

黑线毛足鼠能量策略的个体差异与权衡

杨帆 芮俊文 杨明* 何巧巧*

沈阳师范大学生命科学学院 沈阳 110034

摘要: 为了应对由冬季低温与食物匮乏所带来的挑战,动物进化出了不同的能量策略,如迁徙、换毛、贮食、储脂和蛰眠等,但个体间可能存在差异,且不同策略之间可能存在一定的权衡。有研究者认为,黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)的贮食和日蛰眠等能量策略之间可能存在权衡。本研究测定了低温短光[(10±2)°C,光照与黑暗之比L:D为8:16]及自由取食或限食条件下黑线毛足鼠的体重、摄食量、贮食量、食物摄取总量、基础代谢率、体核温度与活动性等7项指标的个体差异,并探讨摄食(包括贮食)、基础代谢率与蛰眠之间是否存在权衡,以推测黑线毛足鼠对低温与食物匮乏能量响应策略的个体差异产生的原因。结果显示,在低温短光、自由取食条件下,摄食量无性别差异,雄性个体的体重大于雌性个体,体核温度及活动性低于雌性个体。在限食阶段且低温短光情况下,出现了蛰眠个体,蛰眠个体在自由取食阶段的活动性高于非蛰眠个体,即活动性高的个体更可能产生蛰眠。蛰眠个体与非蛰眠个体的基础代谢率无差异。但是,在蛰眠个体中,基础代谢率与蛰眠频率负相关,活动性与蛰眠持续时间负相关。在非蛰眠个体中,限食程度升高后活动量显著增加。此外,虽然与贮食和蛰眠可能存在负相关关系的预测相符,贮食个体均不蛰眠,但是动物是否贮食、贮食量以及食物摄取总量(包括贮食量)均与蛰眠无显著相关。本研究表明,能量对策之间的权衡并非发生于贮食和蛰眠之间,而是存在于基础代谢率、活动性与蛰眠之间,不蛰眠的个体倾向于降低活动性以节约能量,而基础代谢率和自由取食阶段活动性高的蛰眠个体则拥有更低的蛰眠表达。

关键词: 黑线毛足鼠; 蛰眠; 贮食; 低温; 限食

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2022)03-336-14

Individual Differences and Trade-offs of Energy Strategies in *Phodopus sungorus*

YANG Fan RUI Jun-Wen YANG Ming* HE Qiao-Qiao*

School of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China

Abstract: [Objectives] To deal with the challenges of the low temperatures and food shortage in winter, animals have evolved different energy strategies such as migration, molting, hoarding, fat storage and torpor, but there may be individual differences and trade-offs among strategies. Some researchers have suggested that

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 32071518), 沈阳师范大学博士启动基金项目(No. BS201841);

* 通讯作者, E-mail: heqq@synu.edu.cn, yangming@synu.edu.cn;

第一作者简介 杨帆, 女, 硕士研究生; 研究方向: 生理生态及行为生态学; E-mail: 250747068@qq.com。

收稿日期: 2021-12-08, 修回日期: 2022-03-06 DOI: 10.13859/j.cjz.202203002

there may be trade-offs among energetic strategies such as hoarding and torpor, etc., in *Phodopus sungorus*. Here we explored whether there are trade-offs among various energy strategies and analyzed the causes of individual differences in energy strategies responding to low temperature and food shortage. **[Methods]** Under low temperature and short light (10 ± 2 °C, light : dark (L : D) = 8 : 16), and *ad libitum* feeding or food restriction, we used TSE Lab Master system, food hoarding device and Vital View system (by G2 E-Mitter) to detect the basal metabolic rate, food intake, hoarding, core body temperature and activity of *P. sungorus*. Repeated-measure ANOVA, independent-sample *t*-test, paired-sample *t*-test, Fisher's exact test and Pearson correlation analysis were used to analyze differences of *P. sungorus* in body weight, food intake, hoarding, total intake, basal metabolic rate, core body temperature and activity. **[Results]** Under the conditions of low temperature and short light (*ad libitum* feeding), there was no gender difference in food intake (Table 1 and 2). The average body weight of males was larger than that of females (Table 1 and 2), and the core body temperature and activity of males were lower than those of females (Table 2). Some individuals expressed torpor at 40% food restriction (10 ± 2 °C, L : D = 8 : 16). The activity of torpor individuals was higher than that of non-torpor individuals at *ad-libitum*-feeding stage (Fig. 4) but not food-restriction stages (Fig. 3c, d), that is, individuals with higher activity levels at *ad-libitum*-feeding stage were more likely to express torpor. Minimum core body temperature of torpor group was higher than non-torpor group, but there was no significant difference in average core body temperature at any stage (Fig. 3a, b, Table 3). There was no difference in basal metabolic rate between torpor and non-torpor individuals (Table 3). However, basal metabolic rate was negatively correlated with torpor frequency, and activity at *ad-libitum*-feeding stage was negatively correlated with torpor duration of torpor individuals (Fig. 1c, d, e). In the non-torpor individuals, the activity level increased significantly after dietary restriction (Table 5). In contrary to predictions, whether individuals ever hoarded food, hoarding size, or total food intake (including hoarding) did not significantly correlate with torpor. **[Conclusion]** Trade-offs among different energy strategies were not found between hoarding and torpor, but were found between basal metabolic rate or activity and torpor. That is, non-torpor individuals tend to decrease activity and save energy. Moreover, torpor individuals with higher basal metabolic rate, and those with higher activity at *ad-libitum*-feeding stage showed lower torpor expression.

Key words: *Phodopus sungorus*; Torpor; Hoarding; Low temperature; Fasting

在自然界中, 为了应对由季节变化所带来的极端或不利的环境, 大多数物种都已进化出一定的适应能力 (Ushakova et al. 2012)。哺乳动物已进化出高代谢水平、良好的皮毛隔热性以及迁徙能力等, 来适应极端环境 (杨明等 2011)。与大型哺乳动物相比, 小型哺乳动物由于其体型较小、相对表面积较大, 在低温环境中热量损失会更高, 因此需要更多的能量来维持生存 (Geiser 2020)。动物通常会利用外部能量或内部生理调节来维持能量的平衡以适应多变的环境, 例如, 动物通过贮存食物弥补食物

短缺所带来的影响、在季节变化前积累身体脂肪来增加内部能量储备、降低代谢率及体温并产生蛰眠 (torpor) 来节约内部能量消耗等。但是, 动物也需要在不同的能量策略之间进行选择和权衡 (Day et al. 2001)。对于小型哺乳动物而言, 在恶劣环境中的能量权衡与适应策略的选择是至关重要的, 不仅利于其提高存活率, 还能为其下一次繁殖保存能量 (Humphries et al. 2003)。

贮食行为 (food hoarding behaviour) 是许多小型哺乳动物, 尤其是啮齿类, 应对环境波

动与食物资源短缺时, 满足自身能量需求的重要策略之一 (Shettleworth 1990), 受到环境季节信号、性别及食物资源等因素的影响。这种行为指的是动物将食物提前准备好, 以应对季节性变化。因此, 贮食量是外部能量大小最好的体现。其大小受食物短缺、食物热量密度大小、盗食及雌性妊娠哺乳等因素的影响 (Wauters et al. 1995, Wood et al. 1996, Bartness 1997)。同时, 贮食量的增加通常伴有体重的减少, 这是由于动物面对不利环境时, 体脂作为内部储存能量被消耗后, 需要外部的食物贮存来维持能量平衡 (Day et al. 2001, Garretson et al. 2014)。此外, 在有些物种中雌性的贮食量大于雄性 (Wauters et al. 1995, Wood et al. 1996)。差异的产生可能是由于雌性在繁殖期需要较高且更容易获取的能量, 因此在妊娠期和哺乳期的贮食量水平会大幅增加 (Bartness 1997)。

