

红耳滑龟幼体的热耐受性、体温和运动表现热依赖性

张永普¹, 潘志崇^{2, 3}, 计 翔^{2*}

(1. 温州师范学院生物与环境科学系, 温州 325027; 2. 杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036; 3. 宁波大学生命科学学院, 宁波 315211)

摘要: 研究红耳滑龟(*Trachemys scripta elegans*)当年孵出幼体的热耐受性和运动表现热依赖性; 设计具有和缺乏温度梯度两种热环境, 研究幼龟体温昼夜变化和体温调节。高、低温耐受性分别用临界高温和临界低温表示, 体温为泄殖腔温度, 水温和气温分别是幼龟所处位置的水温和 1 cm 高气温。临界高温和临界低温分别为 41.9 °C 和 1.6 °C。在有温度梯度的热环境中, 体温、水温和气温平均值有显著的昼夜差异, 水温和体温的日平均值无显著差异, 两者均大于气温的日平均值。在缺乏温度梯度的热环境中, 体温、气温和水温平均值亦有显著的昼夜差异, 但气温、水温和体温的日平均温度无显著差异。温度梯度是幼龟进行体温调节的必要条件, 体温调定点(选择体温)有显著的昼夜变化, 最大和最小值分别为 30.4 °C 和 26.6 °C。在 00:00~10:00 时间段内, 幼龟选择体温明显较低, 其它测定时刻的选择体温无显著差异。幼龟各测定时刻的平均体温与平均气温和水温均呈正相关。去除气温差异的影响后发现, 处于温度梯度中幼龟的体温比处于缺乏温度梯度中的幼龟高 2.0 °C, 这种差异是前者利用温度梯度进行体温调节的结果。去除水温差异的影响后发现, 处于温度梯度中幼龟的体温比处于缺乏温度梯度中的幼龟高 1.0 °C。体温显著影响幼龟的运动表现。18~39 °C 体温范围内, 疾跑速随体温升高而增加, 36 °C 和 39 °C 体温的幼龟疾跑速最大; 体温达到 41 °C 时, 疾跑速下降。30~39 °C 体温幼龟的最大持续运动距离总体大于其它更低或更高体温的幼龟。偏相关分析显示, 疾跑速与最大持续运动距离和停顿次数呈显著的正相关。

关键词: 红耳滑龟(*Trachemys scripta elegans*); 初生幼体; 体温; 选择体温; 热耐受性; 体温调节; 运动表现

Thermal tolerance, body temperature, and thermal dependence of locomotor performance of hatchling red-eared slider turtles, *Trachemys scripta elegans*

ZHANG Yong-Pu¹, PAN Zhi-Chong^{2, 3}, JI Xiang^{2*} (1. Department of Biological and Environmental Sciences, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325027, Zhejiang, China; 2. School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China; 3. School of Life Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(6): 1048~1056.

Abstract: We studied thermal tolerance, body temperature, and thermal dependence of locomotor performance of hatchling red-eared slider turtles (*Trachemys scripta elegans*). Two thermal environments,

基金项目: 浙江省 151 人才基金和杭州市跨世纪人才基金资助项目

收稿日期: 2002-02-19; 修订日期: 2003-02-20

作者简介: 张永普 (1967~), 男, 浙江浦江人, 副教授。主要从事动物生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: xji@mail.hz.zj.cn.

Foundation item: the Grants from the Local Government of Hongzhou City and Zhejiang Province

Received date: 2002-02-19; Accepted date: 2003-02-20

Biography: ZHANG Yong-Pu, Associate professor, main research field: animal ecology.

one with and the other without thermal gradients, were designed to study diel variation in body temperature (T_b). Turtles were obtained from a pet shop in Hangzhou, with body mass, carapace length and carapace width being 9.5 ± 0.2 (7.7~11.1) g, 35.6 ± 0.2 (32.7~37.4) mm and 35.3 ± 0.2 (33.6~36.9) mm, respectively. Turtles were marked individually by toe-clipping for future identification, and then were housed, 7~8 of them, in individual $50 \times 30 \times 30$ cm³ (length \times width \times height) glass cages, of which the bottom was filled with an oblique layer of sand (the maximum depth = 5 cm), water (the average depth = 2.5 cm) and debris to mimic natural conditions to some extent. The thermal gradients ranging from 18 °C to 60 °C were established by suspending two 250 W light bulbs at one end and approximately 20 cm above the bottom of the cage. Turtles in the environments either with or without thermal gradients were exposed to a natural light cycle, but those in the thermal gradients could regulate body temperatures within their voluntary range when the light bulbs were turned on.

Body (cloacal temperature), water (T_w , where turtles were measured for T_b) and air (T_a , 1 cm above the turtle measured for T_b) temperatures were taken to nearest 0.1 °C, using a RC(95 electronic thermometer (Shanghai Jinghua Instruments, China), at intervals of 4 h in two consecutive days. The mean body temperature of active turtles in the thermal gradients was considered as the selected (or preferred) body temperature (T_{sel}) at the time. The upper (CT_{Max} , critical thermal maximum) and lower (CT_{Min} , critical thermal minimum) limits of thermal tolerance were determined in a LRH-250G incubator (Guangdong Medical Instruments, China), where turtles were cooled or heated from 28 °C at the rate 0.1 °C per min. During the experiments, we observed the behavior of the experimental turtles through a window on the door of the incubator. Body temperatures associated with a transient loss of righting response (the animals did not respond to intense mechanical stimulation and could not turn back when being turned over) at lower and upper thermal limits were used as endpoints for CT_{Min} and CT_{Max} .

