



地下洞道生境下高原鼯鼠血液特征

张佳钰^{1,2}, 高聪慧^{1,2}, 李吉梅², 安志芳², 王志洁², 陈晓琦², 魏登邦^{1,2*}

(1. 青海大学生态环境工程学院, 西宁, 810016;

2. 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 西宁, 810016)

稿件运行过程

收稿日期: 2023-06-25

修回日期: 2023-08-06



摘要

关键词: 高原动物;
高原鼯鼠;
地下洞道;
低氧状态;
血液参数;
血氧利用率;
血气

Key words: Plateau animals;
Plateau zokor (*Eospalax baileyi*);
Underground burrows;
Hypoxic state;
Blood parameters;
Blood oxygen utilization rate;
Blood gas

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号:

2310-1490(2024)-02-0298-07

DOI: 10.12375/ysdwx.20240208

高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)是青藏高原特有的地下啮齿动物,终生生活在封闭的地下洞道中,对地下洞道严重缺氧生境有很强的适应性。为了探究高原鼯鼠适应严重缺氧地下生境的策略,在高原鼯鼠的生境现场,测定高原鼯鼠洞道O₂、CO₂的体积分数和质量浓度,同时测定不同海拔与模拟地下洞道气体体积分数条件下高原鼯鼠的血液参数,并进行比较分析。结果表明:与大气相比,不同海拔高原鼯鼠洞道中O₂体积分数和质量浓度均显著下降,而CO₂体积分数和质量浓度均显著增加;与海拔2700 m的高原鼯鼠洞道相比,海拔3700 m的高原鼯鼠洞道中O₂体积分数和质量浓度显著下降,CO₂体积分数和质量浓度显著上升。洞道气体模拟组和3700 m组的高原鼯鼠血常规参数无显著差异;2700 m组高原鼯鼠的红细胞(RBC)、血红蛋白(Hb)和红细胞压积(HCT)的数目均显著低于3700 m组,平均红细胞体积(MCV)显著高于3700 m组。2700 m组高原鼯鼠动脉血氧分压(PaO₂)显著高于3700 m组和洞道气体模拟组;洞道气体模拟组高原鼯鼠动脉血二氧化碳分压(PaCO₂)与2700 m组无显著差异,但显著高于3700 m组;洞道气体模拟组高原鼯鼠动脉血氧饱和度(SaO₂)显著低于3700 m组和2700 m组;动脉血pH在3组间无显著差异。上述结果提示,高原鼯鼠在低氧状态时表现出低PaO₂、PaCO₂和SaO₂水平,增加血液中红细胞数目和减小红细胞体积,使其具有更强的血氧利用率,对地下洞道严重缺氧生境有较强的适应能力。

基金项目: 青海省自然科学基金项目(2021-ZJ-904)

第一作者简介: 张佳钰(1996—),女,硕士研究生;主要从事动物生态学研究。E-mail: jy2316644788@126.com

* 通信作者: 魏登邦, E-mail: weidengbang@163.com

Blood Properties of Plateau Zokor in Underground Burrow Conditions

ZHANG Jiayu^{1,2}, GAO Conghui^{1,2}, LI Jimei²,
AN Zhifang², WANG Zhijie², CHEN Xiaoqi², WEI Dengbang^{1,2*}

(1. College of Ecological Environment Engineering, Qinghai University, Xining, 810016, China;
2. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining, 810016, China)

