第10集　　高原生物学集刊　　No. 10
1991年12月　　ACTA BIOLOGICA PLATEAU SINICA　　Dec., 1991

角百灵和长嘴百灵雏鸟的代谢和体温调节的发育*

邓合黎　张晓爱　林鸣
（中国科学院西北高原生物研究所）

摘　要

本文研究了高寒地区两种百灵科鸟类雏鸟生长发育过程中，代谢强度和体温调节的发育；年龄的增长和环境温度变化的关系。这些关系均呈"S"型曲线关系。角百灵和长嘴百灵雏鸟在10℃时的代谢增长率最大，分别为0.455和0.395。代谢强度的最低点出现在4—5日龄，离巢幼鸟的热中性区在25—35℃之间，基础代谢率分别为3.5和3.0毫升/(克·小时)。

关键词：角百灵；长嘴百灵；代谢强度；体温调节；雏鸟；发育

关于雀形目雏鸟热调节发育的一般模式已由Dawson等（1957）；O'Connoer（1975）；Ricklefs（1974，1983）详尽地论述。我国学者在这方面也作过一些工作（钱国桢等，1977；李世纯等，1979）。但对高寒地区鸟类的生长发育与热调节能力和环境之间的关系还缺乏比较分析。

角百灵（*Eremophila alpestris*）和长嘴百灵（*Melanocorypha maxima*）分别为高寒草甸的优势种和特有种，都具有雏期短、生长快的特点。研究它们生长期间代谢强度的变化和恒温机制的建立，不仅是估测生长所需能量、揭示百灵科鸟类能量分配模式不可缺少的基础资料，而且对探讨高原鸟类适应性的进化有着重要意义。

一、材料和方法

本研究于1987年5—7月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。在自然条件下观察记录雏鸟的生长发育。从雏鸟孵出当天（为1日龄）开始，编号标记孵出顺序。逐日测量每只雏鸟的体重、外部器官的增长及行为变化直到离巢。重量用克秤称量，精确到0.1克；长度用游标卡尺量度，精确到0.5毫米。测量均在上午9—12时进行。

雏鸟的耗氧量和体温变化的测定在定位站实验室中进行。每日黄昏（下午8时以后）将雏从巢中取

* 国家自然科学基金资助项目。
本文1989年6月21日收到。

回，大约半小时内送到实验室。立即用 1/100 扭力天平称重。每次实验前后用半导体点温计测量泄殖腔温度作为雏鸟体温。耗氧量的测定用自制封闭式流体压力呼吸器。呼吸室用铁皮制成，体积为 500 毫升。测定的温度以呼吸室温度为准，范围从 10—35℃，每 5℃ 为 1 梯度间隔。消耗的氧体积从分度值为 0.1 毫升的滴定管上读出。雏鸟放入仿巢小盒中，用网罩住，使之处于自然静卧状态后，放入呼吸室内。呼吸室内的底部置有适量吸收二氧化碳的氢氧化钾和吸收水分的变色硅胶。全部实验都在夜间，雏鸟休息、黑暗、禁食的条件下进行。每日龄每个温度梯度测定的个体数都在 5 只以上。每次实验持续 60 分钟，前 25 分钟为雏鸟适应时间，并检查装置是否正常。实验开始后每 5 分钟记录 1 次，求其平均值并将结果换算成标准状态下的氧体积。实验后的雏于拂晓前送回原巢，由亲鸟继续饲喂。每窝 2 只以上雏鸟的巢，轮流取雏鸟测定耗氧量，每日至少留 1 只在巢内，以防亲鸟弃巢。

角百灵成体的基础代谢是在 10—11 月用雾网捕捉成体，单个饲养在鸟笼中，置于 20℃、光周期为 12:12 的条件下饲养 20 天后测定。耗氧量用 Backman 开放式氧分析仪测定。呼吸室体积约 3 升，流量为 466 毫升/分。测定温度为 −25℃ 至 35℃，梯度间隔为 5℃。全部实验在对鸟禁食 3 小时后，在夜间、黑暗的标准条件下进行。