Locomotor performance was tested at 8 constant body temperatures (18, 22, 25, 30, 33, 36, 39 and 41 °C), the sequence being randomized. Prior to each trial, turtles were placed in an incubator for a minimum of 4 h, thereby controlling their body temperatures at the expected level. Locomotor performance was assessed by chasing the turtles down a $200 \times 10 \times 15$ cm³ racetrack with one side transparent, which allow lateral filmation with a digital video camera (Panasonic NV-DS77). It was always the same person (the second author) who chased the turtles, thereby standardizing the stimulus. The video tapes were later examined using the MGI VideoWave III software for sprint speed in the fastest 25 cm interval, number of stops in the racetrack and the maximum length of continuous locomotion.

CT_{Max} and CT_{Min} were 41.9 °C and 1.8 °C, respectively. Diel variation in body, water and air temperatures were found in the environments both with and without thermal gradients. In the environment with thermal gradients, the daily means of body and water temperatures were nearly the same, both being greater than the daily mean air temperature. In the environment without thermal gradients, body, water and air temperatures did not differ from each other in the daily mean value. The existence of thermal gradients is a necessary for turtles to regulate body temperatures within their voluntary range. T_{sel} varied from 26.6 °C to 30.4 °C, and it was lower during the period of 00:00 ~ 10:00 and higher at the other time phase in a 24 h cycle. Body temperatures were positively correlated with both water and air temperatures. An ANCOVA showed that T_a -specific body temperatures were on average 2.0 °C, and T_w (specific body temperatures 1.0 °C, higher in turtles in the environment with thermal gradients than in those in the environment without thermal gradients. Locomotor performance was highly dependent on body temperature. Sprint speed increased with increase in body temperature within the range from 18 °C to

39 °C, and decreased at the body temperature of 41 °C. The maximum length of continuous locomotion was greater in turtles at the body temperatures of 30~39 °C than in those at the body temperatures lower or higher than this range. Overall, turtles at relatively high body temperatures had better locomotor performance than did those at low or extremely high body temperatures. A partial correlation analysis showed that sprint speed was positively correlated with both maximum length of continuous locomotion and number of stops in the racetrack.

Key words: red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*); hatchling; body temperature; selected body temperature; thermal tolerance; thermoregulation; locomotor performance

文章编号:1000-0933(2003)06-1048-09 中图分类号:Q958,Q959.6+2 文献标识码:A

爬行动物主要利用外热源通过行为调温辅以生理调温将体温维持在相对较高且稳定的水平,环境温度通过影响体温而影响动物的生理功能和行为表现^[1,2]。过高或过低的体温对动物有害甚至能导致其死亡,在极端高、低体温之间,相对较高的体温有利于动物较好地表达其生理功能和行为表现^[2~4]。爬行动物生理功能和行为表现的最适温度有不同程度的种间和种内差异,任何特定的体温都不能使所有种类、所有个体的生理功能和行为表现都达到最高水平的表达^[5~11]。因此,爬行动物的体温调定点是动物兼顾各项生理和行为指标的最适温度并进行平衡和妥协的结果^[5,8,9,11]。实验室温梯板上测得的爬行动物选择体温(T_{sel} , selected body temperature)表示动物在没有任何生物与非生物限制条件下试图通过体温调节达到的体温,可用于估算野外动物的体温调定点^[12,13]。由于爬行动物不同生理功能和行为表现的相对重要性有一定程度的时间变化,其选择体温也会发生相应的时间变化^[13~21]。

运动表现对爬行动物逃避天敌、强化觅食成功率具有重要的作用^[5,6,8,9,11,22~24],因而与其适应性有密切的关系。温度能显著影响爬行动物的运动表现,定量研究温度对这些功能表现的影响具有重要的生态学意义。

红耳滑龟(*Trachemys scripta elegans*)是该种龟已知的18个亚种之一,原产于美国东南部和墨西哥东北部^[25,26],被引入许多国家和地区,在台湾已建立野外种群^[27]。有关红耳滑龟的基础研究十分丰富,但缺乏热生物学研究数据。本文作者主要报道红耳滑龟当年孵出幼龟的热耐受性、体温及其昼夜变化和运动表现热依赖性方面的研究数据,并将这些数据与中华鳖(*Pelodiscus sinensis*)^[28]和中华花龟(*Ocadia sinensis*)^[29]的相关数据进行比较。

1 材料和方法

实验用红耳滑龟($N = 30$)于2001年7月下旬购自杭州花鸟市场,均为当年孵出幼体,体重 $9.5 \pm 0.2(7.7 \sim 11.1)$ g,背甲长 $35.6 \pm 0.2(32.7 \sim 37.4)$ mm和背甲宽 $35.3 \pm 0.2(33.6 \sim 36.9)$ mm。

