

在不同条件下人工饲养大鲵的呼吸特征

郑合勋^{①②} 王小明^{①*} 陶峰勇^①

(^①华东师范大学生命科学学院 上海 200062; ^②河南大学生命科学学院 开封 475001)

摘要: 于 2004 年 4 月 25 日~5 月 15 日在河南卢氏县大鲵 (*Andrias davidianus*) 养殖场对大鲵肺呼吸活动的方式进行了详细观察, 发现与已报道的方式不同。大鲵的肺呼吸采取了肺腔贮存气体、间歇式浮出水面、以 1 次呼气 and 2 次吸气、咽气过程构成的换气方式来适应水栖生活, 其肺呼吸活动方式属于四程式呼吸。大鲵在白天休息状态下的肺换气频次受气温、水温和大气压等气候因子变化的影响, 换气频次的多少与水温的高低变化呈正相关 ($R = 0.917, P < 0.01$), 与大气压的高低变化呈负相关 ($R = -0.954, P < 0.01$)。

关键词: 大鲵, 呼吸方式, 影响因素

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2005)06-49-05

Characteristic of Pulmonary Respiration of Chinese Giant Salamander in Different Captivity Conditions

ZHENG He-Xun^{①②} WANG Xiao-Ming^① TAO Feng-Yong^①

(^① Department of Biology, East China Normal University, Shanghai 200062;

^② Department of Biology, Henan University, Kaifeng 475001, China)

Abstract: Detailed observation on the manner of the lung ventilation of Chinese Giant Salamander (*Andrias davidianus*) was made at the Lushi farm in Henan Province. The results revealed that its manner of lung ventilation was different from the previous report. Chinese Giant Salamander saved air in lung cavity under water, then floated out of water to ventilate intermittently. Each respiratory cycle consists of one exhalation, two inspiration and gulping fresh air continuously. The procedure of lung ventilation belongs to the four-stroke breathing. Its lung ventilation frequency at rest during daytime (06:00–20:00) is influenced by climatic factors such as air temperature, water temperature and atmospheric pressure. The frequency of lung ventilation is positively related to the change of water temperature ($R = 0.917, P < 0.01$), and is negatively related to the change of atmospheric pressure ($R = -0.954, P < 0.01$).

Key words: Chinese Giant Salamander (*Andrias davidianus*); Respiratory manner; Climatic factors

肺呼吸是陆生脊椎动物的重要特征之一。两栖类处于由水生动物向陆生动物进化的过渡阶段, 对其肺呼吸活动方式的研究有助于了解脊椎动物呼吸系统的进化过程。有关两栖类肺呼吸活动方式的研究, 早期主要以无尾目 (Anura) 动物 (蛙类和蟾蜍类) 为研究对象, 忽略了对有尾目 (Caudata) 和无足目 (Apoda) 动物的研究, 但由于有尾目动物保留了更为原始的体型, 对其肺呼吸活动的研究可为理解呼吸系统

的进化提供有用的信息, 以往对其研究的忽略, 严重制约了对肺呼吸进化的了解^[1,2]。由于不同的两栖类动物适应不同的生境, 呼吸活动方

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (No. 30370244), 教育部跨世纪优秀人才培养计划;

* 通讯作者, E-mail: xmwang@ecnu.edu.cn;

第一作者介绍 郑合勋, 男, 博士研究生, 主要从事保护生物学研究; E-mail: zhx@henu.edu.cn。

收稿日期: 2005-04-04, 修回日期: 2005-09-25

式亦存在差异^[3],因此研究有尾目不同种类的呼吸活动方式对了解两栖类呼吸系统的进化和对不同环境的适应方式有重要意义。

大鲵(*Andrias davidianus*)是我国特有的有尾目两栖类动物,有关大鲵肺呼吸系统的结构,宋鸣涛、彭克美等进行了初步的大体解剖观察^[4,5]。大鲵肺呼吸活动的方式有过报道^[4],但结果尚待商榷。对大鲵肺呼吸活动节律与气候因子的关系未见报道,由于研究其肺呼吸活动节律与气候因子的关系对了解大鲵对环境的适应方式有重要意义,作者于2004年4月25日~5月15日在卢氏县大鲵养殖场对大鲵肺呼吸活动方式和白天休息状态下的呼吸活动节律与气候因素的关系进行了研究。结果报道如下。

