

研究生创新教育系列丛书

哺乳动物生态能量学

王政昆 朱万龙 编著



科学出版社

哺乳动物生态能量学

王政昆 朱万龙 编著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书内容主要包括绪论,能量代谢的基本特征,哺乳动物体温调节的一般特征,低代谢动物的体温,哺乳动物产热和体温调节机制,生长、繁殖、发育和年龄与体温调节,哺乳动物的休眠,鸟类和哺乳动物恒温性的进化,温度驯化,动物对季节性环境变化的生理反应,野生小型哺乳动物能量学和产热调节特征,哺乳动物对不同食物资源的生态和行为适应,小型哺乳动物妊娠和哺乳:基础代谢率和能量利用,繁殖特征的自然选择和个体变异,光周期控制啮齿动物繁殖和免疫功能的季节性变化:一种多因子途径,以及激素-行为相互作用等。

本书主要面向科研机构、高等学校、企事业单位及行政部门等从事科研等工作的生态学人才。

图书在版编目(CIP)数据

哺乳动物生态能量学/王政昆,朱万龙编著. —北京:科学出版社, 2016.9

ISBN 978-7-03-049893-9

I. ①哺… II. ①王… ②朱… III. ①哺乳动物纲-动物生态学-研究 ②哺乳动物纲-能量代谢-研究 IV. ①Q959.8

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第218089号

责任编辑:夏 梁 朱 瑾 / 责任校对:张怡君

责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016年9月第 一 版 开本:720×1000 B5

2017年1月第二次印刷 印张:17 1/4

字数:327 000

定价:108.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

动物生理生态学从 20 世纪 40 年代开始,至今已走过了 70 多年的历程,并逐渐走向成熟。从发展历程看,进化生物学的思想、理论和进展,一直是生理生态学发展的重要基础。尤其是以动物的生理机能适应性、适应机制、适应对策为主要研究对象,如动物的体型、能量代谢与进化;动物的消化生理与进化;生态免疫与生活史进化及动物的冬眠和进化等。

生态能量学是研究生命系统与环境系统之间能量关系及其能量运动规律的学科,是生物能量学与生态学相互渗透而形成的一门交叉学科,是生态学中的一个分支学科。哺乳动物能量生态学则是研究哺乳动物与环境之间能量交换与能量流动的学科。研究哺乳动物的能量消耗是目前生理学和生态学的一个重要领域,并且该领域的研究对深入阐明和理解哺乳动物进化对策具有重要的意义。小型哺乳动物能量代谢是研究表型及其可塑性变化对生存适应影响和自然选择最适合的领域。动物生存必须获取和同化能量,将其同化的能量按需要分配到维持、生长和繁殖,通过个体的生理过程与种群生态模式紧密地联系起来,关键是有机体获取的能量如何在各种不同生理代谢过程间进行能量分配或权衡,最终影响到动物的能量代谢和稳态维持。

本书共有十六章,包括第一章绪论,第二章能量代谢的基本特征,第三章哺乳动物体温调节的一般特征,第四章低代谢动物的体温,第五章哺乳动物产热和体温调节机制,第六章生长、繁殖、发育和年龄与体温调节,第七章哺乳动物的休眠,第八章鸟类和哺乳动物恒温性的进化,第九章温度驯化,第十章动物对季节性环境变化的生理反应,第十一章野生小型哺乳动物能量学和产热调节特征,第十二章哺乳动物对不同食物资源的生态和行为适应,第十三章小型哺乳动物妊娠和哺乳:基础代谢率和能量利用,第十四章繁殖特征的自然选择和个体变异,第十五章光周期控制啮齿动物繁殖和免疫功能的季节性变化:一种多因子途径,第十六章激素-行为相互作用。本书将从不同的组织层次、动物的不同生活史来对动物的生态能量学进行阐述。

由于动物生态学涉及内容非常广泛,作者所看到的各种文献和写作水平均有限,不当之处,希望读者批评指正。

本专著受国家国际科技合作项目(2014DF31040)、科技部“十二五”支撑项目(2014BAI01B00)和云南省高校西南山地生态系统动植物生态适应进化及保护重点实验室资助。

