

笼养普通朱雀适应北方冬季气候的 体温调节特征

王凤琴 韩亚鹏 许姝娟 杨永鹏 柳鹏飞

陇东学院生命科学与技术学院 庆阳 745000

摘要: 内温动物的能量代谢和体温调节表现出普遍的季节性适应,这对于动物的能量分配、存活和繁殖等具有积极意义。本研究中,利用陆生动物呼吸代谢测量系统,测定了在北方适应了3年(2018至2020年)的普通朱雀(*Carpodacus erythrinus*)冬季代谢产热特征,以期理解该物种对北方冬季气候的响应。结果发现,普通朱雀冬季基础代谢率(以单位时间耗氧量表示)为 (6.5 ± 0.3) ml/(g·h);热中性区为 $20 \sim 35$ °C,环境温度低于下临界温度时,代谢率随环境温度降低显著升高,环境温度高于上临界温度时,代谢率随环境温度升高显著增加。体温在环境温度为 $10 \sim 25$ °C时,保持相对稳定,为 (42.9 ± 0.15) °C;环境温度为5 °C时体温降低,高于30 °C时,体温升高。最小热传导 (0.25 ± 0.02) ml/(g·h·°C),热传导随环境温度上升显著增加。与已有关于普通朱雀的研究报道相比较,本结果表明,普通朱雀在冬季代谢产热增加,以维持较高体温;热中性区变宽,下临界温度下调,以节省体温调节的能量支出;体温维持较高水平以抵抗寒冷,当气温过低时,适当降低体温,以减少直接能量消耗。

关键词: 代谢产热; 体温调节; 热中性区; 冬季; 普通朱雀

中图分类号: Q955 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 04-591-06

Thermoregulatory Characteristics in Winter-acclimatized Common Rosefinch *Carpodacus erythrinus*

WANG Feng-Qin HAN Ya-Peng XU Shu-Juan YANG Yong-Peng LIU Peng-Fei

School of Life Science and Technology, Longdong University, Qingyang 745000, China

Abstract: Seasonal adjustments of metabolic thermogenesis is common in endotherms, which is important to energy allocation, survival, reproduction and other aspects of these animals. To understand the response of thermoregulation to climate change, we used a continuous flow respirometry system to determine thermoregulatory characteristics including body temperature, basal metabolic rate, thermal neutral zone and thermal conductance in the winter-acclimatized Common Rosefinch *Carpodacus erythrinus*, which were captured in breeding ground and in captivity for 3 years (2018 - 2020). The results analyzed by one-way ANOVA showed that their body temperatures (T_b) maintained at 42.9 ± 0.15 °C, when the air temperature (T_a)

基金项目 全国第二次陆生野生脊椎动物调查项目 (No. 2130211);

第一作者简介 王凤琴,女,实验师;研究方向:动物生理;E-mail: wfqly2008@126.com。

收稿日期: 2021-01-27, 修回日期: 2021-04-27 DOI: 10.13859/j.cjz.202104011

ranged between 10 - 25 °C; and T_b increased when the T_a upper this range, and decreased to 41.6 ± 0.13 °C at the T_a of 5 °C (Fig. 1). The resting metabolic rate increased significantly with the descending of T_a when the T_a lower than 20 °C, and when T_a exceeded 35 °C. Metabolic rate maintained lowest and stable when the T_a ranged between 20-35 °C (Fig. 2), therefore, this temperature range should be the thermal neutral zone (TNZ) in this bird, with the basal metabolic rate (BMR) of 6.5 ± 0.3 ml/(g·h). Thermal conductance increased with the upgrade of T_a (Fig. 3) and with the least value of 0.25 ± 0.02 ml/(g·h·°C). Compared to the previously reports, our results indicated that the Common Rosefinch changed their TNZ wider and increased metabolic thermogenesis to maintain their higher T_b in winter, and could survival in the temperate conditions with abundant food.

