

季节、环境温度与黄鼠冬眠的关系

金宗谦· 蔡益鹏

(北京大学生物系生理教研室)**

摘 要

观察了达乌尔黄鼠在实验室内冬眠的一般情况。常温黄鼠的体温有着规律性的年周期, 与环境温度的年周期变动不完全呈依从关系。出眠初期(4月下旬), 动物体温高而稳定。4月至6月常温黄鼠的平均体温(皮温)为 35.6°C , 波动范围 $32-37.5^{\circ}\text{C}$ 。随着体重达到顶峰, 体温逐渐降低。8月份部分黄鼠出现低于 32°C 的低常体温, 表明部分黄鼠自8月盛夏开始冬眠。但就整个种群而言, 北京地区实验室内黄鼠冬眠季自9月下半月开始, 3月底止, 共6.5个月。秋季室温下降, 动物入眠趋势增长。浅低体温($31.9-15^{\circ}\text{C}$)的比数逐渐升高。9月至12月, 低体温(低于 31.9°C)的百分比从47%增至84.8%, 反映了动物从浅冬眠向深冬眠过渡。1月至2月份, 低体温占85%以上, 深低体温(低于 15°C)占绝对优势, 标志着动物种群的深眠月份。秋季动物从常温期向冬眠期转化的界线是不清的, 而春季从冬眠期向常温相转化的界限却比较明显。

我国鼠防工作者在其对达乌尔黄鼠(*Citellus dauricus*)的生态学调查中, 注意到气温与黄鼠冬眠的关系, 并在实验室内进行过一些观察(张赫武, 1965; 柳枢, 1966; 费荣中, 1975), 但缺乏系统的工作。Wang (1973)曾采用遥测技术, 对自然条件下Richardson黄鼠作过连续3年的观察。

为了使用达乌尔黄鼠作为冬眠生理学的研究材料, 我们从1979年起将此动物引入实验室内饲养。1980年至1982年内, 共对35只实验室条件下的黄鼠的体温作了连续一年半的逐日的测量。本文就①黄鼠全年体温的频率分布; ②常温¹⁾黄鼠体温的年度周期; ③入眠期和出眠期黄鼠体温变动的特点等3方面的观察作初步分析。

一、实验方法与材料

1980、1981两年9月, 从北京北部约100公里的延庆县康庄, 收购当地捕获的黄鼠供实验用。选择250—300克左右健壮的个体在实验室内单笼饲养。铁丝编制的动物笼容积 $40 \times 25 \times 20$ 立方厘米。笼内放适量麻絮供动物作巢。饲以足量鼠用标准料块和新鲜蔬菜(冬季用大白菜, 夏季给黄瓜), 不另给水。动物房的室温与光照皆随自然季节昼夜变动不加调控。严寒月份供少量暖气, 使室温保持在 5°C 左右。每周称重一次。人工饲养的黄鼠体质健壮, 入眠前最重者达500克左右。

用半导体点温计(上海医用仪表厂产7151-2型, 量程 $0-50^{\circ}\text{C}$, 误差 $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$)测量鼠

• 现在北京大学分校生物系工作。

• • 本工作承赵以炳教授亲切指导, 谨此致谢。

1) 常温(euthermia)用来描述热血和活动状态, 不论它醒还是睡眠, 它既区别于normothermia, 也不同于homeothermia。

蹊部皮肤温度 (T_s) 代表动物体温。测量时尽量不惊动动物。从 1980 年 10 月至 1982 年 4 月, 对 35 只动物的测温工作可分为 3 批。第 1 批 1980 年 10 月至 1981 年 5 月, 23 只动物每日上午测温一次, 取得一个冬眠季的记录。第 2 批 1980 年 10 月至 1981 年 9 月, 6 只动物每日早、中、晚测温 3 次, 取得全年的记录。第 3 批 1981 年 9 月至 1982 年 4 月, 12 只动物 (其中包括第 2 批的 6 只) 每日测温一次, 取得了第二个冬眠季的记录。

二、结 果

1. 黄鼠全年的体温的频率分布

通过上述 3 批测温记录, 初步考察了季节、环境温度与达乌尔黄鼠冬眠的关系。

将 1980 年 10 月至 1981 年 9 月的测温记录, 包括第一批 23 只动物每天的测温数据和第二批 6 只动物每天上午的测温数据, 按月统计列于表 1。可见在 4 月下半月至 7 月, 非冬眠黄鼠