1.1 热环境设计

设计具有和缺乏温度梯度的两种热环境。有温度梯度的热环境在温度控制在18~20 °C范围内的空调间内建立。实验期间将幼龟置于4个 $50 \times 30 \times 30$ cm³(长×宽×高)的专用玻璃缸内,每缸7~8个个体。玻璃缸底部一侧铺一细沙斜面(最高处约5 cm),缸内加水,水层高度约为2~3 cm,使幼龟能完全浸入水中。将专用玻璃缸置于温度为18~20 °C的空调间内,缸一端悬挂2只250 W加热用的白炽灯。白炽灯于早上7:00开启,可在缸内形成基底以上2 cm气温为18~60 °C的连续温度梯度,实验期间灯光始终开启。水层和细沙斜面上随机覆盖瓦砾使缸内微生境复杂化。这种热环境设计使得实验期间缸外温度始终为18~20 °C,缸内则始终具有18~60 °C的气温梯度,幼龟在缸内能通过改变与加热灯的位置并自主选择冷热斑块进行体温调节^[5,10,13]。

缺乏温度梯度的热环境在实验室户外避免阳光直射的自然条件下建立。实验期间缸内不悬挂加热用白炽灯,其它缸内微生境的设计完全同上述。由于不加挂加热用白炽灯,缸内热环境同缸外热环境一致,缸内缺乏温度梯度的昼夜变化与缸外环境温度的昼夜变化一致。

1.2 体温测定

幼龟体温(T_b)通过测定其泄殖腔温度获得,水温(T_w)和气温(T_a)分别通过测定被测体温幼龟所处位置的水温和约 1 cm 高气温获得。体温、气温和水温均用同一台精度为 0.1 °C 的 RC-95 型电子点温计(上海精华仪器厂)测定,点温计使用前用热工标准汞表矫正。

实验开始前,预先将幼龟在温度为 18~20 °C 的空调房内饲养 1 d,实验期间允许幼龟自由取食商品混合饲料。每隔 4 h 测定体温、水温和气温,连续测定 2 d,两天测定时间错开 2 h。在有温度梯度的热环境中,各测定时刻进行体温调节的幼龟平均体温为其对应时刻的选择体温,数值的昼夜变化为幼龟自主体温调节温度调定点的昼夜变化^[5~9, 11]。测量体温的同时记录幼龟是否在沙或瓦砾表面活动。选择体温的最大值和最小值分别为其昼夜测定值的最大值和最小值,非调温个体的数据不列入统计。

1.3 热耐受性测定

通过测定幼龟的临界高温(CT_{Max} , critical thermal maximum)和临界低温(CT_{Min} , critical thermal minimum)确定其热耐受性。由于高温耐受性测定容易导致动物死亡^[10],本研究先测定 CT_{Min} ,实验结束 1 d 后测定 CT_{Max} 。

实验开始前和两项实验间隔期,将幼龟饲养在 25~30 °C 的室温条件下,允许其自由取食。实验期间,将盛有幼龟的玻璃缸(20 × 20 × 20 cm³)移入温度预置为 28 °C 的 LRH-250G 生化培养箱(广东医疗器械厂)内,温度按每 1 min 递增或递减 0.1 °C 的速率向下或向上调节箱内温度。透过培养箱窗口观测幼龟行为,当幼龟在强烈刺激下不作出反应(不能眨眼、翻身和爬动、四肢不能缩回)时将其移出培养箱并迅速测出体温,实验结束后能够恢复正常活动的幼龟下限和上限体温数据被用于计算临界低温和临界高温值^[5~9, 11]。

1.4 运动表现热依赖性

实验在恒温室内进行,在 8 个(18、22、25、30、33、36、39 和 41 °C)恒定体温水平测定幼龟($N = 15$)的运动表现,实验温度顺序被预先随机排列。实验开始前,将幼龟在测定温度下至少预置 4 h 以上,以确保动物体温恒定。运动表现在 200 × 10 × 15 cm³ 的直形跑道中测定,跑道木质底面粗糙,有间隔 5 cm 的标记线。各体温水平的实验均在 2 h 内结束。实验中始终由同一人(第二作者)强烈驱赶(但不推动)动物,另一人用 Panasonic NV-DS77 数码摄像机拍摄动物在跑道中的运动表现,各动物的拍摄时间均为 90 sec。记录在数码磁带上的数据资料用 MGI VideoWave III 软件读出,该软件允许将数据记录在计算机硬盘和光盘上,记录时间精度为 0.01 s。用 3 项指标显示幼龟的运动表现:(1)疾跑速,指幼龟跑过 25 cm 的最大速度;(2)停顿次数,指每分钟停顿次数;(3)最大持续运动距离,指不间断持续运动的最长距离。22、30、33 和 39 °C 体温水平各有 1 个个体,41 °C 有 3 个个体拒绝运动,对应数据不被用于统计分析。

1.5 数据处理

数据在作进一步统计检验前,用 Kolmogorov (Smirnov 和 Bartlett 分别检验正态性和方差同质性 (Statistica 统计软件包)。经检验,部分数据需经 ln 转化才符合参数统计条件。用线性回归、单因子方差分析 (ANOVA)、单因子协方差分析 (ANCOVA)、Tukey 多重比较和偏相关分析处理相应的数据。全文中的描述性统计值用平均值(标准误差表示,显著性水平设置在 $\alpha = 0.05$)。

