Liu, J. S., D. H. Wang, and R. Y. Sun. 2004. Metabolism and thermoregulation in three species of rodent from Northeastern China.

- Journal of Thermal Biology 29:177-183.
- Lovegrove, B. G. 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *The American Naturalist* 156:201-219.
- Louw, G. N. 1993. *Physiological Animal Ecology*. Longman Scientific and Technical, Essex, UK.
- Mathias, M. L., A. C. Nunes, C. C. Marques, I. Sousa, M. G. Ramalhinho, J. C. Auffray, J. Catalan, and J. Britton-Davidian. 2004. Adaptive energetics in house mice, *Mus musculus domesticus*, from the island of Porto Santo (Madeira archipelago, North Atlantic). *Comparative Biochemistry and Physiology* 137A:703-709.
- McNab, B. K. 1966. The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence. *Ecology* 47:712-733.
- McNab, B. K. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology* 53:145-156.
- McNab, B. K. 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press, New York, USA.
- Morrison, P. R., and F. A. Ryser. 1952. Weight and body temperature in mammals. *Science* 116:231-232.
- Nickerson, D. M., D. E. Facey, and G. D. Grossman. 1988. Estimating physiological thresholds with continuous two-phase regression. *Physiological Zoology* 62:866-887.
- Peinke, D. M., and C. R. Brown. 2003. Metabolism and thermoregulation in the springhare (*Pedetes capensis*). *Journal of Comparative Physiology* 173B:347-353.
- Plessis, A. D., T. Erasmus, and G. I. H. Kerley. 1989. Thermoregulatory patterns of two sympatric rodents: *Otemys unisulcatus* and *Parotomys brantsii*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 94A:215-220.
- Rezende, E. L., I. Silva-Duran, F. F. Novoa, and M. Rosenmann. 2001. Does thermal history affect metabolic plasticity? a study in three *Phyllotis* species along an altitudinal gradient. *Journal of Thermal Biology* 26:103-108.
- Richter, T. A., P. I. Webb, and J. D. Skinner. 1997. Limits to the distribution of the southern African ice rat (*Otomys sloggetti*): thermal physiology or competitive exclusion? *Functional Ecology* 11:240-246.
- Roxburgh, L., and M. R. Perrin. 1994. Temperature regulation and activity pattern of the round-eared elephant shrew, *Macroscelides Proboscideus*. *Journal of Thermal Biology* 19:13-20.

- Scheck, S. H. 1982. A comparison of thermoregulation and evaporative water loss in the hispid cotton rat, *Sigmodon hispidus texianus*, from northern Kansas and south-central Texas. *Ecology* 63:361-369.
- Schmidt-Nielsen, K. 2002. *Animal Physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Scholander, P. F. 1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9:15-26.
- Smirnov, P. F., 1957. Some observations on the intraspecific mouse-like rodent ecophysiological differentiation. *Vestnik Leningrad University* 21, 106-114.
- Song, Z. G., and D. H. Wang. 2003. Metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Journal of Thermal Biology* 28:509-514.
- Sparti, A. 1992. Thermogenic capacity of shrews (Mammalia, Soricidae) and its relationship with basal rate of metabolism. *Physiological Zoology* 65:77-96.
- Stapp, P., P. J. Pekins, and W. W. Mautz. 1991. Winter energy expenditure and the distribution of southern flying squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 69:2548-2555.
- Suzuki, H., J. J. Sato, K. Tsuchiya, J. Luo, Y. P. Zhang, Y. X. Wang, and X.L. Jiang. 2003. Molecular phylogeny of wood mice (*Apodemus*, Muridae) in East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 469-481.
- Trout, R. C. 1978a. A review of studies on captive harvest mice (*Micromys minutus*). *Mammal Review* 8:159-175.
- Trout, R. C. 1978b. A review of studies on populations of wild harvest mice (*Micromys minutus*). *Mammal Review* 8:143-158.
- Wang, D., Y. Wang, and Z. Wang. 2000. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriologica* 45:183-192.
- Westoby, M., M. R. Leishman, and J. M. Lord. 1995. On misinterpreting the “phylogenetic correction”. *Journal of Ecology* 88:531-534.
- Withers, P. 1977. Measurement of $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, and evaporative water loss with a flow-through mask. *Journal of Applied Physiology* 42:120-123.
- Wooden, K. M., and G. E. Walsberg. 2002. Effect of environmental temperature on body temperature and metabolic heat production in heterothermic rodent, *Spermophilus tereticaudus*. *The Journal of Experimental Biology* 205:2099-2105.

表目錄

表一、台灣赤背條鼠與森鼠的溫度調節特徵.....46 頁

表二、高山白腹鼠與裡冷、杉林溪之刺鼠的溫度調節特徵.....47 頁

表三、台灣平地與高山巢鼠與波蘭巢鼠的溫度調節特徵.....48 頁

圖目錄

圖一、測量耗氧代謝之儀器裝置圖.....	49 頁
圖二、台灣平地之赤背條鼠與高海拔森鼠在不同環境溫度下之體溫變化.....	50 頁
圖三、台灣平地之赤背條鼠與高海拔森鼠在不同環境溫度下之體溫和耗氧量變化.....	51 頁
圖四、台灣平地之赤背條鼠與高海拔森鼠在不同環境溫度下之溫度傳導率變化.....	52 頁
圖五、台灣平地之赤背條鼠與高海拔森鼠在不同環境溫度下之水蒸散量.....	53 頁
圖六、台灣平地之赤背條鼠與高海拔森鼠在不同環境溫度下之水蒸散熱佔代謝熱之百分比.....	54 頁
圖七、刺鼠與高海拔高山白腹鼠在不同環境溫度下之體溫變化...	55 頁
圖八、高山白腹鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之體溫和耗氧量變化.....	56 頁
圖九、杉林溪刺鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之體溫和耗氧量變化.....	57 頁
圖十、高山白腹鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之溫度傳導率變化.....	58 頁

圖十一、杉林溪刺鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之溫度傳導率變化.....	59 頁
圖十二、高山白腹鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之在不同環境溫度下之水蒸散量.....	60 頁
圖十三、高山白腹鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之水蒸散熱佔代謝熱之百分比.....	61 頁
圖十四、杉林溪刺鼠(<i>Niviventer coxingi</i>)與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之水蒸散量.....	62 頁
圖十五、杉林溪刺鼠與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之水蒸散熱佔代謝熱之百分比.....	63 頁
圖十六、台灣平地巢鼠在不同環境溫度下之體溫變化.....	64 頁
圖十七、台灣平地與高山巢鼠與波蘭巢鼠在不同環境溫度下之體溫和耗氧量變化.....	65 頁
圖十八、台灣高海拔與平地巢鼠(<i>Micromys minutus</i>)在不同環境溫度下之溫度傳導率變化.....	66 頁

表一、台灣赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)與森鼠(*A. semotus*)的溫度調節特徵。

Table 1. Thermoregulatory traits of *Apodemus agrarius* (n = 6) and *A. semotus* (n = 6) in Taiwan.

Thermoregulatory traits	<i>A. semotus</i>	<i>A. agrarius</i> (in Taiwan)	<i>A. agrarius</i> (in Europe)
Body mass (g)	27.84 ± 2.49	24.97 ± 2.50	21 ^c
Body temperature (°C)	38.04 ± 0.16	37.12 ± 0.15	36.4 ^d
Basal metabolic rate (ml O ₂ /g/h)	2.30 ± 0.11	2.34 ± 0.08	2.27 ^c
% basal metabolic rate predicted ^a	132.61	129.70	118.23
Minimal thermal conductance (ml O ₂ /g/h/°C)	0.2364 ± 0.009	0.3014 ± 0.0156 [*]	0.24 ^e
% C _{min} predicted ^b	134.39	162.84	120.00
<i>F</i> -ratio (%BMR/%C _{min})	0.99	0.80	0.99

*. $P < 0.01$

^a. Predicted BMR calculated from Hayssen and Lacy (1985): $\log_{10} \text{BMR} = 0.758 - 0.359 \log_{10} M_b$;

^b. Predicted C_{min} (ml O₂/g/h/°C) calculated from Bradley and Deavers (1980): $C_{\min} = 0.84M_b^{-0.47}$;

^c. From Grodziński and Górecki (1967) ;

^d. From Górecki (1969) ;

^e. From Smirnov (1957).

表二、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)與裡冷、杉林溪之刺鼠(*N. coxingi*)的溫度調節特徵。

Table 2. Thermoregulatory traits of *Niviventer culturatus* (n = 5) and *Niviventer coxingi* from Lyileng (n = 6) and Sunlinksea (n = 3).

