

# 哺乳动物的蛰眠: 类型、物种分布与模式

杨明<sup>1</sup> 王德华<sup>2</sup>

(1 沈阳师范大学化学与生命科学学院, 沈阳 110034)

(2 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 100101)

**摘要:** 哺乳动物的蛰眠 (包括冬眠、夏眠和日蛰眠等) 是最具吸引力的生命现象之一, 是动物应对寒冷、食物短缺、干旱等不良环境条件的适应策略之一。冬眠生理学 (生态学) 研究具有重要的理论和实际意义。国际学术界在该领域发展比较迅速, 国内发展相对缓慢。本文从哺乳动物蛰眠的季节和持续时间、蛰眠期间所利用能量的来源和贮存方式、启动蛰眠的信号来源等方面综述了哺乳动物蛰眠的类型; 介绍了蛰眠的哺乳动物物种的系统学分布; 并对温带或北极动物的冬眠和冬眠阵及其各阶段的体温和代谢率变化特征、日温剧烈波动环境下的冬眠特征以及日眠和日眠阵等方面进行了概括介绍, 以期能促进国内相关领域的发展。

**关键词:** 蛰眠; 冬眠; 日蛰眠; 夏眠; 模式

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2011) 02 - 0195 - 10

## Torpor in mammals: types, species and patterns

YANG Ming<sup>1</sup>, WANG Dehua<sup>2</sup>

(1 College of Chemistry and Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

(2 State Key Laboratory on Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China)

**Abstract:** Torpor (including hibernation, aestivation, and daily torpor) in mammals is one of the most attractive physiological phenomena in life science. Some mammal species use torpor to survive harsh environments such as cold, food shortage and drought. Physiological and/or ecological research into torpor of mammals has potential implications in biomedicine in situations such as trauma treatment, organ transplantation and spaceflight. This review briefly introduces several aspects of torpor in mammals: 1) Types of torpor in mammals according to the season and duration of mammalian torpor, the source and storage form of the fuel used in torpor, and the signals initiating torpor. 2) The systematic distribution of the mammal species utilized torpors. 3) The general properties in body temperature and metabolic rate which occur in hibernation and hibernation bouts of mammals in temperate and arctic zone, and in the tropics where the diurnal hibernacula temperatures fluctuate acutely. We also introduce the patterns of other kinds of torpor, such as daily torpor.

**Key words:** Aestivation; Daily torpor; Hibernation; Pattern; Torpor

在动物的系统发育过程中, 哺乳动物和鸟类进化出了高代谢水平、良好的隔热性能以及高度发达的神经体液调节系统, 这使它们可以在较大的环境温度范围内维持高而恒定的体温, 保持身体的活跃状态, 维持各项生理功能的正常进行, 从而摆脱了环境温度的束缚, 不像变温动物那样易受环境条件的限制 (Heldmaier *et al.*, 2004; Malatesta *et al.*, 2007)。恒定体温的维持是以高能量消耗为代价的, 内温动物消耗的能量约为同等个体大小的外温动物在相同温度下的 8 倍 (Else and Hulbert, 1981)。野外条件下, 在温带地区寒冷、干旱的冬

季, 食物数量和质量往往降低, 此时动物面临维持恒定体温的高代谢产热需求与环境中食物资源可利用性减少之间的矛盾, 很多哺乳动物和鸟类会放弃恒温, 而在一天或一年的某段时间内进入一种低体温和低代谢的蛰眠 (Torpor) 状态, 以应对短暂的能量短缺或季节性的能量资源缺乏 (Heldmaier *et al.*, 2004)。

不同物种蛰眠的模式和生理特征变化差异很大 (French, 2008), 这可能与体型、环境温度和能量贮存方式等因素有关 (French, 1985, 1988, 2008; Turbill and Geiser, 2008)。同一物种的不同种群、

同一种群内的不同个体、不同性别和年龄,甚至同一个体在不同时间内其蛰眠的模式也存在差异 (French, 1982, 1988, 1990)。由于这些差异很容易被忽略,所以不论在相关术语的使用还是对蛰眠类型的描述,以及对蛰眠机制的解释等方面都存在很多分歧 (Twente and Twente, 1967; Dmi'el and Schwarz, 1984; Michener, 1992; van Breukelen and Martin, 2002a, b; Hut *et al.*, 2002; Heldmaier *et al.*, 2004; Elvert and Heldmaier, 2005; Gür *et al.*, 2009)。本文以哺乳动物的冬眠为主,系统总结了关于蛰眠的分类、模式及其生理变化等方面的研究进展。

## 1 哺乳动物蛰眠的类型

### 1.1 冬眠、夏眠和日蛰眠

哺乳动物的蛰眠根据发生的季节以及持续时间可划分为3种主要类型,分别为冬眠 (Hibernation)、夏眠 (Estivation) 和日蛰眠 (Daily torpor)。冬眠指活跃状态时体温恒定的一些动物,在冬季 (有时在晚秋或早春) 伴随体温和代谢降低出现的一种昏睡状态,在冬眠状态下体温是受调节的 (IUPS Thermal Commission, 2003)。冬眠在温带或北极的哺乳动物中最常见,近年来的研究发现,热带的哺乳动物也冬眠 (Dausmann *et al.*, 2004, 2005, 2009)。夏眠与冬眠类似,也是指内温动物代谢降低、体温降低而出现的一种长时间昏睡状态,只不过是发生在夏季较干旱和炎热的环境中 (Wilz and Heldmaier, 2000; IUPS Thermal Commission, 2003)。哺乳动物的夏眠并不常见,研究报告相对较少 (Wilz and Heldmaier, 2000; Bieber and Ruf, 2009)。因为冬眠和夏眠的发生均与季节性事件有关,因此两者都属于季节性蛰眠 (Seasonal torpor)。日蛰眠 (本文中简称日眠) 是发生在各个季节中的浅蛰眠,代谢和体温降低幅度较小 (体温低于 $32^{\circ}\text{C}$ ),而且持续时间短于24 h (Wilz and Heldmaier, 2000)。日眠至少发生在鸟类的6个目和哺乳类的9个目中 (Geiser and Ruf, 1995; Geiser, 1998)。有些具有冬眠习性的物种,在某些环境条件下,也表现出夏眠和日眠的特征 (Wilz and Heldmaier, 2000; 孙儒泳, 2001)。日眠多发生在动物面临即时的能量胁迫时,在其每日活动周期的静止时相降低体温,通常是在环境温度较冷或是食物供应缺乏时进入蛰眠,这似乎是一种对即时能量胁迫的兼性 (Facultative) 反应 (French, 2008)。除了上述3种蛰眠类型外,大型食肉目动

物熊类的冬季蛰眠又有其独特的特征,主要表现为不进食、不饮水、不排尿和便,体温比其他冬眠动物高 ( $32^{\circ}\text{C} \sim 33^{\circ}\text{C}$ ),而且在受到干扰时可以随时醒来活动。因此有学者把这种浅冬眠称作冬睡 (Winter sleep) (Nelson *et al.*, 1973; Hissa *et al.*, 1994, 1998)。但也有学者将熊类的冬季蛰眠称为冬眠 (Swenson *et al.*, 2007; Nelson and Robbins, 2010)。