Abstract: The plateau zokor (*Eospalax baileyi*) is a unique underground rodent found in the Qinghai-Xizang Plateau. It lives in closed underground tunnels throughout its life and has strong adaptability to environments with severe hypoxia in underground tunnels. In order to explore the adaptation strategies of plateau zokors to the severe hypoxia underground habitats, the volume fraction and mass concentration of O₂ and CO₂ in the tunnel of plateau zokors were measured at the habitat site. At the same time, the blood parameters of plateau zokors were also measured at different altitudes and simulated underground tunnel gas volume fraction conditions. The results showed that, compared with the atmosphere, the volume fraction and mass concentration of O₂ in zokor burrows at different altitudes decreased significantly, while the volume fraction and mass concentration of CO₂ increased significantly. Compared with the altitude of 2,700 m, the O₂ volume fraction and mass concentration in the plateau zokor tunnel at altitude of 3,700 m were significantly decreased, and the CO₂ volume fraction and mass concentration were significantly increased. There was no significant difference in blood routine parameters of plateau zokor between the burrows gas simulation group and the 3,700 m group. The red blood corpuscle (RBC), hemoglobin (Hb), and hematocrit (HCT) of plateau zokors in 2,700 m group were significantly lower than those in 3,700 m group, while the mean corpuscular volume (MCV) was significantly higher than that in 3,700 m group. Arterial partial pressure of oxygen (PaO₂) in 2,700 m group was significantly higher than that of 3,700 m group and burrows gas simulation group. Arterial blood partial pressure of carbon dioxide (PaCO₂) was not significantly different between the burrows gas simulation group and 2,700 m group, but was significantly higher than that in 3,700 m group. Arterial oxygen saturation (SaO₂) of plateau zokors in burrows gas simulation group was significantly lower than that in 3,700 m and 2,700 m groups. There was no significant difference in arterial pH between the three groups. These results suggested that plateau zokor's lower PaO₂, PaCO₂, and SaO₂, increased the number of red blood cells in blood, and decreased the volume of red blood cells, which resulted in stronger blood oxygen utilization rate and stronger adaptability to the severely hypoxic habitat in underground burrows.

青藏高原最典型的气候特征是低氧, O₂体积分数与海拔呈负相关, 海拔每升高1 000 m, 机体吸入的O₂体积分数就减少约10%, 当海拔升高到4 000 m时, 平均O₂体积分数约为海平面的60%^[1]。高海拔低氧是该地区动物生存的限制性生态因子^[2], 对高原世居动物的进化和生理具有深刻的影响。高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)是青藏高原特有的地下啮齿动物, 属啮齿目(Rodentia)鼯形鼠科(Spalacidae)凸颅鼯鼠属(*Eospalax*)^[3-4], 终生生活在封闭的地下洞道中, 广泛分布于青藏高原东部海拔2 800~4 200 m的地区^[5]。研究表明, 高原鼯鼠洞道中平均含氧量比

同地区大气低20%左右, CO₂的体积分数比大气中高出7.3~48.6倍^[6]。

在长期的进化过程中, 高原鼯鼠形成了一系列适应低氧环境的生理和分子机制: 肺体质量比大、肺泡小、数量多, 肺气体交换总面积大^[7]; 肺表面活性物质中, 含有高含量的同源四聚体血红蛋白(hemoglobin, Hb), 提高了肺表面活性物质溶氧量, 增强了它们从低氧环境中获取氧的能力^[8-9]; 红细胞(red blood cell, RBC)体积小、数目多, 红细胞压积(hematocrit, HCT)小, 血液黏度低, 血红蛋白氧亲和力高, 携氧能力强^[10]; 心肌和骨骼肌肌红蛋白(myoglobin,

Mb)含量高,贮氧能力强^[11-12];组织毛细血管密度大,氧弥散到组织细胞的距离短^[11];线粒体体积小、数量多、表面积大,线粒体呼吸链细胞色素氧化酶和ATP酶表达水平显著提高^[11-12];在低氧环境中,动脉血氧饱和度(arterial oxygen saturation, SaO₂)高,静脉血氧饱和度(venous oxygen saturation, SvO₂)低,血氧利用率高,约为平原SD大鼠的4倍,有氧呼吸能力强^[13-14]。

