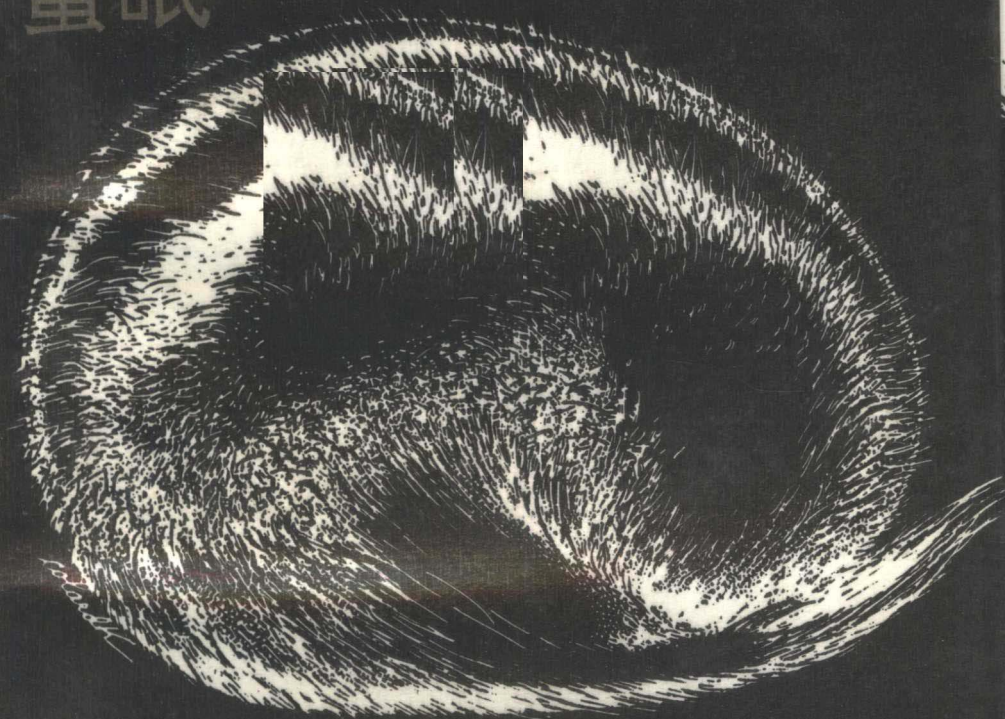


哺乳动物和 鸟类的冬眠与 蛰眠



[美] C. P. Lyman

[美] J. S. Willis

[法] A. Malan

[加] L. C. H. Wang

袁益鹏 主译

哺乳动物和鸟类的冬眠与蛰眠

〔美〕 C.P. Lyman 〔美〕 J.S. Willis

〔法〕 A. Malan 〔加〕 L.C.H. Wang

蔡益鹏 主译

参加翻译者（以姓氏笔划为序）

孙久荣 刘 嫻 张元珏 郑健标
周曾铨 赵明蓓 金宗濂 贺慕严
黄祚强 程 雁 蔡益鹏

北 京 大 学 出 版 社

新登字(京)159号

Hibernation and Torpor in Mammals and Birds

CHARLES P. LYMAN

JOHN S. WILLIS

ANDRÉ MALAN

LAWRENCE C. H. WANG

1982 ACADEMIC PRESS

哺乳动物和鸟类的冬眠与蛰眠

〔美〕C.P. Lyman 等著

蔡益鹏 主译

责任编辑：李宝屏

*

北京大学出版社出版发行

(北京大学校内)