蛰眠可分为日蛰眠 (daily torpor) 和冬眠 (hibernation), 二者均为哺乳动物重要的能量策略 (王德华等 2009)。而在小型哺乳动物中, 常用日蛰眠而非冬眠来减少能量的消耗以应对环境的季节性变化 (Geiser 2020)。现有研究发现, 许多因素都会促进蛰眠的产生, 包括光周期缩短、气温降低及缺乏食物等。这种反应的生理基础是神经内分泌系统的内源性昼夜节律变化 (Ushakova et al. 2012), 诱发日蛰眠的季节性信号主要依赖于光周期的调控 (Heldmaier et al. 1981a)。除了自发的日蛰眠外, 许多对日蛰眠的研究是通过在实验室内限制小型哺乳动物的食物或水分进行的 (Heldmaier et al. 1981b, Day et al. 1999, Garretson et al. 2014)。因此, 又可将日蛰眠的产生分为自发性和限食诱导两种形式, 它们是由不同的控制机制调节的。自发的日蛰眠主要受似冬季的光周期 (光照小于 13 h) 的影响, 而限食诱导的日蛰眠仅受食物短缺的影响, 而不受季节影响 (Diedrich 2015)。

黑线毛足鼠 (*Phodopus sungorus*) 为属于

啮齿目 (Rodentia) 仓鼠科 (Cricetidae) 毛足鼠属的小型哺乳动物。其在毛色、体重、运动和摄食等方面均具有很强的季节性变化。该物种具有明显的贮食行为和日蛰眠策略, 并且是冬季表型多态性的典型例子 (Przybylska et al. 2019a, b)。该物种还是少数同时显示自发日蛰眠和限食诱导日蛰眠的物种之一 (Diedrich 2015)。该物种同时具备贮食和日蛰眠的能力, 但并非所有个体均同时采用这两种策略, 这意味着它们可能在这两种能量策略之间进行权衡, 选择两种策略中的一种。Ruf 等 (1995) 的早期研究发现, 蛰眠表达较少的黑线毛足鼠个体贮食量高于蛰眠表达多的个体, 且食物摄取总量 (包括贮食) 与蛰眠频率呈负相关, 因此他们认为贮食和蛰眠之间可能存在着权衡。本文将着重对这一假说进行检验。

除此之外, 黑线毛足鼠还可能从摄食和活性等方面进行能量平衡调节。Ruf 等 (1995) 认为, 该物种对冬季环境的体温调节、运动活动和能量需求有两个水平的综合调节, 从整体水平上看, 黑线毛足鼠从长光照到短光照的过渡导致日常活动模式的重新安排; 从个体水平上看, 动物个体之间在蛰眠、运动、食物摄取、贮食量和能量消耗等方面在对短光照的相关反应上存在很大差异。因此, 以上能量策略间均可能存在权衡。

目前, 虽然对于黑线毛足鼠的能量策略、贮食行为与蛰眠进行了很多研究 (Heldmaier et al. 1981a, Ushakova et al. 2012, Diedrich et al. 2020, Geiser 2020)。但是, 还没有从行为到生理层面对黑线毛足鼠的体重、摄食、基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR)、活动性、贮食与蛰眠等能量策略的个体差异和权衡进行详细的研究与探讨。因此, 本研究将以黑线毛足鼠为实验动物, 探究其基础代谢率、摄食 (包括贮食) 和蛰眠等策略之间是否存在个体差异和权衡, 以分析黑线毛足鼠对季节性变化的能量响应策略个体差异产生的原因。

1 材料与amp;方法

1.1 实验动物

实验用黑线毛足鼠饲养于沈阳师范大学动物房。单笼(29 cm × 18 cm × 16 cm)饲养, 笼内用碎刨花和少量棉花作为巢材。出生后饲养于暖温长光环境, (20 ± 2) °C、光照与黑暗之比 L:D 为 16:8, 至 3 月龄, 测定代谢率并进行体内温度传感器(为具有测量温度和活动性功能的无线传感器 G2 E-Mitter, Mini Mitter 公司, 15.5 mm × 6.5 mm, 重量 1.1 g) 埋植手术, 术后继续置于暖温长光环境, 进行为期 10 d 的恢复。之后饲养于低温短光环境, (10 ± 2) °C、光照与黑暗之比 L:D 为 8:16, 进行贮食行为及蛰眠诱导实验。标准鼠饲料(沈阳市于洪区前民实验动物饲料厂)的主要成分是水、蛋白、脂肪、粗纤维、钙和磷等。动物自由饮水, 除限食阶段以外, 动物均自由取食。

1.2 实验方法

1.2.1 基础代谢率的测定 在黑线毛足鼠 3 月龄时, 使用 TSE Lab Master 开放式呼吸代谢测定系统(德国 TSE 公司)进行黑线毛足鼠基础代谢率的测定。测定时进出动物呼吸室的气体流量是 0.35 L/min, 呼吸室大小是 20 cm × 10 cm × 13 cm, 测定时的温度控制在 27 °C (Gutowski et al. 2011)。基础代谢率的测定在每天 9:00 ~ 16:00 时进行, 测定前动物禁食 3 h, 放入呼吸室内适应 1 h, 每隔 5 min 测量 1 次, 共测定 3 h。每次实验前测定动物的体重。

1.2.2 体核温度与活动性的测量 体核温度与活动性使用植入式生理信号采集系统(Vital View 系统, Mini Mitter 公司, 型号 ER-4000)与体内温度传感器进行监测。低温短光环境实验中, 将饲养笼放置在 Vital View 系统的接收器上进行体核温度与活动性的数据收集。实验动物随机分为两组, 每组分别为 8 只与 5 只, 交替使用设备, 每组每次连续测定 4 d, 每 6 min 记录 1 次数据, 1 h 记录 10 个数据点, 1 d 记录 240 个数据点, 动物活动性的单位为次/min

(counts/min)(汤华丹 2017)。

1.2.3 贮食行为的测定装置和方法 贮食行为的测定装置(李思懿等 2020)由 1 根透明塑料管连接 2 个饲养笼组成, 透明塑料管内径为 5 cm、长约 90 cm, 2 个笼子分别作为“家巢笼”(home cage)和“食物笼”(food cage), 均为 29 cm × 18 cm × 16 cm 的清洁塑料笼。其中, 家巢笼中放入碎刨花和少量棉花作为巢材, 类似于实验前的饲养笼; 食物笼内无巢材和棉花, 笼内放置称量好的食物(80 ± 2) g。

测定动物的贮食行为时, 将被测动物搬离食物笼的料块全部记为贮存的食物, 没有被搬出食物笼的食物记为剩余食物。每天 12:00 时左右称量并添补一次, 贮存的食物称量后放回家巢笼。用 24 h 贮存食物的重量衡量贮食行为的强度。24 h 后分别将剩余的食物以及贮存的食物取出称重。动物一天的摄食量 = 放入的总食物量 - 剩余食物量 - 贮食量(李思懿等 2020), 食物摄取总量 = 摄食量 + 贮食量(Ruf et al. 1995)。

1.3 自由取食阶段贮食行为的测量

随机选取 13 只黑线毛足鼠, 其中, 雄性 7 只, 雌性 6 只, 在低温短光环境中进行 3 个月的诱导, 在这个阶段的最后 2 周进行贮食量的测定。每日 12:00 时测定动物的摄食量与贮食量, 每 4 d 测定一次体重, 使用 UTP-313 电子天平(上海花潮电器有限公司, 精确到 0.01 g)。个体的日平均贮食量不低于 1 g/d 且连续 3 d 贮食, 定义为具有贮食行为。

