

# 兽类在冰期的一种生存对策 ——贝格曼法则新解\*

邓 涛 薛祥煦

(西北大学地质系, 新生代地质与环境研究所, 西安, 710069)

## 摘 要

第四纪冰期的严酷气候条件对兽类是一个巨大的考验, 最重要的影响因素来自低温和低辐射, 因为温度和光照对兽类的生殖能力有很大的影响。为了在冰期恶劣的条件下保持种群的稳定, 有一部分兽类会选择南迁, 而继续留在北方的动物将采取一种新的生存对策, 体型变大就是这种对策的表现, 这就是所谓的贝格曼法则。本文认为, 体型变大的兽类相应地具有较长的寿命, 气候总是在任何时间尺度上都存在着波动, 兽类采取这种对策的机制就是延长等待时间, 以便利用气候波动中出现的适宜繁殖期, 使种群得以延续。

关键词 兽类; 冰期; 生存对策; 贝格曼法则

新生代以来的全球降温事件, 尤其是第四纪冰期的出现总是引起一系列哺乳动物群的更替。Vrab (1985) 认为, 生物进化事件即是环境变迁 (主要是全球性温度变化) 的直接函数。徐钦琦 (1990, 1992) 的研究也认为中国北方晚新生代以来的哺乳动物进化事件是与气候变迁紧密联系在一起。气候变化如何作用于兽类机体并引起相应的变化? 兽类在冰期严寒的气候中如何采取相应的生存对策? 前人的观察已经发现在冰期的兽类具有体型变大的趋势, 而现代生活在寒冷地带的动物也具有比温暖地带的相同种类更大的体型, 这就是所谓的“贝格曼法则”, 原来对此法则的解释认为身体变大可以减少热量的散失, 从而增加了生存的机会。但本文试图以兽类生殖机能对环境因素变化的响应为基础, 来探讨它们在冰期中采取何种生存对策及其机制。

## 温度对兽类生殖能力的影响

大多数温带动物都具有明显的季节性繁殖活动, 在自然环境下, 兽类的繁殖期与众多的环境因素有关, 但温度是其中一个非常重要的因素, 温度对兽类的繁殖活动有着制约作用。环境温度升高, 能明显地促进某些动物睾丸及附属性器官的发育 (Nelson 等, 1989; Pevet 等, 1989)。

吴德林 (1994) 研究了哀牢山中华姬鼠 (*Apodemus draco*) 的繁殖, 该地的中华姬鼠全年皆有繁殖, 但繁殖盛期在8~ 10月, 繁殖低潮在冬季或春季, 这显然与温度有很密切的关系。不但如此, 经研究, 中华姬鼠的种群繁殖强度也存在年间变异, 如1983年冬季气温比1984年冬季气温平均每月低1.4, 其中12月份二者温差竟达到2.2, 加之, 1983

\* 本文于1996年9月12日收到, 1997年7月15日收到修改稿

年12月降过一次大雪，林内雪覆盖约一星期之久，该年冬季雄鼠体大但未达到性成熟的个体数为1984年同期的3.67倍，雌性为2.0倍，表明上述两个温度有显著差异的冬季对种群繁殖有明显的影响。平原地区也有同样的观察结果，王勇等（1994）对洞庭平原的黑线姬鼠（*Apodemus agrarius*）繁殖习性的研究显示，1986年和1988年两个冬季（12月至翌年2月），黑线姬鼠种群停止繁殖，分别捕获的120只和73只雌鼠无一怀孕，1987年冬季仅捕获1只怀孕鼠，而1989年冬季（12月中旬）的雌鼠怀孕率竟高达31.6%，至1990年1~2月份仍有部分孕鼠。从气候方面分析，1989年12月份的平均气温比同期多年平均值高0.3℃，可见洞庭平原的黑线姬鼠冬季繁殖能力虽然降低，但并非全部休止，若遇暖冬仍能有一部分个体怀孕。0.3℃的差值也显示出兽类的繁殖能力对温度的反应是非常敏感的。丁平等（1994）的研究表明，月最低气温和月平均气温在冬季与黑线姬鼠的种群密度存在显著性相关。