1 观察地点、对象与方法

观察地点位于河南省卢氏县潘河乡卢氏县大鲵养殖场,海拔830 m。观察所选择的8条成年大鲵(3♂ 5♀)为1996年由野外捕捉,露天圈养,长期适应定期换水或流动性很小的池水环境。8条大鲵的体长59.6~92.5 cm,体重1.38~5.75 kg。

为了对不同个体进行分别观察,从混养池中选出的8条大鲵分池单独饲养于8个露天池

(大小6 m²,水深0.35 m)中,每池用石板搭建一个洞穴供大鲵栖息,池水每3 d更换一次,每次更换量约1/3。分池后进行的2 d预观察发现,圈养条件下的大鲵白天除换气外都栖息于洞穴之中,夜晚出洞活动。选择大鲵处于休息状态的白天(06:00~20:00时)对其肺呼吸活动进行观察,对每条大鲵进行了3~6 d的观察,8条大鲵先后累计观察32天次,记录每条大鲵浮出水面换气的次数、每次换气的行为过程和持续时间等,每2 h用精密温度计(精确到0.1℃)和大气压计(精确到0.1 kPa)测量一次气温(距地面高度1 m)、水温(水面下0.2 m)和大气压值(距地面高度1 m)。同时对大鲵的呼吸活动行为进行录像分析。对收集到的数据进行归类整理,并进行统计分析和制图。

2 结果

2.1 肺呼吸活动方式 大鲵白天栖息于洞穴之中,换气时头部沿洞口顶壁缓慢向上伸出直到鼻孔露出水面,上下颌处于闭合状态,口腔底壁肌肉稍微向外扩张,肺内气体进入口腔,口腔底壁肌肉内收,经鼻孔排来自肺腔的废气,接着口腔底壁肌肉向外极度扩张,将新鲜空气经外鼻孔吸入口腔,口腔底壁肌肉极度内收,将空气压入肺腔,紧接着口腔底壁肌肉又一次向外

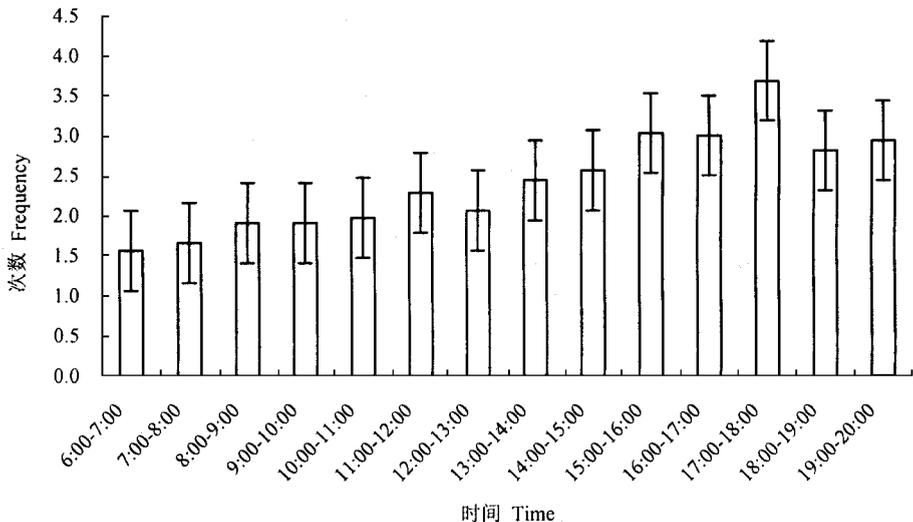


图1 大鲵白天换气频次分布

Fig. 1 Frequency of the lung ventilation during daytime

极度扩张,空气又一次经鼻孔进入口腔,口腔底壁肌肉再一次内收至极度,又一次将空气压入肺腔,然后身体和头部回收下沉到水中,在其头部从水面回收下沉至水底的过程中,上下颌微微打开,放出口腔中没有被压入肺腔的剩余空气,在水中产生一些气泡。即为一次换气活动过程,缩回洞中至下次换气时重复这一过程。不同大鲵个体每次换气从鼻孔露出水面到沉入水中所需时间为(7.8 ± 2.2)(n = 56)。

