

# 談台灣黑熊神奇的繁殖機能

楊吉宗

## 前言

台灣黑熊 (*Ursus thibetanus formosanus*) 屬亞洲黑熊的亞種，分布於海拔 1,000~3,000m 之高山森林地區，由於地形地勢複雜、植被豐富及野外數量不多，熊隻生性機警又兇猛，近距離觀察其生態習性有其困難。因此，欲知台灣黑熊的繁殖過程包括發情、交配、懷孕及生產等，非經由圈養繁殖試驗難窺其究。特有生物研究保育中心於 1994 年 3 月接受了雪霸國家公園警察隊取締到的 1 隻 10.2kg 雌性小黑熊，經飼養觀察其發育情形並於 2 歲大時評估認為不適於野放，該隻熊遂於 1996 年 6 月間送到位於台中縣和平鄉烏石坑地區的特生中心低海拔試驗站。當時，筆者適在該站服務，因緣際會之下就與熊結下不解之緣。為了進行相關試驗，曾遍訪當時登記飼養有案的國內各地公、私之熊隻飼養戶，並予以商洽借用、徵求提供或暫予收容，為的是增加試驗樣本數。

自 2001 年 11 月 4 日由私人飼養戶贈送的 1 隻母熊首度有了生產的詳實紀錄，後來再歷經幾次的生產成功與失敗，累積不少資料，對黑熊的繁殖生理終於理出了一點頭緒，雖然未全然知道其機制所在，但已概知了輪廓。參考一些國外文獻，發覺台灣黑熊

特有生物研究保育中心研究員兼副主任



初生的幼熊猶如影子一般跟隨著母熊。(楊吉宗 攝)

與其他溫帶地區的黑熊或棕熊的繁殖性狀有頗多相似之處，讚嘆其神奇之餘，認為國外其他熊隻的研究資料似可作為談論台灣黑熊繁殖機能的參考，故就所知其特殊之處予以分述，供讀者分享或參考之。

## 發情與交配

台灣黑熊母熊發情時，僅偶可發現陰唇略為紅腫之外，通常在外表上無明顯的特徵，因此無法從外觀判定是否發情，但公熊可藉由其靈敏的嗅覺嗅出發情中的母熊並產生互動。在互動的過程中，是先由公熊追求母熊的求愛期，接著互動頻繁的交配期，再為公熊已無興趣的乏反應期，各期的時間約 1 週。發情期可觀察到公熊對母熊之糞尿及陰部聞嗅頻度的高峰期，就是母熊

公熊與母熊的交配行為。(楊吉宗攝)

