

# 陆地生态系统次级生产力的研究 (IV)

王祖望 孙儒泳

(中国科学院西北高原生物研究所) (北京师范大学生物系)

## 呼吸量及其测定方法

自拉瓦西 (Lavoisier 1780) 直接通过溶化冰测量动物的热以来, 已有许多学者对多种动物个体呼吸量的测定方法进行了探讨。就生态学的目的而言, 人们希望尽可能使动物在接近于自然状态下, 准确而又简单地测定呼吸量。因此, 必须根据动物个体大小、发育阶段、栖息的环境条件, 采用与之相适应的测定方法。

能量代谢的测定方法, 大致可以区分为直接测热法和间接测热法两大类。前者是直接测量动物在一定的时间内放散到周围环境中的全部热量。后者是一种测量气体代谢(按照消耗的氧和排出的二氧化碳), 然后将耗氧量换算成热量单位, 间接计算热量。由于直接量热法仪器装置庞大, 操作复杂, 加之蒸发热等误差较大, 目前已很少应用, 而间接测热法, 操作简单而又十分精确, 故应用相当广泛。

现重点介绍间接测热法中适合于小哺乳动物的静止代谢率 (Resting metabolism rate) (RMR) 和平均每日代谢率 (Average daily metabolic rate) (ADMR) 的测定。

### 一、一般原理

因为在直接测热法中已经证明, 动物体所放出的全部能量是由于蛋白质、脂肪和糖的分解。如果知道机体中在一定的时间内有多少脂肪、蛋白质和糖分解, 就可以用间接法测定释放出来的能量。动物体内食物在生物氧化过程中分解至二氧化碳和水。因此, 如果测定在实验期间身体内形成的二氧化碳和水的量, 就可以算出有多少食物被分解, 进而就可以算出机体

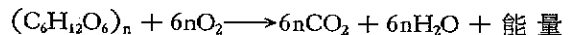
放出了多少能量。

测定排出的二氧化碳量比较容易, 只需收集并分析呼出的气体, 但是测定水量颇为困难。因为水经过几种不同途径离开机体(呼出气中的水蒸气、汗、尿、粪等)。因此, 在计算分解物质量时不能根据二氧化碳和水, 而是根据生物氧化过程中在组织内所利用的氧。

在此, 有必要先介绍一下呼吸商 (R. Q.) 的概念: 动物在生活过程中不断由外界吸入氧气, 使体内复杂物质氧化分解; 氧化所产生的二氧化碳又不断从肺排出。动物呼出的二氧化碳与吸入消耗的氧气体积之比 ( $\text{CO}_2/\text{O}_2$ ) 称为呼吸商。

由于动物摄入各种食物的碳、氢、氧的含量不同, 它们在体内氧化所需要消耗的氧气体积和所排出的二氧化碳体积各不相同。换句话说, 不同食物在机体内氧化时, 呼吸商是不同的。

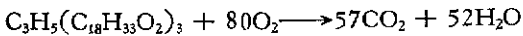
如果机体单独利用糖供给能量, 我们就可以用下列的简单化学方程式来表示糖氧化的最终过程:



根据上式反应, 多糖分子氧化时, 消耗的氧分子数目与排出的二氧化碳分子的数目相等。所以糖的呼吸商为:

$$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{6n}{6n} = 1.0$$

当机体单独利用脂肪供给能量时, 其氧化反应式为(以三油酸甘油酯  $\text{C}_3\text{H}_5(\text{C}_{18}\text{H}_{33}\text{O}_2)_3$  为代表):



因此,脂肪在氧化时,呼吸商为:

$$\frac{CO_2}{O_2} = \frac{57}{80} = 0.7$$

蛋白质的分子构造还不明了,所以不能用氧化反应式来直接计算它的呼吸商,只能通过复杂的间接方法来计算。蛋白质的呼吸商平均约为 0.8。

动物在自然界摄入食物都不是单一的,而是由糖、脂肪和蛋白质以不同的比例被氧化,它的呼吸商数值将变动于 0.7—1.0 之间。草食动物因食物中含糖较多,所以呼吸商接近于 1.0,而肉食动物因食物中含有较多的脂肪和蛋白质,所以呼吸商接近于 0.75。

