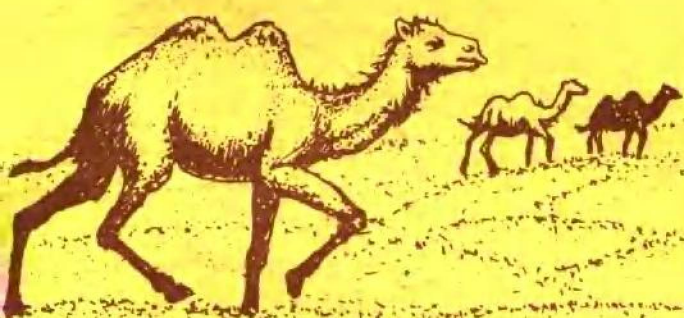


温度与动物生活

[英] R. N. 哈迪 著



3.112

科学出版社

内 容 简 介

本书是英国出版的《生物学研究》丛书之一(No.35), 通俗易懂地介绍了温度与动物(包括人类)生活的关系、动物对热环境和冷环境的适应、产热和散热机制, 以及动物的体温调节、控制系统。最后, 还简明扼要地论述了低温生物学在医学和生物学研究中的应用。

本书可供大专院校师生和有关学科研究人员阅读, 对医务工作者也有一定参考价值。

Richard N. Hardy

TEMPERATURE AND ANIMAL LIFE

Edward Arnold, 1979

温度与动物生活

[英] R. N. 哈迪 著

蔡益鹏 译

责任编辑 朱博平

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984年7月第一版 开本: 787×1092 1/32

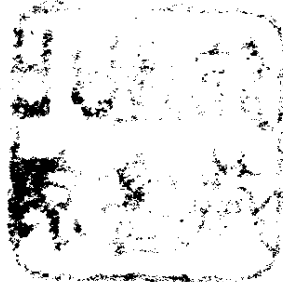
1984年7月第一次印刷 印张: 3 5/8

印数: 0001—5,850 字数: 68,000

统一书号: 13031·2640

本社书号: 3634·13—10

定价: 0.60 元



总 序

在编写单一教科书时,由于缺乏足够的最新资料,以致不再可能包括整个生物学领域。为此,生物研究所主持编辑了这套小丛书,以便教师和学生能够学习与本学科有关的重要进展。本丛书受到的热情欢迎,表明这套书在生物学课题的很多论点上是具有权威性的。

本丛书的特点是注意研究方法,并精选书目,以利读者深入探讨和尽可能为实际工作提出建议。

本研究所主管教育负责人欢迎读者提出批评意见。

生物研究所 伦敦

第 二 版 前 言

从各种简单化学反应的速度到各种动物的生态分布，在这样广谱的生物学过程中，温度都是重要的限制因素。在这本小书中打算论述温度本身强加于动物的生物学特征的各种方式，特别要阐述动物所具有的能调节它们深部体温的特殊有利条件。

在准备第二版时，作者决定不去简单地修改和更新第一版的内容，而是扩充了几乎 50% 的篇幅。新材料包括下丘脑的中枢控制机制和发热生物学的详细研究，还增添了低温生物学一章。虽然重点是放在哺乳动物上，但也包括变温动物方面的材料，以保持本书内容比较平衡。

作者愿意向黑克 (F. Hake) 和多格特 (P. Doggett) 表示谢意。因为他们帮助对原稿做了新的增订工作。

R. N. 哈迪 剑桥

目 录

1	绪论	1
1.1	温度与化学反应的速度	1
1.2	名词	5
1.3	动物与它们的温度环境	6
2	变温动物	7
2.1	水生变温动物	7
2.2	陆生变温动物	11
2.3	恒温的进化	21
3	能量平衡	23
3.1	引言	23
3.2	热量测定	24
3.3	基础代谢率	28
3.4	食物的效价	30
4	产热与散热	32
4.1	引言	32
4.2	产热	33
4.3	散热	36
5	体温调节的控制系统	45
5.1	引言	45
5.2	温度感受器	45
5.3	温度感受器的相互作用	47

