

# 达乌尔黄鼠冬眠阵过程中感觉兴奋性的变化

吴宇英\* 蔡益鹏

(北京大学生物系, 100871)

## 摘 要

对冬眠阵中的达乌尔黄鼠施加皮肤电刺激, 以心率和体温的变化作指标, 发现冬眠黄鼠有3种类型的兴奋反应。本实验还发现诱发兴奋性反应的刺激强度在冬眠阵后期有明显的下降趋势, 说明随冬眠阵进行达乌尔黄鼠的感觉兴奋性是逐步升高的, 即具有“累进的应激性”现象。

**关键词** 黄鼠; 冬眠阵; 感觉兴奋性

深冬眠动物对外界刺激的兴奋性, 随冬眠阵进行而变化, Twente等(1968a)给金背黄鼠(*Citellus lateralis*)腹腔注射生理盐水, 发现这种注射在冬眠阵后期更容易引起动物的觉醒。Beckman等(1976b)向黄鼠中脑网状结构灌注乙酰胆碱(ACh), 观察到类似的现象。但他们的操作给动物的刺激复杂, 无法作深入系统的研究。由于采用的方法不同, Toth(1977)却没能在其工作中确认该现象。研究这一基本现象, 是研究冬眠时动物神经系统活动的调控和周期性觉醒机制必不可少的先行工作。本实验以心率和体温为指标, 观察了我国的达乌尔黄鼠(*Citellus dauricus*)在冬眠阵过程中对皮肤电刺激的感觉兴奋性变化。

## 材料与方 法

实验于1986—1987年冬眠季进行。达乌尔黄鼠捕自山西阳高县境, 单笼饲养, 充分供应大鼠用料块, 白菜及葵花籽, 笼中置陶土盆, 内垫麻絮, 供作巢用。入冬后, 动物房温度维持在5—10℃, 严寒月份少量供暖, 用遮光板使室内黑暗。动物经秋季肥育后, 相继开始冬眠。实验时将动物移入黑暗, 温度稳定在 $6 \pm 1^\circ\text{C}$ 的LKB-2023型微低温室中。刺激与记录装置均用长导线连到微低温室外, 保证实验期间动物所处的环境温度相对稳定。

在本实验中, 以胸前皮肤温度( $T_{\text{skin}}$ 即 $T_s$ )代表体温, 记录采用铜—康铜温差电偶, 测温端用橡皮膏固定在动物胸前皮肤。体温用XWC-200型长图记录仪记录, 精度为 $0.25^\circ\text{C}$ 。

心电引导电极使用电钮扣状银质皮肤电极(直径5毫米), 两个引导电极均以绷带固

\* 现在哈尔滨工业大学。

本文于1989年3月28日收到, 1992年5月25日收到修改稿。

定在动物两个前肢上,以SJ-4型多道记录仪记录心电。刺激电极也为钮扣状银质皮肤电极,安装在动物的一条后肢上。安装前,局部皮肤经过脱毛、脱脂处理,电极面上涂日本光电公司生产的乳状电极膏,以保证电极与皮肤接触良好。每个冬眠阵,记录和刺激电极都须重新安装一次。安好电极后,恢复动物深冬眠时的蜷曲姿势,等待动物在干扰后重新回到深眠中去。实验用电刺激由SC-1型电子管刺激器给出,采用单向恒压系列脉冲,这种串刺激为每秒一串,每串10个脉冲,脉冲波宽为2毫秒,间隔23毫秒,每次刺激时间为40秒。刺激时加在动物肢体上的电压值作为刺激强度,由示波器读出。本实验中常用的刺激强度值为25—50伏。

在入眠的当天,给动物安装好刺激、记录电极及温差电偶,观察动物的体温和心率,待体温和心率均达到深眠状态水平时即进行刺激实验。其后在这个冬眠阵内逐日进行1次实验。每个冬眠阵的第1次实验,先给以较弱的刺激(约15伏),如果刺激以后动物没有心率变化反应,则至少在5分钟后,适当增加刺激强度(约增加5伏),再给予另1次刺激。如此逐级增加,直到动物出现明显的心动加快反应,将此刺激强度记为阈刺激强度。随后在每天的实验中,第1次施加的电刺激强度低于前日阈刺激强度10—15伏,然后逐级增加刺激强度。在某些实验中,当阈刺激引起的反应完全恢复后,施加一个阈上刺激,观察动物的反应。