可接受駕乘之時。公熊之所以聞嗅母熊，其原因可能就是性費洛蒙(pheromone)的關係。性費洛蒙在不同物種有其不同的專一性，同種之間才能產生吸引作用，例



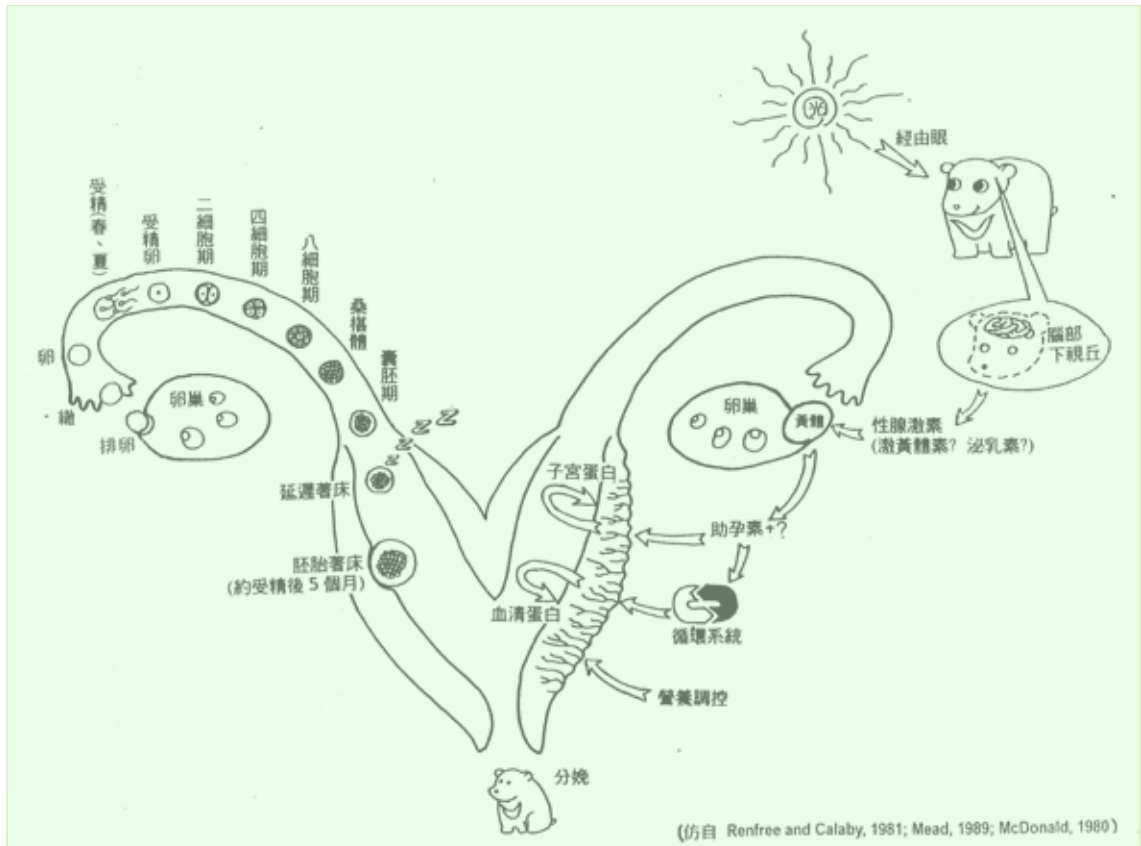
如犬類在發情期犬陰道分泌的一種短鏈脂肪酸Methyl p-hydrobezoate (Goodwin *et al.*, 1979)，它就是一種只對雄性犬類有吸引作用的性費洛蒙。目前台灣黑熊尚未有人做這方面的研究，世界其他熊隻亦未見有關性費洛蒙的報告。

動物的配對大概可分為單偶制(monogamy)之一夫一妻，或多偶制(polygamy)之一夫多妻、一妻多夫及群婚。熊類是屬於多偶制的群婚方式，所謂的群婚和多夫多妻的意思相近，野外熊隻於交配期會群聚在某處，1隻公熊可與多隻母熊交配，反之母熊亦是。這種多頭公熊促成受精懷孕的機制，已有多人在野生棕熊(*U. arctos*) (Craighead *et al.*, 1994; Schenk & Kovacs, 1995)及美洲黑熊(*U. americanus*) (Kovach & Powell, 2003)的基因研究上有了相關的報告，發現1頭母



母熊於交配期並非來者不拒或屈服。(楊吉宗攝)

熊生產的同胎幼熊中有來自不同的父親。一般在一夫多妻制的情況下，公獸會相互打鬥後決定交配權的取得，在筆者的圈養繁殖試驗裡，因沒有太多的公熊可供作試驗，且平常各自分開飼養的公熊若放在一起難免會有激烈的打鬥，故僅作一公一母的配對，公熊也就沒有互相打鬥的機會，但在一對一的情況下，發現母熊並非來者不拒，公熊的體格若比母熊小，或公熊的體型雖然比較魁梧而從人的主觀上看起來沒那麼漂亮時，則該公



熊也難獲得母熊的青睞，公熊因而也難越雷池一步。此時，若公熊欲強行接近，則會發生激烈的打鬥，母熊並不屈服。這種母熊對性對象的選擇行為的標準及如何做決定的？仍存著諸多的不解之處。

### 胚胎延遲著床

台灣黑熊交配後的授精卵經分化後並沒有立即著床於子宮，經分化至囊胚期(blastocyst stage)即停滯發育，此時之滯育事實上並非完全停止發育，曾有人報告熊隻囊胚的直徑還是稍有增長(Wimsatt,1963: Renfree and Calaby,1981)。囊胚浮游於子宮中俟著床

熊隻延遲著床過程及相關因素示意圖。(楊吉宗、劉嘉顯 繪)