## 二、Kalabukhov-Skvortsov 呼吸计及静止代谢率 (RMR) 的测定

该呼吸计(图 1)适宜于测定不同身体大小的鸟类和哺乳动物的静止代谢率。静止代谢率包括最小维持价 (minimal cost of maintenance) 加上食物的特殊动力作用 (specific dynamic action) (SDA) 的值,以及在低于中性温度带的温度条件下的体温调节价。在不同环境温度下,所获得的代谢率可用于作温度-代谢曲线,并估计常温动物体温调节价。体温调节的能量需要,代表了常温动物每日能量预算的一个不可忽视的部分。

Kalabukhov-Skvortsov 呼吸计曾被用来测定平均每日代谢率,但是由于该呼吸计本身缺乏充分的自动装置,其测定过程实际上就是氧的消耗过程。加之,不能测定二氧化碳量,以及动物运动时的耗氧量,所以,一般很少有人用它来测定 ADMR。然而,由于这种呼吸计结构简单,操作容易,甚致便于在野外条件下使用,所以它已广泛地应用于许多生态学和生理学实验。

### 1. 仪器装置和操作程序

呼吸计由以下部分组成: (a)动物呼吸小室(玻璃干燥器,内盛二氧化碳吸收剂)、(b)氧瓶(用 500—1000 毫升广口瓶代替)、(c)带有刻度的玻璃滴定管(容量为 400—500 毫升)、

(d) 一个带有压力计的水型压力阀门(图 1)。

仪器按以下原理操作:氧被动物消耗而呼出的二氧化碳立即被吸收剂吸收,由于氧从氧瓶(b)向动物呼吸小室(a)输入,随即相等量的水从滴管通过水型压力阀门进入氧瓶,以替换所消耗的氧气。氧的消耗量可以从滴管中水的液面位置读出。在实验期间呼吸计内部压力应稍低于大气压力,或者两者平衡。

实验开始时,动物先称体重,测肛温,然后放入小铁丝笼内,以限制它的活动。将动物放在干燥器内,干燥器底部置 15—20 克颗粒状氢氧化钾用于吸收二氧化碳。干燥器顶部用磨口玻璃塞或橡皮塞密封,在橡皮塞上用细玻璃管与氧瓶 (b) 和水型压力阀门 (d) 相连。干燥器放入恒温水槽内,温度误差保持在  $\pm 0.2^\circ\text{C}$  范围内。通常 4—6 只呼吸计放在同一水槽内,在温度稳定后用橡皮管将动物呼吸小室和已装好的仪器接通。预先在 400—500 毫升带刻度的滴管中注满蒸馏水,将氧瓶内灌满氧气,并在压力计内注入一定量酒精洋红液。

在读数前至少需要 20—30 分钟时间使动物适应于新环境。每 5 分钟记录滴管中水的液面位置读数,这样可以校正由于动物行为方面变化带来的误差。全部数据记录在“动物气体代谢测定记录表”上(表 1)。实验结束时动物再次称重并测肛温。

### 2. 数据计算

在整个实验过程中,动物所消耗的氧的总体积可以从实验开始和结束时滴管液面的读数来计算。如果动物在某 5 分钟的测定中,活动明显增加,则可将该 5 分钟氧的消耗量从总计中扣除。每小时氧的体积或者根据表上的校正系数或者按以下公式计算,使之调整为标准温度和标准大气压 ( $0^\circ\text{C}$  和 760 毫米水银柱):

$$V_{st,p} = \frac{(B - W)TV}{760(\text{毫米水银柱}) \cdot 273^\circ\text{C}}$$

式中:

$V_{st,p}$ : 在标准温度和气压下所消耗氧的体积(毫升); B: 气压表上实测气压的读数(毫米水银柱); W: 蒸气压; T: 呼吸小室温度  $^\circ\text{C}$ ; V: 在实验开始和结束时滴定管液面的差别。

气压表上的压力在每次测定前和测定结束

表 1 啮齿动物气体代谢 (RMR) 测定记录

动物种名: 中华鼯鼠  
实验日期: 1976.9.22

采集地点: 海北风匣口  
大气压: 512; 509 毫米水银柱

水槽温度: 20°C  
校正系数: 0.62586

动物号	性别	小笼加动物重 (克)	小笼重 (克)	实验前体重 (克)	实验后体重 (克)	实验前体温 (°C)	实验后体温 (°C)
1	♂	450	140	310	310	34.5	35
2	♂	350	90	260	260	35	35
3	♀	310	140	170	168	35	36
4	♀	294	90	204	204	33.5	34
5	♂	502	140	362	360	36	36
6	♀	376	90	286	284	35	35.5

耗 氧 量 记 录

观察时间	1	2	3	4	5	6
0	0	0	0	0	0	0
5	32/32	30/30	32/32	32/32	53/53	50/50
10	74/42	82/52	61/29	60/28	91/38	93/43
15	120/46	142/60	100/39	91/31	137/46	145/52
20	178/58	210/68	135/35	126/35	196/59	180/35
25	225/47	270/60	167/32	162/36	246/50	245/65
30	275/50	333/60	203/36	195/33	297/51	295/50
按 60 分总计	550	666	406	390	594	590
60 分校正值	344.223	417.198	254.099	244.085	371.761	369.257
毫升/克/小时	1.10	1.60	1.49	1.20	1.03	1.29

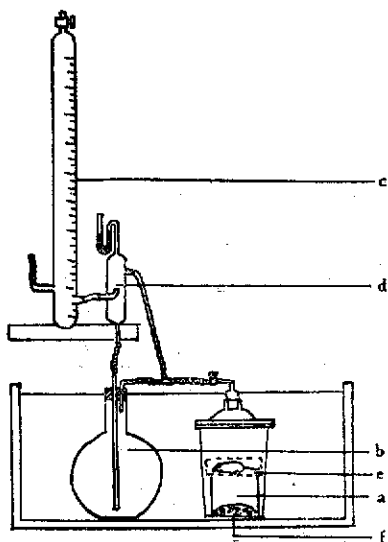


图 1 Kalabukhov-Skvortsov 呼吸计的一般装置  
(依照 Gorecki, 1975)

- a. 玻璃干燥器——动物小室; b. 氧瓶; c. 带刻度滴管  
d. 带压力计的水型压力活门; e. 小铁丝笼; f. 二氧化碳吸收剂

时读取,在计算中用其平均值。校正体积 ( $V_{stp}$ ) 除以动物体重即得每小时每单位体重的耗氧量 (毫升/克体重/时)。假定呼吸商 (R. Q) 为 0.82, 1 升氧的热值等于 4.8 大卡, 为了用每克体重每日的卡值来表示代谢, 可将上述值与 115.2 ( $4.8 \times 24$  小时) 相乘。

### 三、莫里森呼吸计及平均每日代谢率 (ADMR) 的测定

平均每日代谢率是代表动物在近似自然环境的温度下, 经 24 小时测定后耗氧量的平均值。这个测定包含了基础代谢, 体温调节和活动的代谢等值。同时, 也包含了特殊动力作用的能量 (SDA)。这是一种比较接近于自然状态, 并在实验室条件下可以办到的方法。在国外应用相当广泛。

封闭式莫里森 (Morrison) 呼吸计可以测定 5—2000 克体重的常温动物的耗氧量和运动的

动物呼吸室浸没在恒温(20℃左右)水槽内。待小室温度恒定后,接通呼吸计和自动记录装置,即可开始测定。测定一般连续进行26—27小时,测定前后均称重并测肛温(图2)。

