

冬眠黄鼠代谢、循环、呼吸系统的变化

曾绍祥 李端仁 林统先 李梦华

邹积凭 宋晓崴

(天津师范大学生物系)

摘 要

本文主要讨论冬眠达乌尔黄鼠的生理生态特征。静止代谢以闭路系统呼吸计测定。心电图以XDH-3型心电图仪记录。

1. 冬眠期与活动期黄鼠的耗氧量与环境温度间的关系均呈负相关(表1、图1)。活动期平均每日能量消耗为64.87卡/克,冬眠期则大大降低,仅为0.92卡/克。

2. 冬眠期白血球(2427.80个/立方毫米)仅为活动期(6,304.30个/立方毫米)的38.5%;而冬眠期红血球(707.80个/立方毫米)却增加12.7%。

3. 冬眠黄鼠呈现周期性呼吸模式,并常出现Cheyne-Stokes呼吸,每次呼吸暂停时间平均为3—10分钟。

4. 冬眠黄鼠心脏活动不规律,心率低,冬眠期平均心率为5.55次/分。

冬眠是各种动物类型在进化过程中所形成的生物学现象。它们放松与严寒、断粮等恶劣的环境抗争,从而形成一种独特的和有意义的适应,使多数物种能渡过生命的不良时期,以利于生存和繁衍种族的目的。

达乌尔黄鼠(*Citellus dauricus*) (以下简称黄鼠)在我国分布很广,既为卫生鼠害,亦为农、牧业主要害鼠之一,弄清其生态生理特点,对控制黄鼠的危害具有一定理论和应用意义。

对不同种类黄鼠的生理生态变化,国外已有不少报道,在基础代谢方面有 Биби́ков (1956); Lyman, (1958, 1982); Hudson, *et al.*, (1973); Telerent, *et al.*, (1978); Wang (1972, 1979); Barbara, *et al.*, (1981)。在呼吸方面有 Lyman, (1955); Landau, *et al.*, (1958); Galster, *et al.*, (1970); Cherniack, *et al.*, (1979); Steffen, *et al.*, (1982)。在循环方面有 Dawe, *et al.*, (1955); Wells, (1971); Maian, *et al.*, (1973)。而有关我国达乌尔黄鼠冬眠生态生理的系统研究,尚缺乏报道。本文就黄鼠在室内自然冬眠情况下的一些生态生理指标的变化,与活动状态下所测得的结果进行比较研究,探究其原因。现将初步研究结果加以报道。

一、材 料 与 方 法

本试验所用的黄鼠均系成体,捕自天津市宝坻县牛家牌公社,捕后经消毒处理携至室内笼养,食物成分组成除黄豆外还补充青菜,饲养过程中对黄鼠取食和饮水不加限制。活动期的室温随环境温度的变化而改变,冬眠期间用调温装置使室温维持在 $4 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 。经半个月饲

养后, 取健康的非妊娠或哺乳的成体鼠, 测定其活动期各种生态生理指标, 至冬季待动物冬眠后, 利用活动期同一批鼠, 重复测定活动期所测定的生理指标, 以资比较。

1) 耗氧量测定 采用王培潮等 (1980) 的闭路补氧式耗氧量测定仪, 测定动物在安静状态不同环境温度下的耗氧量。

2) 呼吸商 (R 、 Q 、) 的测定 用 532 型气体分析器, 测定呼吸气体中的 O_2 和 CO_2 的含量, 按 $\frac{CO_2}{O_2}$ 之比, 计算出呼吸商。

3) 体温的测定 用 7151 型半导体点温度计 ($0-100^\circ C$) 于黄鼠鼠蹊部测量皮肤温度。据 (Chao, 1950) 在刺猬试验证明, 活动期肛温与皮肤温度相差平均为 $1.3^\circ C$, 而冬眠期二者温度基本一致。我们于冬眠期从鼠蹊部测得的温度与用点温度计插入肛门 1 厘米处所测得的温度也基本相同, 所以本试验采用鼠蹊部皮肤温度代表体温。