2.2 肺呼吸活动节律 大鲵白天从6:00 ~ 20:00时栖息于洞穴中处于不活动状态,从其每小时换气频次(图1)中可看出,上午换气频次低,下午换气频次高,每小时平均换气(2.4 ± 1.7)次(n = 1080),每天14h内平均换气(33.8 ± 12.4)次,平均气温(16.8 ± 6.8)℃;平均水温(16 ± 1.5)℃;平均气压(90.59 ± 0.48)kPa。

从所记录的1080次换气活动每两次换气活动之间的间隔时间分布(图2,按间隔时间15min划分)中可看到,换气间隔时间的长短并不均匀而是差异极大,平均间隔时间为(23 ± 18)min(n = 1035),最短为60s,最长为2h13min。间隔时间在0 ~ 15min[平均(8 ± 3.88)min, n = 379]和15.1 ~ 30min[平均(21 ± 4.17)min, n =

379]的频次共758次,占总次数的73.24%;再加上间隔时间在30.1 ~ 45min[平均(37 ± 4.62)min, n = 152]和45.1 ~ 60min[平均(52 ± 3.95)min, n = 77]的频次共987次,占总次数的95.36%,这一比例说明人工饲养静水条件下大鲵的换气间隔时间在60min以内。

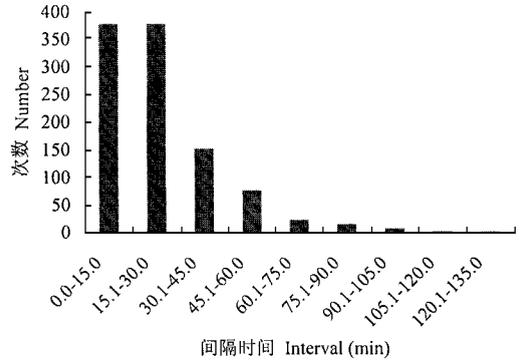


图2 大鲵换气间隔时间频次

Fig. 2 Frequency of the interval of lung ventilation

2.3 肺呼吸活动节律与气候因子的关系 以每2h时间段的气温、水温和大气压的平均值对应相应时间段8条大鲵的平均换气次数来分析大鲵换气频次与气温、水温和大气压的关系。从图3中可明显看出,换气频次与水温高低的变化趋势相一致,与大气压的变化趋势相反。

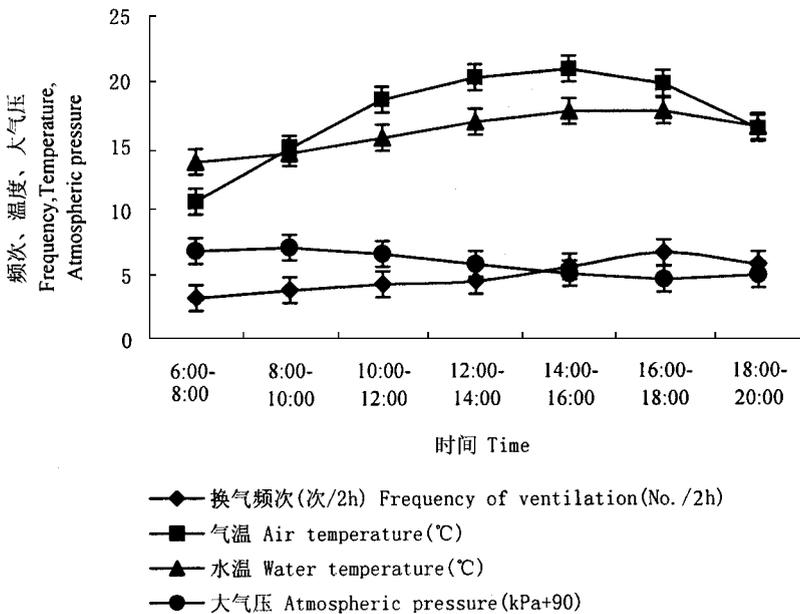


图3 大鲵换气频次与气候因子随时间的变化

Fig.3 Changes of the lung ventilation frequency with climatic factors during daytime

通过进一步相关分析发现,水温的变化与肺换气频次呈正相关 ($R = 0.917, F = 26.513, P = 0.003 < 0.01$),其回归曲线和方程见图 4;大气压的变化与肺换气频次呈明显负相关 ($R = -0.954, F = 50.82, P = 0.0008 < 0.01$),其回归曲线和方程见图 5;气温的变化与肺换气频次相关不显著 ($R = 0.710, F = 5.075, P = 0.074 > 0.05$).

