

高山岭雀 (*Leucosticte brandti* Bonaparte) 的耗氧量与环境温度的关系

邓合黎 张晓爱

钱国桢

(中国科学院西北高原生物研究所) (华东师范大学生物系)

鸟类的代谢速率不仅是生理学问题,也是影响鸟类多度和分布的主要因素之一,动物的形态和行为的适应也与能量的利用有关。现已有大量报道阐明鸟的分布和多度与种的能学关系(如 Dawson 和 Hudson, 1970; Yarbrough, 1971; Calder 和 King, 1974; Paynter, 1974; Kendeigh 等 1977; Weathers, 1979), 标准代谢率(SMR)与鸟体重大小的关系(Scholander 等 1950; King 和 Farner, 1961; Lasiewski 和 Dawson 1967; Kendeigh, 1970; Aschoff 和 Pohl, 1970)。近来, Dawson 和 Bennett (1973); Weathers (1979) 认为 SMR 很大程度上与机体生存环境的气候有关。

关于非生物因素对鸟类能量代谢影响的研究很多,如风、海拔高度、空气压力、太阳辐射、季节变化、昼夜光周期以及笼养时间的长短等(Prinzinger, 1982), 其中大量研究强调耗氧量与环境温度的关系(Dawson, 1958; Dawson 和 Tordoff, 1959, 1964; Misch, 1960; King, 1964; Holmes 和 Sawyer, 1975), 特别是代谢对极端环境温度的适应(Trost, 1972)。但是,上述被研究的鸟类基本上都是低海拔类型的,对高海拔地区的鸟类则研究甚少。因而,我们在研究“温度对高山岭雀能量平衡的影响”(钱国桢等, 1983)的基础上,进一步研究它的耗氧量与环境温度的关系,为进一步探讨高山岭雀(*Leucosticte brandti*)对高寒环境的适应方式提供依据,并作为研究鸟类在高寒草甸生态系统能流中地位的参考。

一、材料与方 法

实验鸟捕自海北高寒草甸生态系统定位站。捕获时间是 1981 年 11 月。捕获后饲养在长 50 厘米、宽 32 厘米、高 30 厘米的鸟笼中,每笼 2—3 只,分别称重、编号。笼内设一横栖木,供给充分的食物(油菜籽)、水和砂子。笼置于空气流通、光线充足、温度保持在平均 15℃ 的实验室中。饲养期间鸟体重维持恒定或略有增加,活动正常、无换羽情况,白天活动期体温为 42℃ 左右。实验于 12 月初到次年 2 月期间进行。选择体重较一致(平均 29.6 ± 1.0 克)的成鸟 15 只作为实验鸟,雌雄随机。实验在白天进行。呼吸室置于黑暗处。每只鸟在实验进行前隔离 3 小时,禁止取食,以便获得食物吸收后的标准状态。

耗氧量的测定采用 Kalabukhov-Skvortsov (Goreck, 1975) 的封闭式流体压力呼吸器。测定温度从 -25—30℃(设备允许的最低温度),梯度间隔为 5℃。零度以上用水浴恒温,

零度以下用日本产 50B-CFS-3 型冷冻离心机的离心室代替水浴。呼吸室温度波动控制在 $\pm 1^{\circ}\text{C}$ 。体温以 95 型半导体点温计插入肛门约 1 厘米处所获得的泄殖腔温度来表示。

每组实验可同时进行 4 只鸟,每次实验前后每只鸟都经称重和体温测量。鸟称重后,装入金属丝织成的网袋中(袋的大小以限制鸟的活动,使之处于自然静卧状态为准),然后放入用玻璃干燥器制作的呼吸室中。呼吸室底部放有氢氧化钾,以吸收鸟呼出的二氧化碳。