Key words: Metabolic thermogenesis; Thermoregulation; Thermal neutral zone; Winter; *Carpodacus erythrinus*

表型可塑性涉及到形态、生理和行为诸多方面,导致这些表型变化的因素包括环境温度、食物丰富度和光照长度等 (Swanson 2010, Wu et al. 2015, Oswald et al. 2021)。内温动物的能量代谢和体温调节特征具有显著的可塑性,这对动物在不同生活史阶段或不同季节调整能量分配以权衡繁殖和自身存活的关系至关重要 (Wu et al. 2015, Nilsson et al. 2016, Oswald et al. 2021)。当环境温度变化时,内温动物能调整生理性产热以维持内稳态 (Chamane et al. 2009)。

基础代谢率 (basal metabolic rate) 指动物在非繁殖期、食物吸收后、安静休息、非活动时段在热中性区内的代谢产热 (McNab 2009, Swanson 2010), 有很严格的概念限定。热中性区 (thermal neutral zone) 是指动物仅仅依靠基础代谢率所产生的热量就可以维持体温的环境温度范围 (Chamane et al. 2009)。基础代谢率影响动物生活史的很多方面, 比如繁殖、迁徙、生活节奏及存活率等 (Glazier 2015, Nilsson et al. 2016)。研究发现, 生活在极地和北半球高纬度环境的内温动物比热带地区的物种具有较高的基础代谢率和较宽的热中性区, 以更好地适应季节变化更加明显的环境 (Zheng et al. 2008a, Swanson 2010, Bozinovic et al. 2014, Wu et al. 2015)。研究发现, 很多鸟类在适应季节变化时, 其代谢产热和热中性区都会适当调整, 比如冬季的基础代谢率高于夏季、热中性区下临界温

度在冬季下调等 (Zheng et al. 2008a, Wu et al. 2015)。一种南非生活的高山鸟类, 其代谢产热在夏季高于冬季 (Oswald et al. 2021)。一些小型鸟类在季节变化时, 其代谢产热表现出明显的可塑性。白腰朱顶雀 (*Acanthis flammea*) (Pohl et al. 1973) 和树麻雀 (*Passer montanus*) (Zheng et al. 2008b) 冬季基础代谢率高于夏季; 生活在中国南方的画眉 (*Garrulax canorus*), 基础代谢率冬季比夏季更高, 热中性区更宽 (Wu et al. 2015)。随着全球气候变暖 (Quaas 2011), 鸟类的迁徙行为也受到影响 (Cotton 2003, Kiat et al. 2019), 一些迁徙鸟类的部分个体, 选择在繁殖地越冬, 比如北红尾鹀 (*Phoenicurus aureoreus*) (作者观察记录), 因此引起代谢产热的响应调节, 对于理解鸟类应对气候变化的生理响应非常需要。

普通朱雀 (*Carpodacus erythrinus*) 是广布于亚欧大陆的小型鸣禽, 每年南北迁徙, 成鸟有明显的性二态 (Cramp et al. 1994), 雄鸟有羽毛延迟成熟现象 (Björklund 1990)。普通朱雀繁殖季节在我国北方广泛分布, 如在六盘山西麓, 春季迁徙于谷雨前后到达繁殖地; 秋季迁徙从立秋开始, 可持续到寒露, 往年生个体先迁徙, 当年生幼鸟在白露前后开始迁徙。对普通朱雀繁殖季节产热特征的研究发现, 其产热特征与北方小型雀形目鸟类相符 (柳劲松等 2001)。那么, 普通朱雀是否具有适应繁殖地冬

季气候的生理基础? 如果让其适应北方的冬季气候, 其产热特征会发生怎样的变化? 本研究中, 我们对在北方自然条件下饲养了 3 年(2018 至 2020 年)的普通朱雀冬季代谢产热进行了测定, 以期了解其体温调节特征, 为理解鸟类对气候变化的响应提供参考。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点和动物

