

生 理 钟

科 学 出 版 社

生 理 钟

E. 比宁 著

祝宗岭 韩碧文 译

E. Bünning
THE PHYSIOLOGICAL CLOCK
Springer-Verlag, 2nd ed., 1964

内 容 简 介

本书系根据原书第二版的英译本(1964)译出,其内容系介绍植物和动物对环境的时间规程、昼夜循环、季节变化、潮汐影响、月亮盈虚等的反应进行了分析。著者在实验室条件下准确地控制了温度和光照措施,对各种内部和外界因素进行了定量研究。因而认识了生物体内存在“生理钟”的测时过程;明确植物的开花、动物的发育等等生理现象。这个理论的进一步的发展,当在农学、医疗、渔业等方面都具有重要的意义。

生 理 钟

〔西德〕E. 比宁 著

祝宗岭 韩碧文 译

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街117号

北京市书刊出版业营业许可出字第061号

上海市印刷五厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经销

*

1965年9月第一版

开本:850×1168 1/32

1965年9月第一次印刷

印张:6 9/16

印数:0001—2,000

字数:163,000

统一书号:13031·2165

本社书号:3297·13—10

定价:[科七] 1.10元

序 言

本书是德文第二版(1963)的英译本*。为了包括后来发表的重要工作,在有些地方作了修改。

本书目的不是全面审查此课题的实验事实,而是着重于有各种各样命名的一些现象的生理亲缘关系,并且由此指出生理钟如何广泛地影响单细胞生物、高等植物、动物和人类的“行为”内极其不同的现象。此外,还尝试对时钟的机制作出在目前情况下尽可能深入的分析。

译文的初稿是 Lars Lörcher 博士执笔的[现在华盛顿市,斯密松尼安(Smithsonian)研究所辐射和生物组]。全部原稿随后由 Frank Salisbury 教授(科罗拉多,科林斯堡,科罗拉多州大学,植物学系)彻底校订和修改。最后,我又对此文做了依我看来是必要的订正和补充,以追上新近的发展。Derek McCulloch 先生(现任提宾根大学英语讲师)随后校对了此稿件。我应当对所有参加翻译工作的先生们致谢。

就是在此英文版中,我也不应忽略对所有的共同工作者以及国内和国外的同道们为他们的鼓励和批评致以诚恳的谢意。

Erwin Bünning

1963 年 10 月

* 英译本是在 1964 年出版的——译者。

目 录

序言·····	iii
第一章 緒論·····	1
参考文献·····	5
第二章 内生昼夜振荡是許多生理测时过程的原理·····	7
(一)生理钟依靠振荡工作·····	7
(二)历史发展·····	13
(三)周期长度·····	16
(四)遺傳性·····	19
参考文献·····	25
第三章 周期性消失及外界因素的誘发作用·····	29
(一)必需有一个冲动·····	29
(二)周期性的消失·····	30
(三)誘发刺激的性质·····	35
(四)有关光和暗的誘发作用的特殊問題·····	36
(五)低温的誘发作用·····	38
(六)在早期发育阶段缺乏节奏·····	38
参考文献·····	41
第四章 細胞控制和中樞控制·····	43
(一)在单細胞生物、組織和器官中的独立振荡·····	43
(二)节肢动物中的控制器官·····	45
(三)脊椎动物中的控制器官·····	48
参考文献·····	56
第五章 温度效应·····	59
(一)温度和周期长度·····	59

(二)在周期不同部位进行时的温度效应	64
(三)由温度循环调准时钟	68
(四)振荡的最适温度	70
(五)低温的影响	70
参考文献	76
第六章 光效应	79
(一)連續光照的效应	79
(二)由光-暗循环调准时钟	81
(三)在稳恒条件下保持不正常周期的诱导情况	95
参考文献	97
第七章 鉴定与分析振荡性质的尝试	100
(一)諸振荡与松弛振荡	100
(二)对低温的反应	101
(三)諸进程与不对称进程	103
(四)从消失与再诱导等现象所得到的結論	104
(五)同步器对松弛振荡的效应	107
(六)瞬变现象	108
(七)結論	111
参考文献	111
第八章 化学因素的影响	113
(一)酶活性中的节奏	113
(二)关于化学效应的早期报导	115
(三)有效和无效的化学因素	115
参考文献	119
第九章 細胞质、細胞核和质体在时钟机制中的作用	121
(一)定位的間接征象	121
(二)质体	122
(三)細胞核	124
(四)細胞质	128

