

# 哺乳动物的生理应激反应及其生态适应性

边疆晖<sup>1</sup> 吴雁<sup>2</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

(2 杭州师范大学生命科学学院 杭州, 310036)

**摘要:** 应激反应是哺乳动物的基本生理现象之一。目前, 与应激有关的研究主要来自生物医学和神经内分泌学。虽然 Hans Selye 提出了个体对应激的普遍性适应综合症概念, 但目前的研究还主要集中于应激对个体的负效应以及与应激相关的疾病研究。然而, 从进化角度似乎很难理解在数亿年的进化过程中, 动物应激反应仅简单地进化为影响个体健康并导致个体患病的一种生理过程。本文从进化的角度, 综述了应激反应与动物繁殖对策的关系以及个体对环境应激源的应对类型, 并阐述了动物应激反应的适应和进化意义。

**关键词:** 哺乳动物; 应激; 适应; 自然选择

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2009) 04 - 0352 - 07

## Physiological stress response and its ecological adaptability in mammals

BIAN Jianghui<sup>1</sup>, WU Yan<sup>2</sup>

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 College of Life Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China)

**Abstract:** Stress response is an evolved suite of physiological, hormonal and behavioral responses exhibited by individuals that are highly conserved across vertebrate taxa. Most of what is known about stress comes from the biomedical and neuroendocrinological research community. Although Hans Selye's original work addressed how individuals adapt to stressor, many recent studies have mainly focused on negative effects of stress on fitness of individuals and diseases related aspects of stress. However, it is very difficult to imagine that stress has evolved simply to make animals sick over millions of years. From the point of view of evolution, we summarize the relationships between stress responses and reproductive strategies, as well as different coping styles when animals were exposed to stressors. We also analyze the adaptive roles of stress responses and the coping styles in mammals.

**Key words:** Adaptation; Mammal; Nature selection; Stress

应激反应 (stress responses) 是哺乳动物的基本生理现象之一。上世纪 30 年代加拿大内分泌学家 Hans Selye 提出了“普遍性适应综合症” (General adaptation syndrome) 概念 (Selye, 1936), 将有机体的应激反应划分为警觉反应、抵抗、肾上腺肥大及机体耗竭死亡等 4 个阶段, 这被视为应激生理学领域具有里程碑式意义的工作。之后, 关于神经和内分泌与应激生理反应之间的关系逐渐成为研究热点领域, 主要集中于下丘脑—垂体—肾上腺 (hypothalamic-pituitary-adrenal, HPA) 轴功能的研究及其在应激中的作用。上世纪 80 年代后, 随促糖皮质激素释放激素 (corticotropin-releasing hormone, CRH) 的分离成功 (Vale *et al.*, 1981), 以及

CRH 和促肾上腺皮质激素及糖皮质激素等受体的相继克隆及其功能的确定 (Mountjoy *et al.*, 1992; De Souza, 1995; Bamberger *et al.*, 1996), 有关神经网络对 HPA 轴的调控以及应激与疾病间关系等方面的研究进展迅速。

Hans Selye 在普遍性适应综合症概念中, 强调了有机体如何适应应激的问题, 但已有的工作更多集中于应激对个体适合度的负效应以及与应激相关的疾病的研究。从进化的角度, 似乎很难理解动物体内高度协调的应激反应在数亿年的进化过程中, 仅简单地进化为影响个体健康并导致个体患病的一种生理过程。由此, 令生态学家关注和感兴趣的问题是: 应激反应的适应性特征是什么?

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770351)

作者简介: 边疆晖 (1964 -), 男, 研究员, 主要从事动物种群生态学研究. E-mail: bjh@nwipb.ac.cn

收稿日期: 2009 - 10 - 10; 修回日期: 2009 - 10 - 30

对应激反应的适应性问题的忽视可能是混淆了应激的适应性及其代价所致。例如，当动物对应激源时，机体的生物学功能将发生改变：植物性神经系统引起心率加快，糖皮质激素的分泌抑制外周组织对葡萄糖的吸收、脂肪酸的储存和蛋白质的合成，并从肌肉、脂肪和肝脏中降解葡萄糖、氨基酸和自由脂肪酸；同时，个体的正常行为也会发生改变。这些变化将引起机体内各种生理活动之间资源分配发生改变，如原来用于生长和繁殖及免疫的能量被机体用于应激，从而使生长受阻、繁殖下降、免疫能力受到抑制。Moberg 和 Mench (2000) 将应激时机体生物功能的变化称之为“应激生物学代价”。

