

中华花龟幼体热耐受性、体温昼夜变化和运动表现的热依赖性*

潘志崇^{①②} 张永普^{①③} 计翔^{①**}

(① 杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036)(② 宁波大学生命科学学院, 宁波 315211)

(③ 温州师范学院生物与环境科学系, 温州 325027)

摘要 为研究中华花龟 (*Ocadia sinensis*) 幼体的热耐受性和运动表现热依赖性, 设计了具有和缺乏温度梯度两种热环境, 研究幼龟体温的昼夜变化。高、低温耐受性分别用临界高温和临界低温表示, 体温为泄殖腔温度, 水温和气温分别是幼龟所处位置的水温和 1 cm 高气温。临界高温和临界低温分别为 41.9 °C 和 1.8 °C。在有温度梯度的热环境中, 体温、水温和气温平均值有显著的昼夜差异, 水温和体温的日平均值无显著差异, 两者均大于气温的日平均值。在缺乏温度梯度的热环境中, 体温、气温和水温平均值亦有显著的昼夜差异, 但气温、水温和体温的日平均温度无显著差异。温度梯度是幼龟进行体温调节不可或缺的条件, 选择体温有显著的昼夜变化, 最大值和最小值分别为 29.2 °C 和 25.4 °C。在 02:00~06:00 时间段内, 幼龟选择体温明显较低, 其它测定时刻的选择体温无显著差异。幼龟各测定时刻的平均体温与平均气温和水温均呈正相关。处于温度梯度中幼龟特定气温的体温比处于缺乏温度梯度中的幼龟高 3.7 °C, 这种差异是前者利用温度梯度进行体温调节的结果; 处于不同热环境中幼龟特定水温的体温无显著差异。体温显著影响幼龟的运动表现。18~39 °C 体温范围内, 疾跑速随体温增加而增加, 36 °C 和 39 °C 体温的幼龟疾跑速最大; 体温达到 41 °C 时, 疾跑速显著下降。体温较高的幼龟的最大持续运动距离大于体温较低的幼龟。偏相关分析显示, 疾跑速与最大持续运动距离和停顿次数呈显著的正相关, 停顿次数与最大持续运动距离呈负相关 [动物学报 49(1): 45~52, 2003]

关键词 中华花龟 幼体 体温 选择体温 热耐受性 运动表现

Diel variation in body temperature, thermal tolerance, and thermal dependence of locomotor performance in hatchling Chinese striped-necked turtles (*Ocadia sinensis*)*

PAN Zhi-Chong^{①②} ZHANG Yong-Pu^{①③} JI Xiang^{①**}

(① School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China)

(② School of Life Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

(③ Department of Biological and Environmental Sciences, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325027, China)

Abstract We studied thermal tolerance and thermal dependence of locomotor performance of Chinese striped-necked turtle (*Ocadia sinensis*) hatchling, and designed two thermal environments, one with and one without thermal gradients, to study diel variation in body temperature (T_b). Body (cloacal temperature), water (T_w, where T_b was measured) and air (T_a, 1 cm above where T_b was measured) temperatures were taken with the same RC-95 electronic thermometer (Shanghai Jinghua Instruments, China). The upper (CT_{Max}) and lower (CT_{Min}) limits of thermal tolerance were 41.9 °C and 1.8 °C, respectively. In the environment with thermal gradients, there was significant diel variation in body, wa-

2002-02-05 收稿, 2002-05-16 修回

* 浙江省 151 人才基金和杭州市跨世纪人才基金资助项目 (This research was funded by the grants from local governments of Zhejiang Province and Hangzhou City)

** 通讯作者 (Corresponding author) E-mail: xji@mail.hz.zj.cn

第一作者简介 潘志崇, 男, 30 岁, 实验师。研究方向: 动物生态学。

© 2003 动物学报 Acta Zoologica Sinica

ter and air temperatures, and daily means of body and water temperatures were nearly the same, both exceeding the daily mean of air temperature. Significant variation in body, water and air temperatures were also found in the environment without thermal gradients, but there were no significant differences in daily means of body, water and air temperatures. The existence of thermal gradients was a necessary condition for turtles to behaviorally regulate body temperatures within their voluntary range. Selected body temperature (T_{sel}) varied from 25.4 °C to 29.2 °C, with turtles exhibiting lower T_{sel} between 02:00 to 06:00 h than at other times. Body temperatures were positively correlated with both water and air temperatures. ANCOVA showed that turtles in different thermal environments did not differ in T_w-specific body temperature, but T_a-specific body temperatures of turtles that were in the thermal gradients were on average 3.7 °C higher than those not in the thermal gradients. The locomotor performance of turtles was highly dependent on their body temperatures. Sprint speed increased with body temperature within the range of 18 to 39 °C, decreasing at a body temperature of 41 °C. Overall, turtles at relatively higher body temperatures had better locomotor performance than those at lower or extremely high body temperatures. A partial correlation analysis showed that sprint speed was positively correlated with both maximum length of continuous locomotion and the numbers of stops made by turtles on a racetrack. The maximum length of continuous locomotion was negatively correlated with the number of stops [*Acta Zoologica Sinica* 49 (1): 45–52, 2003].