表 1 1980 年 9 月—1981 年 8 月黄鼠全年的体温分布

Table 1 Annual distribution of body temperature of ground squirrels (1980, 9—1981, 8)

温 度		月 份	Ⅳ (下半月)	V	Ⅵ	Ⅶ	Ⅷ	Ⅸ	X	Ⅺ	Ⅻ	I	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ (上半月)
平均室温 (℃)			18.3 ±1.5	18.7 ±2.4	24.0 ±2.0	26.4 ±1.7	23.8 ±2.1	19.0 ±2.4	10.7 ±1.4	10.0 ±1.4	6.1 ±1.8	6.0 ±1.5	6.9 ±1.0	10.8 ±2.2	14.7 ±2.0
常 温 (%)	37.5—34℃	99.0	98.4	97.4	73.7	25.8	14.9	26.9	12.4	3.3	0.4	3.3	46.1	83.9	
	33.9—32℃	1	1.5	2.6	25.4	54.1	38.0	19.6	16.8	11.9	2.8	9.3	21.8	13.4	
	小 计	100	99.9	100	99.1	79.9	52.9	46.5	29.2	15.2	3.2	12.6	67.9	97.3	
低 体 温 (%)	浅低体温	31.9—28℃	0	0	0	0.8	20.1	43.0	18.1	34.7	33.2	7.2	13.4	5.3	1.6
		27.9—15℃	0	0	0	0	0	3.6	15.7	12.7	13.7	5.2	3.0	1.4	0
	深低体温	<15℃	0	0	0	0	0	0.4	19.8	23.4	37.9	84.5	70.9	25.4	1.0
	小 计		0	0	0	0.8	20.1	47.0	53.6	70.8	84.8	96.9	87.3	32.1	2.6
常温黄鼠体温平均值 (℃)			35.6	35.6	35.6	35.0	33.8	33.5	33.3	31.0	31.0	31.1	31.8	34.1	35.0

的正常体温在 37.5—32°C 之间, 平均体温 35.6°C。其中 4 月下半月至 6 月, 几乎全部体温在 34°C 以上, 占总测数的 98.3%。32°C 至 34°C 之间者占 1.7%。由此可认为非冬眠季黄鼠的正常体温 (不论醒觉和睡眠状态) 总是在 32°C 以上。7 月下旬个别动物的体温开始下降, 出现 32°C 以下的浅低体温。8 月至 9 月, 这种体温下降的趋势迅速增加。从 8 月份的 20.1% (第二批 6 只鼠全部出现这种低体温) 增至 9 月份的 47% (第二批 6 只鼠)。9 月中旬以后, 随着夜间气温的迅速降低, 个别动物出现 15°C 以下的深低体温。32°C 至 15°C 之间的浅低体温, 多数是过渡性体温 (见图 3), 动物处于冬眠季开始的试降过程中。浅低体温与环境温度之间的差距较深低体温时要大 (图 3)。随着气温降低, 深低体温在测量数据中所占比例逐渐增大。9 月至 11 月, 低体温 (浅低体温 + 深低体温) 的百分比从 47% 增到 70.8%, 反映了动物从浅冬眠向深冬眠过渡。值得注意的是 10 月份的体温分布十分均衡。不仅常温与低体温各

近一半,而且各种温度段所占比数颇为接近,说明整个动物群中冬眠阵与阵间觉醒交替频繁,是典型的试降阶段。而12至2月份,低体温占85%以上,特别是1月和2月份深低体温占绝对优势,标志着动物种群的深眠期。由于冬眠阵与阵间的常温相周期地交替,总有少数动物处于冬眠阵间的常温状态。因此即使在深冬眠的1月份,也不会像4—6月份100%的常温那样得到一致的低体温。3月份平均室温 10.8°C ,动物迅速出眠,测得低体温的机率显著减少至32.1%。最后2只动物4月3日出眠时室温 14°C 。

因此,尽管自8月盛夏始,便有少数动物出现了浅低体温。但是就整个种群而言,实验室内黄鼠的冬眠季约7个月。其中入眠期2个月(9月下半月—11月中旬),深眠期3个半月(11月下旬—2月),出眠期1个月(3月)。非冬眠季约5.5个月(4—9月上半月)。有些年份,4月上旬还会有少数动物尚未出眠(图1)。