生境氧分压和O₂质量浓度是影响血液参数的关键因素。海拔越高,氧分压和质量浓度越低,血液红细胞和血红蛋白浓度越高,动脉血氧分压(arterial partial pressure of oxygen, PaO₂)和SaO₂越低。先前,本课题组通过与平原动物和高原地面动物的比较,研究了高原鼯鼠的血常规参数、动静脉血氧分压、二氧化碳分压(partial pressure of carbon dioxide, PaCO₂)、SaO₂和血氧利用率^[10,13]。当时由于受实验设备条件限制,是将高原鼯鼠从高海拔地下洞道生境转移到海拔低于它们栖息地地面环境(海拔下降1 000 m左右)的实验室(海拔2 300 m)进行的血气分析。高原鼯鼠采样点海拔为3 200 m,当地气压和高原鼯鼠洞道中的O₂质量浓度显著低于海拔2 300 m地区。因此,先前测定的高原鼯鼠血液参数可能与其在高海拔地下洞道严重缺氧生境中的实际情况有较大差别。为了客观反映高原鼯鼠在高海拔低气压低氧洞道生境中的血液特征,本研究在测定大量高原鼯鼠洞道O₂和CO₂体积分数和质量浓度的基础上,在采集高原鼯鼠的生境现场,通过测定不同海拔与模拟地下洞道气体体积分数条件下高原鼯鼠的血液参数差异,进一步探讨它们适应严重缺氧地下生境的策略。

1 材料与方法

1.1 实验动物

高原鼯鼠捕捉于青海省海南州贵德县拉脊山(36°21' N, 101°25' E;海拔3 700 m左右),采样点大气压59 kPa,含氧量173.1 g/m³,随机分为海拔3 700 m组和洞道气体模拟组。另一部分高原鼯鼠捕捉于青海省西宁市湟中区上圈村(36°19' N, 101°38' E;海拔2 700 m左右),采样点大气压70 kPa,含氧量197.6 g/m³,为海拔2 700 m组。高原鼯鼠体质量为(226±14)g,不区分雌雄。所有动物处理措施均按照国家《实验动物管理条例》和GB/T 35892—2018《实

验动物福利伦理审查指南》执行,并获得青海大学动物伦理委员会批准。实验动物均在原生境进行处理。

1.2 高原鼯鼠洞道与当地大气中气体体积分数和质量浓度的测定

在高原鼯鼠生境现场选择有鼠洞道(洞深15~20 cm)进行洞道气体体积分数和质量浓度测定。将泵吸式气体含量检测仪(唐仪BX21C,江苏)打开,待气体含量检测仪读数稳定后读取大气中气体体积分数的数值并记录;立即通开高原鼯鼠地下洞道,将连接在检测仪上的软管伸入高原鼯鼠洞道内约30 cm,用湿土迅速封闭洞口,等到气体含量检测仪读数稳定后读取洞道气体体积分数并记录。按照公式将气体体积分数换算为气体质量浓度:

气体质量浓度(g/m³)=气体体积分数(%)×10 000×(M/22.4)×[273/(273+T)]×(P/101.3)/1 000。式中,*M*表示气体分子质量,*T*表示气体温度,*P*表示压力。

1.3 不同海拔与洞道气体模拟组高原鼯鼠血常规参数和血气分析

用有机玻璃制成长宽高为60 cm×40 cm×40 cm的玻璃箱,侧壁有一个尺寸为15 cm×10 cm的推拉门,顶部打2个直径1 cm的圆孔,一个孔与装有减压阀(红旗,中国)的CO₂钢瓶连接,另一个孔与泵吸式气体含量检测仪连接。向玻璃箱内持续通入CO₂,直至与海拔3 700 m高原鼯鼠洞道中的O₂和CO₂气体体积分数相等,将洞道气体模拟组的高原鼯鼠迅速放入玻璃箱中,密封玻璃箱,适应5 min。分别将海拔3 700 m组、海拔2 700 m组和洞道气体模拟组高原鼯鼠麻醉后进行腹主动脉采血。用BC-5000Vet兽用全自动血液细胞分析仪(深圳迈瑞生物医疗电子股份有限公司)测定RBC、Hb浓度、HCT、平均红细胞体积(mean corpuscular volume, MCV)等血常规参数。用i-STAT手掌血气分析仪(i-STAT Corp., USA)测定高原鼯鼠的血气(pH、PaCO₂、PaO₂和SaO₂),测量温度设置为37℃。

1.4 数据分析

采用SPSS 23.0软件进行数据统计分析,Shapiro-Wilk和Levene分别检验数据的正态分布和同质性,多组数据符合正态分布并具有同质性,采用单因素方差分析(one-way ANOVA),多重比较采用Duncan's法。结果用平均值±标准差表示,*p*<0.05

