

哺乳动物的寒冷适应机制研究进展： 从生理调节到基因组学的 跨尺度整合

李 勇, 郑立雕, 沈雪梅, 王 璐*

乐山师范学院生命科学学院, 西南山地濒危鸟类保护四川省高等学校重点实验室, 四川 乐山

收稿日期: 2025年7月25日; 录用日期: 2025年8月29日; 发布日期: 2025年9月9日

摘 要

寒冷环境对恒温动物形成严峻的生理与生态挑战, 哺乳动物需通过多层次的适应机制以维持体温稳定与保证能量平衡。本文综述了哺乳动物如何适应寒冷气候的研究进展, 涵盖生理调节、表型进化、行为调整多个层面的适应方式, 归纳了近年基因组学研究揭示的哺乳动物适应寒冷气候关键遗传机制。基于此, 对哺乳动物的寒冷适应机制研究的未来发展趋势进行了展望, 以期为全面理解哺乳动物寒冷适应的进化逻辑与调控机制提供理论支持。

关键词

寒冷适应, 哺乳动物, 能量代谢, 基因组学

Advances in the Study of Cold Adaptation Mechanisms in Mammals: Cross-Scale Integration from Physiological Regulation to Genomics

Yong Li, Lidiao Zheng, Xuemei Shen, Lu Wang*

College of Life Sciences, Leshan Normal University, Key Laboratory of Sichuan Institute for Protecting
Endangered Birds in the Southwest Mountains, Leshan Sichuan

Received: Jul. 25th, 2025; accepted: Aug. 29th, 2025; published: Sep. 9th, 2025

*通讯作者。

文章引用: 李勇, 郑立雕, 沈雪梅, 王璐. 哺乳动物的寒冷适应机制研究进展: 从生理调节到基因组学的跨尺度整合 [J]. 生物过程, 2025, 15(3): 210-216. DOI: 10.12677/bp.2025.153028

Abstract

Cold environments pose severe physiological and ecological challenges to homeothermic animals. Mammals must employ multi-level adaptive strategies to maintain thermal homeostasis and ensure energy balance. This review summarizes current research progress on how mammals adapt to cold climates, encompassing physiological regulation, phenotypic evolution, and behavioral adjustments. It also highlights key genetic mechanisms underlying cold adaptation in mammals as revealed by recent advances in genomics. Based on these findings, we discuss future directions for research. These efforts aim to provide a theoretical framework for understanding the evolutionary logic and regulatory mechanisms of cold adaptation in mammals.

Keywords

Cold Adaptation, Mammals, Energy Metabolism, Genomics

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 前言

寒冷气候对动物的生存与繁殖构成严峻挑战,尤其对恒温哺乳动物而言,其影响不仅体现在生理、表型、生态与行为层面,还可能导致个体死亡乃至物种灭绝[1]-[3]。低温环境对动物构成的最主要压力是能量危机,尤其对于恒温哺乳动物而言[4]。在外界温度降低时,为维持体温稳定以适应环境变化,哺乳动物需应对持续而严峻的能量平衡挑战[4]。此外,寒冷异常气候通常与食物短缺同时发生[5]。对于季节性变化显著的物种而言,冬季的寒冷气候显著影响食物的可利用性,往往导致短期的营养供给不足[5][6]。季节性食物短缺在很大程度上会影响部分哺乳动物的家域面积变化、社群规模、激素水平、体重、生理状态以及行为表现[7]-[11]。

寒冷栖息地对哺乳动物造成了巨大的能量危机,显著影响其生存与繁衍。作为恒温动物,哺乳动物面临的最大挑战是如何维持体温稳定、保持热平衡以应对寒冷带来的能量压力[4]。恒温哺乳动物主要通过提升产热能力、减少能量散失、调节体温以及改变对环境温度感知的机制,来适应低温环境,其必须依靠多重适应策略维持体温的恒定[4]。研究表明,长期生活于寒冷环境中的恒温哺乳动物通过进化,形成了生理、表型及行为等多层次的适应性策略[4]。对恒温动物寒冷适应机制的系统揭示将为理解生物与环境互作关系、预测气候变化下生物响应趋势以及制定科学的生物多样性保护策略提供重要的理论支撑与实践指导。