4) 红血球及白血球的测定 用 Neubauer 氏改良式血球计数板计算其红、白血球的数量。

5) 血压的测定 用 Sr-1 型大白鼠血压测定仪对黄鼠肢体进行无损伤性血压测定。

6) 心电图和心率 用 XDH-3 型心电图仪进行心电图描记, 并根据心电图计算心率。

二、结 果 与 讨 论

1. 代谢特点

1) 耗氧量与能量代谢 活动期与冬眠期黄鼠耗氧量有极其明显的差异, 在不同环境温度下黄鼠耗氧量的结果如表 1 及图 1。

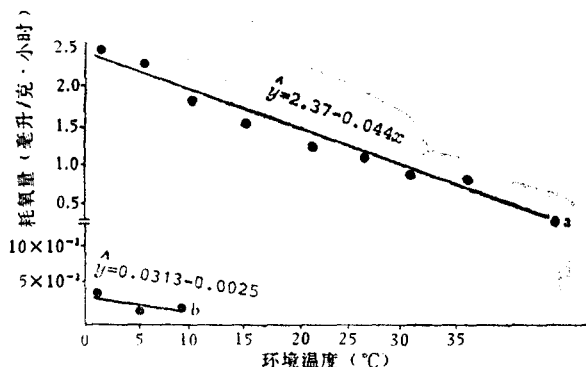


图 1 冬眠期与活动期黄鼠耗氧量的比较

a. 活动期, b. 冬眠期

Fig. 1 Comparison of oxygen consumption in hibernating and activity states ground squirrels

a. activity state b. hibernating state

从表 1 可知, 冬眠期耗氧量的特点与活动期基本相同, 在 $0-35^\circ C$ 范围内, 随环境温度增加, 耗氧量逐渐降低, 二者均呈负相关, 如图 1 所示。活动期回归方程为 $\hat{Y} = 2.37 -$

表 1 黄鼠耗氧量与环境温度的关系

(毫升/克·小时)

Table 1 Relationship between oxygen consumption and ambient temperature in ground squirrels (ml/g·hr)

环境温度 ($^\circ C$)	N	活 动 期 (平均值 $\pm$ 标准误)	N	冬 眠 期 (平均值 $\pm$ 标准误)
0	10	2.44 ± 0.15	10	$0.026^{1)} \pm 0.016$
5	14	2.27 ± 0.17	10	0.019 ± 0.015
10	14	1.88 ± 0.10	10	0.006 ± 0.001
15	12	1.61 ± 0.02		
20	12	1.30 ± 0.06		
25	15	1.32 ± 0.06		
30	14	1.07 ± 0.05		
35	12	0.95 ± 0.11		

1) 此数据为环境温度 $2^\circ C$ 时测定的结果。

$0.44x$, 冬眠期为 $\hat{Y} = 0.0313 - 0.0025x$ 。这种负相关的关系与非冬眠的啮齿动物如社鼠和褐家鼠 (孙儒泳, 1973); 和营地下生活的中华鼯鼠等 (王祖望等, 1979) 的耗氧量特点基本相一致。但在相同的环境温度下冬眠期的耗氧量总值比活动期低得多, 如在 5°C 时, 活动期耗氧量为 2.27 毫升/克·小时, 而冬眠期仅为 0.019 毫升/克·小时。黄鼠冬眠期的耗氧量与旱獭相近似, 旱獭在 5°C 时耗氧量为 0.013 毫升/克·小时 (Lyman, 1958)。这说明冬眠黄鼠的代谢率和能量消耗极低, 经计算, 冬眠期黄鼠每日能量消耗为 0.92 卡/克; 而活动期为 64.87 卡/克, 冬眠期能量消耗仅为活动期的 1.04% 。其原因主要是黄鼠冬眠期体温极低, 处于不活动状态, 二氧化碳生成减少, 造成氧离曲线左移, 使机体代谢率下降, 耗氧量随之降低, 但其代谢过程并非停止, 而只是缓慢进行而已。从其回归方程中也可看出, 斜率 b 的绝对值较小, 为 $b = -0.025$ (活动期 $b = -0.059$), 故在 $2-10^{\circ}\text{C}$ 范围内机体仍有化学调节, 但其强度极低。

耗氧量的测定结果表明, 本地区黄鼠至 40°C 试验温度时, 未出现死亡现象。汤氏黄鼠 (*S. Townsendi*) 和 *S. spilosoma* 可耐受 41°C 高温 (Hudson *et al.*, 1973), 说明黄鼠一般具有较强的耐高温能力。