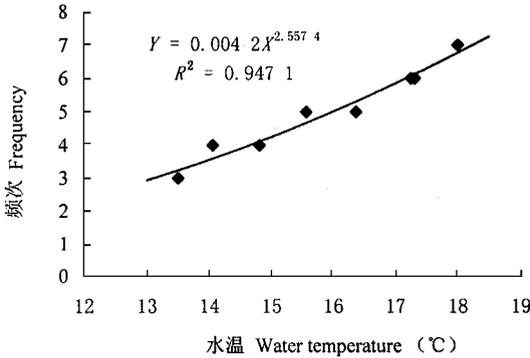


图 4 大鲵换气频次与水温的关系

Fig. 4 Frequency of the lung ventilation related to water temperature

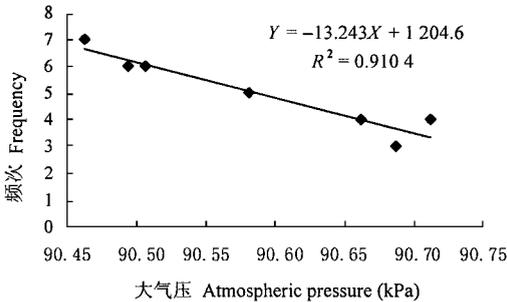


图 5 大鲵换气频次与大气压的关系

Fig. 5 Frequency of the lung ventilation related to atmospheric pressure

3 讨论

关于大鲵肺呼吸活动的方式,彭克美等报道了大鲵呼吸的空气通道,没有涉及其呼吸活动方式^[6];叶昌媛等仅谈到大鲵的换气现象,对大鲵肺呼吸的具体方式没有说明^[5];宋鸣涛认为大鲵浮出水面吸气而在水中呼气,吸气时空气直接进入肺,呼气时在水中放出气泡^[4]。而

我们所观察的大鲵的肺呼吸是依靠口腔底壁肌肉的扩张和收缩而完成的,每次换气活动由 1 次呼气和连续 2 次吸气、咽气构成,换气结束沉入水中时放出的气泡是每次换气口腔中未压入肺腔的剩余气体,呼气是在水面进行而并非在水中进行,这与 Brainerd 等在水族箱中对 5 种有尾两栖类的观察结果一致^[2]。

在两栖类中,肺呼吸的换气机制分为二程式口腔泵(two-stroke buccal pump)和四程式口腔泵(four-stroke buccal pump),相应肺呼吸的方式分为二程式呼吸(two-stroke breathing)和四程式呼吸(four-stroke breathing)^[2]。在二程式呼吸中,口腔膨胀,新鲜空气和来自肺腔的废气同时进入口腔;当口腔关闭压缩时,混合空气被压入肺中。在四程式呼吸中,首先口腔膨胀,肺内的废气进入;接着口腔底壁收缩将废气经鼻孔排出;接着口腔再一次膨胀,新鲜空气被吸入;然后口腔压缩,新鲜空气压入肺腔。这样,呼气 and 吸气分别由一个完全的口腔膨胀、压缩来完成^[7,8]。从大鲵肺呼吸活动的方式来看,我们认为属于四程式呼吸模式。

无论二程式呼吸还是四程式呼吸,在第一轮口腔膨胀和压缩完成后,有些种类可重复进行一至多次吸气,重复次数的多少可能与极度延长的身体而造成相对较小的口腔和较大的肺腔有关^[7,8]。大鲵在人工养殖静水条件下重复 1 次吸气,而三趾两栖鲾(*Amphiuma tridactylum*)可重复 1~7 次吸气,美国大鲵(*Cryptobranchus alleganiensis*)可重复 1~2 次,南美蚓螈(*Typhlonectes natans*)重复 10~15 次^[1],大鲵吸气重复次数少说明其口腔体积相对于肺的体积较大。

