

漠河地区养殖的北极狐冬季被毛性状与保温性能的关系

程志斌, 张伟*, 华彦, 徐艳春

(东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040)

摘要:被毛是哺乳动物最主要的特征之一,其保温功能对动物适应寒冷环境意义重大。为了探讨北极狐(*Alopex lagopus*)在被毛性状上如何适应寒冷的气候条件,对大兴安岭漠河地区人工养殖北极狐的背中部直针毛、上层绒毛、下层绒毛的长度、毛根细度、毛干细度以及毛密度、单个毛束内的毛数量、毛束密度、复合毛囊最大横切面积、1mm²内复合毛囊最大横切面总面积等14个性状因子进行测量分析。结果表明,北极狐绒毛分为上下两层,下层绒毛的长度、毛根细度和毛干细度均小于上层绒毛,上层绒毛长度与直针毛接近,直针毛长度与上层绒毛、下层绒毛长度均不存在显著相关性;毛密度与毛束密度极度正相关($P < 0.01$),但与毛根细度、毛干细度、单个毛束内的毛数量和1mm²内复合毛囊最大横切面总面积不存在显著相关性,且与复合毛囊最大横切面积的相关性较小;复合毛囊最大横切面积受毛根细度、单个毛束内的毛数量和毛束密度的影响较小。北极狐不是通过降低毛细度的方式来增加毛密度以加强保温功能,而是通过改变被毛在皮肤内的分布格局来增加毛密度,以及将有髓质的绒毛分为上下两层来改变被毛空间结构这两种策略提高被毛内静止空气的量以加强保温功能,进而适应高纬度地区的寒冷环境。
关键词:北极狐;保温性能;毛密度;毛长度;毛细度;复合毛囊

Winter pelage characteristics and implications for insulation of captive arctic fox in Mohe, Heilongjiang, China

CHENG Zhibin, ZHANG Wei*, HUA Yan, XU Yanchun

College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: For many species pelage characteristics undergo seasonal variations. Likewise, intraspecific variation of pelage characteristics can occur according to location and habitat characteristics for some mammals. Such variations can substantially affect the function of the pelage. In cold environments the pelage plays a particularly key role in the survival of many mammals. Differing pelage characteristics may suggest a number of different strategies of pelage insulation. In this analysis, we explore the relationship between pelage characteristics and pelage insulation value for the captive arctic fox (*Alopex lagopus*) in the Mohe area of Heilongjiang Province located at the far north of China. Fourteen pelage parameters were measured. Results indicated that hair density was (26802.8 ± 4499.8) hairs per cm². The length of guard hairs, undercoat hairs forming the top layer and undercoat hairs in the base layer was (6.08 ± 0.64) cm, (5.19 ± 0.28) cm, and (2.94 ± 0.30) cm respectively. The diameter of the root of guard hairs, undercoat hairs forming the top layer and undercoat hairs in the base layer was (66.33 ± 6.55) μm, (10.14 ± 0.67) μm, and (9.17 ± 1.01) μm respectively. The diameter of guard hairs, undercoat hairs forming the top layer and undercoat hairs in the base layer was (113.63 ± 4.92) μm, (22.22 ± 1.64) μm, and (20.41 ± 1.74) μm respectively. The maximum cross-sectional area of the hair bundle was $(1.09 \pm 0.26) \times 10^4$ μm². The arctic fox had two layers of undercoat hair. The length of guard hairs was not significantly correlated with either length of the undercoat hairs forming the top pelage layer or with length of the undercoat hairs in the base layer. The length of the undercoat hairs forming the top layer was close to that of the guard hairs.

基金项目:黑龙江省科技计划重点项目(GB06B205-1)

收稿日期:2009-10-21; 修订日期:2010-03-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zwfur@yahoo.com.cn

However, the length, hair root diameter and hair diameter of undercoat hairs at the base layer were shorter and smaller than undercoat hairs forming the top layer. Undercoat hairs at the base layer filled in the space between guard hairs and undercoat hairs forming the top layer. At the same time, the maximum cross-sectional area of compound hair follicles was slightly correlated with hair root diameter, hair number per bundle, and hair bundle density. Hair density was not significantly correlated with hair root diameter, or with hair diameter, or with hair number per bundle, or with total maximum cross-sectional area of the compound hair follicles per mm^2 . However hair density was negatively correlated with the maximum cross-sectional area of the compound hair follicles ($P < 0.05$) and positively correlated with hair bundle density ($P < 0.01$). Pelage density (pelage insulation value) of the arctic fox was not increased by having a smaller hair diameter or increased numbers of hairs, but by varying the distribution of the hair bundle density and the maximum cross-sectional area of the compound hair follicles. We presume that the insulation value of the arctic fox pelage was enhanced by increasing the volume and retention of air within the pelage in two ways. First, hair density was increased by variable hair distribution patterns over the skin. Second, the presence of two layers of undercoat hairs with medullae changed the spatial structure of the pelage. These two strategies help the arctic fox adapt to the cold climate in the high latitude areas of China.