2) 呼吸商 (R 、 Q) 测定结果计算表明, 活动期黄鼠的呼吸商平均值为 0.74 ± 0.05 ; 而冬眠期为 0.65 ± 0.11 , 比活动期有所下降。呼吸商的下降, 表明冬眠期黄鼠机体所需的能量主要靠慢性消耗组织内的脂肪 (脂肪在体内完全氧化时, 其 R 、 $Q = 0.70 - 0.71$), 经测定冬眠期黄鼠脏器表面的脂肪可达 $3.75-15.13$ 克, 而活动期脂肪最高含量为 0.99 克。动物在消耗脂肪时, 脂肪要分解转化成糖才能利用, 糖转化过程要消耗氧, 故呼吸商变小。

2. 循环系的变化

1) 血象 红血球和白血球的测定结果见表 2。

从表 2 可知, 冬眠黄鼠白血球数比活动期大为减少, 下降 60% 。此种变化也见于其他的冬眠啮齿动物, 如西伯利亚旱獭活动期的白血球为 $5,100-9,100$ 个/立方毫米, 而冬眠期下降至 $200-900$ 个/立方毫米, 下降 90% (Кал-абыхов, 1959)。白细胞数量减少与冬眠期能量代谢下降和冬眠环境相适应, 但必须保持一定的数量, 以维持机体健康和安全越冬, 这正是一切生物所具有的为适应环境经常性变化而进行自我调节的结果。但冬眠期白血球下降如此之大的机制有待进一步探讨。

红血球的数量从活动期的 572.20 万/立方毫米, 增至冬眠期的 707.80 万/立方毫米, 增加 19% , 二者之间差异显著 ($p < 0.05$)。红血球于冬眠期数量上升的原因, 可能由于黄鼠在冬眠期体温显著降低, 红血球的分解或死亡率有所减慢, 同时在冬眠期体内含水量下降, 血液进而因水分减少被浓缩, 故造成每立方毫米血液内红血球数量相对增加。

2) 心率与血压 测定结果见表 3。

从表 3 可见, 冬眠期黄鼠心率明显减慢, 平均心率为 5.55 次/分, 比活动期 (平均

表 2 冬眠期与活动期黄鼠血细胞的变化
Table 2 Changes of blood cell in hibernating and activity states ground squirrels

	N	白血球 (个/立方毫米)	红血球 (万/立方毫米)
冬眠期	10	2427.80 ± 1109.50	707.80 ± 79.55
活动期	13	6304.30 ± 1642.90	572.20 ± 73.88
t 值测验		$p < 0.01$	$p < 0.05$

359.80次/分)降低70多倍,与Aloia (1981)对侧线黄鼠 (*Citellus lateralis*) 测定的结果(活动期平均为350次/分,冬眠期在2—3℃时平均心率为3—4次/分)相接近,而Steffen and Riedesel (1982)测定金背黄鼠 (*Spermophilus lateralis*) 在冬眠期平均心率为10.3次/分。冬眠期心率虽大为降低,但心脏的重量却有所增加,经测定黄鼠冬眠期心脏平均重量为 28.17 ± 5.39 (毫克/克),而活动期为 23.01 ± 4.94 (毫克/克)。冬眠期动物很少饮水且不进食,加之环境温度低,新陈代谢受到抑制,身体各部分循环血流减少,在心率减慢的情况下,动物为维持冬眠期机体能量的需要,必须提高心脏每搏输出量,致使心脏重量增加。Lyman (1958)认为,由于大量脂肪分解后通过糖元异生作用形成糖元,贮存于心肌细胞中,导致心肌纤维增粗加长,心脏重量便增加。

黄鼠的血压从活动期132.6毫米汞柱至冬眠期下降为61.5毫米汞柱,两者差异非常显著($p < 0.01$),可能由于冬眠期总循环血量显著减少、心输出量下降,因而造成血压下降。

3) 心电图的变化 从所记录的黄鼠冬眠期心电图可见,不仅心率显著变慢,而且心电图图中多数波形所经历的时间也比活动期延长, $p-R$ 间期延长尤为明显,其结果见图2-1、2-2和表4。