## 结 果

本实验对4只达乌尔黄鼠在1986—1987年冬眠季的22个冬眠阵作了观察。所有实验都是在动物入眠过程结束后进行的。在这里,我们冬眠阵的起点定在动物入眠结束,心率和体温开始平稳的时刻,而把动物开始清醒前的时刻定为冬眠阵的结束。观察到的冬眠阵最长的为220小时,最短的为36小时。为了便于比较冬眠阵过程中动物的感觉兴奋性变化,依Beckman等(1976)的研究报道,分析结果时,将每个冬眠阵的时程等分为4段,随着时间的进程,依次为第1段至第4段。

### 1. 动物在冬眠阵内正常体温和心率基本不变

所测体温为胸前皮温,心率为10分钟内的平均心率。表1所列数据为4只动物在冬

表1 动物冬眠过程中的正常体温和心率

Table 1 Body temperature and heart rate of ground squirrels in course of hibernating bouts divided into four equal phrases

动物号 No. of animals	检测阵数 Bouts tested		第1段 1st phase	第2段 2nd phase	第3段 3rd phase	第4段 4th phase
C <sub>10</sub>	4	HR	4.0±0.4	3.7±0.2	3.6±0.5	5.2±2.4
		Tb	7.2±0.4	7.1±0.2	7.2±0.4	7.3±0.5
W <sub>5</sub>	3	HR	6.4±1.4	5.5±0.7	5.2±0.6	5.3±0.7
		Tb	7.4±0.4	7.4±0.5	7.0±0.5	6.9±0.5
H <sub>15</sub>	7	HR	7.1±1.1	5.5±0.6	5.5±0.6	5.2±0.5
		Tb	7.2±0.7	7.2±0.7	6.9±0.5	7.0±0.6
H <sub>17</sub>	3	HR	6.7±0.7	6.1±0	4.7±0.3	4.6±0.2
		Tb	7.0	7.25	7.2±0.1	6.8±0.2

体温Tb(℃) 心率(次/分), Heart rate, HR(s/m)

眠阵各段内刺激前的对照体温、心率。经线性相关检验 ( $\alpha = 0.05$ ), 冬眠阵进行的时间与相应时间内的体温 ( $T_b$ ) 和心率之间的相关系数均小于临界相关系数, 即心率和体温并不随冬眠阵进行的时间呈线性变化。

## 2. 冬眠阵中动物受刺激后的反应类型

根据刺激后心率、体温的反应量及反应时程, 观察到 3 种类型的兴奋性反应: I 型反应, II 型反应(部分觉醒反应)和 III 型反应(觉醒反应)。

I 型反应 刺激后可见明显的心搏加速, 达到每分钟 15 次左右, 皮温很少或没有可见的升高。这种反应出现得比较短暂, 一般 5—15 分钟后心率可恢复到原来水平(图 1)。