冬眠、夏眠和日眠的差异还表现在蛰眠阵的持续时间、体温降低的程度和代谢抑制的程度等方面 (Heldmaier and Ruf, 1992; Geiser and Ruf, 1995; Wilz and Heldmaier, 2000; Heldmaier *et al.*, 2004)。Geiser 和 Ruf (1995) 对103个物种 (20种鸟类和83种哺乳动物) 的冬眠和日眠的体温和代谢率进行了比较分析,结果显示,冬眠阵的持续时间平均为355.3 h ( $96 \sim 1\ 080$  h),而日眠阵的持续时间平均为11.2 h ( $1.5 \sim 22$  h),在最长的日眠阵和最长的冬眠阵之间存在96 h的间断;冬眠动物深冬眠时的平均最低体温 ( $5.8^{\circ}\text{C}$ ) 低于日眠动物日眠时的平均最低体温 ( $17.4^{\circ}\text{C}$ ),但是冬眠和日眠的最低体温分布是有重叠的 (Geiser and Ruf, 1995)。冬眠动物冬眠时的体温范围在 $-3^{\circ}\text{C} \sim 30^{\circ}\text{C}$ 之间 (Geiser, 2004),大多数冬眠动物的最低体温范围为 $-2.9^{\circ}\text{C} \sim 16^{\circ}\text{C}$ ,温带和北极地区的黄鼠、旱獭等冬眠的体温一般在 $2^{\circ}\text{C} \sim 3^{\circ}\text{C}$ ,热带灵长类动物肥尾鼠狐猴 (*Cheirogaleus medius*) 在树洞中冬眠时,如果树洞隔热性能差,体温可随环境温度变化,在 $12.8^{\circ}\text{C} \sim 34.4^{\circ}\text{C}$ 之间剧烈波动。而大多数日眠动物的每日最低体温范围在 $10^{\circ}\text{C} \sim 30^{\circ}\text{C}$ 之间 (Geiser and Ruf, 1995)。冬眠动物冬眠时的最低代谢率 ( $0.037 \text{ mL O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) 也远低于日眠动物 ( $0.535 \text{ mL O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )。冬眠动物冬眠期间平均代谢率减少为基础代谢率的5.1%,而日眠动物平均代谢率降低为基础代谢率的29.5% (Geiser and Ruf, 1995)。

### 1.2 贮存脂肪和贮存食物的冬眠物种

哺乳动物的季节性蛰眠是对自然界食物资源季节性缺乏的一种适应。这些动物在蛰眠开始前通常要贮存能量。根据蛰眠季节所利用能量的来源和贮存方式,可以分为贮存脂肪的蛰眠动物和贮存食物的蛰眠动物两类 (French, 2008)。前者在蛰眠前于身体内部贮存大量的脂肪,作为蛰眠期间的能源,在蛰眠季节不再取食 (Jameson and Mead, 1964; Galster and Morrison, 1976; Fietz *et al.*,

2003); 后者则是在体外贮存不易腐烂的种子和坚果, 用于蛰眠季节取食, 作为能量来源 (Humphries *et al.*, 2003a, 2003b)。日眠动物通常在两次蛰眠之间进行活动和觅食 (Geiser and Ruf, 1995), 并不贮存食物或脂肪。

贮存脂肪的冬眠物种常见于啮齿动物的 3 个科中: 松鼠科 (如旱獭、黄鼠和草原犬鼠)、跳鼠科 (如蹾鼠、林跳鼠和跳鼠) 和睡鼠科 (如睡鼠) (French, 2008)。此外, 食虫目的刺猬 (*Erinaceus europaeus*) (赵以炳, 1952)、食肉目的棕熊 (*Ursus arctos*) (Nelson *et al.*, 1973; Nelson, 1980; Hissa *et al.*, 1998) 以及灵长类动物肥尾鼠狐猴 (Dausmann *et al.*, 2005) 等, 也以体内贮存的脂肪作为冬眠期间的主要能源。这些动物的共同特点是于夏秋季节在体内存积大量的脂肪, 脂肪的最大贮存量相当于其体重的 40% ~ 50% (Boyer and Barnes, 1999; Humphries *et al.*, 2003a), 脂肪贮存量可能受体脂的反馈信号的控制 (Dark *et al.*, 1984)。以体内贮存的脂肪作为越冬能源的好处是可以减少冬眠季节因为取食、消化、吸收、排泄等行为和生理活动带来的能量消耗, 可以将更多时间用于深冬眠, 同时也可避免贮存的食物被盗或腐烂。但是身体脂肪的贮存量受动物体型大小的限制, 一般不会超过其瘦体重的 2 倍 (Dark, 2005)。贮存脂肪的冬眠物种一般为草食性、杂食性或食虫物种 (Humphries *et al.*, 2003a)。

贮存食物的冬眠物种见于啮齿目的 3 个科中: 松鼠科 (如花鼠)、仓鼠科 (如仓鼠) 和更格卢鼠科 (如囊鼠和更格卢鼠) (French, 2008)。这些物种通常在夏秋之际在巢穴内或洞穴内贮存大量的食物, 供在冬眠季节的阵间觉醒时取食。普遍认为贮存食物的物种比贮存脂肪的物种会积累更多的能量 (Humphries *et al.*, 2003a), 但取食和消化吸收过程需要在阵间产热的恒温状态下实现, 因此贮存食物的冬眠物种冬季总能量消耗会大于贮存脂肪的物种。贮存食物的物种多数是食谷类物种, 其贮存的食物多为营养丰富、不易腐烂、易于保存的种子或坚果类 (Humphries *et al.*, 2003a)。

也有少数贮存脂肪的冬眠动物会在巢穴或洞穴中贮存部分食物, 如在北极黄鼠 (*Spermophilus parryii*)、瑞氏黄鼠 (*Spermophilus richardsoni*) 和哥伦比亚黄鼠 (*Spermophilus columbianus*) 的冬眠场发现有贮存的食物, 但只在雄性中有 (Michener, 1992; French, 2008)。我们在春季 (5 月) 野

外挖洞时也发现雄性达乌尔黄鼠 (*Spermophilus dauricus*) 洞穴内有剩余的玉米种子。雄性丽色黄鼠 (*Spermophilus saturatus*) 可贮存大量的食物, 并在春季打开其洞穴之前消费掉, 因为它们出蛰 (Emergence) 时的体重与其开始蛰眠时几乎一致 (Kenagy *et al.*, 1989, French, 2008)。这部分食物主要是满足出蛰前恒温阶段产热的能量需求, 使得动物可以提早出眠进入产热状态, 有利于性腺的发育和精子发生, 为即将到来的繁殖季节做好准备 (Michener, 1992)。同样, 贮存食物的冬眠动物中, 也有部分体重增加和脂肪积累, 但这些只占其越冬能量消耗的一小部分。