冬眠期达乌尔黄鼠心电图相似于金背黄鼠 [Steffen and Riedesel (1982)]。

表3 冬眠期与活动期黄鼠心率与血压的变化

Table 3 Changes of heart rate and blood pressure in hibernating and activity ground squirrels

	心率 (次/分)	血压 (毫米汞柱)
活动期	$359.80 (10)^1 \pm 25.94$	$132.60 (6) \pm 6.07$
冬眠期	$5.55 (8) \pm 1.94$	$61.50 (6) \pm 14.05$
t值测验	$p < 0.01$	$p < 0.01$

1) 括号内为测定动物数

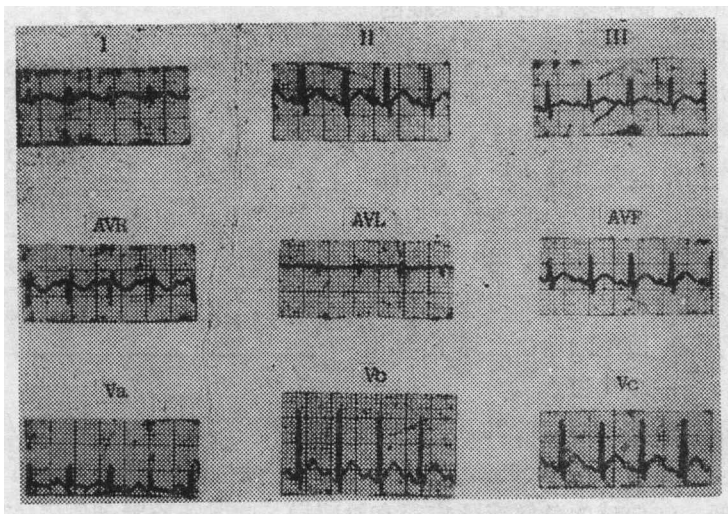


图2-1 活动期黄鼠心电图

Fig. 2-1 The electrocardiogram in activity state ground squirrels

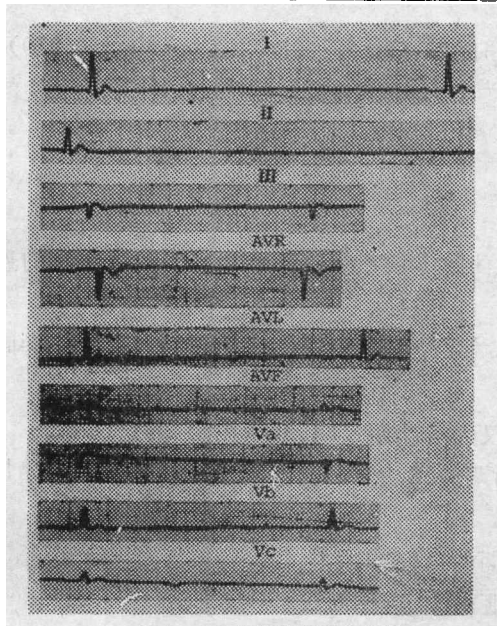


图 2-2 冬眠期黄鼠心电图

Fig. 2-2 The electrocardiogram in hibernating state ground squirrels

表 4 冬眠期与活动期黄鼠心电图的变化

Table 4 Changes of electrocardiogram in hibernating and activity states ground squirrels

间期	时 间 (秒)		
	冬 眠 期	活 动 期	
Q-T	$0.597 (8)^{1)} \pm 0.095$	$0.62^{2)} \pm 0.09$	0.113 ± 0.016
QRS	$0.146 (8) \pm 0.023$	$0.13^{2)} \pm 0.03$	0.027 ± 0.003
P-R	$0.385 (8) \pm 0.090$	$0.32^{2)} \pm 0.10$	0.048 ± 0.004
P	$0.098 (8) \pm 0.020$		0.020 ± 0.003

1) 括号内为测定动物数;

2) 为Steffen *et al.* (1982) 在金背黄鼠所测定的数据。

3. 体温与呼吸

1) 体温 活动期达乌尔黄鼠的正常体温平均为 34.61°C ，本区黄鼠一般在室温 10°C 左右出现冬眠，并发生体温急剧下降，黄鼠进入深冬眠时体温接近于环境温度（通常比环境温度高 $1-3^{\circ}\text{C}$ ），冬眠过程体温变化测定结果见表 5。