与应激有关的疾病的大量研究发现，在特定环境下一些个体较其他个体更易患与应激相关的疾病 (Koolhaasa, 1999)。这提示，个体在不同环境条件下的应激生物学代价可能不同，即不同个体对应激源具有不同的适应及应激生物学代价。达尔文在《物种起源》(中译本，北京大学出版社，2005) 中指出，动物群是由对环境具不同适应方式的个体所组成，可保证动物群中有部分个体对环境的变化具有存活优势，以使其成功繁衍后代。该过程也即达尔文进化理论的核心——自然选择。从当代生物学的角度看，自然选择是通过基因使适应环境个体的繁殖输出最大化，即便以健康或存活为代价也如此。其实，在自然界中，任何一种行为都存在利与弊，关键在于动物如何在适宜的环境中以小失而得大利，动物的应激反应也如此。

与来自生物医学和神经内分泌学领域关于应激研究的侧重点不同，本文主要从生态学的角度，对哺乳动物在不同环境条件下的应激反应的适应性进行介绍，包括应激的定义和应激反应的测定方法，以及应激与动物的繁殖对策及个体对应激环境的应对类型及其适应性等。

### 1 应激、应激源及应激反应

为理解应激对个体适合度的影响，首先需理解应激的含义。目前，应激尚无明确定义。现代应激生物学将其简单地定义为内环境稳态失衡的一种状态，而将干扰内环境稳态的事件或因子称为应激源 (stressor)。当动物暴露于应激源时，可产生应激反应，此反应是指为抵消应激源效应而重新建立内环境稳态的一系列生理和行为反应 (Boonstra, 2005)。

应激反应是神经解剖结构和外周器官所组成的

整体网络所调节的级联式反应。动物暴露于应激源并被大脑所感知时，这种级联式事件被启动。动物的应激反应不仅依赖于应激源的属性 (生理应激和心理应激)、强度和作用时间 (慢性和急性)，而且还依赖于动物的生活史阶段、早期经历和繁殖状态等 (Johnson *et al.*, 1992)。动物对应激源的行为反应包括逃避或回避行为、认知和注意力的改变、警觉的增加、选择性记忆的强化以及取食和繁殖的抑制。此类行为变化的作用在于暂时停止与应激源刺激无关的行为，而集中应对当前的应激源以重新建立内环境的稳态，因而，此类行为变化的实质是对应激的一种行为适应 (von Holst, 1998)。另一方面，在应激行为改变的同时，中枢神经系统激活交感神经系统 (sympathetic nervous system, SNS) 和 HPA 应激轴系统，从而导致外周和中枢神经系统的生理过程发生改变。SNS 对应激源的反应几乎是瞬时的。下丘脑室旁核可投射到后脑进而到达脊髓，激活 SNS，导致外周神经及其所支配器官分泌释放儿茶酚胺、去甲肾上腺素 (Norepinephrine, NEP) 和肾上腺素 (Epinephrine, EP) 等外周神经递质。NEP 和 EP 可增加觉醒、提高心率，并通过增加肝糖原异生、脂肪及蛋白质的分解作用给机体提供能量，以对应激环境，这种能量上的适应性变化被称为外周适应 (Johnson *et al.*, 1992)。

动物面临应激时，在 SNS 被激活的同时，HPA 轴通过下丘脑室旁核也同时被激活。当应激源通过杏仁核和延髓等脑区激活室旁核时，其神经元可合成和释放 CRH 和精氨酸抗利尿激素 (arginine vasopressin, AVP)。CRH 通过正中隆起进入垂体门脉系统，经垂体门脉到达腺垂体，与腺垂体细胞上的受体结合，促腺垂体分泌促肾上腺皮质激素 (adrenocorticotrophic hormone, ACTH)，垂体分泌的 ACTH 进入血液，通过血液循环到达肾上腺皮质细胞，与其上相应的受体结合，促肾上腺皮质激素分泌糖皮质激素。鸟类、田鼠及小鼠等分泌的糖皮质激素有 95% 以上是皮质酮，而牛、羊和人等分泌的主要是皮质醇。