5.4	下丘脑	50
5.5	体温调节的模式	56
5.6	“恒温器”中的突触递质	58
5.7	热病(发烧)	60
6	对热环境的适应	66
6.1	引言	66
6.2	骆驼	67
6.3	更格卢鼠 (<i>Dipodomys</i>)	72
6.4	沙漠中的鸟类	73
6.5	沙漠中的人	75
6.6	颈动脉网	78
7	对冷环境的适应	80
7.1	引言	80
7.2	冷环境中的变温动物	80
7.3	不冬眠的恒温动物	83
7.4	适应性低体温	88
8	低温生物学	93
8.1	引言	93
8.2	冷冻组织的一般性问题	94
8.3	低温贮存	96
8.4	冻干(低压冻干法)	100
8.5	低体温在医学上的应用	101
	结论	104
	附录: 有关实习的建议	105
A.1	Q_{10} 与阿伦尼亚斯比数	105
A.2	寒冷对飞虫的影响	107
A.3	温度梯度与对温度的优先选择	107
A.4	人体上的实验	108

1 绪 论

1.1 温度与化学反应的速度

1.1.1 Q_{10} 比数

一切化学反应的速度,细胞的或其它的,都依赖于温度。其间关系可以最简单地用温度系数,即 Q_{10} 的值来表示。 Q_{10} 可以从下列公式导出:

$$Q_{10} = \left(\frac{k_1}{k_2} \right)^{10/(t_1 - t_2)}$$

这里 k_1 与 k_2 是温度为 t_1 与 t_2 时各自的速度常数(与反应速度成正比)。对一个特殊反应来说, Q_{10} 就预示了温度每提高 10°C 反应率的增加。对大多数生物学反应来说, Q_{10} 值在 2 与 3 之间, Q_{10} 为 2.5 表示温度每提高 1°C , 反应率增加 9.6%。

不幸的是,在生物学系统中 Q_{10} 的值本身又随温度而变化,因为大多数代谢过程实际上在温度接近 0°C 时已经停止。接近这种温度时的 Q_{10} 值常常较高;而接近可耐受的温度上限时 Q_{10} 值下降。

1.1.2 阿伦尼亚斯 (Arrhenius) 比数

在温度提高就增强分子运动的简单基础上不能解释 Q_{10} 的比数关系, 因为温度升高 10°C 时, 只会使分子碰撞的频率增加 2%。但是, 对 Q_{10} 比数关系的解释和温度对反应率影响的更为精确的公式, 可以从阿伦尼亚斯方程中求得:

$$k = A e^{-E_a/RT}$$

这里 k = 速度常数;

A = 与分子碰撞频率有关的常数;

E_a = 活化能(见后);

R = 气体常数 $8.30 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ($1.98 \text{ cal mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$)*

T = 绝对温度

这个关系是阿伦尼亚斯首先根据实验推导出来的, 他后来在解释时假定从反应物到产品的过程中有一个“活化的”(高能)复合物。他认为, 在这些情况下, 只有那些结合能超过“活化能”(E_a) 的碰撞分子才能发生反应, 而活化能是形成“活化的”(高能)复合物所必需的能量(图 1-1)。

如果是这样的话, 增加温度的效应就很容易解释了。假定当温度为 T° 时, 在一群碰撞的分子中(能量分布是正态曲线的)(图 1-2), 只有一小部分具有足以引起反应的结合能(斜线阴影区)。如果温度提高到 $(T + x)^{\circ}$, 能量分布曲线右移, 结合能超过 E_a 的分子数增加(点区)。温度增高时结合