实验所用 21 只成年雄性普通朱雀于 2018 年 8 月 15 日至 28 日, 秋季迁徙时期捕捉于甘肃省庄浪县水洛镇(106°01'E, 35°12'N, 海拔 1 816 m), 该地区位于六盘山西麓, 是普通朱雀的自然繁殖地。捕捉以后每只个体均单笼(直径 260 mm × 高 320 mm)饲养, 置于安静处, 减少干扰, 每日喂以足量谷子和清水。9 月中旬野外工作结束后, 所捕捉之普通朱雀全部运到距繁殖地 160 km 的陇东学院生物园(107°41'E, 35°43'N, 海拔 1 360 m), 放入鸟舍饲养, 笼舍大小(长 16 m × 宽 8 m × 高 6 m)可保证朱雀自由飞行。在自然光照、温度条件下饲养, 以适应当地气候。每天喂以足量的谷子和油菜籽(春、夏、秋季两种饲料的比例为 8:2, 冬季为 7:3), 同时供给充足饮水。每 3 d 喂以生物园自产的白菜、菠菜等。每年春夏之交, 每天喂以榆(*Ulmus pumila*)和春榆(*U. davidiana*)翅果; 每年 8 至 10 月, 喂以校园里栽种的水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)果实, 以此保证丰富的营养摄入。饲养的朱雀每年均顺利换羽, 无死亡。2020 年 12 月 10 日开始代谢实验测定, 21 只朱雀均体质健康、飞行迅速敏捷, 平均体重(23.09 ± 0.65) g。根据 2000 至 2019 年的气象资料, 动物饲养地年最低气温 -15.0 °C, 最高气温 33.1 °C, 年平均气温 10.1 °C, 平均最低气温 6.2 °C, 平均最高气温 15.1 °C, 年均降水量 572.1 mm, 平均相对湿度 59.4%。本研究中所用实验动物的捕捉得到甘肃省庄浪县林业和草业局的批准; 实验动物饲养和实验操作符合陇东学院动物伦理委员会

动物伦理标准。

1.2 代谢率测定

代谢率测定在陇东学院生物系鸟类生理生态与行为实验室进行, 采用便携式陆生动物呼吸代谢测量系统(FOXBOX, Sable Systems, 美国)测定, 代谢率以单位时间单位体重耗氧量[ml/(g·h)]表示。测定当天 15:00 时, 随机捕捉 8~10 只朱雀, 每只单独装入鸟袋、禁食。代谢率在 19:00~24:00 时之间测定, 测定时, 鸟单独放入体积为 2.6 L 的呼吸室, 保证鸟以自然姿势站立。环境温度用人工气候箱(RXM-80A, 宁波江南仪器厂)控制, 呼吸室放入气候箱内, 温度控制在 ±0.5 °C, 空气流速设置为 300 ml/min。每次实验前后用电子天平(仕冈 TCS-SG-EX, 上海仕冈电子衡器有限公司)称量鸟的体重(±0.01 g)并用电子体温计(Alcbio ALC-ET03, 上海奥尔科特生物科技有限公司)测定泄殖腔温度(±0.1 °C)作为体温。代谢率在环境温度 5~40 °C 测定, 每隔 5 °C 设置一个温度点, 在耗氧量最低的环境温度两端, 每隔 2.5 °C 再设置环境温度进行测定, 以确定热中性区(柳劲松等 2001), 每个温度点至少测量 8 只个体。测定后, 用公式 $R_{MR} = \text{空气流速} \times 60 \times (\text{测定前氧气百分比} - \text{测定后氧气百分比}) / (1 - \text{测定后氧气百分比})$, 计算每个温度点的静息代谢率(resting metabolic rate, R_{MR}), 结果以单位时间耗氧量表示 [ml/(g·h)] (Barceló et al. 2016)。实验室温度变化范围 5.0~12.9 °C。

1.3 热传导

应用公式 $C = R_{MR} / (T_b - T_a)$, 计算各个实验温度普通朱雀的热传导值, 式中, C 为热传导 [ml/(g·h·°C)], R_{MR} 为静息代谢率, 即单位体重耗氧量, T_b 为体温(°C), T_a 为环境温度(°C)。

1.4 统计分析

利用 SPSS for windows 20.0 统计软件对数据进行分析, 采用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较代谢率、体温、热传导随环境温度的变化; T 检验比较每个温度点代谢率测定

前后的体温差异。结果均以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示, 显著性水平设定在 $P \leq 0.05$ 。