动物处于应激状态时，血浆糖皮质激素含量必然升高，因而，该激素被视为应激激素。糖皮质激素主要有 3 种功能 (Romero, 2004)：1) 应对急性应激源时的直接刺激作用，如促使糖原异生、脂肪分解、肝外组织尤其是肌肉组织的蛋白质分解、抑制免疫和繁殖以及改变行为等；2) 容许作用

(permissive effect), 如协助维持心血管功能; 3) 对应激轴的负反馈调节作用。糖皮质激素对中枢神经系统的作用是通过 2 个受体介导, 即受体 I 型和受体 II 型。受体 I 型主要调节糖皮质激素分泌的节律性变化, 受体 II 型主要参与行为、神经内分泌对应激的反应以及糖皮质激素的负反馈调节作用。动物被重复或长期暴露给应激源而持续释放的糖皮质激素对有机体将产生干扰及病理性后果, 如代谢和心血管方面的疾病、疲劳、高血糖以及高血压等疾病。此外, 还对生长发育以及免疫和繁殖功能产生抑制作用。因此, HPA 轴的负反馈机能对保持糖皮质激素的正常水平及机体稳态具有极其重要的作用。一般而言, 负反馈机制主要包括以下几种途径 (Johnson *et al.*, 1992): 糖皮质激素可在 HPA 轴的多个位点下调其分泌量, 其调节作用主要是通过受体 II 型实现。受体 II 型不仅存在于垂体前叶, 而且存在于下丘脑、海马、杏仁核等脑区。受体 II 型与糖皮质激素结合可降低对应脑区的 CRH、ACTH 的分泌, 从而降低其自身的分泌。类似地, ACTH 也可作用于下丘脑下调 CRH 的分泌量。此外,  $\beta$  内啡肽和催产素也参与 HPA 轴负反馈的调节。

## 2 应激反应的测定方法

动物面临应激源时, CRH, NEP, EP 的分泌几乎是瞬时的, 在野生动物研究中难以测定。但是, ACTH 和糖皮质激素需几分钟后血液中的水平才能升高, 且能维持较长一段时间。因此, 这 2 种激素在野生动物中容易测定。ACTH 是小分子量的蛋白激素, 易降解, 因此, 测定其血液含量前, 需用特定的抗凝处理、冷却离心和冷冻保存。糖皮质激素是类固醇激素, 相对稳定和不易分解, 可在  $-20^{\circ}\text{C}$  条件下保存数月后用放免法或酶免疫法测定。因此, 在有关应激的研究中, 主要测定血清或血浆中的糖皮质激素含量。需要注意由于哺乳动物暴露于应激源后, 在 3min 左右的时间内, 其血液中的糖皮质激素含量很快升高, 因此, 测定糖皮质激素及应激反应的取样方法尤为重要。

目前, 主要有 3 种方法评估哺乳动物的应激反应: 1) 应激前后糖皮质激素的测定: 对实验个体进行应激的前后取样测定。该方法可在不同动物种间进行比较, 但该结果仅反映了应激的整体效应。2) 测定尿或粪便中糖皮质激素含量: 该方法测定的糖皮质激素含量反映了粪便从肠道排空前或排尿前 24 h 所经历的应激状况。在取样时, 如果不清楚来自粪便样本的个体性别、社群等级以及在产生粪

便和尿液期间所经历的事件 (是否被应激以及应激的时间长度), 该指标仅反映了整个种群的平均应激状况 (Boonstra, 2005)。此外, 由于糖皮质激素的分泌存在日节律性变化, 因此, 如果对粪便和尿液产生的时间不清楚, 就可能对结果的解释复杂化或出现偏差。但该方法的最大优点是对动物无损伤和结果不受取样方法的影响 (Creel *et al.* 2002; Creel 2005), 已大量应用于野生动物的研究 (Teskey-Gerstl *et al.*, 2000; Wasser *et al.*, 2000)。