2. 哺乳动物寒冷适应的生理机制

生理适应是哺乳动物应对寒冷环境的最为普遍的策略之一,尤以调节外界温度感知能力为关键进化机制之一[12]。动物依赖温度传感器感知环境温度,其中瞬时受体电位通道(Transient Receptor Potential, TRP 通道)作为重要的温度感受器,在哺乳动物体温调节中发挥关键作用[13]。该通道均具有六个跨膜结构域(S1~S6),在 S5 与 S6 之间形成离子通道孔区(pore region),其 N 端与 C 端均位于胞质内,其激活由环境温度的变化引发,范围涵盖从有害寒冷(<15℃)到损伤性高温(>42℃) [13]。TRP 通道分为七个家族,尤其是 TRPM、TRPC、TRPA 和 TRPV 对温度高度敏感[13]。一般情况下,哺乳动物中的 TRPM8、TRPC1

和 TRPA1 主要响应寒冷刺激, 而 TRPV1-4 及 TRPM3-5 对高温更为敏感, 且 TRP 通道表现出显著的物种特异性[13] [14]。其中, TRPV1 是一种多模态通道, 可被有害热刺激($>42^{\circ}\text{C}$)、酸性 pH ($\text{pH} < 5.9$)、电压以及多种化学配体激活; TRPV2 是一种热敏 TRP 通道, 可被高温(约 52°C)激活; TRPV4 则被定义为多模态通道, 能被多种物理和化学刺激激活, 被视为机械或渗透感受器, 同时作为温度感受器敏感于 $24^{\circ}\text{C}\sim 27^{\circ}\text{C}$ [13]。此外, TRPA1 为非选择性阳离子通道, 最初 TRPA1 被认为可检测低于 17°C 的有害低温, 且 TRPM8 作为冷敏离子通道, 其激活温度阈值为 $17^{\circ}\text{C}\sim 25^{\circ}\text{C}$ [13] [14]。研究发现大熊猫通过滚压新鲜马粪行为减弱对寒冷的感知, 归因于新鲜马粪中丰富的 β -石竹烯及其氧化物抑制了冷觉感受器 TRPM8 的激活, 从而实现御寒效果[15]。

温度感知的调节为产热机制的有效启动提供基础。哺乳动物维持体温的热量主要通过颤抖产热(shivering thermogenesis)和非颤抖产热(nonshivering thermogenesis)两种途径产生[4]。颤抖产热依赖骨骼肌不协调且高速的收缩(每秒约 10~20 次)释放热量, 鉴于骨骼肌体积大且具备较高的有氧代谢能力, 颤抖产热能够在短时间内将热量产出提高数倍[4]。相比之下, 非颤抖产热也是高效的产热机制, 在寒冷环境下维持体温方面具有重要作用, 主要通过褐色脂肪组织(Brown Adipose Tissue, BAT)的氧化代谢实现[16]。该组织通过线粒体内膜上的解偶联蛋白-1 (Uncoupling Protein-1, UCP1)氧化脂肪酸, 且与 ATP 产生解偶联, 直接通过热形式散发[17]。白色脂肪组织(White Adipose Tissue, WAT)则作为主要能量储备, 以甘油三酯形式储存能量, 多数组织通过分解甘油三酯释放脂肪酸以供能[18]。体温的维持依赖于甘油三酯和脂肪酸循环的复杂脂解过程, 而 ATP 和糖类分别作为直接供能物质和关键代谢底物, 对产热和能量代谢调节具有重要意义[19]。此外, 生理调节方面, 恒温动物通过血管收缩减少外周血流量, 降低热量散失以维持核心体温的稳定, 该过程伴随平滑肌收缩, 并导致血压升高及心率加快, 体现了机体对寒冷环境的综合适应反应[20]。