第四纪冰期的降温幅度相当大，必然强烈地影响着兽类的生殖机能。在这种情况下，兽类为逃避低温对种群急剧下降的影响，必然将向南迁移寻找温暖地带，但南迁的并非是所有动物，继续留在北方原活动区的动物群将采取一种新的对策来抵抗寒冷带来的负面影响。

## 辐射对兽类生殖能力的影响

春天繁殖的兽类，光能促进其生殖腺机能活跃。光通过动物的眼和脑影响脑下垂体的机能，刺激其前叶分泌生殖腺激素，使生殖腺活跃起来，从而促进雄性产生精子，加快雌性的卵细胞成熟和排卵（华东师范大学等，1981）。

实验证明，增长光照对兽类的生殖腺活动有明显的影响。例如，对高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）所作的人工试验表明，长光照组睾丸及附属性腺的重量和血浆睾酮水平均明显高于自然光照组（ $P < 0.05$ ）和短光照组（ $P < 0.01$ ）（李子巍等，1994）。根据柯尔（1964）的研究，人们在实验室里利用增强光照的办法促使动物在任何季节发情是可能的。廖炎发等（1986）在进行雪豹（*Panthera uncia*）的人工饲养时，就据此采用人工补照，每天定时对雪豹照射红外灯和紫外灯，效果显著。

紫貂（*Martes zibellina*）是栖息在高纬度地区的亚寒带针叶林和温带针阔混交林带的动物，研究表明，当降低紫貂生存环境的光照强度时，松果体对下丘脑—脑垂体—卵巢系统起抑制作用，而提高光照强度可以降低松果体的亢进性腺活动，使下丘脑释放促黄体释放激素的组织解除抑制，从而刺激脑垂体促性腺激素的分泌功能。因此，光照的年度变化影响着紫貂雌性血液和尿中促黄体激素（LH）和促卵泡激素（FSH）含量的年变化，尤其是光因素中的紫外辐射量的变化对促性腺激素的分泌产生明显影响。一些野外观察和人工试验很能说明问题，根据对3岁以上繁殖正常的紫貂雌性血液和尿中LH和FSH年周期变化的测定，并同北纬60°~65°地带天然紫外光辐射年变化进行对照分析，结果表明，促性腺激素水平的高低正好与天然紫外辐射量水平的高低相吻合。而人工饲养的试验也表明，补充紫外照射可以促进笼养紫貂较早地达到性成熟，补充紫外照射的试验兽空怀率和仔兽死亡率都低于对照组，仔兽成活率高于对照组（马文忠，1985）。

第四纪冰期的太阳辐射同样发生着明显的变化，显然这也同样是一个影响兽类生殖能力及其种群兴衰的重要因素，它们中继续生存在北方的成员必然也要采取新的生存对策。

## 第四纪冰期的温度和辐射条件

在第四纪的中、晚更新世共发生了8次完整的冰川旋回,每个旋回的前半部分被称为温暖期,相当于深海氧同位素的第5、7、9、11、13、15、17、19等阶段,而后半部分则为寒冷期,相当于深海氧同位素的第2~4、6、8、10、12、14、16、18等阶段(徐钦琦,1983)。在这些冰期中,气候平均冷却了10~15℃,而冬季和夏季之间的入射阳光量改变约10%左右(阿利格里等,1995)。

在兽类生活的大陆地区,以中纬度为例,冰期内的降温幅度是比较大的。在未次冰期的盛期,欧洲一些地区的夏季平均温度比现今要低14℃左右(Emiliani,1961)。在中国,根据植物群的特点推断,华东的中纬度地区冰期中的气温比现在低7~15℃,其中,长江三角洲年平均气温比现在低13℃左右,淮北平原年平均气温比现在低9~13℃,河北平原东部比现在低7℃左右(杨怀仁等,1985)。