每次实验持续 35 分钟,最初 5 分钟作为鸟的适应时间,并检查实验装置的流通是否正常。实验开始后,每 5 分钟记录一次,所有记录到的氧体积一律校正成标准条件(760 毫米水银柱、 0°C 、干燥空气)下的体积。代谢能量用毫升氧/克·小时表示。每只实验鸟都经过每一个温度梯度的测定。

二、结果与讨论

1. 耗氧量与环境温度的关系

高山岭雀耗氧量与环境温度的关系绘成图 1。环境温度 $-25-15^{\circ}\text{C}$ 范围内,耗氧量直线增加,回归方程为:

$$M = 6.76 - 0.165T \quad (r = -0.8849)$$

M 是以耗氧量(毫升/克·小时)表示的代谢率(热产生),T 是环境温度。这个结果与许多作者对雀形目其它鸟类的研究结果 (Misch, 1960; Dawson, 1958; Dawson 和 Tordoff, 1964; King, 1964; o. 1974; Holmes 和 Sawyer 1975; Schuchmann, 1979) 一致。

从 15°C 到 25°C 之间,耗氧量的变化比率几乎与空气温度的变化无关 ($r = 0.020$),取两条回归线的交叉点—— 14°C 为临界温度的下限。鸟必须在维持正常体温的最低水平上增加热产生,而物理学的热产生-热传导接近最小;化学调节——热产生是逐渐地随温度的增加而增加(图 1)。 $25-30^{\circ}\text{C}$ 耗氧量急剧增加,两个温度下耗氧量的平均值之间划一连线,与 $15-25^{\circ}\text{C}$ 的回归线相交于 26°C ,为临界温度的上限。用这种回归线交叉法来统一地确定临界温度的方法有利于种间的比较 (King 1964)。 $15-25^{\circ}\text{C}$ 的范围是热中性带,即高山岭雀的最适温度带。

在探讨环境温度与体温调节的关系时,生理学家们试图用一种物理学模式来描述这种关系。Scholander 等(1950)在牛顿致冷定律 (Newton's law of cooling) 的基础上发展了一种恒温动物恒定体温的物理学模式,即环境温度低于临界温度下限以下时,代谢率随着温度梯度的下降而直线增加。也就是说,热产生的增加与体温和环境温度之差成正比。回归线外推到横座标上代谢率为零的一点,是动物的正常体温,因此符合方程:

$$Q = C(t_b - t_a)$$

Q 是热产生(或热散失);C 是最小的热传导率(或热传导系数); t_b 是体温; t_a 是临界温度下限以下的空气温度。高山岭雀临界温度下限以下,耗氧量与环境温度关系的回归线外推到代谢率为零的横座标上的一点是 41°C ,接近热中性带时的体温,因而,高山岭雀在热中性带($15-25^{\circ}\text{C}$) 以下的热交换规律完全符合于牛顿定律。与白冠雀 (*Zonotrichia leucophrys* (King, 1964)); 红交嘴 (*Loxia curvirostra*) 和白翅交嘴 (*Loxia leucoptera*) (Dawson 和 Tordoff, 1964) 的情况相似。