2 结果

2.1 体温与环境温度

普通朱雀体温在代谢率测定前, 保持相对稳定 ($F = 0.961, P > 0.05$), 为 $(41.5 \pm 0.14) ^\circ\text{C}$ ($n = 84$, 图 1)。代谢率测定后, 体温随环境温度的升高显著升高 ($F = 16.961, P < 0.001$), 环境温度 $5 ^\circ\text{C}$ 时最低, 为 $(41.6 \pm 0.13) ^\circ\text{C}$, ($n = 8$); 环境温度在 $10 \sim 30 ^\circ\text{C}$ 时, 体温相对稳定 (图 1), 平均值为 $(42.9 \pm 0.15) ^\circ\text{C}$ ($n = 42$); 环境温度超过 $30 ^\circ\text{C}$ 时, 体温随环境温度升高, 在 $40 ^\circ\text{C}$ 时, 体温达到 $(45.6 \pm 0.14) ^\circ\text{C}$ ($n = 8$)。

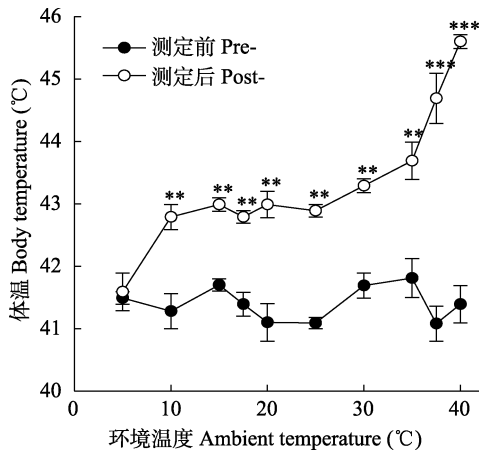


图 1 普通朱雀在不同环境温度下代谢率测定前、后的体温变化

Fig. 1 Changes of body temperatures with ambient temperatures in the Common Rosefinch *Carpodacus erythrinus*

** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

2.2 代谢率

环境温度为 $20 \sim 35 ^\circ\text{C}$ 范围内, 普通朱雀代谢率在各温度组间无显著差异 ($P > 0.05$, 图 2); 当环境温度低于 $20 ^\circ\text{C}$ 或者高于 $35 ^\circ\text{C}$ 时, 静息代谢率均显著升高 ($P < 0.05$, 图 2)。因

此, $20 \sim 35 ^\circ\text{C}$ 为普通朱雀的热中性区, $20 ^\circ\text{C}$ 和 $35 ^\circ\text{C}$ 分别为其下临界温度和上临界温度。在此温度范围内, 普通朱雀代谢率处于最低水平, 即为基础代谢率, 平均值为 $(6.5 \pm 0.3) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h})$ ($n = 42$, 图 2)。

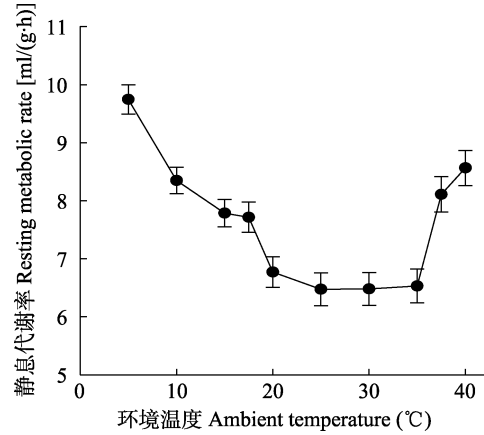


图 2 普通朱雀在不同环境温度下静息代谢率变化

Fig. 2 Changes of resting metabolic rate with ambient temperatures in the Common Rosefinch *Carpodacus erythrinus*

2.3 热传导

普通朱雀热传导在环境温度为 $5 \sim 25 ^\circ\text{C}$ 时保持相对稳定 ($F = 1.864, P > 0.05$), 最小热传导为 $(0.25 \pm 0.02) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ ($n = 9$); 环境温度高于 $30 ^\circ\text{C}$ 时, 热传导随环境温度升高显著增加 ($F = 24.377, P < 0.001$), $40 ^\circ\text{C}$ 时达到 $(1.53 \pm 0.15) \text{ ml}/(\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ ($n = 10$, 图 3)。