Logistic 曲线的拟合用化曲线回归为直线回归的方法进行。全部过程用 Basic 语言在 IBM PC/XT 微机上实现。

由于繁殖季节捕捉成鸟的困难及仪器性能的限制，本文雏鸟和成鸟基础代谢率的测定未能在同一时期、同一型号仪器上进行，其结果可能存在季节误差和仪器性能带来的误差，有待改进。

二、结　果

（一）雏鸟代谢强度的变化

以不同日龄雏鸟的耗氧量[毫升/(克·时)]来表示雏鸟代谢强度随生长的变化，绘成图 1。得出以下结果：

(1) 在 10—35℃ 的温度范围内，2 种雏鸟的代谢强度随日龄增长而变化的趋势与体重增长模式相似，呈“S”型曲线。其增长率 K 和渐近线 A 列于表 1。角百灵和长嘴百灵在 10℃ 时的代谢增长率最大，分别为 0.455 和 0.395，但都比体重增长率低(分别为 0.477 和 0.415)。两种雏的最低代谢率都出现在 5 日龄的 10℃条件下，分别为 0.55 毫升/(克·时)和 0.41 毫升/(克·时)。从表 1 看出，两种雏鸟的最高代谢强度也出现在 10℃ 的低温条件下，角百灵代谢强度的渐近线出现在 9 日龄为 5.9 毫升/(克·时)；长嘴百灵的渐近线

表 1　角百灵和长嘴百灵雏鸟耗氧量的增长率

Table 1　The growth rates of oxygen consumption in nestlings Horned and Long Billed Calandra Lark

环境温度 Ambient temperature(℃)	角百灵 *Eremophila alpestris*		长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*	
	K	A	K	A
35	0.019	—	0.026	—
30	0.187	3.700	0.046	3.400
25	0.215	5.250	0.339	3.300
20	0.435	5.130	0.359	4.250
15	0.376	5.359	0.359	4.950
10	0.455	5.900	0.395	5.700
体重增长率 Weight growth rate	0.477		0.415	