3) HPA 轴负反馈功能的测定: 此类方法是通过用标准化的人为施加的应激源来评估动物应激反应能力及负反馈功能。具体有 2 种方法: 应激源刺激和激素刺激方法。在应激源刺激方法中 (Kenagy and Place, 2000), 一般把对动物的捕获作为应激源。由于在 3~5 min 的时间内, 被应激的动物的糖皮质激素就能增加, 因此, 基础血样在捕获的 3 min 之内抽取, 然后, 在一定的间隔时间段内 (如 5 min、10 min、30 min) 抽取血样。激素刺激方法为通过注射外源性激素, 测定实验个体在一系列时间段内的糖皮质激素含量 (Boonstra *et al.*, 1998)。该方法的优点在于不受捕获前及捕获时所产生的应激反应的影响。该方法由 2 个实验步骤组成: 地塞米松抑制实验和 ACTH 刺激实验。地塞米松是人工合成的糖皮质激素药物, 可通过负反馈作用降低 ACTH 的释放而抑制糖皮质激素的分泌。在地塞米松抑制实验中, 如果注射地塞米松个体的糖皮质激素水平没有降低, 则表明该个体处于慢性应激状态, 其负反馈功能受到损害。ACTH 刺激实验则是评估肾上腺对 ACTH 的直接应答能力。慢性应激动物在被注射 ACTH 后, 其肾上腺较正常动物有较低的反应。

## 3 动物的繁殖对策及 HPA 轴功能的适应性变化

动物具有与其栖息环境相匹配的繁殖对策及 HPA 轴功能。动物的繁殖活动不仅耗费能量, 而且增大捕食风险。当繁殖期的环境条件恶化时, 动物必须在繁殖与自身及后代的存活之间进行权衡而做出是否参加繁殖的行为决策。一般而言, 决策结果有 2 种: 若环境的恶化是暂时的, 个体则延缓或降低繁殖活动而增加存活机率, 以待环境有利后再恢复繁殖; 但若环境的恶化是长期的, 即便繁殖, 后代的存活率也很低, 则通过抑制繁殖而增加存活到来年繁殖期的机会, 以在下一繁殖季节参加繁殖。此类行为决策, 个体的 HPA 轴的功能也随之发生相应变化。青藏高原雄性根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 在不同捕食风险模式下的交配行为的

研究表明,当雄体暴露给捕食者气味1 h后,其交配行为降低,血浆皮质酮含量增加,但其睾酮含量无显著变化;之后,将实验个体转入安全环境1 h,血浆皮质酮水平降低,交配行为恢复。然而,当将个体暴露捕食者气味20 d,然后再转入到安全环境1 h,个体交配行为依然处于抑制状态,且其血浆皮质酮含量显著增加,而睾酮及睾丸指数显著降低(Bian *et al.*, 2005)。另外,在青藏高原地区,通过在封闭式围栏建立高密度和低密度根田鼠种群,对繁殖期根田鼠种群统计参数及个体皮质酮水平的研究表明,种群补充率和变化率分别与种群建群者数量呈显著负相关关系;高密度处理建群者的血浆皮质酮含量显著高于低密度处理。说明,高密度引起的应激可能是种群密度制约性繁殖的近因之一(边疆晖等, 2008)。在加拿大南部地区,Boonstra等(1998)通过测定美洲兔(*Lepus americanus*)种群在衰减期和低密度期个体的相关生理参数后发现,较种群的低密度期而言,衰减期个体有较高的游离皮质醇水平,个体的HPA轴的负反馈功能受到影响,免疫能力和繁殖力降低,而血糖增加。该研究表明,衰减期的美洲兔处于由捕食风险引起的慢性应激状态,且由此导致种群衰减期的低繁殖率。

应激对动物繁殖的影响或抑制作用,多见于终生多胎(iteroparity)的哺乳动物。此类动物在性成熟后,或者在1年内有多次繁殖机会,或有多个繁殖季节。如,分布于北美洲北部及中部的草原田鼠(*M. pennsylvanicus*),虽然其生态寿命不超过1年,但在繁殖季节内可生产3~5窝后代(Hansen and Boonstra, 2000)。北美州泰加林地区美洲兔的生态寿命为5年,每年产窝数达4窝(Hodges *et al.*, 2001)。终生多胎动物在繁殖期的应激生理学特点是:正常环境条件下,其HPA轴的负反馈功能及免疫力正常,但当环境条件恶劣时,糖皮质激素分泌增加,降低繁殖活动,如果繁殖期环境条件持续恶化,个体则处于慢性应激状态,其HPA轴的负反馈功能受到抑制,免疫力降低,并通过高水平的糖皮质激素水平抑制下丘脑—垂体—性腺(hypothalamic-pituitary-gonad, HPG)轴及性激素的分泌(Boonstra, 2005)。Boonstra和Boag(1992)将这种应激变化称之为“内环境稳态应激反应”。