表 1 几种小型雀形目鸟类标准代谢的比较

Table 1 Basal Metabolic Rates of Several Small Passerines

种名 Species	体重 Weight (g)	捕获地点 Captured site	试验的季节 Season of Tests	热传导 Conductance (kcal/h/ m ² /°C)	标准代谢率(SMR)			C _L ⁽²⁾	Slope ⁽³⁾	Reference 资料来源
					(ml O ₂ /g/h) 耗氧量	Pred ⁽¹⁾ 预期值	% Pred. 测定值/预期值			
<i>Catharus fuscescens</i>	28.8±0.8	日本 Japan	夏季 Summer	—	3.04+0.10	3.18	95.6%	31°C	-0.112	Holmes & Sawyer (1975)
<i>Catharus guttatus</i>	27.8±0.8	日本 Japan	夏季 Summer	—	3.02+0.05	3.17	95.3%	25°C	-0.124	Holmes & Sawyer (1975)
<i>Catharus ustulatus</i>	27.9±0.7	日本 Japan	夏季 Summer	—	3.04+0.40	3.17	95.9%	24°C	-0.081	Holmes & Sawyer (1975)
<i>Richmondera cardinalis</i>	38.0	美 Gult, U.S.A.	冬季 Winter	—	2.65	3.26	81.3%	15°C	-0.098	Dawson (1958)
<i>Loxia curvirostra</i>	29.4±4.0	美、密执安 Michigan U. S. A.	冬季 Winter	1.75	3.10+0.33	3.18	97.5%	15°C	-0.120	Dawson & Tordoff (1964)
<i>Loxia leucoptera</i>	29.8±3.2	美、密执安 Michigan U. S. A.	冬季 Winter	1.53	2.80+0.39	3.19	87.8%	14°C	-0.110	Dawson & Tordoff (1964)
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	28.6±0.3	日本 Japan	秋季 Autumn	1.83	2.43+0.28	3.17	76.7%	23°C	-0.125	King (1964)
<i>Leucosticte brandii</i>	29.6±1.0	中国 China	冬季 Winter	2.18	4.17+0.95	3.18	131.1%	14°C	-0.146	

(1) $\log M = \log 140.9 + 0.704 \log W$ (Aschoff & Pohl, 1970); (2) lower critical temperature; (3) regression slope.

比科罗拉多种群低 20%。Kendeigh 和 Blem (1974) 也得到了类似结果。另外, Kendeigh 等(1977)比较了“南”、“北”(以北纬 40° 为分界)鸟类的代谢率,认为北方种类比南方种类高 3—17%。Weathers (1979) 列举了 20 多种冷气候条件下的鸟的 SMR 比预期值高 1/3。由于决定气候冷暖的主要因素是纬度的高低,因而他进一步推算出纬度每变化 1 度, SMR 平均变化 1%。11 种高纬度(北纬 50° 以北)和中纬度(温带北部)鸟的 SMR 分别相当于预期值的 139% 和 126%。

影响标准代谢率的另一个重要因素是季节。Weathers 和 Caccanise (1978) 证实适应户外条件的鸟的 SMR 有明显的季节变化,小型鸟类(体重小于 100 克)冬季的 SMR 比夏季高 50%。Pohl 和 West (1973) 报道了普通白腰朱顶雀 (*Acanthis flammea*) 的 SMR, 冬季比夏季高 54.4%。其次, 24 小时的活动节律期中, 活动期的 SMR 平均比休息期要高 20—25% (Weathers 1979)。

高山岭雀的实验鸟虽取材于北纬 37° 附近的温带,但它全年生活在海拔 3000 米以上的高地,年平均气温为 -2°C,夏天还向更高的山地迁移进行繁殖,所处气候条件近似于高纬度的寒冷气候条件。因而它有相当低的临界温度、狭窄的中性温度带和较高的标准代谢率,从而表现出适应寒冷气候条件的生存特征,与它分布和气候变化幅度的相对狭窄是一致的。对生活在温带的鸟来说,冷气候条件下高的标准代谢率,表明鸟有高比率的内源热,这有助于对寒冷的抵抗 (Weathers 1979)。Kendeigh 和 Blem (1974) 认为适当高的代谢率能使鸟调能量以适应可以忍受的极端低温下的活动。