王政昆

2016 年 4 月 12 日

目 录

第一章 绪论	1
一、研究简史	2
二、体温调节和能量代谢研究现状	4
三、研究实验啮齿动物的目的	6
四、体温调节的一般特征	6
1. 术语	6
2. 热平衡	7
3. 控制理论: 调定点 (set-point) 概念	9
五、啮齿动物是否适合人类体温调节模式?	11
参考文献	12
第二章 能量代谢的基本特征	14
一、代谢率的分类	16
1. 基础产热	16
2. 吸收后产热	16
3. 颤抖性产热	17
4. 非颤抖性产热	18
5. 食物诱导产热	19
6. 实际做功产热	19
二、代谢率的测定方法	19
1. 基础代谢率和标准代谢率	19
2. 代谢范围 (metabolic scope)	20
3. 代谢率的直接测定: 直接能量测定法	21
4. 代谢率的间接能量测定: 食物摄取排泄法	22
5. 间接测定代谢率	22
6. 呼吸商	25
7. 能量储存	28
三、基础代谢	28
四、冬眠期的代谢率	34
五、最大 (峰值) 代谢率	34
六、代谢热中性区	39

七、影响代谢率的物理因素	42
1. 热传导（整体）	42
2. 组织热传导	43
3. 皮被隔热性	43
参考文献	44
第三章 哺乳动物体温调节的一般特征	46
一、动物的体温	46
1. 平均体温	46
2. 核温	47
二、环境温度对动物核温的影响	49
三、脑的热稳态	50
四、温度耐受性	52
1. 热耐受性上限	52
2. 热耐受性下限	55
五、体温的昼夜节律	56
1. 调制点（set-point）与 CTR	58
2. 睡眠过程中核温调节	58
六、心理胁迫对体温的影响	59
参考文献	60
第四章 低代谢动物的体温	62
一、热情性——身体大小对体温调节和稳定性的影响	63
二、外热源动物的体温选择特征——行为反应	66
三、自然条件下外热源动物的体温	68
四、体温调节的生态学意义——代价与利益	69
五、体温与生理功能	71
六、内热源动物	72
七、动物的体温范围	73
八、内温性昆虫	73
九、昆虫的预热机制	74
十、飞行时的体温调节	75
十一、蜜蜂婚飞群（honeybee swarm）的产热调节	76
十二、内温性昆虫的生态适应特征	76
十三、内热源的鱼类	77
十四、内温性爬行动物	78

参考文献	79
第五章 哺乳动物产热和体温调节机制	81
一、外周血管的活动状况	81
1. 尾部 PVMT 的反射调节	81
2. 四肢和耳郭的 PVMT	84
3. 冷诱导血管扩张	84
二、代谢(调节)产热	85
1. 颤抖性产热	85
2. 非颤抖性产热	87
三、基础代谢率与甲状腺素的动态变化	90
四、食物诱导产热	92
五、蒸发失热	93
1. 被动失水	94
2. 主动失水	94
参考文献	95
第六章 生长、繁殖、发育和年龄与体温调节	97
一、早成兽和晚成兽的发育特征	97
二、早成兽和晚成兽在隔离条件下的热生理特征	98
三、生长发育的最佳环境温度	100
四、早成兽和晚成兽的能量代谢	101
五、温度胁迫对繁殖功能的影响	104
1. 雄性	105
2. 雌性	106
3. 妊娠和哺乳期的产热调节	106
4. 温度胁迫对胚胎发育的影响	108
六、从出生到断奶的产热调节特征	108
1. 行为产热调节	109
2. 生理产热调节	110
3. 新生幼体高体温	112
七、年龄与产热调节	112
1. 年龄对中枢神经系统的影响	113
2. 基础产热	113
3. 调节性产热	114
参考文献	115