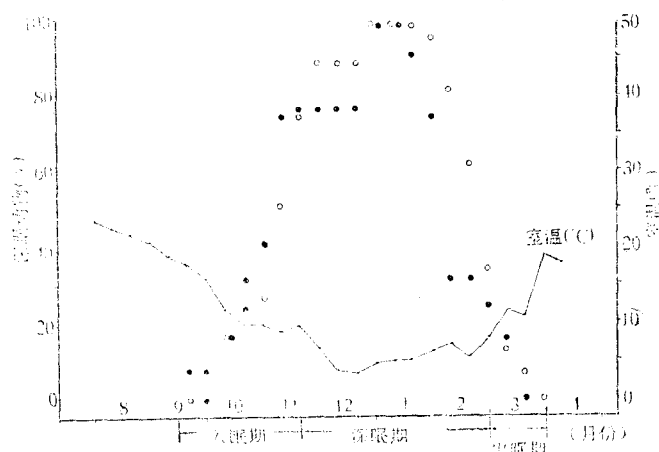


图1 北京地区室温条件下达乌尔黄鼠的冬眠分期

Fig. 1 Division of hibernation period in ground squirrel under laboratorial condition in Beijing

图示北京地区达乌尔黄鼠的冬眠分期及与室温的关系。小圈为1980—1981年数据,小点为1981—1982年数据。下曲线为冬眠季旬平均室温的变化。每一数据为10天平均室温之均值即为日平均室温(日最高温+日最低温/2)10天之均值。

从入眠到出眠的整个冬眠季,动物处于冬眠和苏醒的交替中。表2所列是1980年10月至1981年4月冬眠黄鼠的体温、每月深冬眠天数及每冬眠阵的天数与室温的关系。冬眠黄鼠在

表2 1980—1981年冬眠季节黄鼠的冬眠特征

Table 2 Character of torpor bouts of *Citellus dauricus* in 1980—1981

月 份	X	Ⅱ	Ⅲ	I	Ⅰ	Ⅱ	Ⅳ(上半月)
平均室温($^{\circ}\text{C}$)	10.7 ± 1.4	10.0 ± 1.4	6.1 ± 1.8	6.0 ± 1.5	6.9 ± 1.0	10.8 ± 2.2	14.7 ± 2.0
月平均冬眠天数(天/月)	7.0	11.5	16.5	27.1	20.9	11.9	2.0
冬眠阵平均天数(天/阵)	3.1	4.7	3.8	8.8	6.9	5.9	2.0
深眠动物平均体温($^{\circ}\text{C}$)	11.4	10.8	7.6	7.2	7.9	10.0	—

室温愈低的月份, 其体温相应降低, 每阵冬眠的平均天数延长, 全月冬眠总天数也长。反映了环境温度对冬眠黄鼠的内部调节有着深刻的影响。

2. 常温黄鼠体温的年度周期

非冬眠季节, 常温黄鼠的体温平均 35.6°C , 波动范围 $32\text{—}37.5^{\circ}\text{C}$; 冬眠季的11—1月, 常温黄鼠的体温平均约为 31°C , 波动范围 $28\text{—}36^{\circ}\text{C}$ 。表1列举了1980—1981年全年各月份常温黄鼠体温的平均值。可见常温期黄鼠的体温的年周期并不单纯地依从于环境温度的年节律变化。图2是6只动物每天上午的体温数据。自5月下旬至7月底, 室温由 18°C 升至 30°C , 动物的体温却从5月份多数在 $37\text{—}35^{\circ}\text{C}$ 之间下降至7月份多数在 $36\text{—}33^{\circ}\text{C}$ 之间。8月份室温在 $21\text{—}25^{\circ}\text{C}$, 较5月平均气温高 5°C 左右, 但常温动物的体温波动在 $34\text{—}30^{\circ}\text{C}$ 之间, 较5月份平均低 2°C 左右。9月份平均气温与5月相似, 常温黄鼠的平均体温仍较5月份低 2°C 。而且随着体温下降, 其波动范围较先前增大(图2)。看来常温黄鼠的体温有着自身规律性