(五)所根据的物理-化学原理問題.....	128
参考文献	129
第十章 利用时钟适应环境的昼夜循环	131
(一)与环境中的物理节奏的同步作用	131
(二)与环境中的生物节奏的同步作用	132
(三)昆虫的时间-感觉的特殊問題.....	133
(四)靠“头部时钟”按預定的時間行动.....	136
(五)同步因素	137
参考文献	138
第十一章 利用时钟寻找方向	140
(一)基本現象	140
(二)某些物种的特点	144
参考文献	147
第十二章 利用时钟适应潮汐和太阴周	149
(一)内生潮汐节奏	149
(二)太阴节奏	152
参考文献	157
第十三章 控制对外界因素反应中的昼夜变化	158
(一)概况	158
(二)对光的敏感性	158
(三)对温度的敏感性	159
(四)对其他因素的敏感性	160
参考文献	161
第十四章 利用时钟测量日照长度	162
(一)日照长度测量的概述	162
(二)日照长度测量的准确性和可靠性	166
(三)测时过程的性质	169
(四)利用的色素系統	177
(五)辨别逐增的和递减的日照长度	179

(六)日照长度测量的回顾	182
参考文献	182
第十五章 病理现象	186
(一)在环境的非昼夜节奏影响下的干扰	186
(二)使节奏分离所引起的干扰	187
(三)拍击:加强现象	190
(四)由于缺乏同步刺激的损害	191
参考文献	193
索引	195

人为什么在某一时刻内的欢乐点的比重比苦恼点的比重小？人为什么成其与其他动物所没有的节奏？

卵子为什么要在受精后才能发育成为完整的个体？

第一章 緒 論
卵子怎样发育成个体？

自然的迷茫给了我无限

乐趣，使我“由我們的地球的有規則自轉（它所有的居民都参加于此自轉）所形成的 24 小时周期，在人类的物质經濟中特别显著……它宛如是我們自然紀年的单位。”

孤独和烦恼，使我生途中 C. W. Hufeland, 《延长生命的艺术》，英譯第二版，倫敦，1797。

到处为充实所充满，而已 究竟是什么？我知道——停周落

生物学从早期阶段起，便曾深入地探討植物和动物对环境中间条件适应本領問題。对环境的时间規程的适应性则分析得不够透彻，虽然我們从生态学的許多观察知道这种适应可以达到如何惊人的地步。这些适应涉及到順从于昼夜循环、季节变化、甚至是潮汐或是与月球盈虛（太阴周）有关的大潮和小潮。这样的取向对植物和动物都是一样重要的。

我們这里只考虑对时间的生理衡量，这种衡量是（在很多情况下肯定的，在其他情况下可能的）靠周期約 24 小时的振蕩，就是靠“内生昼夜节奏”而取得的。这样的节奏現下按 Halberg 的建議称为“近似昼夜”（circadian）节奏。

近年来由于某些原因使对这个課題的兴趣大为增加。这里将提出其中几个。

研究方法上的进展 只有在近年来实验室条件才允許足够准确地測量这些生理的近似昼夜振蕩，或是滿意地定量研究内部和外界因素的影响。恒温 and 准确控制光暗的设备特别重要，因为我們知道在有些情况下少于 1°C 的温度变动便能明显地干扰試驗，或者一个观察的光照，甚至只使用几秒钟，也能够攪乱一个試驗。早期曾忽略这样的可能性。在可用的記錄装置方面所做的改进也很重要。