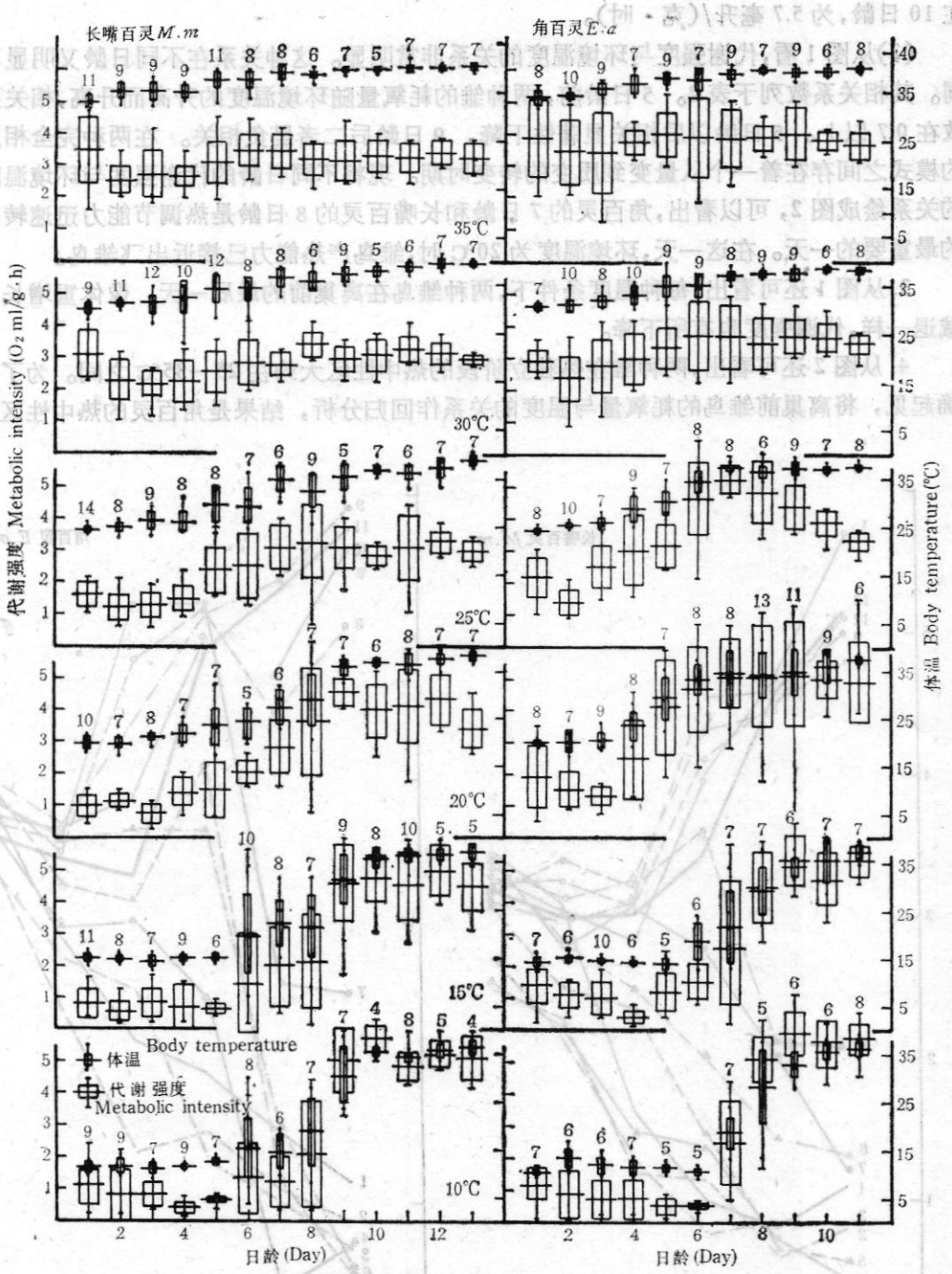

图1 不同环境温度下，角百灵和长嘴百灵雏鸟代谢强度和体温随日龄的变化(图中温度为环境温度，数字为各日龄所测标本数；横线为平均值，矩形两端为平均值的标准差，垂直线为范围)

Fig. 1 The change of metabolic intensity and body temperature in two nestlings Horned and Long Billed Calandra Lark as a function of age and ambient temperature (In the figure one, the temperature is ambient temperature, the number is sample number; horizontal lines represent means, rectangles represent standard deviations of the mean, vertical lines represent the range.)

在 10 日龄，为 5.7 毫升/(克·时)。

(2)从图 1 看，代谢强度与环境温度的关系非常明显。这种关系在不同日龄又明显不同。其相关系数列于表 2。5 日龄前，两种雏的耗氧量随环境温度的升高而升高，相关系数在 0.7 以上。5 日龄以后相关显著性下降，9 日龄后二者呈负相关。在两种完全相反的模式之间存在着一个从量变到质变的转变时期。现将不同日龄的代谢强度与环境温度的关系绘成图 2，可以看出，角百灵的 7 日龄和长嘴百灵的 8 日龄是热调节能力迅速转变的最重要的一天。在这一天，环境温度为 20℃ 时，雏鸟产热能力已接近出飞雏鸟。

3. 从图 1 还可看出，每种温度条件下，两种雏鸟在离巢前的最后一天，像体重增长的减退一样，代谢强度也有所下降。

4. 从图 2 还可看出，两种雏在热独立阶段的热中性区大约在 25—35℃ 之间。为了精确起见，将离巢前雏鸟的耗氧量与温度的关系作回归分析，结果是角百灵的热中性区为