为差异具有统计学意义。

2 结果

2.1 不同海拔高原鼯鼠洞道与大气中O₂和CO₂的体积分数

样本分析结果显示,在海拔3 700 m的生境中,大气中的O₂体积分数为(19.90±0.30)%,CO₂体积分数为(0.03±0)%;高原鼯鼠洞道中的O₂体积分数为(15.90±2.00)%,CO₂体积分数平均为(4.01±2.04)% (表1);与大气相比,高原鼯鼠洞道中O₂体积分数显

著下降($p<0.01$),而CO₂体积分数显著增加($p<0.01$)。在海拔2 700 m的生境中,大气中的O₂体积分数为(20.90±0.10)%,CO₂体积分数为(0.03±0)%;高原鼯鼠洞道中的O₂体积分数为(19.30±0.60)%,CO₂体积分数为(1.58±0.64)% (表1);与大气相比,高原鼯鼠洞道中O₂体积分数同样显著下降($p<0.01$),CO₂体积分数显著增加($p<0.01$)。海拔3 700 m的高原鼯鼠洞道中O₂体积分数显著低于海拔2 700 m洞道中O₂体积分数($p<0.01$),而CO₂体积分数随海拔升高显著上升($p<0.01$)。

表1 不同海拔高原鼯鼠洞道与当地大气O₂和CO₂的体积分数

Tab. 1 The volume fractions of oxygen and carbon dioxide in plateau zokor burrows and local atmosphere at different altitudes

海拔/m Altitude	测定位置(样本量) Determination of location (sample size)	O ₂ 体积分数(%) O ₂ volume fraction	CO ₂ 体积分数(%) CO ₂ volume fraction
2 700	大气(n=21)	20.90±0.10 ^a	0.03±0 ^c
	洞道(n=21)	19.30±0.60 ^b	1.58±0.64 ^b
3 700	大气(n=23)	19.90±0.30 ^b	0.03±0 ^c
	洞道(n=55)	15.90±2.00 ^c	4.01±2.04 ^a

注:同列不同上标表示不同处理间差异显著(Duncan's检验,α=0.05)。下同。

Note: Different superscripts in the same column indicate significant differences between the means of different treatments (Duncan's test, α=0.05). The same below.

2.2 不同海拔高原鼯鼠洞道与大气中O₂和CO₂的质量浓度

在海拔3 700 m地区,大气中的O₂质量浓度为(173.1±2.3)g/m³,CO₂质量浓度为(0.3±0)g/m³;而高原鼯鼠洞道中的O₂质量浓度为(138.2±17.7)g/m³,CO₂质量浓度为(47.9±24.4)g/m³(表2)。高原鼯鼠洞道中O₂质量浓度是同地区大气的80%左右,CO₂质量浓度是同地区大气的160倍左右。在海拔2 700 m地区,大气中的O₂质量浓度为(203.0±0.5)g/m³,

CO₂质量浓度为(0.4±0)g/m³;而高原鼯鼠洞道中的O₂质量浓度为(187.9±6.2)g/m³,CO₂质量浓度为(19.2±8.4)g/m³(表2)。海拔2 700 m的高原鼯鼠洞道中O₂质量浓度是同地区大气的93%左右,CO₂质量浓度是同地区大气中的48倍左右。与海拔2 700 m相比,在海拔3 700 m地区,大气和高原鼯鼠洞道中的O₂质量浓度均显著下降($p<0.01$),洞道中CO₂质量浓度显著增加($p<0.01$)。

表2 不同海拔高原鼯鼠洞道与当地大气O₂和CO₂的质量浓度

Tab. 2 The mass concentrations of oxygen and carbon dioxide in plateau zokor burrows and local atmosphere at different altitudes

海拔/m Altitude	测定位置(样本量) Determination of location (sample size)	O ₂ 质量浓度/(g·m ⁻³) O ₂ mass concentration	CO ₂ 质量浓度/(g·m ⁻³) CO ₂ mass concentration
2 700	大气(n=21)	203.0±0.5 ^a	0.4±0 ^c
	洞道(n=21)	187.9±6.2 ^b	19.2±8.4 ^b
3 700	大气(n=23)	173.1±2.3 ^c	0.3±0 ^c
	洞道(n=55)	138.2±17.7 ^d	47.9±24.4 ^a