温度和辐射量在冰期的下降并非两个独立的过程,而是有密切的因果关系。近年来,天文学家根据地球轨道三要素的自然变化计算了过去73万年内的全球各地冬季所获得的太阳辐射量的相应变化(Vernekar,1972;Berger,1978),徐钦琦(1992)在此基础上,分别计算了每个氧同位素阶段北半球冬、夏半年所获得的平均太阳辐射量。这些定量计算的结果表明,尽管地球的气候系统是一个非常复杂的巨系统,但全球气温的高低却与平均冬半年太阳辐射量值的大小呈现出简单的正相关。根据计算,在第四纪的深海氧同位素阶段中,代表冰期寒冷气候的偶数阶段的冬半年太阳辐射量平均值(以每日每平方米计算)为 $1.925 \times 10^5 \text{ J/m}^2 \cdot \text{d}$ ,最低值为第16阶段的 $1.921 \times 10^5 \text{ J/m}^2 \cdot \text{d}$ ;而代表间冰期温暖气候的奇数阶段的冬半年太阳辐射量平均值为 $1.934 \times 10^5 \text{ J/m}^2 \cdot \text{d}$ ,最高值为第17阶段的 $1.939 \times 10^5 \text{ J/m}^2 \cdot \text{d}$ 。冰期和间冰期之间冬半年所接受的太阳辐射量每日每平方米相差900 J,最低值和最高值之间更相差了1800 J。由于太阳辐射量的改变,太阳辐射中对生物有巨大影响的可见光、红外线和紫外线也随之发生变化。

## 兽类在冰期的生存对策

为了在冰期的严寒和低辐射条件下继续生存,前已述及,兽类所能采取的对策之一是向南迁移,这一点是显而易见同时也能在实际中观察得到。但是,兽类要向南迁移首先遇到的问题就是温暖地带的生境已被原有的动物群占据,因此,竞争是不可避免而且一部分侵入种类也会面临失败。而在北方的原居住地,尽管气候条件已发生很大变化,但竞争却相对减弱,因此,兽类中的一部分会留在原地,并采取相应的生存对策。

在新生代的生物事件中的一个明显现象就是,小型动物常常演替为大型动物,而演替的时期正是温度转寒或进入冰期的时候,这种不同物种在时间序列上的对比可以看作贝格曼法则的推广(周明镇,1963)。相当于深海氧同位素第22阶段是更新世的一个剧烈降温期,在阿尔卑斯地区被称为贡兹冰期(Gunz),在荷兰被称为Menapian,在日本叫做Gokenya age,在意大利叫做Cassian,在中国与之对应的是一大批具南方色彩的种类退出北方地区,如大熊猫(*Ailuropoda*)、猎豹(*Sivapanthera*)、剑齿象(*Stegodon*)、獬(*Tapirus*)、巨獬(*Megatapirus*)、爪兽(*Nestoritherium*)、毛冠鹿(*Elaphodus*)、鬣羚(*Capricornis*)等(徐钦琦,1989)。与此事件相对应,据Azzaroli(1983)的研究,在欧

洲, 广布各地的小型野牛 (如 *Lepitobos*) 绝灭了, 取而代之的是各种大型的牛类, 如 *Bos primigenius*, *Bison schoetensacki*, *Ovibos*, *Bubalus* 等。这种小型动物演替为大型动物的方式并非个别现象, 如犀牛类的 *Dicerorhinus etruscus* 演替为 *D. hanitoechus*; 真马类的 *Equus stenorhis* 进化为 *E. sussenbornensis*; 狼类的 *Cervalces gallicus* 个体增大后演变成 *C. latifrons*; 熊类的 *Ursus etruscus* 转变为 *U. deningeri*, 最后变成为 *U. spelaeus*。在中国北方这个过程同样存在, 这次降温事件之前, 公王岭动物群中存在着小型的牛类 *Lepitobos*, 小型的大角鹿 *Megaceros komu anglinensis*, 小型的熊类 *Ursus cf. etruscus*, 但是在这次事件之后, 上述3种小型动物则分别被大型动物, 如德氏水牛 (*Bubalus teilhardi*)、肿骨鹿 (*Megaceros pachyosteus*)、棕熊 (*Ursus arctos*) 等所替代了 (徐钦琦, 1989)。