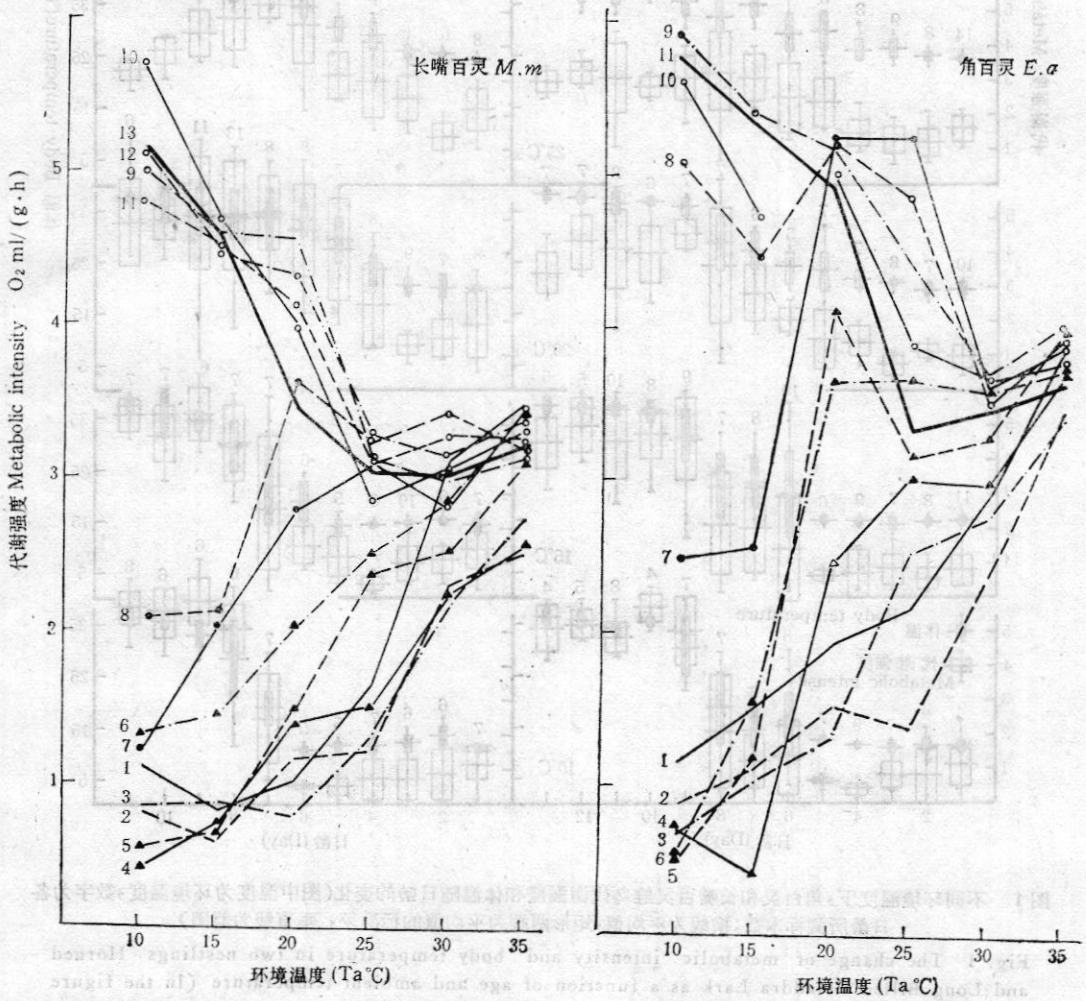

图 2 角百灵和长嘴百灵雏鸟代谢强度与环境温度和日龄的关系(图中数字为日龄)

Fig. 2 Metabolic intensity in two nestling species of Lark as a function of age-days and ambient temperature (The number are age-days of netslings in the figure.)

表 2　角百灵和长嘴百灵雏鸟耗氧量与环境温度的关系

Table 2　The relationship between oxygen consumption and ambient temperature in two species of Larks

日龄 Day	角百灵 *Eremophila alpestris*			长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*		
	样本数 n	斜率 b	相关系数 r	样本数 n	斜率 b	相关系数 r
1	45	0.106	0.744	64	0.112	0.767
2	49	0.099	0.723	52	0.079	0.780
3	49	0.116	0.776	52	0.084	0.779
4	47	0.129	0.748	52	0.079	0.768
5	52	0.116	0.745	51	0.107	0.820
6	43	0.119	0.536	47	0.089	0.603
7	47	0.052	0.227	43	0.069	0.432
8	48	0.680	0.129	39	0.054	0.312
9	50	−0.088	−0.562	48	−0.092	−0.664
10	45	−0.077	−0.709	33	−0.100	−0.728
11	45	−0.101	−0.765	45	−0.073	−0.668
12				37	−0.084	−0.743
13				37	−0.075	−0.672