Key Words: arctic fox (*Alopex lagopus*); pelage insulation; hair density; hair length; hair diameter; compound hair follicles

被毛作为哺乳动物身体最外层的部分,对动物的生存适应具有重要的生态学意义。温度是对动物影响最显著的气候因子,它直接影响动物的体温,从而影响动物的新陈代谢、生长和发育^[1]。生活于高纬度地区的动物,每年都要经历漫长而寒冷的冬季,冬季耐寒性的提高,对其生存具有重要意义。动物对冷环境的适应方式有四种:即增加隔热性、增加产热、主动避开低温环境和异温性^[2-5]。其中最直接的方式是增加隔热性,哺乳动物主要通过增加被毛的密度和厚度以及皮下脂肪的厚度来实现保温功能^[1]。哺乳动物因分布地域、所处季节不同,被毛形态结构上会产生不同的适应性变化^[6-8],在保温功能上,不同的被毛性状则表现出不同的保温策略^[9-11]。目前,被毛的形态结构与动物的适应性一直是毛发形态学研究的重要方向^[12],而被毛性状与保温策略之间的联系又是其中一个重要方面。

北极狐(*Alopex lagopus*)是哺乳动物中具有最好隔热效果被毛的动物之一^[13],生活在高纬度寒冷地区具有完善的被毛保温调节机制。目前,对北极狐被毛保温性能的研究,仅有少量关于被毛厚度与保温功能关系的报道^[14-15],缺少深入的研究,且北极狐被毛的保温策略尚不清楚。本文以漠河地区养殖的北极狐为例,研究了北极狐冬季被毛性状,旨在揭示其被毛的保温策略,探讨北极狐在被毛性状上如何适应寒冷气候。

1 材料与方法

1.1 材料

采集大兴安岭漠河地区人工养殖的北极狐正冬季生皮 10 张(2 ♂、8 ♀),每张样本选取背中部直针毛、上层绒毛、下层绒毛各 10 根和 5 份皮板。

1.2 方法

1.2.1 光镜样本的制备及毛长度、毛细度测量

在样本的背中部取一小块带毛的皮板,用沸水煮至变软,用尖镊子将完整的毛从皮板中拉出,在乙醚和 95% 的乙醇按体积 1:1 的混合液中脱脂 20min,再用无水乙醇清洗 10min。将处理后的毛平放到无机玻璃上,用精度为 mm 的钢直尺测量其长度。绒毛易弯曲,可滴 1—2 滴水,用毛笔挑直后测量。待毛自然干燥后用透明胶带将其粘于载玻片上,即制成光镜样本。应用 H6303i 生物显微镜及配套的 tImaPro 图片处理软件测量毛根细度(毛根部直径)、毛干细度(毛的最粗处直径)。

1.2.2 皮肤组织石蜡切片的制备及毛密度测量和校正

将回鲜后的皮肤样本经固定、脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、贴片、脱蜡、封片等过程制得皮肤组织石蜡切

片样本^[16]。在 Olympus 光学显微镜下观察毛束中毛的数量,随机抽样计算出单个毛束内毛的平均数量,再从显微测微尺内计算出毛束密度(单位面积内平均毛束数量),两者乘积即为校正前毛密度(d)^[17]。

在制作皮肤组织石蜡切片时,皮板经脱水、透明和浸蜡等过程处理后面积收缩较大,而且各皮板的收缩率不同。因此需要测量皮肤面积的收缩率进行毛密度的校正。测量皮肤组织回鲜后的面积(a)和浸蜡后的面积(b), b/a 即为收缩率。

$$\text{毛密度(校正后毛密度)} = d \times (b/a)$$

1.2.3 复合毛囊最大横切面积的测量

每个样本取 50 个复合毛囊最大横切面,应用 SigmaScan Pro5.0 图像处理软件测量其面积。 1mm^2 内毛束的平均数量乘以平均复合毛囊最大横切面积即 1mm^2 内复合毛囊最大横切面总面积。

1.2.4 数据处理

应用 SPSS15.0 软件处理,先用 Kolmogorov-Smirnov 检验直针毛、上层绒毛、下层绒毛的长度、毛根细度、毛干细度以及毛密度、单个毛束内的毛数量、毛束密度、复合毛囊最大横切面积、 1mm^2 内复合毛囊最大横切面总面积等 14 个被毛性状因子是否呈正态分布,经检验数据均符合正态分布($P > 0.05$)。

针对上层绒毛和下层绒毛的毛长度、毛根细度、毛干细度的差异性比较,先经方差齐性检验, P 值均大于 0.05,方差齐,然后采用独立样本成组 t 检验。在相关性分析中,直针毛、上层绒毛、下层绒毛的长度、毛根细度、毛干细度以及毛密度、单个毛束内的毛数量、毛束密度、复合毛囊最大横切面积、 1mm^2 内复合毛囊最大横切面总面积等 14 个被毛性状因子之间的相关性,使用 Pearson 相关分析。

为了了解具有针毛层和绒毛层的物种之间毛密度与绒毛毛干细度的相关关系,针对文献中所得的海獭(*Enhydra lutris*)、麝鼠(*Ondatra zibethicus*)等 16 种动物以及本研究测得的北极狐的背部毛密度与绒毛毛干细度^[18-20],以绒毛毛干细度为自变量,毛密度为因变量,拟合 S 形曲线和乘幂曲线模型。