动物的另一种繁殖对策为:以牺牲存活而换取当前的繁殖机会,这在终生一胎(semelparous)哺

乳动物中尤为明显。在终生一胎动物中,雄体参加一次繁殖后全部死亡,而雌体可存活到第2年(Bradley, 2003),使幼体的存活率相对较高。此类动物主要为红尾袋鼯(*Phascogale calura*)、斑袋鼯(*Parantechinus apicalis*)、澳洲袋鼯(*Dasyurus hallucatus*)、东短尾负鼠(*Monodelphis dimidiata*)、维几尼亚负鼠(*Didelphis virginiana*)等。它们有着与其繁殖对策相匹配的HPA轴功能。例如,红尾袋鼯是树栖夜行性小哺乳动物,其繁殖期为7月份,繁殖期长度仅为3周。在繁殖结束后,全部雄体从种群中消失(Bradley 1987)。在繁殖启动期,雄体睾酮含量和糖皮质激素水平急剧增加,雄体从种群中消失之前达到最高峰。而雌体则无此变化(Bradley 1987)。一般而言,高水平的糖皮质激素可通过HPA轴的负反馈功能降低ACTH的分泌,但红尾袋鼯雄体的糖皮质激素对ACTH的负反馈调节作用以及对睾酮分泌的无抑制效应几乎失效,最终结果导致雄体死于肠胃道大量出血、免疫抑制、贫血及主要器官的非特异性萎缩(Bradley, 1997)。此类动物在繁殖期共同的生理特征为:血液中存在高水平的游离糖皮质激素,正常的HPA轴负反馈功能失效,高水平的糖皮质激素不能抑制HPG轴功能及睾酮分泌,但免疫功能被抑制,繁殖后死于与应激相关的各类疾病(Boonstra, 2005)。Boonstra和Boag(1992)将这种应激变化称之为“适应性应激反应”。

如果把终生一胎和终生多胎繁殖对策视为一个连续谱的两个极端,其间,还存在部分终生一胎动物(Partial semelparity)的繁殖对策(Boonstra, 2005)。在此类动物中,雄体在一个繁殖期结束后,并不是全部而是大部分雄体死亡。例如,栖息于加拿大冻原和北方针叶林及美国阿拉斯加地区的北极黄鼠(*Spermophilus parryii*)。北极黄鼠为昼行性穴居冬眠哺乳动物。4月上旬开始苏醒到地面活动。雌体最多可存活7年,80%的雄体存活时间不超过2年。在短暂的夏季,雌体仅产1窝后代(Buck and Barnes, 1999)。雌雄个体的繁殖活动具有很高的同步性,繁殖活动集中在复苏后5月份的2~3周内,期间,雄体争夺配偶的竞争异常激烈。雄体在繁殖期的生理特征表现为:具非常高的游离皮质醇水平,HPA轴的负反馈功能基本保持完好,注射外源性ACTH能导致个体分泌大量皮质醇,同时,增加睾酮分泌,但免疫能力被抑制(Boonstra, 2005)。

上述结果表明, 终生一胎或部分终生一胎动物具有与其繁殖对策相适应的应激反应模式。虽然, 在此类动物中, 由于雄体在繁殖期的慢性应激而最终导致其死亡, 但高水平的糖皮质激素更有利于雄体在唯一或较短的繁殖时间内争夺有限资源, 以获取更多繁衍后代的机会。另一方面, 如果终生多胎动物的 HPA 轴功能如同终生一胎或部分终生一胎动物一样, 繁殖期高水平的糖皮质激素导致个体在繁殖结束后大量死亡, 那么, 它们在多次繁殖机会中仅能参加一次繁殖, 由此, 造成的繁殖机会丧失代价就远远大于其当前实现的繁殖利益。因此, 应激反应适应性特征的关键在于利益与应激代价之间的权衡。当获取的利益大于代价时, 这种应激反应就是对环境的一种适应。因而, 在不同繁殖对策动物中, 繁殖期 HPA 轴功能的不同变化是对繁殖成功最大化的一种生理适应, 而该生理适应必然是自然选择的产物。