25—35℃（回归斜率 0.03）；长嘴百灵 24.7—26℃。前者的基础代谢率为 3.5 毫升/（克·时）；后者为 3.0 毫升/（克·时）。角百灵成鸟的基础代谢是 4.18 毫升/（克·时），高于离巢幼鸟的基础代谢。

（二）体温调节的发育

（1）体温增长与环境温度的关系，从图 1 的温度变化曲线看，两种雏鸟体温变化的模

表 3　角百灵和长嘴百灵体温与环境温度间关系的回归分析

Table 3　Regressive analysis of body temperature to ambient temperature in both species of Lark

日龄 Day	角百灵 *Eremophila alpestris*			长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*		
	样本数 n	斜率 b	相关系数* r	样本数 n	斜率 b	相关系数** r
1	45	0.983	0.993	67	0.924	0.988
2	49	0.913	0.973	52	1.007	0.987
3	49	1.030	0.984	52	1.005	0.982
4	47	1.079	0.957	52	1.022	0.971
5	42	1.091	0.920	51	1.088	0.952
6	43	1.008	0.852	47	0.920	0.843
7	47	0.857	0.802	43	1.016	0.912
8	47	0.487	0.668	39	0.854	0.819
9	50	0.349	0.602	48	0.378	0.657
10	41	0.179	0.491	33	0.185	0.728
11	45	0.143	0.710	46	0.221	0.737
12				37	0.204	0.761
13				37	0.177	0.880

* $r(39)0.01 = 0.398, P<0.01$；** $r(31)0.01 = 0.443, P<0.01$

式非常相似。因为产热的目的主要用于维持体温的消耗，因而体温调节的发育与代谢强度的增长相平行，也呈“S”型曲线，增长率从 0.097 到 0.278。现将体温的增长与环境温度的关系进行回归分析，其结果见表 3。两种雏鸟在 5 日龄以前，体温与环境温度成正比，相关非常显著（$P < 0.01$），斜率在 1 左右。当角百灵 7 日龄、长嘴百灵 8 日龄时，斜率下降，到 10 日龄后体温与环境温度之间不相关，只在一定范围内波动，说明 7 日龄和 8 日龄是恒温调节机制开始建立的又一证明。

（2）对环境温度变化的忍受力，用体温下降率——雏鸟在不同环境温度下，每分钟体温下降的度数来表示雏鸟对环境温度变化的忍受力，其结果绘成图 3。环境温度为 35℃ 时，体温下降率为负值，即雏鸟体温升高。20—30℃ 环境中，雏鸟体温下降率不超过 0.15℃/分。总的说来，体温下降率范围为 ±0.3℃/分。