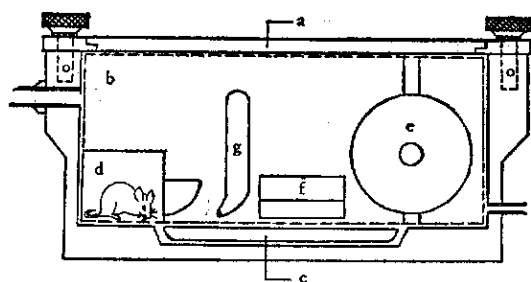


图2 莫里森呼吸计动物呼吸室  
(依照 Morrison, 1975)

- a. 有机玻璃顶盖 b. 动物笼 c. 二氧化碳吸收剂 d. 巢室 e. 活动转轮
- f. 食槽; g. 饮瓶

状态。这种仪器由呼吸计、动物呼吸室和记录装置三部分构成。动物呼吸室容积为9—18升,可满足动物任意活动,呼吸室内设置了巢室(内置棉花或羊毛)(d)、取食槽(f)、饮瓶(g)、和测定运动的转轮(c)。在小室底部装有盛吸收剂(氢氧化钾等)的盘子。动物呼吸室顶部为有机玻璃顶盖(a),可观察实验动物的情况。

#### 四、开放式呼吸计

开放式呼吸计(图3)是将气流通过动物呼吸小室,以维持氧的水平,并将动物排出的二氧化碳运走。这种呼吸计的优点是不需要严格控制环境温度,可以在低温下使用,这一点是恒温水箱无法做到的。

最初开放式呼吸计只能通过称重或滴定法测定二氧化碳含量,后来随着气体分析技术的进步,能够收集排出气体,并测定其体积,对氧和二氧化碳都能分析。近年随着电子技术和对氧和二氧化碳直接感受器的发展,开放式呼吸计已做得很轻便,可被人或大型动物携带。同时仪器免除了人工分析,采用连续的自动记录。这种呼吸计已成功地应用于各种鸟和哺乳动