北京大学印刷厂印刷

各地新华书店经售

*

650×1168毫米 32开本 11.75印张 300千字

1992年3月第一版 1992年3月第一次印刷

印数：0001—1000册

ISBN 7-301-01869-X/Q·54

定价：17.95元

w1

译 序

近20多年，在生理学、生物化学新成就的推动下，冬眠生理这个“冷门”学科领域得到了长足的进展。冬眠研究的实践意义越来越明朗了。哺乳动物冬眠为深低温保存提供了天然的模式，未来的临床医学必将求教于冬眠研究，星际宇航医学工程对冬眠研究也寄予极大的期望。国际冬眠科学研究的队伍迅速扩大，活动日益频繁，决非偶然。但是冬眠现象毕竟是自然界经历千万年的多源进化的产物，目前虽然使用了现代生理、生化的一切手段，看来对它的复杂机理取得全面正确的认识，还不是一代人能够完成的。

1982年出版的由 Lyman 为首的四人合著的这本书是集近代冬眠科研成果之大成的第一本专著。这是一本动物对特殊环境适应的生态生理学，一本纯理论的综述。它系统地阐述了冬眠研究主要领域所取得的成就。作为当代冬眠研究的权威学者，Lyman 对许多研究的实验设计、结论的得出与推广都提出了卓越的、有时甚至是严峻的评审意见，对本学科的发展具有重要的指导意义。参加写作的另外三人：Willis, Malan 和 Wang 都是冬眠研究的名家。

尽管冬眠研究距离造福人类，还有较长的行程，但是几十年来从形态学、生态学、细胞学、生理学和生物化学等各个角度对冬眠研究的点滴成就，都为它今天达到的水平提供了阶梯；今后，在揭开冬眠之谜的进程中仍然需要许多暂时看不出现实意义的基础工作为它铺路。人们必须从长远的观点去看待这一切，给予应有的重视与支持。

中国冬眠研究的先驱学者赵以炳教授早在40年前就对刺猬冬

眠开展了比较系统地研究，但是由于历史的原因，这项国内唯一的冬眠研究没能得到应有的支持，30年的道路历尽坎坷，曾濒临绝境。70年代末，十年动乱初告平定，赵先生就致力恢复冬眠研究。他以卓识远见和科学家的毅力为冬眠研究奋呼，迎来了冬眠研究在中国的复苏。1981年，为了培养青年的一代，他鼓励年轻教师开设冬眠生理学课程，希望中国的冬眠研究能迎头赶上。科学出版社和人民教育出版社都曾约请他写一本冬眠生理学专著，但是赵先生的健康情况已使他心有余而力不足了。1984年北大冬眠科研组集体地、系统地学习了这本书，同时组织了翻译工作。

Lyman 教授是赵先生的老朋友。Willis 和 Wang 近年都与北大冬眠科研组有密切的联系。1985年我参加了在美国加州落叶湖畔 (Fallen leaf lake) 召开的题为“Living in the Cold”的国际冬眠学会第七届学术研讨会，向 Lyman 教授征求了翻译此书的意见，他十分高兴地希望这本书的中译本早日问世。

愿这本书在中国冬眠科学研究的发展中起到积极的推动作用。愿这本书成为国际冬眠学者与中国冬眠学者间学术交流的新的桥梁。

谨以此译本献给赵以炳教授。

蔡益鹗

H. Craig Heller对本书的评论

这本简明易懂的书是对冬眠研究的一个极好的概述。它的内容全面，足以使初学者进入境界；它的广博又足以为在这一领域的工作者提供有用的综述；它极富有鼓动性，对后来的人提出许多令人振奋的值得研究的课题。

本书的头两章是 Lyman 写的导言，介绍了冬眠的生态学 and 进化。第一章讨论了什么是内温动物 (endotherms, 即指恒温动物)，它们为什么及它们是怎样进化的。还讨论了为什么冬眠可能是内温动物在能源受到限制，难以补偿能量消耗的条件下作为适应而进化的。第二章纵现了各种冬眠动物。冬眠现象广泛分布在鸟类和哺乳类的各科，看来在进化上是多源的。因此，可以预期冬眠的生理、生化机制存在种间多样性。对外温动物 (ectotherms, 即指变温动物) 的季节性休眠及其与内温动物可能具有同源的冬眠机制，Lyman 在本书中都未予以讨论。