2.3 不同海拔和洞道气体模拟组高原鼯鼠血常规参数

洞道气体模拟组和3 700 m组的高原鼯鼠处

于同一海拔下(3 700 m),血常规结果表明,洞道气体模拟组和3 700 m组高原鼯鼠的RBC分别为(11.2±0.4)×10¹²/L和(11.4±0.8)×10¹²/L,Hb分别为

(149.0±6.2) g/L 和 (154.7±9.4) g/L, HCT 分别为 (52.4±1.9)% 和 (53.3±3.3)%, MCV 分别为 (46.7±1.5) fL 和 (46.7±1.7) fL, 两组血常规参数均无显著差异。2700 m 组高原鼯鼠 RBC 为 (10.0±0.5)×10¹²/L,

Hb 为 (135.0±3.0) g/L, HCT 为 (49.1±2.0)%, MCV 为 (49.4±1.0) fL, 其中 RBC、Hb、HCT 含量显著低于高海拔高原鼯鼠 ($p<0.05$), MCV 含量显著高于高海拔高原鼯鼠 ($p<0.05$) (表3)。

表3 高原鼯鼠血常规

Tab. 3 Blood routine parameters of plateau zokors

组别 Group	红细胞/(10 ¹² ·L ⁻¹) RBC	血红蛋白/(g·L ⁻¹) Hb	血细胞比容(%) HCT	平均红细胞体积/fL MCV
洞道气体模拟组(n=6) Tunnel gas simulation group	11.2±0.4 ^a	149.0±6.2 ^a	52.4±1.9 ^a	46.7±1.5 ^b
海拔3700 m处理组(n=6) Treatment group at altitude of 3,700 m	11.4±0.8 ^a	154.7±9.4 ^a	53.3±3.3 ^a	46.7±1.7 ^b
海拔2700 m处理组(n=6) Treatment group at altitude of 2,700 m	10.0±0.5 ^b	135.0±3.0 ^b	49.1±2.0 ^b	49.4±1.0 ^a

2.4 不同海拔和洞道气体模拟组高原鼯鼠血气指标

血气分析结果表明:2700 m组、3700 m组和洞道气体模拟组高原鼯鼠 PaO₂ 分别为 (58.5±6.5)、(45.7±6.2)、(37.7±6.6) mmHg, 2700 m组高原鼯鼠 PaO₂ 显著高于3700 m组和洞道气体模拟组 ($p<0.05$); 三组高原鼯鼠 PaCO₂ 分别为 (43.0±3.0)、

(35.1±6.6)、(43.3±5.9) mmHg, 其中洞道气体模拟组与2700 m组无显著差异, 但显著高于3700 m组 ($p<0.05$); 三组高原鼯鼠 SaO₂ 分别为 (90.2±2.8)%、(84.3±3.7)%、(72.5±9.0)%, 洞道气体模拟组显著低于2700 m组和3700 m组 ($p<0.05$); 动脉血 pH 在三组间无显著差异 (表4)。

表4 高原鼯鼠血气

Tab. 4 Blood gas properties of plateau zokors

组别 Group	酸碱度 pH	动脉血二氧化碳分压/mmHg PaCO ₂	动脉血氧分压/mmHg PaO ₂	动脉血氧饱和度(%) SaO ₂
洞道气体模拟组(n=6) Tunnel gas simulation group	7.4±0.1	43.3±5.9 ^a	37.7±6.6 ^c	72.5±9.0 ^b
海拔3700 m处理组(n=6) Treatment group at altitude of 3,700 m	7.5±0.1	35.1±6.6 ^b	45.7±6.2 ^b	84.3±3.7 ^a
海拔2700 m处理组(n=6) Treatment group at altitude of 2,700 m	7.4±0	43.0±3.0 ^a	58.5±6.5 ^a	90.2±2.8 ^a

3 讨论

环境氧分压和质量浓度是影响动物肺气体交换和血气特征的重要因素。随着海拔升高, 大气压下降, O₂ 和 CO₂ 质量浓度下降。因此, 平原动物急进高原, 随着海拔升高, 呼吸加快, 心跳加速, 导致血液 pH 显著上升, PaO₂、PaCO₂ 和 SaO₂ 显著下降, 进而引起肺动脉高压、肺水肿和脑水肿等高原疾病^[15-18]。在长期慢性低氧胁迫下, 进入高原的人和平原动物会产生右心肥大, 肺动脉高压, 红细胞增多, 血液黏度增大等生理性病变^[19-22]。然而, 在长期高原低氧