2 结果

2.1 热耐受性

所有经历低温耐受性实验的个体($N = 16$)在实验结束后均能恢复正常,15 个经历高温耐受性实验个体有 7 个在实验结束后 1~4 d 内死亡,对应的数据不被用于统计分析。 CT_{Max} 和 CT_{Min} 分别为 41.9 °C 和 1.6 °C;高温和低温耐受性的个体差异较小, CT_{Max} 和 CT_{Min} 的最大值和最小值(即个体差异范围)的差值分别为 1.9 °C 和 1.7 °C(表 1)。

2.2 体温昼夜变化

在具有温度梯度的热环境中, T_b (ln-transformation; $F_{11,322} = 5.70, P < 0.001$)、 T_w (ln-transformation; $F_{11,322} = 7.73, P < 0.001$)和 T_a (ln-transformation; $F_{11,322} = 13.28, P < 0.001$)平均值的昼夜差异显著,不同测定时刻 T_b 、 T_w 和 T_a 的平均值变化范围分别为 26.6~30.4 °C、25.3~28.9 °C 和

21.7~26.2 °C。T_b(28.2 °C)、T_w(27.0 °C)和 T_a(23.5 °C)的日平均温度差异显著($F_{2,33} = 39.00, P < 0.001$), T_b 和 T_w 日平均值无显著差异(Tukey' test, $P = 0.080$), 两者均大于 T_a 日平均值(Tukey' test, both $P < 0.001$). T_b(3.8 °C)和 T_w(3.6 °C)平均值的变化幅度大于 T_a(4.5 °C)(图 1)。在 00:00~10:00 时间段内, 幼龟 T_b 明显较低, 各点平均值均有“d”上标; 其它测定时刻的 T_b 无显著差异, 各点平均值均有“a”上标(图 1)。根据 T_{sel} 的定义和测定方法^[12], 处于温度梯度条件下调温幼体的平均体温为 T_{sel}, 因而判定红耳滑龟幼体的 T_{sel} 有显著的昼夜变化, 其最大和最小值分别为 30.4 °C 和 26.6 °C(表 1)。

表 1 红耳滑龟幼体选择体温最大值和最小值及耐受温度上限(临界高温)和下限(临界低温)

Table 1 The maximum and minimum of selected body temperature and the upper (critical thermal maximum) and lower (critical thermal minimum) limits of thermal tolerance of hatchling *Trachemys scripta elegans*

	选择体温(°C)		临界高温(°C)	临界低温(°C)
	最小值 Minimum	最大值 Maximum		
平均值 Mean	26.6	30.4	41.9	1.6
标准误差 SE	0.5	0.5	0.2	0.1
样本数 N	26	30	8	16
范围 Range	22.2~32.1	25.0~36.9	40.8~42.7	0.5~2.2

在缺乏温度梯度的热环境中, T_b($F_{11,348} = 106.11, P < 0.001$), T_w($F_{11,348} = 116.24, P < 0.001$)和 T_a($F_{11,348} = 89.93, P < 0.001$)的平均值亦有显著的昼夜差异, 不同测定时刻 T_b, T_w 和 T_a 平均值的变化范围分别为 26.3~33.1 °C、26.1~33.1 °C 和 25.5~31.9 °C。T_b(29.3 °C)、T_w(29.1 °C)和 T_a(28.3 °C)的日平均温度无显著差异($F_{2,33} = 0.81, P = 0.454$)。T_b(6.8 °C)、T_w(7.0 °C)和 T_a(6.4 °C)平均值变化幅度相近, 晚间和晨昏 T_b, T_w 和 T_a 的平均值均较低, 与夏季环境温度变化规律相同(图 2)。

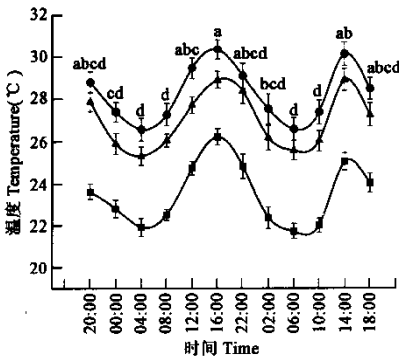


图 1 处于具有温度梯度热环境中的幼龟体温(●)、水温(▲)和气温(■)的昼夜变化

Fig. 1 Diel variation in body (●), water (▲) and air (■) temperatures for hatchling *Trachemys scripta elegans* in the environment with thermal gradients 数据用平均值 ± 标准误差表示。上标不同的平均体温有显著的差异 (Tukey's test, $\alpha = 0.05$) Data are expressed as mean ± SE. Mean body temperatures with different superscripts differ significantly (Tukey's test, $\alpha = 0.05$)

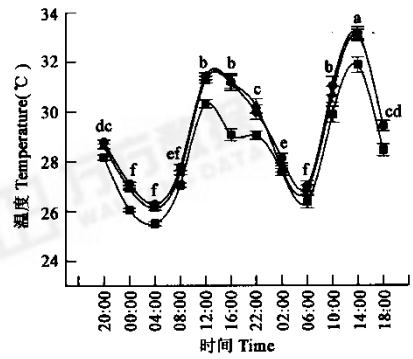


图 2 处于缺乏温度梯度热环境中的幼龟体温(●)、水温(▲)和气温(■)的昼夜变化

Fig. 2 Diel variation in body (●), water (▲) and air (■) temperatures for hatchling *Trachemys scripta elegans* in the environment without thermal gradients 数据用平均值 ± 标准误差表示。上标不同的平均体温有显著的差异 (Tukey's test, $\alpha = 0.05$) Data are expressed as mean ± SE. Mean body temperatures with different superscripts differ significantly (Tukey's test, $\alpha = 0.05$)