1.4 限食对黑线毛足鼠蛰眠的影响

自由取食的贮食行为实验结束之后, 开始限食诱导蛰眠实验, 实验同样在低温短光(10 ± 2) °C、光照与黑暗之比 L:D 为 8:16 环境中进行, 实验动物同样为自由取食阶段所选取的 13 只(7 雄、6 雌)黑线毛足鼠, 根据每个个体的日平均摄食量计算其限食 70% 与 40% 的食物量, 自由饮水。第 1 周进行限食 70% 阶段(以下简称 70% 阶段), 投喂平均摄食量的 70%, 第 2 至 4 周进行限食 40% 阶段(以下简称 40%

阶段), 投喂平均摄食量的 40%。若动物的体重下降超过限食开始前初始体重的 25%, 则加喂 10% 的食物。每日 12:00 时喂食。体重、食物重量测定同前一节实验。体核温度与活动性交替使用 Vital View 系统进行测定, 每组每次连续测定 4 d。蛰眠的判定: 连续记录 3 个数据点体核温度低于 30 °C 视为蛰眠, 动物在实验过程中至少产生一次蛰眠, 则视为具有蛰眠能力, 记录为蛰眠组, 否则记录为非蛰眠组。本阶段实验过程中食物投放于家巢笼, 且动物仅在家巢笼活动, 保证其全程均在 Vital View 系统接收器的测量范围之内。

1.5 统计分析

采用 SPSS26.0 软件进行数据分析。自由取食阶段, 两性间以及蛰眠与非蛰眠组的黑线毛足鼠间体重、体核温度、活动性和摄食量的差异及随时间变化的比较, 采用重复测量方差分析。40% 阶段共有 3 只个体死亡, 因此, 涉及此阶段的黑线毛足鼠的体重、体核温度、活动性、蛰眠频率和平均蛰眠时长等相关指标的比较均采用独立样本 *t* 检验及 Fisher 精确检验。自由取食阶段及限食阶段个体各项指标间的相关性采用皮尔逊相关分析与配对 *t* 检验进行分析。由于样本量限制, 未进行蛰眠分组和性别的双因素分析。此外, 由于实验前仅对其中 11 只动物 (6 雄、5 雌) 进行了基础代谢率的测定, 故仅有关于这 11 只动物的基础代谢率的相关分析。文中结果均以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 呈现。 $P \leq 0.05$ 为差异显著, $P \leq 0.01$ 为差异极显著。

2 结果

自由取食阶段 (14 d), 13 只 (7 雄、6 雌) 动物中有 4 只 (3 雄、1 雌) 具有贮食行为, 9 只 (4 雄、5 雌) 不具有贮食行为。限食共分为两个阶段, 70% 阶段 (7 d) 和 40% 阶段 (14 d)。70% 阶段无动物个体死亡且均未表达蛰眠; 40% 阶段有 5 只动物表达出蛰眠 (1 雄、4 雌), 将其定义为蛰眠组, 其他 8 只个体未产生蛰眠,

则定义为非蛰眠组 (6 雄、2 雌), 蛰眠动物占比约 38% (共 13 只)。其中, 5 只蛰眠个体均为非贮食组动物, 亦即贮食组中没有动物产生蛰眠, 但贮食与蛰眠之间独立 (Fisher 精确检验, $P = 0.105$)。同时, 是否蛰眠与性别之间独立 (Fisher 精确检验, $P = 0.559$), 说明在本研究中雄性和雌性并没有更倾向于其中某一种策略。

2.1 体重与摄食

自由取食阶段 13 只动物的体重均随时间呈显著增加 (表 1)。雄性个体体重显著高于雌性 (表 1, 2)。此外, 蛰眠组与非蛰眠组动物的平均体重在自由取食、70% 和 40% 三个阶段中均没有显著差异 (表 1, 3)。除此之外, 在 70% 阶段, 雄性与雌性的平均体重存在显著差异, 但是, 在 40% 阶段, 雄性和雌性平均体重之间的差异消失 (表 2)。此外, 个体在 70% 与 40% 两个阶段中的平均体重具正相关 (皮尔逊相关分析: $r = 0.971$, $P < 0.001$, 图 1a)。

自由取食阶段, 13 只动物个体的摄食量呈现显著波动 (表 1), 摄食量无性别差异 (表 1, 2)。该阶段蛰眠组与非蛰眠组的摄食量也无显著差异 (表 1, 3)。自由取食阶段个体的平均体重与摄食量呈正相关 (表 4)。此外, 13 只动物个体在该阶段的贮食量不随时间而变化 (表 1), 贮食量无性别差异, 且是否蛰眠对贮食量无影响 (表 1, 2)。

个体的基础代谢率与自由取食阶段的平均体重和摄食量均无显著相关 (表 4); 两性间基础代谢率无显著差异 (表 2)。同样, 在两个限食阶段, 平均体重均与其基础代谢率无关 (表 4)。

2.1.2 体核温度与活动性 整个自由取食阶段 13 只动物个体的日平均体核温度不随时间变化 (表 1), 雌性个体的日平均体核温度始终显著高于雄性 (表 1, 2)。在自由取食、70% 和 40% 三个阶段中, 体核温度随着限食的进程逐渐降低 (表 5)。在两个限食阶段, 雌性的体核温度在 70% 阶段显著高于雄性 (图 2a, 表 2), 但是两性的体核温度在 40% 阶段无显著差异 (表 2)。

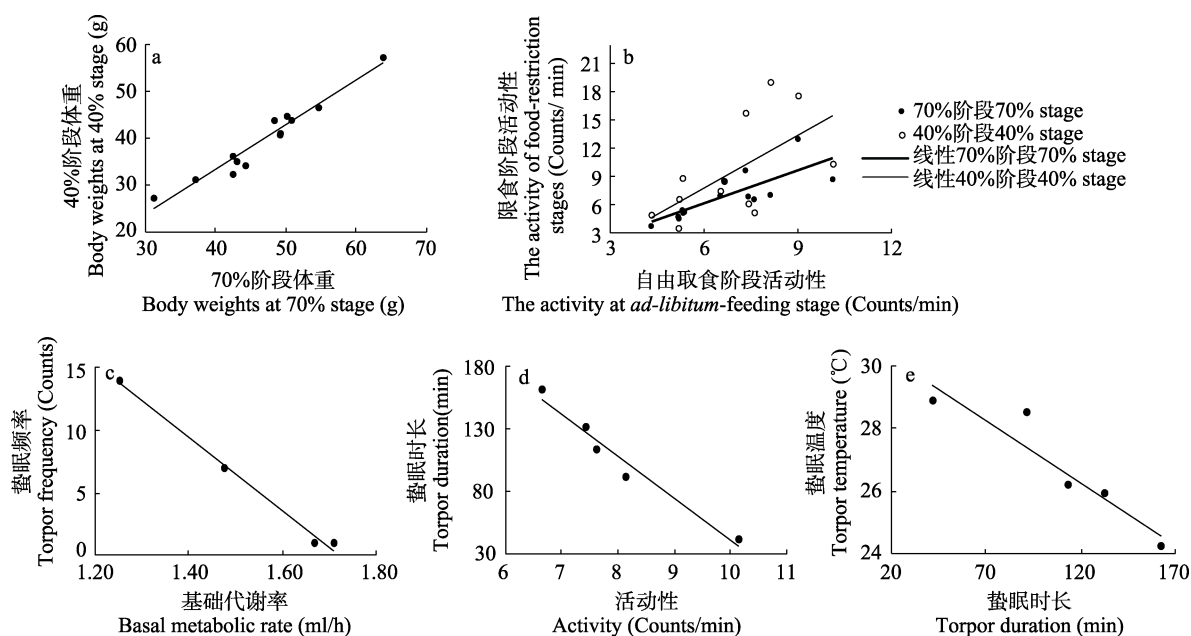


图 1 测量指标之间的相关性

Fig. 1 Correlations between measured traits

a. 70%与40%阶段的体重相关性；b. 自由取食阶段与两个限食阶段活动性的相关性；c. 基础代谢率与蛰眠频率相关性；d. 自由取食阶段活动性与蛰眠时长相关性；e. 蛰眠时长与平均蛰眠温度相关性。

a. Correlation of body weights at 70% and 40% stage; b. The correlation between the activity of food-restriction stages and the activity of *ad-libitum*-feeding stage; c. Correlation between basal metabolic rate and torpor frequency; d. The correlation between activity and torpor duration in *ad-libitum*-feeding stage; e. Correlation between torpor duration and average torpor temperature.