第三、四、五和第七章都是 Lyman 写的，第六章是 Willis 写的。这几章是对冬眠的系统生理学特性研究的杰出评述。作者把重点放在心血管控制和体温调节两方面，令人信服地证明冬眠不是正常内环境自稳态机制的失效或放弃，而是对动物生理控制系统运转范围的一种适应性扩大。这些章节综合了新、老文献，作者指出了许多有待回答的问题，例如：有关冬眠的周期性觉醒；冬眠的诱发机制；冬眠动物对外界刺激的反应性；蛰眠期的昼夜节律，产热的控制和觉醒期的热分配等。在这些章中忽略了有关蛰眠期中昼夜节律的重要文献，对年节律也没有讨论。但总观这些章节，对冬眠生理学的主要著作还是提供了卓越的鸟瞰。

第八、九两章是 Willis 写的，囊括了有关冬眠的细胞学和生

物化学适应性变化的大量文献。从中可以看出,在这个主题下还没有一致而不受挑战的结论。也许除了一些广泛的概括外,还谈不上细胞水平、生化水平的规律。因为不同种的动物对低温下的生理机能问题可能采取了非常不同的解决办法。实验观察到的差异性,可能是由于在离体条件下对综合的冬眠生理学的各成分进行分离时技术上的困难所造成的。很难说明结果中的哪些差别是培养和分析造成的,哪些是真正进化上的不同。Willis 评述这些离体实验结果时指出“人们必须树立框架,在框架结构的基础上,离体观察的结果才能得到关联。同时,希望这个树立起来的框架不会在后来只是一个悬空的脚手架”。本章未讨论褐色脂肪代谢的控制,这个题目近年有很大的发展。

在第十、十一章中 Lyman 介绍了有关细胞周期和年龄以及冬眠动物的组织对疾病、寄生虫、辐射和恶性肿瘤的抵抗力的一些文献,这是一些饶有兴趣而又比较外围的少见的综述。

在第十二章, Wang 对有关冬眠的内分泌机制作了广泛的综述。下丘脑-垂体轴与冬眠生理学关系十分密切,应该详细研究。生殖周期与冬眠周期看来是紧密关联的,但值得注意的是,只有很少的研究工作致力于生殖内分泌与冬眠的关系。

在第十三章, Malan 对冬眠的呼吸与酸碱平衡这一难题作了令人惊叹的、清晰的处理。除了对文献的综述, Malan 明确地、令人信服地叙述了他的学说。他认为自我诱导的酸中毒在冬眠期间的细胞代谢中起重要作用,对体温调节系统的重新调定起直接作用。

在结论一章中, Lyman 对冬眠的近代理论作了挑战性的、批判的讨论,这些学说对冬眠的进化和机制作了各种综合性解释的尝试。令人感兴趣的、并引起论战的冬眠触发物研究受到了严格的审议。

这本书是对冬眠研究杰出的、进展性的报告,是放在我们面前的备忘录。它使人确信,在冬眠机制的结论性著作问世之前,

至少在下一个世代的研究者中，才会有人能比得上 Lyman 在广阔领域内所作的贡献。

原载 *Science* 第220卷，第599—600页，1983。

蔡益鹏译

前 言

自从 Raphael Dubois 无与伦比的《Physiologie Comparee dala Marmotte》一书 (1896) 问世以来, 以哺乳类冬眠为主题的小书只出版了很少几本。其中最近的是 C.Kayser 所著的《The Physiology of Natural Hibernation》(1961) 和 P.Raths 所著的对外行读者有魅力的《Tiere im Winterschlaf》(1975)。此外, 已经发表了 5 次国际冬眠研讨会的论文集, 其中最近的一本是由 L.C.H.Wang 和 J.W.Hudson 主编的《Strategies in Cold, Natural Torpidity and Thermogenesis》(1978)。虽然这些论文集对严格划定的某些主题是非常珍贵的知识来源, 但是它们对鸟类和哺乳类蛰眠和冬眠的现象却不能给人以全面的认识。应该说 Kayser 的书是这样做了的并且是最近的一本, 但它出版已 21 年。因此, 我们希望这本书能填补这个空缺。