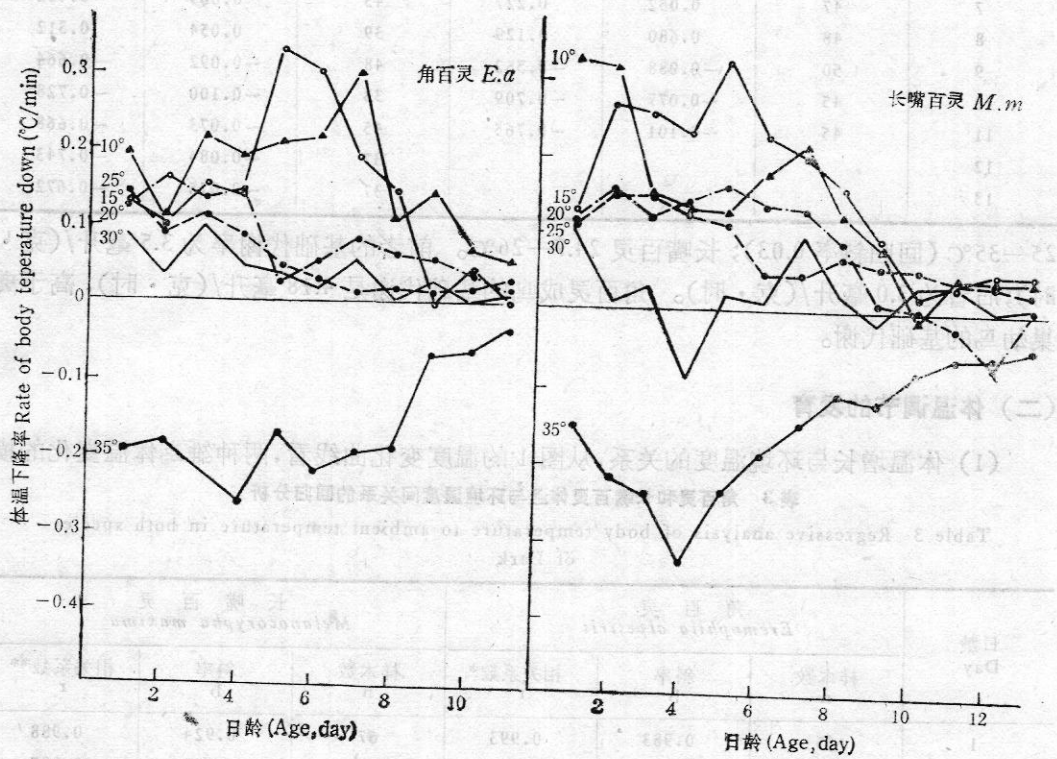

图 3　不同环境温度下，角百灵和长嘴百灵雏鸟体温下降率随日龄增长的变化（图中数字代表环境温度）

Fig. 3　The rates of body temperature-down in nestling Horned and Long Billed Calandra Larks in each age at various ambient temperature (The numbers are ambient temperature in the figure.)

三、讨　论

两种百灵代谢强度的变化和体温调节的发育表现出一系列典型的晚成雏的特点。与 Dawson 等(1957) 对原野雀鹀（*Spizella pusilla*）和褐斑翅雀鹀（*S. passerina*）的研究；O'Conner (1975) 对青山雀（*Parus caruleus*）、毛脚燕（*Delichon urbica*）及家麻雀(*Passer domesticus*) 的研究；李世纯等(1979)对树麻雀（*Passer montanus*）的研究结

果相比较，有以下值得注意的地方，提出讨论。

(1) 晚成雏热调节发育的 3 个阶段 (O'Conner, 1975) 也完全适用于百灵科鸟类。5 日龄以前为第 1 阶段，雏鸟的热源除了依赖少量的卵黄囊贮备外，主要是靠亲鸟的孵育来维持体温，获得食物的能量用于身体的生长。6—8 日龄为第 2 阶段，即由变温到恒温的转变阶段，主要依赖于自身绝热性能的改善、产热器官的生长及神经内分泌机能的建立。这一阶段的时间是不固定的，而是随着环境温度的改变而改变，温度适宜时该阶段的日龄可提前，反之亦然。8 或 9 日龄到出窝的一天为最后一阶段，也叫热独立阶段。在此阶段产热机能大大提高，体重的增长减慢，雏鸟活动增加，化学热调节和物理热调节共同作用，维持着雏鸟较恒定的体温。

(2) 百灵科雏鸟代谢强度的最低点不是出现在 1 日龄，而是 4—5 日龄。Dawson 等 (1957)研究的两种鹀的耗氧量的最低点出现在 1 日龄。O'Conner (1975) 研究的 3 种雀形目雏鸟缺少最小日龄的数据。李世纯等(1979)研究的树麻雀在 20℃ 和 30℃ 时，1—2 日龄雏的代谢强度也较高，与本文的结果相似。我们认为最小日龄雏鸟代谢强度较高，也由于孵出时自身携带卵黄囊作为热源的缘故。这一现象可能是晚成鸟普遍具有的共同特征，是晚成鸟在进化过程中，为了提高雏鸟成活率而选择的一种策略。

(3) 实测得角百灵成体的基础代谢率 (BMR) 为 4.18 毫升/(克·时)，而离巢幼鸟 (Fledgeling) 的基础代谢是 3.50 毫升/(克·时)，比成体低 16%。Ricklefs (1974) 归纳几种晚成鸟种类的离巢幼鸟的基础代谢比成体高 27—44%。另外在临界温度低限下测得的两种百灵雏的耗氧量都大大低于 Dawson 等(1975)，O'Conner (1975)及李世纯等(1979)的结果。