II 型反应 这类反应的体温、心率增加量都比 I 型反应大, 前人称之为“部分激

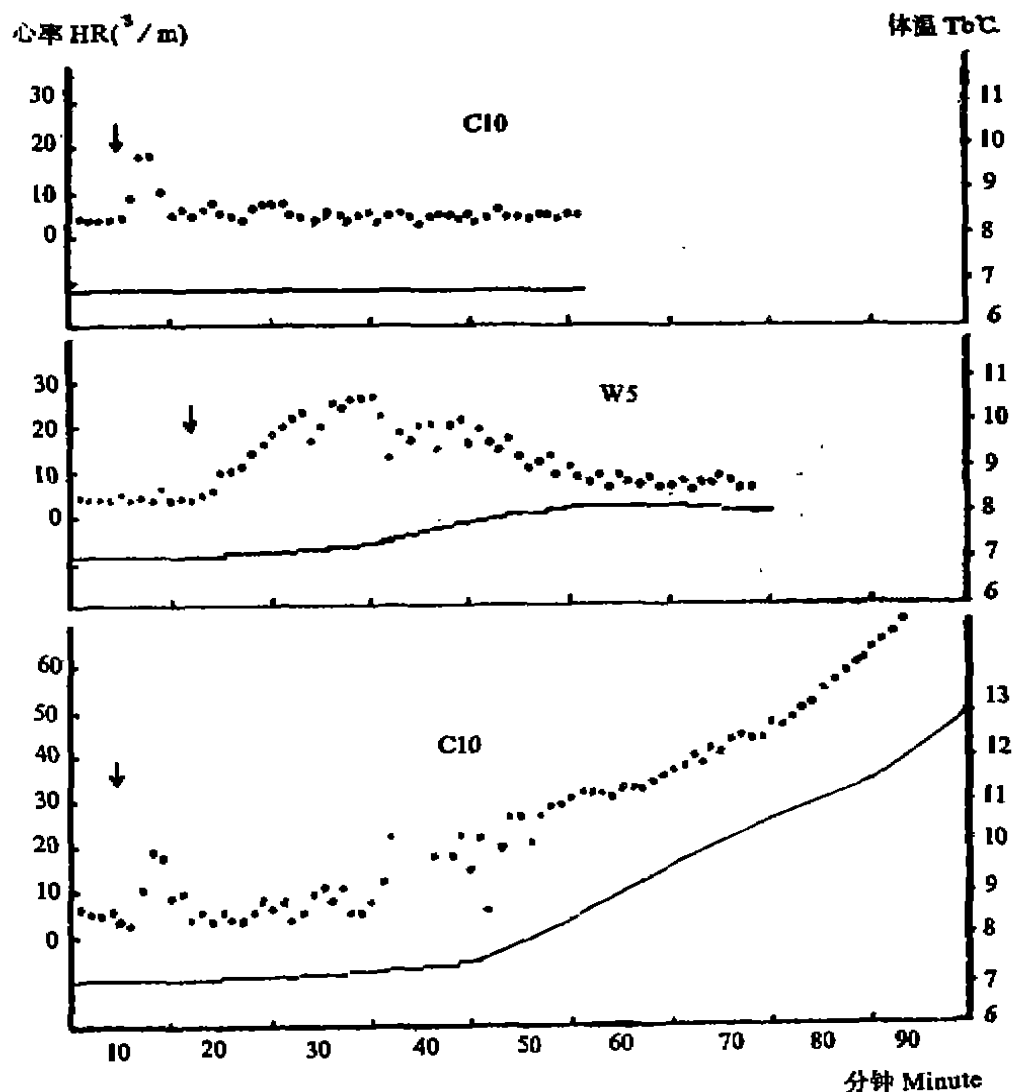


图 1 电刺激诱发冬眠黄鼠心率、体温的 3 型反应

Fig. 1 Three types of responses to the cutaneous electrical stimulation in body temperature and heart rate of hibernating ground squirrels

刺激 Stimulation, C10, I 型反应, Type I response, WS II 型反应, Type II response, C10, III 型反应, Type III response

..... 心率 ———— 体温

醒”。刺激诱发的心率增加到每分钟20—40次，胸前皮温也有明显上升，最少增加0.2℃，最多可达2.6℃；反应时程长，最少20分钟，最多3小时才恢复到刺激前的深冬眠状态(图1)。

**Ⅲ型反应** 这是诱发动物完全觉醒的反应。动物受到刺激后，心率和体温的上升都不再发生折返，一直达到常温状态(心率升至350次/分左右，体温升至34—36℃)全过程约需2小时(图1)。Ⅱ、Ⅲ型反应都是产热的兴奋性反应。

### 3. 随着冬眠阵的进行，诱发Ⅰ型反应的刺激强度逐渐下降

在4只动物的22个冬眠阵中，实验检验17个阵。观察始于冬眠阵的第1段的有13个阵。为了便于比较，以每个冬眠阵的第1天诱发Ⅰ型反应的阈刺激强度为该冬眠阵的标准刺激强度( $S_0$ )，在该冬眠阵内检验动物感觉兴奋性的其它刺激强度( $S_i$ )皆以标准刺激强度的百分数表示。这4只动物的号外4个冬眠阵，观察始于第2段，由于缺少第1段数据，以第2段内首次诱发Ⅰ型反应的阈刺激强度为标准刺激强度。