Key words Chinese striped-necked turtle (*Ocadia sinensis*), Hatchling, Body temperature, Selected body temperature, Thermal tolerance, Locomotor performance

在缺乏热斑块和温度梯度的均质热环境中, 爬行动物体温随环境温度变化而变化; 在有热斑块或温度梯度的异质热环境中, 爬行动物能利用外热源通过行为调温辅以生理调温将体温调节到相对较高且稳定的水平 (王培潮等, 1987; 计翔等, 2002; Avery, 1982; Huey, 1982)。爬行动物生理功能和行为表现受其体温影响, 极端体温对动物有害并可能导致其死亡; 在一定温度范围内, 体温相对较高且稳定的动物能较好地表达生理功能, 有较好的行为表现 (计翔等, 1995, 2001; 张永普等, 2002; Huey *et al.*, 1989; Ji *et al.*, 1993, 1996, 1997; Du *et al.*, 2000)。根据爬行动物“多最适温度假设” (Multiple optima hypothesis), 不同生理功能和行为表现的最适温度和热敏感性可有不同程度的差异, 但各最适温度通常接近动物耐受温度的上限而远离耐受温度的下限 (计翔等, 1995; Bustard, 1967; Lang, 1979; Pough, 1980; Van Damme *et al.*, 1991; Huey, 1982; Ji *et al.*, 1996; Du *et al.*, 2000)。由于没有一个特定的体温能够使所有的生理功能和行为均达到最大水平的发挥, 野外爬行动物体温调节的温度设定点 (Set-point) 应视为动物对不同生理功能和行为表现的最适温度作妥协、平衡的结果。在实验室温梯板上进行体温调节的爬行动物的平均体温是其选择体温 (T_{sel}, selected body temperature), 可用于估算野外动物在没有生物与非生物限制条件下进行体温调节的温度设定点 (Litch *et al.*, 1966; Hutchison, 1976; Avery,

1978)。由于各生理功能和行为表现的相对重要性有一定程度的时间变化 (Temporal variation), 对应功能和表现的最适温度亦有一定程度的时间变化。可以预见, 爬行动物的选择体温或野外体温调节的设定点不是一个固定值, 应在一定范围内变化。

运动表现对爬行动物逃避天敌、强化觅食成功率具有重要的作用, 因而与其适应性有密切的关系 (计翔等, 1995, 2001; 潘志崇等, 2001; 张永普等, 2002; Pough, 1989; Bauwens *et al.*, 1995; Miles *et al.*, 1995; Ji *et al.*, 1996; Braña *et al.*, 2000; Du *et al.*, 2000)。温度能显著影响爬行动物的运动表现, 定量研究温度对这些功能表现的影响具有重要的生态学意义。

中华花龟主要栖息于低海拔的水域里, 如池塘、运河以及缓流的河流中, 是一种植食性的淡水龟, 国内主要分布于长江以南的东南沿海地区, 国外也见于越南 (宗愉, 1998), 新孵出或低龄幼龟已被作为宠物饲养, 但人们并不了解该种的热生物学特征。本文主要报道中华花龟当年孵出幼体的体温昼夜变化、热耐受性和运动表现热依赖性的研究数据。

1 材料和方法

实验用中华花龟 ($n = 30$) 于 2001 年 7 月下旬购自杭州花鸟市场, 均为当年孵出幼龟, 体重、背甲长和背甲宽分别为 10.7 ± 0.2 (8.4 ~ 13.6)

g、 39.1 ± 0.2 ($36.5 \sim 40.6$) mm 和 34.1 ± 0.2 ($32.2 \sim 36.5$) mm。所有幼龟均未在特定温度下作专门的热驯化。