研究工作已经越来越清楚地阐明, 哺乳类的冬眠, 可能鸟类冬眠也如此, 是处于精细的生理控制之下的。本书讨论的主题就是这种控制及其各个细节。在讨论过程中我们作了评论, 指出了我们认为在实验设计和结论上哪些不够扎实, 哪些是强有力的。我们打算以同等的深度涉及整个领域。事实上, 我们已经有意识地删去了某些文章的参考文献, 因为那些文献在我们看来对整个认识没有增添什么新东西。少数有普遍性的概念我们处理得非常简单。例如年周期 (circannian cycles) 只是顺带地被提到, 因为已经证明冬眠的起始和终止的现象上是如此多变, 以致关于控制的机制还得出有充分论据的结论。本书没有一章在细胞水平上论述冷和冬眠对膜机能的影响, 因为作者之一对这个主题的评述文章即将出版 [J.S.Wills et al., in 《Effects of Low Tem-

perature on Biological Membranes》(G.J.Morris and A.Clarke, eds.), Academic Press, New York(in press)]。

我们已经试图避免陷入在冬眠文献中流行的两个陷阱。首先, 尽管冬眠现象在哺乳类中至少有6个科出现, 但大多数的研究成果却来自很少几个科, 事实上这项研究得出的结论只适用于用作实验的动物的某个种。为此, 这个种经过了鉴别, 只有在积累的证据表明此现象适合于大多数冬眠动物时, 这些结论才能推广。其次, 关于整个冬眠季节(season)和在冬眠季节中出现的冬眠阵(bouts)常发生混淆。就所知而言, 在旷野的冬眠出现于某特定时期或季节, 一年中可以长达九个月。在此季节中冬眠并非连续不断的, 因为动物不时地有自发地觉醒。显然, 觉醒期、常温期和重新入眠期在生理上与深眠期是不相同的, 但是许多研究对此并没有加以考虑。我们对那些设想冬眠在整个季节中连续不断的报导持怀疑态度。

阅读本书时, 有丰富经验的实验家们必会小心对待各种不同的研究方法。尽管已经使用了一切研究手段, 但至今对于控制冬眠启动的生理因素所知甚少, 人们迄今不能不引发或迫使动物进入自然的冬眠状态。因此, 研究者在开始实验前对动物反复无常的怪现象只有等待。同样, “阻止”动物冬眠的实验也必须十分谨慎, 这不是因为因素繁琐, 而是由于可以阻止冬眠的因素非常多, 难于把主要的和次要的加以区分。能够促进冬眠发生的手段不多, 但它们较有启示, 因为它们能够给主要因素或引发冬眠状态的因素提供一些线索。

在本书编写期间, 我经常求助于Regina C.O.Brien, 她从不拒绝。对她所作的每一件事我深表感谢。

Charles P.Lyman

蔡益鹏译

目 录

第一章 为什么要冬眠·····	(1)
第二章 哪些是冬眠动物·····	(14)
鸟类·····	(15)
哺乳类·····	(19)
第三章 入眠过程·····	(46)
第四章 深冬眠状态·····	(65)
第五章 觉醒的敏感性·····	(92)
第六章 周期性觉醒的秘密·····	(109)
应急的觉醒·····	(110)
深冬眠——但不是不可中断的·····	(115)
第七章 觉醒机制·····	(124)
第八章 冬眠的中间代谢·····	(146)
中间代谢的暂时性变化·····	(146)
冬眠阵中代谢的瞬时关系·····	(154)
第九章 冬眠动物的代谢存在着冷适应吗·····	(166)
哺乳动物组织在低温下对 ATP 的使用管理·····	(167)
温度对代谢率的作用·····	(178)
第十章 冬眠：一些内在因素·····	(206)
第十一章 冬眠：对外界挑战的反应·····	(232)
第十二章 冬眠与内分泌·····	(245)
引言·····	(245)
冬眠时下丘脑-垂体的相互作用·····	(247)
脑单胺类物质在控制内分泌机能和体温调节中的 作用·····	(250)