表 5 不同时期黄鼠平均体温的变化

Table 5 Changes of mean body temperature in different state ground squirrels

时 间 温度 ($^{\circ}\text{C}$)	活 动 期 (4—9月)	冬 眠 期				出 蛰 (3月)
		(11月)	(12月)	(1月)	(2月)	
环 境 温 度	20—26	8.3	3.67	3.5	2.5	12.5
体 温	$34.61 (40)^{1)}$	10.0 (12)	5.45 (10)	5.45 (10)	4.24 (10)	20.45 (10)

1) 括号内为测定动物数

本区黄鼠冬眠期体温一般维持在 $4-10^{\circ}\text{C}$ 之间，最低体温为 1°C ，出蛰后体温上升很快。实验黄鼠从 3 月 15 日开始陆续出蛰，至 4 月 1 日全部出蛰完毕，出蛰后很快恢复取食并达到正常体温水平。

2) 呼吸 随着体温的下降，其他生命过程亦随之发生变化，呼吸尤为显著。活动期呼吸频率为 47.2 次/分，至冬眠期呼吸基本维持在 $1-9$ 次/分之间，与 Steffen and Riedesel (1982) 记录冬眠金背黄鼠呼吸频率平均为 2.1 次/分 相接近。冬眠期达乌尔黄鼠呼吸运动不规律，这可能也是冬眠啮齿动物的特征之一。在试验过程中经常观察到呼吸暂停现象，时间约 $3-10$ 分钟，从现有的资料来看，不同种类的黄鼠，呼吸暂停时间长短不一，多纹黄鼠为 $3-5$ 分钟 (Landau and Dawe, 1958)；金背黄鼠为 $2-20$ 分钟 (Janeson, 1964)；而

刺猬可达1小时以上(最高达65分钟)(Lyman, 1982; Chao, 1950)。Cherniack (1979)把此呼吸暂停现象称为Cheyne-Stokes呼吸, 并认为 Cheyne-Stokes 呼吸是一种不受干扰的深冬眠类型。