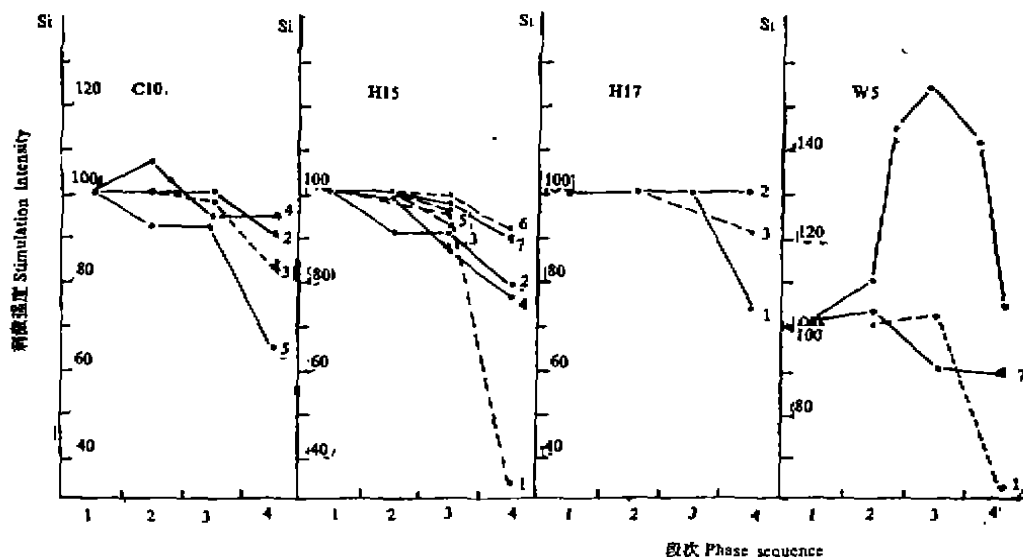


图2 在冬眠阵各段诱发Ⅰ型反应所需的刺激强度( $S_i$ 以 $S_0$ 的百分数表示)。第4段的各数字是该冬眠阵的序号。检测不完全的冬眠阵段数用虚线表示

Fig.2 Stimulation intensities needed for evoking type I response in various phases of the hibernating bouts (Values of  $S_i$  are showed in terms of percentage of  $S_0$ ). Ordinal numerals of bouts are marked in 4th phase. Bouts incompletely tested are expressed with dotted line

实验结果表明，随着冬眠阵进行，诱发Ⅰ型反应的刺激强度有下降趋势。图2以 $S_i/S_0$ 的百分数表示各动物在冬眠阵各段诱发Ⅰ型反应的刺激强度。可见，在冬眠阵的第3、4段，阈刺激强度的下降趋势尤其明显。唯有动物W5的第3冬眠阵，在第2—4段检测引起Ⅰ型反应的刺激强度 $S_i$ 皆大于 $S_0$ ，高达 $S_0$ 的110—150%，甚至在冬眠阵结束的前夕仍略高于 $S_0$ 。说明在第1段检测 $S_0$ 时，存在有其它的内或外刺激的影响。动物的兴奋性较高，并非处于深眠状态。

### 4. 在冬眠阵的第4段，引起Ⅱ、Ⅲ型反应的刺激强度明显下降。

表2归纳了动物在冬眠阵中受到刺激后发生的Ⅱ、Ⅲ型反应。可以看出随冬眠阵进行诱发Ⅱ、Ⅲ型反应的刺激强度降低，在第4段尤为明显。在第3段中引起Ⅱ型反应的

10次检验中,  $Si = So$  或  $Si < So$  的次数占75%; 在第4段中引起Ⅱ、Ⅲ型反应的18次检验中,  $Si = So$  或  $Si < So$  的共15次, 占83%, 其中Ⅲ型反应占9次。而动物 H15 在一个冬眠阵的末期,  $Si$  仅及  $So$  的49%, 已经引起了完全觉醒。可见在一个冬眠阵的第1、2段诱发Ⅰ型反应的刺激强度, 到了冬眠阵的第3段, 则可诱发Ⅱ型反应, 而到了第4段, 则可诱发Ⅱ、Ⅲ型反应。

表2 诱发Ⅰ、Ⅱ型反应的刺激强度在冬眠阵各段中的分布( $Si$ 以 $So$ 的百分数表示)  
Table 2 Distribution of stimulation intensities evoked type I and II response in the course of hibernating bouts. ( $Si$  are showed in percentage of  $So$ )

刺激强度 $Si$	第1段 1st phase		第2段 2nd phase		第3段 3rd phase		第4段 4th phase	
	Case	%	case	%	case	%	case	%
>100%	1	100	4	80	3	30	3	17
100%			1	20	2	20	2	11
90—99%					5	50	7	39
80—89%							2	11
<70%							4	22
Total	1		6		10		18	

注: 第3段中 $Si = So$ 或 $Si < So$ 仅引起Ⅰ型反应, 而在第4段中, 有半数引起Ⅱ型反应。

Note: During 3rd phase, when  $Si = or < So$ , only type I response may be evoked, but during 4th phase, half of the responses are of type II.