在具有(方方数据 $r^2 = 0.99, F_{1,10} = 159.41, P < 0.001$)和缺乏($r^2 = 0.97, F_{1,10} = 328.11, P < 0.001$)温度梯度的热环境中, 幼龟各测定时刻的平均 T_b 均与平均 T_a 呈正相关(图 3A); 在具有($r^2 = 0.96, F_{1,10} =$

231.19, $P < 0.001$)和缺乏($r^2 = 0.99$, $F_{1,10} = 1737.00$, $P < 0.001$)温度梯度热环境中,幼龟各测定时刻的平均 T_b 均与平均 T_w 呈正相关(图 3B)。两种热环境中幼龟各测定时刻的平均 T_b 与平均 T_a 的线性回归方程缺乏共同斜率($F_{1,20} = 16.91$, $P < 0.001$),有温度梯度的热环境中的斜率($b = 0.73$)小于缺乏温度梯度热环境中的斜率($b = 1.07$; 图 3A)。以回归剩余值去除 T_a 差异的影响后发现,处于温度梯度中幼龟的 T_b 比处于缺乏温度梯度中的幼龟高 2.0 °C(图 3A; $F_{1,22} = 7.34$, $P = 0.011$)。

两种热环境中幼龟各测定时刻的平均 T_b 与平均 T_w 的线性回归方程具有共同斜率($b = 0.957$; $F_{1,20} = 0.05$, $P = 0.830$)(图 3B)。以各测定时刻的 T_w 平均值作为协变量的 ANCOVA 显示:去除 T_w 差异影响后,处于温度梯度中幼龟的 T_b 比处于缺乏温度梯度中的幼龟高 1.0 °C(图 3B; $F_{1,21} = 95.70$, $P < 0.001$)。

3.2 温度对幼龟运动表现的影响

体温显著影响幼龟的停顿次数($F_{7,105} = 5.88$, $P < 0.001$)、疾跑速(ln-transformation, $F_{7,105} = 17.38$, $P < 0.001$),亦显著影响最大持续运动距离(ln-transformation, $F_{7,105} = 3.84$, $P < 0.001$)。低体温(18~25 °C)幼龟的停顿次数比高体温(30~41 °C)幼龟少($F_{1,111} = 26.89$, $P < 0.001$)(图 4A)。18~39 °C 体温范围内,疾跑速总体随体温升高而增加,36 °C 和 39 °C 体温幼龟的疾跑速最大;体温达到 41 °C 时,疾跑速下降(图 4B)。在 18~39 °C 体温范围内,幼龟最大持续运动距离随体温升高而增加;体温达到 41 °C 时,最大持续运动距离缩短(图 4C)。30~39 °C 体温的幼龟最大持续运动距离总体大于其它更低(18~25 °C)或更高体温(41 °C)的幼龟(ln-transformation, $F_{2,110} = 10.69$, $P < 0.001$)(图 4C)。

偏相关分析显示:(1)疾跑速与最大持续运动距离呈显著的正相关($r = 0.92$, $t = 5.29$, $df = 5$, $P < 0.001$);(2)停顿次数与最大持续运动距离无关($r = 0.65$, $t = 1.92$, $df = 5$, $P = 0.113$);(3)停顿次数与疾跑速呈显著的正相关($r = 0.87$, $t = 3.89$, $df = 5$, $P = 0.012$)。

3 讨论

温度对动物生理功能和行为表现的影响是功能生物学(functional biology)领域成果最多、论题最经久久的研究内容之一^[30~32]。热生物学研究之所以受到各国同行的普遍重视,是因为动物生理功能和行为表现的几乎所有方面均受其体温变化的影响。无论是恒温动物还是变温动物,相对较高且恒定的体温均有利于动物较好地表达其生理功能并有较好的行为表现。爬行动物主要利用外热源,通过姿势、选择活动时间和冷热斑块之间穿梭等行为途径进行体温调节,以维持相对较高且稳定的体温^[4]。行为调温要求环境温度的空间和时间分布是异质化的,在具有温度梯度的异质热环境中,爬行动物才能进行行为调温。爬行动物的生理调温能力通常较弱,在缺乏温度梯度的均质热环境中,其体温会因行为调温受到有效的限制而随环境温度发生显著的变化^[1,2]。红耳滑龟幼体的体温(包括昼夜变化)和体温调节也具有这些特性(图 1、图 2)。

本研究为动物提供了两种热环境有显著的差异。有温度梯度的热环境是在空调间内(18~20 °C)建立的,缸外热环境昼夜不变,幼龟所在的玻璃缸内因悬挂加热点光源而具有 18~60 °C 的连续气温梯度,幼龟处于此