激素调控机制在产热和能量代谢中起着核心作用, 调节上述生理过程。甲状腺激素在促进褐色脂肪组织适应性产热及白色脂肪向棕色脂肪转化(“棕色化”)过程中至关重要[21]。低温诱导的胰岛素信号增强褐色脂肪对能量的利用并提高葡萄糖摄取率[22]。此外, 寒冷应激下皮质醇、胰高血糖素等激素水平的变化, 有助于机体调节能量代谢以适应温度变化[23]。以上生理调节过程在哺乳动物适应寒冷气候的过程中承担着重要功能。

3. 哺乳动物寒冷适应的表型与行为策略

在寒冷环境中, 哺乳动物也会通过表型和行为策略以降低热量损失并维持能量平衡[4]。表型适应方面, 贝格曼定律(Bergmann's rule)认为寒冷地区动物体型更大, 以减小体表面积与体积的比率, 从而降低热传导热量损失, 例如木鼠(*Neotoma*)、美洲狮(*Puma concolor*)等[4]。阿伦定律(Allen's rule) [24]进一步指出, 生活在寒冷气候下的物种往往具有更短的身体附肢(如耳朵、尾巴), 以减少散热面积, 如狐狸(*Vulpes*)和兔形目(*Lagomorpha*)动物的耳长在寒冷环境中明显缩短[4]。此外, 动物还可通过增加毛发密度和皮下脂肪厚度来增强保温能力[25] [26]。

行为策略同样在应对寒冷与食物匮乏中发挥重要作用。例如, 地松鼠(*Spermophilus parryi*)则通过冬眠降低基础代谢水平[27]。与之相对, 有些动物通过增强能量摄入应对寒冷, 如高山野山羊(*Capra ibex*)在冬季寒冷期通过日照吸收辐射热以增加体温[28]。某些栖息于高寒、高海拔环境的物种非人灵长类还会通过调整活动时间、改变食物结构和取食时间比例等行为模式来应对寒冷的冬季[29]。其中, 日本猴(*Macaca fuscata*)作为分布最北的非人灵长类, 展现出一系列寒冷适应策略, 包括泡温泉的方式降低能量散失[30], 同时延长取食时间[31]、扩大食物种类[32], 并在秋季通过取食高碳水化合物储备脂肪以抵御寒冬[33]。类似地, 研究发现笼养恒河猴(*M. mulatta*)在寒冷季节偏好取食高纤维食物, 以获取更多能量[34]。与杂食

性的猴亚科物种相比,以植物性食物为主的疣猴亚科在冬季面临更为严峻的食物匮乏,如滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)通常通过延长觅食时间、缩短休息时间,并偏好摄食富含碳水化合物的地衣以维持能量供应[35]。川金丝猴(*R. roxellana*)也展现出高度的行为和营养适应性,如冬季显著增加地衣摄入、减少移动与增加取食时间,并在食物选择上偏向非结构性碳水化合物及树皮,且该物种在夏秋季节通过大量进食积累脂肪,为越冬提供能量储备[29][36]。

4. 哺乳动物寒冷适应基因组学机制

以往关于恒温动物寒冷适应机制的研究主要集中在个体生理和行为层面,而其分子机制,尤其是遗传基础,尚缺乏系统阐明。随着高通量基因组测序技术和比较基因组学的迅猛发展,研究者开始从基因组水平揭示哺乳动物对寒冷环境的适应机制,为理解其分子调控路径提供了新契机[37]。目前,已有若干相关研究成果发表(见表1),初步揭示了哺乳动物在极端寒冷生境中的遗传适应特征[37]-[39]。

例如,基因组学研究发现,北极熊(*Ursus maritimus*)在极寒环境中经受的强烈正选择主要集中于16个基因,其中9个与心肌病及心血管功能密切相关。此外,低密度脂蛋白编码基因 *APOB* 表现出功能突变,可能与该物种对高脂饮食结构及其代谢适应密切相关[38]。针对猛犸象(*Mammuthus primigenius*)的研究表明,其基因组中与生物节律、皮肤与毛发发育、脂肪代谢、褐色脂肪组织形成及温度感知等功能相关的基因发生了显著变异,其中 *TRPV3* 基因的一个保守区域出现特异性氨基酸替代,显著影响其温度感知能力,这些变异被认为是猛犸象寒冷适应的关键分子基础[37]。