的选择压力下, 高原特有动物通过组织器官形态、生理和分子水平的适应和进化, 形成了一系列适应高原缺氧的策略^[23-28]。高原特有动物的血气, 如 PaO₂、PaCO₂ 和 SaO₂ 等并没有随海拔升高而显著下降, 虽然它们的生境缺氧, 但体内并不缺氧^[13-14], 这与它们适应低氧环境的生理和分子机制相关。

高原鼯鼠作为青藏高原特有的地下鼠, 高原鼯鼠地下洞道生境 O₂ 体积分数显著低于同地区的地面动物^[6], 但它们从严重缺氧的生境中获取氧的能力显著高于平原动物^[13]。然而, 已有的高原鼯鼠的血气分析是在海拔 2300 m 左右^[13] 的实验室中得出的

结果,这些结果与其在高海拔地下洞道严重缺氧生境中的实际情况可能有较大差别。因此,为了客观反映高原鼯鼠在高海拔严重缺氧的地下洞道生境中的血气特征,本研究在测定高原鼯鼠洞道 O_2 和 CO_2 体积分数和质量浓度的基础上,通过在采样点现场模拟地下洞道气体体积分数条件下,测定了高原鼯鼠动脉血气。结果发现,无论是在3 700 m还是2 700 m的高原鼯鼠洞道中, O_2 体积分数和质量浓度均显著低于同地区大气,而 CO_2 体积分数和质量浓度均极显著高于同地区大气;2 700 m组的高原鼯鼠 PaO_2 、 $PaCO_2$ 显著高于3 700 m组的高原鼯鼠,但 SaO_2 和pH无显著差异;然而,与同地区大气条件下的测定值相比,在模拟海拔3 700 m洞道气体体积分数条件下,高原鼯鼠 PaO_2 和 SaO_2 显著下降, $PaCO_2$ 显著上升。本课题组先前研究结果表明,高原鼯鼠不仅具有较高的 SaO_2 ,而且具有很低的 SvO_2 ,其 SvO_2 平均为 $(7.65\pm 4.77)\%$ ^[13],在本研究中,在模拟地下洞道气体含量条件下,高原鼯鼠 SaO_2 为 $(72.5\pm 9.0)\%$,动静脉血氧饱和度之差高达64.85个百分点,说明即使在严重缺氧的地下洞道生境中,高原鼯鼠仍有较高血氧利用率。在先前的研究中,大鼠的动静脉血氧饱和度之差为 (19.53 ± 7.25) 个百分点,高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)的动静脉血氧饱和度之差为 (43.54 ± 4.85) 个百分点^[13],说明在模拟地下洞道气体含量条件下,高原鼯鼠的血氧利用率仍高于大鼠和高原鼠兔。以上结果说明,在地下缺氧洞道中,高原鼯鼠 PaO_2 和 SaO_2 由于洞道 O_2 体积分数的下降而显著降低。在模拟海拔3 700 m洞道气体体积分数条件下,高原鼯鼠 PaO_2 和 SaO_2 分别为 (37.7 ± 6.6) mmHg和 $(72.5\pm 9.0)\%$ 。在这样低的 PaO_2 和 SaO_2 情况下,地面动物会出现严重的低氧损伤,甚至不能生存,但高原鼯鼠并没有出现损伤,它们能正常生存繁殖,这可能与其血红蛋白氧亲和力高、别构效应强和氧解离曲线左移有关,在肺部氧分压的微小增加就能结合较多的氧,在组织中氧分压的微减就能释放较多的氧,血氧利用率仍然高于地面动物^[9,29]。

总之,高原鼯鼠洞道中的 O_2 体积分数和浓度显著低于同地区大气,而 CO_2 体积分数和浓度极显著高于同地区大气;在严重缺氧的地下洞道生境中,虽然高原鼯鼠 PaO_2 和 SaO_2 显著下降, $PaCO_2$ 显著上升,但血氧利用率仍然高于地面动物,这是高原鼯鼠适应严重缺氧地下洞道生境的重要机制。