### 1.3 专性蛰眠和兼性蛰眠

根据启动蛰眠的信号来源, 可以将哺乳动物的蛰眠划分为内源节律控制的蛰眠和环境信号启动的蛰眠。前者如刺猬、黄鼠、旱獭、花鼠等物种的季节性冬眠。这些物种在自然条件或实验条件下, 即使食物充足, 甚至环境温度较高 ( $> 20^{\circ}\text{C}$ ) 时, 也会自发地 (Spontaneous) 蛰眠。有研究报道即使在恒温恒黑的实验室条件下, 动物也按照内源的年节律进入蛰眠 (Kondo *et al.*, 2006), 但其自运转的年节律可能短于或长于 365 d。这类由内源节律控制的蛰眠称为专性蛰眠 (Obligatory torpor)。

另一类是环境信号启动的蛰眠。这类物种利用光周期、温度等环境信号作为启动蛰眠的因素, 只有经过特定光照和 (或) 温度的驯化, 才能自发地进入蛰眠, 这类由环境信号启动的蛰眠称为兼性蛰眠 (Facultative torpor)。这通常发生在环境低温大大增加了体温调节的能量消耗时 (Heldmaier and Steinlechner, 1981a, 1981b; Canguilhem *et al.*, 1988)。例如, 由原来的长光照转入短光照和低温驯化, 可以使原仓鼠 (*Cricetus cricetus*) 自发地减少摄食, 进入冬眠 (Canguilhem *et al.*, 1988)。驯化在冬季条件下的黑线毛足鼠 (*Phodopus sungorus*), 对日长的缩短做出反应, 即使喂食充足, 每日也自发地进入蛰眠; 黑线毛足鼠在冬季的日眠似乎是程序化的, 即使环境温度很高也会入眠 (Heldmaier and Steinlechner, 1981b)。日长的改变也影响白足鼠 (*Peromyscus leucopus*) 自发日眠的季节特性 (Lynch *et al.*, 1978), 但是提前冷暴露似乎是白足鼠在冷环境下自发蛰眠必需的条件 (French, 2008)。白足鼠自发蛰眠必需经过 10 月中旬到 12 月中旬寒冷季节的自然驯化 (Gaertner *et al.*, 1973), 在这个关键时间段将鼠移入  $20^{\circ}\text{C} \sim$

22℃和自然光照的环境中,之后在1、2或3月内再返回户外围栏,则动物不能进入蛰眠。但是,前述的20℃~22℃暖温处理如果在12月中旬以后,则整个冬季这些白足鼠都保留自发蛰眠的能力(French,2008)。

还有一些物种,在食物丰富时不蛰眠,只有当食物受限时才蛰眠,这类蛰眠属于食物缺乏诱发的(Induced)蛰眠,这类动物也称嫌性异温动物(Reluctant heterotherms)(French,2008)。前期营养很好的动物通常需要花几天的时间调整才可能蛰眠,如布拉特肥鼠(*Steatomys pratensis*)要经过3d的食物减少,体重降低25%,方可进入蛰眠(Perrin and Richardson,2004)。其他物种如加州刚毛囊鼠(*Chaetodipus californicus*)(Tucker,1966)、金黄刺毛鼠(*Acomys russatus*)(Ehrhardt *et al.*,2005)和白足鼠属动物(Morhardt,1970)等可能在限食的第1d体重就降低并开始蛰眠。随着实验进程,这些鼠都增加蛰眠的深度和(或)蛰眠阵的持续时间,直到其体重稳定在其原始值的70%~90%(French,2008)。只有在食物不足时,黑线毛足鼠和白足鼠在夏季才进入蛰眠(Morhardt,1970; Ruby *et al.*,1993)。可见,嫌性异温动物蛰眠的必要条件是直接的食物限制。

从黑线毛足鼠、白足鼠在不同季节或环境条件下表现的蛰眠可以推测,不论是环境低温和短光照驯化后自发的兼性蛰眠,还是直接的食物限制诱发的嫌性蛰眠,最终决定因素可能都是能量限制。

## 2 蛰眠动物的种类

在现代3个最基本的哺乳动物类群单孔类、有袋类和胎盘类中都存在蛰眠(Carey *et al.*,2003)。在现存的哺乳动物的20个目中,有半数以上的目中有蛰眠的代表物种。其中8个目中有日眠的代表物种,9个目中有冬眠的代表物种。有袋目、啮齿目、灵长目、皮翼目、翼手目和食虫目兼有日眠和冬眠两种蛰眠类型的代表物种(Heldmaier *et al.*,2004)。未发现有蛰眠代表物种的9个目中,只有兔形目和树鼯目体型较小,其余均为中等体型或大型物种。但现在还不清楚兔形目和树鼯目是不具备蛰眠现象,还是尚未检测到(Heldmaier *et al.*,2004)。对于已经灭绝的7个目的动物中,是否具有蛰眠的代表物种,还未见研究报道。现有的研究多数支持蛰眠是一种祖征,是原始特征的再次发生,但在功能上是一种进化适应(Grigg and Beard,2000;王德华等,2009)。

啮齿目是小型哺乳动物中种类最多分布最广的一个类群,French(2008)统计了文献中报道的啮齿目3个亚目7个科19个亚科45个属的具有冬眠和(或)日眠习性的126种啮齿动物,其中30种仅具有日眠的特征,7种兼具冬眠和日眠习性,89种仅具冬眠特征。其中,松鼠科和跳鼠科的物种主要利用冬眠这种蛰眠形式,尤其是黄鼠属的分布遍及亚洲、欧洲和从南墨西哥到北极的北美洲,该属的41个物种中,四分之三以上的物种已经报道具有冬眠习性;睡鼠科、异鼠科和仓鼠科的物种则利用日眠和冬眠两种蛰眠形式;在马岛鼠科和鼠科中仅有少数日眠的物种(French,2008)。事实上,黄鼠属有些物种,除了冬季冬眠外,在干旱的夏季可进行日眠,在降水只限于冬春季的干旱地区,夏眠与冬眠联在一起(孙儒泳,2001),在夏季食物缺乏时也可诱导其蛰眠。啮齿动物中有些物种的蛰眠还没有被研究报道,例如,我们的研究发现黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)在冬季实验室条件下(8℃~15℃,自然光照)能够自发进行日眠。

尽管蛰眠在大型哺乳动物中通常少见,但最近在越冬的偶蹄目赤鹿(*Cervus elaphus*)中也发现了夜间低代谢现象(Arnold *et al.*,2004)。表明哺乳动物中低代谢能力可能是广泛存在的,甚至可能是哺乳动物生理学的一个基本特征(王德华等,2009)。

## 3 蛰眠模式

不同物种以及同一物种在不同条件下表现出的蛰眠模式不同,包括蛰眠季节起止时间、持续时间、蛰眠阵的长度、异温和恒温的时间分配、体温和代谢率降低的幅度等等(Michener,1992; French,1982,1985,2008)。蛰眠模式不仅具有物种差异,而且具有地理种群间的差异甚至是同一种群内性别、年龄之间、个体之间、同一个体不同年份之间的差异(French,1982,1985,1990; Michener,1983)。