第七章 哺乳动物的休眠	117
一、环境温度对哺乳动物季节性休眠的影响	118
二、身体大小	120
三、休眠持续的时间	122
四、休眠期内的能量消耗	122
参考文献	124
第八章 鸟类和哺乳动物恒温性的进化	125
一、鸟类和哺乳类内温性进化的生理学基础	127
1. 鸟类和哺乳类的热传导	127
2. 温度调定点 (temperature set point) 和静止代谢率	127
3. 爬行动物、鸟类和哺乳类的活动代谢	128
4. 鸟类和哺乳动物的氧运输系统	129
5. 器官和组织的内温特征	130
6. 内温动物细胞生理学	131
二、哺乳动物、鸟类及其祖先内温性的化石记录	134
1. 内温性的化石记录	134
2. 哺乳动物和似哺乳动物内温性进化	135
3. 鸟类和恐龙的代谢特征	137
三、研究现状与趋势	139
参考文献	141
第九章 温度驯化	144
一、术语	144
二、冷驯化	144
1. 代谢适应	145
2. 隔热与血管舒缩的适应	153
三、热驯化	155
1. 代谢适应	155
2. 唾液腺的适应性变化	157
3. 热驯化时中枢神经系统的适应性变化	158
参考文献	159
第十章 动物对季节性环境变化的生理反应	162
一、光周期与繁殖特征	163
二、多种环境因子参与了繁殖对策的调节	164
三、神经内分泌调节	165

四、季节性代谢调节	167
五、代谢和繁殖特征的个体差异	168
参考文献	170
第十一章 野生小型哺乳动物能量学和产热调节特征	173
一、方法	174
二、能量利用	175
1. 食物的获取	176
2. 食物的消化和处理	176
三、能量分配	178
1. 维持	178
2. 活动	183
3. 生产	184
四、个体和种群的能量流动模型	188
参考文献	189
第十二章 哺乳动物对不同食物资源的生态和行为适应	192
一、对不同食物资源的生理适应	192
二、种群对不同食物资源的适应	195
三、对不同食物资源适应的行为机制	197
1. 家区的大小	197
2. 繁殖定时模式	199
3. 双亲抚育	199
4. 社群行为	200
参考文献	202
第十三章 小型哺乳动物妊娠和哺乳：基础代谢率和能量利用	203
一、定义	203
二、基础代谢率和哺乳动物的繁殖	204
1. 基础代谢率	204
2. 哺乳动物在繁殖期的能量利用	209
三、哺乳动物繁殖期的能量分配	213
1. 体温和产热调节	214
2. 活动	215
四、低水平 BMR 种类的繁殖特征	215
五、繁殖期的能量限制	216
参考文献	217

第十四章 繁殖特征的自然选择和个体变异	221
一、进化、自然选择和变异	221
1. 个体变异的识别	221
2. 适合度和适合度模型	222
3. 双亲抚育的性别差异	224
4. 变异的因素	225
二、环境信号	225
三、褪黑激素调节动物季节性繁殖及其适应	226
1. 光周期影响的褪黑激素合成及其变化	227
2. 褪黑激素的内分泌功能	228
四、在研究繁殖生理学中的进化理论	232
1. 对外激素的反应	233
2. 光照周期	233
3. 食物因素	235
4. 多种信号整合	236
五、种群生物学	237
参考文献	237
第十五章 光周期控制啮齿动物繁殖和免疫功能的季节性变化：一种多因子途径	241
一、胁迫与免疫功能的关系	242
二、光照周期对免疫功能的影响	244
三、社会因素对免疫功能的影响	244
四、免疫机能的能量代价	245
参考文献	246
第十六章 激素-行为相互作用	248
一、生活史阶段中的关键阶段	249
1. 下丘脑-垂体-肾上腺轴	250
2. 繁殖行为的抑制	251
3. 促进糖原异生作用 (promotion of gluconeogenesis)	253
4. 免疫系统的调节	253
5. 觅食行为	254
6. 逃避行为	254
7. 促进夜间休息 (promotion of nocturnal restfulness)	255
8. 促进动物恢复到正常的生活史阶段	255

二、生活史阶段变化：临界水平和时间过程	256
1. 鸟类种群的野外研究	256
2. 时间过程	256
3. 解释模型	257
三、肾上腺激素变化	257
1. 种群水平	257
2. 个体水平	258
参考文献	258

第一章 绪 论

能量生态学或生态能量学是研究生命系统与环境系统之间能量关系及其能量运动规律的学科,是生物能量学与生态学相互渗透而形成的一门交叉学科,是生态学中的一个分支学科。哺乳动物能量生态学则是研究哺乳动物与环境之间能量交换与能量流动的学科。