参考文献:

- [1] BEALL C M. Two routes to functional adaptation: Tibetan and Andean high-altitude natives [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104 (Suppl. 1): 8655-8660.
- [2] 吴天一. 高原低氧环境对人类的挑战[J]. 医学研究杂志, 2006, 35(10): 1-3.
WU T Y. The challenge of high altitude low oxygen environment to humans [J]. Journal of Medical Research, 2006, 35 (10): 1-3.
- [3] ZHANG T, LEI M L, ZHOU H, et al. Phylogenetic relationships of the zokor genus *Eospalax* (Mammalia, Rodentia, Spalacidae) inferred from whole-genome analyses, with description of a new species endemic to Hengduan Mountains [J]. Zoological Research, 2022, 43(3): 331-342.
- [4] ZHOU C Q, ZHOU K Y. The validity of different zokor species and the genus *Eospalax* inferred from mitochondrial gene sequences [J]. Integrative Zoology, 2008, 3(4): 290-298.
- [5] 樊乃昌, 施银柱. 中国鼯鼠(*Eospalax*)亚属分类研究[J]. 兽类学报, 1982, 2(2): 183-199.
FAN N C, SHI Y Z. A revision of the zokors of subgenus *Eospalax* [J]. Acta Theriologica Sinica, 1982, 2(2): 183-199.
- [6] 曾缙祥, 王祖望, 师治贤. 高山地区高原鼯鼠的代谢特点及若干生理指标的观察[J]. 高原生物学集刊, 1984, 3: 163-171.
ZENG J X, WANG Z W, SHI Z X. Metabolic characteristics and some physiological parameters of mole rat *Myospalax baileyi* in alpine area [J]. Acta Biologica Plateau Sinica, 1984, 3: 163-171.
- [7] 王晓君, 魏登邦, 魏莲, 等. 高原鼯鼠和高原鼠兔肺细叶的结构特征[J]. 动物学报, 2008, 54(3): 531-539.
WANG X J, WEI D B, WEI L, et al. Characteristics of pulmonary acinus structure in the plateau zokor *Myospalax baileyi* and plateau pika *Ochotona curzoniae* [J]. Acta Zoologica Sinica, 2008, 54(3): 531-539.
- [8] 李永晓, 徐波, 安志芳, 等. 高原鼯鼠、高原鼠兔和大鼠肺表面活性物质组成和含量的比较[J]. 生理学报, 2021, 73(1): 51-61.
LI Y X, XU B, AN Z F, et al. Comparison of the composition and content of pulmonary surfactant among plateau zokors, plateau pikas and rats [J]. Acta Physiologica Sinica, 2021, 73(1): 51-61.
- [9] LI J M, AN Z F, WEI L N, et al. A new homotetramer hemoglobin in the pulmonary surfactant of plateau zokors (*Myospalax baileyi*) [J]. Frontiers in Genetics, 2022, 13: 824049.
- [10] 王晓君, 魏登邦, 魏莲, 等. 高原鼯鼠和高原鼠兔红细胞低氧适应特征[J]. 四川动物, 2008, 27(6): 1100-1103.
WANG X J, WEI D B, WEI L, et al. Physiological character of erythrocyte adapting to hypoxia in plateau zokor and plateau pika [J]. Sichuan Journal of Zoology, 2008, 27(6): 1100-1103.
- [11] 齐新章, 王晓君, 朱世海, 等. 高原鼯鼠和高原鼠兔心脏对低氧环境的适应[J]. 生理学报, 2008, 60(3): 348-354.
QI X Z, WANG X J, ZHU S H, et al. Hypoxic adaptation of the hearts of plateau zokor (*Myospalax baileyi*) and plateau pika

