

# 陆生爬行动物能量生态学研究

计翔 陆健健

(华东师范大学生物系动物生态学研究室)

能量生态研究的最终目的是要说明生态系统中能量的流动。与恒温动物相比较,变温脊椎动物能量生态学方面的研究工作是有限的。早有人对恒温动物的鸟类和哺乳类建立起了能量模式(energy model)。以往在建立水生和陆生生态系统的能量模式中,对变温脊椎动物方面的作用,不是仅用一些有限的的数据估算,就是被忽略。五十年代以来,对陆生变温脊椎动物能量生态学的研究(Hamilton and Pollack 1956; Bush and Menhinich 1962; Klimstra and Myer 1965)揭示它们在整个陆地生态系统的能量流动中占有较为显著的地位,主要扮演初级食肉者(primary carnivores)的角色。本文力图反映出陆生爬行动物能量生态学的发展、现况和一些主要研究方面及已得的结论。

## 一、卵的能量生态学研究

早期工作是对卵在孵化过程中气体代谢、温度对孵化期的影响、孵化过程中含能物质的利用和转化进行研究(Bohr 1904; Zarrow and

Pomerat 1937; Lynn et al. 1945)。近期不少学者研究了卵能值在整体能值中所占的比例,以及卵能值在孵化过程中转化的定量关系(Ballinger et al. 1973; Tinkle et al. 1975; Packard et al. 1987)。Bohr (1904)对游蛇(*Coluber natrix*)卵的研究发现:随着卵龄的增大,呼吸强度的增加变缓。Zarrow等(1937)将发育晚期的绿蛇(*Liopeltis vernalis*)卵与刚孵出的幼体作比较,二者绝对气体交换相近,但是后者的呼吸熵显著地大于前者。Lynn等(1945)研究的四种龟卵中,发现孵化早期和晚期,卵龄增大,胚胎耗氧量增加缓慢;中期,耗氧量增加迅速。晚期耗氧量的另一特点是不规则,Lynn将此现象解释为胚胎肌肉活动的结果。孵化过程中,干重和脂肪贮量递减,大量蛋白质参与代谢活动,使得含氮物质在孵化过程中不断减少。

Ballinger等(1973)测定了一属蜥蜴卵黄的能值,得出经灰分校正(ash uncorrected)的卵黄平均卡值为 $6160\text{cal}\cdot\text{g}^{-1}$ 。他们首次用卵和整体的能值比作为测定爬行动物繁殖努力

(reproductive effort) 的又一指标。Tinkle 等 (1975) 测定的 10 种蜥蜴卵经灰分校正(ash-free) 的能值变化范围为  $5870-7200 \text{ cal} \cdot \text{g}^{-1}$ 。他们将其用作测定繁殖努力, 并指出: 繁殖季节这些能量的投入的种间差异主要由种同一窝卵的枚数和产卵次数差异决定的。他们将其中三种蜥蜴卵能值和全年能耗作比较, 指出在繁殖努力方面, 种群数量不是主要的选择压力, 繁殖努力与 10 种蜥蜴的年龄之间不存在正相关。

温度对卵孵化过程的重大影响一直为学者们所注目 (Lynn et al. 1945; Muth 1980; Packard et al. 1985; Ackerman et al. 1985; Congdon et al. 1985; Gutz et al. 1987)。最近, Packard (1987) 对无鳞蛇 (*Pituophis melanoleucus*) 和斑氏龟 (*Emydoidea blandingii*) 卵的研究揭示, 温度对孵化的影响主要反映在, 它能影响孵化的成功与否、孵化期长短、性别分化, 以及幼体大小和组成等方面; 在一定范围内提高孵化温度可使孵化期缩短, 但进一步提高温度会引起畸形幼体和死亡率的增加<sup>[23-24]</sup>。

## 二、同化、代谢、生长和繁殖过程中的能量生态学研究

自六十年代以来, 这方面报道一直呈上升的趋势。内容主要涉及, 产热与体重和体表面积的关系 (Galvao et al. 1965), 热环境和体温对爬行动物耗氧量和心率的影响 (Greenwald 1971), 含能物质年循环及其对卵泡发育, 繁殖能力和生长的影响<sup>[25]</sup>, 种群密度与蜥蜴能量学的关系<sup>[7-8]</sup>, 食物能源可得性与繁殖对策的关系<sup>[2-6]</sup>, 控制条件下和野外自由生活条件下能量的利用、消耗和取食模式<sup>[4,7,12,15,17,19,26]</sup>; (Harwood 1979; Dunham 1978; Waldschmidt 1986), 实验条件和季节变化对爬行动物能量代谢和参与能量代谢的酶活性的影响<sup>[20,21]</sup>。