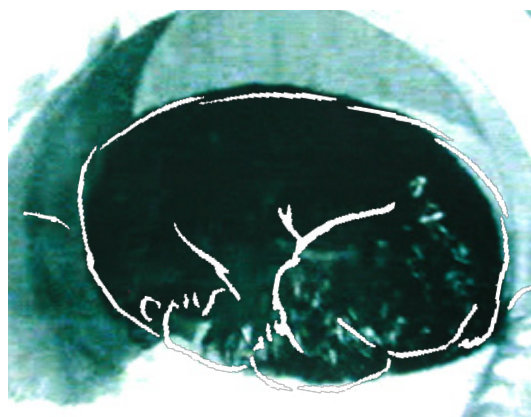
後再繼續發育，這種胚胎未立即著床的現象稱之為延遲著床(delay implantation)，又稱為胚胎滯育(embryo diapause)，此種延遲著床在現生12科的食肉目動物中包括熊科、鼬鼠科、大熊貓科、小熊猫科、海豹科、豹科及海象科共7科會發生(Mead,1989)。一般延遲著床的時間因物種而異，有數天到10個月之久不等(Rodney,1989)。筆者從檢測台灣黑熊糞便中助孕素(fecal progesterone)的變化得知，胚胎延遲著床時間約5個月，著床後再約2個月才生產，總懷孕期約7.5個月。

延遲著床是一種繁殖的特化現象，其機制並未十分清楚，目前所知的生理調節相關理論如圖所示。陽光經由動物的眼睛而感受到日照的變化，日照時間縮短是一種啓動，腦部受松果體 (pineal) 及腦下垂體 (pituitary) 的影響。松果體扮演光線效果的媒介之外，松果腺所分泌的松果腺素 (melatonin) 有其不明的機制影響延遲著床，由於黑暗的長期冬夜之下松果腺素分泌增加，有利於維持延遲著床，另松果腺素增加會抑制泌乳素 (prolactin) 的分泌而使垂體腺的功能下降，間接延遲了囊胚的著床；May and Mead (1986) 以松果腺素注射於臭鼬亦發現有助於延遲著床；腦下垂體活動降低或其分泌之性激腺素 (gonadotropin) 量少時則有利於延遲著床；卵巢的黃體分泌助孕素 (progesterone) 與著床有關，助孕素增加也是黃體功能活躍之時。若在胚胎未著床前切除卵巢，會導致囊胚死亡，其原因可能是缺乏分泌助孕素所致；子宮細胞於胚胎著床期間產生激烈的變化，囊胚加大時，子宮液增加，其總蛋白亦隨之增加，子宮蛋白及血清蛋白均可能是影響子宮環境的因素，營養亦可能影響性荷爾蒙的分泌或子宮液的組成，但沒有證據顯示子宮液內的蛋白質是恢復著床及發育的要素。子宮環境變化引起著床有幾個假設：一、養分匯入或離子進入子宮液，可能催促著床。二、子宮環境劇變可能刺激子宮特殊因子 (uterine-specific factor) 合成而促進胚胎著床。三、卵巢荷爾蒙變化可能抑制子宮液組成份的合成，而此組成液抑制或延遲胚胎著床 (Mead, 1989)。

延遲著床想必與爲了適應環境的長期演化有關，演化的一些基本假說，Mead (1989) 曾引述多人的報告，茲綜合摘述如下：

- 一、選擇最有利的出生時機，母獸孕育在冬天出生的幼獸，幼獸儘早發育，於離開母獸而面對嚴峻的環境之前已發育至某一階段，可減少幼獸生態上的壓力。
- 二、選擇最有利的食物豐盛季節，母獸過了冬天的孕育，幼獸成長接著是春天豐盛食物的時節，是幼獸有利覓食的時機。
- 三、延遲著床可使生產與育幼同期化，泌乳母獸較多限於洞穴附近，有利於公獸尋找在某區域性發情的母獸。
- 四、有利於公、母獸彼此分離時間較長，以免在同一區域競爭食物。延長孕期及拘限繁殖季節可使食物資源的競爭在一年之中只有一個短暫的時間。
- 五、使小而狼吞虎嚥的掠食者有個演化的機制，如鼬鼠，延遲著床使之於一年中分娩胎數減少，以限制其族群大小。

台灣黑熊的性荷爾蒙變化反應了延遲著床的機制，正常懷孕且生產者，其助孕素在交配之後的5個月間均呈現在低濃度的狀況，於胚胎著床後則明顯增高2、3倍以上。不正常者，其助孕素於這5個月之間呈現高低起伏不定，最後發生早產，其原因推測可能是胚胎提早著床。提早著床的原因可能與助孕素或營養有關，這些原因尚待進一步研究。但是，不管如何，若違反長期演化下來的延遲著床機制，可能就無法順利生