### 3.1 温带或北极动物的冬眠与冬眠阵

对于季节性冬眠的物种,生活史的年周期可以分为活跃季节和冬眠季节两大部分。冬眠季节是指在自然环境中,动物从秋季进入冬眠场所即入蛰(Immergence)开始,到春季离开冬眠场所即出蛰(Emergence)为止的整个时期。通常这个冬眠季节可以分成三个阶段,即入蛰后的恒温阶段(Post-immersion euthermia)、异温阶段(Heterothermal period)和出蛰前的恒温阶段(Pre-emergence euth-

ermy) (Michener, 1992; Gür *et al.*, 2009)。异温阶段定义为动物表现出蛰眠阵的阶段, 即从第一次体温降低开始直到最后一次体温恢复为止。入蛰后的恒温阶段是从最后一次在地面出现到第一次体温降低之间的阶段。出蛰前的恒温阶段是最后一次体温恢复到第一次在地面出现之间的阶段 (Michener, 1992)。这需要在野外 (Michener, 1992) 或半自然围栏 (Hut *et al.*, 2002) 的条件下测定, 在实验室的研究中, 由于笼具较小, 很难测定冬眠季节的这两个恒温阶段 (Barnes and Ritter, 1993), 因而关于冬眠模式的室内实验研究多是关注异温阶段的特征。

异温阶段的哺乳动物并不是一直处于低代谢的昏睡状态, 而是每隔几天或几周自发地觉醒一次, 保持短时的常温后再入眠, 这样整个异温阶段被若干自发觉醒和短暂的常温所打断 (Pengelley and Fisher, 1961; Jameson, 1964; Wang, 1973, 1979; French, 1988; Young, 1990; Michener, 1992; Barnes and Ritter, 1993)。由异温阶段的每一个入眠 (Entry)、深冬眠 (Deep hibernation)、觉醒 (Arousal) 和常温产热 (Euthermia) 时相构成的周期为一个冬眠阵 (Hibernation bout) (Heldmaier *et al.*, 2004)。也有人把其中的常温产热阶段称为阵间觉醒 (Interbout arousal) 阶段 (van Breukelen and Martin, 2002a, 2002b) 而划在一个冬眠阵之外, 或者把觉醒和常温产热阶段合称觉醒阶段 (Arousal episode) (Hut *et al.*, 2002)。一个冬眠阵的持续时间通常取决于深冬眠阶段的持续时间, 一般为几天到几周不等, 而入眠、觉醒和阵间的常温产热阶段占的时间都比较短, 其中小型哺乳动物觉醒过程仅需 2~3 h, 而阵间的常温产热阶段持续时间一般小于 24 h。温带和北极的许多冬眠动物, 在冬眠阵开始之前或结束之后, 会有一次或多次的浅蛰眠, 体温降低的幅度较小, 持续时间也短于 1 d, 通常被称为“试降” (Strumwasser, 1959; Hut *et al.*, 2002) 或日眠 (Barnes and Ritter, 1993; French, 2008)。自然环境中冬眠的哺乳动物, 阵间觉醒的频率和阵间的常温产热阶段的持续时间在秋季逐渐下降, 之后维持在相对稳定的最低水平, 并在结束异温阶段之前的一段较短时间内再次升高。而深冬眠阶段的持续时间在秋季的冬眠阵中较短, 之后逐渐加长, 到出眼前的几个冬眠阵中又缩短 (Twente and Twente, 1967; French, 1982; Heldmaier *et al.*, 1993a, 1993b; Ruf and Arnold,

2000)。Twente 和 Twente (1967) 提出把这 3 个阶段分别称为冬眠的秋季阶段、冬季阶段和春季阶段。这种模式可能是受环境温度的影响, 温度降低会引起冬眠阵延长和阵间产热阶段的缩短 (Twente and Twente; 1967; French, 1982; Hut *et al.*, 2002)。

### 3.2 冬眠阵各阶段的体温和代谢率变化特征

近些年来, 随着体温和代谢测定设备的改进, 使冬眠各阶段特征的研究进一步细化和深入。已经在多个物种中通过连续记录体温和代谢率等方式, 研究了冬眠过程中体温和代谢率的变化模式 (Ortmann and Heldmaier, 2000; Buck and Barnes, 2000; Heldmaier *et al.*, 2004)。真兽亚纲、有袋类甚至单孔类动物冬眠中的体温和代谢率变化模式有很多相似之处 (Wang, 1989; Heldmaier *et al.*, 1993a; Grigg and Beard, 2000; Nicol and Andersen, 2000)。

入眠阶段: 代谢率迅速下降, 直至达到蛰眠代谢率 (Torpor metabolic rate, TMR) 的最小值, 代谢率的降低伴随着体温的迅速下降, 体温持续地呈指数下降直至深冬眠。Elvert 和 Heldmaier (2005) 对睡鼠 (*Glis glis*) 入眠过程中的心率、呼吸频率、耗氧量 (代谢率) 和 CO<sub>2</sub> 产生的量进行了检测, 并分析了在不同环境温度下这些参数之间的时间关系, 他们把入眠过程分成蛰眠前的静止 (Resting phase prior to torpor)、预蛰眠调整 (Pre-torpor adjustments)、降低 (Reduction) 和稳定状态 (Steady state) 4 个阶段 (Elvert and Heldmaier, 2005)。睡鼠在蛰眠前的静止期体温、代谢、心率和呼吸与活跃季节的静止状态相似, 并且, 随着环境温度的降低, 代谢率、心率和呼吸频率增加; 而在预蛰眠期则表现出肺通气、代谢率和心率的增加, 表明蛰眠状态是由近 1 h 的代谢活力增强所启动的; 紧随其后的是肺通气、代谢率和心动速率的急速下降, 并远在体温下降完成之前就达到最小值 (Elvert and Heldmaier, 2005)。这些结果表明入眠是由呼吸、心率和代谢的主动抑制引起的 (Elvert and Heldmaier, 2005)。这之前关于旱獭和黄鼠的几项研究显示, 入眠过程中代谢率的减少比体温降低的发展过程快很多, 也表明这是一个不依赖温度的代谢率抑制 (Lyman, 1958; Heldmaier *et al.*, 1993b; Ortmann and Heldmaier, 2000; Heldmaier *et al.*, 2004)。但是, 一旦入眠过程启动, 入眠的速率 (体温降低的速率) 就由物理因素决定 (Nicol and Andersen, 2007)。因此, 入眠过程所需的时间