Kepenis 和 Dutton 等在不同温度下, 分别对 (幼) 锦龟 (*Chrysemys picta*) 和锈蜥 (*Sceloporus olivaceus*) 研究中提出: 单位体重代谢率、摄入食物、粪尿、呼吸和生长的能值明显地受环境温度度的影响, 各温级的同化效率

各异, 呼吸代谢在雄性和非怀孕 (nongravid) 雌体之间无显著差异, 而怀孕雌体比前二者高约 17.4%<sup>[22]</sup>。单位体重的摄入食物、粪尿、同化、呼吸和生长能值根据对季节性环境温度、气候、体温和一年内动物活动时间所作的代谢补偿模式进行调整。Kepenis 正纽彩龟实验工作中指出, 在相对低温时, 食物摄入率低, 如这种龟 20°C 时食物摄入率最低, 为  $6.97 \pm 6.13 \cdot \text{l} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ , 35°C 时最高, 为  $29.79 \pm 7.98 \text{ cal} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ , 粪尿排出量与食物摄入量成正比, 单位重量排出物内的能值与温度成反比, 单位重量代谢率与体重之间呈强负相关性。

Smith 测定了三种变温脊椎动物在各温级的同化效率、食物摄入、排出物、生长、代谢和繁殖的能量关系, 并将这些关系整合到动物的能流模式中去, 在他研究的三种动物中, 秧蛇 (*Elaphe guttata*) 和东猪鼻蛇 (*Heterodon platyrhinus*) 有关温度对同化、代谢等方面的影响有不少报道。Harwood (1979) 研究了三种蜥蜴的温度对自由取食和强迫喂食消化效率的影响, 发现低于一定温度时, 无食物在消化道中通行, 动物不再能获得食物能源。温度除了能影响动物获得食物能源的能力外, 还能影响消化道的 pH 值 (Calos 1975a, b), 食物团在消化道中通过的时间 (Skoezylas 1970; Waldschmidt et al. 1986) 和参与同化过程的酶活性 (Storey et al. 1974a, b;)<sup>[22]</sup>。这些影响的最终结果将导致动物能量收支的变化, 使同化、代谢、生长和繁殖各方面发生相应的变化。

爬行动物能量利用、分配及各龄动物在能量利用和分配上存在差异。Andrew 在实验室研究的一种美洲鬣蜥 (*Anolis limifrons*), 各龄动物食物摄入量平均为  $60 \text{ cal} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ , 其中 88.4% 被同化。成体同化能量中 68% 用于呼吸, 23% 用于生长, 9% 被尿出; 幼体相应为 55%, 38% 和 8%。因此认为生长中的个体有更多的能量分配给生长所需。另外, 与实验室内食物摄入量相对照, 野外动物的摄食量可以从粪便的排出量估算。

Bennett 等在实验室和野外, 用双标记水

(double labeled water) 研究了西篱蜥 (刺蜥) (*Sceloporus occidentalis*) 的能量收支, 得繁殖季节成体的野外代谢率 (FMR, field metabolic rate) 与非繁殖季节的 FMR 没有显著的差异; 在相近的温度下, 平均每日 FMR 为 2.0—2.5 × 静止代谢率 (RMR, resting metabolic rate), 蜥蜴在洞内时, 每日能量收支为总能量收支的 11—17%。与相同大小的鸟类和哺乳类相比较, 这种动物的每日 FMR 仅为前二者的 3—4%。Merker 和 Nagy 也用双标记水研究了条斑高原蜥 (*Sceloporus virgatus*) 的 FMR, 根据 FMR、RMR、体温、能量贮存率和食物利用率等来说明每日能量分配的季节和性别间的差异, 认为每日能量消耗与每日活动时间成正相关, 一条每日活动 8 小时的蜥蜴的 FMR 是整日不出者的约 8 倍。