三、小 结

1. 黄鼠进入冬眠状态后, 体温显著下降, 且伴随出现呼吸、心跳锐减。呈现典型的连续冬眠并有醒觉交替。

2. 冬眠期与活动期黄鼠耗氧量与环境温度的关系均呈负相关, 在相同的温度下, 冬眠期的耗氧量显著低于活动期。

3. 冬眠期平均每日能量消耗(0.92卡/克)仅为活动期(64.87卡/克)的1.04%。

4. 冬眠期血象指标中的白血球数量仅为活动期的38.5%, 而冬眠期红血球数目却增加12.7%。

5. 冬眠期平均心率为5.55次/分, 只及活动期的1.05%。

6. 达乌尔黄鼠正常体温平均为34.61℃, 冬眠期体温下降至4—10℃。

7. 冬眠黄鼠呼吸频率在1—9次/分之间, 且呼吸不规律和有呼吸暂停的现象。

参 考 文 献

- 王祖望、曾绪祥等 1979 高原鼠兔和中华鼯鼠气体代谢的研究。动物学报 25:75—84。
- 王培潮、赵 实等 1980 陆生脊椎动物耗氧量的简易测定法。上海师范大学学报(2):126—131。
- 孙儒泳、黄铁华 1973 褐家鼠和社鼠耗氧量研究中协方差分析的应用。动物学报 19(3):271—280。
- Калабухов, н.и. (蒲萤龙译) 1959 动物的休眠。科学出版社。
- Aloia, R.C. 1981 L'hibernation La Recherche. 12:1376—1383.
- Barbara, D.S. and H.C. Heller 1981 Suppression of metabolism during hibernation in ground squirrels (*Citellus lateralis*). *Physiol. Zool.* 54(3):297—307.
- Chao, I.P. and Yeh, C.J. 1950 Hibernation of the hedgehog II. Respiratory patterns. *Chin. J. Physiol.* 17(4):379—390.
- Cherniack, N.S., E. C. Homma and F.F. Kao 1979 Experimentally induced Cheyne-Stokes breathing. *Resp. Physiol.* 37:185—200.
- Dawe, A.R. and P.R. Morrison 1955 Characteristics of the hibernating heart. *Amer. Heart J.* 49:367—384.
- Galster, W.A. and P.R. Morrison 1970 Cyclic change in carbohydrate concentrations during hibernation in the arctic ground squirrel. *Am. J. Physiol.* 218:1228—1232.
- Hudson, J.W. and D.R. Deavers 1973 Thermoregulation at high ambient temperatures of six species of ground squirrels (*Spermophilus* Spp.) from different habitats. *Physiol. Zool.* 46(2):95—109.
- Jameson, J.W. 1964 Patterns of hibernation of captive *Citellus lateralis* and *Eutamias speciosus*. *J. Mammal.* 45:455—460.
- Landau, B.R. and A.R. Dawe 1958 Respiration in the hibernation of the 13-lined ground squirrels. *Am. J. Physiol.* 194:75—82.
- Lyman, C.P. and P.O. Chatfield 1955 Physiology of hibernation in mammals. *Physiol. Rev.* 35:403—425.
- Lyman, C.P. 1958 Oxygen consumption, body temperature and heart rate of woodchucks entering hibernation. *Am. J. Physiol.* 194:83—91.

- Lyman, C.P. and J.S. Willis, *et al.* 1982 Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press 54—76.
- Malan, A., H. Arens and A. Waechter 1973 Pulmonary respiration and acid-base in hibernating marmots and hamsters. *Respir. Physiol.* 17:45—61.
- Steffen, J.M. and M.L. Riedesel 1982 Pulmonary ventilation and cardiac in hibernating and arousing Golden-mantled ground squirrels (*Spermophilus lateralis*). *Cryobiology* 19:83—91.
- Tlerant, G.L., B.M. Turner and H.C. Heller 1978 Temperature regulation during wakefulness, sleep and hibernation in Marmots. *Am. J. Physiol.* 235:R82—R88.
- Wang, L.C.H. 1972 Circadian body temperature of Richardson's ground squirrel under field and laboratory conditions: a comparative radiotelemetric study. *Comp. Biochem. Physiol.* 43A:503—510.
- 1979 Time patterns and metabolic rate of natural torpor in the Richardson's ground squirrel. *J. Canada Zool.* 57 (1):149—155.
- Wells, L.A. 1971 Circulatory patterns of hibernators. *Am. J. Physiol* 221:1517—1520.
- Бийиков Д.И. и Н.М. Жирнова 1956 Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей у серого сурка в тьянь-шане. Зоол. Журн. XXXIV, 6.

THE VARIATION OF METABOLISM , CYCLING AND RESPIRATION OF HIBERNATING GROUND SQUIRREL (*CITELLUS DAURICUS*)

Zeng Jinxiang Li Duanren Lin Tongxian
Li Menghua Zou Jiping Song Xiaowai

(Department of Biology, Tianjin Normal University)

The present paper deal with ecophysiological characteristics in hibernating ground squirrels (*Citellus dauricus*). Resting metabolic rate was measured using a closed-system respirometer (Wang *et al.*, 1980); the electrocardiogram was recorded by type XDH-3 electrocardiograph.

1. The metabolic rate of ground squirrel was determined at different temperatures ranging from 0 °C. to 35°C. Oxygen consumption was negatively correlated with ambient temperature in hibernating and activity states (Table 1; Fig. 1). The mean daily energy consumption in activity state was 64.87cal/g; whereas it was greatly reduced in hibernating state, being 0.92cal/g only.

2. The number of leucocytes ($2427.80/\text{mm}^3$) in hibernating state was only 38.5% of that in activity state ($6304.30/\text{mm}^3$), while the number of erythrocytes ($7.07\text{million}/\text{mm}^3$) in hibernating state was higher than in activity state.

3. The hibernating ground squirrel displayed a periodic respiratory pattern and often exhibited characteristics of Cheyne-Stokes respiration. Apneic periods averaged 3 to 10min.

4. Cardiac activity in hibernating ground squirrel was characterized by arrhythmia. The heart rate was low in the hibernating ground squirrel and averaged 5.55 beats/min.