表 1 自由取食阶段黑线毛足鼠体重、摄食量、贮食量、体核温度与活动性的重复测量方差分析

Table 1 ANOVA analysis of repeated-measures of body weight, food intake, hoarding size, core body temperature and activity of *Phodopus sungorus* during the *ad-libitum*-feeding stage

模型 Models	变量 Variates	参数 Parameters	变量 Variate				
			体重 Body weight (g)	摄食量 Food intake (g/d)	贮食量 Hoarding size (g/d)	体核温度 Core body temperature (°C)	活动性 Activity (Counts/min)
时间 Time	时间 Time	F	11.742	3.644	1.405	2.061	4.316
		P	0.010	0.006	0.265	0.130	0.008
时间 + 性别 Time + Sex	性别 Sex	F	6.960	1.059	1.119	9.369	7.146
		P	0.023	0.325	0.313	0.011	0.022
	时间 Time	F	11.053	3.694	1.231	2.010	4.771
		P	0.010	0.009	0.304	0.141	0.007
	时间 × 性别 Time × Sex	F	0.346	1.096	0.500	1.322	1.523
		P	0.883	0.372	0.553	0.286	0.226
时间 + 蛰眠 Time + Torpor	蛰眠 Torpor	F	2.558	0.016	1.555	2.556	5.639
		P	0.138	0.900	0.238	0.138	0.037
	时间 Time	F	11.015	3.484	0.869	1.885	4.626
		P	0.010	0.009	0.403	0.157	0.008
	时间 × 蛰眠 Time × Torpor	F	0.463	1.225	0.869	0.979	0.866
		P	0.802	0.311	0.403	0.410	0.469

× 表示二者之间的交互项。× Represents interactions between these two variates.

表 2 自由取食阶段和限食阶段两性基础代谢率、体重、摄食量、贮食量、食物摄取总量、体核温度与活动性的比较

Table 2 Comparison of basal metabolic rate, body weight, food intake, hoarding size, total intake, core body temperature and activity between the sexes during *ad-libitum*-feeding stage and food-restriction stages

变量 Variate	阶段 Stage	雄性 Male	雌性 Female	<i>t</i>	<i>P</i>
基础代谢率 Basal metabolic rate (ml/h)	热中性区 Thermal neutral zone (27 °C)	1.63 ± 0.32	1.51 ± 0.19	0.733	0.482
体重 Body weight (g)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	51.90 ± 7.04	42.69 ± 5.22	2.638	0.023
	70%阶段 70% stage	50.82 ± 6.97	41.78 ± 6.83	2.353	0.038
	40%阶段 40% stage	43.32 ± 7.82	35.42 ± 6.29	1.983	0.073
摄食量 Food intake (g/d)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	7.07 ± 1.35	6.48 ± 0.92	0.905	0.385
	70%阶段 70% stage	4.95 ± 0.94	4.54 ± 0.64	0.904	0.385
	40%阶段 40% stage	2.83 ± 0.54	2.59 ± 0.36	0.902	0.386
贮食量 Hoarding size (g/d)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	3.57 ± 6.05	0.59 ± 1.45	1.172	0.266
食物摄取总量 Total intake (g/d)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	10.64 ± 6.86	7.07 ± 1.54	1.339	0.224
体核温度 Core body temperature (°C)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	35.45 ± 0.83	36.52 ± 0.22	- 3.286	0.011
	70%阶段 70% stage	35.31 ± 0.79	36.26 ± 0.28	- 2.952	0.018
	40%阶段 40% stage	35.08 ± 0.64	35.65 ± 0.52	- 1.753	0.107
活动性 Activity (Count/min)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	5.82 ± 1.37	7.89 ± 1.42	- 2.672	0.022
	70%阶段 70% stage	5.77 ± 2.00	8.47 ± 2.41	- 2.207	0.049
	40%阶段 40% stage	9.20 ± 5.96	9.27 ± 4.50	- 0.022	0.983

数据显示为平均值 ± 标准差。Data are shown as Mean ± SD.

表 3 自由取食阶段和限食阶段蛰眠组与非蛰眠组各阶段体重变化、摄食量、贮食量、食物摄取总量、体核温度与活动性的比较

Table 3 Comparison of body weight, food intake, hoarding size, total intake, core body temperature and activity between the torpor group and the non-torpor group during the period of *ad-libitum*-feeding stage and food-restriction stages

变量 Variates	阶段 Stage	蛰眠组 Torpor group	非蛰眠组 Non-torpor group	<i>t</i>	<i>P</i>
基础代谢率 Basal metabolic rate (ml/h)	热中性区 Thermal neutral zone (27 °C)	1.53 ± 0.21	1.61 ± 0.30	- 0.467	0.651
体重 Body weight (g)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	43.59 ± 3.20	50.18 ± 8.73	- 1.599	0.138
	70%阶段 70% stage	42.91 ± 4.05	48.99 ± 9.34	- 1.360	0.201
	40%阶段 40% stage	35.66 ± 5.01	42.19 ± 8.74	- 1.507	0.160
摄食量 Food intake (g/d)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	6.75 ± 0.97	6.83 ± 1.34	- 0.109	0.915
	70%阶段 70% stage	4.73 ± 0.68	4.78 ± 0.94	- 0.105	0.919
	40%阶段 40% stage	2.70 ± 0.38	2.73 ± 0.53	- 0.106	0.918
贮食量 Hoarding size (g/d)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	0	3.57 ± 5.60	- 1.401	0.189
食物摄取总量 Total intake (g/d)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	6.75 ± 0.97	0.39 ± 6.44	- 1.235	0.243
体核温度 Core body temperature (°C)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	36.38 ± 0.15	5.67 ± 0.96	2.026	0.079
	70%阶段 70% stage	36.10 ± 0.22	35.52 ± 0.91	1.744	0.118
	40%阶段 40% stage	35.27 ± 0.69	35.38 ± 0.65	- 0.287	0.780
	40%阶段 (非蛰眠时期) 40% stage (non-torpor)	35.54 ± 0.43	35.38 ± 0.65	0.466	0.650
活动性 Activity (Counts/min)	自由取食 <i>Ad-libitum</i> -feeding	7.99 ± 1.32	6.02 ± 1.53	2.374	0.037
	70%阶段 70% stage	7.58 ± 1.00	6.66 ± 3.16	0.618	0.549
	40%阶段 40% stage	9.90 ± 5.54	8.81 ± 5.19	0.360	0.726
	40%阶段 (非蛰眠时期) 40% stage (non-torpor)	11.30 ± 6.45	8.81 ± 5.19	0.768	0.459
最低体核温度 Minimum core body temperature (°C)	整个实验 The whole experiment	23.64 ± 3.34	32.64 ± 1.43	- 5.704	0.002

数据显示为平均值 ± 标准差。Data are shown as Mean ± SD.