Thermoregulatory traits	<i>N. culturatus</i>	<i>N. coxingi</i> from Lyileng	<i>N. coxingi</i> from Sunlinksea
Body mass (g)	100.82 ± 7.11	141.06 ± 12.54	125.30 ± 6.69
Body temperature (°C)	38.85 ± 0.10	37.62 ± 0.04	-
Basal metabolic rate (ml O ₂ /g/h)	1.32 ± 0.02	1.35 ± 0.08	1.06 ± 0.06 *
% basal metabolic rate predicted ^a	120.85	139.51	104.71
Minimal thermal conductance (ml O ₂ /g/h/°C)	0.1141 ± 0.0019	0.1267 ± 0.0065	0.1128 ± 0.0037
% C _{min} predicted ^b	118.76%	154.48	130.00
<i>F</i> -ratio (%BMR/%C _{min})	1.02	0.90	0.81

*. $P < 0.01$

^a. Predicted BMR calculated from Hayssen and Lacy (1985): $\log_{10} \text{BMR} = 0.758 - 0.359 \log_{10} \text{Mb}$;

^b. Predicted C_{min} (ml O₂/g/h/°C) calculated from Bradley and Deavers (1980): $C_{\text{min}} = 0.84\text{Mb}^{-0.47}$.

表三、台灣平地與高山巢鼠(*Micromys minutus*)與波蘭巢鼠的溫度調節特徵。

Table 3. Thermoregulatory traits of *Micromys minutus* in lowland Taiwan (n = 3), at high Elevation (n = 1) in Taiwan and in Poland.

Thermoregulatory traits	<i>M. minutus</i> lowland Taiwan	<i>M. minutus</i> at high elevation	<i>M. minutus</i> in Poland
Body mass (g)	7.61 ± 0.59	6.92	7.4 ^c
Point of thermoneutral zone (°C)	34	32	30 ^c
Body temperature (°C)	35.38 ± 0.49	-	-
Basal metabolic rate (ml O ₂ /g/h)	3.01 ± 0.25	3.92	2.86±0.5 ^c
% basal metabolic rate predicted ^a	109.06	136.36	103
Minimal thermal conductance (ml O ₂ /g/h/°C)	0.6102 ± 0.0231*	0.5488	0.35 ^d
% C _{min} predicted ^b	188.50	162.16	97
F-ratio (%BMR/%C _{min})	0.58	0.85	1.06

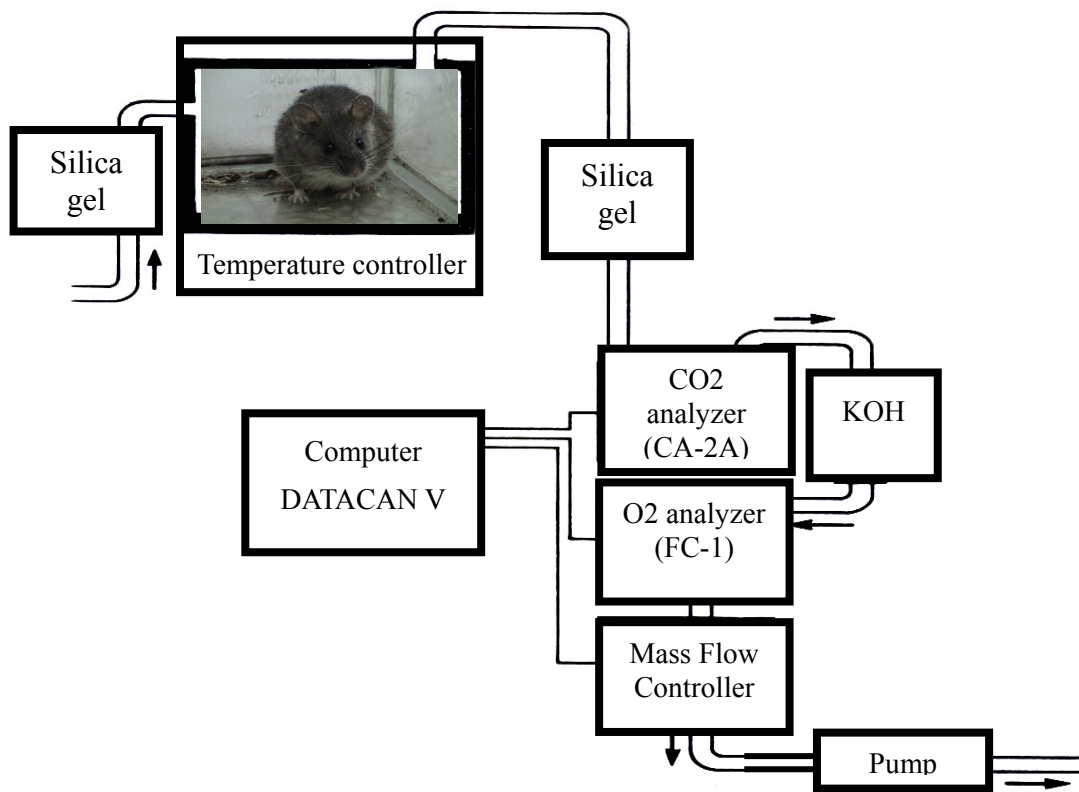
*. $P < 0.01$

^a. Predicted BMR calculated from Hayssen and Lacy (1985): $\log_{10} \text{BMR} = 0.758 - 0.359 \log_{10} \text{Mb}$;

^b. Predicted C_{min} (ml O₂/g/h/°C) calculated from Bradley and Deavers (1980): $C_{\text{min}} = 0.84\text{Mb}^{-0.47}$;

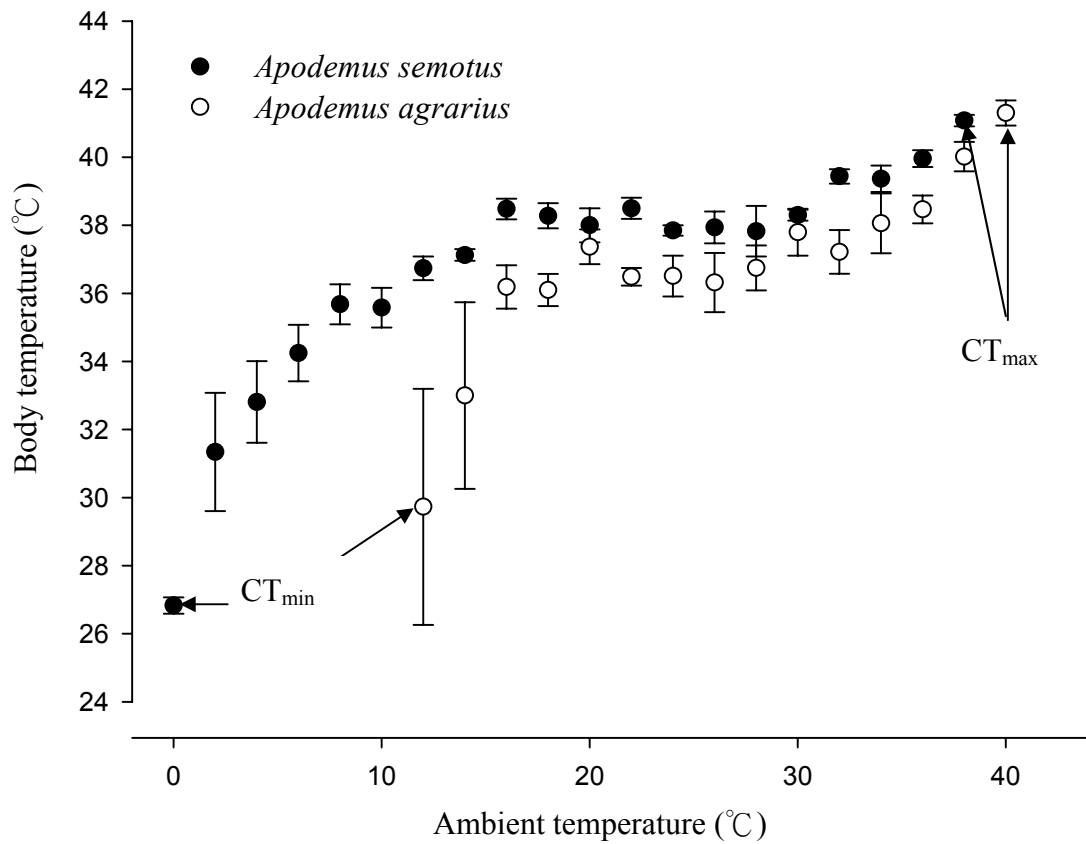
^c. from Grodziński et al. (1988)

^d. from Bradley and Deavers (1980)



圖一、測量耗氧代謝之儀器裝置圖。

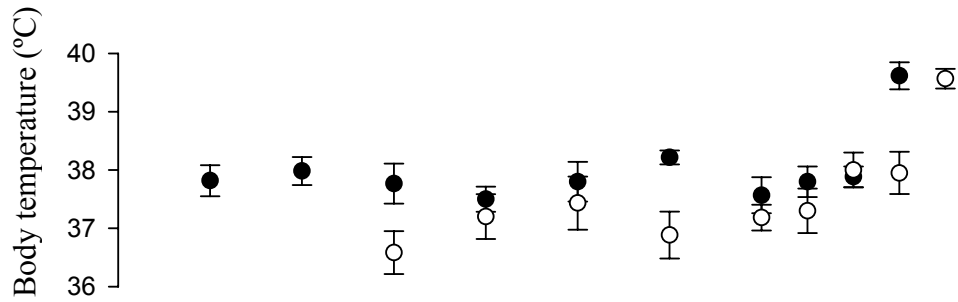
Fig. 1. The diagram of open flow system for measuring oxygen consumption.