与体型大小和环境温度有关。

**深冬眠阶段:** 代谢率和体温维持低水平, 深冬眠的代谢率一般可降低到常温时静止代谢率的1%~10% (Geiser and Ruf, 1995; Wang and Lee, 2000; Heldmaier *et al.*, 2004)。针鼹 (*Tachyglossus aculeatus*) 和黑熊 (*Ursus americanus*) 等冬眠期间的代谢率一般降至基础代谢率的20%左右 (Geiser and Ruf, 1995)。深冬眠的体温一般保持在比环境温度高1°C~3°C (Geiser and Kenagy, 1988; Barnes and Ritter, 1993; Heldmaier *et al.*, 1993b; Buck and Barnes, 2000; Heldmaier *et al.*, 2004), 在一定的环境温度范围内, 动物体温会随着环境温度的变化而变化, 表现出温度随变 (Thermo-conforming) 现象 (Geiser and Kenagy, 1988; Geiser, 1988; Geiser, 2004; Luis and Hudson, 2006)。这也导致野外变温的自然环境下与实验室中恒定温度条件下记录到的异温阶段的体温模式存在差异 (Gür *et al.*, 2009)。但是, 不论在野外还是实验室, 当体温低于某一临界值, 代谢率将增加或动物被唤醒 (Geiser, 2004; Nicol and Andersen, 2007)。已有的研究表明, 温带或北极动物在深冬眠过程中体温可降到0°C以下, 如冬眠中的刺猬体温低至-1.8°C (Chao and Yeh, 1950a; 赵以炳, 1952); 北极黄鼠冬眠的最低体温可达-2.9°C (Barnes, 1989), 这是目前记录到的哺乳动物冬眠中的最低体温。但深冬眠的动物代谢率偶尔会出现短暂的上升, 这种代谢率的上升伴随着体温的小幅上调, 有学者认为这是体温调节产热的小幅上调, 以减少低体温的发展 (Heldmaier *et al.*, 2004)。但我们对达乌尔黄鼠冬眠时的体温记录发现, 深冬眠阶段体温的短暂上升多是与环境温度的变化有关。对文献 (Gür *et al.*, 2009) 的分析也发现, 实验室条件下冬眠动物短暂的体温上升往往在不同个体间同时发生, 暗示了这可能是环境条件干扰的结果。深冬眠阶段动物的心率和呼吸频率都会降到很低, 有些动物还会出现周期性阵呼吸和相继的长时间呼吸暂停, 在刺猬中呼吸暂停最长可达65 min (Chao and Yeh, 1950b; 赵以炳, 1952)。

**觉醒:** 是深冬眠状态的终止, 觉醒过程中, 冬眠动物短时间 (2~3 h) 内会暴发最大产热, 将体温上升到正常水平。这个过程中代谢率 (耗氧量) 快速增加, 体温达到常温水平, 耗氧量达到峰值, 然后耗氧量开始下降并稳定在维持体温恒定的水平 (Dmi'el and Schwarz, 1984), 从而进入常温产热

阶段 (Dmi'el and Schwarz, 1984; Heldmaier *et al.*, 2004)。冬眠的大耳猬 (*Hemiechinus auritus*) 和刺猬觉醒阶段耗氧量的峰值约为常温产热阶段的1.5倍 (Dmi'el and Schwarz, 1984)。冬眠中的北极黄鼠在0°C~-16°C的环境下, 体温保持相对稳定, TMR随体温与环境温度差的增加而成比例地增加; 在0°C~20°C的环境温度范围内, 体温随环境温度而增加, 但体温在0°C~12°C的温度范围内变动时TMR并无明显改变, 表明这是一种不依赖温度的代谢抑制。事实上, 动物通常选择可以不改变代谢率而使自己处于温度随变状态的环境温度冬眠 (Nicol and Andersen, 2007), 在这样的环境温度下冬眠的代谢率最小, 消耗的能源物质是脂类, 且可以维持最长的冬眠阵 (Buck and Barnes, 2000)。

### 3.3 日温剧烈波动环境下的冬眠

直到最近人们才认识到, 冬眠不仅限于生活在温带或北极地区的动物, 热带动物也冬眠 (Fietz *et al.*, 2003; Carey *et al.*, 2003; Dausmann *et al.*, 2004, 2005, 2009; Heldmaier *et al.*, 2004; Lovegrove and Génin 2008; Schmid and Kappeler, 1998; Kobbe and Dausmann, 2009)。热带动物与温带和北极的动物经历的气候条件截然不同。热带环境温度 ( $T_a$ ) 一般都比温带高, 最低  $T_a$  很少下降到5°C以下 (Lovegrove, 2003; Dausmann *et al.*, 2005)。温带和北极的动物通常以地下的深洞穴为冬眠场, 冬眠场的温度低而稳定。与此相反, 有些热带动物利用隔热能力较差的隐蔽所如树洞作为冬眠场, 冬眠过程中冬眠场的温度经历剧烈的日波动, 其冬眠模式与温带和北极动物有很大的差异。冷气候环境下的冬眠模式, 不能直接适用于温和气候条件 (Turbill and Geiser, 2008)。

生活于马达加斯加的灵长类动物肥尾鼠狐猴将树洞作为冬眠场, 树洞的隔热特征对其冬眠体温模式和代谢率有决定性的影响。隔热性差的树洞内温度随环境温度而变化, 在这样的树洞里冬眠的肥尾鼠狐猴, 体温每天都随树洞温度而剧烈波动, 每日最高体温可达30°C以上, 最大波动幅度可达24.9°C (10.6°C~35.5°C), 代谢率也显示出较大的日波动 (20.9~97.9 mL $O_2$ /h, 与体温平行变化) (Dausmann *et al.*, 2005)。在这种条件下, 狐猴体温保持被动的类似于外温动物的温度随变特征, 在持续记录的两个多月时间内, 不显示周期性觉醒的冬眠阵 (Dausmann *et al.*, 2005, 2009)。冬眠的体温和代谢变化模式是由周期性的每日升降两

项组成, 其中体温和代谢上升相(复温)用时约 9 h, 而下降相(冷却)用时约 15 h (Dausmann *et al.*, 2005, 2009)。而隔热性好的大树洞里温度的日波动幅度很小, 体温只在 25℃ 左右波动几度(最高体温 < 30℃), 这些狐猴每隔 5 ~ 15 d 规律性地觉醒到常温状态, 觉醒时体温为 36℃ 左右 (Dausmann *et al.*, 2009)。这些自发性觉醒的发生证实冬眠中体温调节能力持续存在 (Dausmann *et al.*, 2005)。如果将在隔热性差的树洞中冬眠的狐猴人为转移到隔热性好的树洞中, 其体温也马上从每日剧烈波动的模式转为有周期性觉醒的模式 (Dausmann *et al.*, 2005), 因此 Dausmann 等 (2009) 认为, 冬眠中只要体温日波动的最高值超过 30℃, 狐猴就可以长时间保持被动的体温调节, 而不需要阵间觉醒。这是对以前认为所有冬眠动物都必须周期性觉醒观点的挑战。

生活于澳大利亚东南部的小长耳蝠 (*Nyctophilus geoffroyi*) 和古氏长耳蝠 (*N. gouldi*) 冬季栖居在朝北向阳面片状剥落的树皮下或浅树洞中冬眠 (Turbill and Geiser, 2008), 体温随环境温度的波动而波动, 皮肤温度每日从 2℃ 被动复温到 15℃ 至 20℃, 而且动物表现出持续多天的冬眠阵, 最长可持续 15 d (Turbill and Geiser, 2008)。