在高海拔寒冷环境中,喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)展现出厚皮毛、冬眠和深洞栖居等适应性特征[40]。该物种扩张的基因家族主要参与摄食行为、低氧响应和能量代谢;正选择基因则涉及血压调节、DNA修复、脂质代谢和心肌功能等生物学过程;另外,25个差异表达基因与DNA修复、血管生成、脂肪酸代谢、细胞凋亡及发热调控等功能密切相关,揭示了该物种在高原环境中应对低温和低氧的遗传适应路径[40]。此外,隶属于反刍亚目、鹿科、驯鹿属的驯鹿(*Rangifer tarandus*)是北极和亚北极地区大型反刍动物的代表,长期面临寒冷与食物匮乏等生态压力。比较基因组学研究发现,其 *APOB* 与 *FASN* 基因在功能结构域上存在特异突变,这些与脂肪合成和转运密切相关的基因可能促进了驯鹿在极地环境下的能量平衡和代谢调节[39]。诸如此类研究表明哺乳动物寒冷适应的基因组学主要体现在脂肪代谢、褐色脂肪组织发育及温度感受机制等方面的关键基因与信号通路。

尽管关于哺乳动物寒冷适应的基因组研究已取得初步成果,但聚焦于一些哺乳动物,尤其非人灵长类的基因组层面研究仍然稀缺,亟需通过整合基因组学、转录组学与表观遗传学等多组学手段,深入探索其分子适应机制。

5. 总结与展望

在全球气候持续变化的背景下,寒冷环境对恒温动物所施加的生理与生态压力日益受到关注。当前研究已从早期聚焦于生理、表型和行为层面的适应策略,拓展至对其分子基础的深入探索。研究已在基因组尺度上识别出一系列与寒冷适应相关的关键基因和信号通路,为理解适应性进化的遗传基础提供了全新的视角。未来研究应着力推进多组学数据的交叉整合与时空动态分析,构建多层次的研究框架,以全面理解寒冷适应的分子调控网络。未来研究可重点关注以下几个方向:(1) 实现跨尺度机制整合,构建从基因到生态行为的多层次模型,解析不同机制间的动态耦合关系,以揭示寒冷适应的整体调控网络;(2) 结合比较基因组学与多组学,如在更多物种中开展全基因组及转录组、代谢组研究,在多组学层面探讨寒冷适应的保守与特异分子标记,并验证其功能效应;(3) 整合长期生态监测与实验验证,即在自然群体长期监测基础上,结合控制实验与基因编辑技术,验证关键候选基因和调控通路在寒冷适应中的因果

作用；(4) 预测气候变化背景下的适应：结合生态模型与进化模拟，预测不同类群在全球变暖及极端气候事件下的适应潜力与生存风险，为物种保护与管理提供科学依据。通过这些方向的深入研究，有望建立更加完整的寒冷适应理论框架，深化对哺乳动物进化与适应性的理解。

Table 1. Summary of comparative genomics research on cold adaptation of mammals
表 1. 哺乳动物寒冷适应的比较基因组学研究汇总