表 4 所有动物基础代谢率、体重、摄食量、食物摄取总量、体核温度、活动性及蛰眠组蛰眠时长、蛰眠频率与体核温度、活动性的相关性

Table 4 The correlation among basal metabolic rate, body weight, food intake, total intake, core body temperature and activity of all individuals, and among torpor duration, torpor frequency, core body temperature and activity of torpor group

变量 Variates	变量 Variates	参数 Parameters	阶段 Stage		
			自由取食 <i>Ad-libitum-feeding</i>	70%阶段 70% stage	40%阶段 40% stage
基础代谢率 Basal metabolic rate (<i>n</i> = 11)	体重 Body weight	<i>r</i>	0.583	0.499	0.503
		<i>P</i>	0.060	0.118	0.115
	摄食量 Food intake	<i>r</i>	0.219	\	\
		<i>P</i>	0.519	\	\
	体核温度 Core body temperature	<i>r</i>	- 0.025	0.079	0.410
		<i>P</i>	0.941	0.817	0.211
体重 (自由取食阶段) Body weight (<i>Ad-libitum-feeding</i> stage) (<i>n</i> = 13)	活动性 Activity	<i>r</i>	- 0.282	- 0.156	- 0.190
		<i>P</i>	0.402	0.646	0.575
	体核温度 Core body temperature	<i>r</i>	- 0.759	- 0.685	- 0.257
		<i>P</i>	0.003	0.010	0.396
体重 (70%阶段) Body weight (70% stage) (<i>n</i> = 13)	活动性 Activity	<i>r</i>	- 0.664	- 0.608	- 0.325
		<i>P</i>	0.013	0.027	0.278
	体核温度 Core body temperature	<i>r</i>	- 0.798	- 0.750	- 0.306
		<i>P</i>	0.001	0.003	0.310
摄食量 Food intake (<i>n</i> = 13)	活动性 Activity	<i>r</i>	- 0.675	- 0.683	- 0.416
		<i>P</i>	0.011	0.010	0.157
	体重 Body weight	<i>r</i>	0.605	0.691	0.730
		<i>P</i>	0.029	0.009	0.005
食物摄取总量 Total intake (<i>n</i> = 13)	体核温度 Core body temperature	<i>r</i>	- 0.627	- 0.642	- 0.458
		<i>P</i>	0.022	0.018	0.115
	活动性 Activity	<i>r</i>	- 0.261	- 0.319	- 0.081
		<i>P</i>	0.389	0.288	0.793
蛰眠频率 Torpor frequency	蛰眠频率 Torpor frequency	<i>r</i>	\	\	- 0.246
		<i>P</i>	\	\	0.419
	蛰眠时长 Torpor duration	<i>r</i>	\	\	- 0.322
		<i>P</i>	\	\	0.283
活动性 Activity	体核温度 Core body temperature (<i>n</i> = 13)	<i>r</i>	0.703	0.670	- 0.093
		<i>P</i>	0.007	0.012	0.762
	蛰眠频率 Torpor frequency (蛰眠组 Torpor group <i>n</i> = 5)	<i>r</i>	- 0.215	- 0.513	0.054
		<i>P</i>	0.728	0.377	0.931
蛰眠时长 Torpor duration (蛰眠组 Torpor group <i>n</i> = 5)	蛰眠时长 Torpor duration	<i>r</i>	- 0.981	- 0.199	- 0.371
		<i>P</i>	0.003	0.748	0.539
	蛰眠频率 Torpor frequency	<i>r</i>	\	\	- 0.003
		<i>P</i>	\	\	0.996
体核温度 Core body temperature (蛰眠组 Torpor group <i>n</i> = 5)	蛰眠频率 Torpor frequency	<i>r</i>	\	\	- 0.003
	<i>P</i>	\	\	0.996	

表 5 所有动物、蛰眠组与非蛰眠组在三个实验阶段（非蛰眠时段）的体核温度与活动性的配对 *t* 检验

Table 5 The paired-sample *t*-test of core body temperature and activity of individuals in torpor group and non-torpor group at three experimental stages (non-torpor period)

变量 Variate	分组 Group	阶段 Stage			
		参数 Parameters	自由取食与 70% 阶段 <i>Ad-libitum</i> -feeding & 70% stage	自由取食与 40%阶段 <i>Ad-libitum</i> -feeding & 40% stage	70%与 40%阶段 70% & 40% stage
体核温度 Core body temperature	全部 All individuals (<i>n</i> = 13)	<i>t</i> (<i>P</i>)	3.967 (0.002)	3.197 (0.008)	2.582 (0.024)
	蛰眠组 Torpor group (<i>n</i> = 5)	<i>t</i> (<i>P</i>)	3.570 (0.023)	5.976 (0.004)	3.622 (0.022)
	非蛰眠组 Non-torpor group (<i>n</i> = 8)	<i>t</i> (<i>P</i>)	2.377 (0.049)	1.535 (0.169)	0.987 (0.357)
活动性 Activity	全部 All individuals (<i>n</i> = 13)	<i>t</i> (<i>P</i>)	- 0.539 (0.600)	- 2.066 (0.061)	- 2.151 (0.053)
	蛰眠组 Torpor group (<i>n</i> = 5)	<i>t</i> (<i>P</i>)	0.681 (0.533)	- 1.284 (0.268)	- 1.336 (0.253)
	非蛰眠组 Non-torpor group (<i>n</i> = 8)	<i>t</i> (<i>P</i>)	- 1.092 (0.311)	- 2.046 (0.080)	- 2.472 (0.043)

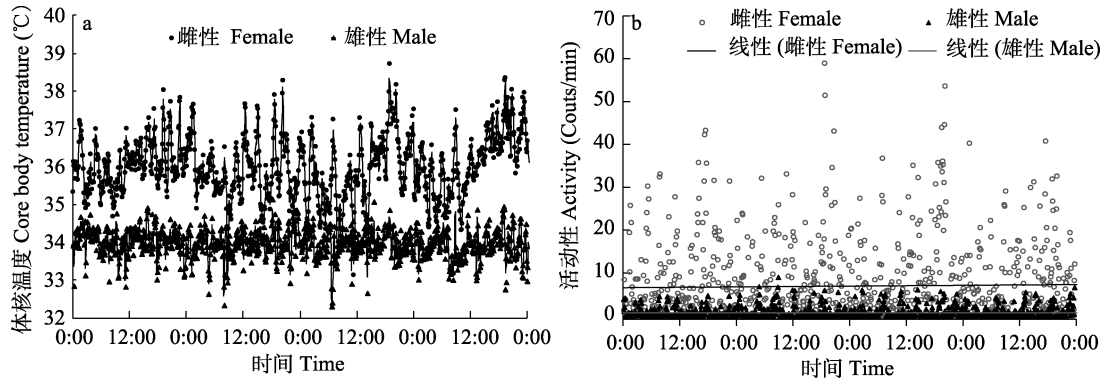


图 2 具有代表性的雌性和雄性在 70%阶段的体核温度与活动性

Fig. 2 Core body temperature and activity at 70% stage of a representative female and a male.

a. 体核温度; b. 活动性。a. Core body temperature; b. Activity.