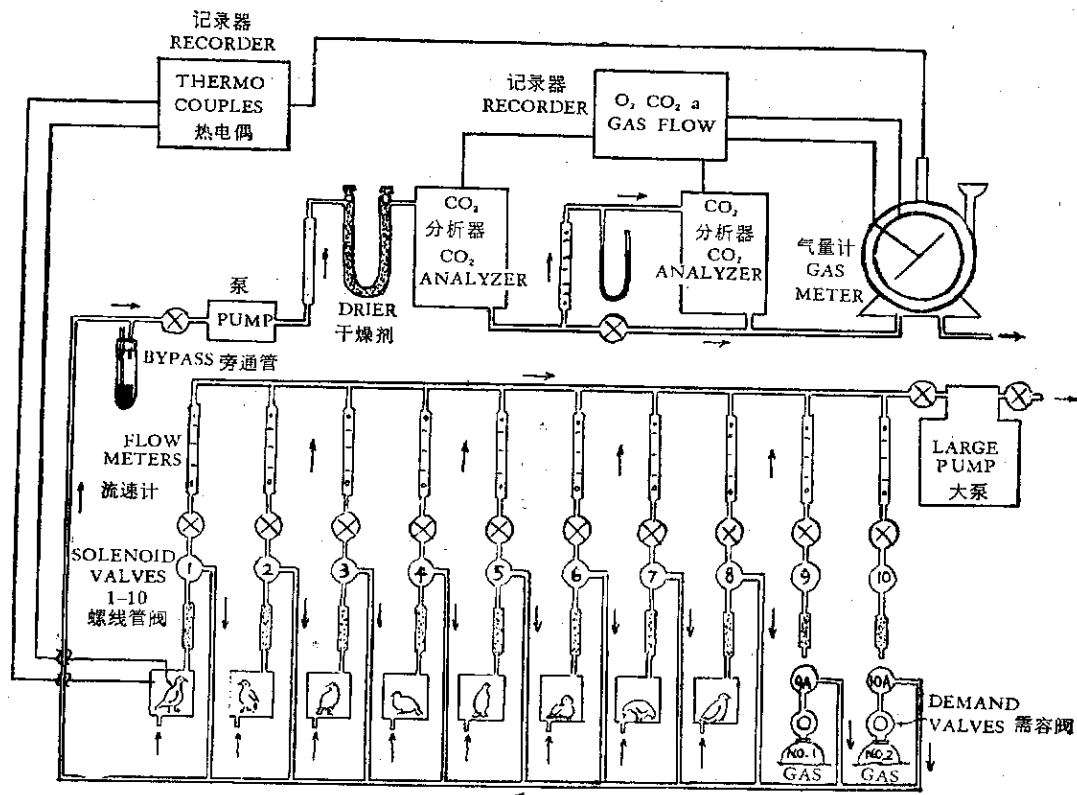


图3 开放式呼吸计示意图(依照 Morrison & West, 1975)

物,如:蜂鸟科、雀科、文鸟科、雷鸟属、田鼠(鼯属、田鼠属)、牛、兔(兔属)和河狸(河狸属)等。此外,仪器经过改装后还可用于人及驯鹿(驯鹿属)等大型动物。

## 五、野外呼吸量的测定

野外呼吸量测定技术主要采用生物遥测、热量测定和放射性同位素三种方法。这些方法在目前仍处在探索阶段。

生物遥测技术由日本人安藤滋(1972)作了详细介绍,这种技术对哺乳动物有一定的应用价值,除了测心率、呼吸次数外,尚可通过对动物活动记录的分析,测定其活动周期。

热量测定:像蚂蚁那样的群集动物,整体发热量较大,所以用热敏电阻温度计追踪地表温度分布的时间变化,可以推测其代谢量(Macfadyen, 1967)这种方法还处在实验阶段。

放射性同位素法:在70年代国外已应用重水  $D_2^{18}O$  测定一些小哺乳动物(长尾小囊鼠、更格卢鼠和峡谷白足鼠)的代谢(Mullen, 1970; 1971; 1973)。这种方法的原理是通过动物代谢,身体水分分解为氢和氧,但在这个过程中氢以水的形式消失,而氧通过呼吸被包含在排出的二氧化碳中而消失。因此,假定动物体水分

量一定,身体水分的氧的周转率应该比氢的周转率快,两者周转率的差就是二氧化碳发生量的比例。如果身体水分用重氢D和氧的同位素 $^{18}O$ 标记,就可测定两者的周转率,并从两者周转率的差来推测呼吸率。戈利(Golley, 1967)指出这个方法存在的主要缺点是体重变化,以及重水在尿素中消失所带来的误差。

## 参 考 文 献

- 小野勇一, 1972 生态学讲座 18 动物的生産過程。共立出版。
- 安藤滋 1972 バイオ・テレントリにおけるアクトグラム 生物科学 23卷第3号, 120—127页。
- Golley F. B.; Petruszewicz K. and L. Ryszkowski 1975 International Biological Programme 5. Small Mammals their productivity and population dynamics. Cambridge University Press. London. New York. Melbourne.
- Grodzinski W.; Klekowski R. Z. and A. Duncan 1975 IBP Handbook No. 24 Methods for Ecological Bioenergetics. Published for the International Biological Programme, by Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh and Melbourne.
- Petrusewicz K. 1967 Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems (Principles and methods) Vol. 1. Warszawa-Krakow.
- Petrusewicz K. and A. Macfadyen 1970 IBP Handbook No. 13 Productivity of Terrestrial Animals, Principles and Methods. Blackwell Scientific.