### 3.4 日眠与日眠阵

一些小型哺乳类可以利用昼夜节律的静止时期进行几个小时的低代谢、低体温的日眠, 代替冬眠。一个日眠阵通常要经历与冬眠阵同样的序列事件, 即入眠、深蛰眠的维持、觉醒以及恢复到常温产热的状态 (Heldmaier *et al.*, 2004)。例如, 在环境温度为 13℃ 条件下, 黑线毛足鼠在白天静止时相进入蛰眠状态, 代谢率降到夜间产热阶段的 1/4。体温从 34.2℃ 降低到接近深蛰眠末段的 17.9℃。深蛰眠维持大约 9 h。深蛰眠被觉醒所中止, 在 30 min 内其体温升高到常温产热的水平 (Heldmaier *et al.*, 2004)。黑线毛足鼠日眠期间代谢和体温降低的程度没有冬眠物种冬眠期间降低的显著 (Geiser and Ruf, 1995)。然而, 睡鼠或象鼯 (*Elephantulus myurus*, *E. rozeti*), 日眠期的代谢率可以下降到与冬眠的最小代谢率一样低, 体温也可以低至 5℃ (Lovegrove *et al.*, 1999, 2001; Wilz and Heldmaier, 2000)。目前认为, 日眠、夏眠和冬眠的生理机制是非常相似的, 都表现出代谢速率、心率、呼吸速率和体温的降低, 而且在蛰眠状态维持对体温调节的控制。这些证据表明它们都是基于一个普遍的生理抑制模式 (Heldmaier and Ruf, 1992; Geiser and Ruf, 1995; Wilz and Heldmaier, 2000)。

个普遍的生理抑制模式 (Heldmaier and Ruf, 1992; Geiser and Ruf, 1995; Wilz and Heldmaier, 2000)。

### 3.5 蛰眠模式的种内差异

蛰眠模式的性别差异已经在饲养的金背黄鼠 (*S. lateralis*) (Pengelley and Fisher, 1961)、拜氏黄鼠 (*S. beldingi*) (French, 1982)、自由生活的哥伦比亚黄鼠 (Young, 1990)、瑞氏黄鼠 (Michener, 1983, 1992)、倭狐猴 (*Microcebus murinus*) (Schmid and Kappeler, 1998)、达乌尔黄鼠 (王有等, 2009) 中有研究报道。其中很多物种雄性冬眠季节的持续时间短于雌性, 异温阶段持续时间及其在整个冬眠季节中所占的比例相对较小, 冬眠阵的持续时间较短, 而阵间觉醒的持续时间较长, 雄性出蛰前的恒温阶段长于雌性 (Michener, 1992), 出蛰时间早于雌性 (Michener, 1983) 等等。而倭狐猴的雄性甚至在交配季节前的整个干冷季节都保持活跃, 而多数成年雌性进行几个月的冬眠 (Schmid and Kappeler, 1998)。这与不同性别个体的繁殖对策和生活史对策有关。

蛰眠模式的年龄差异也在瑞氏黄鼠 (Michener, 1992)、黄腹旱獭 (French, 1990) 等物种中有研究报道。瑞氏黄鼠亚成年个体由于入蛰时间晚, 其冬眠季节短于成年个体 (Michener, 1992)。此外, 在拜氏黄鼠中, 没有食物时体重较大的雄性自发地终止蛰眠, 而较小的非繁殖雄性 (当年生) 并不终止冬眠, 只是缩短春季的冬眠阵, 每 3、4 天觉醒一次直到提供食物或饿死 (French, 1982)。春季觉醒频率和常温产热时间的增加, 是增加对环境评估的一种适应 (French, 1982)。冬眠模式中常温产热程度的差异是可利用能量 (体内贮存的脂肪) 与能量需求 (频繁觉醒以尽早准确确定出蛰时间, 此时能量利用加速) 之间平衡的结果 (French, 1982)。

蛰眠在哺乳动物中广泛存在。对自然界蛰眠物种的类型与模式的研究可加深我们对动物适应环境机理的了解, 也为低温生物学的生物医学应用奠定基础。

### 参考文献:

- Arnold W, Ruf T, Reimoser S, Tataruch F, Onderschka K, Schober F. 2004. Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy of red deer (*Cervus elaphus*). *Am J Physiol*, **286**: R174 - R181.
- Barnes B M. 1989. Freeze avoidance in a mammal: body temperatures below 0°C in an arctic hibernator. *Science*, **244**: 1593 - 1595.
- Barnes B M, Ritter D. 1993. Patterns of body temperature change in hi-