3. 标准代谢率与能量摄入的关系

高山岭雀的标准代谢率随着环境温度的降低而增加的比率,类似于生存代谢的能量摄入随环境温度而变化的比率(图 2)。根据我们以前的报告(钱国桢等,1983),代谢能量

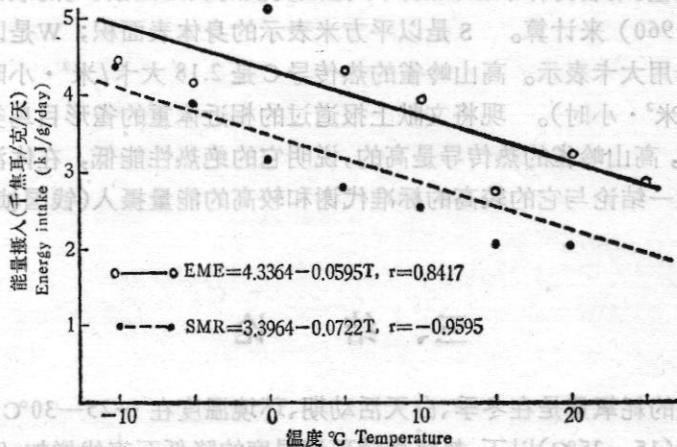


图 2 标准代谢率和生存代谢能量摄入与环境温度的关系

Fig. 2 Relation of SMR and existent energy intake to ambient temperature

摄入(总能量减去排泄能量,此处转换成千焦耳/克·天)的回归方程是:

$$EME(\text{千焦耳/克} \cdot \text{天}) = 4.336 - 0.0595T$$

标准代谢率对环境温度的关系的回归是:

两个方程的回归系数分别是 -0.059 和 -0.072 , 二者没有统计学的差异。与白冠雀 (King 1964) 的研究结果非常相似。两条回归线的截距之差, 即生存代谢的能量需求减去标准代谢消耗能量之差是 0.940 千焦耳/克·天。这部分能量等于鸟在有限空间的活动消耗和食物的热效应的消耗之和。也可以说高山岭雀的生存代谢率比标准代谢率高 21% , 该值在估计它的每日能量消耗中是有用的。

4. 热传导的估计

静止状态下, 当环境温度在临界温度下限以下时, 温度调节的能量消耗与热梯度和身体外壳的热传导成正比 (King 1964)。恒温动物的热散失 (Q_L) 由该动物的体温 t_b 和它的环境温度 t_a 之间的温度差乘以常数 C 来表示: $Q_L = C(t_b - t_a)$ 。常数 C 是热的传导率或叫热的传递系数, 在牛顿致冷定律中常以卡/克·时·度为单位表示 (Herreid 和 Kessel 1967)。 C 是由身体的大小、形状和表面积来决定的。它的倒数——绝热, 代表身体对热散失的抵抗力, 即阻止失热的适应力 (Scholander 1950)。传导率是一种易变的量, 物理的温度调节依赖于传导的可变性, 因此比较研究必须限制在临界温度下限时的最低传导率 (Herreid 和 Kessel 1967)。当 C 是不恒定的时候, 最小传导率必定是从 M 、 t_b 、 t_a 求出。

Aschoff 和 Pohl (1970) 已经提出了最小的传导率 (最大的绝热) 可以通过公式 $C = \frac{M_b}{\Delta t}$ 来估计。 M_b 是标准代谢率, Δt 是临界热梯度 (Critical thermal gradient), 是临界温度的下限与体温之差。动物身体表面积的大小是热交换的决定因素。鸟的表面积用公式 $S = 10W^{2/3}$ (Misch 1960) 来计算。 S 是以平方米表示的身体表面积; W 是以克为单位的体重, 标准代谢率用大卡表示。高山岭雀的热传导 C 是 2.18 大卡/米²·小时·度 (绝热为 0.46 度/大卡·米²·小时)。现将文献上报道过的相近体重的雀形目鸟类的热传导列入表 1。比较看来, 高山岭雀的热传导是高的, 说明它的绝热性能低, 在体温调节上有较高的能量消耗。这一结论与它的较高的标准代谢和较高的能量摄入 (钱国桢等, 1983) 的结果是一致的。