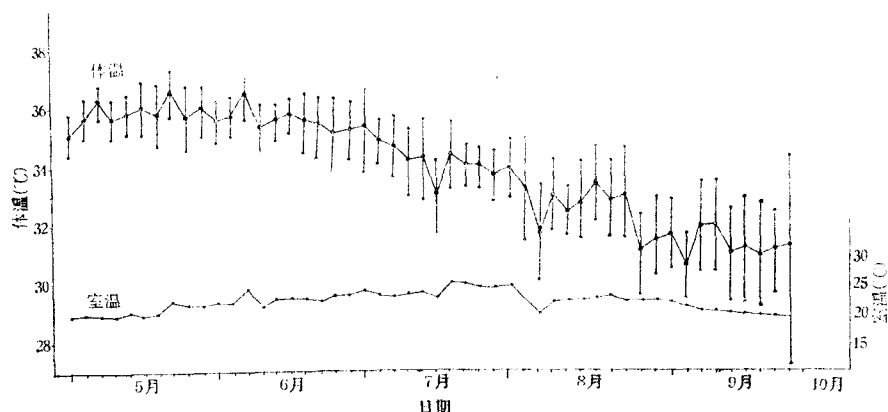


图2 6只成年黄鼠5—9月份的体温与室温的关系(1981)

Fig. 2 Summary of Tb in 6 adult *Citellus dauricus* in relation with room temperature from May to September

图示6只成年黄鼠5—9月的体温变化。上曲线为体温变化, 每一温度数据为3天上午体温数据之均值。垂直短线为标准差。下曲线为平均室温变化, 每一数据为日平均室温3天之均值。

的变化, 它与环境温度的年周期变动不完全呈依从关系。

3. 入眠期和出眠期黄鼠体温变动的特点

入眠期黄鼠体温处于一种易变状态。表1可见, 8月份黄鼠体温高于 34°C 者占25.8%, 低常体温占20.1%, 54.1%的体温变动在 $33.9\text{—}32^{\circ}\text{C}$ 之间。9月、10月黄鼠的体温尽管半数左右仍在 32°C 以上, 但低常体温的百分数明显增加。10月份已占总测数的53.6%, 而且从9月下旬开始出现了 15°C 以下的深低体温。入眠期黄鼠体温的这种易变性, 一方面说明黄鼠入眠过程有较大的个体差异。同时入眠过程出现了动物体温的试降, 似乎表明动物体内经历着向深低体温发展的复杂调整。单个动物的测温记录看得更清楚。图3示9号(♂)动物入眠和出眠过程体温和室温的关系。可见自入眠期开始出现接近室温的体温。室温越低, 动物体温与环境之间的温差逐渐减少。室温 $15\text{—}10^{\circ}\text{C}$ 时, 体温在 $32\text{—}15^{\circ}\text{C}$ 之间(浅冬眠)的比数仍然很大。只有当室温降至 10°C 以下 5°C 左右, 动物体温才稳定地接近室温(深冬眠)。

但是到出眠期, 室温超过 10°C , 全部动物苏醒后不再入眠。由图3可见, 在室温 10—

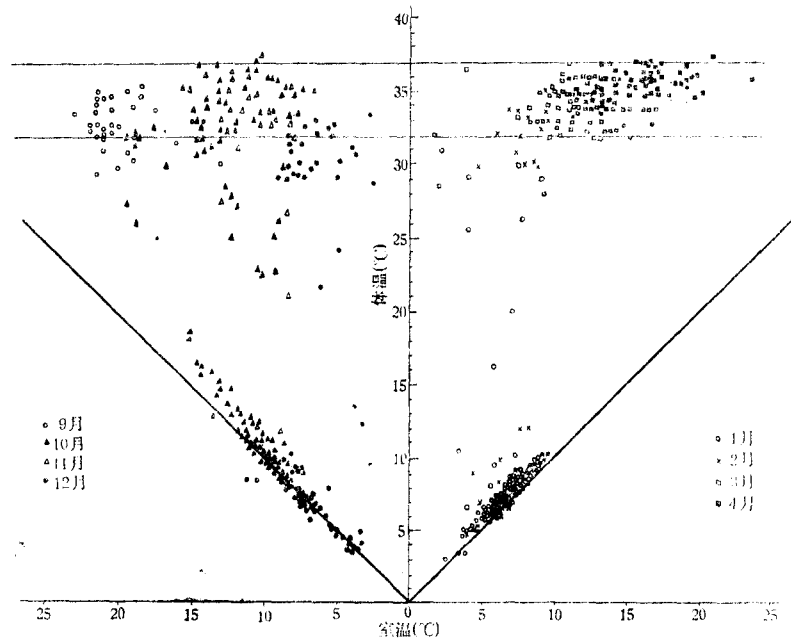


图3 9号(♂)黄鼠体温与室温的关系(1980—1981)

Fig. 3 Tb of ground squirrel No. 9 (♂) in relation with room temperature (1980—1981)