自由取食阶段, 13 只动物的日平均活动性随时间变化差异显著 (表 1)。雌性个体日平均活动性始终显著高于雄性 (表 1, 2)。因此, 自由取食阶段雌性个体体核温度与活动性均高于雄性。

将所有个体综合分析时, 平均活动性在自由取食阶段与两个限食阶段无差异 (表 5), 其中, 活动性在自由取食阶段的均值 [(6.78 ± 1.71)次/min]虽然低于 40%阶段 [(9.23 ± 5.12)次/min], 但二者并无明显差异 (表 5); 与此一致, 自由取食阶段活动性高的个体, 则 70%阶段和 40%阶段的活动性也高(皮尔逊相关分析, 自由取食与 70%阶段: $r = 0.787, P = 0.001$;

自由取食与 40%阶段: $r = 0.618, P = 0.024$; 70%与 40%阶段: $r = 0.727, P = 0.005$, 图 1b)。

从性别上看, 与体核温度的结果相同, 雌性的活动性在 70%阶段显著高于雄性 (表 2, 图 2b), 但是两性的活动性在 40%阶段无显著差异 (表 2)。

此外, 自由取食阶段个体的平均体重越大, 体核温度及活动性越低; 与此一致, 个体的摄食量越高, 其体核温度也越低, 但摄食量与活动性无关; 个体在自由取食阶段与 70%阶段的体核温度越高, 活动性越强 (表 4)。但是, 在 40%阶段体核温度与活动性无关 (表 4)。在两个限食阶段中, 个体在 70%阶段的平均体重均

与体核温度及活动性呈负相关,而在 40%阶段的平均体重与体核温度及活动性均无关(表 4)。并且个体的基础代谢率与三个阶段的体核温度和活动性也均无显著相关(表 4)

2.2 蛰眠与贮食

蛰眠期间,平均而言,蛰眠组个体的最低体核温度平均为 23.64 °C,最高 28.03 °C,最低 20.28 °C(图 3a)。平均蛰眠时长为 108.4 min/次,其中,最长的一次为 192 min,最短的一次为 30 min(图 3a)。实验期间,每个蛰眠个体的平均蛰眠频率约为 5 次(5 只),其中,蛰眠频率最高的个体共蛰眠 14 次(1 只),频率最低的个体仅蛰眠 1 次(3 只),显示出较大的个体差异。

2.2.1 摄食及贮食 在自由取食阶段,蛰眠组与非蛰眠组的平均摄食量、平均贮食量及平均

食物摄取总量(摄食量 + 贮食量)均无显著差异(表 3)。平均食物摄取总量与是否蛰眠、蛰眠频率及平均蛰眠时间均无显著相关性(表 4)。

2.2.2 体核温度与活动性 蛰眠组(5 只)的最低体核温度显著低于非蛰眠组(8 只,表 3)。但是,自由取食阶段以及两个限食阶段中,蛰眠组(5 只)和非蛰眠组(8 只)动物的平均体核温度均无显著差异(表 3,图 3a, b)。此外,40%阶段的非蛰眠时段中,蛰眠组(5 只)与非蛰眠组(8 只)的体核温度同样无显著差异(表 3)。

在未发生蛰眠的自由取食阶段,蛰眠组动物(5 只)的活动性显著高于非蛰眠组(8 只)动物(表 3,图 4)。但二组在两个限食阶段的活动性无差异(表 3,图 3c, d)。此外,40%

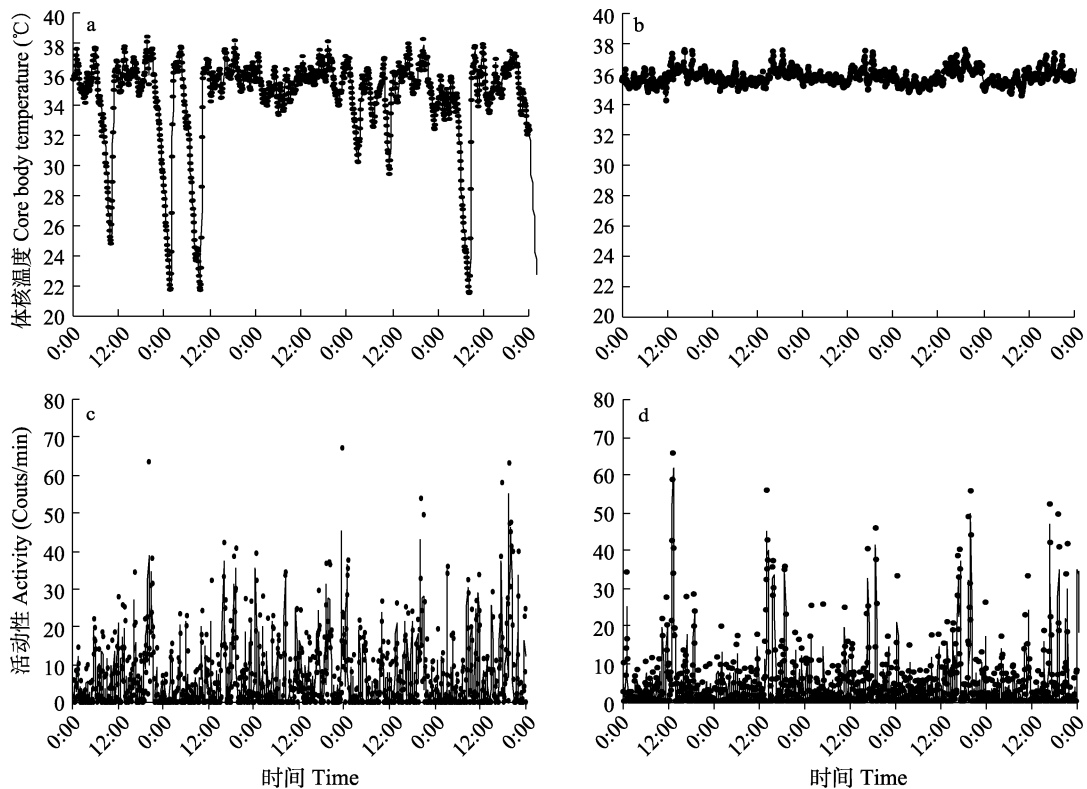


图 3 两只代表性黑线毛足鼠在 40%阶段的体核温度与活动性变化

Fig. 3 Variations in core body temperature and activity in two representative *Phodopus sungorus* at 40% stage

a, c. 蛰眠的黑线毛足鼠; b, d. 非蛰眠的黑线毛足鼠。a, c. A torpor *Phodopus sungorus*; b, d. A non-torpor *Phodopus sungorus*.

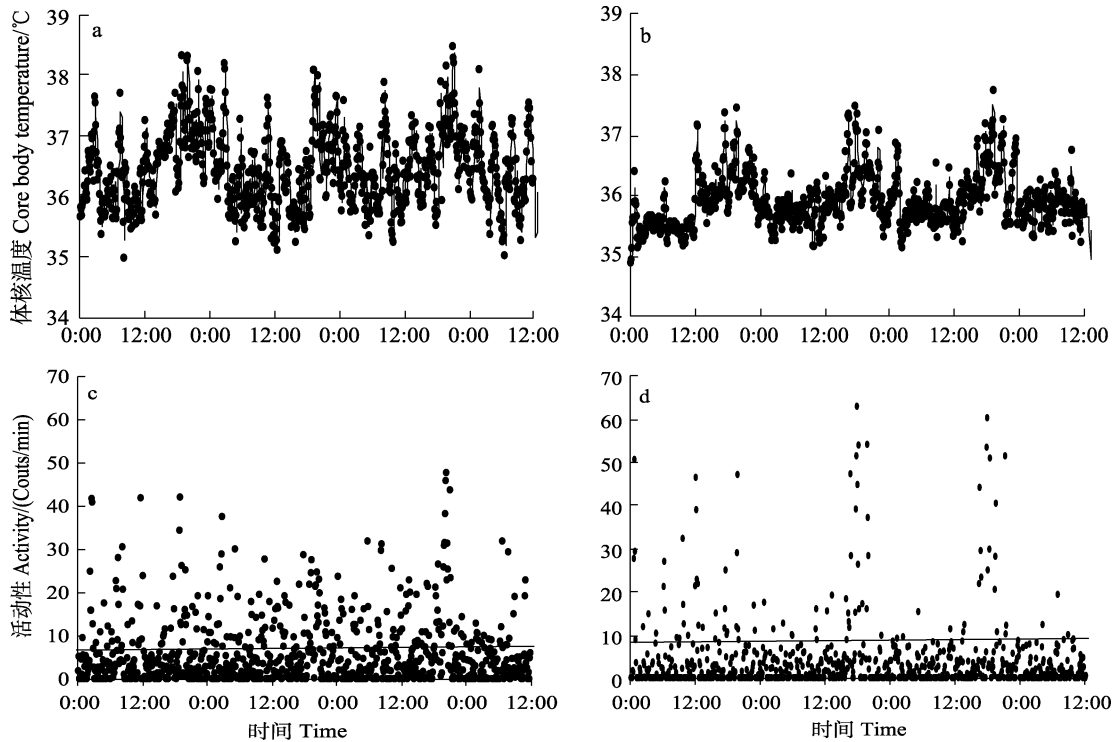


图 4 两只代表性黑线毛足鼠在自由取食阶段的体核温度与活动性变化

Fig. 4 Variations in body core temperature and activity in two representative *Phodopus sungorus* at *ad-libitum*-feeding stage

a, c. 蛰眠的黑线毛足鼠; b, d. 非蛰眠的黑线毛足鼠。 a, c. A torpor *Phodopus sungorus*; b, d. A non-torpor *Phodopus sungorus*.