*式中的 J 为焦耳; mol——克分子, cal——卡; K——温度常数。

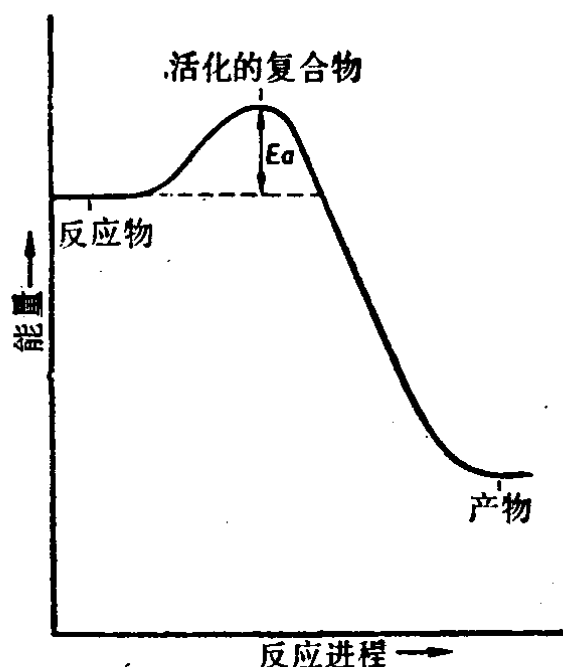


图 1-1 反应过程中假定的能量变化图解。

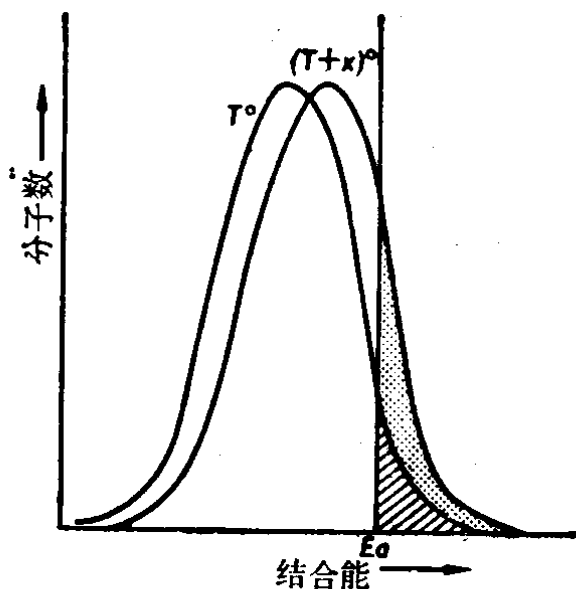


图 1-2 在不同温度下,两群分子中的能量分布。

能超过 E_a 的分子数是按指数方式上升的,因此,正如原先阿伦尼亚斯方程证明的,反应速度的提高与温度也呈指数关系。

阿伦尼亚斯方程还可写成对数形式:

$$\left. \begin{aligned} \log k &= \frac{-E_a}{RT} + C_1 \\ \log_{10} k &= \frac{-E_a}{2.303R} \cdot \frac{1}{T} + C_2 \end{aligned} \right\} C_1, C_2 \text{ 皆为常数。}$$

因此, $\log k$ 与 $\frac{1}{T}$ 呈直线关系, 从这条直线的梯度可以求出 E_a (斜率 = $\frac{-E_a}{2.303R}$)。

活化能 (E_a) 以焦耳或卡为计算单位, 有时叫做“热增量”、“温度特征”或叫阿伦尼亚斯常数, 在此情况下通常以 μ 表示。这个值可以表示限速酶在一个复杂的反应程序中的性质。

1.1.3 酶催化的反应

依赖酶参与的反应和其它一切反应一样, 如上所述, 也是取决于温度的。但是, 在有酶的情况下就需要考虑另一个与温度有关的因素, 即温度的失活作用。酶对温度的失活作用是非常敏感的; 温度愈高, 酶也愈快地受到破坏而失去其催化的性质。对一个酶促反应来说, 最适温度就是受到催化的化学反应量最大的温度。虽然增加温度可使反应率增加, 但它也使酶的寿命缩短。由此可见, 最适温度必须表示出它与反应可利用时间的关系。因此, 持续几秒的反应, 其最适温度可能很高, 因为酶的热失活作用对此并不重要。相反, 延时较长的反应, 最适温度必定相当低, 因为酶的完整性必须保持一段较长的时间。