纵座标为体温, 横座标为室温。9月份为1981年数据。图上两横线示常温动物体温分布范围, 左右斜线示理想的深眠动物体温分布线。注意, 在入眠和出眠过程的实际温度分布不呈镜影关系。

15°C之间不出现过渡性体温。体温稳定地维持在32°C以上。

比较入眠期和出眠期的体温特点, 明显地看出入眠和出眠阶段影响冬眠动物行为的体内因素从它们与环境温度的关系看是完全不同的。两者显然并不呈镜影。显示了冬眠动物的体温调节中枢对环境温度的反应在不同的季节是在不同的生理背景上活动的。秋季动物从常温期向冬眠期转化的界限是不清的, 温度的作用比较明显。而春季从冬眠期向常温期转化的界限却是十分明显的(图3), 显示了季节的主导影响。

三、讨 论

赵以炳等(1952)报道了北京地区刺猬冬眠的年周期和非冬眠刺猬全年体温分布。我们的上述结果说明刺猬和黄鼠同属季节性冬眠动物, 它们的冬眠的基本规律是一致的。只是达乌尔黄鼠在8月盛夏出现低常体温, 9月下半月进入冬眠季, 故较刺猬早, 但与Wang(1973)报道Richardson黄鼠的冬眠年节律较为接近。提示冬眠型动物体内的生理变化具有显著的种间差异。

1. 关于8月份出现低常体温与夏眠(夏蛰)的关系。7月东北的气温在20°C以上, 实验室里的黄鼠呈现类似冬眠的情形: 体温21°C(室温20°C), 呼吸微弱不能觉察, 心搏15—20次/分。作者认为是一种类似夏眠的现象。张赫武(1965)也报告, 8月东北野外气温25°C, 雄性黄鼠也有夏眠。汪诚信(1958)研究了室内饲养的黄鼠的夏眠, 建议归入冬眠范畴。作者称之冬眼前短期蛰眠, 它是黄鼠冬眠的前驱。根据我们的观察, 自8月始, 部分黄鼠出现低常体温。这种低常体温随室温降低逐渐增多(表1), 与冬眠季密切连续, 很难截然分开。

因此 8 月部分黄鼠出现低常体温说明它们已开始冬眠,这是毫无疑问的。但是由于这种蛰眠发生在盛夏,如称冬眠似乎不好接受。解决这一问题的关键是,冬眠和夏眠有否本质区别? Walker (1979) 等比较了沙漠圆尾黄鼠的夏眠和睡眠的电生理学特征,发现和冬眠一样,夏眠与睡眠也是一个连续过程。作者认为,从电生理学的角度出发,夏眠和冬眠在本质上是相同的。夏眠时的浅低温阵,相当于浅冬眠阵。近年来 Hudson 等人提议,“夏眠”一词似乎是种误称,应把它和“冬眠”看成同义词。Walker (1979) 等人提议,或许用“浅低温”一词更为妥当。根据上述研究,达乌尔黄鼠在盛夏 8 月份出现低常体温,标志部分黄鼠开始冬眠是很容易理解的。但从整个种群而言,这毕竟不是多数。

2. 关于常温黄鼠体温变化范围。一般说来冬眠动物的常温水平的体温有较宽的变动范围。Walker (1979) 等人指出,其变动范围在 $37-32^{\circ}\text{C}$ 之间。但是这一范围,特别其下限在全年是稳定不变的,还是也呈现年周期变动? 显然未受到充分注意。我们的记录表明,常温黄鼠的体温范围有其自身的年度变化规律。除了图 2 所表明的 6 只黄鼠在 5—9 月呈现的体温规律性变化外,从表 1 中还可看到 $32-28^{\circ}\text{C}$ 温度段,在 9—12 月份测得的体温数据中占有较大的百分数。9 月份竟占 43%。这一段时间,动物种群开始入眠期的试降过程中,深低体温的比数逐渐增多,说明部分动物逐渐进入深眠期,这是可理解的。据此 $32-15^{\circ}\text{C}$ 之间的体温数据可能是动物试降过程中体温频繁升降的过渡记录。但是为什么 $28-15^{\circ}\text{C}$ 之间有 13°C 温差,测得的体温数据要较仅有 4°C 温差的 $32-28^{\circ}\text{C}$ 的要少得多? 可能的解释是动物的体温停留在 $32-28^{\circ}\text{C}$ 之间的数量较多,时间较长。似乎说明,在入眠季节的常温动物在睡眠时,其体温范围的下限较春季有进一步下降,达到 $32-28^{\circ}\text{C}$ 之间。分别统计这 6 只鼠上午 7:30 测温数据与下午 5:30 者比较,前者较后者约低 1°C 。也提示这种低体温与睡眠的关系。Glotzbach 和 Heller (1976) 证明黄鼠在慢波睡眠期间较醒觉状态的调定点 (Tset) 进一步下降,故体温降低。但没有说明睡眠性 Tset 下降程度是否也受季节影响? 我们的记录似乎说明,在入眠季节,常温动物睡眠时,其体温的下限完全有可能进一步降低。但要更有说服力地证实这种看法,有待在恒定的温度和光照条件下作体温的年周期测量。