#### 4 个体对环境应激源的反应类型及其适应性

目前大量的研究发现, 动物对环境应激源有不同的应对对策 (Bohus *et al.*, 1987; Blokhuis and Metz, 1992)。Henry 和 Stephens (1977) 基于动物和人的应激反应, 划分出两种应激反应类型: 主动反应 (active response) 和保守 - 退缩反应 (conservation-withdrawal response)。前者主要表现为领域性攻击行为, 后者表现为凝滞不动和较低的攻击性。由于攻击性强的个体很容易受刚性行为的驱使而形成定型行为, 而弱攻击行为个体对环境的变化更为敏感, 其行为更具弹性和灵敏性 (Benus, 1990), 因而, 为明确表达动物行为受环境指令性的影响程度, Koolhaasa (1999) 将主动性反应定义为自动应对 (proactive coping) 类型, 而将保守 - 退缩反应定义为反应应对 (reactive coping) 类型。

不同应对类型个体有其相应的应激反应及神经内分泌学基础。自动应对类型个体在面对环境应激源时, 采取战斗 - 逃避对策, 其糖皮质激素和 5 - 羟色胺 (5-HT) 神经递质水平以及副交感活性相对较低, 而性激素水平及交感神经活性相对较高, 心率较快、支气管扩张、消化过程受到影响 (Koolhaasa, 1999), 增加了患高血压及心律失常疾病的风险, 可导致个体的猝死 (De Boer *et al.*, 1990)。由于其交感神经的活性较高, 而 HPA 轴的活性较低, 自动应对类型个体的 Th1 细胞介导的细胞免疫占优势, 有较强的抗病毒和细菌等微生物感

染的能力, 但易引发自身免疫病、非典型抑郁症和慢性疲劳 (Bolhuis *et al.*, 2003)。而反应应对类型个体采取不动 - 隐藏 (freeze-hide) 对策以消除和减缓恶劣环境的威胁。动物采取不动行为时, 它们不易被捕食者发现和攻击, 如果被捕获, 则有可能由于紧张不动而使捕食者对其失去兴趣而放弃。此类型个体有相对较高的 HPA 轴活性、糖皮质激素及 5-HT 水平, 而且具有更好地察觉捕食者的能力 (Koolhaasa, 1999), 但此类个体增加了患焦虑症的风险 (De Boer *et al.*, 1990; Korte *et al.*, 1992)。此外, 焦虑情绪可刺激食物的摄取, 使腹部脂肪堆积。脂肪堆积在严酷环境中有利于存活, 但是, 如果得不到利用, 就会增加患糖尿病 II、高血压和心血管病的风险 (Lieberman, 2003)。由于此类个体对新环境具有较高的探究行为, 增大了感染寄生虫的机率, 因而, Th2 细胞介导的体液免疫占优势, 虽然, 这有利于抗寄生虫感染, 但也增大了感染病毒和细菌等微生物的风险 (Elenkov *et al.*, 1999; Bolhuis *et al.*, 2003)。

个体对环境应激源的不同应对类型不仅存在于驯养及实验动物和家畜中 (Hopster, 1998; Blokhuis and Metz, 1992), 而且还存在于野生动物 (Suomi, 1991)。对野生动物的研究表明, 反应应对类型个体更适应于变化的环境, 而自动应对类型个体更适应于稳定的环境 (Koolhaasa, 1999)。因而, 在种群密度较高且食物资源稳定和丰富的情况下, 主动应对类型个体可能有较高的适合度, 相反, 由于反应应对类型个体对环境的探究能力强, 且其行为更具弹性, 在低密度和食物较匮乏的情形下可具有相对更大的适合度。但不同应对类型个体有其患特定疾病的风险。就此而言, 自然界中, 似乎没有任何一种表型具有对环境的绝对适应, 换言之, 适应是相对的, 同时, 适应也是多向性的。也许正是如此, 在进化过程中, 自然选择保留了具有不同表型特征的个体。这也就是为什么自然界中存在对应激环境有不同应对类型个体的进化原因之一。可以设想, 假定某物种的所有个体对其栖息环境具有高度一致的适应性, 如果环境条件突然发生较大的改变, 而个体原有高度特化的适应对策无法有效应对环境变化时, 其结局则是该物种面临灭绝之虞, 反之, 则总能有一些个体因表型的变异而得以存活并繁殖。因此, 变异是自然选择的材料, 而自然选择也可促使遗传的多样性, 而基因或表型特征及适应的多样性则可保证物种的一脉亲承, 这也