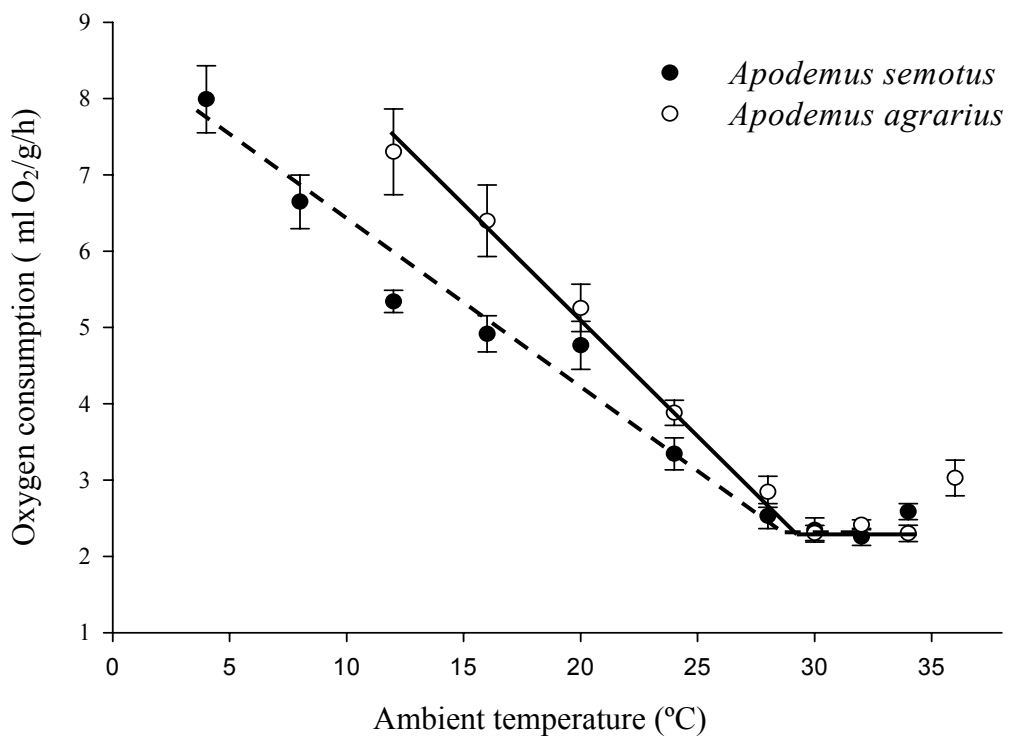
圖二、台灣平地之赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)與高海拔森鼠(*A. semotus*)在不同環境溫度下之體溫變化(Mean \pm S.E.)。

Fig. 2. Body temperature of the lowland Taiwan *Apodemus agrarius* (open circle, n = 8) and high elevation *A. semotus* (solid circle, n = 6) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).

(a) Body temperature

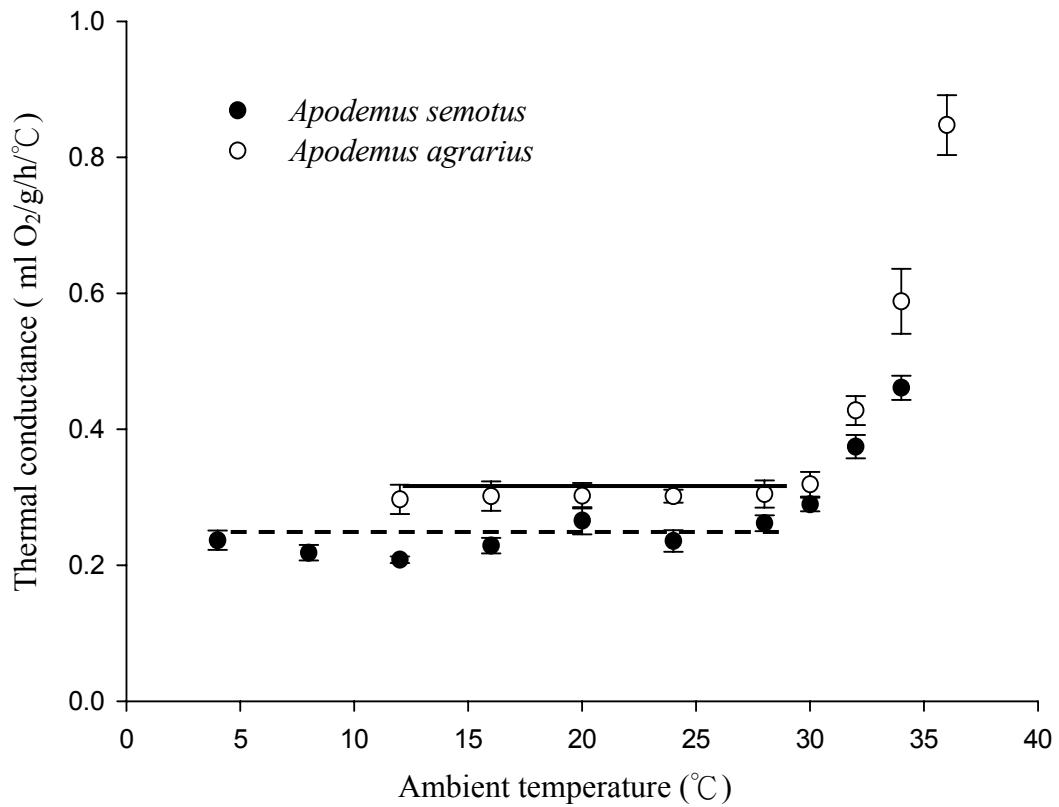


(b) Oxygen consumption



圖三、台灣平地之赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)與高海拔森鼠(*A. semotus*)在不同環境溫度下之(a)體溫和(b)耗氧量變化(Mean \pm S.E.)。

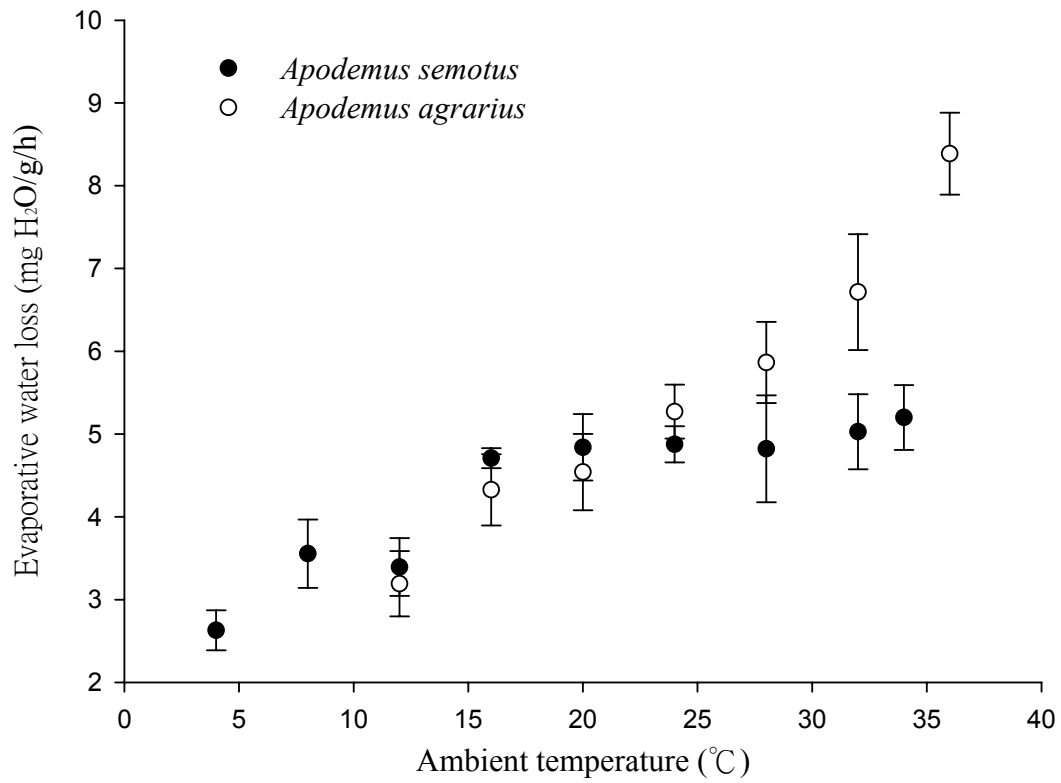
Fig. 3. Body temperature (a) and oxygen consumption (b) of the lowland Taiwan *Apodemus agrarius* (open circle, n = 6) and high elevation *A. semotus* (solid circle, n = 6) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



圖四、台灣平地之赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)與高海拔森鼠(*A. semotus*)在不同環境溫度下之溫度傳導率變化(Mean \pm S.E.)。