物种	栖息环境与生态特征	研究方法	关键基因/通路	主要功能	寒冷适应机制
北极熊 (<i>Ursus maritimus</i>)	北极极寒环境，高脂饮食	全基因组测序与正选择分析	APOB ，心肌病/心血管相关基因等	脂质转运与代谢，心血管功能调节	增强脂质代谢能力以适应高脂饮食，并维持极寒条件下的心血管稳定性
猛犸象 (<i>Mammuthus primigenius</i>)	更新世极寒环境	DNA 基因组测序与功能变异分析	TRPV3 ，毛发发育、脂肪代谢、褐色脂肪组织发育相关基因等	温度感知，体毛与皮肤结构，能量代谢	改变温度感知阈值，促进保温与产热
喜马拉雅旱獭 (<i>Marmota himalayana</i>)	高海拔寒冷低氧环境	基因组测序、比较基因组与转录组分析	扩张的低氧响应与能量代谢相关基因家族，血压调节、DNA 修复、脂质代谢、心肌功能基因等	低氧耐受、能量利用优化、DNA 稳定性维护	综合调节低温与低氧适应，包括血管生成、脂肪酸代谢及体温维持
驯鹿 (<i>Rangifer tarandus</i>)	北极与亚北极寒冷、食物匮乏环境	比较基因组学与功能域分析	APOB 、 FASN 等	脂肪合成与转运	促进脂质储存与动员，以维持能量平衡和极地代谢适应

基金项目

感谢以下项目资助：大学生创新创业训练项目(202510649003)；四川省自然科学基金面上项目(2023NSFSC0231)；乐山市科学技术局项目(24YYJC0018)；乐山师范学院西南山地濒危鸟类保护四川省高等学校重点实验室平台基金(203250087)。

参考文献

[1] Clavel, J. and Morlon, H. (2017) Accelerated Body Size Evolution during Cold Climatic Periods in the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114**, 4183-4188. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606868114>

[2] Li, X., Jiang, G., Tian, H., Xu, L., Yan, C., Wang, Z., et al. (2014) Human Impact and Climate Cooling Caused Range Contraction of Large Mammals in China over the Past Two Millennia. *Ecography*, **38**, 74-82. <https://doi.org/10.1111/ecog.00795>

[3] McCain, C.M. (2009) Vertebrate Range Sizes Indicate That Mountains May Be “Higher” in the Tropics. *Ecology Letters*, **12**, 550-560. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01308.x>

[4] Tattersall, G.J., Sinclair, B.J., Withers, P.C., Fields, P.A., Seebacher, F., Cooper, C.E. and Maloney, S.K. (2012) Coping with Thermal Challenges: Physiological Adaptations to Environmental Temperatures. *Comprehensive Physiology*, **2**, 2151-2202.

[5] White, T.C.R. (1978) The Importance of a Relative Shortage of Food in Animal Ecology. *Oecologia*, **33**, 71-86. <https://doi.org/10.1007/bf00376997>

[6] Visser, M.E. and Both, C. (2005) Shifts in Phenology Due to Global Climate Change: The Need for a Yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 2561-2569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>

[7] Harris, T.R., Chapman, C.A. and Monfort, S.L. (2009) Small Folivorous Primate Groups Exhibit Behavioral and Physiological Effects of Food Scarcity. *Behavioral Ecology*, **21**, 46-56. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp150>

[8] Snaith, T.V. and Chapman, C.A. (2007) Primate Group Size and Interpreting Socioecological Models: Do Folivores Really Play by Different Rules? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **16**, 94-106.