正是有性繁殖的生物学意义所在，以及仅依靠克隆技术无法使濒危动物免除灭绝的基本原因。另一方面，从行为生态学的博弈论分析，当个体争夺有限资源时，任何单一对策都不会稳定的获得相对最大的利益，只有不同对策的个体在种群中保持一个稳定的比例时，各方的利益才能均衡，也即进化稳定策略（Evolutionary Stable Strategy, ESS）（Smith, 1982），正如著名的鹰-鸽对策一样，个体不同的适应对策可使种群内个体间得以和谐共存，种群得以持续发展。

## 5 展望

自 1859 年达尔文发表《物种起源》以来，迄今已有 150 年的历史，其进化思想的核心——自然选择理论，已成为构筑当前进化生物学、生态学及行为生态学理论的基石。生理多样性是动物生理特征的变化，也是对环境的一种适应。自然选择是一切适应性进化的机制。如果说，基因是自然选择的对象，而生理特征是受与此相关的基因的表达和调控，那么，自然选择必然通过对基因的作用而使生理特征呈现多样化，即生理多样性也受自然选择的作用。达尔文在《物种起源》中曾明确指出：“自然可以作用到每一内部器官、每一体质的细微差异及整个生命机制”（中译本，北京大学出版，2005）。因此，从进化的角度，采用整合生物学思想，从生理、生态、行为等方面探讨动物应激反应的适应性，对理解不同环境个体生活史特征的适应性及在种群波动的作用将具有重要的理论意义。

## 参考文献：

- Bamberger C M, Schulte H M, Chrousos G P. 1996. Molecular determinants of glucocorticoid receptor function and tissue sensitivity to glucocorticoids. *Endocrine Rev*, **17**: 245 - 261.
- Benus R F, Den Daas S, Koolhaas J M, Van Oortmerssen G A. 1990. Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour*, **112**: 176 - 93.
- Bian J, Wu Y, Liu J. 2005. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*). *J Mammal*, **86**: 953 - 960.
- Bian J H, Wu Y, Zhou K K. 2008. Effects of population density on demography and individual corticosterone level during breeding period in root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica Sinica*, **28** (2): 135 - 143. (in Chinese)
- Blokhuis H J, Metz J H M. 1992. Integration of animal welfare into housing systems for laying hens. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, **40**: 327 - 37.
- Bohus B, Benus R F, Fokkema D S, Koolhaas J M, Nyakas C, Van Oortmerssen G A, Prins A J A, De Ruiter A J H, Scheurink A J W, Steffens A B. 1987. Neuroendocrine states and behavioral and physiological stress responses. In: De Kloet E R, Wiegant V M, De Wied D eds. *Progress in Brain Research*. Amsterdam: Elsevier, 57 - 70.
- Bolhuis J E, Parmentier H K, Schouten W G, Schrama J W, Wiegant V M. 2003. Effects of housing and individual coping characteristics on immune responses of pigs. *Physiol Behav*, **79**: 289 - 96.
- Boonstra R, Boag P T. 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 339 - 352.
- Boonstra R, Hik D, Singleton G R, Tinnikov A. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, **79**: 371 - 394.
- Boonstra R. 2005. Equipped for life: The adaptive role of the stress axis in male mammals. *Journal of Mammalogy*, **86**: 236 - 247.
- Bradley A J. 1987. Stress and mortality in the red-tailed phascogale *Phascogale calura* (Marsupialia: Dasyuridae). *General and Comparative Endocrinology*, **67**: 85 - 100.
- Bradley A J. 1997. Reproduction and life history in the red-tailed phascogale, *Phascogale calura* (Marsupialia: Dasyuridae). *Journal of Zoology (London)*, **241**: 739 - 755.
- Bradley A J. 2003. Stress, hormones, and mortality in small carnivorous marsupials. Pp. 250 - 263 in *Predators with pouches: the 244 Journal of Mammalogy*, Vol. 86, No. 2 biology of carnivorous marsupials (Jones M, Dickman C, Archer M eds.). CSIRO Press, Sydney, Australia.
- Buck C L, Bames B M. 1999. Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **80**: 430 - 442.
- Creel S, Fox J E, Hardy A, Sands J, Garrott B, Peterson R O. 2002. Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conservation Biology*, **16**: 809 - 814.
- Creel S. 2005. Dominance, aggression and glucocorticoid levels in social carnivores. *Journal of Mammalogy*, **86**: 255 - 264.
- De Boer S F, Slangen J L, Van der Gugten J. 1990. Plasma catecholamine and corticosterone levels during active and passive shock-prod avoidance behavior in rats: effects of chlordiazepoxide. *Physiol Behav*, **47**: 1089 - 98.
- De Souza E B. 1995. Corticotropin-releasing factor receptors: Physiology, pharmacology, biochemistry and role in central nervous system and immune disorders. *Psychoneuroendocrinology*, **20**: 789 - 819.
- Elenkov I J, Chrousos G P. 1999. Stress hormones, Th1/Th2 patterns, Pro/Anti-inflammatory cytokines and susceptibility to disease. *Trends Endocrinol Metab*, **10**: 359 - 68.
- Hansen T, Boonstra R. 2000. The best in all possible worlds? A quantitative genetic study of geographic variation in *Microtus pennsylvanicus*. *Oikos*, **89**: 81 - 94.
- Hodges K E, Krebs C J, Hik D S, Stefan C I, Gillis E A, Doyle C E. 2001. Snowshoe hare demography. In: Krebs C J, Boutin S, Boonstra R eds. *Ecosystem dynamics of the boreal forest: the Kluane Project*. New York: Oxford University Press, 141 - 178.