一般而言,哺乳类和鸟类代谢过程中包含的酶,其最适温度范围为 30—40℃,在这范围内酶的性质比较稳定。爬行类、鱼类、两栖类和许多无脊椎动物体内的酶,其最适温度就更接近于那些动物通常所需的温度。

使酶的特性适应于动物的内环境温度,这种适应很可能是长期进化过程的结果。可是,在适应过程中短期内也可能形成某些显著的代谢变化。

1.2 名 词

通常把动物界分为“温血”动物和“冷血”动物两类。然而,单纯因为鸟类和哺乳类的体表在正常情况下摸上去感到温热,而主观地把它们划分出来,显然是不能令人满意的。在本书中要用到恒温(homoiothermic: 希腊字 homoios = “相同的”)和变温(poikilos = “不同的”)这两个术语。恒温类(鸟和兽)演化出复杂的、在代谢上代价很高的方法,来维持体核温度于狭窄的限度之内。变温类(无脊椎动物、鱼、两栖和爬行动物)没有这些机制,因此它们的体温通常接近于环境温度。恒温动物有时又称为内温动物(endotherms),因为它们把较高的代谢产热与低的热传导结合在一起,说明它们主要依靠自己的氧化活动来维持体温。反之,变温动物产热率低,热传导较高,所以对决定它们的体温来说,代谢的热比来自环境的热意义较小,因此它们又称为外温动物(ectotherms)。

1.3 动物与它们的温度环境

动物与环境之间的能量交换是非常复杂的。在最简单的情况下,它包括着一方面是食物中化学能的利用,另一方面是动物与环境的热交换。这种交换取决于传导、对流、辐射和蒸发等物理过程。

图 1-3 定性地说明一个恒温动物在中等的温暖环境里热能交换的方向。然而,重要的是要记住,一般而言,对变温动物来说,极其相似的这些因素却是占优势的。这将在下章中讨论。