上述结果表明, 随冬眠阵进行, 达乌尔黄鼠的感觉兴奋性在逐渐上升, 在冬眠阵即将结束时上升得最为明显, 这应该是动物在冬眠季节出现周期性醒觉的神经基础。

## 讨 论

本实验对冬眠阵中的达乌尔黄鼠施加皮肤电刺激, 以心率和体温的变化作指标, 发现冬眠黄鼠有3种类型的兴奋性反应, 还发现诱发兴奋性反应的刺激强度在冬眠阵后期有明显的下降趋势, 说明随冬眠阵进行, 达乌尔黄鼠的感觉兴奋性是逐步升高的。

从目前掌握的文献及本实验的结果看, 深冬眠动物可以对外界刺激产生两类反应, 一类称做不产热的反应, 即不引起可检测的体温变化, 如 Toth(1977) 实验中触刺激诱发肌电发放反应和本实验在冬眠阵中诱发的Ⅰ型反应。它们的共同特点是动物在受到刺激后没发生可检测的体温上升反应时, 肌电或心率即可作为“第一警报”对外界刺激作出反应, 这种反应快速而且低阈值。与 Toth(1977) 的结果不同的是, 本实验观察到了1个冬眠阵中诱发这类反应的阈刺激强度有一个下降的过程, 这可能是由于心率变化较肌电发放更容易定量, 从而揭示了这一特点。

另一类反应称为产热反应, 本实验的Ⅱ型反应和激醒反应就是这类反应。随冬眠阵进行, 引发产热反应的刺激强度下降, 同时刺激诱发的产热量加大。即具有“累进的应激性”(Progressive irritability)的特点, 这和 Lyman(1982)、Beckman等(1976b)、Twente等(1968b, 1978) 等人的实验结果是一致的。至于为什么有的Ⅱ型反应向Ⅲ型转化, 有的到此为止, 这恰恰反应了中枢激醒反应虽然与产热有关, 但从所谓“部分激醒”到完全觉醒, 其中的关系还很复杂。

对于“累进的应激性”的机制其说不一。Twente等(1978)认为是由于副交感维持冬

眠的作用在冬眠阵的后期有了减弱。但 Lyman(1982) 认为副交感活动在深眠开始后并不占主要地位, 对冬眠状态的影响很微弱。但 Twente 等(1978) 的结果提示了外周有可能存在“累进的应激性”。Beckman 等(1976b) 的实验直接地证明了中枢神经系统具有“累进的应激性”。Beckman 等(1976a) 还认为, 在冬眠阵的早期, 灌流乙酰胆碱至中脑网状结构诱发的产热反应受到了抑制, 这种抑制可能来自冬眠中保持活动的边缘系统。Beckman 等(1976a,b) 还发现下丘脑视前区对乙酰胆碱的灌流有更迅速的“累进的应激性”。中脑网状结构可能起一个闸门的作用, 控制着向下丘脑和海马等部分的神经传入, 而后的相互作用可能引发觉醒。

Lyman(1978) 在冬眠黄鼠上进行了儿茶酚胺转化的研究, 他推测, 在冬眠阵后期, 动物可能对一个标准刺激的发感发放量增加。在黄鼠(Beckman 等, 1976b; Twente 等, 1968a, 1978)、仓鼠(Lyman, 1982) 和刺猬(Kristofferson 等, 1964) 3 个不同目科的动物中发现“累进的应激性”这样一个共同的现象, 提示在冬眠阵中中枢敏感性的变化上可能存在共同的机制。即儿茶酚胺的活动水平和转化速率决定了动物敏感性的变化(Lyman 1982)。Heller 等(1978) 认为“累进的应激性”的基础可能就是冬眠阵中继续不断变化着的调定克温度(Tset)。在阵的前期, 调定克温度阈值远远低于下丘脑温度(Thyp), 因而外周刺激难于引起体温反应, 而在阵的后期, 调定克温度十分接近下丘脑温度, 任何刺激都易于影响到调定克温度, 使调定克温度上升到下丘脑温度以上, 从而导致产热反应。