上圖：由監視器觀察母熊生產前後猶似冬眠熊隻之睡姿。(詹文輝 提供)

下圖：熊冬眠姿勢手繪圖。(摘自:Folk *et al.* 1980)

產，延遲時間的長短可能是一種適應機制，也演變成順利生產與否的可能限制因子。

## 生產與育幼

美洲黑熊懷孕的最後6~8週及泌乳開始的10~12週均在休眠(dormant)的狀況下，這種狀況並未真正地深睡(deep sleep)，與真正的冬眠(hibernation)有所不同。冬眠時體溫下降至接近環境溫度，休眠時體溫約降4~5°C而保持對週遭環境有所知覺，維持在容易甦醒且可迅速恢復活動的情況之下。儘管如此，Nelson(1980)曾報告生產的母熊可在不吃、不喝、不排糞、不排尿的情況下分泌乳汁餵剛出生的小熊。台灣黑熊

目前並未發現有休眠的情況，在圈養的情況下，母熊於懷孕後期顯現行動較緩慢、反應較遲鈍、常伏臥在窩巢，接近產期時甚至完全不食。分娩後亦同樣不吃、不喝、不排糞尿，留在窩裡哺育小熊，但此時的反應已變得較敏感，稍有動靜，牠就有所警覺。台灣黑熊生產的狀況幾與前述美洲黑熊休眠的狀況甚為相似，差別的是台灣黑熊其不吃、不喝、不排糞尿的時間較短，在圈養的情況下短者數天，長者約1個多月，比起美洲黑熊有3~5個月之久少得很多，引起差異的原因可能是為適應環境所致。

美洲黑熊初生的個體體重在325~432g之間，平均約為母體重的0.37%(Ofredal *et al.*, 1993)，歐洲棕熊(*Ursus arctos arctos*)初生幼熊亦僅為母熊體重的0.2~0.3%(Hissa, 1997)。台灣黑熊出生時體重未有正式紀錄，估計在250~400g，約占母體重的0.35%。大多數的食肉動物之初生體重約占母體重的1~5%之間(Ofredal & Gittleman, 1989)，相較之下熊隻生產的仔熊占母熊的體重比少得很多。就真獸類(eutherian)哺乳動物來講，熊隻之出生體重對母體重的比例為差異最大者(Rimsay, 1986)。為什麼熊的比例會顯得如此地少？首先須先瞭解的是哺乳動物出生的差異本來就很大，依其在母體內發育情形可分為成熟生產(precocial)與未成熟生產(altricial)，前者是指胎兒在母體內已充分發育，產下沒多久就可自行站立活動，如野牛、羚羊等；後者之胎兒尚未發育完全即出生，出生之幼兒無毛、眼睛及耳朵均無功能，僅稍為可自我調整體溫，但需保溫，熊隻就屬於這一類。熊隻從胚胎



著床到出生只有2個月，其未成熟生產的情況比其他物種更未成熟，未成熟的程度可由初生體組成水份的百分比作參考，體組成含水比例愈高者愈不成熟，犬為81%、貓為82%(Spray and Widdowson, 1950)、鼬為83%(Oftedal, 1981)，熊則為84%(Oftedal *et al.*, 1993)，熊比已知的其他物種未成熟，初生幼熊與人類胎兒體重2,000g(約30週齡)時的未成熟程度差不多。剛出生的幼熊多被母熊抱在懷裡，其情況猶如有袋動物一般，只是熊隻缺少腹袋而已，抱在腹部是除為了保護之外，重點在於取暖。初生幼熊會如此小的原因，除直正的懷孕期短之外，尚有母熊無法儲存大量碳水化合物而使胎兒成長受限、休眠時不吃食物以致蛋白質合成的來源有限而影響胎兒生長，以及不喝水、

母熊可轉換其儲存的能量為乳汁供哺育幼熊。(楊吉宗攝)

子宮體積小、子宮液少等都是造成初生幼熊會如此小的可能因素。

熊為獨居動物，交配後公熊即不知去向，養兒育女的工作全部由母熊承擔，單親媽媽是母熊的宿命。母熊生產前後不吃、不喝、不排糞尿而能持續泌乳育幼，此種機能為其他物種所少有。生產時的母熊猶如休眠狀態的熊隻一樣，其生理及代謝與正常活動者不同，過程複雜而艱辛，茲參考休眠的狀況分述如下：