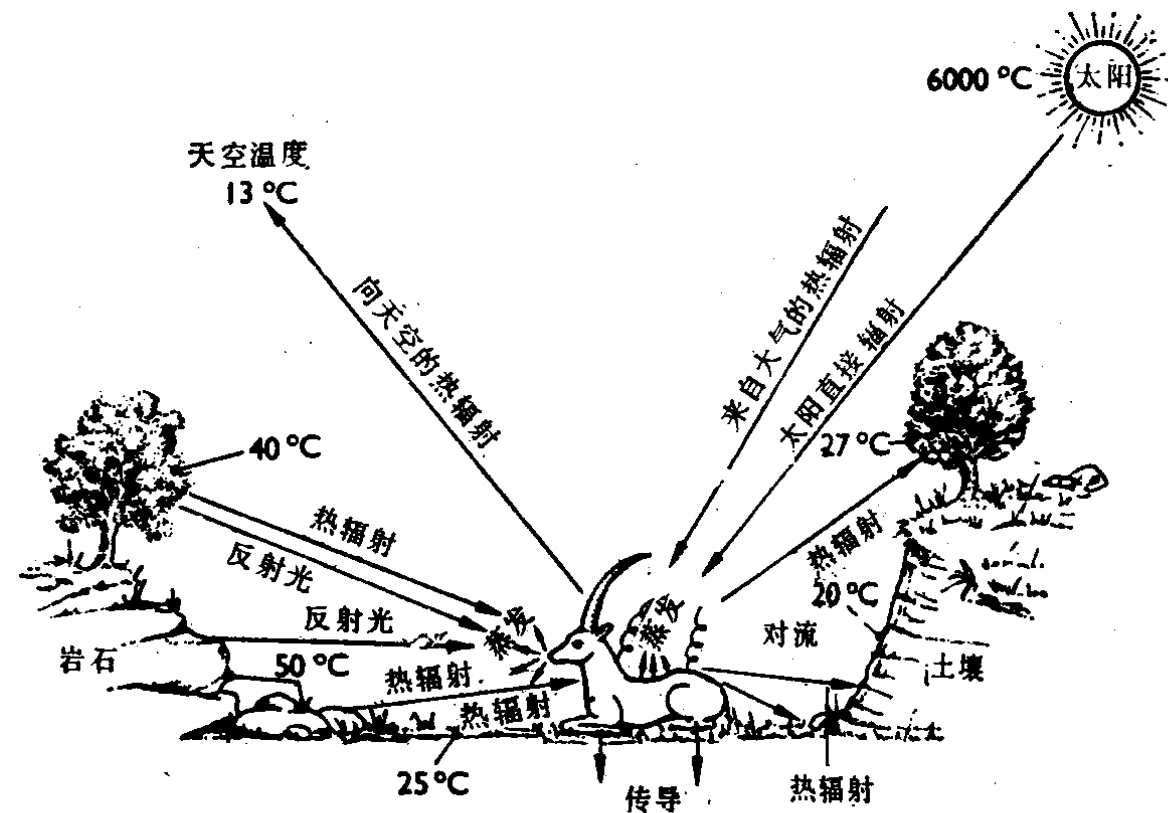


图 1-3 恒温动物与普通的温暖环境之间各种能量交换的定性示意。体核温度 39 °C; 皮肤表面平均温度 32 °C; 背部毛 45 °C; 气温 30 °C; 无风。

2 变温动物

变温动物总是屈从于它们的环境,因为不论何时,这些动物的活动,实际上直至它们能否继续生存下去,都要受到当时占优势的温度的支配。但是,变温动物能通过许多方式去利用环境的热性质,有利地改变自己的体温。本章的主要内容就是讨论这些机制。

2.1 水生变温动物

水中的环境从许多方面简化了变温动物的生活方式。大量的水提供了特别稳定的环境温度:除了表层的水面以外,昼夜的温度波动完全可以不加考虑,季节性的温度变化过程很慢。除了火山活动的加热作用,天然水体的温度很少会热到 35—40 °C 以上。从问题的另一端看,水生动物体液中的晶体浓度,使组织的冰点通常低于周围水的冰点。因此,如果动物停留在冰面以下的未结冰的水里,就不会被冻结(参阅 7 章)。

所以,水生变温动物很少会遇到使组织直接受到损害的极端温度。它们的问题基本上是一个生态学问题,随着季节性的温度变化,它们的生境必须符合生活周期的需要。

2.1.1 水生无脊椎动物

无脊椎动物可能由于结构和生化都比较简单，它们比变温的脊椎动物能耐受更为极端的温度。据报道，双翅目中有一种小蚊虫(摇蚊)的幼虫能生活在 50℃ 的热温泉中；另有一个极端例子：在亚北极地区越冬的昆虫，能长期存活在零下的温度环境里(参阅 7 章)。

当然，并不是所有无脊椎动物都能在上面引述的极端温度下生存，大多数个体实际上只能忍受与它们生活的最适温度相差不大的温度变化。致死的低温一般远远不到组织的冰点，而致死的高温比可能发生蛋白质变性的温度要低得多。