阶段的非蛰眠时段中, 蛰眠组 (5 只) 与非蛰眠组 (8 只) 的活动性同样没有显著差异 (表 3)。在蛰眠组 (5 只) 中, 平均活动性在自由取食阶段与两个限食阶段无差异, 40% 阶段出现蛰眠, 故配对样本 *t* 检验采用非蛰眠时段的活动性数据。尽管 40% 阶段 (非蛰眠时段) 的平均活动性高于自由取食阶段与 70% 阶段, 但均无显著差异 (表 5)。与蛰眠组相同, 非蛰眠组 (8 只) 自由取食阶段的平均活动性与两个限食阶段无差异; 但是与蛰眠组不同的是, 非蛰眠组在 40% 阶段的活动性显著高于 70% 阶段 (表 5)。

此外, 蛰眠组 (4 只) 与非蛰眠组 (7 只) 的基础代谢率无显著差异 (表 3)。但是, 对蛰眠组 (4 只) 而言, 基础代谢率越高, 其蛰眠频率越低, 二者呈强相关关系 (皮尔逊相关分析: $r = -0.996, P = 0.004$, 图 1c)。但蛰眠的

平均时长与基础代谢率无关 (皮尔逊相关分析: $r = 0.162, P = 0.838$)。蛰眠组 (5 只) 在自由取食阶段的活动性越高, 其平均蛰眠时间越短 (皮尔逊相关分析: $r = -0.981, P = 0.003$, 图 1d), 但它们的蛰眠频率与其无关 (表 4); 不同的是, 蛰眠组 (5 只) 在两个限食阶段的活动性均与蛰眠频率及蛰眠的平均时长无关 (表 4)。蛰眠组 (5 只) 在 40% 阶段 (包括蛰眠时段) 整体的平均体核温度与其蛰眠频率无关 (表 4); 平均蛰眠时间越长, 则平均蛰眠体温越低 (皮尔逊相关分析: $r = -0.939, P = 0.018$, 图 1e)。

3 讨论

本研究试图分析黑线毛足鼠响应低温短光与食物匮乏的能量策略, 如摄食 (包括贮食)、基础代谢率和蛰眠之间是否存在权衡。整个实

验过程主要分为两个大的阶段, 低温短光自由取食阶段和低温短光限食阶段, 后者又包括限食 70% 和 40% 两个阶段。研究表明, 活动性、基础代谢率与蛰眠之间存在一定的相关性, 贮食与蛰眠之间未表现出显著相关。自由取食阶段活动性较高的个体更有可能在后续的限食 40% 阶段发生蛰眠, 说明在无食物限制的环境下活动较频繁、能量消耗较大的个体更可能采用蛰眠来维持能量平衡。在蛰眠个体中, 基础代谢率越高则蛰眠频率越低, 自由取食阶段的活动性越高则蛰眠持续时间越短。这可能是由于基础代谢率较高的个体较难进入蛰眠状态, 而活动性高的蛰眠个体则比活动性低的蛰眠个体更频繁地从蛰眠状态中觉醒。与预测相反, 本研究未发现贮食与蛰眠之间存在权衡, 但这一结果可能是由于样本量较小所导致的, 未来还需进一步加大样本量进行研究。

3.1 自由取食阶段

雄性黑线毛足鼠体重大于雌性个体 (Diedrich 2015), 这在本实验结果中也有所体现。个体的摄食量没有性别差异, 在自由取食阶段雌性个体的日平均体核温度和活动性大于雄性, 说明雌性消耗的能量更多, 雄性消耗的能量更少, 导致摄食量无差异的情况下, 雌性的体重却低于雄性。在限食 70% 阶段, 与自由取食阶段一致, 雄性的体重大于雌性, 雌性的平均体核温度与活动性均大于雄性。但在限食 40% 阶段两性的平均体重、平均体核温度与活动性均无显著差异。这可能说明, 当限食力度逐渐加大后, 两性间的体重差异逐渐消失, 能量消耗的差异也逐渐减小。此外, 体核温度随限食的进程逐渐降低, 说明限食强度显著影响了黑线毛足鼠的体核温度。

在自由取食阶段, 黑线毛足鼠体重越大、摄食量越高, 则体核温度和活动性越低。可能是这些个体首先进行大量摄食来增加体重, 并减少活动性, 利用内部脂肪来维持生存。内部能量 (主要以身体脂肪的形式存在) 和外部能量 (食物的贮存) 相结合有助于动物抵御食物

供应的极端波动 (Day et al. 2001)。由于样本量限制, 本研究未分析性别与是否蛰眠的组合对各项生理指标的影响, 未来还需加大样本量进行蛰眠和性别的双因素研究。

3.2 限食与蛰眠

在整个实验中所有个体均经历了 3 个月的低温短光、自由取食阶段, 但均未产生自发蛰眠; 其后动物经历 1 个月的低温短光限食阶段, 进入限食 40% 阶段后, 开始有个体产生蛰眠。因此, 本研究所观察到的蛰眠可能属于限食诱导型。限食会迫使动物的体重下降到较低水平, 从而启动日蛰眠来维持能量平衡 (Diedrich 2015)。在本研究中, 限食 40% 阶段出现了 3 只动物死亡, 表明当限食诱导蛰眠时, 若个体不能及时启动蛰眠节约能量, 可能就会死亡。同时, 本研究共 3 只个体死亡, 其中有 2 只为非蛰眠个体, 说明这 2 只个体本身可能不具蛰眠能力, 因此无法较好地适应冬季的低温与食物匮乏环境。值得注意的是, 本研究的限食阶段中, 实验动物面临着低温与食物匮乏的双重挑战, 较好地还原了冬季黑线毛足鼠所面临的环境胁迫。

除了蛰眠个体在蛰眠期间最低体核温度明显低于不蛰眠的个体外, 其他时期蛰眠个体的体核温度与非蛰眠个体没有显著差异。说明个体在活跃期 (未蛰眠时) 的体核温度与个体是否具有蛰眠能力并无关联。

在对黑线毛足鼠的研究中发现, 与自由取食的动物相比, 禁食的动物更焦躁不安, 更渴望寻找食物, 从而导致其运动水平更高 (Diedrich 2015)。这在本研究中虽有所体现但结果并不显著, 即动物在两个限食阶段的活动性均高于自由取食阶段, 但差异不显著。本研究发现, 限食时能产生蛰眠的动物个体与终无蛰眠表现的动物个体相比, 在低温短光、自由取食时, 前者具有更高的活动性, 这可能是由于活动性较高的个体更需要有效的机制来节省能量。当仅考虑蛰眠个体时, 自由取食阶段的活动性越高, 蛰眠频率不变, 但平均蛰眠时间