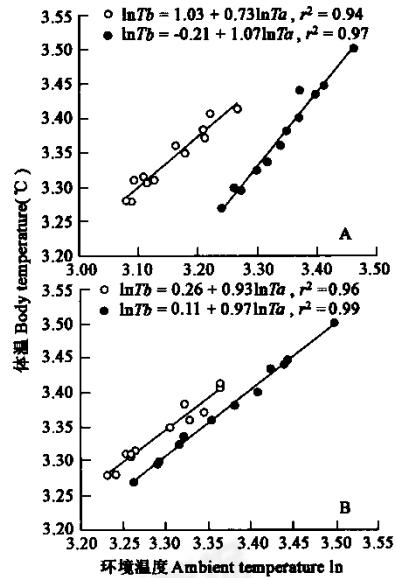


图 3 处于具有(○)或缺乏(●)温度梯度热环境中的幼龟体温与气温(A)和水温(B)之间的线性回归

Fig. 3 Linear regressions of body temperature on air (A) and water (B) temperatures of hatchling *Trachemys scripta elegans* in the environment with (○) or without (●) thermal gradients

图中显示回归方程 Regression equations are indicated in the figures

热环境中体温变化完全是其自主体温调节的节律变化。幼龟体温的自主昼夜变化,证明其体温调定点(即选择体温)有昼夜变化,进一步提供了爬行动物选择体温有时间(昼夜)变化的证据^[12, 13, 18, 19, 33]。由于不同的生理功能和行为表现的相对重要性有时间变化,动物权衡体温调节的调定点也有相应的变化,这导致选择体温的时间变化(图 1)。本研究中幼龟选择体温在 00:00~10:00 时间段内较低、其它时间段的选择体温基本相近。由于幼龟运动表现的最适温度接近 CT_{Max} 、远离 CT_{Min} (图 4、表 1),因此可以推测幼龟选择体温较低的时间段内(00:00~10:00)活动水平相对较低。这一推论能够被本项研究的观测结果所支持:00:00~10:00 时间段内在沙或瓦砾表面活动个体的总记录频次为 34.4%(62/180),其它时间段内表面活动个体的总记录频次为 45.0%(81/180)。由于爬行动物的代谢率随体温升高而增加,在活动频率较低的时间段内,选择体温漂向较低的水平有利于减小维持能耗。

缺乏温度梯度的热环境是在户外隔离直射光照的自然条件下建立的,缸内外热环境是一致的,缸内因不具有加热点光源而缺乏温度梯度。在缺乏温度梯度的热环境中,幼龟的行为调温受到有效的限制,体温变化主要决定于自然环境温度的变化。在此热环境中,气温、水温 and 体温的日平均值无显著的差异,变化幅度相近,这些结果表明幼龟体温在缺乏温度梯度的热环境中直接受环境温度的影响并随环境温度的变化而发生对应的变化(图 2)。幼龟在缺乏温度梯度的热环境中体温昼夜变化幅度亦决定于环境温度的变化幅度,但这种变化是被动的,与幼龟行为调温导致的体温自主昼夜节律变化无关。本研究中,户外实验幼龟的日平均体温(29.3 °C)高于空调间内幼龟的日平均体温(28.2 °C),这与户外日平均气温和水温高于空调间内幼龟所处位置的日平均气温和水温有关。

两种热环境中幼龟体温及其昼夜变化的差异主要与缸内是否具有温度梯度有关,温度梯度是幼龟进行体温调节必不可少的条件。虽然户外幼龟日平均体温大于室内幼龟,但用回归剩余值和 ANCOVA 分别去除幼龟所处位置气温和水温差异的影响后发现,室内幼龟的矫正体温大于户外幼龟。去除 T_a 和 T_w 差异的影响后,幼龟在空调间温度梯度中的矫正体温比户外分别高 2.0 °C 和 1.0 °C(图 3)。红耳滑龟野外主要栖息在水域中,水温对体温的影响更为直接,但气温和水温的时空变化均对其体温调节具有重要作用。这一结果也见于中华鳖^[28]和中华花龟^[29]。3 种龟鳖类幼体要维持相对较高且稳定的体温须进行体温调节,室内温度梯度下幼龟在水和空气环境中穿梭是其体温调节的主要途径,幼龟每日活动节律的时间变化能改变其与环境进行能量交换,影响体温,使得各测定时刻的体温呈现昼夜变化。

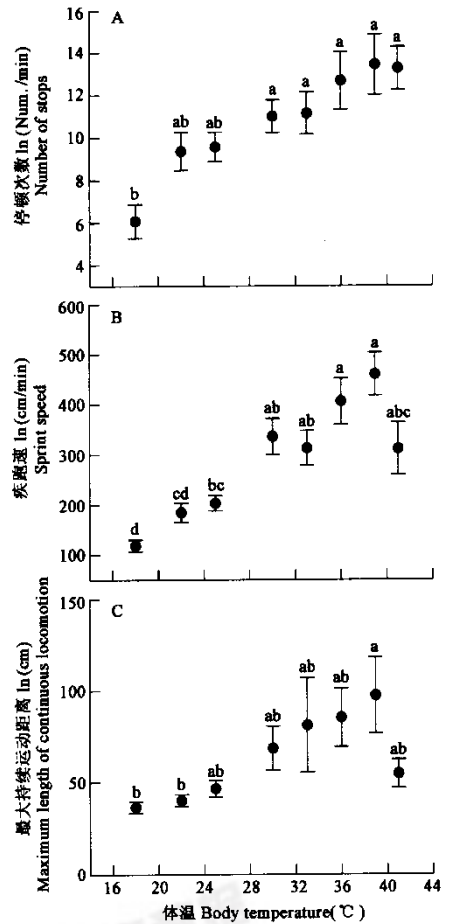


图 4 幼龟运动表现的热依赖性

Fig. 4 Thermal dependence of locomotor performance of hatchling *Trachemys scripta elegans*