对内部时钟生物学意义的认识 我們現在知道生物借助于生理钟不仅能够指出一天的時間，它們也利用这个时钟于实际的测时过程。譬如，有些植物和动物当确定某一定过程在一天内的最适時間时并不利用“滴漏原理”。換句話說，一个“只一次”的过程（它在一定小时数以后导致一个使此过程結束的信号）并不是靠日出来誘发的。植物和动物反而很容易“認識”到靠振蕩来測量時間的便利（用生物学术語來說：应用振蕩有明显的選擇便利）。应用振蕩使得可以“提前計劃”，甚至可提前几天。譬如，我們能够訓練蜜蜂使它們在一天的固定時間寻找食物。在准时飼喂它們几天以后，甚至不再有食物时它們也将在这个特定時間去覓食（图1-1）。植物生活里也容易找到类似的情况。我選擇一个特别有意思的例子，因为它与蜜蜂的“時間-感覺”有生态学上的联系。很多种花在清晨开放并且在白天为昆虫提供它們的花蜜或花粉。花蜜本身的分泌以及花粉的形成，都是有昼夜周期性的过程（图10-1）。花的开放和閉合常受到光暗昼夜循环的控制。显然植物具有相当

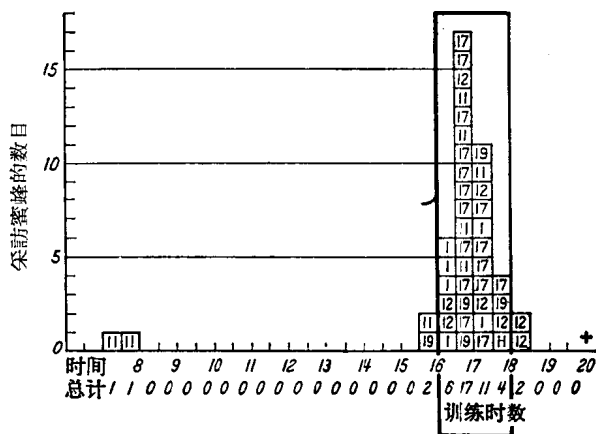


图1-1 蜜蜂的时间-感觉。蜜蜂在16—18时（下午4—6点）之間喂食几天。
横坐标：一天的時間和采訪蜜蜂总数；纵坐标：在訓練時間后一天有个別
标号的覓食蜜蜂数。（按 Belling）

于蜜蜂的“時間-感覺”的某种本領，因為我們常看到花在黎明以前一些時候已經開始開放，好象它們知道太陽即將升起。並且如果我們把花放置在黑暗里，它們仍舊在同一時間開放。在這個情況下我們不能說是“時間-感覺”，雖然初看起來二者似乎沒有生理上的差異。無論如何，植物以及動物都會準確地衡量了時間的進程，至少是在一個晚上的期間內。

光周期反应的研究揭露出測時過程另外一些很有趣的例子。先是在植物中，隨後在動物里發現有些發育過程受日照長度的控制。例如，花原基的形成、芽冬季休眠的開始以及在春季休眠的結束都能被這個因素所調節。在動物中日照長度也能控制生殖的年循環或是休眠期（如昆蟲的滯育期）的開始。這些光周期反应是真正由日照長度引起的，而不是由於光量（當然在一個正常的24小時循環中一定長度的光期以後隨着必有一定長度的暗期。這兩個中哪一個更重要是這裡討論範圍以外的問題）。這些光周期反應常可用一很微弱的人工光照延長自然日照而引起。在延長光期中的重要因素，甚至於不是光量和光強，而是光影響的長短。

動物準確測量時間的重要性也在研究另外一種現象，即利用日規取向的本領時被認識到。已經發現高等和低等動物能夠以高度的準確性補償太陽位置的變化，即，它們能夠補償白天時間的進程。

醫療意義的認識 有關人體內發生同樣的測時過程的觀察，引起了对生理鐘更大的興趣。在迅速轉移到周相有位移的新環境後，有生理干擾表現出來，發生這個現象的部分原因便是由於這些測時過程。這種干擾可以發生在，譬如，自東向西或向相反方向航空旅行之後，或是從日班改到夜班以後。對有害的外界因素、或對藥劑等的反應中的晝夜變化，也是由於晝夜生理測時過程引起的。

航空科學和宇宙醫學表明，試驗人體和試驗動物不能使自己

任意地适应于与普通 24 小时循环偏差太大的外界循环(光-暗变化)。这里还可以提出很多其它医学情况¹⁾。

其他现象 早已知道虽然有钟表的发明，人仍然具有生理测量时间的本领。有些人的这种功能工作得特别好，他们甚至在没有任何外界时间指示器时也能够非常准确地估计出几小时的一段时间。这些人只靠他们的生理测时过程便能在闹钟铃响以前仅 5 分钟或是更少的时间便醒来(图 1-2)。甚至在白天这个“头部时钟”使人按一固定时间表做每一件事(Clauser)。在催眠状态这个头部时钟工作得最准。催眠术家所发出的在经过一特定的时间间隔后，执行某一行动的命令是以惊人的准确程度服从的。