一、休眠時熊隻心跳約每分鐘40次降為8次，體溫約由37~39°C降為34°C，呼吸商(respiratory quotient)由0.78降為0.60 (Nelson, 1973)，代謝速率約



出生約3個月的雙胞胎小熊。(楊吉宗 攝)

降為正常的50~60%(Hock, 1960)。筆者亦由監視器觀察台灣黑熊在完全不受干擾之下，產前數日之呼吸數約每分鐘降為7次(正常約12次)。由以上可知，母熊生產時已自行降低基本維持需求。

二、不排尿的母熊，可充分利用代謝水(metabolic water)，代謝水為身體代謝所產生的水份，Nelson(1973)曾報告燃燒1g的脂肪可產生1.06g的水、1g蛋白質可產生0.4g水、1g碳水化合物可產生1g水。這些水份通常均由腎經膀胱排出，但休眠時熊隻可於膀胱中予以重吸收(Lyman, 1982)。不排糞尿的原因Nelson et al.(1973)認為沒有蛋白質代謝物需藉由尿排出，推測生產時不排尿的情況亦然。筆者所做的繁殖試驗裡，亦發現生產時排出的羊水及胎盤全部被母熊舔乾或吃掉，認為羊水多少可作水份的補充，胎盤亦可作營養之用，也因此可避免因有味道而引誘天敵。另外，仔熊排出的糞尿全被母熊所舔乾，亦有報告觀察到母熊舔仔熊的唾液，母熊幾乎不放棄

任何水份，母熊所喪失的水份幾乎等於幼熊所增加的水份，流失的大概只有呼吸的部分。

三、休眠時熊隻能保持瘦肉質量(lean body mass)及血液中丙胺酸(alanine)水準，此情況為熊隻所擁有的獨特能力(Nelson, 1980; Lundberg et al., 1976)。但有胎兒需要時，就會用到蛋白質(Lyman, 1982; Rimsay and Dinbrack, 1986)。蛋白質的代謝活動包括同化代謝(anabolism)與異化代謝(catabolism)、尿素的形成與分解、胺基酸進入蛋白質的合成等，其速率均有相當的變化，蛋白質的轉換(turnover)速率增加2~10倍(Nelson, 1980; Wolfe et al., 1982)。蛋白質轉換速率增加可由血清中的尿素與肌酸酐的比例(Urea/Creatinin; U/C)而得知，肌酸酐為蛋白質代謝產物，正常情況下U/C的比例約為20，休眠時降為10以下(Nelson et al. 1984; Hellgren et al., 1990; Hissa, 1997)。黑熊在休眠狀態下產仔，其乳汁中亦含有高達約11.5%的蛋白質(牛乳約含3.4%)，其蛋白質的來源因無攝食，故需來自體蛋白質的分解代謝。至於尿素氮(urea nitrogen)，休眠的熊隻有奇特的能力可再吸收利用(Nelson et al., 1975; Wolfe et al., 1982)，生產後未進食的母熊推測亦不例外。休眠時的尿素氮只有來自消化道的酵素及剝落的細胞，因牠有獨特保持瘦肉質量的能力，而生產

熊隻的尿素氮可能包含了體蛋白質的代謝物，爲了泌乳育幼之需，重吸收利用的可能性似存在。尿素的重吸收路徑係經由膀胱進入血液循環系統或腸道，經酵素的作用後進入肝臟作爲氨基酸合成所需之氮，氮再與甘油(glycerol)合成爲如丙胺酸(alanine)或絲胺酸(serine)及新的蛋白質(Nelson *et al.*, 1975; Lundberg *et al.*, 1976; Wolfe *et al.*, 1982ab; Nelson, 1987)。以丙胺酸爲例，其合成的步驟示意如下(Nelson *et al.*, 1975)，甘油分解爲丙酮酸後與麩胺酸合成爲丙胺酸，再作爲蛋白質合成的成分。

甘油(glycerol)→丙酮酸(pyruvic acid)

氮(NH<sub>3</sub>)+α-酮戊二酸

(α-ketoglutaric acid)→麩胺酸

(glutamic acid)