爬行动物能量代谢的特点受季节影响甚大, 不仅表现在它们的能量收支在各季节中各有其特点, 而且它们的贮能物质也有一定的规律变化 (Dessauer 1955; Brian et al. 1972)<sup>[10,13]</sup>。Derickson 在研究北美艾灌蜥 (*Sceloporus graciosus*) 时指出: 雌体的脂肪体, 躯干、尾部等脂肪贮存量存在着年循环; 休眠期, 脂肪体内的脂肪被动用, 脂肪体其余的脂肪被用于卵的发育。Nagy 等对沙漠龟 (*Gopherus agassizii*) 的研究中认为: 由于食物存在着季节性变化, 因此动物的能量代谢特征有相应的正平衡和负平衡。季节对能量代谢的影响也表现在能量代谢所需酶活性的季节性变化<sup>[21]</sup>。

爬行动物用于卵发育的能量须在繁殖季前大量积累 (Telford 1970)<sup>[13,20,27]</sup>。Ballinger 报道, 在食物获取量和繁殖对策的关系方面, 前者是一个极为重要的环境因子。食物的减少, 可使繁殖前脂肪积累量剧减, 并使产卵次数和每窝卵数下降。在食物较少的年份, 减少繁殖后代数量是动物对环境变化的一种对策。

### 三、不同行为模式的能量生态学问题

Congdon 等研究冬天有聚群行为的亚罗棘蜥 (*Sceloporus jarrovi*) 的能量、温度和水分

关系时, 讨论了动物冬天晒太阳可能获得的利益, 认为在较寒冷的季节, 动物为获得更多的贮存能量, 也出来晒太阳或显示某些活动, 虽然此时动物要消耗比聚群不活动者大 3 倍的能量。

在觅食行为模式方面, 爬行动物一般有生等 (sit-and-wait) 和漫游觅食 (widely foraging) 两种类型。Anderson 等比较了鞭尾蜥 (*Cnemidophorus tigris*) 和漫游型蜥蜴 (*Callisaurus draconides*) 的能量摄入和能耗, 结果漫游型的在每日 5 小时活动期间用于运动的能耗占每日总能耗的 91%, 生等型的在每日 10 小时活动期间运动能耗还不到每日总能耗的 2%。漫游型的有更高的 FMR, 这两种在两性之间无明显差异。Nagy 等在类似的研究中得出相同的结论, 即漫游型的有更高的 FMR, 其 FMR 和 RMR 的比值大于生等型的, 并且有更高的取食效率, 因此它们在觅食能量投资中可以获得更多的利益, 并有更高的生长率。

### 四、爬行动物运动的能量生态学问题

不少学者对爬行动物运动能量生态学特征进行了研究 (Moberly 1968; Chodrow 1973; Alexander 1972; 1982; Bennett 1978, 1979, 1980, 1981, 1982; Taylor 1973, 1982; Vieck et al. 1981;<sup>[11,28]</sup>)。Tucker 在关于运动能量消耗的综述中提出, 爬行动物和其他动物一样, 运动速度和本身重量与运动中的能耗之间呈反比关系。

Dial 等蜥 (*Bipes biporus*) 的蛇形运动能量学特征的研究中发现, 蛇形运动期间的平均耗氧量显著地高于标准代谢率 (SMR, standard metabolic rate), 是强迫激烈活动代谢率的 36%。当蛇形运动恒定在  $0.1 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$  时, 总运动能耗为  $2.1-2.2 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{km}^{-1}$ , 与相同速度和温度时加德蜥 (*Thamnophorus sirtalis*) 侧向波浪状蛇形运动能耗相近 (Chodrow and Taylor 1973), 为鞭尾蜥 (*Cnemidophorus murinus*) (Bennett et al. 1979); 沙漠鬣蜥 (*Dipsosaurus dorsalis*) (John Alder

and Bennett 1981) 四足运动能耗的 58—67%。

Pough 等报道了欧洲石龙子 (*Chalcides ocellatus*) 在征服和吞咽食物运动中的能耗, 认为在征服和吞咽过程中, 有氧代谢能耗占 90% 或更多, 这一过程所需时间与耗氧量成线性关系, 能耗占被利用食物的 0.2—0.4%。征服和吞咽过程单位时间获得的净能量单调地随食物重量的增加而下降, 这是因为征服和吞咽食物的时间随食物重量的增加而增加, 然而 Pough 认为食物能量相对于征服和吞咽过程的能耗是极高的, 以致在一些场合下可以忽略后者。

## 五、我国爬行动物能量生态学研究

与国外相比较, 我国爬行动物能量生态学研究起步晚, 涉及面窄, 设备条件差, 信息流通也较落后, 急需赶超。从已发表的文章看, 还仅限于热能代谢的研究<sup>[1]</sup>, 近年来, 各方面工作已逐渐展开, 前景光明。