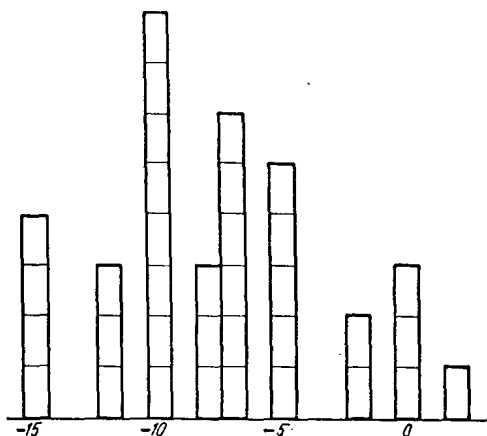


图 1-2 一个试验者的有意睡醒。横坐标: 0=准时睡醒, 其他数值的意思是提前睡醒的分钟数。每一方格表示一日的睡醒情况。(按 Clauser)

我只提出来几个拉杂的例子。本书的意图是表明在植物、动物和人体内使用着有同样生理性质的测时过程。

¹⁾ 有兴趣的读者可参阅 Menzel 的评论和纽约科学院论文集(参阅 Wolf) 以及 Ross 实验室论文集(参阅 Fomon)。

参 考 文 献

(仅在这个第一次目录中写出全名,而大部分涉及評論)

- Aschoff, J.: Exogene und endogene Komponente der 24-Stunden-Periodik bei Tier und Mensch. *Naturwissenschaften* **42**, 569—575 (1955).
- Aschoff, J.: Diurnal rhythms. *Ann. Rev. Physiol.* **25**, 581—600 (1963).
- Beling, I.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **9**, 259—338 (1929).
- Bruce, V. G. and C. S. Pittendrigh: Endogenous rhythms in insects and microorganisms. *Amer. Naturalist* **91**, 179—195 (1957).
- Bünning, E.: Endogenous rhythms in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **7**, 71—90 (1956).
- Bünning, E.: Endogenous diurnal cycles of activity in plants. In: Rudnick (Ed.) *Rhythmic and Synthetic Processes in Growth*, S. 111—126. Princeton 1957.
- Bünning, E.: Tagesperiodische Bewegungen. *Handb. Pflanzenphysiologie* **17**, 1, 579—656 (1958).
- Bünning, E.: Physiological mechanism and biological importance of the endogenous diurnal periodicity in plants and animals. In: Withrow (Ed.) *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*, p. 507—530. Washington 1959.
- Olauser, G.: Die Kopfuhr. Stuttgart 1954.
- Cloudsley-Thovposon, J. L.: *Rhythmic Activity in Animal Physiology and Behaviour*. New York-London 1961.
- Cloudsley-Thovposon, J. L.: *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* Biological clocks **25**, 1960.
- Fomon, S. J.: (Ed.) *Circadian Systems*. Thirty-ninth Ross Conference on Pediatric Research Columbus, Ohio (USA) 1961.
- Halberg, F.: Physiologic 24-hour periodicity, general and procedural considerations with reference to the adrenal cycle. *Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforsch.* **10**, 225—296 (1959).
- Halberg, F., E. Halberg, C. P. Barnum and J. J. Bittner: Physiologic 24-hour periodicity in human beings and mice, the lighting regimen and daily routine. In: Withrow (Ed.) *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*, p. 803—878. Washington 1959.
- Harker, J. E.: Diurnal rhythms in the animal kingdom. *Biol. Rev.* **33**, 1—52 (1958).
- Hastings, J. W.: Unicellular clocks. *Ann. Rev. Microbiol.* **13**, 297—312 (1959).
- Jores, A.: Die 24-Stunden-Periodik in der Biologie. *Tabul. biol. ('s-Grav.)* **14**, 77—109 (1937).
- Kalmus, H.: Periodizität und Autochronie (=Ideochronie) als zeitregelnde