麩胺酸+丙酮酸→丙胺酸+α-酮戊二酸

總結: glycerol + NH<sub>3</sub> → alanine

- 四、熊隻經過休眠3~5個月後體重約減少15~28%(Nelson, 1973; Maxwell *et al.*, 1988)，若僅是休眠，失重主要是脂肪，因爲脂肪爲其休眠時能量唯一的來源(Lyman, 1982)。但若爲了生產，因爲胎兒及泌乳的需求，失重可能就包括瘦肉組織，失重的比例也將更多。母熊通常有足夠的熱能作爲維持及育幼，進入休眠或生產前都會增加攝食量以儲存能量，如果懷孕母熊儲存的能量不足以維持需求時，首先



爬樹是台灣黑熊的本能。(楊吉宗 攝)

是會將胚胎重吸收。再者，若幼熊發育不良，或同胎2隻以上而其中有發育情況較差者，且其原因歸咎於母熊儲存的能量不足，或母熊無法及時獲得足夠食物，或幼熊的體能已難以恢復時，母熊將會放棄發育不良之幼熊，甚至食之作爲營養的補充。

## 脂肪的轉換

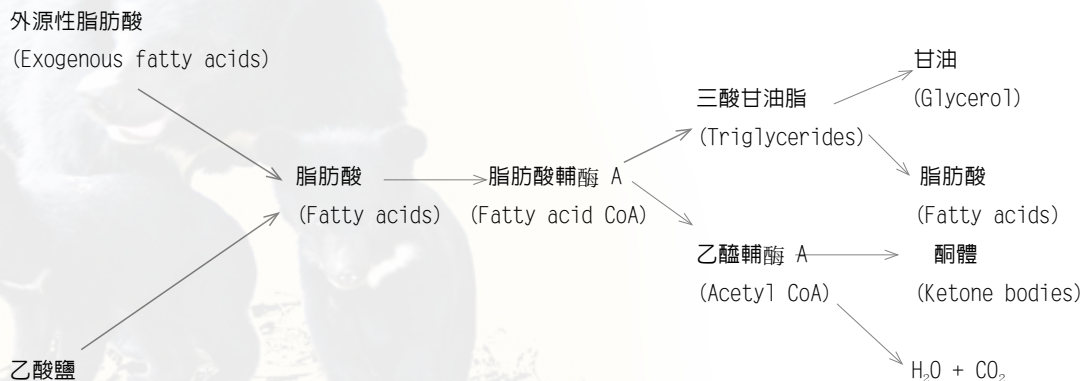
黑熊乳汁所含的水份及糖份量少，但乾物量、蛋白質、脂肪及能量高，乳汁中提供能量的來源乳脂肪約占80%、蛋白質占14~20%，乳糖提供之能量少且主要用在剛初生之時(Ofredal *et al.*, 1993)。就黑熊的乳組成而言，其中含蛋白質6~17%、脂肪25~33%、糖份0.4%(Jenness *et al.*, 1972)，與牛乳含蛋白質3.4%、脂肪3.7%、乳糖4.5%相比較，熊乳含蛋白質及脂肪較多、乳糖則較少，就所含的總固形物而言，



熊乳約為牛乳的3~4倍。台灣黑熊與生存在緯度較高地區的熊隻一樣，多半在冬季生產，生產之後多未離開巢穴去覓食或飲水，以母體儲存的能量轉換為乳汁。在冬季生產之下，為了有足夠熱能的來源，乳脂肪扮演能量供應者的角色，尤其在不進食的情況下，脂肪缺乏外源性補給，因此，體脂肪的代謝調控及轉換機制則顯得無比的重要。

脂肪組織(adipose tissue)是哺乳類與鳥類儲存與供應能量的一種高特化結締組織。脂質(lipid, 含磷脂質、脂溶性維他命及固醇類等)或通稱為脂肪之脂肪細胞存在身體許多部位的脂肪組織的基質層上，主要集中在皮下及一些內臟器官。脂肪於不同動物體之半衰期有所不同，畜體為16~141天，人體為350~700天(Anderson *et al.* 1972)。通常脂肪的合成與代謝保持在動態平衡狀態之下，其移動扮演能量平衡的角色。脂肪的生物能量儲存的效率比碳水化合物約多9倍(Newsholme and Start, 1973)，氧化1gm脂肪可產生