研究哺乳动物的能量消耗是目前生理学和生态学的一个重要领域。并且该领域的研究对深入阐明和理解哺乳动物进化对策具有重要的意义。最早哺乳动物能量学主要从物理学的角度来研究动物能量代谢特征,即有机体在生活状态下,是否符合物理学所提出的能量学规律。集中阐明“动物热能”的物理学基础,以及动物产热和散热过程是否符合一般的物理学规律及其本身的特征;由于不同研究者的研究重点和所采用的方法不同,因此出现了不同的研究方向和途径。第一条研究途径是生物物理学途径。该研究途径最初仅利用典型的物理学方法研究动物能量代谢和消耗途径、机制。然而近年来已逐渐与内分泌生理学和神经生物学相互联合和渗透,并结合系统学的研究成果,从细胞、蛋白质、核酸等水平上进一步对动物的体温调节和能量消耗机制进行深入的研究。例如,关于产热蛋白或非偶联蛋白(uncoupling protein, UCP)、瘦素蛋白(leptin)、 β -肾上腺能受体等及其基因表达对动物能量代谢和调节的影响。

第二条途径是比较能量学途径。该途径的主要研究方法是结合生态学、进化论和遗传学的研究成果,来阐明哺乳动物能量利用对策和进化途径。在生态学中,许多近年来新提出的理论都涉及动物对资源(包括能量)利用和分配对策的进化。同时结合测定体温调节、运动状态和繁殖特征等各种手段的不断改进和完善,使这一研究途径日益受到更多学者的重视。现在由于采用了同位素技术——双标记法,人们能在野外条件下准确测定动物的能量消耗。

在哺乳动物能量学研究中,产热和体温调节占有重要的地位。体温调节(temperature regulation)或产热调节(thermoregulation)是指动物在某一特定的环境温度条件下对体温调节与控制的过程,即动物利用身体内的自主调节功能和行为机制来调节和控制身体与外界环境之间的热交换。从能量学的角度来看,产热调节属于维持能量消耗的部分。在动物界中,只有鸟类和哺乳类在长期的进化过程中,形成了较完善的自主和行为机制,使它们在环境温度剧烈变化的条件下,在极为狭窄的温度范围内,维持体内核温的稳态。当然在一定的条件下,爬行类、两栖类和鱼类也能采用行为机制来调节它们的体温。无脊椎动物都属于温度顺应

者 (temperature conformer), 它们的体温通常与周围环境温度大体相同。许多研究表明, 在一些原始的生物类群中, 就已表现出某种程度的向温性 (thermotropism) (趋向或背离热源), 而且许多温度顺应者也表现出明显的行为体温调节反应。因此可以认为在限制有机体生境选择的诸多生态因子中, 环境温度是极为重要的限制因子。毫无疑问, 动物体温调节的发育和演化, 在其进化过程中起着极为重要的作用。

一、研究简史

哺乳动物能量学来源于关于产热和体温调节的研究。哺乳动物的体温调节系统可能是人类最早发现的自主稳态过程 (involuntary homeostatic process) 之一。史前时期, 人类就可以通过感觉皮肤温度来识别某些疾病, 而且认识到身体大量散失热量会导致死亡。之后, 古希腊的哲学家臆测在热量与有机体活性之间存在着某种必然的联系; 他们认为左心室是人体天生的热源, 呼吸不仅是生命过程所必需的, 也是冷却身体所必需的过程。

直到 18 世纪末期前, 许多用于解释动物产热和体温调节现象的观察结果都具有浓厚的宗教色彩。19 世纪末, 现代体温调节理论开始形成。Lavoisier 和 Laplace (1780) 率先采用极为简陋的冰浴和卡路里计 (calorimeter) 精确地测定了豚鼠和大白鼠的热散失情况, 证明了动物呼吸作用与体外燃烧过程相似。Crawford (1779) 首先发现低温可以刺激哺乳动物产热增加, 并且在研究方法上做了一定的改进。

Lavoisier 和 Crawford 的研究工作奠定了动物产热理论的基础, 即动物的产热来自氧化作用, 并且伴随着二氧化碳的产生, 其本质与自然界中物质燃烧过程相同。不过, 他们认为动物产热部位是动物进行气体交换的肺。后来通过对动脉和静脉血液中氧气和二氧化碳浓度的比较研究结果提出了动物产热是全身性的整体反应的观点。