A: 停顿次数 Number of stops; B: 疾跑速 Sprint speed; C: 最大持续运动距离 Maximum length of continuous locomotion; 数据用平均值±标准误差表示 Data are expressed as mean±SE; 上标不同的平均值差异显著 (Tukey's test, $\alpha=0.05$) Means with different superscripts differ significantly (Tukey's test, ($\alpha=0.05$))

许多内在和外在的因素能影响爬行动物的热耐受性,将动物在高温和低温中驯化能分别强化其对高

温和低温的耐受性^[12, 34]。本研究没有将幼龟在特定的温度下驯化, 临界高温和临界低温的测定值仅代表这些动物对原饲养热环境驯化后的高、低温耐受极限。红耳滑龟幼体能够耐受的温度范围较宽($CT_{Max} = 41.9\text{ }^{\circ}\text{C}$, $CT_{Min} = 1.6\text{ }^{\circ}\text{C}$), 选择体温有 $26.6\sim 30.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 范围内的昼夜变化。这些结果表明: 该种与中华鳖($CT_{Max} = 40.9\text{ }^{\circ}\text{C}$, $CT_{Min} = 7.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{sel} = 28.0\sim 30.3\text{ }^{\circ}\text{C}$)和中华花龟($CT_{Max} = 41.9\text{ }^{\circ}\text{C}$, $CT_{Min} = 1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{sel} = 25.4\sim 29.2\text{ }^{\circ}\text{C}$)同属广温(喜温性龟鳖类, 能在变化幅度较大热环境中维持生存且喜好较温暖的环境)。

与有鳞类爬行动物相比^[2, 5, 6, 9, 11, 23, 35~38], 有关龟鳖类运动表现的研究较少。红耳滑龟幼体的运动表现有显著的热依赖性(图 4)。由于疾跑速和最大持续运动距离分别代表幼龟的瞬时运动速度和运动耐力, 这两项指标直接与野外幼龟逃避天敌和获取食物的能力有关。本研究涉及的 3 项运动表现指标中, 疾跑速和最大持续运动距离的生态学意义比停顿次数更为重要。疾跑速与最大持续运动距离呈显著的正相关, 疾跑速较大幼龟的持续运动距离亦较大, 反之亦然。停顿次数与最大持续运动距离呈负相关、与疾跑速呈正相关, 这表明停顿次数越多持续运动距离越短, 但停顿次数较多的幼龟可具有较大的瞬时运动速度。疾跑速和最大持续运动距离的最适温度接近幼龟耐受温度的上限、远离耐受温度的下限(图 4), 表明较高的体温有利于幼龟充分表达其运动潜力。这一模式也见于中华鳖^[28]和中华花龟^[29]幼体, 但运动表现各指标的最适温度有一定程度的种间差异。体温较低的幼龟运动中停顿次数较少但运动速度较慢, 因而具有相对较差的运动表现。

References:

- [1] Avery R A. Field studies of body temperature and thermoregulation. In: Gans C., Pough F. H. eds. *Biology of the Reptilia* Vol. 12. New York: Academic Press, 1982. 93~116.
- [2] Huey R B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Gans C., Pough F. H. eds. *Biology of the Reptilia* Vol. 12. New York: Academic Press, 1982. 25~91.
- [3] Pough F H. The advantages of ectothermy for tetrapods. *Amer. Nat.*, 1980, **115**: 92~112.
- [4] Huey R B, Kingsolver J G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.*, 1989, **4**: 131~135.
- [5] Ji X, Zheng X Z, Xu Y G, et al. Some aspects of thermal biology of the skink *Eumeces chinensis*. *Acta Zool. Sin.*, 1995, **41**: 268~274.
- [6] Ji X, Sun P Y, Du W G. Selected body temperature, thermal tolerance and food assimilation in a viviparous skink, *Sphenomorphus indicus*. *Neth. J. Zool.*, 1997, **47**: 103~110.
- [7] Ji X, Du W G, Sun P Y. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *J. Therm. Biol.*, 1996, **21**: 155~161.
- [8] Xu X F, Zhao Q, Ji X. Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation in juvenile Chinese skinks, *Eumeces chinensis* (Scincidae). *Raff. Bull. Zool.*, 1999, **47**: 465~471.
- [9] Xu X F, Chen X J, Ji X. Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation and locomotor performance in lacertid lizards, *Eremias brenchleyi*. *Zool. Res.*, 2001, **22**: 443~448.
- [10] Van Damme R, Bauwens D, Verheyen R F. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Laercerta vivipara* Jacquin. *Func. Ecol.*, 1991, **5**: 507~517.
- [11] Du W G, Yan S J, Ji X. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *J. Therm. Biol.*, 2000, **25**: 197~202.
- [12] Hutchison V H. Factors influencing thermal tolerances of individual organisms. In: Esch G. W., McFarlane R. W. eds. *Thermal Ecology* 11. *Proc. 2nd SREL Thermal Ecology Symposium*. Oak Ridge: U. S. National Technical Information Service, 1976. 10~26.
- [13] Braña F. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*, 1993, **66**: 216~222.
- [14] Andrews R M. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus lizards*. *J. Therm. Biol.*, 1998, **23**: 329~334.
- [15] Beuchat C A. Reproductive influences on thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia*, 1986, 1986: 971~979.
- [16] Charland T, Gregory P T. The influence of female reproductive status on thermoregulation in a viviparous snake, *Crotalus viridis*. *Copeia*, 1990, **1990**: 1089~1098.