越短。个体自身的活动性在各个阶段是一致的，个体自由取食阶段活动性高，则限食后活动性也会相对较高。但是限食阶段的活动性与蛰眠无关，可能是因为蛰眠个体在蛰眠时活动性约为零，降低了该阶段的平均活动性，起到了降低能量消耗的作用。此外，不产生蛰眠的个体在限食程度加强后，活动性明显增加，这可能是由于非蛰眠的动物个体主要依靠食物来获得能量，限食后更加迫切地寻找食物，因此限食增加后活动量升高。

Ruf 等 (1995) 的早期研究发现，在低温短光、自由取食的情况下，贮食与蛰眠之间存在着负相关关系。本研究结果未能验证这一结果，原因之一可能是本研究中贮食实验与蛰眠实验是分开进行的，目的是研究个体的贮食和蛰眠能力之间是否存在权衡，而在 Ruf 等 (1995) 的实验中贮食和蛰眠是同时发生的。所以，Ruf 等 (1995) 的实验中之所以出现二者的负相关，可能仅仅是因为蛰眠个体用于贮食的时间少于非蛰眠个体，而非个体的贮食与蛰眠之间存在着策略选择的权衡。此外，本研究观察到的蛰眠属于限食诱导产生的，也可能导致结果与 Ruf 等 (1995) 的研究不同。最后，还有可能是由于样本量较小且个体间贮食量的差异较大，导致本研究未能发现二者之间的负相关关系，未来还需要进一步加大样本量进行研究。

本研究发现，在蛰眠的个体中，基础代谢率越高则其蛰眠频率越低，并且自由取食阶段的活动性高的个体更可能产生蛰眠，但平均蛰眠时间更短。说明基础代谢率以及自由取食情况下的活动性与蛰眠之间存在一定的相关及权衡。在自然环境中，维持较高的基础代谢率、体温和活动性进化好处十分明显，有利于小型哺乳动物维持活跃状态并积极寻找食物、配偶以及躲避天敌。但是由于维持高活动性的能量消耗较大，活动性较高的个体更可能进化出蛰眠策略来维持能量平衡，无蛰眠能力的个体则更倾向于通过降低日常活动性来节约能量以度

过低温及食物匮乏的冬季。这一结果有助于解释为什么蛰眠物种种群中同时存在着蛰眠个体与非蛰眠个体 (Przybylska et al. 2019a, b)。其次，在蛰眠个体中，基础代谢率高的个体较难进入蛰眠状态，活动性高的个体由于其体核温度较高，也会更频繁地从蛰眠中觉醒，难以维持长时间的蛰眠状态。因此，具备蛰眠能力的黑线毛足鼠可能在维持活跃状态和高体温以及长时间蛰眠之间存在一定的权衡。

综上所述，黑线毛足鼠是一种具有贮食行为且利用日蛰眠来应对恶劣环境的小型哺乳动物。该物种中，雌性个体具有更高的体核温度与活动性，相对而言消耗更多能量。这可能是在摄食量无差异的情况下，雄性个体的体重大于雌性个体的原因之一。此外，早期研究发现，贮食量较高的个体可能不会或者较少产生蛰眠 (Ruf et al. 1995)，但本研究尚未发现二者间的显著相关，还需后期进一步研究。限食以后，自由取食阶段活动性较高的个体比活动性低的个体更可能发生蛰眠。并且，在蛰眠个体中，基础代谢率与蛰眠频率负相关，而个体在自由取食阶段的活动性与蛰眠持续时间负相关，说明不同的能量对策之间确实存在一定的权衡，但是并非发生于贮食和蛰眠之间，而是存在于活动性、基础代谢率与蛰眠之间。

致谢 感谢沈阳师范大学生命科学学院生理生态及行为生态学课题组刘新宇老师提供的帮助，以及刘洁、徐伦、张海莹、赵美琳对部分实验工作的帮助。

参 考 文 献

- Bartness T J. 1997. Food hoarding is increased by pregnancy, lactation, and food deprivation in Siberian hamsters. *American Journal of Physiology*, 272(1): R118–R125.
- Day D E, Bartness T J. 2001. Effects of foraging effort on body fat and food hoarding in Siberian hamsters. *Journal of Experimental Zoology*, 289(3): 162–171.
- Day D E, Mintz E M, Bartness T J. 1999. Diet self-selection and food hoarding after food deprivation by Siberian hamsters. *Physiology*

- & Behavior, 68(1/2): 187–194.
- Diedrich V. 2015. Daily torpor in Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*): Energetics and environmental challenges. Hannover: University of Veterinary Medicine PhD dissertation.
- Diedrich V, Haugg E, Dreier C, et al. 2020. What can seasonal models teach us about energy balance? *Journal of Endocrinology*, 244(2): R17–R32.
- Garretson J T, Bartness T J. 2014. Dynamic modification of hoarding in response to hoard size manipulation. *Physiology & Behavior*, 127: 8–12.
- Geiser F. 2020. Seasonal expression of avian and mammalian daily torpor and hibernation: Not a simple summer-winter affair. *Frontiers in Physiology*, 11: 436.
- Gutowski J P, Wojciechowski M S, Jefimow M. 2011. Diet affects resting, but not basal metabolic rate of normothermic Siberian hamsters acclimated to winter. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 160(4): 516–523.
- Heldmaier G, Steinlechner S. 1981a. Seasonal pattern and energetics of short daily torpor in the Djungarian hamster. *Oecologia (Berl)*, 48(2): 265–270.
- Heldmaier G, Steinlechner S. 1981b. Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*), living in natural photoperiod. *Journal of Comparative Physiology B*, 142(4): 429–437.
- Humphries M M, Thomas D W, Kramer D L. 2003. The Role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach. *Physiological & Biochemical Zoology*, 76(2): 165–179.
- Przybylska A S, Wojciechowski M S, Jefimow M. 2019a. Photo-responsiveness affects life history traits but not oxidative status in a seasonal rodent. *Frontiers in Zoology*, 16(1): 2–13.
- Przybylska A S, Wojciechowski M S, Jefimow M. 2019b. Physiological differences between winter phenotypes of Siberian hamsters do not correlate with their behaviour. *Animal Behaviour*, 147: 105–114.
- Ruf T, Heldmaier G. 1995. Individual energetic strategies in winter-adapted Djungarian hamster: The relation between daily torpor, locomotion, and food consumption // Carey C, Florant G L, Wunder B A, et al. *Life in the Cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms*. Boulder, CO: Westview Press, 99–107.
- Shettleworth S J. 1990. Food hoarding in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(12): 424.
- Ushakova M V, Kropotkina M V, Feoktistova N Y, et al. 2012. Daily torpor in hamsters (Rodentia, Cricetinae). *Russian Journal of Ecology*, 43(1): 62–66.
- Wauters L A, Suhonen J, Dhondt A A. 1995. Fitness consequences of hoarding behaviour in the Eurasian red squirrel. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 262(1365): 277–281.
- Wood A D, Bartness T J. 1996. Caloric density affects food hoarding and intake by Siberian hamsters. *Physiology & Behavior*, 59(4/5): 897–903.
- 李思懿, 刘振山, 李婧, 等. 2020. 低温和限食对黑线仓鼠贮食行为的影响. *野生动物学报*, 41(2): 280–287.
- 汤华丹. 2017. 实验室条件下黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) 繁殖及日蛰眠研究. 沈阳: 沈阳师范大学硕士学位论文.
- 王德华, 杨明, 刘全生, 等. 2009. 小型哺乳动物生理生态学研究 与进化思想. *兽类学报*, 29(4): 343–351.
- 杨明, 王德华. 2011. 哺乳动物的蛰眠: 类型、物种分布与模式. *兽类学报*, 31(2): 195–204.