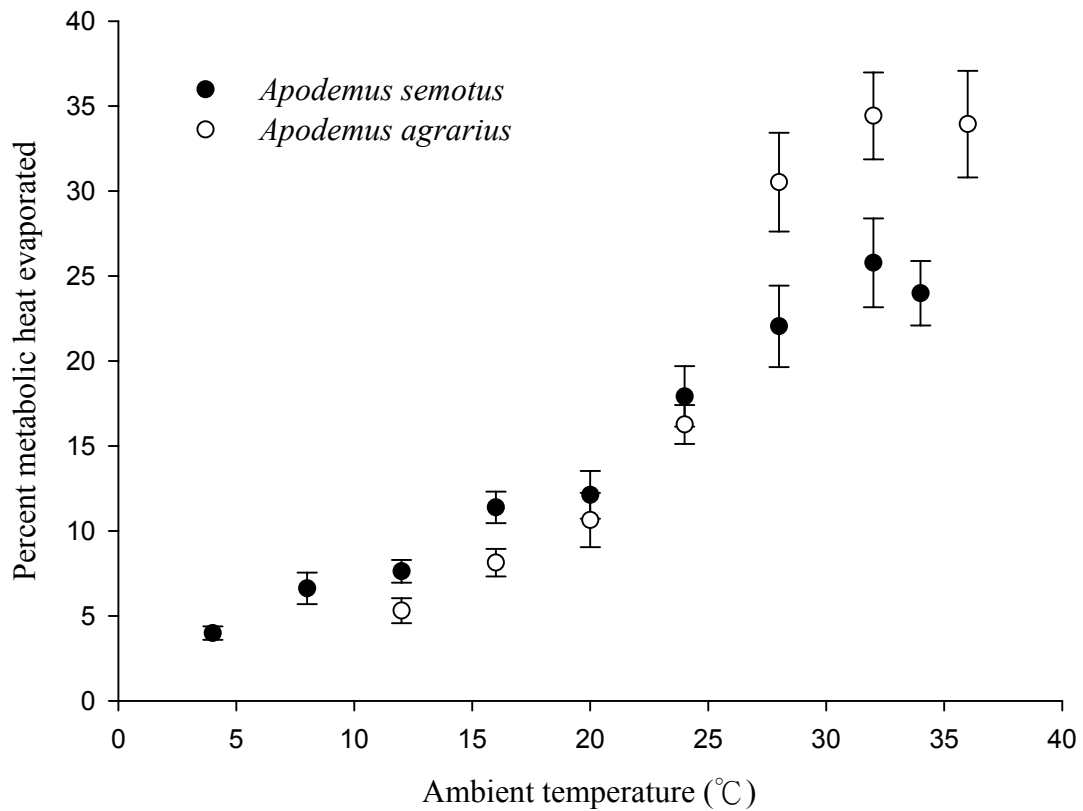
Fig. 4. Thermal conductance of lowland Taiwan *Apodemus agrarius* (open circle, n = 6) and high elevation *A. semotus* (solid circle, n = 6) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).





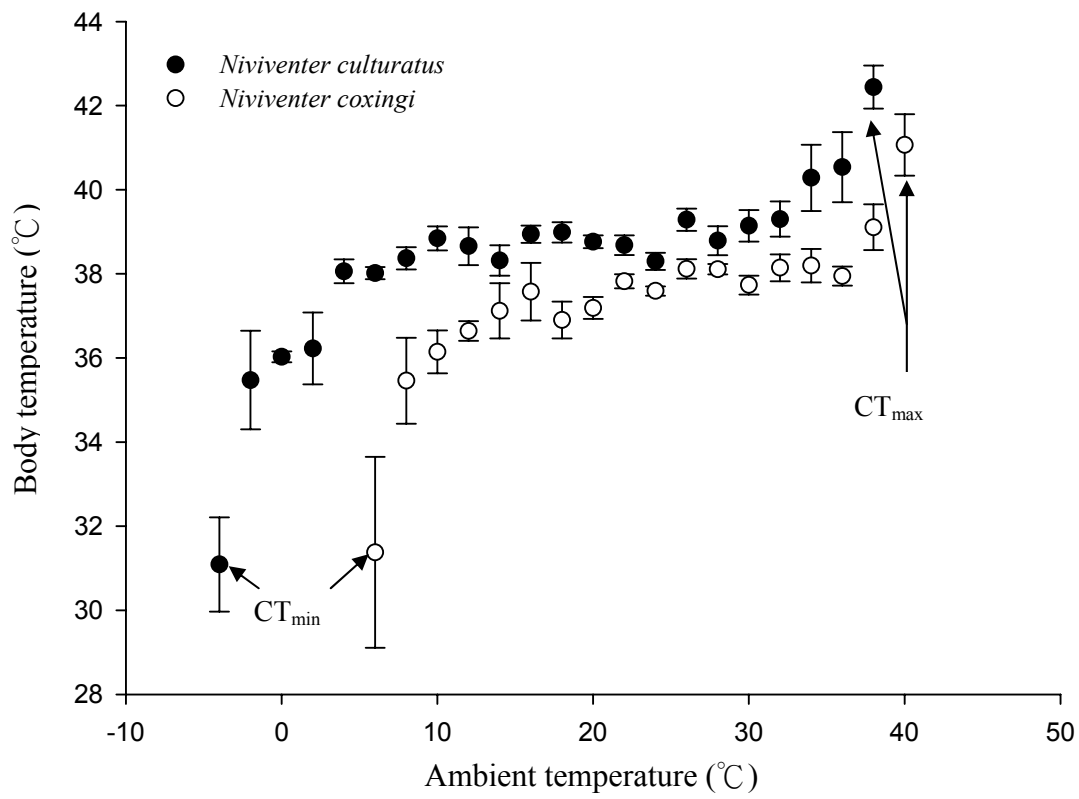
圖五、台灣平地之赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)與高海拔森鼠(*A. semotus*)在不同環境溫度下之水蒸散量(Mean ± S.E.)。

Fig. 5. Relationships between evaporative water loss and ambient temperature in lowland Taiwan *Apodemus agrarius* (open circle, n = 6) and high elevation *A. semotus* (solid circle, n = 5) (Mean ± S.E.).



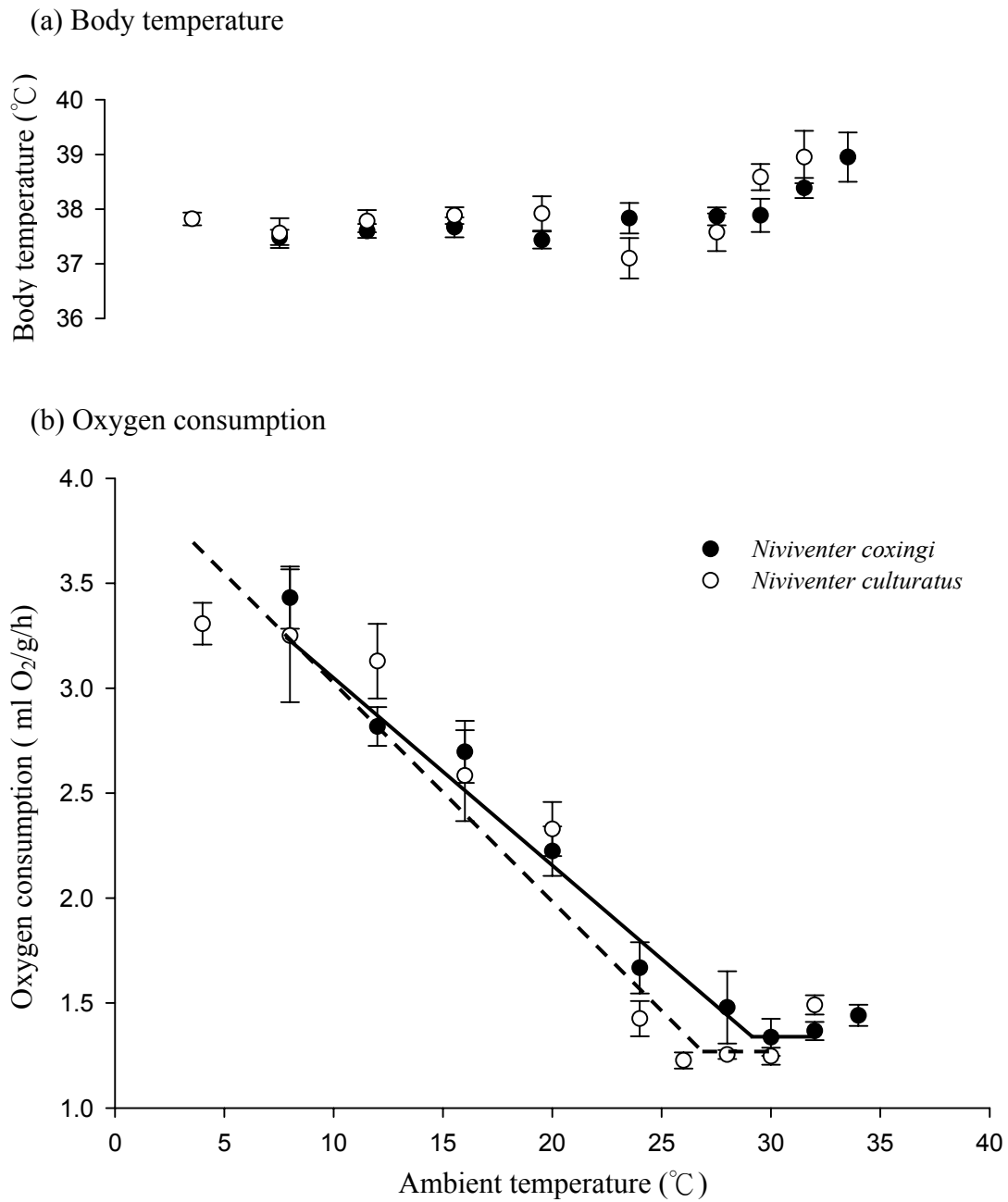
圖六、台灣平地之赤背條鼠(*Apodemus agrarius*)與高海拔森鼠(*A. semotus*)在不同環境溫度下之水蒸散熱佔代謝熱之百分比(Mean \pm S.E.)。