造成差异的原因：

1) Ricklefs (1974) 对成鸟基础代谢的估计不是采用 Brody-Procter 公式，而采用 Aschoff-Pohl 公式推算，并不是与雏鸟同时测得的，因而存在着实际误差。

2) 前人测得的雏鸟气体代谢一般是在静止状态下测得的静止代谢率 RMR；而我们是在标准条件下测得基础代谢率 BMR，雏鸟处在绝食条件下，不受特殊动力学作用 (SDA) 的影响。

3) 百灵科离巢幼鸟体重只有成体体重的 60—70%，不像其他小型雀形目鸟类离巢幼鸟体重已基本达到成体水平。在高寒草甸条件下，雏鸟维持体温所消耗的能量低于成体水平，有利于在有限的能源中，集中更多的能量用于身体器官的生长发育。

4) 两种百灵雏鸟在后期发育阶段，热中性区在 25—35℃ 之间，与上述几位学者研究过的鸟相比(一般在 35—40℃ 之间)明显偏低。其对环境温度变化的忍受力也较强。这些特征是百灵科鸟类适应高寒地区严酷气候条件，长期自然选择的结果。

5) 角百灵 7 日龄(平均雏期 10.9 天)、长嘴百灵 8 日龄(平均雏期 11.3 天)是雏鸟代谢强度急剧增加、体温与环境温度的相关斜率锐减的 1 天，是雏鸟从变温到恒温转变过程中最关键的 1 天。Dawson 等(1957)研究的两种鹀的这 1 天出现在 5 和 6 日龄(雏期 8—10 天)；树麻雀出现在 9 日龄(雏期 15 天，李世纯等，1979)；青山雀 9—10 日龄(雏期 20 天)，毛脚燕 11—12 日龄(雏期 28 天，O'Conner, 1975)。由此可见，这 1 天出现的早晚，可能与雏期长短有关。

参 考 文 献

李世纯、刘炳谦、刘喜悦，1979，麻雀雏鸟体温调节的发育，动物学报，**25**(4): 359—370。
钱国桢、王培潮，1977，鸟类恒温机制建立的初步观察，动物学报，**23**(2): 212—218。
Dawson W. R. and F. C Evans, 1957, Relation of growth and development to temperature regulation in nestling Field and Chipping Sparrows, *Physiol. Zool.*, **30**: 315—327.
O'Conner, R. J., 1975, Growth and metabolism in nestling passerines. *Symp. Zool. Soc. Lond.* No., **35**: 277—306.
Ricklefs R. E., 1974, Energetics of reproduction in birds. In "Avian energetics". (Paynter R. A., Jr, ed). pp. 152—292. Publ. Nuttall Ornithol. Cl. No. 15.
Ricklefs R. E., 1983, Avian postnatal development. In "Avian Biology". (Farner, D. S., J. R. King eds). Vol. VII. pp. 1—83. Academic press, New York.

THE DEVELOPMENTS OF METABOLIC INTENSITY AND THERMOREGULATION IN NESTLINGS OF HORNED AND LONG-BILLED CALANDRA LARKS

Deng Heli, Zhang Xiaoai and Lin Ming
(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining)

The study was conducted at Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences from May to August 1987. The nestlings Horned Larks, *Eremophila alpestris* and Long-billed Calandra Larks, *Melanocorypha maxima* were fed by their parents under natural condition. The effects of environmental temperature on metabolism and body temperature were measured under standard condition in the laboratory of the Station. In the course of the experimental program, nestlings of each age were exposed to constant temperature from 10—35°C.

The metabolic intensity in Horned and Long-billed Calandra Larks varied with age and ambient temperature as a Logistic curve. The maximum growth rates of metabolism were 0.455 and 0.395 at 10°C, respectively. Thermonutrial zones at fledgling were 25—35°C and 24.7—26°C, and BMR were 3.5 and 3.0 O_2ml/g/h, in homeothermy stage respectively. BMR of adult Horned Lark was 4.18 O_2ml/g/h, which is 16% more than that of fledglings.

Key words: Horned Lark; Long Billed Calandra Lark; Metabolic intensity; Thermoregulation; Nestling; Development