垂体·····	(253)
甲状腺·····	(254)
甲状腺滤泡旁(C)细胞和甲状旁腺·····	(258)
内分泌腺·····	(259)
松果体·····	(261)
性腺·····	(263)
肾上腺·····	(265)
展望·····	(268)
第十三章 冬眠中的呼吸与酸碱状态·····	(284)
深冬眠的研究·····	(285)
转换的暂时状态: 入眠与觉醒·····	(317)
呼吸的环境条件与冬眠·····	(321)
讨论: 呼吸与冬眠生理·····	(323)
第十四章 冬眠的新学说·····	(340)
译后记·····	(363)

第一章 为什么要冬眠

早在许多年代以前，某些哺乳动物和鸟的冬眠现象已经引起生物学家的兴趣。人们不能不从动物在冬眠周期中发生的变化得到深刻印象。在前一天还是活泼、机敏的一个动物，现在摸上去冰凉，濒死的样子，或仅能有点慢而不协调的运动。冬眠动物受到干扰便开始像预先排练好似的觉醒过程，在很短几小时内重新进入原先的活泼状态。无疑，这只是冬眠的一种模式，但它十分特殊而自成一类，又由于有一个精细的规程而使之赫有光彩。

“冬眠”这个动词通常的用意是在麻痹或昏睡的状态下越冬。广义的冬眠研究范围可能包括爬行类、两栖类、鱼类、无脊椎动物甚至许多植物。但发生在哺乳类和鸟类冬眠上的问题与其他脊椎动物不同，这是因为前者紧密地与温血现象以及体温的控制联系在一起。大多数哺乳动物和鸟在整个成年生活中保持较高的稳定的体温。虽然在特殊情况下，有些哺乳动物和鸟可经受极度降低的体温和代谢速率，其体温可降到零上几度，代谢率也同时降低。另一些哺乳动物和鸟的体温能轻度降低。但是，这两种情况的动物都能靠自己产热复温。

很明显，这些都是特有的生理状态。人们在进入本书的主题之前，有时可能不知不觉地接受一种情况掩盖另一种情况，因之有必要提出某些明确的定义。几年前，当时对哺乳动物中体温调节的多样性还没有详尽地了解，我们建议用“深冬眠”这个词表示动物在体温 5°C 条件下维持几天或几周的一段时期。我们相信这个词比“真冬眠”一词更为恰当，后者意味着冬眠的其他形式都是假的 (Lyman, 1948)。随着冬眠研究的前进，越来越清楚许多哺乳动物经受着一种中间型冬眠，这时 T_b 显著下降，但通常不低。

于 15°C 。蛰眠(torpor)一词过去用来表示的就是这种情况。本书中使用蛰眠这个词，需要理解为包括了很宽的范围。在第二章中所举“蛰眠”的例子，从熊的漫长冬睡，直到一种小鼠类——侏鼠(Baiomys)的短期发冷。

常温(euthermic)和常温动物这个词将用来表示热血或活泼状态，不管动物是睡觉或醒觉。Euthermic的意思是“promoting warmth”（提升热度），在此意义上比“正常温度”(normothermic)更为可取，因为“normothermic”暗示动物处于正常情况，而蛰眠和深冬眠则皆属于不正常状态。“Homeothermia”与“homeothermic”都常用来指恒温的情况，它们含有 T_b 稳定的意思。而蛰眠或深冬眠的动物也可维持一个稳定的、有控制的体温，虽然这时体温比常温状态要低得多；因此，这些词描写的是不完备的。Hypothermia(低体温)一字通常用来指被降低的 T_b ，在正常情况下不出现，并且动物不能在没有外来热源的情况下复温。最后，poikilothermia(变温)将用来表示动物体温状态依从于环境温度。