- [17] Daut E F, Andrews R M. The effect of pregnancy on thermoregulatory behavior of the viviparous lizard *Chalcides ocellatus*. *J. Herpetol.*, 1993, **27**: 6~13.
- [18] Gil M J, Guerrero F, Pérez-Mellado V. Diel variation in preferred body temperature of the Moorish Gecko *Tarentola mauritanica* during summer. *Herpetol. J.*, 1994, **4**: 56~59.
- [19] Mathies T, Andrews R M. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*; why do pregnant females exhibit low body temperatures. *Func. Ecol.*, 1997, **11**: 498~507.
- [20] Van Damme R, Bauwens D, Verheyen R F. Selected body temperature in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *J. Therm. Biol.*, 1986, **11**: 219~222.
- [21] Webb J K, Shine R. Thermoregulation by nocturnal Elapid snake (*Hoplocephalus bungaroides*) in southeastern Australia. *Physiol. Zool.*, 1998b, **71**: 608~689.
- [22] Pough F H. Organismal performance and Darwinian fitness: approaches and interpretations. *Physiol. Zool.*, 1989, **62**: 199~236.
- [23] Bauwens D, Garland T Jr, Castilla A M, *et al.* Evolution of sprint speed in lacertid lizard: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 1995, **49**: 848~863.
- [24] Miles D B, Fitzgerald L A, Snell H L. Morphological correlates of locomotor performance in hatchling *Amblyrhynchus cristatus*. *Oecologia*, 1995, **103**: 261~264.
- [25] Ernst C H. Systematics, taxonomy, variation, and geographic distribution of the slider turtle. In Gibbons J. B. ed. *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1990. 3~18.
- [26] Legler J M. The genus *Pseudemys* in Mesoamerica: taxonomy, distribution, and origins. In Gibbons J. B. ed. *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1990. 82~105.
- [27] Chen T H, Lue K Y. Ecological Notes on feral populations of *Trachemys scripta elegans* in northern Taiwan. *Chelonian Conserv. Biol.*, 1998, **3**: 87~90.
- [28] Sun P Y, Xu X Y, Chen H L, *et al.* Thermal tolerance, diel variation of body temperature, and thermal dependence of locomotor performance of hatchling soft-shelled turtles, *Trionyx sinensis*. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2002, **13**: 1161~1165.
- [29] Pan Z C, Zhang Y P, Ji X. Diel variation in body temperature, thermal tolerance, and thermal dependence of locomotor performance in hatchling Chinese striped-necked turtles (*Ocadia sinensis*). *Acta Zool. Sin.*, 2003, **49**: 45~52.
- [30] Hochachka P W, Somero G N. *Biochemical Adaption*. New Jersey: Princeton University Press, 1984.
- [31] Prosser C L. *Environmental and Metabolic Animal Physiology: Comparative Animal Physiology*. New York: Wiley-Liss, 1986.
- [32] Cossins A R, Bowler K. *Temperature Biology of Animals*. London: Chapman and Hall, 1987.
- [33] Peterson C R. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology*, 1987, **68**: 160~169.
- [34] Huey R B, Berrigan D. Testing evolutionary hypotheses of acclimation. In: Johnston I. A., Bennett A F. eds. *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 205~238.
- [35] Bennett, A F. The thermal dependence of lizard behaviour. *Anim. Behav.*, 1980, **28**: 752~762.
- [36] Hertz P E, Huey R B, Nevo N. Homage to Santa Anita; thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution*, 1983, **37**: 1057~1084.
- [37] Crowley S R. Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*; support for a conservative view of thermal physiology. *Oecologia*, 1985, **66**: 219~225.
- [38] Huey R B, Bennett A F. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperature versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*, 1987, **41**: 131~135.

参考文献:

- [5] 计翔, 郑向忠, 徐永明, 等. 中国石龙子热生物学的研究. *动物学报*, 1995, **41**: 268~274.
- [9] 许雪峰, 陈雪君, 计翔. 雄性山地麻蜥选择体温、热耐受性及温度对食物同化和运动表现的影响. *动物学研究*, 2001, **22**: 443~448.
- [28] 孙平跃, 徐晓寅, 陈慧丽, 等. 中华鳖新孵幼体的热耐受性、体温昼夜变化和运动能力的热依赖性. *应用生态学报*, 2002, **13**: 1161~1165.
- [29] 潘志崇, 张永普, 计翔. 中华花龟幼体热耐受性、体温昼夜变化和运动表现的热依赖性. *动物学报*, 2003, **49**: 45~52.