3 讨论

与其他北方小型鸣禽相似, 适应北方冬季气候的普通朱雀具有较高的基础代谢率和较低的热中性区下临界温度 (Pohl et al. 1973, 柳劲松等 2001, Zheng et al. 2008b)。基础代谢率的升高可以提高体温调节能力, 将更多的能量用于维持体温; 热中性区的拓宽, 特别是下临界温度的降低, 可以节省在寒冷气候中用于体温调节的能量分配 (Wu et al. 2015)。这种适应性

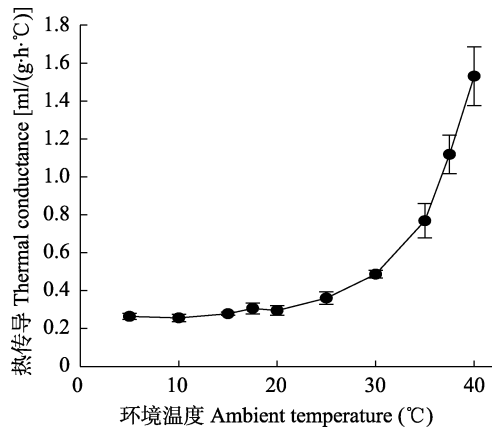


图3 普通朱雀在不同环境温度下热传导变化

Fig. 3 Changes of thermal conductance with ambient temperatures in the Common Rosefinch *Carpodacus erythrurus*

的体温调节特征在白腰朱顶雀、白头鹎 (*Pycnonotus sinensis*)、树麻雀、画眉等鸟类中都有发现 (Pohl et al. 1973, Zheng et al. 2008a, b, Wu et al. 2015)。环境温度降低时, 小型鸟类增加基础代谢率和下调热中性区下临界温度, 有助于适应低温环境并节省能量支出。

普通朱雀冬季体温在环境温度较低时, 保持较低水平; 当环境温度升高时, 体温升高。与夏季相比较 (柳劲松等 2001), 冬季体温相对较高; 冬季热传导与夏季相近。这说明冬季体温较高主要因为代谢产热增加。基础代谢率可以消耗每日能量支出的 60%, 内温动物依靠基础代谢率产热就可以维持体温 (McKinney et al. 2005, Chamane et al. 2009)。饲养条件下食物充足, 朱雀可以采取相对奢侈的对策, 将更多的能量用于体温调节。体温调节的季节性差异在北半球生活的鸟类中多有发现 (Liknes et al. 1996, Zheng et al. 2008a, b, Wu et al. 2015)。很多因素可引起基础代谢率的变化, 比如身体大小、系统发育、食性、环境温度、降雨等 (White et al. 2007, Hegemann et al. 2012)。冬季基础代谢率的升高可能与能量物质的转化效率有关, 比如肌肉和肝线粒体呼吸及细胞色素 c 氧化酶的活性等 (Wu et al. 2015)。

研究表明, 一些鸟类在冬季比夏季有较高的热传导, 导致其冬季热中性区的上临界温度上调 (Zheng et al. 2008a, Wu et al. 2015)。冬季热传导较高, 对体温维持是不利的。普通朱雀冬季热传导与夏季接近, 表明适应北方气候的朱雀, 初冬换羽后, 其身体隔热能力并没有增强。适应北方气候的朱雀在冬季维持较高体温, 主要依赖于增加代谢产热, 这一结果与画眉相似 (Wu et al. 2015)。

在自然环境中, 冬季可利用食物丰富度减少和环境温度降低, 导致维持高体温和存活能量需求增加。对笼养普通朱雀适应北方冬季气候的体温调节特征的研究结果表明, 在繁殖地笼养的普通朱雀, 适应北方冬季气候主要依赖于代谢产热增加和下临界温度下调以拓宽热中性区。增加代谢产热可以维持较高体温; 下调热中性区下临界温度可以减少低温时维持生存的直接能量消耗。代谢产热增加需要充足的食物, 人工饲养满足了这一条件; 热中性区下临界温度的下调可以降低直接能量消耗, 是一种节约策略。