实际上, 在现代生物中也可以观察到类似的现象, 同类的恒温动物, 在较寒冷地区的个体要比温暖地区的个体大。例如, 我国的东北虎 (*Panthera tigris amurensis*) 比华南虎 (*P. t. amoyensis*) 大, 北方的野猪 (*Sus scrofa raddenana*) 比南方的野猪 (*S. s. chirodonta*) 大, 华北的赤狐 (*Vulpes vulpes tschiliensis*) 比华南的赤狐 (*V. v. hoole*) 大, 东北的雪兔 (*Lepus timidus*) 和华北草兔 (*Lepus capensis*) 都比华南兔 (*Lepus sinensis*) 大 (表1)。同一种动物由南向北的连续变化也反映出同样的规律 (表2)。这就是贝格曼法则 (Bergmann's Law)。

表1 中国南北方几种兽类头骨长度的比较 (据华东师范大学等, 1981)

Table 1 Comparison to the skull lengths of several mammalian species from southern and northern China

种类 (北方) Species (North)	颅骨长 (mm) Length of Skull	种类 (南方) Species (South)	颅骨长 (mm) Length of Skull
东北虎 <i>Panthera tigris amurensis</i>	331~ 345	华南虎 <i>Panthera tigris amoyensis</i>	273~ 318
华北赤狐 <i>Vulpes vulpes tschiliensis</i>	148~ 160	华南赤狐 <i>Vulpes vulpes hoole</i>	127~ 140
东北野猪 <i>Sus scrofa raddenana</i>	400~ 472	华南野猪 <i>Sus scrofa chirodonta</i>	295~ 354
雪兔 <i>Lepus timidus</i>	95~ 97	华南兔 <i>Lepus sinensis</i>	67~ 86
华北草兔 <i>Lepus capensis</i>	85~ 89		

表2 欧洲野猪和北美花鼠的体型变化 (据周明镇, 1963)

Table 2 Size variation of European *Sus scrofa* and North American *Geomys bursaris*

欧洲野猪 <i>Sus scrofa</i>	颅骨长 (mm) Length of Skull	北美花鼠 <i>Geomys bursaris</i>	身体长 (mm) Length of Body
西班牙南部 Southern Spain	324	40 只 以南 South of 40 只	256
西班牙北部 Northern Spain	352	40~ 46 只	284
法国西部和德国 Western France and Germany	395	46 只 以北 North of 46 只	296
白俄罗斯 Byelorussia	465		
东西伯利亚 East Siberia	560		

原来对贝格曼法则的解释只是着重于热量散失方面的考虑, Bergmann (1847) 的原始定义即 “在相等的环境条件下, 一切恒温动物身体上每单位表面积散发相当的热

量”；在大气温度和内部体温等相同的情况下，身体大的恒温动物（兽类及鸟类），其单位体积相应地具有较小的体表面积和散热面，所以在寒冷的环境中，身体大的动物个体，体热的散失量较小（周明镇，1963）。但是，从实际效果看，对于同一种动物来说，身体增大的结果必然导致体表面积增大，实际上是增大了绝对的散热量。而且，身体增大必然需要增加食物量，而在寒冷的条件下觅食更加困难，需要花费更长的觅食路径和时间，由此而损失的热量必然更多。所以，用减少相对热量消耗来解释贝格曼法则则是存在矛盾的。

关于哺乳动物体型增大的问题，Deperet (1907) 曾提出：“在每一个古生物的小的分支中，都是从小的体型开始，以后体型逐渐增大，最后达到最大的体型”。裴文中 (1965) 对此进行了修订，认为“达到最大体型之后，体型又缩小，在体型缩小的阶段中，这一分支绝灭了”。MacFadden (1986) 根据对马科进代系列的研究认为所谓体型从小到大的过程并非是渐进的，而是时快时慢，有时甚至停滞。裴文中认为体重的增大和缩小主要原因是食物丰富的原因，与温度条件无关，但是，从化石和现代动物中都可以发现，食物量相对较少的寒冷时期或寒冷地带都明显存在大型动物，因此食物量并非体型增大或减小的主要原因。