三、结 论

1. 高山岭雀的耗氧量是在冬季、白天活动期、环境温度在 $-25-30^{\circ}\text{C}$ 的范围测定的。在热中性温度带 ($15-25^{\circ}\text{C}$) 以下, 耗氧量随环境温度的降低而直线增加, 回归方程是:

$$M(\text{氧毫升/克} \cdot \text{时}) = 6.76 - 0.165T (r = -0.88)$$

回归线延长到零代谢时, 交于横坐标上一点为 41°C , 是正常体温范围, 因而它的热交换符合牛顿致冷定律。

2. 用回归线交叉法求得临界温度的下限是 14°C , 上限是 26°C 。环境温度在 10°C 以下, 体温开始下降, 环境温度每下降 10°C , 体温下降 0.5°C 。

3. 标准代谢率 (SMR) 取热中性带的平均代谢率, 为 4.17 毫升氧/克·小时。高于相近体重的其他雀形目鸟类, 相当于预期值的 131%。

4. 标准代谢的能量消耗和生存代谢的能量摄入与环境温度的关系表现出相同的趋势。回归方程分别为:

$$\text{SMR(千焦耳/克·天)} = 3.396 - 0.072T$$

$$\text{EME(千焦耳/克·天)} = 4.336 - 0.059T$$

两个方程的斜率之间没有统计学差异。

5. 根据公式 $C = \frac{M}{\Delta t}$, 算出高山岭雀的热传导率是 2.18 大卡/米²·小时·度, 与相近体重的其它雀形目鸟类比, 有较高的散热力。

参 考 文 献

- 钱国楨、张晓爱、叶启智, 1983, 温度对高山岭雀能量平衡的影响, 生态学报 3(2): 157—167。
- Aschoff, J. and H. Pohl, 1970, Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Ornithol.* 111: 38—47.
- Calder, W. A. and J. R. King, 1974, Thermal and caloric relations of birds. pp. 259—413. In: *Avian Biology*, Vol. 4 New York, Academic Press.
- Dawson, W. R. 1958, Relation of oxygen consumption and evaporative water loss to temperature in the cardinal. *Physiol. Zool.* 31: 37—48.
- Dawson, W. R. and A. F. Bennett, 1973, Roles of metabolic level and temperature regulation in the adjustment of western plumed pigeons (*Lophophaps ferruginea*) to desert conditions. *Comp. Biochem. Physiol.* 44A: 249—266.
- Dawson, W. R. and J. D. Hudson, 1970, Birds, pp. 223—310. In: *Comparative physiology of thermal regulation* (G. C. Whittow, ed.) Vol. 1, New York: Academic Press.
- Dawson, W. R. and H. B. Tordoff, 1959, Relation of oxygen consumption to temperature in the Evening Grosbeak. *Condor* 61: 388—392.
- Dawson, W. R. and H. B. Tordoff, 1964, Relation of oxygen consumption to temperature in the Red and White-winged Crossbills. *Auk* 81: 26—35.
- Goreck, A., 1975, Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In Grodzinski W. (ed), *IBP Handbook No. 24, Methods for ecological bioenergetics*. 309—313 pp. Blackwell Scientific, Oxford.
- Hart, J. S., 1962, Seasonal acclimatization in four species of Small wild birds. *Physiol. Zool.* 35: 224—236.
- Herreid, C. F., II and B. Kessel, 1967, Thermal conductance in birds and mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 21: 405—414.
- Holmes, R. T. and R. H. Sawyer, 1975, Oxygen consumption in relation to ambient temperature in five species of forestdwelling thrushes (*Hylocichla* and *Catharus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 50A: 527—531.
- Hudson, J. W. and S. L. Kimzey, 1966, Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the house sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 17: 203—217.
- Kendeigh, S. C. 1970 Energy requirements for existence in relation to size of bird. *Condor* 72: 60—65.
- Kendeigh, S. C. and C. R. Blem, 1974, Metabolic adaptation to local climate in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 48A: 175—187.
- Kendeigh, S. C., V. R. Dolinik and V. M. Gavrillov, 1977, Avian Energetics, pp. 127—204. In: *Granivorous birds in ecosystems* (J. Pinowski and S. C. Kendeigh, eds.), Internat. Biol. Prog. 12. Cambridge: University Press.
- King, J. R., 1964, Oxygen consumption and body temperature in relation to ambient temperature in the white-crowned sparrow. *Comp. Biochem. Physiol.* 12: 13—24.
- King, J. R. and D. S. Farner, 1961, Energy metabolism, thermoregulation, and body temperature. In: *Biology and Comparative Physiology of birds* (Ed by Marshall, A. J.), vol. 2, pp. 215—288. Academic Press, London.
- Lasiewski, R. C. and W. R. Dawson, 1967, A re-examination of the relation between standard metabo-