- Eigenschaften der Organismen. *Biol. Gen.* **11**, 93—114 (1935).
- Kleitman, N.: Sleep and Wakefulness. Univ. of Chicago Press 1939.
- Kleitman, N.: Biological rhythms and cycles. *Physiol. Rev.* **29**, 1—30 (1949).
- Menzel, W.: Über den heutigen Stand der Rhythmenlehre in bezug auf die Medizin. *Z. Alternsforsch.* **6**, 20—212 (1952).
- Menschliche Tag-Nacht-Rhythmik und Schichtarbeit. Basel/Stuttgart 1962.
- Pittendrigh, C. S. On temporal organization in living systems. *Harvey Lect. Ser.* **56**, 93—125 (1961).
- Pittendrigh, C. S. and V. G. Bruce: An oscillator model for biological clocks. In: Rudnick (Ed.) Rhythmic and Synthetic Processes in Growth. p. 75—109 Princeton 1957.
- Pittendrigh, C. S. and V. G. Bruce: Daily rhythms as coupled oscillator systems and their relation to thermoperiodism and photoperiodism. In: Withrow (Ed.) Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals. p. 475—505. Washington 1959.
- Renner, M.: Der Zeitsinn der Arthropoden. *Ergebn. Biol.* **20**, 127—153 (1958).
- Sweeney, B.: Biological clocks in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **14**, 411—440 (1963).
- Welsh, J. H.: Diurnal rhythms. *Quart. Rev. Biol.* **13**, 123—139 (1938).
- Wolf, W.: (Chairman): Conference on Rhythmic Functions in the Living System. *New York Acad. Sci.* **98**, 753—1326 (1962).

第二章 内生昼夜振蕩是許多生理 測時過程的原理

“對於這種現象完全沒有必要把含羞草放在陽光或露天底下，當長期把它放在黑暗處時，這種現象表現稍差，含羞草白天還是非常敏感地開放，晚間依旧閉合……不論在任何情況下，含羞草對太陽均非常敏感。”

M. de Mairan, 《關於葉子晝夜運動》，
皇家科學院，巴黎，1729, 35 頁。

(一) 生理鐘依靠振蕩工作

上面提到的生理測時過程的一些例子仍旧可以用滴漏的原始原理解釋：可以想象有一特殊事件（如，日出）誘發了一個遺傳性上預定需要一定長度時間的生理過程。

有循環性質的証據 生理鐘並不是這樣簡單，至少對我們這裡有興趣的例証不是如此。它靠相當於我們現代鐘表的循環過程工作。以下兩個例証可以清楚地表明這點。

蜜蜂是訓練得在一天的一定時間尋找食物，如果它們不得不留在蜂房內幾天（譬如，由於壞天氣），它們仍然“知道”應該在什麼時候尋找食物。它們將於通常的訓練時間回到喂食處所（Wahl）。植物能以同樣方式起反應。如果我們把一朵花放置在黑暗里幾天，它仍然在黃昏閉上花瓣，在清晨予以開放（圖 2-1）。雖然是連續黑暗，它在幾天之內都“知道”在什麼時候等待日出。這便是生理鐘在周期性過程基礎上工作的証據。迄今為止這些振蕩曾稱為“内生晝夜節奏”。近來用“近似晝夜節奏”一名詞，前面已經提到。“生物鐘”或“生理鐘”名詞也常使用。

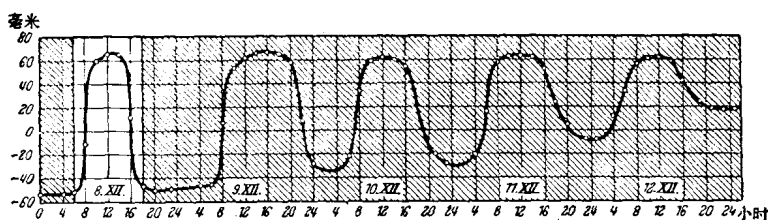


图 2-1 高凉菜 (*Kalanchoe blossfeldiana*) 的花瓣运动。黑暗用斜线表示。横坐标: 日期(日, 月)与时间(小时); 纵坐标: 花开放的程度(毫米, 绝对值指记录系统)。(按 Bünsow, 1953)