那么，体型变大的对策意味着什么呢？根据研究，兽类的死亡率与体重有关，体重越大，死亡率越小。张知彬 (1994) 研究得出陆生兽类的死亡率与体重的回归模型为：

$$D_t = 0.695 - 0.0973 \ln W_t \quad (r^2 = 0.865, P < 0.001)$$

$$D_h = 0.732 - 0.1000 \ln W_h \quad (r^2 = 0.891, P < 0.001)$$

$$D_c = 0.619 - 0.0908 \ln W_c \quad (r^2 = 0.869, P < 0.001)$$

其中， $D_t$ 、 $D_h$  和  $D_c$  分别为陆生兽类、食植兽类和肉食兽类的年均死亡率， $W_t$ 、 $W_h$  和  $W_c$  则分别是它们的体重 (kg)。研究结果发现，陆生兽类的体重决定了年均死亡率 86% 以上的变异。

从前面的论述中我们已经知道，低温和低辐射会影响兽类的生殖机能，必然导致种群数量的下降。体型变大延长了动物的寿命，这一生存对策对种群延续的贡献是什么呢？

地球上的气候从任何时间尺度来看都并非是固定不变的，相反，却总是存在着不同强度的波动，这在第四纪寒冷的冰期中也不例外。为了充分利用气候在适宜的时间尺度内的波动，具体地说，例如年间波动，兽类将设法使种群中各个个体的生命周期得以延长，在年间波动中出现的相对较温暖和辐射量相对较强的年份内进行繁殖活动，使种群得以继续保持繁荣。当然，这实际上是一种在自然环境中被动选择的结果，也就是说，兽类必须有更长的等待时间，以等待在年间波动中出现的适宜繁殖期，即等待对繁殖活动有利的温度升高和辐射加强的有限时段。

兽类个体在体型变大中所承受的额外热量散失、增加食物量而带来的额外觅食体能消耗，从表面上看，对兽类个体是不利的，只是对种群繁荣和延续的一种贡献，是利他行为。但从本质上来说，种群的繁荣和延续使得某个特定兽类它们共同的基因得以保存和传递下去，因而实际上也是一种利己行为。这就是兽类在冰期或寒冷地带采取体型变大这种策略的机制，这样也很好解决了贝格曼法则原有解释中的矛盾之处。