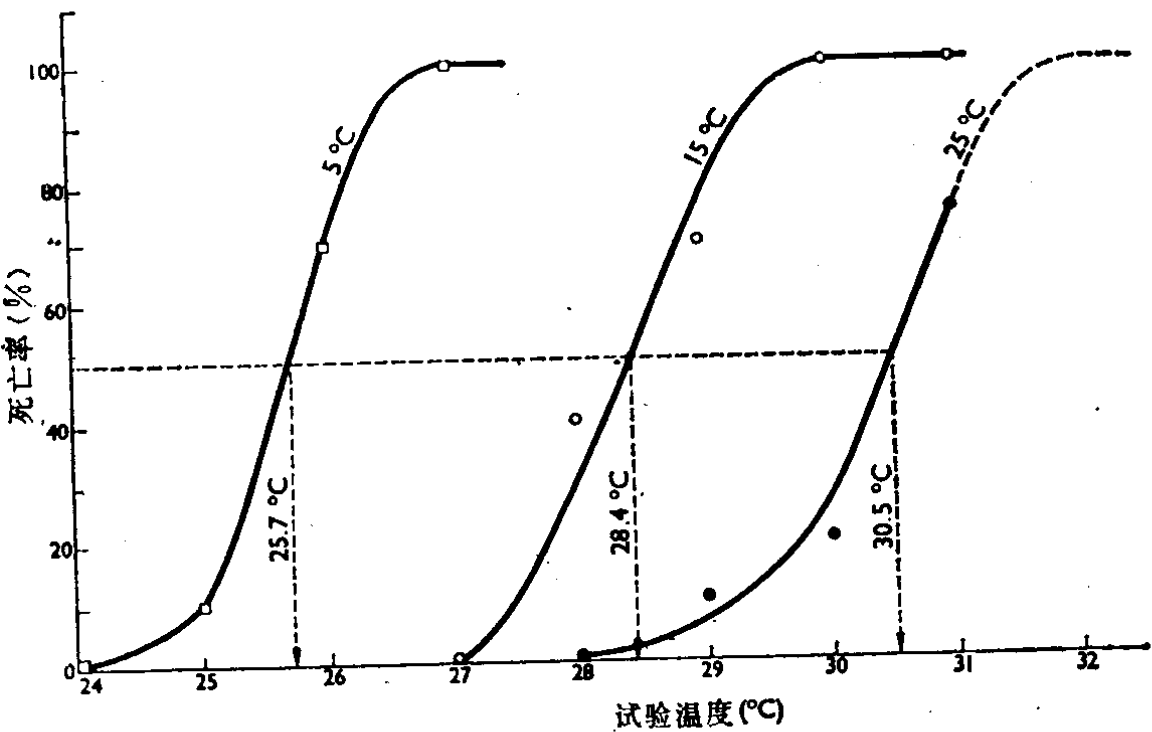


图 2-1 经过预先在水温 5、15 和 25℃适应后的三组龙虾,在不同试验温度下的死亡率。

研究动物对温度耐受范围的实验(确定个体能存活 的温度范围)包括把动物养在不同温度的容器里,并测定它们的存活时间。

从这类实验中得出了两个有趣的问题。第一,相近的动物对温度耐受力的差别,是从它们生活在不同温度的自然环境里发展出来的。因此,从格陵兰采集来的多毛目蠕虫(螯龙介),如果水温超过 6—7℃ 就会死亡;而生活在波斯湾的这类个体,正常的生活环境却是 24℃。第二,个体对温度的耐受范围可以在级差很小的逐级温浴中经过一个适应时期,向任一方向扩大。图 2-1 就是这种实验的结果。把三群龙虾分别养在 5、15 和 25℃ 的实验容器里适应,然后用于试验,观察它们对逐渐增高的水温的耐受力。图中表示的是使 50% 动物致死的温度。可以看出,在 25℃ 的环境中适应的一组,有一半个体能耐受 30℃ 的温度,而在 5℃ 环境中适应的一组个体,当温度上升到 27℃ 时,就全都死亡了。

有人证明,细胞水平的适应涉及与动物代谢有关的许多因素的变化。这些因素可能包括:对冷适应的个体耗氧量增加;在离体(即切下来的组织)实验中,看到某些特殊的化学反应速度的改变;甚至还有纯化了的酶的特性变化。总之,一个个体的适应时间,包括短时间内完成的某些基本细胞过程的变化,与动物的整个生命周期相比是比较短的。生活在不同栖息地的近亲物种,个体之间温度耐受力的明显差异,虽然可能部分地包括各自在适应过程中获得的一些变化,但同样反映了更深刻的遗传差异。这些差异是经过许多世代由于自然