9.3 kcal，碳水化合物1gm產生3.7kcal。脂肪分解後成為脂肪酸(fatty acid)及甘油(glycerol)，脂肪酸代謝及脂質合成與分解之過程概略如下圖。脂肪酸中主要為三酸甘油酯(triglyceride)，三酸甘油酯經水解為二酸甘油酯，再分解為單酸甘油酯及游離脂肪酸(free fatty acid)，其分解至少受triglyceridelipase等三種酵素所催化，不同酵素的活性受緊迫〔如腎上腺素(adrenaline)、正腎上腺素(noradrenaline)〕、飢餓〔如胰島素(insulin)、生長激素(growth hormone)、升糖素(glucagon)〕及其他如激甲狀腺素(thyroid stimulating hormone)、激腎上腺皮質素(adrenocorticotropin)等的影響(Newsholme and Start, 1973)。因此，脂肪分解的速率因酵素的活性及其相關荷爾蒙有很重要的關係。分解後的脂肪必先與血液中的蛋白質結合為脂蛋白(lipoprotein)的形式才能運輸，如高密度脂蛋白(High Density Lipoprotein; HDL)、低密度脂



脂肪酸代謝及脂質合成與分解之過程略圖

蛋白(Low Density Lipoprotein;LDL)及極低密度脂蛋白(Very Low Density Lipoprotein;VLDL)。其密度是指脂肪球所含蛋白質、膽固醇及三酸甘油脂的比例多寡，人類因不同密度對身體某些功能產生一些影響，故有所謂「好」或「壞」之分。在動物，不同密度的脂蛋白亦有不同的比例存在，但並沒有被定義為「好」或「壞」。

脂蛋白經由血液流至乳房時在乳腺胞內合成乳脂肪，而乳脂肪的主要材料為脂肪酸及甘油脂。就脂肪酸而言，反芻動物之短鏈脂肪酸( $C_4$ - $C_{10}$ )多來自瘤胃中的醋酸( $C_2$ )及丁酸( $C_4$ )；長鏈脂肪酸( $C_{18}$ 以上)多來自血清中的脂蛋白；中鏈脂肪酸( $C_{12}$ - $C_{16}$ )則來自前二者。在非反芻動物，葡萄糖是其合成為脂肪酸的主要來源，因為，非反芻動物的乳腺胞中有檸檬酸分解酵素(citrate-cleaving enzyme)，可將葡萄糖代謝而來之acetyl CoA經由檸檬酸生成後，輸送到細胞質再分解而作為合成脂肪酸的材料，反芻動物則缺此酵素，故利用作為脂肪酸的主要來源有點區別。就其合成途徑而言，以乳牛為例，其脂肪酸合成有羥基丁二酸途徑(malonyl pathway)及其他途徑(主為 $\beta$ -condensation pathway)(張，1983)，前者是以血液之醋酸(acetic acid)加長碳鏈合成為脂肪酸，後者是 $\beta$ -羥丁酸經 $\beta$ -氧化作用之逆反應而被吸收合成為乳脂肪。在乳腺合成乳脂肪的過程反應中，需要乙醯輔酶A合成酶(acetyl CoA synthetase)等10餘種酵素的轉置、催化及還原等作用才能完成；葡萄糖的轉化除需前述的檸檬酸分解酵素之外，其經過五碳

醣磷酸途徑(pentose phosphate pathway)轉為丙酮酸鹽(puruvate)再為檸檬酸鹽(citrate)等過程所需的相關酵素亦多達10餘種。又，不同酵素的活性於不同繁殖階段有異，譬如乳牛之乙醯輔酶A合成酶，其乳腺中的活性於分娩後40天比分娩前30天多40倍(Mellenberger *et al.*, 1973)。相同酵素在不同物種內的活性亦有所差異，譬如葡萄糖-6-磷酸脫氫酶(glucose-6-phosphate dehydrogenase)，在乳腺胞細胞質內之活性老鼠比母牛多6倍(Bauman *et al.*, 1970)。

前述從體脂肪的合成、分解、移動，到乳腺胞內乳脂肪的合成，其轉換過程是複雜而有其一定的機制。雖然哺乳動物的生化過程類似，但不同物種的轉換時機與效率亦有所不同，甚至轉換時所需之能—NADPH [nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP+)]的還原式，一種帶氫原子的輔酶活性基]，其來源足夠與否均將會影響脂肪酸的合成。熊隻於生產後或休眠時的轉換效率，就其不吃、不喝的情況下所表現的特徵來看，其轉換過程的相關酵素的量與活性、能量及其他調控因子，尚有許多不為人知的層面。