3. 我们的这一结果,仅将实验动物作一群体进行观察,没有考虑到年龄差异。因为当年幼鼠和哺乳的母鼠其入眠期较晚。但是我们的 3 批动物均是 1980 年 10 月从野外捕获,在室内饲养了 1 年以上的成年鼠,母鼠均未生育。两年的观察结果大体一致。故认为,本结果虽没有排除年龄差异,但作为对一个成年群体的观察,是能大体反映实际情况的。

参 考 文 献

- 张赫武 1965 春季黄鼠生态的一些观察. 动物学杂志 7:62—63.
柳 枢 1966 黄鼠生态的初步观察. 动物学杂志 8:112—117.
费荣中 1975 达乌尔黄鼠的生态研究. 动物学报 21:18—19.
赵以炳, 叶甲壬 1952 冬眠季: 温度与刺猬的冬眠. *Chinese Journal of Physiology* 18:119—146.
Glotzbach, S.F. et al. 1976 Central nervous regulation of body temperature during sleep. *Science* 194: 537—539.
Wang, L.C.H. 1973 Radiotelemetric study of hibernation under natural and laboratory condition. *Am. J. Physiol.* 224: (3).
Walker, J.M. et al. 1979 Sleep and estivation (shallow torpor): Continuous processes of energy conservation. *Science* 204:1098—1100.
Walker, J.M. et al. 1980 Hibernation and circannual rhythms of sleep. *Physiol. Zool.* 53: 8—11.

BEARINGS OF SEASON AND AMBIENT TEMPERATURE ON HIBERNATION OF THE GROUND SQUIRRELS (*CITELLUS DAURICUS*)

Jin Zhonglian Cai Yipeng

(Section of Physiology, Dept. of Biology, Peking University, Beijing)

This report summarizes the results of a $1\frac{1}{2}$ -year observation on hibernation of the ground squirrels (*Citellus dauricus*) under laboratory conditions during 1980, 10—1982, 4.

The body temperature (T_b) of the homoiothermal or eutherml animal has its own pattern of circannual rhythm which does not completely depend on the seasonal change in the ambient temperature (T_a).

In the months following the emergence from hibernation, animals usually have a higher and steady T_b , the T_b of eutherml animals (inguinal skin temperature) fluctuates between 32 and 37.5°C, with an average of 35.6°C during April to June, and declines progressively after the gain in body weight reaches a peak.

In August, subnormal body temperature below 32°C is obtained in some animals, which may be considered to be the sign of the beginning of a new hibernation season. During November to February the T_b of eutherml animals varies from 28 to 36°C averaging 31°C, about 5°C lower than that in the nonhibernation season.

An obvious cause for this difference is that the hibernating animals are frequently interrupted by periodic arousal, and that transitional body temperatures between hypothermia and homeothermia may be resulted. In addition, the lowering of T_b suggests the influence of season on the fall-down of set-point in the hypothalamic center during sleep.

As the room temperature lowers in the fall, tendency for hibernation of the ground squirrels increases, and the number of animals in shallow hypothermic state (31.9—15°C) rises progressively. From September to December, the percentage of hypothermic T_b (below 31.9°C) rises from 47% to 84.8%, indicating the progression from shallow hibernation to deep hibernation.

In January and February, over 85% of the T_b is hypothermic, and mostly below 15°C indicating that the animal population is at the deep hibernation period.

In Spring, a rise in room temperature seems to have accelerating influence on the emergence from torpor. 70% of the animals emerge when their T_a reaches 10°C. Termination of the torpor season for the ground squirrel population is distinct.

The overall hibernating season of *Citellus dauricus* under laboratory conditions is about 6.5 months, from the second half of September to March.