致谢 感谢国家林业和草原局、甘肃林业和草原局给予的支持。感谢甘肃省庄浪县林业和草原局在野外工作中给予的全力支持。感谢陇东学院生物系 2017 级生物科学班谢兰、王梦莹等同学在实验过程中给予的帮助。

参 考 文 献

- Barceló G, Manuel J, Maldonado K, et al. 2016. Energetic costs and implications of the intake of plant secondary metabolites on digestive and renal morphology in two austral passerines. *Journal of Comparative Physiology B*, 186(5): 1–13.
- Björklund M. 1990. Mate choice is not important for female reproductive success in the common rosefinch (*Carpodacus erythrurus*). *Auk*, 107(1): 35–44.
- Bozinovic F, Ferri-Yanez F, Naya H, et al. 2014. Thermal tolerances in rodents: species that evolved in cold climates exhibit a wider thermoneutral zone. *Evolutionary Ecology Research*, 16(2): 143–152.

- Chamane S C, Downs C T. 2009. Seasonal effects on metabolism and thermoregulation abilities of the Red-winged Starling (*Onychognathus morio*). *Journal of Thermal Biology*, 34(7): 337–341.
- Cotton P A. 2003. Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(21), 12219–12222.
- Cramp C, Perrins C M. 1994. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 8. Oxford: Oxford University Press, 899.
- Glazier D S. 2015. Is metabolic rate a universal ‘pacemaker’ for biological processes? *Biological Reviews*, 90(2): 377–407.
- Hegemann A, Matson K D, Versteegh M A, et al. 2012. Wild skylarks seasonally modulate energy budgets but maintain energetically costly inflammatory immune responses throughout the annual cycle. *PLoS One*, 7(5): e36358.
- Kiat Y, Vortman Y, Sapir N. 2019. Feather moult and bird appearance are correlated with global warming over the last 200 years. *Nature Communications*, 10(1): 1–7.
- Liknes E T, Swanson D L. 1996. Seasonal variation in cole tolerance, basal metabolic rate, and maximal capacity for thermogenesis in white-breasted nuthatches *Sitta carolinensis* and downy woodpeckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents. *Journal of Avian Biology*, 27(2): 279–288.
- McKinney R A, McWilliams S R. 2005. A new model to estimate daily energy expenditure for wintering waterfowl. *Wilson Bulletin*, 117(1): 44–45.
- McNab B K. 2009. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(1): 22–45.
- Nilsson J F, Nilsson J K. 2016. Fluctuating selection on basal metabolic rate. *Ecology and Evolution*, 6(4): 1197–1202.
- Oswald K N, Lee A T K, Smit B. 2021. Seasonal metabolic adjustments in an avian evolutionary relict restricted to mountain habitat. *Journal of Thermal Biology*, 95(1): 10–19.
- Pohl H, West G C. 1973. Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and exercise in the common redpoll. *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A*, 45(3): 851–867.
- Quaas J. 2011. Global warming: The soot factor. *Nature*, 471(7339): 456–457.
- Swanson D L. 2010. Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates // Thompson C F. *Current Ornithology*. 17. Berlin: Springer, 75–129.
- White C R, Blackburn T M, Martin G R. et al. 2007. Basal metabolic rate of birds is associated with habitat temperature and precipitation, not primary productivity. *Proceedings of Royal Society: Biological Sciences*, 274(1607): 287–293.
- Wu M X, Zhou L M, Zhao L D, et al. 2015. Seasonal variation in body mass, body temperature and thermogenesis in the Hwamei, *Garrulax canorus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 179(2): 113–119.
- Zheng W H, Li M, Liu J S, et al. 2008b. Seasonal acclimatization of metabolism in Eurasian tree sparrow (*Passer montanus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 151(4): 519–525.
- Zheng W H, Liu J S, Jang X H, et al. 2008a. Seasonal variation on metabolism and thermoregulation in Chinese bulbul. *Journal of Thermal Biology*, 33(6): 315–319.
- 柳劲松, 王岩, 李豁然. 2001. 普通朱雀标准代谢率的初步研究. *动物学杂志*, 36(3): 16–19.