2 结果

2.1 直针毛、上层绒毛、下层绒毛之间的差异

由表 1 可知,直针毛、上层绒毛、下层绒毛平均长度分别为(6.08 ± 0.64)cm、(5.19 ± 0.28)cm、(2.94 ± 0.30)cm,平均毛根细度分别为(66.33 ± 6.55) μm 、(10.14 ± 0.67) μm 、(9.17 ± 1.01) μm ,平均毛干细度分别

表 1 背中部被毛性状指标的平均数、最小值和最大值

Table 1 Mean, minimum and maximum of the character parameters of the pelage in mid-dorsum

性状指标	Character parameter	平均数 $\pm$ 标准差 Mean $\pm$ SD	最小值 Minimum	最大值 Maximum
	毛密度根 Hair density (HD)/(根/cm ²)	26802.76 $\pm$ 4499.82	18504.26	32840.67
直针毛	毛长度 Length (HL)/cm	6.08 $\pm$ 0.64	4.23	7.60
Guard hairs (GH)	毛根细度 Hair root diameter (HRD)/ μm	66.33 $\pm$ 6.55	50.07	81.15
	毛干细度 Hair diameter (HD)/ μm	113.63 $\pm$ 4.92	93.55	132.00
上层绒毛	毛长度 Length (HL)/cm	5.19 $\pm$ 0.28	4.41	5.83
Undercoat hairs forming the top layer (UHTL)	毛根细度 Hair root diameter (HRD)/ μm	10.14 $\pm$ 0.67	7.94	11.83
	毛干细度 Hair diameter (HD)/ μm	22.22 $\pm$ 1.64	19.04	25.83
下层绒毛	毛长度 Length (HL)/cm	2.94 $\pm$ 0.30	1.60	4.01
Undercoat hairs at the base layer (UHBL)	毛根细度 Hair root diameter (HRD)/ μm	9.17 $\pm$ 1.01	6.60	12.29
	毛干细度 Hair diameter (HD)/ μm	20.41 $\pm$ 1.74	14.37	25.25
单个毛束内的毛数量	The hair number per hair bundle (HNPB)/(根/个)	43.01 $\pm$ 4.89	19.00	85.00
毛束密度	Hair bundle density (HBD)/(个/mm ²)	7.68 $\pm$ 1.70	4.00	14.00
复合毛囊最大横切面积/($\times 10^4 \mu\text{m}^2$)	Maximum cross-sectional area of the compound hair follicles (MCSACHF)	1.09 $\pm$ 0.26	0.36	2.76
复合毛囊最大横切面总面积/($\times 10^4 \mu\text{m}^2/\text{mm}^2$)	Total maximum cross-sectional area of the compound hair follicles (TMCSACHF)	8.09 $\pm$ 1.35	6.56	10.55

为 $(113.63 \pm 4.92) \mu\text{m}$ 、 $(22.22 \pm 1.64) \mu\text{m}$ 、 $(20.41 \pm 1.74) \mu\text{m}$ 。绒毛总体平均毛干细度为 $(21.06 \pm 2.21) \mu\text{m}$,最小值为 $14.37 \mu\text{m}$,最大值 $25.83 \mu\text{m}$ 。直针毛毛根细度分别是上层绒毛、下层绒毛的 6.5 倍和 7.2 倍左右,毛干细度分别是上层绒毛、下层绒毛的 5.1 倍和 5.6 倍左右。由表 2 可知,上层绒毛和下层绒毛的毛长度差异显著($t=17.128$, $df=18$, $P<0.01$)、上层绒毛和下层绒毛的毛根细度差异显著($t=2.519$, $df=18$, $P<0.05$)、上层绒毛和下层绒毛的毛干细度的差异极显著($t=2.394$, $df=18$, $P<0.05$)。这说明北极狐的绒毛分为上层绒毛和下层绒毛,上层绒毛在毛长度、毛根细度、毛干细度上均大于下层绒毛;直针毛在毛根细度、毛干细度上远远大于上层绒毛和下层绒毛;上层绒毛长度与直针毛长度相接近。

2.2 被毛有关性状之间的相关性

2.2.1 直针毛、上层绒毛、下层绒毛之间的相关性

由表 3 可知,直针毛、上层绒毛、下层绒毛之间的毛干细度、毛长度相关性均不显著;直针毛毛根细度与上层绒毛毛根细度相关性不显著($r=0.454$, $P=0.188$),上层绒毛毛根细度与下层绒毛毛根细度相关性不显著($r=0.478$, $P=0.162$),但直针毛毛根细度与下层绒毛毛根细度相关性显著($r=0.934$, $P<0.01$)。表明总体上直针毛、上层绒毛、下层绒毛之间在毛长度、毛根细度、毛干细度等 3 个性状上不存在显著相关性。

2.2.2 毛密度与其他被毛性状的相关性

由表 3 可知:毛密度与直针毛毛根细度、直针毛毛干细度、上层绒毛毛根细度、上层绒毛毛干细度、下层绒毛毛根细度、下层绒毛毛干细度的相关性均不显著;与单个毛束内的毛数量、 1mm^2 内复合毛囊最大横切面总面积的相关性均不显著。表明毛密度与毛根细度、毛干细度、单个毛束内的毛数量以及 1mm^2 内复合毛囊最大横切面总面积无关。

毛密度与毛束密度显著正相关($r=0.898$, $P<0.01$),可进行回归分析;与复合毛囊最大横切面积显著负相关($r=-0.645$, $P<0.05$),可进行回归分析。