19 世纪早期, 许多英国和法国学者对燃烧和代谢的本质进行了大量的研究, 这些工作为后来对动物能量学研究奠定了坚实的基础。1838 年, Strasbourg 和 Rameaux 在巴黎皇家科学院的一次学术会上提出了动物产热能力与体重具有显著相关关系的理论 (Sarrus and Rameaux, 1839): ①动物的产热量与耗氧量呈比例; ②在动物体温保持稳定的条件下, 动物的产热与散热相等; ③动物的散热量与暴露在空气中的体表面积呈比例; ④耗氧量与体重之间呈 $2/3$ 的指数关系。几乎与此同时, 德国生物学家 Carl Bergmann (1847) 也提出了与此类似的观点, 同时他还发现小型哺乳动物具有进入休眠的趋势, 并且通过增加活动能力来增加产热是小型哺乳动物维持体温稳定的重要途径; 提出了动物的身体大小随纬度变化而变化的 Bergmann 规律。首先采用了“恒温动物” (homoiotherm) 和“变温动物”

(poikilotherm) 来描述动物体温状况及其变化趋势, 同时他也是第一位采用牛顿冷却定律来定量描述分析动物有机体与环境之间热交换的学者。因此 Bergmann 是第一位将能量学概念引入生态学和进化论中的生物学家, 从而成为动物生理生态学 and 动物生态能量学的创始人之一。

此后, 许多学者, 包括 Bergmann 和 Leuckart (1852)、Rubner (1883) 及 Richet (1885) 等, 都相继证实了动物代谢的“体表面积规律”(surface law)。Bergmann 和 Leuckart (1852) 详细地分析了 Regnault 和 Reister (1847) 对家养动物代谢率研究的数据, 首先注意到小型内温动物(endotherm) 具有较高的体重特殊代谢率(mass-specific rate) 的观点。Max Rubner 首次证明体表面积对内温动物产热调节影响的重要性。他发现体重从 3kg 到 31kg 狗的产热能力基本相同, 均为 $1000\text{kcal}/(\text{m}^2\cdot\text{天})$ ^①。单位体表面积的代谢率保持恒定表明动物的产热决定于动物的散热。Richet 进一步证明, 如果以单位体表面积的代谢率来表示兔的产热能力, 那么不论体重大小, 其单位体表面积的代谢率相同, 但是如果用体重来表示动物的代谢率, 那么体重越大, 单位体重的代谢率越小。

1867 年, 应用于临床的温度计的发明, 极大地促进了人们对发热(fever)、体温调节和能量代谢的研究。认识到发热现象, 对深入研究体温调节机制起到了巨大的推动作用。在 19 世纪末, 研究学者就认识到发热并非是疾病的原因, 而是疾病的一种症状, 是机体主动调节核温升高的结果。

到 20 世纪初, 从 Rubner 等学者采用卡路里计进行了开创性研究后, 人们对许多动物的体温调节机制和对能量代谢的影响进行了大量的研究。30 年代就已出版了一些关于实验动物体温调节方面的专著。20 世纪前 50 年内, 在体温调节研究领域内, 最引人注目的成就是提出了体温调节中枢位于中枢神经系统(CNS) 内, 认为下丘脑前部/后部是控制体温调节的关键部位。到四五十年代, 世界各国出于军事上的需要, 其研究重点集中在人体或其他动物在极端环境温度条件下的体温调节的研究。与此同时, 人们对爬行动物和其他一些低等脊椎动物热稳态过程的研究也取得了巨大的成就。

关于哺乳动物热中性区特征和对寒冷的适应特性方面的研究, Irving 和 Scholander 的工作尤为引人注目(Scholander et al., 1950)。此后, Hart 等学者对野生和家养条件下的啮齿类进行了大量的研究(Hart, 1950)。到 20 世纪 60 年代, 人们掌握了在清醒动物脑干内, 移植埋入热电极(thermode) 技术, 首先在下丘脑记录到对温度敏感的神经元, 同时发现给 CNS 注射某些神经递质也能影响动物的体温。从而, 人们对动物和人类的体温调节的认识提高到一个新的水平。正如 Bligh 和 Johnson 在 1973 年指出的那样, 关于体温和产热调节方面的研究已成为一门独立的分支学科——热生理学(thermal physiology); 有关术语已被国际生理