Fig. 6. Percent of metabolic heat dissipated by evaporation in lowland Taiwan *Apodemus agrarius* (open circle, n = 6) and high elevation *A. semotus* (solid circle, n = 5) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



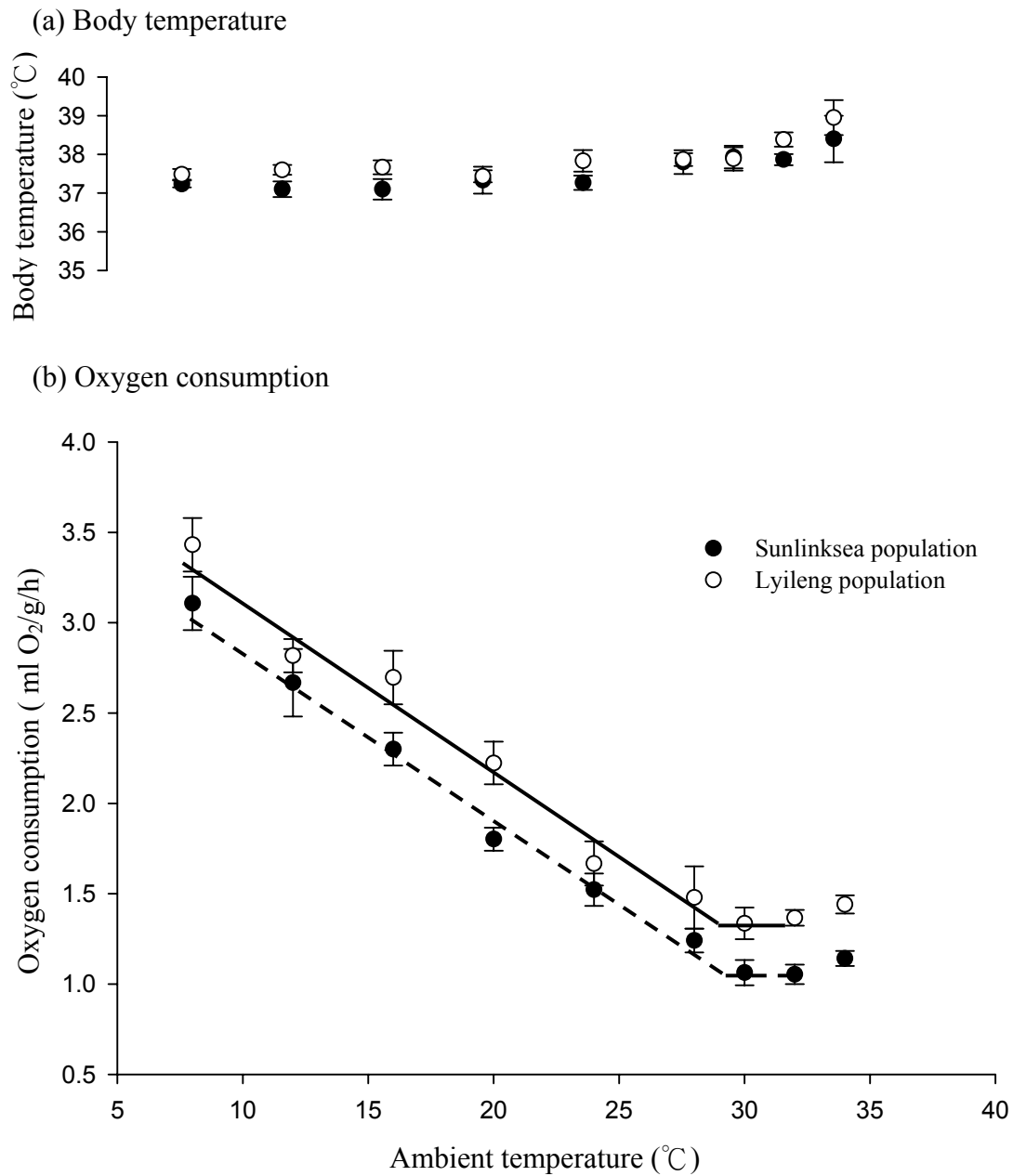
圖七、刺鼠(*Niviventer coxingi*)與高海拔高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)在不同環境溫度下之體溫變化(Mean \pm S.E.)。

Fig. 7. Body temperature of the *Niviventer coxingi* (open circle, n = 3) and high elevation *Niviventer culturatus* (solid circle, n = 3) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



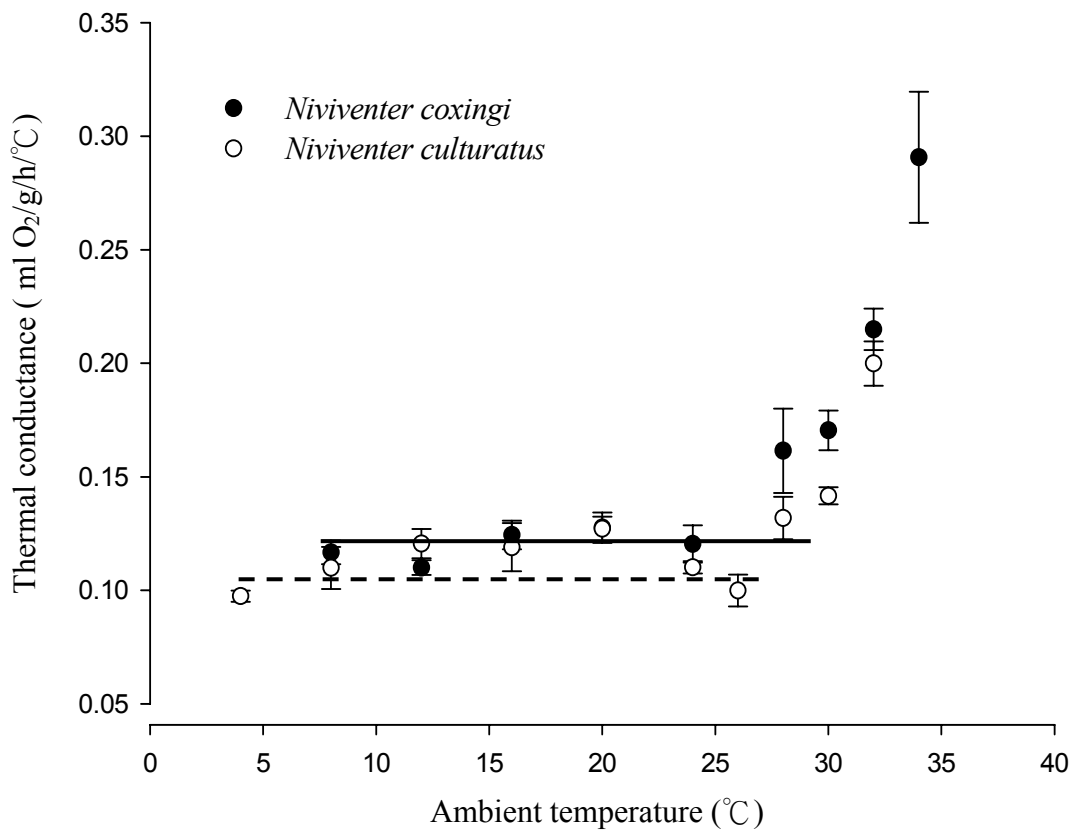
圖八、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)與裡冷刺鼠(*N. coxingi*)在不同環境溫度下之(a)體溫和(b)耗氧量變化(Mean \pm S.E.)。

Fig. 8. Body temperature (a) and oxygen consumption (b) of the *Niviventer coxingi* (solid circle, n = 6) and high elevation *N. culturatus* (open circle, n = 5) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