- lic rate and body weight in birds. *Condor* 69: 13—23.
- McNab, B. K., 1970, Body weight and the energetics of temperature regulation. *J. Exp. Biol.* 53: 329—348.
- Misch, M. S., 1960, Heat regulation in the northern blue jay, *Cyanocitta cristata* brodia Oberholser. *Physiol. Zool.* 33: 252—259.
- Paynter, R. A., Jr., 1974, Avian Energetics. Publ. Nuttall Ornithological Club 15, Cambridge, Mass.
- Pohl, H. and G. C. West, 1973, Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and forced exercise in the Common Redpoll. *Comp. Biochem. Physiol.* 45A: 851—867.
- Prinzinger, R., 1982, The energy costs of temperature regulation in birds: the influence of quick sinusoidal temperature fluctuations on the gaseous metabolism of the Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Comp. Biochem. Physiol.* 71A: 469—472.
- Scholader, P. F., H. R. Walters and L. Irvine, 1950, Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol. Bull.* 99: 259—271.
- Schuchmann, K-L, 1979, Metabolism of flying hummingbirds. *Ibis* 121: 85—86.
- Trost, C. H., 1972, Adaptations of horned larks (*Eremophila alpestris*) to hot environments. *Auk* 89: 506—527.
- Weathers, W. W., 1979, Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. *Oecologia* 42: 81—89.
- Weathers, W. W. and D. F. Caccamise, 1978, Seasonal acclimatization to temperature in Monk Parakeets. *Oecologia* 35: 173—183.
- Yarborough, C. C., 1971, The influence of distribution and ecology on the thermoregulation of small birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 39: 235—266.

RELATION OF OXYGEN CONSUMPTION TO AMBIENT TEMPERATURE ON BRANDT'S MOUNTAIN FINCH

Deng Heli Zhang Xiaohai

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

Qian Guozhen

(Department of Biology, East-China Normal University)

An investigation concerning the relationship of oxygen consumption to ambient temperature and standard metabolic rate was undertaken on Brandt's Mountain Finch (*Leucosticte brandti intermedia* Stegmann) (mean body weight=29.6±1.0). During daytime from December, 1981 to February, 1982, were used to determine the oxygen consumption over a temperature range from -25 to 30°C under dark condition.

The data on standard metabolic rate in relation to air temperature appear to conform closely with predictions of the Newton model. Standard metabolic rate (SME) and existence energy intake (EME) fall in linear functions with the ambient temperatures. The equations are: $SME(KJ/g/day) = 3.396 - 0.072T$ $EME(KJ/g/day) = 4.336 - 0.059T$ Where T=ambient temperature. The regression coefficient for both equations expressed in the same units are not statistically different. Standard metabolic rate within the thermoneutral zone (ca. 15°C—ca. 25°C) is 4.17 cm³O₂/g/h that higher than other passerines of comparable size. Cloacal temperature is about 41.5°C when ambient temperature is between 10 and 25°C. When ambient temperature is below 10°C, cloacal temperature decreases with decrease in ambient temperature, it decreases at a mean rate of 0.5°C per 10°C decrease in ambient temperature.

Conductance was estimated by equation: $C = \frac{\Delta t}{M b}$, and it is 2.18 kcal/m²·h·°C. It is higher than other passerines of comparable size, consisting with its higher energy intake and higher standard metabolic rate.