这些定义都牵涉到体温控制，而这种控制对哺乳类和鸟类维持内环境的稳定则是最为重要的。在从鱼到高等脊椎动物的进化发展中，有一个不平衡的向温血和恒温的发展过程。然而冬眠动物却在这一进化面前逃脱，向他们变温祖先的方向回转。那种认为冬眠是一种返祖遗传状态是得不到公认的，但是为了把它与其他状态相比较，有必要把现存脊椎动物中各纲的体温控制和温血性的现代认识简要的背景作一介绍。

从水生脊椎动物说起。大家知道大多数鱼的体温保持在略高于它们生活的水温，而许多鱼的地理分布受到水温的限制。鱼主要是靠“水冷却”的，血液流经鳃时，血液的温度趋近于周围水温。因此，甚至激烈运动后的鱼，体温也只略有升高或不升高(Lyman, 1968)，与这一普遍规律不同的例外见于金枪鱼、猎犬鲨和巨鲨(mako)。这些快速游泳的鱼类虽然亲缘关系疏远，但它

们强大的游泳肌的血液供应都有相似的逆流保热布局。由于对流截住了肌肉中的热，它们的体温可升到比环境水温高 21°C 。1971年 Carey 等记录了一种兰鳍金枪鱼的腹腔温度，当时鱼所在的水温 T_a 为 5°C 。开始观察时鱼的 T_b 为 21°C ，经过四小时，仅下降 2°C 。

进一步的研究证实，不管它游泳的水温如何，兰鳍金枪鱼实际保持着相当稳定的体温。与此同时，金枪鱼科的 skipjack 和黄鳍金枪鱼只仅仅有维持体温稍高于水温以上几度的趋势 (Carey 和 Lawson, 1973)。依靠另一逆流系统兰鳍金枪鱼的脑和眼也保持高于周围水温的温度。这看起来是真正的体温调节，并且是比较值得注意的，因为鱼类不能像陆生脊椎动物靠提高代谢速率来升高体温。代谢速率愈高，需要的氧愈多，就必须泵出更多的血液流经鳃受到水温的冷却。因此，鱼类必须靠控制血液的热交换器的效率来调节它们的体温。但是这种控制是怎样实现的尚不知道。

金枪鱼可以耐受的水温范围从 30°C 到 5°C ，并且已知在50天内可旅行4200英里。这种活动能力至少有一部分可以归功于不依赖于水温的体温。

当然，生理活动的速度在一定的上限内随温度增高而增加也是对的。Carey 等人 (1971) 指出，温度增高 10°C ，蛙肌的收缩舒张周期速度是原来的三倍。因为收缩力没有减少，所以使能量增加到三倍。黄鳍金枪鱼和蓝色金枪鱼 (wahoo) 都是属于快速的鱼，阵发式的游泳速度可达 70km/h (43mph)。它们的游泳速度与高温的相关性是十分清楚的，但是还必须认识到温度并不是肌肉收缩舒张周期速度涉及的唯一因素。小鼠的这个周期比马的要快许多倍，虽然它们体温实际是相同的。也许会像 Linthicum 与 Carey (1972) 所指出的，体温的稳定性至少与维持 T_b 于一定的水平是同等重要的。

对于多数鱼类、特别海洋鱼类来说，这些“温体的鱼”乃是一些例外 (Carey, 1973)。有许多鱼每年遍游，表现出喜欢某个

范围的水温和体温。这可以认为是一种行为性的温度调节。但是迁移的结果常常使它们得到较好的食物来源，因此体温也不能认为是涉及鱼类活动的唯一因素。

不论是远游的鱼或是停留在一处的鱼，它们都生活在水中，水给它们带来相对稳定的环境。相比较而言，陆生脊椎动物面对的是能迅速变化的环境，而季节性的改变可能更是极端的。例如，最热和最冷气候温度差距可大到 50°C ，曾有报道俄国Lena河西部夏季气温高达 31°C (88°F)，冬季低到零下 71°C (-96°F)。为了应付这种昼夜的和季节的变化，陆生脊椎动物发育了不管环境变化，保持体温于稳定状态的方法。