2.2.3 复合毛囊最大横切面积与毛根细度、单个毛束内的毛数量和毛束密度等性状的相关性

由表 3 可知:复合毛囊最大横切面积与直针毛毛根细度显著正相关($r=0.655$, $P<0.05$),与下层绒毛毛根细度显著正相关($r=0.663$, $P<0.05$),但与上层绒毛毛根细度相关性不显著($r=0.533$, $P=0.113$);与单个毛束内的毛数量相关性不显著($r=0.581$, $P=0.078$)。表明复合毛囊最大横切面积受毛根细度和单个毛束内的毛数量的影响较小。

复合毛囊最大横切面积与毛束密度显著负相关($r=-0.739$, $P<0.05$),可进行回归分析。

2.3 毛密度、复合毛囊最大横切面积、毛束密度 3 个因子间的回归分析

设复合毛囊最大横切面积(Y_1)和毛束密度(Y_2)为因变量,毛密度为自变量,建立一元线性回归,得出 $Y_1 = -0.004x + 2.108$ ($R^2 = 0.416$, $P = 0.044 < 0.05$) (图 1),决定系数并不高; $Y_2 = 0.034x - 1.403$ ($R^2 = 0.806$, $P = 0.000 < 0.01$) (图 1),决定系数高。表明毛密度随着毛束密度的增加而增加,但受复合毛囊最大横切面积的影响较小。

表 2 上层绒毛与下层绒毛被毛性状独立样本成组 t 检验分析表

Table 2 Analysis of independent samples T test between UHTL and UHBL

性状指标 Character parameter	t	df	P
长度 HL	17.128	18	0.000
毛根细度 HRD	2.519	18	0.021
毛干细度 HD	2.394	18	0.028

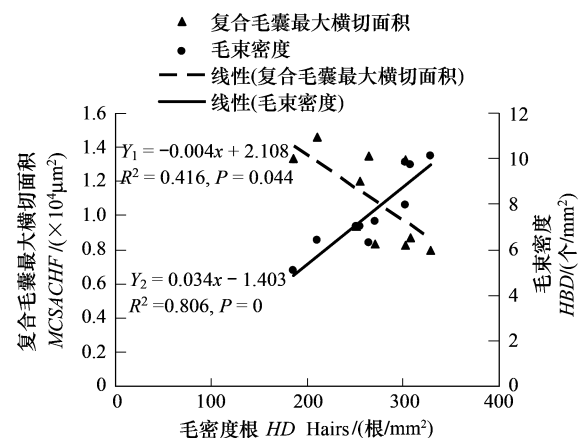


图 1 毛密度与复合毛囊最大横切面积、毛束密度的关系

Fig. 1 The relation between HD and $MCSACHF$, HD and HBD

表 3 背中部被毛性状间的相关性

Table 3 The correlation of the parameter of the pelage in mid-dorsum

相关系数 Pearson correlation coefficient	直针毛 GH		上层绒毛 UHTL			下层绒毛 UHBL			单个毛束 内的毛 数量 HNPB	毛束密度 HBD	复合毛囊 最大横切 面积 MCSACHF	1mm ² 内复合 毛囊最大横 切面总面积 TMCACHF
	长度 HL	毛根细度 HRD	长度 HL	毛根细度 HRD	毛干细度 HD	长度 HL	毛根细度 HRD	毛干细度 HD				
毛密度 HD	-0.254	-0.392	-0.494	-0.165	-0.086	0.476	-0.342	-0.545	-0.319	0.898**	-0.645*	0.264
直针毛 GH												
长度 HL		-0.473	0.639*	-0.624	-0.228	-0.626	-0.556	-0.506	-0.071	-0.193	-0.404	-0.881**
毛根细度 HRD			-0.151	0.454	-0.086	0.369	0.934**	0.877**	0.159	-0.368	0.655*	0.412
毛干细度 HD				-0.518	0.177	-0.188	-0.039	0.012	0.137	-0.451	0.052	-0.580
上层绒毛 UHTL												
长度 HL				-0.504	0.138	0.211	-0.329	-0.439	0.183	0.333	-0.486	-0.251
毛根细度 HRD					0.292	0.020	0.478	0.433	0.294	-0.222	0.533	0.606
毛干细度 HD						-0.081	0.119	0.166	0.681*	-0.358	0.547	0.430
下层绒毛 UHBL												
长度 HL						0.449	0.281	0.438	-0.163	0.438	-0.032	0.466
毛根细度 HRD							0.906**	0.331	0.185	-0.331	0.663*	0.496
毛干细度 HD								0.588	0.410	-0.588	0.781**	0.357
单个毛束内的毛数量 HNPB										-0.701*	0.581	0.059
毛束密度 HBD											-0.739*	0.200
复合毛囊最大横切面积 MCSACHF												0.495

显著性概率 P 值: * P < 0. 05, ** P < 0. 01

设毛束密度为因变量,复合毛囊最大横切面积为自变量,建立一元线性回归,得 $Y = -4.750x + 12.870$ ($R^2 = 0.546, P = 0.015 < 0.05$) (图 2), 决定系数并不高。表明复合毛囊最大横切面积受毛束密度的影响较小。