大鲵为两栖动物,成体的气体交换除肺呼吸外还有皮肤呼吸,所需氧气由两种呼吸共同满足。在水中的皮肤呼吸通过水中和身体组织液中的氧分压差渗透,因而皮肤呼吸量的多少取决于水中溶氧量的多少^[9]。在水中休息状态下的需氧量主要取决于不同环境温度下的代谢率^[9,10]。图 3 显示,大鲵肺换气频次受气温、水温和大气压变化的影响,我们认为可能是通过

影响大鲵代谢率和皮肤呼吸量两个方面起作用。图 5 大气压的变化与肺换气频次呈明显负相关 ($R = -0.954, P < 0.01$), 说明大气压直接影响水中溶氧量的变化, 后者影响皮肤呼吸量的多少^[7], 进而可能影响肺换气的频次, 即大气压高则水溶氧量高使得皮肤呼吸量多而肺换气频次低, 反之亦然。图 4 水温的变化与肺换气频次呈明显正相关 ($R = 0.917, P < 0.01$), 说明水温除影响水中溶氧量外, 又影响大鲵的代谢率, 水温升高溶氧量变低而代谢率上升^[7], 使得大鲵皮肤呼吸量减少而需氧量增加, 因而可能导致大鲵肺换气频次的增加, 水温降低时情况正相反。因此, 我们认为水温的双重作用对大鲵的换气频次有显著影响。另外, 在影响大鲵代谢率方面, 水温起直接作用, 气温是通过影响水温的变化而间接起作用。

从对环境的适应性来看, 较低的肺呼吸频率可减少换气时从水底到水面的运动次数而减少了能量的消耗, 如果生活在天然河流中, 同时还减少了暴露外界的次数而减小了被捕食的危险。从休息状态下的肺呼吸频率来看, 虎纹蝾螈 (*Ambystoma tigrinum*) 在水中是 6 次/h (恒定室温 22℃)^[8], 南美蚓螈为 (6.33 ± 0.84) 次/h (恒定水温 28 ± 1℃)^[1], 而人工养殖静水条件下的大鲵为 (2.4 ± 1.7) 次/h (平均水温 16 ± 1.5℃), 但要证明大鲵所具有的四程式呼吸方式是否较前两者或其他两栖类的二程式呼吸的气体交换效率更高, 还需在相同条件下作进一步的比较研究。

致谢 卢氏县大鲵管理所陈平、翟力同志协助观察记录, 卢氏县大鲵养殖场提供研究条件。谨致衷心感谢。

参 考 文 献

- [1] Prabha K C, David G B, Manuela G, et al. Ventilatory mechanics and the effects of water depth on breathing manner in the Aquatic Caecilian, *Typhlonectes natans*. *The Journal of Experimental Biology*, 2000 (203): 263 ~ 272.
- [2] Brainerd E L, Ditelberg J S, Bramble D M. Lung ventilation in salamanders and the evolution of vertebrate air-breathing mechanism. *Biological Journal of Linnean Society*, 1993, (49): 163 ~ 183.
- [3] 张孟闻. 脊椎动物比较解剖学(中册). 北京: 高等教育出版社, 1989, 115 ~ 132.
- [4] 宋鸣涛. 大鲵呼吸系统的解剖. 动物学杂志, 1989, 24 (5): 45 ~ 47.
- [5] 叶昌媛 费梁, 胡淑琴. 中国珍稀及经济两栖动物. 成都: 四川科学出版社, 1993, 64 ~ 69.
- [6] 彭克美 陈喜斌, 冯悦平. 中国大鲵的形态学观察和内脏解剖学研究. 湖北农业科学, 1993 (5): 41 ~ 45.
- [7] Brainerd E L. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. *Experimental Biology Online*, 1999, 4 2.
- [8] Simons R S, Bennett W O, Brainerd E L. Mechanics of lung ventilation in a Post-metamorphic Salamander, *Ambystoma tigrinum*. *The Journal of Experimental Biology*, 2000 (203): 1 081 ~ 1 092.
- [9] 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995, 89 ~ 104.
- [10] 林浩然. 鱼类生理学. 广州: 广东高等教育出版社, 1999, 56 ~ 81.