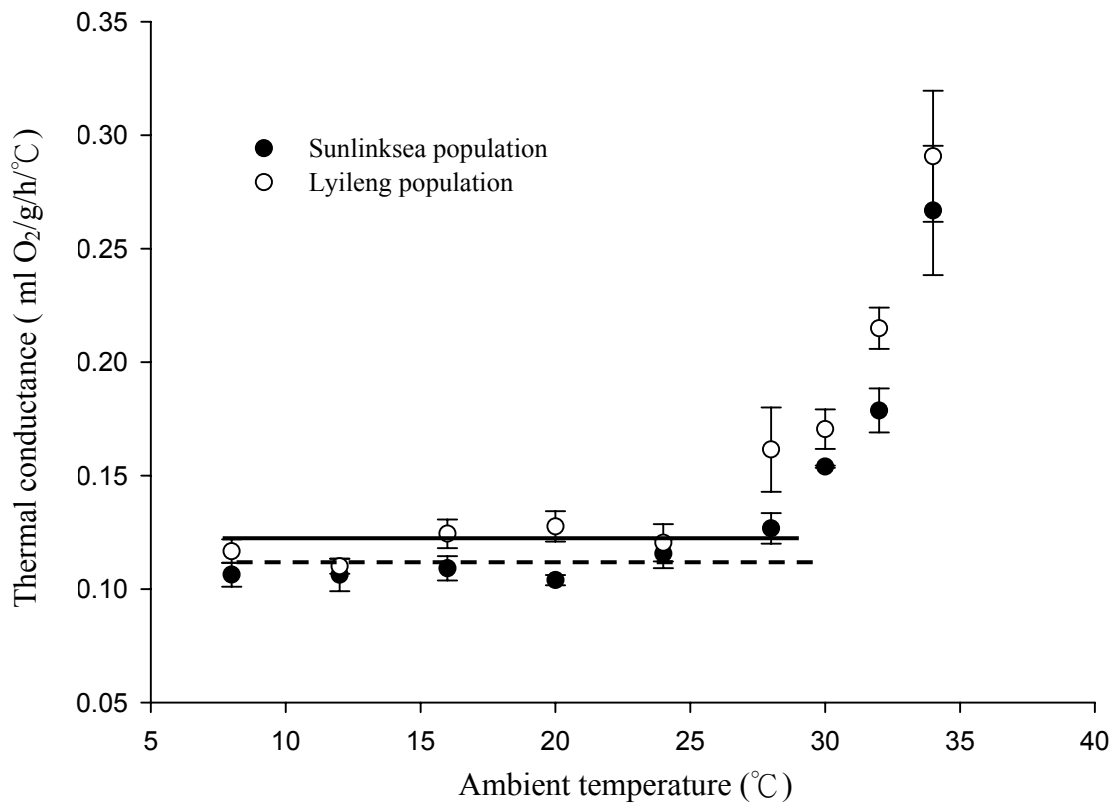
圖九、杉林溪刺鼠(*Niviventer coxingi*)與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之(a)體溫和(b)耗氧量變化(Mean \pm S.E.)。

Fig. 9. Body temperature (a) and oxygen consumption (b) of the *Niviventer coxingi* in Sunlinksea (solid circle, n = 3) and in Lyileng (open circle, n = 6) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



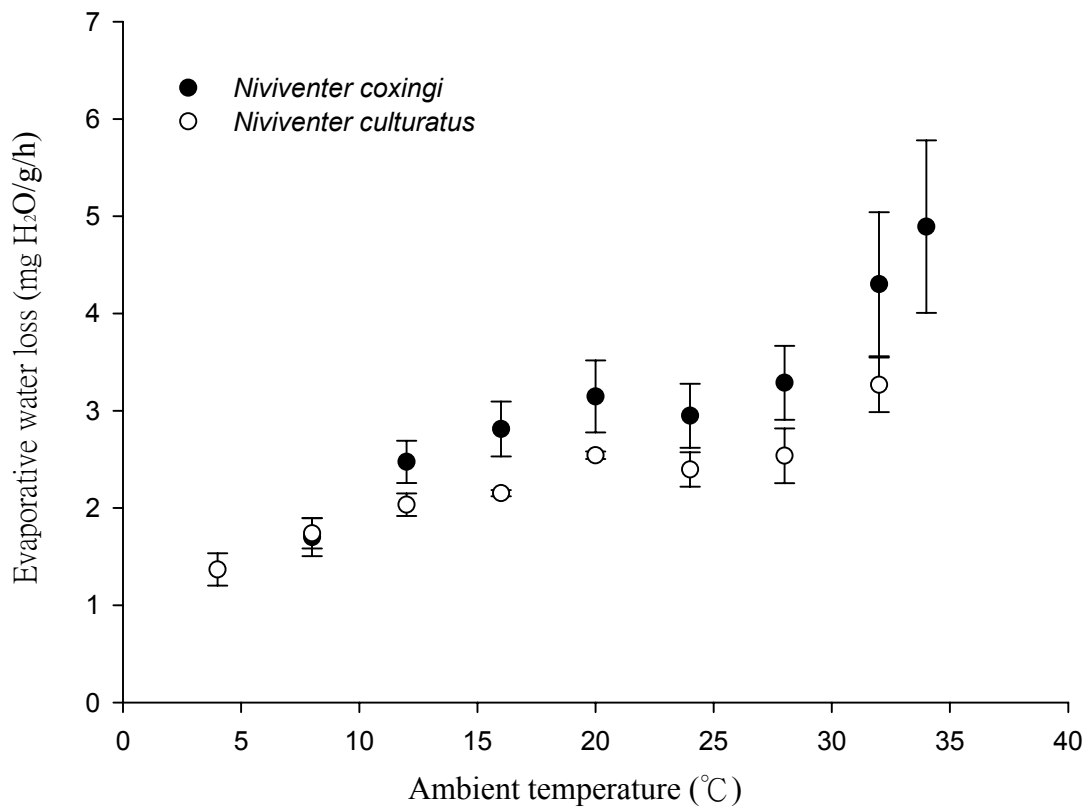
圖十、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)與裡冷刺鼠(*N. coxingi*)在不同環境溫度下之溫度傳導率變化(Mean ± S.E.)。

Fig. 10. Thermal conductance of *Niviventer coxingi* (solid circle, n = 6) and high elevation *N. culturatus* (open circle, n = 5) at different ambient temperatures (Mean ± S.E.).



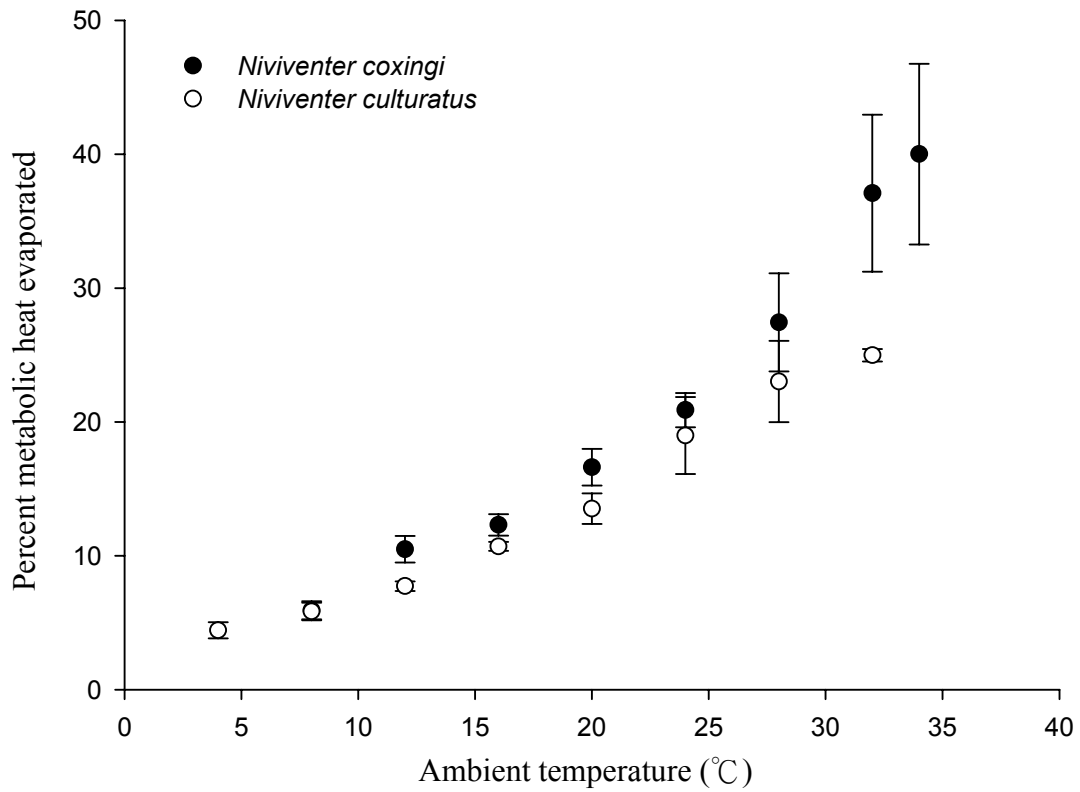
圖十一、杉林溪刺鼠(*Niviventer coxingi*)與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之溫度傳導率變化(Mean \pm S.E.)。