## 参 考 文 献

- 丁平, 鲍毅新, 诸葛阳 1994 萧山围垦农区小型兽类种群动态的研究 兽类学报, 14 (1): 35~ 42
- 马文忠 1985 介绍调节笼养紫貂繁殖机能的方法 野生动物, (5): 25~ 28
- 王勇, 陈安国, 郭聪, 李世斌 1994 洞庭平原黑线姬鼠繁殖习性研究 兽类学报, 14 (2): 138~ 146
- 华东师范大学等编著 1981. 动物生态学 北京: 高等教育出版社, 14~ 93
- 阿利格里 C J, 斯耐德尔 S H 著 (肖仲洋译). 1995 地球的演化 科学, (2): 23~ 31.
- 李子巍, 杜继曾, 孙儒泳 1994 高原鼠兔季节性繁殖中的神经内分泌调控 II. 不同光制对生殖恢复期的影响 兽类学报, 14 (2): 154~ 159
- 吴德林 1994 哀牢山中华姬鼠的繁殖 兽类学报, 14 (1): 71~ 72
- 杨怀仁, 徐馨 1985 中国第四纪古气候与古环境 见: 杨怀仁主编 第四纪冰川与第四纪地质论文集 (第二集). 北京: 地质出版社, 89~ 103
- 张知彬 1994 兽类的死亡率 动物学报, 40 (2): 137~ 142
- 周明镇 1963 哺乳类化石与更新世气候 古脊椎动物与古人类, 7 (4): 362~ 367.
- 柯尔 H H, 卡普斯 P T 著 (中国畜牧兽医学学会译). 1964 家畜的繁殖 上海: 上海科学技术出版社, 213~ 233
- 徐钦琦 1983 天文辐射量的变化与气候变迁 古脊椎动物与古人类, 21 (2): 144~ 150
- 徐钦琦 1989 华北晚新生代哺乳动物的进化事件及其与欧美的对比 古脊椎动物学报, 27 (2): 117~ 127.
- 徐钦琦 1990 关于华北第四纪哺乳动物群的突变和气候突变的相关性问题 古脊椎动物学报, 28 (4): 312~ 320
- 徐钦琦 1992 中更新世以来兽类地理分布的变化及其天文学气候学的解释 古脊椎动物学报, 30 (3): 233~ 241.
- 廖炎发, 罗焕文, 刘德宁, 许树仁, 袁秉奎 1986 雪豹饲养与繁殖的初步研究 兽类学报, 6 (2): 94~ 100
- 裴文中 1965 关于第四纪哺乳动物体型增大和缩小的问题的初步讨论 古脊椎动物与古人类, 9 (1): 37~ 46
- Azzaroli A. 1983 Quaternary mammals and the "end-Villafranchian" dispersal event—a turning point in the history of Eurasia *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 44: 117~ 139.
- Berger A L. 1978 Long-term variations of caloric insolation resulting from the earth's orbital elements *Quat Res*, 9: 139~ 167.
- Bergmann C. 1847. Ueber die Verhältnisse der Wämeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse *Gottinger Studien*, 2: 595 ~ 708.
- Deperet C. 1907. Les Transformations du Monde animal Paris: Flammarion, 199~ 210
- Emilian C. 1961. Cenozoic climatic changes as indicated by the stratigraphy and chronology of deep-sea cores of *Globigerina* ooze facies *Ann NY Acad Sci*, 95: 521~ 536
- MacFadden B J. 1986 Fossil horses from "Eohippus" (*Hyracotherium*) to *Equus*: scaling, Cope's Law, and the evolution of body size *Paleobiology*, 12: 355~ 369.
- Nelson R J, Frank D, Smale L et al 1989. Photoperiod and temperature affect reproductive and nonreproductive functions in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Biol Reprod*, 40: 481~ 485.
- Pevet P, Vivien-Roels B, Masson-Pevet M. 1989. Low temperature in the golden hamster accelerates the gonadal atrophy induced by short photoperiod but does not affect the daily pattern of melatonin secretion. *J Neural Transm*, 76: 119~ 128
- Vernekar A D. 1972 Long-period global variations of incoming solar radiation. *Meteorol Monogr*, 12: 1~ 10
- Vrba E S. 1985. Ecological and adaptive changes associated with early hominid evolution. In: Delson E, editor. *Ancestors: the Hard Evidence*. New York: Alan R Liss Inc, 63~ 71.

# AN EXISTING COUNTERMEASURE OF MAMMALS IN GLACIAL PERIODS—A NEW EXPLANATION TO THE BERGMANN SLAW

DENG Tao XU E Xiangxu

*(Department of Geology, Northwest University, Xi'an, 710069)*

## Abstract

Harsh climatic conditions in the Quaternary glacial periods are severe tests to mammals. The most influential factors are low temperature and radiation, because they tremendously affect reproductive abilities of mammals. In order to maintain stabilities of populations in harsh glacial conditions, some mammals would choose to migrate to south, meanwhile, other mammals would choose to stay in north and adopt a new existing countermeasure. The increase of mammals' sizes is the expression of this countermeasure, which is the Bergmann's Law. The authors think that the mechanism, which mammals increase their sizes, is not for decreasing their heat loss. The larger a mammal's size is, the longer its life is. Climate always has fluctuation in any time scales. Therefore, the mechanism, which mammals increase their sizes, is for prolonging their waiting time so that they fully utilize suitable reproductive stages in climatic fluctuation and continue their populations.

**Key words** Mammal; Glacial period; Existing countermeasure; Bergmann's Law