2.4 海獭、麝鼠等 17 种动物背部毛密度与绒毛毛干细度的回归分析

海獭、麝鼠等 17 种动物背部毛密度与绒毛毛干细度的关系,拟合 S 形曲线得出 $Y_1 = e^{(7.89 + 27.25/x)}$ ($R^2 = 0.74, P = 0.000 < 0.01$); 拟合乘幂 (Power) 曲线得出 $Y_2 = 1.83 \times 10^6 x^{-1.610}$ ($R^2 = 0.73, P = 0.000 < 0.01$), 两种曲线拟合效果均很好 (图 3)。曲线①当绒毛毛干细度小于 $10\mu\text{m}$ 时,毛密度与绒毛毛干细度相关性很大,随着其细度的减小毛密度增大显著,且绒毛毛干细度大小趋向一个临界值;曲线②当 $10\mu\text{m} <$ 绒毛毛干细度 $< 20\mu\text{m}$ 时,毛密度与绒毛毛干细度的相关性较大,随着其细度的增加毛密度减小很明显;曲线③当绒毛毛干细度大于 $20\mu\text{m}$ 时,毛密度与绒毛毛干细度的相关性很小,随着其细度的增加毛密度的变化很小,毛密度的增加受到皮肤面积的约束很小。北极狐绒毛毛干细度为 $21.06\mu\text{m}$,位于曲线第③段。表明北极狐的毛密度与绒毛毛干细度相关性很小。

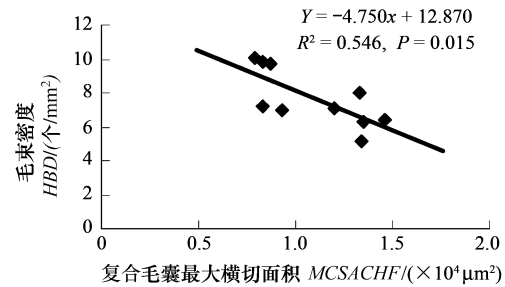


图 2 复合毛囊最大横切面积与毛束密度的关系

Fig. 2 The relation between MCSACHF and HBD

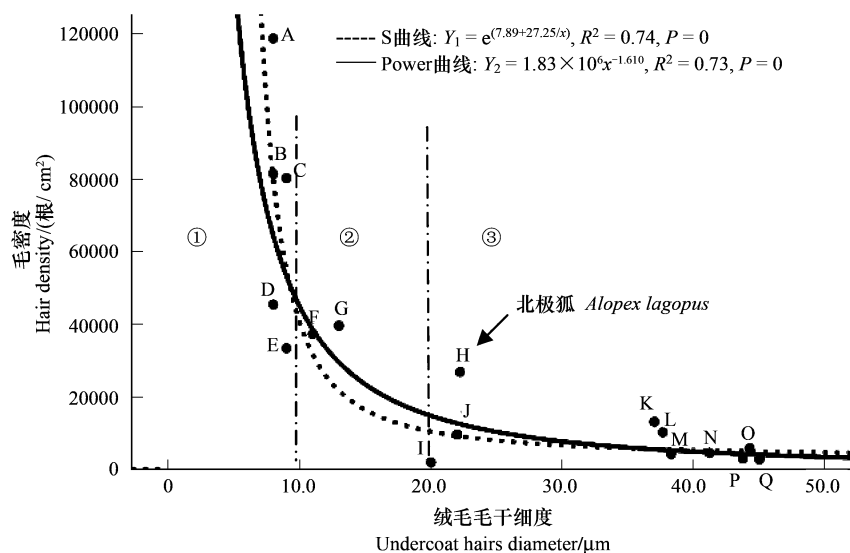


图 3 17 种物种间毛密度与绒毛毛干细度存在的曲线关系^[18-20]

Fig. 3 Curve relation between hair density and undercoat hairs diameter of the seventeen species^[18-20]

A:海獭 *Enhydra lutris*; B:鸭嘴兽 *Ornithorhynchus anatinus*; C:加拿大水獭 *Lutra canadensis*; D:东方水鼠 *Hydromys chrysogaster*; E:北美水貂 *Mustela vison*; F:北美河狸 *Castor canadensis*; G:麝鼠 *Ondatra zibethicus*; H:北极狐 *Alopex lagopus*; I:袋食蚁兽 *Myrmecobius fasciatus*; J:褐家鼠 *Rattus norvegicus*; K:北美负鼠 *Didelphis virginiana*; L:山沼鼠 *Otomys sloggetti robertsi*; M:单沟沼鼠 *Otomys unisulcatus*; N:阿贡沼鼠 *Otomys angoniensis*; O:露沼鼠 *Otomys irroratus*; P:布氏旱台鼠 *Parotomys brantsii*; Q:旱台鼠 *Parotomys littledalei*

3 讨论

生活在寒冷地区的哺乳动物通过增加被毛长度和厚度^[15,21-23]、毛密度^[19,24]和髓质内静止空气容纳量^[25-27]这 3 种策略增加被毛内静止空气容纳量^[28-29],以及静止空气的稳定性^[11,30]来增加被毛保温隔热性能以适应寒冷环境。北极狐主要通过将有髓质的绒毛分为上下两层来改变被毛的空间结构的策略,以及调节被毛在皮肤内的分布格局来增加毛密度的策略,以充分提高被毛内静止空气的量和稳定性来加强保温功能,达到抵御寒冷的目的。