- berminating arctic ground squirrels. In: Carey C, Florant G L, Wunder B A, Horwitz B eds. *Life in the Cold*. Boulder: Westview Press, 119 – 130.
- Bieber C, Ruf T. 2009. Summer dormancy in edible dormice (*Glis glis*) without energetic constraints. *Naturwissenschaften*, **96** (1): 165 – 171.
- Boyer B B, Barnes B M. 1999. Molecular and metabolic aspects of mammalian hibernation. *Bio Science*, **49** (9): 713 – 724.
- Buck C L, Barnes B M. 2000. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator. *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol*, **279**: R255 – R262.
- Canguilhem B, Vaultier J-P, Pévet P, Coumaros G, Masson-Pévet M, Bentz I. 1988. Photoperiodic regulation of body mass, food intake, hibernation, and reproduction in intact and castrated male European hamsters, *Cricetus cricetus*. *J Comp Physiol A*, **163**: 549 – 557.
- Carey H V, Andrews M T, Martin S L. 2003. Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature. *Physiol Rev*, **83**: 1153 – 1181.
- Chao I, Yeh C J. 1950a. Hibernation of the hedgehog I. Body temperature regulation. *Chin J Physiol*, **17**: 343 – 378.
- Chao I, Yeh C J. 1950b. Hibernation of the hedgehog II. Respiratory patterns. *Chin J Physiol*, **17**: 379 – 390.
- Dark J, Forger N G, Zucker I. 1984. Rapid recovery of body mass after surgical removal of adipose tissue in ground squirrels. *Proc Natl Acad Sci USA*, **81**: 2270 – 2272.
- Dark J. 2005. Annual lipid cycles in hibernators: integration of physiology and behavior. *Annual Review of Nutrition*, **25**: (1) 469 – 497.
- Dausmann K H, Glos J, Ganzhorn J U, Heldmaier G. 2004. Physiology: hibernation in a tropical primate. *Nature*, **429**: 825 – 826.
- Dausmann K H, Glos J, Ganzhorn J U, Heldmaier G. 2005. Hibernation in the tropics: lessons from a primate. *J Comp Physiol B*, **175**: 147 – 155.
- Dausmann K H, Glos J, Heldmaier G. 2009. Energetics of tropical hibernation. *J Comp Physiol B*, **179**: 345 – 357.
- Dmi'el R, Schwarz M. 1984. Hibernation patterns and energy expenditure in hedgehogs from semi-arid and temperate habitats. *J Comp Physiol B*, **155**: 117 – 123.
- Ehrhardt N, Heldmaier G, Exner C. 2005. Adaptive mechanisms during food restriction in *Acomys russatus*: the use of torpor for desert survival. *J Comp Physiol B*, **175**: 193 – 200.
- Elvert R, Heldmaier G. 2005. Cardiorespiratory and metabolic reactions during entrance into torpor in dormice, *Glis glis*. *The Journal of Experimental Biology*, **208**: 1373 – 1383.
- Else P L, Hulbert A J. 1981. Comparison of the “mammal machine” and the “reptile machine”: energy production. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, **240**: R3 – R9.
- Fietz J, Tataruch F, Dausmann K H, Ganzhorn J U. 2003. White adipose tissue composition in the free-ranging fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*; Primates), a tropical hibernator. *J Comp Physiol B*, **173**: 1 – 10.
- French A R. 1982. Intraspecific differences in the pattern of hibernation in the ground squirrel *Spermophilus beldingi*. *J Comp Physiol*, **148**: 83 – 91.
- French A R. 1988. The patterns of mammalian hibernation. *American Scientist*, **76**: 569 – 575.
- French A R. 1985. Allometries of the durations of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: a test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature. *J Comp Physiol B*, **156**: 13 – 19.
- French A R. 2008. Patterns of heterothermy in rodents. In: Lovegrove B G, McKechnie A E eds. *Hypometabolism in animals: Torpor, Hibernation and Cryobiology*. University of KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg, 227 – 352.
- French A R. 1990. Age-class differences in the pattern of hibernation in yellow-bellied marmots, *Marmota flaviventris*. *Oecologia*, **82**: 93 – 96.
- Galster W, Morrison P. 1976. Seasonal changes in body composition of the arctic ground squirrel *Citellus undulates*. *Canadian Journal of Zoology*, **54**: 74 – 78.
- Gaertner R A, Hart J S, Orest Z R. 1973. Seasonal spontaneous torpor in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Comp Biochem Physiol*, **45A**: 169 – 181.
- Geiser F. 2004. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu Rev Physiol*, **66**: 239 – 274.
- Geiser F. 1988. Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? *J Comp Physiol B*, **158**: 25 – 37.
- Geiser F. 1998. Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals: importance of body size. *Clin Exp Pharmacol Physiol*, **25**: 736 – 740.
- Geiser F, Ruf T. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology*, **68** (6): 935 – 966.
- Geiser F, Kenagy G J. 1988. Torpor duration in relation to temperature and metabolism in hibernating ground squirrels. *Physiological Zoology*, **61**: 442 – 449.
- Grigg G, Beard L. 2000. Hibernation by echidnas in mild climates: hints about the evolution of endothermy. In: Heldmaier G, Klingenspor Martin eds. *Life in the Cold: Eleventh International Hibernation Symposium*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 5 – 19.
- Gür M K, Refinetti R, Gür H. 2009. Daily rhythmicity and hibernation in the Anatolian ground squirrel under natural and laboratory conditions. *J Comp Physiol B*, **179**: 155 – 164.
- Heldmaier G, Ruf T. 1992. Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *J Comp Physiol B*, **162**: 696 – 706.
- Heldmaier G, Ortman S, Körtner G. 1993a. Energy requirement of hibernating alpine marmots. In: Carey C, Florant G L, Wunder B A, Horwitz B eds. *Life in the Cold—Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms*. Boulder: Westview Press, 175 – 183.
- Heldmaier G, Ortman S, Elvert R. 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respiratory Physiol-*



- ogy & Neurobiology, **141**: 317 – 329.
- Heldmaier G, Steiger R, Ruf T. 1993b. Suppression of metabolic rate in hibernation. In: Carey C, Florant G L, Wunder B A, Horwitz B eds. Life in the Cold—Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms. Boulder: Westview Press, 545 – 548.
- Heldmaier G, Steinlechner S. 1981a. Seasonal pattern and energetics of short daily torpor in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *Oecologia*, **48**: 265 – 270.
- Heldmaier G, Steinlechner S. 1981b. Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*), living in natural photoperiod. *J Comp Physiol*, **142**: 429 – 437.
- Hissa R, Siekkinen J, Hohtola E, Saarela S, Hakala A, Pudas J. 1994. Seasonal patterns in the physiology of the European brown bear (*Ursus arctos arctos*) in Finland. *Comp Biochem Physiol A*, **109**: 781 – 791.
- Hissa R, Hohtola E, Tuomala-Saramäki T, Laine T, Kallio H. 1998. Seasonal changes in fatty acids and leptin contents in the plasma of the European brown bear (*Ursus arctos arctos*). *Ann Zool Fennici*, **35**: 215 – 224.
- Humphries M M, Thomas D W, Kramer D L. 2003a. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, **76** (2): 165 – 179.
- Humphries M M, Thomas D W, Kramer D L. 2003b. The role of energy availability in mammalian hibernation: an experimental test in free-ranging eastern chipmunks. *Physiological and Biochemical Zoology*, **76** (2): 180 – 186.
- Hut R A, Barnes B M, Daan S. 2002. Body temperature patterns before, during and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel. *J Comp Physiol B*, **172**: 47 – 58.
- IUPS Thermal Commission. 2003. Glossary of terms for thermal physiology (third edition). *Journal of Thermal Biology*, **28**: 75 – 106.
- Jameson E W Jr. 1964. Patterns of hibernation of captive *Citellus lateralis* and *Eutamias speciosus*. *J Mammal*, **45**: 455 – 460.
- Jameson E W J, Mead R A. 1964. Seasonal changes in body fat, water and basic weight in *Citellus lateralis*, *Eutamias speciosus* and *E. amoenus*. *Journal of Mammalogy*, **45** (3): 359 – 365.
- Kenagy G J, Sharbaugh S M, Nagy K A. 1989. Annual cycle of energy and time expenditure in a golden mantled ground squirrel population. *Oecologia*, **78**: 269 – 282.
- Kobbe S, Dausmann K H. 2009. Hibernation in Malagasy mouse lemurs as a strategy to counter environmental challenge. *Naturwissenschaften*, **96**: 1221 – 1227.
- Kondo N, Sekijima T, Kondo J, Takamatsu N, Tohya K, Ohtsu T. 2006. Circannual control of hibernation by HP complex in the brain. *Cell*, **125**: 161 – 172.
- Luis A D, Hudson P J. 2006. Hibernation patterns in mammals: a role for bacterial growth? *Functional Ecology*, **20**: 471 – 477.
- Lovegrove B G. 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *J Comp Physiol B*, **173**: 87 – 112.
- Lovegrove B G, Lawes M J, Roxburgh L. 1999. Confirmation of pleisomorphic daily torpor in mammals: the rounded-eared elephant shrew *Macroscelides proboscideus*. *J Comp Physiol B*, **169**: 453 – 460.
- Lovegrove B G, Génin F. 2008. Torpor and hibernation in a basal placental mammal, the Lesser Hedgehog Tenrec *Echinops telfairi*. *J Comp Physiol B*, **178**: 691 – 698.
- Lovegrove B G, Raman J, Perrin M R. 2001. Heterothermy in elephant shrews, *Elephantulus* spp. (Macroscelidea): daily torpor or hibernation? *J Comp Physiol B*, **171**: 1 – 10.
- Lyman C P. 1958. Oxygen consumption, body temperature and heart rate of woodchucks entering hibernation. *Am J Physiol*, **194**: 83 – 91.
- Lynch G R, White S E, Grundle R, Berger M S. 1978. Effects of photoperiod, melatonin administration, and thyroid block on spontaneous daily torpor and temperature regulation in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *J Comp Physiol*, **125B**: 157 – 163.
- Malatesta M, Biggiogera M, Zancanaro C. 2007. Hypometabolic induced state: a potential tool in biomedicine and space exploration. *Rev Environ Sci Biotechnol*, **6**: 47 – 60.
- Michener G R. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females? *Behav Ecol Sociobiol*, **14**: 29 – 38.
- Michener G R. 1992. Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula. *Oecologia*, **89** (3): 397 – 406.
- Morhardt J E. 1970. Body temperature of white-footed mice (*Peromyscus* sp.) during daily torpor. *Comp Biochem Physiol*, **33**: 423 – 439.
- Nelson O L, Robbins C T. 2010. Cardiac function adaptations in hibernating grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*). *J Comp Physiol B*, **180**: 465 – 473.
- Nelson R A. 1980. Protein and fat metabolism in hibernating bears. *Fed Proc*, **39**: 2955 – 2958.
- Nelson R A, Wahner H W, Jones J D, Ellefson R D, Zollman P E. 1973. Metabolism of bears before, during, and after winter sleep. *Am J Physiol*, **224**: 491 – 496.
- Nicol S C, Andersen N A. 2000. Patterns of hibernation of echidnas in Tasmania. In: Heldmaier G, Klingenspor Martin eds. Life in the Cold: Eleventh International Hibernation Symposium. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 21 – 28.
- Nicol S C, Andersen N A. 2007. Cooling rates and body temperature regulation of hibernating echidnas (*Tachyglossus aculeatus*). *The Journal of Experimental Biology*, **210**: 586 – 592.
- Ortmann S, Heldmaier G. 2000. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating alpine marmots (*Marmota marmota*). *Am J Physiol*, **278**, R698 – R704.
- Pengelley E T, Fisher K C. 1961. Rhythmical arousal from hibernation in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis tescorum*. *Can J Zool*, **39**: 105 – 120.
- Perrin M R, Richardson E J. 2004. Factors affecting the induction of torpor and body mass in the fat mouse *Steatomys pratensis*. *Journal of Thermal Biology*, **29**: 133 – 139.
- Ruby N F, Nelson R J, Licht P, Zucker I. 1993. Prolactin and testosterone inhibit torpor in Siberian hamsters. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, **264**: R123 – R128.