① 千卡(kcal) 为非法定计量单位, 1 千卡=4.184 千焦。

学会 (International Union of Physiological Sciences) 进一步充实并精确化 (IUPS, 1987)。

二、体温调节和能量代谢研究现状

目前,关于动物体温和产热研究中,似乎存在一些自相矛盾的地方。一方面,正像前面提到的那样,产热和体温调节研究在现代生理学和生态能量学中占有极为重要的地位。整个生命科学中许多分支学科和其他相关学科都与产热和体温调节有关。但是,目前世界上主要从事该领域研究的学者只有 300 余人。

导致人们对该学科研究兴趣不高的原因可能是多种多样的,其中一个主要原因是内温动物的体温调节系统效率非常高。因此,对于该领域的研究不是一个需要独立资助的领域。换句话说,在人类和其他哺乳动物中,从出生到死亡,每天都能维持 24h 的热稳态,并且这一热稳态很少出现异常。在人类,先天性的体温调节缺陷 (congenital defect in thermoregulation) 极为罕见,即便是在各种不利的环境温度条件下 (如裸体暴露于高、低温环境中,大剂量药物作用,严重的外伤等),体温调节系统也很少骤然失效,或是出现危及生命的危险。相反,其他一些调节系统,如心血管系统、肾脏、肝脏、胃肠道和免疫系统等,一旦出现机能障碍就可导致人体出现严重的疾病,甚至死亡。所以,一般对这些系统所产生的疾病进行治疗时,都必须考虑如何防止药物对心脏、肾脏、肝脏及 CNS 或其他一些系统所造成的功能紊乱。然而,即便是在人接近死亡极限时,体温调节系统也很少出现功能障碍。所以,这也是直到目前为止,关于该领域的研究还未成为生物医学和其他一些相关学科的主要研究对象的原因。

但是,关于产热和体温调节的研究,无论是对生态能量学、生理学还是对生物医学来说都是极为重要的。

(1) 产热和体温调节系统具有非常高的效率,是生物体内各种生物调节系统中最有效的调节系统之一。该系统能利用其他器官系统的功能来精确地调节体温和产热状态,这些系统包括呼吸系统和消化系统 (如啮齿动物唾液腺) 的蒸发散热,心血管系统对皮肤温度的调节,骨骼肌的颤抖性产热 (shivering thermogenesis, ST), 以及行为对温度变化的反应。褐色脂肪组织 (brown adipose tissue, BAT) 是啮齿动物体内专一的产热器官。所以,如果人们深入全面理解了体温调节系统这一多器官系统正常功能状态的整合,那么,对深入理解这些器官系统各自的功能状态的自主调节机制具有重要的意义。

当然,与机体其他系统的生理功能一样,产热及体温调节系统的功能也并非完美无缺的。在生命的早期和最后阶段,该系统的功能状态对机体某些机能障碍非常敏感。在新生儿和老年人中,很可能出现一些与体温调节功能密切相关的

疾病,如低体温症(hypothermia)和体温过高(hyperthermia)。治疗某些疾病所使用的药物、有毒化学药品、环境胁迫(stress)因子,以及某些环境和生物因子等,都可能在正常的环境温度范围内,影响到机体的体温调节能力,进而增强机体对某些生理机能障碍的敏感性。

(2)与其他一些自主调节系统的功能输出一样,体温调节系统几乎可以影响到机体所有的生理机能。在长期的生物进化过程中,哺乳动物已形成了一些重要的生化特征,表现在体内各种与代谢过程密切相关的酶,在 37°C 时最稳定,其活性也最高。任何偏离这一正常范围的体温变化,都会导致酶活性发生显著变化,进而影响到某一特定的生理功能。这已在比大型哺乳动物具有更有效的体温调节系统的啮齿动物中得到强有力的证据。

(3)体温调节过程是唯一依赖于较高级中枢神经系统内调制点(standpoint)状态的稳态过程,其神经中枢部位可以探测体温的变化,并诱导产生相关的反应。其中皮肤温度感受器起着极为重要的作用,它对环境温度的变化极为敏感,并具有连续感受温度变化的能力。不过,在对环境温度缺乏明显反应时,如在睡眠过程中和/或处于某种形式的麻醉状态下,体温调节仍然可正常进行,即在体温调节过程中,反应的输入和输出与其他自主调节系统(如血压和电解质平衡调节系统)不同,输入和输出对后者是必不可少的。