## 参 考 文 献

- [1] 王培潮等 1987 温度对北草蜥体温与能量代谢的影响 两栖爬行动物学报 6: 10—15。
- [2] Alexander C. F. et al. 1968 Energy utilization of *Uta stansburiana*. *Copeia* 1968: 675—683.
- [3] Anderson R. A. et al. 1981 Contrasts in energy intake and expenditure in sit-and-wait and widely foraging lizards. *Oecologia* (Berlin) 48: 67—72.
- [4] Andrew R. E. et al. 1977 Energy expenditure of a tropical lizard. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A: 57—62.
- [5] Ballinger R. E. 1977 Reproductive strategies: Food availability as source of proximal variation in lizard. *Ecology* 58: 628—635.
- [6] ———— et al. 1973 Energy content of lizard eggs and the measurement of reproductive effort. *J. Herpetol.* 7: 129—132.
- [7] Bennett A. F. et al. 1977 Energy expenditure in free-ranging lizards. *Ecology* 58: 697—700.
- [8] ———— et al. 1979 Population density and energetics of lizards on tropical island. *Oecologia* (Berlin) 42: 339—358.
- [9] Congdon J. D. et al. 1985 Egg components and reproductive characteristic of turtle: Relations to body size. *Herpetol.* 4: 194—205.
- [10] Derickson W. K. 1974 Lipid deposition and utilization in the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*: Its significance for reproduction and maintenance. *Comp. Biochem. Physiol.* 49A: 267—272.
- [11] Dial B. E. et al. 1987 Energetics of concertina locomotion in *Bipes biporus* (Reptilia: Amphisbaenia). *Copeia* 1987: 470—477.
- [12] Dutton R. A. et al. 1975 Energetics of the curly lizard *Uroloporus olivaceus*. *Ecology* 56: 1378—1387.
- [13] Hahn W. E. et al. 1965 Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *J. Exp. Zool.* 158: 79—86.
- [14] Kitchell J. F. et al. 1972 Energy budget for lizard *Anolis carolinensis*. *Physiol. Zool.* 45: 178—188.
- [15] Kepenis V. et al. 1974 Bioenergetics of young turtles, *Chrysemys picta*. *Comp. Biochem. Physiol.* 48A: 309—317.
- [16] Lynn W. G. et al. 1945 Studies on the oxygen consumption and water metabolism of turtle embryos. *Biological Bulletin* 88: 112—125.
- [17] Mueller G. F. 1969 Temperature and energy characteristic of sagebrush lizard (*Sceloporus graciosus*) in yellowstone National Parck. *Copeia* 1969: 153—160.
- [18] Merker G. P. et al. 1984 Energy utilization by free-ranging *Sceloporus virgatus* lizards. *Ecology* 65: 575—581.
- [19] Nagy K. A. et al. 1984 Field energetics and foraging mode of Kalahari *Lacertid* lizards. *Ecology* 65: 588—596.
- [20] ———— et al. 1986 Physiological ecology of desert tortoises in Southern Nevada. *Herpetol.* 42: 73—92.
- [21] ———— et al. 1975 Energy and nitrogen budgets of the free-living desert lizard *Sauromalus obesus*. *Physiol. Zool.* 48: 252—262.
- [22] Olson J. M. 1987 The effort of seasonal acclimation on metabolic enzyme activities in the heart and pectoral muscle of painted turtles *Chrysemys*. *Physiol. Zool.* 60: 149—158.
- [23] Packard G. C. et al. 1987 Influence of hydric and thermal environments on eggs and hatchlings of bull snakes *Pituophis melanoleucus*. *Physiol. Zool.* 60: 9—17.
- [24] ————, et al. 1987 The influence of temperature on eggs and hatchlings of Blanding's sturdes, *Emydoidea blandingii*. *J. Herpetol.* 2: 161—163.
- [25] Pough F. H. et al. 1985 Energy cost of subduing and swallowing prey for lizard. *Ecology* 66: 1525—1533.
- [26] Smith G. C. 1976 Ecological energetics of three species of ectothermic vertebrates. *Ecology* 57: 252—264.
- [27] Tinkle D. W. et al. 1975 Lizard reproductive effort: Caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56: 427—434.
- [28] Tucker V. A. 1970 Energetic cost of locomotion in animal. *Comp. Biochem. Physiol.* 34: 841—846.