陸生動物中，乳脂肪含量最高的是熊類，北極熊(約31.0%)高於黑熊(約25%)，黑熊高於棕熊(約18.5%)，顯現北極熊生存於冰天雪地為適應環境所演化有較高乳脂率，藉以提供較高的熱能以供仔熊禦寒之需。生產未進食時乳脂肪是來自於母體的脂肪，Jenness *et al.* (1972)就稱超過50%以上的乳脂16個碳的脂肪酸—硬脂酸(stearic acid)是來自體脂肪。體脂肪的移動是新

陳代謝的一環，差別的是其作為能量支配 (energy expenditure) 或能量預算 (energy budget) 的不同。所謂的能量支配或預算，譬如產乳、產肉、產蛋或產毛皮，或蛇的毒液，或螢火蟲的發光，每個物種依不同的目的而有不同能量支配或預算。產肉的動物有其產肉型，能量多用在產肉，但肥胖的動物並不一定表示產乳量比較高，乳牛就是個例子，肥胖乳牛的產乳量並不高，產乳量要看脂肪的代謝轉換及乳汁合成的效能。至於熊隻的能量支配或預算，生產時或休眠時是能量利用的重要關鍵時刻，因其特定的目的而有其特殊的呈現。

另外，大量利用脂質時可能產生的一種代謝異常——酮症 (ketosis)。動物在長期不進食的情況下，大量利用脂質作為能量的來源，而脂質代謝的產物乙醯醋酸 (acetoacetic acid) 及  $\beta$ -羥丁酸及丙酮 (acetone) 三種合稱酮體，其中乙醯醋酸及  $\beta$ -羥丁酸為強酸，因在饑餓的狀態下缺少葡萄糖以作為氧化酮體的能量，酮體因而蓄積過多時則引起酮症，如果積貯於血液中就產生酮血症 (acetonemia)，溢入尿中則成為酮尿症 (acetonuria)。泌乳牛發生酮血症時會食慾不振、產乳量降低。人長時間久坐也會造成血液中酮體升高，運動員因其週邊肌肉含高量可利用酮體的酵素，較不易發生酮血症。熊隻於生產或休眠時大量利用脂質會不會產生酮症？答案是不會的。依據 Nelson (1980) 的假說，熊隻於休眠時 (或產後) 三酸甘油脂的轉換速率增加，抑制了脂肪酸進入代謝產物途徑產生酮體而有效地預防了酮症。另 Rimsay (1986) 稱熊隻

的胎兒利用酮體的速率很高，這也可能是不會發生酮症的原因之一。除外，Rimsay 亦稱酮體會干擾熊隻的休眠，此與 Nelson 的假說不謀而相互呼應，解釋了熊隻不會發生酮血症的原因。因為酮體升高時表示三酸甘油脂轉換速率降低，此時熊隻因受酮體的干擾而將甦醒，甦醒後的熊隻即會設法覓食，進食之後就可藉由葡萄糖新生成 (gluconeogenesis) 而獲得葡萄糖，此葡萄糖提供了氧化酮體的能量來源，因而減少了酮體的蓄積。

## 結語

台灣黑熊的繁殖歷經發情、交配、受精、胚胎延遲著床、生產及育幼，每個階段都有其調控機制，若有任何一階段失調，將會影響其繁殖成功與否。台灣黑熊看起來圓圓胖胖的，其能量的儲存與其他溫帶地區熊隻類似，產前與入冬休眠前多能攝取大量食物而儲存能量，推測其體脂肪與蛋白質的合成、分解及轉換的效率亦相當高。台灣黑熊在生產後不吃、不喝、不排泄的情形，極可能與溫帶地區休眠的熊隻一樣，其體內水份及氮素的重吸收利用及有效地轉換體脂肪為乳脂肪的情況相似，其代謝的調控必須相當有效率才能應付如此神奇的繁殖機制。熊隻約在 2,600 萬年前的中新世 (Miocene) 時代即開始有入洞的休眠行為，為了適應環境經過長期演化下來的繁殖機制，使之至今得以存續。讚佩其神奇之餘，熊隻的演化應是還繼續存在著，期望人類對環境造成的劇烈改變，不要讓熊隻來不及適應，人類才能有機會繼續欣賞牠們神奇美妙之處。

(註：參考文獻可洽筆者)