两栖类在控制内环境方面是比较不成功的，据知它们当中还没有一个找到了维持高水平体温的。它们大部分呼吸作用是通过对气和水都能通透的皮肤。因此，暴露在热环境中就意味着增加失水，最后变干(Pearson 和 Bradford, 1976)。事实上，两栖动物在陆上的蒸发失水可使体温降到低于环境的水平。两栖动物能感觉到它们自己的体温，如果 T_b 过高，它们会寻找比较凉爽的地方或躲到水里去。Manitoba 蟾蜍 *Bufo hemiophrys* 是一个两栖动物甚至在极低的体温条件下也能感觉到温度变化的例子。当冬季接近时，它挖洞钻到松软的土里，进入蛰眠状态。显然它能够觉察到冻寒的接近。随着冬季的进展，钻到更深的地方；而当春天来到时，反过来往浅处移。据推测，这种动物对冷的威胁发生反应时 T_b 也接近 0°C (Tester 和 Brectenridge, 1964)。

与两栖类不同，爬行类能停留在温热的环境中让自己的体温上升，而不冒遭受迅速变干的危险。由于 Colbert 等(1964)开拓性地对鱧鱼的温度耐受性的研究，现在已经更为清楚，爬行类在它们的日周期的活跃部分中，维持着一个择定的或“不精确的”的体温。这个温度维持在很窄的限度内，并且比这种动物夜晚不活跃时期的 T_b 要高些。这种不精确的温度受到行为性方法的调节。例如晒太阳或寻找温暖或凉爽的巢窟。这虽然是一种体温调节形

式,但当动物暴露在冷环境中时,爬行类的体温仍然要下降,并且会进入低体温状态。在环境温度升高以前,它们不能从这种低体温中觉醒。它们在冬季免受致死性冷冻的主要防御,就是在被低体温征服之前选择一个适当的保护地,选择错了的动物就可能付出它们的生命。

已经证明巨蟒(Python)在孵卵时,产生肌肉收缩,收缩产生大量的热,很像哺乳类的战慄(Hutchinson等,1966)。这是走向真正温血的一步。它与哺乳动物和鸟是一样的,因为这种热是内热(endothermic),即动物体内产生出来的。

真正的温血只有到哺乳类和鸟类才出现,是多重因素结合的产物。鸟类和哺乳类的特征之一是它们能使体温与环境温度之间维持一个梯度。当 T_b 低时,必须靠体内的热维持这种梯度。在这方面,同样的 T_b 情况下,大多数哺乳动物的代谢速率比起同样大小的爬行类动物要高出许多。(表1-1)鸟类有甚至比哺乳类更高的代谢率。Bligh(1973)曾提出用快代谢(tachymetabolism)这个词来替换“温血”(warmbloodedness)的明智建议,以强调哺乳类和鸟类与其它脊椎动物比较在代谢水平上存在巨大的差距,同时克服了把烈日下取暖的蜥蜴称为“冷血”动物的困难。

哺乳动物和鸟类的另一特征就是它们的正常体温定在一个很高水平上,并在成年生活期中这个水平很少改变。有人说哺乳动物的体内生活处在热带。这话对鸟类说来也许更正确。单孔类是现存哺乳动物中最原始的, T_b 维持在稍高于 30°C (表1-1),有袋类平均比这高 5°C 左右;真兽类哺乳动物的 T_b 约为 $37-38^{\circ}\text{C}$,有些贫齿类是例外,而鸟类都保持在这条线以上3或 4°C 。由于单孔类的 T_b 低,有袋类和真兽哺乳类的体温逐级升高,因此对原始的哺乳动物维持较低的 T_b 曾有争论。如果情况真是这样就难于解释为什么鸟类的直接祖先也是来自蜥蜴形爬行动物,但却比真兽类哺乳动物有更高的 T_b 。

高体温的起源仍待讨论。前已指出,动物能保持体温低于环