人类体温调节的敏感性可以通过测定人体在某一特定条件下的能量利用率来确定。虽然体温调节的自主输出信号可以在相当广泛的环境温度范围内调节体温恒定,但是为了使机体保持在舒适的环境温度条件下($22\sim 26^{\circ}\text{C}$,或 $72\sim 79^{\circ}\text{F}$),必须花费巨大的能量来调节环境温度。所以,机体的体温调节同样是一个需要花费大量能量的过程。

在啮齿动物体温调节过程中,行为调节起着重要的作用。在动物的行为反应受到抑制时,体温的行为调节反应也出现严重损伤,在完全麻醉状态下,甚至完全消失。虽然在许多研究体温调节反应的文献报道中,都包括了一些普通行为,但却忽视了动物行为输出方面的内容。

(4)发热(fever)过程涉及体内许多特殊的免疫和产热调节系统的功能状态。关于发热过程和机制的研究一直是体温调节研究中一个极为重要的领域。在发热过程中,体温升高的功能现在仍然还不清楚。阐明发热的机制和功能是热生理学的一个主要研究方向。

(5)关于体温调节系统的功能输出(如核温的升高与降低)已成为外科学和治疗学研究的一个重要的领域。例如,低体温症有利于降低机体的代谢耗氧量,这对各种心脏和脑常规外科手术的顺利进行是必不可少的。目前,在治疗某些疾病的过程中,强制性提高或降低体温已被证明是行之有效的治疗手段,这些疾病包括中枢神经系统紊乱导致的癌症和外伤。此外,某些药物的作用和化学物质的毒性,随体温变化而发生显著变化。由于啮齿动物在各种不同的环境温度条件或

有外伤的情况下，体温将出现迅速变化。因此，在研究啮齿动物的体温调节时，应充分注意药物和外伤对体温的影响。

(6) 研究哺乳动物的能量消耗是目前生理学和生态学的一个重要领域。并且该领域的研究对深入阐明和理解哺乳动物进化对策具有重要的意义。最早哺乳动物能量学主要从物理学的角度来研究动物能量代谢特征，即有机体在生活状态下，是否符合物理学所提出的能量学规律。

三、研究实验啮齿动物的目的

动物产热和体温调节研究主要可以从两个方面进行：①基本产热和体温调节机制研究，包括神经生理学、比较生理学和生理生态学。研究内容不仅包括体温调节机制，而且包括比较不同物种间的差异，以及这些差异与它们生存适应之间的关系。②多学科的综合研究。由于产热和体温调节系统的功能活性可能影响其他系统的功能状态，而这些系统的功能变化及对有机体的影响已成为学者极为关注的领域。其中存在这样的问题，即哪些物种适合进行体温调节的研究或进行与体温调节相关的分析。这个问题涉及许多因素，如物种产热调节的本质特征、营养状况、心血管、神经、免疫系统的功能和其他一些特征，并且与研究的目的有关。著名比较生理学家 Ladd Prosser 曾经指出：“在采用比较途径对各不同门类有机体进行研究时，比较生理学与其他生理学分支学科明显的不同点就在于比较生理学强调动物在不同环境条件下长期进化的历史”。换句话说，在对某种啮齿动物或其他有机体进行研究时，应该注意到它们各自具有自己的进化特征。认识到这一点，对深入理解动物生理系统的功能机制具有重要的意义。本书将尽力以生态能量学和比较生理学的观点来阐述各种实验啮齿动物与野生动物的产热及体温调节特征及其与生态适应之间的关系。

20 世纪 80 年代以来，有关实验动物产热、体温调节和能量利用方面的研究文献报道大量涌现。而有关非啮齿动物研究中，猫、狗、兔和非人灵长类呈下降趋势。其主要原因可能与研究费用急剧增加、许多研究不得不采用价格更便宜的啮齿动物来进行研究有关。另外，反对活体解剖组织 (anti-vivisection) 不断施加压力，使一些研究不得不放弃使用猫、狗、兔和非人灵长类作为研究对象，而选用啮齿动物作为研究对象。

四、体温调节的一般特征

1. 术语

体温调节大体可分为两大类，分别涉及高代谢动物和低代谢动物。高代谢动