3.1 北极狐绒毛在空间结构上呈上下两层分布加强保温功能

许多哺乳动物的针毛长度与绒毛长度之间呈显著正相关^[18,31],当针毛长度与绒毛长度显著正相关时,被毛可以产生更好的保温作用。而我们的研究表明,北极狐背中部直针毛与绒毛长度相关性不显著,这是因为在被毛的空间结构上,其绒毛呈上下两层分布。直针毛的毛干细度是上层绒毛和下层绒毛的 5 至 6 倍,直针毛起着对绒毛的支撑作用。上层绒毛弯曲并与针毛长度接近,下层绒毛不仅短于上层绒毛且毛干细度小,同时直针毛和上层绒毛的下部较细,使得被毛内部存在一定的空间,为下层绒毛弯曲着填补这个空间创造了条件,有效地提高了北极狐被毛内部的静止空气的稳定性。而且北极狐绒毛具有髓质,绒毛的髓腔内充满稳定而静止的空气,进一步增强了被毛的保温功能。这是北极狐为了适应严寒的冬季而采取的一种改变被毛空间结构的对策。

3.2 北极狐通过调节被毛在皮肤内的分布格局增加毛密度

动物被毛密度由气候条件和生存环境决定^[10],被毛能减少动物热量与环境的交流,进而减少能量的消耗,毛密度越大,保温性能越好^[32-34]。由于皮肤相对表面积有限,一些哺乳动物通过降低毛的平均细度增加毛的数量^[35],和改变毛囊的分布格局^[35-36]这两种策略来增加毛密度。从表 3 可知,北极狐背中部的毛密度与绒毛毛干细度之间不存在显著相关性,而且北极狐绒毛平均细度大于 20 μm 位于曲线第③段(图 3)也表明了北极狐毛密度与绒毛毛干细度相关性很小,因此北极狐不是通过降低毛细度增加毛密度的策略来增强保温功能的。

毛密度的增加主要有毛根细度、单个毛束内的毛数量、毛束密度和复合毛囊最大横切面积四个限制因子。研究表明,北极狐毛密度与毛根细度、单个毛束内的毛数量均不相关,且受复合毛囊最大横切面积的影响较小,只随毛束密度的增加而增加,这说明北极狐毛密度主要受毛束密度因子的限制。而复合毛囊最大横切面积与毛根细度、单个毛束内的毛数量和毛束密度 3 个限制因子有关。但研究表明,北极狐复合毛囊最大横切面积受毛根细度、单个毛束内的毛数量和毛束密度这 3 个因子的影响均较小。这说明复合毛囊最大横切面积不随着单个毛束内的毛数量的增加而增加,且毛束密度的增加不受复合毛囊最大横切面积的限制。因此,北极狐主要通过调节皮肤中复合毛囊最大横切面积和单位面积内的毛束数量两个因子在皮肤内的分布格局,增加毛束密度以增加毛密度。而北美水貂(*Mustela vison*)的毛密度决定于单个毛束内的毛数量^[37]。但是,增加毛束密度以增加毛密度的贡献比增加单个毛束内的毛数量以增加毛密度的贡献大。由此可以看出,北极狐被毛的保温策略优于水貂。

3.3 北极狐与其他动物被毛在保温策略上的比较

为了适应寒冷环境,不同动物在被毛上有不同的保温对策。白唇鹿(*Cervus albirostris*)的毛被只由粗毛组成,粗毛有着极发达的髓质,这是它与高原严寒环境相适应的重要特征之一^[30]。北极熊(*Ursus maritimus*)的被毛中空,则是一套完善的日光换能器^[38-39]。加拿大水獭(*Lutra canadensis*)拥有致密的绒毛,绒毛鳞片呈瓣状形且鳞片之间有显著的凹槽,绒毛通过旋转 45°与相邻的绒毛相互形成联锁结构,更好地稳定被毛层内的静止空气^[11]。图 3 中位于曲线①区段的海獭为半水生哺乳动物,其绒毛细、毛密度高,这是为了在被毛表层形成致密的隔水层,增加被毛内空气的稳定性,防止水进入被毛而使体内热量迅速散失。根据本文研究结果和相关文献^[40]得知,北极狐单个毛束内毛的数量与海獭接近,但由于毛束密度的巨大差距,使得毛密度远不及海獭。这与二者的生存环境差异密不可分。首先,海獭是半水生哺乳动物,被毛极好的保温性能使其适应寒冷的海洋生境。而北极狐是陆生哺乳动物,被毛不需要像海獭那样形成致密的隔水层,虽然毛密度相对较小,但其通过增加被毛长度和厚度以及在空间结构上将具有髓质的绒毛分为上下两层的对策来弥补这一缺陷,使其能够适应高纬度地区寒冷的气候条件。另一个重要原因是,被毛密度的增加受到能量和营养消耗代价增加的影响^[41-44],假如北极狐被毛在长度不变的条件下,毛密度和绒毛毛干细度均与海獭一致,这就需要付出巨大的营养代价。