- Ruf T , Arnold W. 2000. Mechanisms of social thermoregulation in hibernating alpine marmots. In: Heldmaier G , Klingenspor M eds. Life in the Cold. Heidelberg: Springer Verlag , 81 - 94.
- Schmid J , Kappeler P M. 1998. Fluctuating sexual dimorphism and differential hibernation by sex in a primate , the grey mouse lemur (*Micromys murinus*) . *Behavioral Ecology and Sociobiology* , **43**: 125 - 132.
- Strumwasser F. 1959. Factors in the pattern , timing and predictability of hibernation in the squirrel , *Citellus beecheyi*. *Am J Physiol* , **196**: 8 - 14.
- Sun R Y. 2001. Principle of Animal Ecology ( 3rd ed) . Beijing: Beijing Normal University Press , 60. ( in Chinese)
- Swenson J E , Adami M , Huber D. 2007. Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. *Oecologia* , **153**: 37 - 47.
- Tucker V A. 1966. Diurnal torpor and its relation to food consumption and weight changes in the California pocket mouse *Perognathus californicus*. *Ecology* , **47**: 245 - 252.
- Turbill C , Geiser F. 2008. Hibernation by tree-roosting bats. *J Comp Physiol B* , **178**: 597 - 605.
- Twente J W , Twente J A. 1967. Seasonal variation in the hibernating behavior of *Citellus lateralis*. In: Fisher K C , Dawe A W , Lyman C P , Schonbaum E , South F E eds. Mammalian hibernation III. Edinburgh: Oliver and Boyd , 47 - 63.
- van Breukelen F , Martin S L. 2002a. Reversible depression of transcription during hibernation. *J Comp Physiol B* , **172**: 355 - 361.
- van Breukelen F , Martin S L , 2002b. Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses? *J Appl Physiol* , **92**: 2640 - 2647.
- Wang D H , Yang M , Liu Q S , Zhang Z Q , Zhang X Y , Chi Q S , Xu D L. 2009. Physiological ecology in small mammals and evolutionary theory. *Acta Theriologica Sinica* , **29** ( 4) : 343 - 351. ( in Chinese)
- Wang L C H. 1973. Radiotelemetric study of hibernation under natural and laboratory conditions. *Am J Physiol* , **224**: 673 - 677.
- Wang L C H. 1979. Time patterns and metabolic rates of natural torpor in the Richardson' s ground squirrel. *Can J Zool* , **57**: 149 - 155.
- Wang L C H. 1989. Ecological , physiological and biochemical aspects of torpor in mammals and birds. In: Wang L C H ed. Comparative and Environmental Physiology. 4: Animal Adaptation to Cold. Berlin: Springer-Verlag , 361 - 401.
- Wang L C H , Lee T F. 2000. Perspectives on metabolic suppression during mammalian hibernation and daily torpor. In: Heldmaier G , Klingenspor M eds. Life in the Cold. Berlin: Springer-Verlag , 149 - 158.
- Wang Y , Yuan L L , Peng X , Wang Y , Yang M. 2009. Experimental study on hibernation patterns in different ages and sexes of Daurian ground squirrel (*Spermophilus dauricus*) . *Journal of Shenyang Normal University* ( Natural Science Edition) , **27** ( 3) : 351 - 355 ( in Chinese) .
- Wilz M , Heldmaier G. 2000. Comparison of hibernation , estivation and daily torpor in the edible dormouse , *Glis glis*. *Journal of Comparative Physiology B* , **170**: 511 - 521.
- Young P J. 1990. Hibernating patterns of free-ranging Columbian ground squirrels. *Oecologia* , **83**: 504 - 511.
- Zhao Y B. 1952. Hibernation of the hedgehog and body temperature regulation. *Journal of Physiology* , **1** ( 1) : 35 - 61. ( in Chinese)
- 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 with 进化思想. 兽类学报, **29** ( 4) : 343 - 351.
- 王有, 袁丽丽, 彭霞, 王勇, 杨明. 2009. 达乌尔黄鼠冬眠模式年龄性别差异的实验研究. 沈阳师范大学学报 ( 自然科学版) , **27** ( 3) : 351 - 355.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理 ( 第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 60.
- 赵以炳. 1952. 冬眠生理: 刺猬的冬眠与体温调节. 生理学杂志, **1** ( 1) : 35 - 61.