例証 内生性昼夜节奏不仅是蜜蜂或花的“时间-感觉”的因素, 也是许多其他生理活动的因素。生理钟的作用可以比作控制着许多附属时钟的主宰时钟。换句话说, 它影响着许多外圍的生理活动, 使它们也指示时间, 在性质上也是有昼夜的。于是, 为研究生理钟, 我们可以从许多不同的反应选择, 它们都是受生理钟的控制。

除去花瓣的运动外, 植物里也曾研究过叶子的昼夜上下起伏运动(图 2-2 和图 2-3)。这些运动或者是根据叶子的上表面和下表面在生长速度上的对抗性差异, 或者是根据叶座上半部和下半部内膨压的对抗性变动(摘要: Bünning, 1958)。

有些种的真菌和藻类中类似孢子囊散放孢子的一些过程很容易测量出昼夜现象, 它们在稳恒条件下也会内生性地继续下去

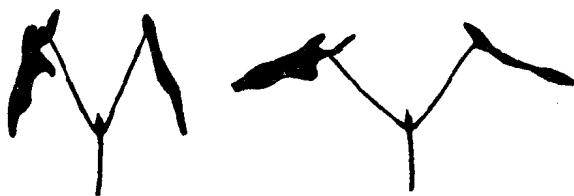


图 2-2 紅花菜豆 (*Phaseolus multiflorus*) 幼苗。初生叶在夜间的位置(左)和白天的位置(右)。在记波器记录上用刀豆 (*Canavalia*) 和菜豆(图 2-3 和其他图)时, 最高点表示夜间位置, 即叶子下垂最低的位置。

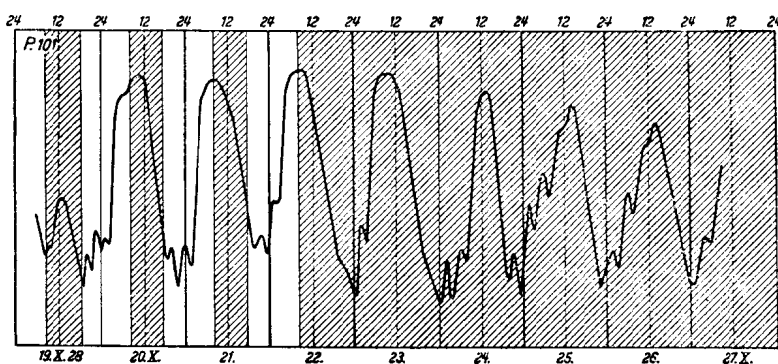


图 2-3 洋刀豆 (*Canavalia ensiformis*) 在光-暗循环中和在連續黑暗中叶子的运动。暗期画斜綫。(按 Kleinhoonte)

(Schmidle; Uebelmesser; Ingold 和 Cox; Bühnemann; 图 2-4). 在动物里我們可以測量色素的昼夜迁移(图 2-5)或是奔跑活动中的变化(图 2-6). 从蛹中羽化昆虫, 这与一天的時間有关系, 也常用来研究内生性昼夜节奏(图 2-7).

在稳恒条件下的植物和动物可以观察到代謝速度(CO_2 釋放或 O_2 的消耗)有数量上的起伏現象(图 2-8). Nuernbergk 和 Wilkins (也見 Warren 和 Wilkins) 对肉质植物 CO_2 代謝中内生性昼夜变化的研究特別引起讀者的注意. 同样令人惊奇的是在稳恒条件下測量的植物光合本領的昼夜起伏(高等植物: Clauss 和 Schwemmler, 单細胞藻类: Hastings 等). 这些观察的共同基础可能是 CO_2 暗固定中的起伏(Warren 和 Wilkins; Wilkins, 1962).

有一个关于内生昼夜节奏的特別有意思和惊人的例子, 它与代謝的周期性具有直接关系. 这便是单細胞藻类的膝間藻 (*Gonyaulax*) 发光現象的昼夜周期性, 这种周期性在連續的黑暗中还繼續表現出来(图 2-9, Haxo 和 Sweeney; Hastings 等). 海洋的螢光現象有一部分便是由于这种藻类. 早就知道这种双鞭毛藻在发光現象上表现出昼夜周期性(参考文献見 Hastings 和 Sweeney). 近年来更彻底地研究了这个現象, 发现它与内生昼夜