- (*Ochotona curzoniae*) [J]. *Acta Physiologica Sinica*, 2008, 60(3): 348-354.
- [12] 朱世海, 齐新章, 王晓君, 等. 高原鼢鼠和高原鼠兔骨骼肌摄氧功能差异[J]. *生理学报*, 2009, 61(4): 373-378.
ZHU S H, QI X Z, WANG X J, *et al.* Difference in oxygen uptake in skeletal muscles between plateau zokor (*Myospalax rufescens baileyi*) and plateau pika (*Ochotona curzoniae*) [J]. *Acta Physiologica Sinica*, 2009, 61(4): 373-378.
- [13] WEI D B, WEI L, ZHANG J M, *et al.* Blood-gas properties of plateau zokor (*Myospalax baileyi*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 2006, 145(3): 372-375.
- [14] 魏登邦, 张建梅, 魏莲, 等. 高原鼢鼠对低氧高二氧化碳环境适应的相关血液生理指标的季节变化[J]. *动物学报*, 2006, 52(5): 871-877.
WEI D B, ZHANG J M, WEI L, *et al.* Seasonal changes in blood physiological parameters related to adaptation to hypoxia-hypercapnia in plateau zokors [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2006, 52(5): 871-877.
- [15] GROVES B M, DROMA T, SUTTON J R, *et al.* Minimal hypoxic pulmonary hypertension in normal Tibetans at 3, 658 m [J]. *Journal of Applied Physiology*, 1993, 74(1): 312-318.
- [16] HACKETT P, RENNIE D. High-altitude pulmonary edema [J]. *The Journal of the American Medical Association*, 2002, 287(17): 2275-2278.
- [17] SCHOENE R B. Illnesses at high altitude [J]. *Chest*, 2008, 134(2): 402-416.
- [18] HIMADRI P, KUMARI S S, CHITHARANJAN M, *et al.* Role of oxidative stress and inflammation in hypoxia-induced cerebral edema: a molecular approach [J]. *High Altitude Medicine & Biology*, 2010, 11(3): 231-244.
- [19] LESSKE J, FLETCHER E C, BAO G, *et al.* Hypertension caused by chronic intermittent hypoxia-influence of chemoreceptors and sympathetic nervous system [J]. *Journal of Hypertension*, 1997, 15(12): 1593-1603.
- [20] WU T Y, KAYSER B. High altitude adaptation in Tibetans [J]. *High Altitude Medicine & Biology*, 2006, 7(3): 193-208.
- [21] HAINSWORTH R, DRINKHILL M J. Cardiovascular adjustments for life at high altitude [J]. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 2007, 158(2/3): 204-211.
- [22] HANSEN A B, MORALEZ G, AMIN S B, *et al.* Global REACH 2018: the adaptive phenotype to life with chronic mountain sickness and polycythemia [J]. *Journal of Physiology*, 2021, 599(17): 4021-4044.
- [23] 陈秋红, 刘凤云. 高原鼠兔低氧适应机制的研究概况 [J]. *动物学杂志*, 2003, 38(5): 109-113.
CHEN Q H, LIU F Y. Adaptation mechanism of pika (*Ochotona curzoniae*) to hypoxia [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2003, 38(5): 109-113.
- [24] GOU X, LIN, LIAN L S, *et al.* Hypoxic adaptations of hemoglobin in Tibetan chick embryo: high oxygen-affinity mutation and selective expression [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, 2007, 147(2): 147-155.
- [25] STORZ J F, MORIYAMA H. Mechanisms of hemoglobin adaptation to high altitude hypoxia [J]. *High Altitude Medicine & Biology*, 2008, 9(2): 148-157.
- [26] 于红妍. 高原鼢鼠对低氧环境适应的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2011, 39(31): 19239-19240.
YU H Y. Study on adaptation to hypoxia environment of plateau zokors [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(31): 19239-19240.
- [27] QIU Q, ZHANG G J, MA T, *et al.* The yak genome and adaptation to life at high altitude [J]. *Nature Genetics*, 2012, 44: 946-949.
- [28] NATARAJAN C, JENDROSZEK A, KUMAR A, *et al.* Molecular basis of hemoglobin adaptation in the high-flying bar-headed goose [J]. *PLoS Genetics*, 2018, 14(4): e1007331.
- [29] PU P, LU S S, NIU Z Y, *et al.* Oxygenation properties and underlying molecular mechanisms of hemoglobins in plateau zokor (*Eospalax baileyi*) [J]. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2019, 317(5): R696-R708.