Fig. 11. Thermal conductance of *Niviventer coxingi* in Sunlinksea (open circle, n = 3) and in Lyileng (solid circle, n = 6) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



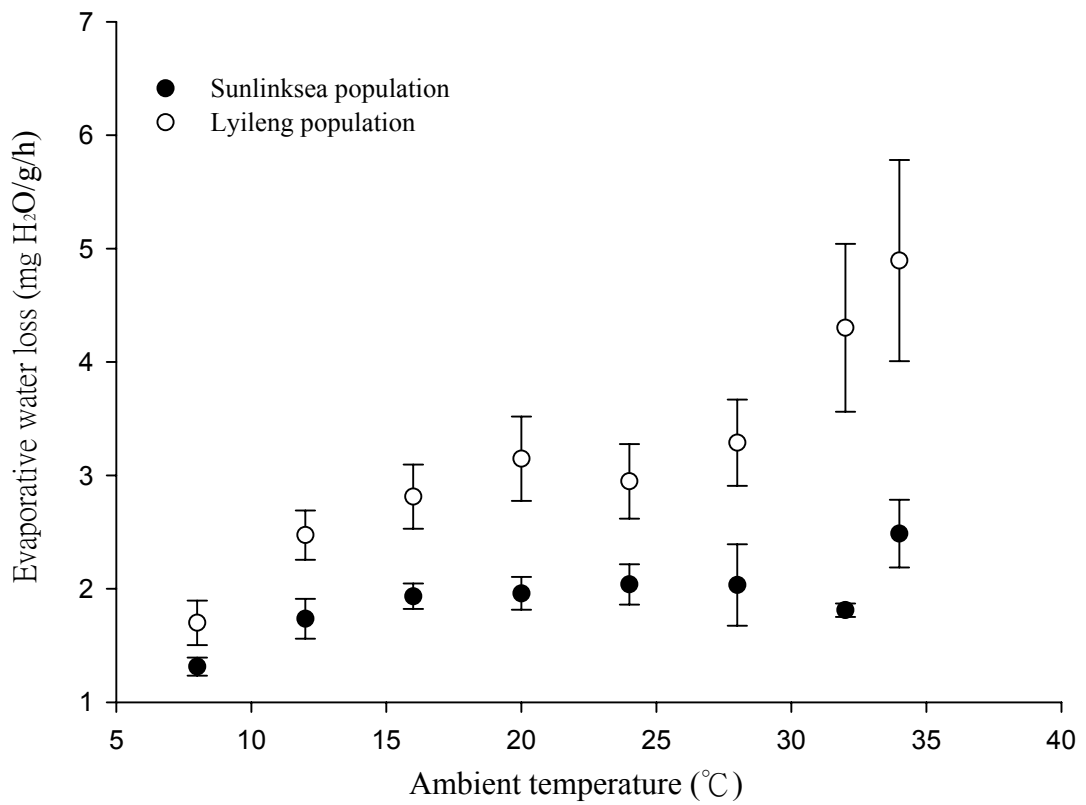
圖十二、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)與裡冷刺鼠(*N. coxingi*)在不同環境溫度下之在不同環境溫度下之水蒸散量(Mean \pm S.E.)。

Fig. 12. Relationships between evaporative water loss and ambient temperature in *Niviventer coxingi* (solid circle, n = 6) and high elevation *Niviventer culturatus* (open circle, n = 3) (Mean \pm S.E.).

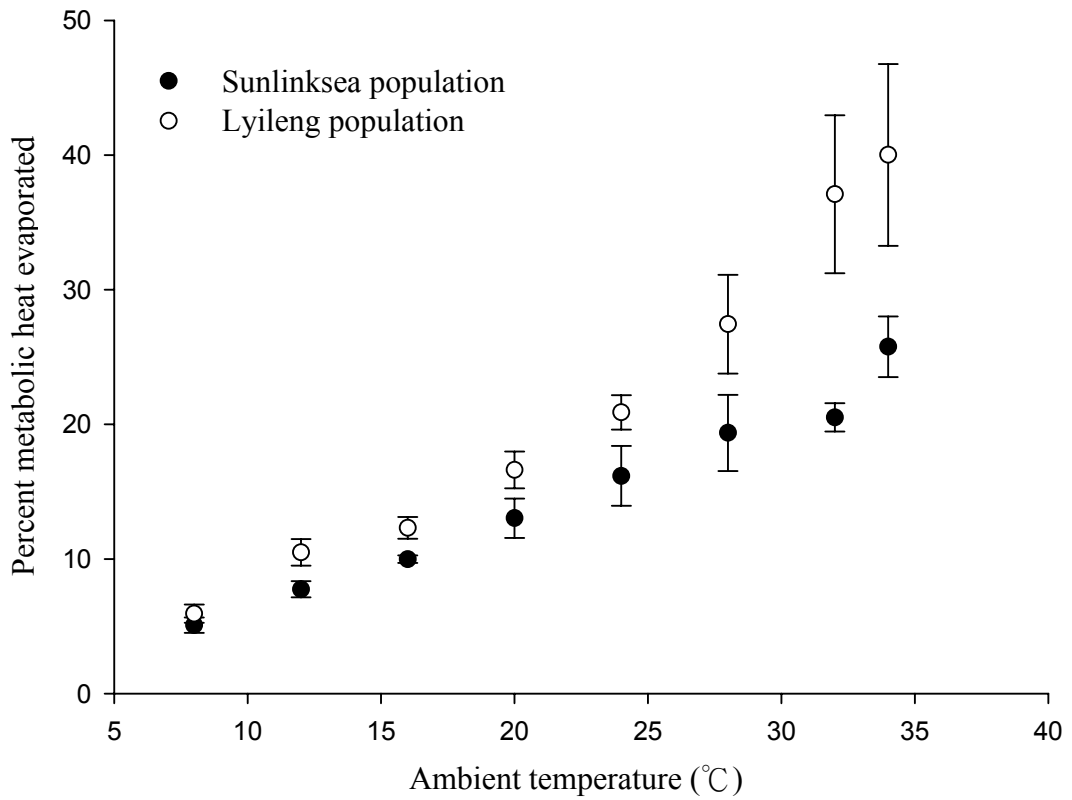


圖十三、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)與裡冷刺鼠(*N. coxingi*)在不同環境溫度下之水蒸散熱佔代謝熱之百分比(Mean \pm S.E.)。

Fig. 13. Percent of metabolic heat dissipated by evaporation in *Niviventer coxingi* (solid circle, n = 6) and in *Niviventer culturatus* (open circle, n = 3) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).

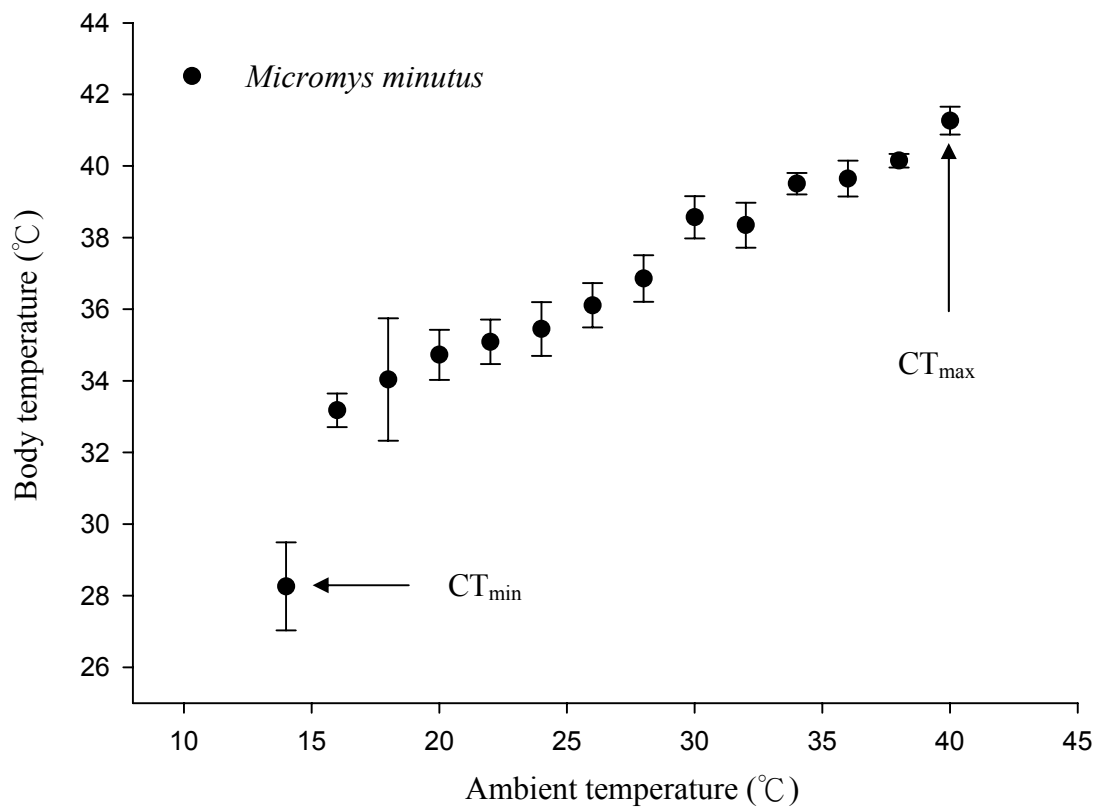


圖十四、杉林溪刺鼠(*Niviventer coxingi*)與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之水蒸散量。
 Fig. 14. Relationships between evaporative water loss and ambient temperature in *Niviventer coxingi* from Sunlinksea (solid circle, n = 3) and Lyileng (open circle, n = 6) (Mean ± S.E.).