选择压力不同而发展出来的。

2.1.2 水生脊椎动物——鱼类

鱼类的体温紧随水温而变化,但体温从来不低于水温,因为它没有蒸发散热机制。另一方面,鱼的体温通常也不可能长时间地超过水温,因为鱼鳃中的血液循环在呼吸的气体交换中非常有效,肯定能为血液和周围的水之间的热平衡,提供效率很高的手段。

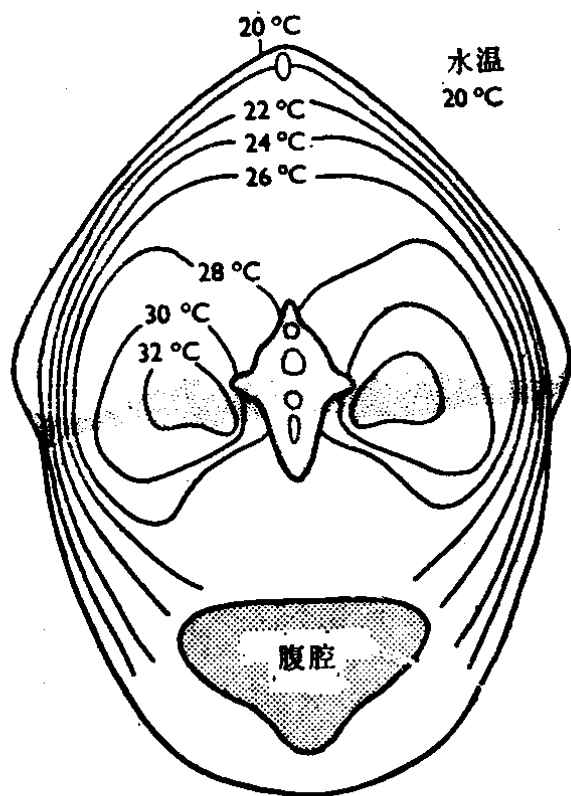


图 2-2 刚捕获的70公斤重的大眼金枪鱼 (*Thunnus obesus*)
横断面上的温度梯度。水温 20°C; 各等温线之间相差 2°C。

一般来说,鱼的体温不超过水温,但一个显著的例外见于某些大而游泳快速的鱼类,如金枪鱼。图 2-2 表示,在捕获不久的,刚刚经过剧烈游泳的金枪鱼上测出的鱼体的温度分布。

在轴向游泳肌区域内的温度可比水温高 12°C ，这是肌肉活动时大量产热和血管中的逆流热交换(参阅 4 章)使鱼体向环境散热减少两种因素相互结合而产生的结果。

水生无脊椎动物和鱼类都有严格的温度耐受范围和特有的致死温度，但在一定限度内，通过实验性适应，或经过物种长期适应于不同温度范围的栖息地，情况可以有所改变。在本书后面的章节中将详细讨论这些机制的一个方面：北极硬骨鱼类的超冷现象(7 章)。

2.2 陆生变温动物

陆地上的环境对变温动物提出了严重的挑战。北极地区年度气温变化幅度为 $20-60^{\circ}\text{C}$ ，沙漠地区昼夜温差为 $10-45^{\circ}\text{C}$ 。在最后一环境中，无荫蔽区域的地面温度可超过 80°C 。空气的比热低，辐射能容易通过。动物可很快地从太阳吸收辐射能，另一方面，能量也可同样迅速地丧失在空间中。因此，这种情况大大增加了温度的危险性。

陆生变温动物的体温，一般虽与环境密切相关，但不象水生动物那样能比较容易地保持体温与环境温度的微小差别。这里牵涉到两个因素，首先是空气的导热比较差，其次是蒸发性失水对身体的冷却作用。

2.2.1 陆生无脊椎动物

无脊椎动物已经适应和进入了几乎最极端的温度环境。