恒温动物生活在北极环境下,它们的主要挑战是低温造成大量热量流失和食物的缺乏^[13],因此它们需要

特殊的生存对策。冬季被毛保温性能好的动物比被毛保温性能差的动物在生境选择和活动范围及时间上更加有利,这种优势不仅增加了动物的生存机会,而且使动物具有更多可利用的生态空间^[10]。北极狐是环北极圈物种,在整个北美洲和欧亚大陆的北极冻土地带均有分布^[13,15],冬季不需要冬眠,在取食上是一个机会主义者,需要在寒冷的环境下到处觅食,它能够忍受极度寒冷的环境,通过寻找洞穴、减少活动、降低基础代谢率、增加产热等行为和生理的方式^[2,13,45-46],而且保温性能高的被毛也是北极狐抵御寒冷的主要方式之一,本研究也证明了这一点,这与 Scholander P F 等^[14]和 Underwood L S^[15]的研究结果相一致。

References:

- [1] Sun L Y. Principles of Animal Ecology (3rd). Beijing: Beijing Normal University Press, 2001: 40-45, 51-57.
- [2] Remmert H. Arctic Animal Ecology. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1980: 250.
- [3] Martin S L, Epperson L E, Rose J C, Kurtz C C, Ané C, Carey H V. Proteomic analysis of the winter-protected phenotype of hibernating ground squirrel intestine. American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2008, 295(1): 316-328.
- [4] Rasmussen K, Palacios D M, Calambokidis J, Sabor o M T, Dalla R L, Secchi E R, Steiger G H, Allen J M, Stone G S. Southern Hemisphere humpback whales wintering off Central America: insights from water temperature into the longest mammalian migration. Biology Letters, 2007, 3(3): 302-305.
- [5] Swanson D L, Liknes E T. A comparative analysis of thermogenic capacity and cold tolerance in small birds. Journal of Experimental Biology, 2006, 209: 466-474.
- [6] Ivlev Y F. Waterproof features of mammalian pelage: General concepts and quantitative criteria. Zoologi českij žurnal, 2004, 83(2): 185-198.
- [7] Bullen R D, McKenzie N L. The pelage of bats (Chiroptera) and the presence of aerodynamic riblets: the effect on aerodynamic cleanliness. Zoology, 2008, 111: 279-286.
- [8] Howell D J, Norman Hodgkin. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. Journal of Morphology, 2005, 148(3): 329-336.
- [9] Kvadsheim P H, Aarseth J J. Thermal function of phocid seal fur. Marine Mammal Science, 2002, 18(4): 952-962.
- [10] Boyles J G, Bakken G S. Seasonal changes and wind dependence of thermal conductance in dorsal fur from two small mammal species (*Peromyscus leucopus* and *Microtus pennsylvanicus*). Journal of Thermal Biology, 2007, 32: 383-387.
- [11] Weisel J W, Nagaswami C, Peterson R O. River otter hair structure facilitates interlocking to impede penetration of water and allow trapping of air. Canadian Journal of Zoology, 2005, 83(5): 649-655.
- [12] Zhang W, Xu Y C. A review and prospects of the research on hair microstructure. Acta Theriologica Sinica, 2003, 23(4): 339-345.
- [13] Prestrud P. Adaptions by the arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. Arctic, 1991, 44(2): 132-138.
- [14] Scholander P F, Walters V, Hock R, Irving L. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biological Bulletin, 1950, 99: 225-236.
- [15] Underwood L S, Reynolds P. Photoperiod and fur lengths in the arctic fox (*Alopex lagopus* L.). International Journal of Biometeorology, 1980, 24(1): 39-48.
- [16] Lin J H, Wei W L, Peng X X. Modern Biology Experiment (I). Beijing: Higher Education Press, 2000: 70-87.
- [17] Zhang W, Jing S Y, Xu Y C. Fur (2nd). Harbin: Northeast Forest University Press, 2002: 50-52.
- [18] Fish F E, Smelstoys J, Baudinette R V, Reynolds P S. Fur does not fly, it floats: buoyancy of pelage in semi-aquatic mammals. Aquatic Mammals, 2002, 28(2): 103-112.
- [19] Rymer T L, Kinahan A A, Pillay N. Fur characteristics of the African ice rat (*Otomys sloggetti robertsi*): Modifications for an alpine existence. Thermal Biology, 2007, 32: 428-432.
- [20] Cooper C E, Walsberg G E, Withers P C. Biophysical properties of the pelt of a diurnal marsupial, the numbat (*Myrmecobius fasciatus*), and its role in thermoregulation. Journal of Experimental Biology, 2003, 206: 2771-2777.
- [21] Bulgarella M, Lamo D D. Thermal conductance of guanaco (*Lama guanicoe*) pelage. Journal of Thermal Biology, 2005, 30: 569-573.
- [22] Reynolds P S. Effects of body size and fur on heat loss of collared lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. Journal of Mammalogy, 1993, 74(2): 291-303.
- [23] Radim Šumbera, Jitka Zelová, Petr Kunc, Ivana Kní žková, Hynek Burda. Patterns of surface temperatures in two mole-rats (Bathyergidae) with different social systems as revealed by IR-thermography. Physiology & Behavior, 2007, 92(3): 526-532.
- [24] Wasserman D, Nash D J. Variation in body size, hair length, and hair density in the deer mouse *Peromyscus maniculatus* along an altitudinal