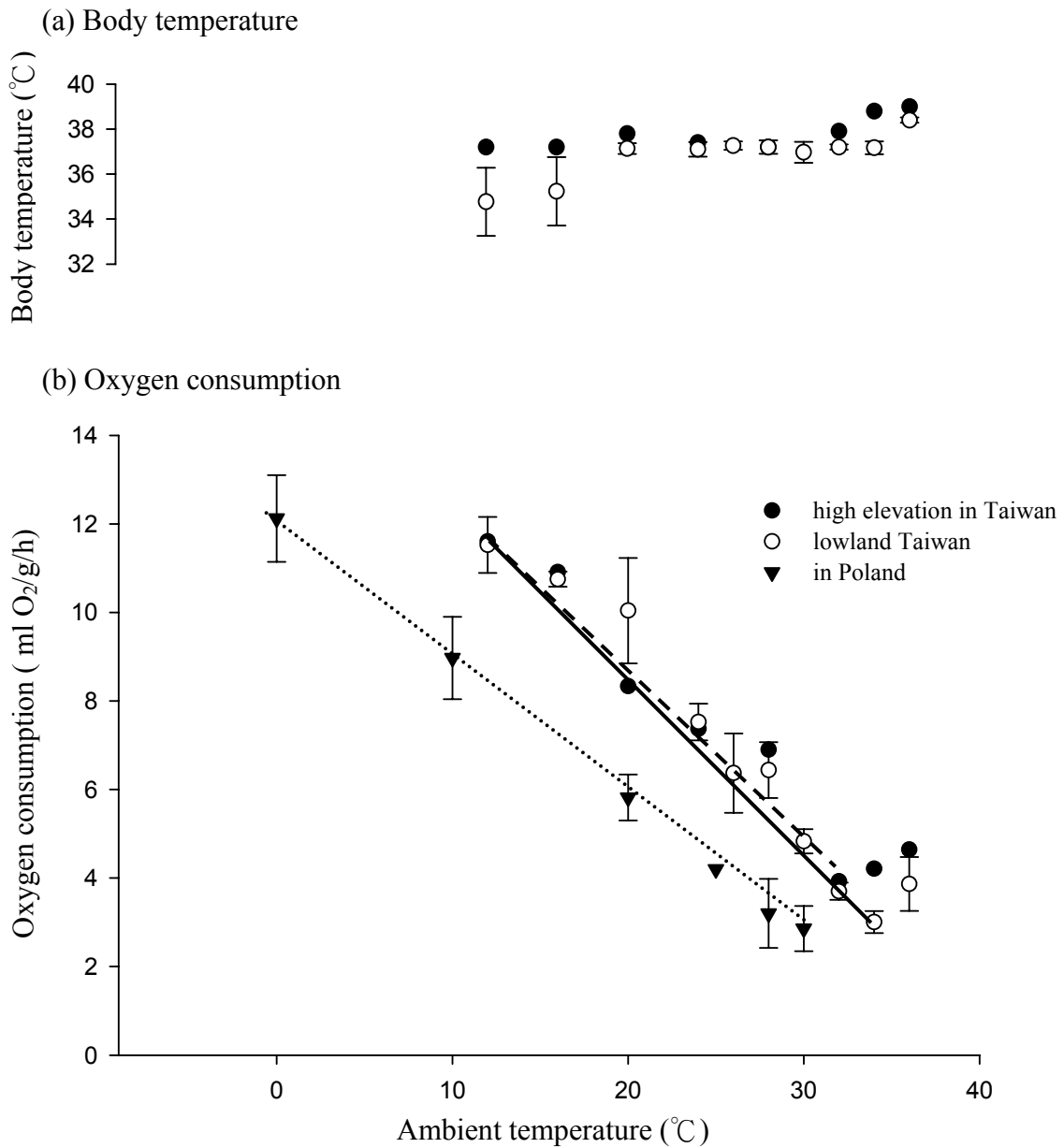
圖十五、杉林溪刺鼠(*Niviventer coxingi*)與裡冷刺鼠在不同環境溫度下之水蒸散熱佔代謝熱之百分比(Mean \pm S.E.)。

Fig. 15. Percent of metabolic heat dissipated by evaporation in *Niviventer coxingi* from Sunlinksea (solid circle, n = 3) and from Lyileng (open circle, n = 6) at different ambient temperatures (Mean \pm S.E.).



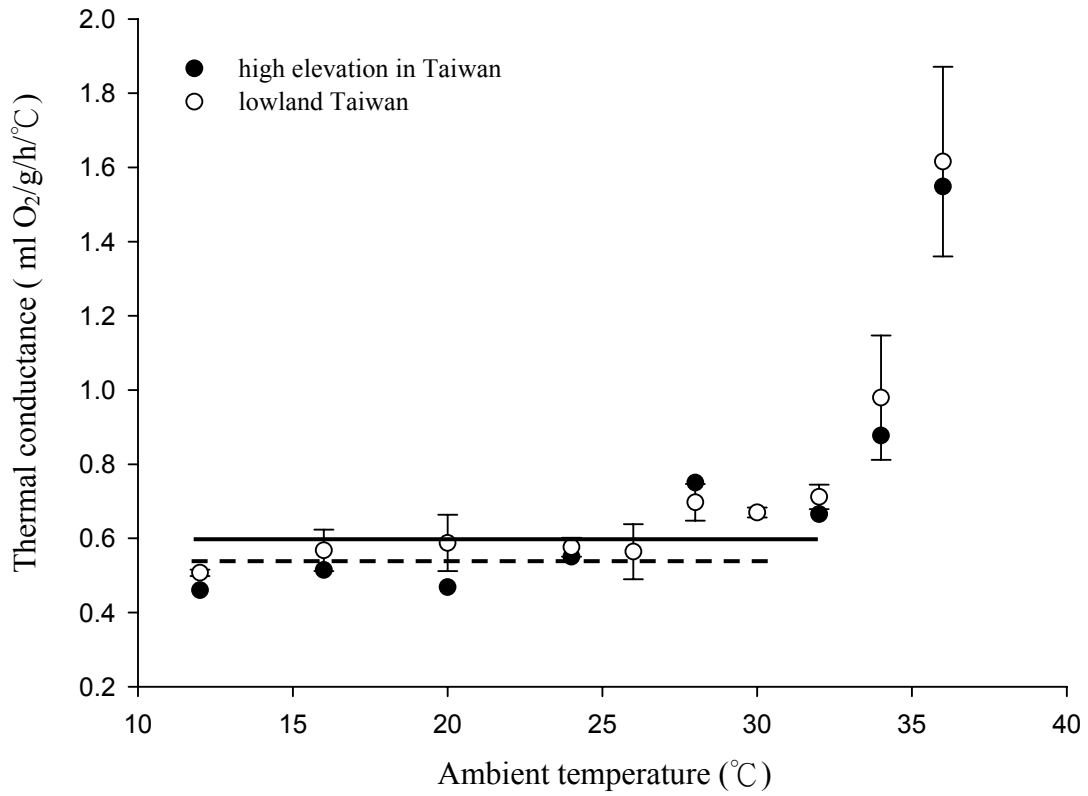
圖十六、台灣平地巢鼠(*Micromys minutus*)在不同環境溫度下之體溫變化 (Mean ± S.E.)。

Fig. 16. Body temperature of the lowland Taiwan *Micromys minutus* (n = 3) at different ambient temperatures (Mean ± S.E.).



圖十七、台灣平地與高山巢鼠(*Micromys minutus*)與波蘭巢鼠(數值引自 Grodziński et al., 1988)在不同環境溫度下之(a)體溫和(b)耗氧量變化(Mean ± S.E.)。

Fig. 17. Body temperature (a) and oxygen consumption (b) of the *Micromys minutus* at high elevation in Taiwan (solid circle, n = 1), lowland Taiwan (open circle, n = 3) and in Poland (triangle, n = 3, from Grodziński et al., 1988) at different ambient temperatures (Mean ± S.E.).



圖十八、台灣高海拔與平地巢鼠(*Micromys minutus*)在不同環境溫度下之溫度傳導率變化。

Fig. 18. Thermal conductance of *Micromys minutus* at high elevation Taiwan (solid circle, n = 1) and in lowland Taiwan (open circle, n = 3) at different ambient temperatures (mean ± S.E.).