- Johnson E O, Kamilaris T C, Chrousos G P, Gold P W. 1992. Mechanisms of stress: A dynamic overview of hormonal and behavioral homeostasis. *Neurosci Biobehav Rev*, **16**: 115 - 130.
- Kenagy G J, Place N J. 2000. Seasonal changes in plasma glucocorticosteroids of free-living female yellow-pine chipmunks: effects of reproduction and capture and handling. *General and Comparative Endocrinology*, **117**: 189 - 199.
- Koolhaasa J M. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **23**: 925 - 935.
- Korte S M, Buwalda B, Bouws G A H, Koolhaas J M, Maes F W, Bohus B. 1992. Conditioned neuroendocrine and cardiovascular stress responsiveness accompanying behavioral passivity and activity in aged and in young rats. *Physiol Behav*, **51**: 815 - 22.
- Lieberman L S. 2003. Dietary, evolutionary, and modernizing influences on the prevalence of type 2 diabetes. *Annu Rev Nutr*, **23**: 345 - 77.
- Henry J, Stephens M. 1997. Stress, Health and the social environment: a sociobiological approach. Berlin: Springer.
- Hopster H. 1998. Coping strategies in dairy cows. Thesis, Agricultural University, Wageningen.
- Moberg G P, Mench J A. 2005. 动物应激生物学 - 动物福利的本质和基本原理. 卢庆萍, 张宏福译. 北京: 中国农业出版社.
- Mountjoy K G, Robbins L S, Motrud M T, Cone R D. 1992. The cloning of a family of genes that encode the melanocortin receptors. *Science*, **257**: 1248 - 1251.
- Romero L M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **19**: 249 - 255.
- Selye H A. 1936. Syndrome produced by diverse noxious agents. *Nature*, **138**: 32.
- Smith M J. 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge: Cambridge University.
- Suomi S J. 1991. Uptight and laid-back monkeys: individual differences in the response to social challenges. In: Brauth S E, Hall W S, Dooling R J eds. Plasticity of Development, Cambridge, MA: MIT Press, 27 - 56.
- Teskey-Gerstl A, Bamberg E, Steineck T, Palme R. 2000. Excretion of corticosteroids in urine and faeces of hares (*Lepus europaeus*). *Journal of Comparative Physiology, B. Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, **170**: 163 - 168.
- Vale W, Spiess J, Rivier C, Rivier J. 1981. Characterization of a 41 residual ovine hypothalamic peptide that stimulates the secretion of corticotropin and  $\beta$ -endorphin. *Science*, **213**: 1394 - 1397.
- Von Holst D. 1998. The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Advances in the Study of Behavior*, **27**: 1 - 131.
- Wasser S K, Hunt K E, Brown J L, Cooper K, Crockett C M, Bechert U, Millsaugh J J, Larson S, Monfort S L. 2000. A generalized fecal glucocorticoid assay for use in a diverse array of nondomestic mammalian and avian species. *General and Comparative Endocrinology*, **120**: 260 - 275.
- 边疆晖, 吴雁, 周抗抗. 2008. 繁殖期根田鼠种群密度对其种群统计参数及个体皮质酮水平的作用. *兽类学报*, **28** (2): 135 - 143.
- 达尔文. 1859. 物种起源 (中译本), 舒干德等译, 北京: 北京大学出版社, 2005.