- gradient. *Holarctic Ecology*, 1979, 2(2): 115-118.
- [25] Zhang W, Liu L S, Liu E M, Fu Y J, Fei X. The adaptability of hair medulla exponent of roe deer in keeping warm and protection. *Journal of Northeast Forestry University*, 1997, 25(3): 45-47.
- [26] Jin X, Zhang W, Jin Y. Seasonal variation of the hair structure in red deer. *Acta Theriologica Sinica*, 2005, 25(4): 414-416.
- [27] Xu Z Q, Xu L, Li B, Xu H F. Coat changes and hair morphology of musk deer (*Moschus berezovskii*) fawn. *Acta Theriologica Sinica*, 2006, 26(1): 101-104.
- [28] Hammel H T. Thermal properties of fur. *American Journal of Physiology*, 1955, 182: 369-376.
- [29] Sun C H, Zhang W. Relationship between structure and function of lanugo in roe deer. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, 35(3): 68-70.
- [30] Chen M Q, Wang X A. A study on relationship of hair morphology of white-lipped deer and alpine environment. *Acta Theriologica Sinica*, 1991, 11(4): 253-257.
- [31] Rasmussen P V. Hair types in scan black mink. *Faglig Arsberetning, Dansk Pelsdyravlerforening*, 1988, 155-164.
- [32] Kondo K, Ninomiya Y, Ichikawa H, Kato M, Fukunaga S, Hosaka A K. Hair density and morphology of medulla in Mustelidae. *Scientifur*, 2004, 28(3): 283-287.
- [33] Harris G D, Huppi H D, Gessaman J A. The thermal conductance of winter and summer pelage of *Lepus californicus*. *Journal of Thermal Biology*, 1985, 10: 79-81.
- [34] Jofre M B, Caviedes-Vidal E. Seasonal changes in heat transfer in the small mammal *Calomys musculus* (Rodentia, Muridae). The role of the skin. *Journal of Thermal Biology*, 2003, 28: 141-147.
- [35] Khateeb A A, Johnson E. Seasonal changes of pelage in the vole (*Microtus agrestis*). I. Correlation with changes in the endocrine glands. *General and Comparative Endocrinology*, 1971, 16: 217-228.
- [36] Moore G P M, Jackson N, Isaacs K, Brown G. Pattern and morphogenesis in skin. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, 191(1): 87-94.
- [37] Kondo K, Kohno K, Nishiumi T, Jing S Y, Shimizu Y. Determination of hair density in mink. *Scientifur*, 1989, 13(1): 15-18.
- [38] Tributsch H, Goslowsky H, Kuppers U, Wetzel H. Light collection and solar sensing through the polar bear pelt. *Solar Energy Materials*, 1990, 21(2/3): 219-236.
- [39] Bohren C F, Sardie J M. Utilization of solar radiation by polar animals; an optical model for pelts; an alternative explanation. *Applied Optics*, 1981, 20(11): 1894-1896.
- [40] Williams T D, Allen D D, Groff J M, Glass R L. An analysis of California sea otter (*Enhydra lutris*) pelage and integument. *Marine Mammal Science*, 1992, 8(1): 1-18.
- [41] Reis P J, Schinckel P G. Some effects of sulfur-containing amino acids on the growth and composition of wool. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1963, 16: 218-230.
- [42] Reis P J. Variations in sulfur content of wool//Lyne A H, Short B F, eds. *Biology of the Skin and Hair Growth*. New York: American Elsevier Publishing Company, 1965: 365-375.
- [43] Murphy M E, King J R. Semi-synthetic diets as a tool for nutritional ecology. *Auk*, 1982, 99: 165-167.
- [44] Murphy M E, King J R. Dietary sulfur amino acid availability and molt dynamics in white-crowned sparrows. *Auk*, 1984, 101: 164-167.
- [45] Irving L. *Arctic Life of Birds and Mammals, Including Man*. Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1972: 192.
- [46] Henshkw R E, Underwood L S, Casey T M. Peripheral thermoregulation; Foot temperature in two arctic canines. *Science*, 1972, 175: 988-990.

参考文献:

- [1] 孙儒泳. 动物生态学原理(第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 2001: 40-45, 51-57.
- [12] 张伟, 徐艳春. 毛发微观结构研究的回顾与展望. *兽类学报*, 2003, 23(4): 339-345.
- [16] 林加涵, 魏文铃, 彭宣宪. 现代生物学实验(上册). 北京: 高等教育出版社, 2000: 70-87.
- [17] 张伟, 景松岩, 徐艳春. 毛皮学(第二版). 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2002: 50-52.
- [25] 张伟, 刘龙生, 刘二曼, 付永军, 废璇. 狗被毛髓质指数在保温和保护功能上的适应性变化. *东北林业大学学报*, 1997, 25(3): 45-47.
- [26] 金辛, 张伟, 金煜. 马鹿东北亚种被毛形态结构的季节性差异. *兽类学报*, 2005, 25(4): 414-416.
- [27] 徐正强, 徐玲, 李波, 徐宏发. 林麝幼体的换毛序和胎毛、夏毛、冬毛的形态. *兽类学报*, 2006, 26(1): 101-104.
- [29] 孙长虹, 张伟. 狗胎毛形态结构与功能的关系. *东北林业大学学报*, 2007, 35(3): 68-70.
- [30] 陈民琦, 王晓安. 白唇鹿被毛形态学与高寒环境关系的研究. *兽类学报*, 1991, 11(4): 253-257.