- <https://doi.org/10.1002/evan.20132>
- [9] Deschner, T., Kratzsch, J. and Hohmann, G. (2008) Urinary C-Peptide as a Method for Monitoring Body Mass Changes in Captive Bonobos (*Pan paniscus*). *Hormones and Behavior*, **54**, 620-626. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.06.005>
 - [10] Enari, H. (2013) Snow Tolerance of Japanese Macaques Inhabiting High-Latitude Mountainous Forests of Japan. In: Grow, N.B., Gursky-Doyen, S. and Krzton, A., Eds., *High Altitude Primates*, Springer, 133-151. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8175-1_8
 - [11] Coloma-García, W., Mehaba, N., Such, X., Caja, G. and Salama, A.A.K. (2020) Effects of Cold Exposure on Some Physiological, Productive, and Metabolic Variables in Lactating Dairy Goats. *Animals*, **10**, Article No. 2383. <https://doi.org/10.3390/ani10122383>
 - [12] Xiao, R., Liu, J. and Xu, X.Z.S. (2015) Thermosensation and Longevity. *Journal of Comparative Physiology A*, **201**, 857-867. <https://doi.org/10.1007/s00359-015-1021-8>
 - [13] Ferrandiz-Huertas, C., Mathivanan, S., Wolf, C., Devesa, I. and Ferrer-Montiel, A. (2014) Trafficking of ThermoTRP Channels. *Membranes*, **4**, 525-564. <https://doi.org/10.3390/membranes4030525>
 - [14] Pertusa, M., Moldenhauer, H., Brauchi, S., Latorre, R., Madrid, R. and Orio, P. (2012) Mutagenesis and Temperature-Sensitive Little Machines. In: Mishra, R., Ed., *Mutagenesis*, InTech, 221-246. <https://doi.org/10.5772/50333>
 - [15] Zhou, W., Yang, S., Li, B., Nie, Y., Luo, A., Huang, G., et al. (2020) Why Wild Giant Pandas Frequently Roll in Horse Manure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117**, 32493-32498. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004640117>
 - [16] Thomas, D.W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M.M. and Speakman, J.R. (2001) Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science*, **291**, 2598-2600. <https://doi.org/10.1126/science.1057487>
 - [17] Nedergaard, J., Golozoubova, V., Matthias, A., Asadi, A., Jacobsson, A. and Cannon, B. (2001) UCP1: The Only Protein Able to Mediate Adaptive Non-Shivering Thermogenesis and Metabolic Inefficiency. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Bioenergetics*, **1504**, 82-106. [https://doi.org/10.1016/s0005-2728\(00\)00247-4](https://doi.org/10.1016/s0005-2728(00)00247-4)
 - [18] Dawkins, M.J.R. and Stevens, J.F. (1966) Fatty Acid Composition of Triglycerides from Adipose Tissue. *Nature*, **209**, 1145-1146. <https://doi.org/10.1038/2091145a0>
 - [19] Prentki, M. and Madiraju, S.R.M. (2008) Glycerolipid Metabolism and Signaling in Health and Disease. *Endocrine Reviews*, **29**, 647-676. <https://doi.org/10.1210/er.2008-0007>
 - [20] Cardona, A., Pagani, L., Antao, T., Lawson, D.J., Eichstaedt, C.A., Yngvadottir, B., et al. (2014) Genome-Wide Analysis of Cold Adaptation in Indigenous Siberian Populations. *PLOS ONE*, **9**, e98076. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098076>
 - [21] Yau, W.W. and Yen, P.M. (2020) Thermogenesis in Adipose Tissue Activated by Thyroid Hormone. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 3020. <https://doi.org/10.3390/ijms21083020>
 - [22] Wang, H. and Lin, M. (1985) Effects of Insulin on Thermoregulatory Responses and Hypothalamic Neuronal Activity. *Pharmacology*, **30**, 86-94. <https://doi.org/10.1159/000138055>
 - [23] Pääkkönen, T. and Leppäluoto, J. (2002) Cold Exposure and Hormonal Secretion: A Review. *International Journal of Circumpolar Health*, **61**, 265-276. <https://doi.org/10.3402/ijch.v61i3.17474>
 - [24] Brown, J.H. and Lee, A.K. (1969) Bergmann's Rule and Climatic Adaptation in Woodrats (*Neotoma*). *Evolution*, **23**, Article No. 329. <https://doi.org/10.2307/2406795>
 - [25] Hart, J.S. (1956) Seasonal Changes in Insulation of the Fur. *Canadian Journal of Zoology*, **34**, 53-57. <https://doi.org/10.1139/z56-007>
 - [26] Scholander, P.F., Hock, R., Walters, V. and Irving, L. (1950) Adaptation to Cold in Arctic and Tropical Mammals and Birds in Relation to Body Temperature, Insulation, and Basal Metabolic Rate. *The Biological Bulletin*, **99**, 259-271. <https://doi.org/10.2307/1538742>
 - [27] Boyer, B.B. and Barnes, B.M. (1999) Molecular and Metabolic Aspects of Mammalian Hibernation. *BioScience*, **49**, 713-724. <https://doi.org/10.2307/1313595>
 - [28] Signer, C., Ruf, T. and Arnold, W. (2011) Hypometabolism and Basking: The Strategies of Alpine Ibex to Endure Harsh Over-Wintering Conditions: Hypometabolism and Basking in *Alpine ibex*. *Functional Ecology*, **25**, 537-547. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01806.x>
 - [29] Hou, R., Chapman, C.A., Jay, O., Guo, S., Li, B. and Raubenheimer, D. (2020) Cold and Hungry: Combined Effects of Low Temperature and Resource Scarcity on an Edge-of-Range Temperate Primate, the Golden Snub-Nose Monkey. *Ecography*, **43**, 1672-1682. <https://doi.org/10.1111/ecog.05295>
 - [30] Zhang, P., Watanabe, K. and Eishi, T. (2007) Habitual Hot-Spring Bathing by a Group of Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) in Their Natural Habitat. *American Journal of Primatology*, **69**, 1425-1430. <https://doi.org/10.1002/ajp.20454>
 - [31] Nakayama, Y., Matsuoka, S. and Watanuki, Y. (1999) Feeding Rates and Energy Deficits of Juvenile and Adult Japanese