本实验中, 冬眠达乌尔黄鼠在冬眠阵的不同时期受到外周刺激时, 其兴奋性反应也具有“累进的应激性”的特征, 实验中观测的胸前皮温反映了可靠的两个热源的活动, 一是褐色脂肪, 一是心脏, 这两个热源的兴奋活动都有赖于交感活动的增强。因而提示了“累进的应激性”现象有可能是随着冬眠阵的进行, 动物交感兴奋性逐渐提高, 反应能力逐渐增强的结果。这与 Heller(1978) 和 Lyman(1982) 的认识都是一致的。

### 参 考 文 献

- Beckman, A.L., T.L. Stanton and E. Satinoff 1976b Inhibition of the CNS trigger process for arousal from hibernation. *Am. J. Physiol.* 230:1018—1025
- Beckman, A.L. and T.L. Stanton 1976 Changes in CNS responsiveness during hibernation. *Am. J. Physiol.* 231:810—816
- Heller, H.C. and S.F. Glotzbach 1978 Sleep and torpor homologous adaptations for energy conservation. In: *Dormancy and development arrest*, 269—296. Academic press.
- Kristofferson, R. and A. Soivov 1964 Hibernation of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature. *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV, Biol.* 80:1—22
- Lyman, C.P. 1982 Recent theories of hibernation. In: *Hibernation and torpor in mammals and birds*, (edited by Lyman, C.P., Willis J.S., Malan, A. and Wang, L.C.H.) Chap. 14:283—299. Academic, N.Y.
- Toth, D.M. 1977 EMG responses of intact and spinal ground squirrels to tactile stimulation during hibernation, hypothermia and normothermia. *Comp. Biochem. Physiol. A* 57A: 167—177
- Twente, J.W. and J.A. Twente 1968a Progressive irritability of hibernating *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 25:467—477
- Twente, J.W. and J.A. Twente 1968b Effects of epinephrine upon progressive irritability of hibernating *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 25:475—483
- Twente, J.W. and J.A. Twente 1978 Autonomic regulation of hibernation by *Citellus* and *Eptesicus*. In: *Strategies in Cold: Natural Torpidity and Thermogenesis*, (edited by L.C.H. Wang and J.W. Hudson) 327—373. Academic, New York.

## Abstract

# CHANGE OF SENSORY RESPONSIBILITY DURING THE COURSE OF HIBERNATING BOUT IN GROUND SQUIRREL *CITELLUS DAURICUS*

WU Yuying      CAI Yipeng

(Department of Biology, Peking University, Beijing. 100871)

The sensitivity of the ground squirrel *C. dauricus* during the course of hibernating bout has been determined by shift of heart rate and body temperature in response to the cutaneous electrical stimuli. Three distinct types of response were observed: Type I, a transient but obvious increase in heart rate in 5—10 minutes, no observable change in  $T_s$ . Type II, partial arousal, significant rise in heart rate (20—40/min.) and  $T_s$  (0.2—2.6°C), returned to basal line of pre-stimulate level after 20 minutes at least. Type III, full arousal, rise of heart rate and  $T_s$  without any return until euthermic level, resulted in arouse within about 120 min. The stimulating intensity needed for evoking the same type of response tended to decline in successive parts of a bout especially in the later part, which indicated the progressive irritability of this animal in hibernating bouts just as some hibernators reported.

**Key words** Ground squirrel (*Citellus dauricus*); Hibernating bout; Irritability

(上接305页)

不过, 为了避免总的测定值产生偏差, 在取样时要遵循两个标准: (1) 在整个地区中随机布置多条独立的样线, 综合分析数据; (2) 在每一基地(被盖)类型中, 随机布置多条独立的样线, 并且样线的长度要与每一基地所占整个地区的比例相一致(先分析每一基地, 然后综合)。

我们的研究表明, 需做多次测量以便能够得出精确新鲜粪堆的密度值。如果只是为了得出近几年中麝的丰度指数, 需要样线数则会减少。这时, 所有的粪堆, 而不只是新近排下的粪堆, 将会被计数。

**关键词** 样线法; 粪堆; 马麝

**Key words** Line transect; Fecal pellet group; *Moschus sifanicus*

Richard B. Harris (蒙大那大学, 蒙大那州, 美国59812)

刘永生(中国科学院西北高原生物研究所)

蔡桂全(中国科学院西北高原生物研究所)

Bart W. O' Gara (蒙大那大学, 蒙大那州, 美国59812)