- Monkeys in a Cool Temperate Area with Snow Coverage: Feeding Rates of Japanese Monkeys. *Ecological Research*, **14**, 291-301. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.1999.143306.x>
- [32] Tsuji, Y., Kazahari, N., Kitahara, M. and Takatsuki, S. (2007) A More Detailed Seasonal Division of the Energy Balance and the Protein Balance of Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) on Kinkazan Island, Northern Japan. *Primates*, **49**, 157-160. <https://doi.org/10.1007/s10329-007-0070-1>
- [33] Muroyama, Y., Kanamori, H. and Kitahara, E. (2006) Seasonal Variation and Sex Differences in the Nutritional Status in Two Local Populations of Wild Japanese Macaques. *Primates*, **47**, 355-364. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0184-x>
- [34] Agetsuma, N. (2000) Influence of Temperature on Energy Intake and Food Selection by Macaques. *International Journal of Primatology*, **21**, 103-111. <https://doi.org/10.1023/a:1005427730535>
- [35] Grueter, C.C., Li, D., Ren, B., Wei, F., Xiang, Z. and van Schaik, C.P. (2009) Fallback Foods of Temperate-Living Primates: A Case Study on Snub-Nosed Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **140**, 700-715. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21024>
- [36] Liu, X., Stanford, C.B., Yang, J., Yao, H. and Li, Y. (2013) Foods Eaten by the Sichuan Snub-Nosed Monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia National Nature Reserve, China, in Relation to Nutritional Chemistry: *R. roxellana* Diet and Nutritional Chemistry. *American Journal of Primatology*, **75**, 860-871. <https://doi.org/10.1002/ajp.22149>
- [37] Lynch, V.J., Bedoya-Reina, O.C., Ratan, A., Sulak, M., Drautz-Moses, D.I., Perry, G.H., *et al.* (2015) Elephantid Genomes Reveal the Molecular Bases of Woolly Mammoth Adaptations to the Arctic. *Cell Reports*, **12**, 217-228. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.06.027>
- [38] Liu, S., Lorenzen, E.D., Fumagalli, M., Li, B., Harris, K., Xiong, Z., *et al.* (2014) Population Genomics Reveal Recent Speciation and Rapid Evolutionary Adaptation in Polar Bears. *Cell*, **157**, 785-794. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.03.054>
- [39] Lin, Z., Chen, L., Chen, X., Zhong, Y., Yang, Y., Xia, W., *et al.* (2019) Biological Adaptations in the Arctic Cervid, the Reindeer (*Rangifer tarandus*). *Science*, **364**, eaav6312. <https://doi.org/10.1126/science.aav6312>
- [40] Bai, L., Liu, B., Ji, C., Zhao, S., Liu, S., Wang, R., *et al.* (2019) Hypoxic and Cold Adaptation Insights from the Himalayan Marmot Genome. *iScience*, **11**, 519-530. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2018.11.034>