1.1 热环境设计

设计具有和缺乏温度梯度的两种热环境。具有温度梯度的热环境在温度控制在 $18 \sim 20$ °C 范围内的空调间内建立。实验期间将幼龟置于 4 个 50 cm \times 30 cm \times 30 cm (长 \times 宽 \times 高) 的专用玻璃缸内, 每缸 7~8 只个体。玻璃缸底部一侧铺一细沙斜面 (最高处约 5 cm), 缸内加水, 水层高度约为 2~3 cm, 使幼龟能完全浸入水中。将专用玻璃缸置于温度为 $18 \sim 20$ °C 的空调间内, 缸一端悬挂 2 只 250 W 加热用的白炽灯。白炽灯于早上 07:00 开启, 可在缸内形成基底以上 2 cm 气温为 $18 \sim 60$ °C 的连续温度梯度。水层和细沙斜面上随机覆盖瓦砾使缸内微生境复杂化。这种设计使得实验期间缸外温度始终为 $18 \sim 20$ °C, 缸内始终具有 $18 \sim 60$ °C 的温度梯度, 幼龟在缸内能自主选择冷热斑块进行体温调节 (计翔等, 1995; Van Damme *et al.*, 1991; Braña, 1993; Ji *et al.*, 1999, 2000)。

缺乏温度梯度的热环境在实验室户外避免阳光直射的自然条件下建立。实验期间缸内除不悬挂加热用白炽灯, 其它微生境设计完全同上。由于不悬挂加热用白炽灯, 缸内热环境同缸外热环境一致, 缸内缺乏温度梯度, 温度昼夜变化与缸外环境温度昼夜变化一致。

1.2 体温测定

幼龟体温 (T_b) 通过测定其泄殖腔温度获得, 水温 (T_w) 和气温 (T_a) 分别通过测定被测体温幼龟所处位置的水温和 1 cm 高气温获得。体温、气温和水温均用同一台精度为 0.1 °C 的 RC-95 型电子点温计 (上海精华仪器厂) 测定。

实验开始前, 预先将幼龟在温度为 $18 \sim 20$ °C 的空调房内饲养 1 d, 实验期间允许幼龟自由取食商品混合饲料。每隔 4 h 测定体温、水温和气温, 连续测定 2 d, 两天测定时间错开 2 h。具有温度梯度热环境中, 各测定时刻进行体温调节的幼龟平均体温为其对应时刻的选择体温 (计翔等, 1995; Ji *et al.*, 1996, 1997; Xu *et al.*, 1999; Du *et al.*, 2000)。

1.3 热耐受性测定

幼龟耐受温度下限和上限分别用临界低温 (CTMin, critical thermal minimum) 和临界高温 (CTMax, critical thermal maximum) 表示。先测定

CTMin, 实验结束 1 d 后测定 CTMax。实验开始前和两项实验间隔期, 将幼龟饲养在 $25 \sim 30$ °C 的室温条件下, 允许其自由取食。实验期间, 将盛有幼龟的玻璃缸 (20 cm \times 20 cm \times 20 cm) 移入温度预置为 28 °C 的 LRH-250G 生化培养箱 (广东医疗器械厂) 内, 温度按每 5 min 递增或递减 0.5 °C 的速率向下或向上调节箱内温度。透过培养箱窗口观测幼龟行为, 当幼龟在强烈刺激下不做出反应 (不能眨眼、翻身和爬动、四肢不能缩回) 时将其移出培养箱并迅速测出体温, 实验结束后能够恢复正常活动的幼龟下限和上限体温数据被用于计算临界低温和临界高温值 (计翔等, 1995; Ji *et al.*, 1996, 1997; Xu *et al.*, 1999; Du *et al.*, 2000)。

1.4 运动表现热依赖性测定

实验在恒温室内进行, 随机在 8 个恒定体温水平 ($18 \sim 41$ °C) 测定幼龟的运动表现。实验开始前, 将幼龟在测定温度下至少预置 4 h 以上, 以确保动物体温恒定。运动表现在 200 cm \times 10 cm \times 15 cm 的直形跑道中测定, 跑道木质底面粗糙, 有间隔 5 cm 的标记线。各体温水平的实验均在 2 h 内结束。实验中始终由同一人强烈驱赶 (但不推动) 动物, 另一人用 Panasonic NV-DS77 数码摄像机拍摄动物在跑道中的运动表现, 各动物的拍摄时间均为 90 s。记录在数码磁带上的数据资料用 MGI Video Wave III 软件读出, 该软件允许将数据记录在计算机硬盘和光盘上, 记录时间精度为 0.01。用 3 项指标显示幼龟的运动表现: (1) 疾跑速, 指幼龟跑过 25 cm 的最大速度; (2) 停顿次数, 指每分钟停顿次数; (3) 最大持续运动距离, 指不间断持续运动的最长距离。

1.5 数据处理

数据在做进一步统计检验前, 用 Kolmogorov-Smirnov 检验和 Bartlett 检验分别检验正态性和方差同质性 (Statistica 统计软件包)。经检验, 部分数据需经 Ln 转化才符合参数统计条件。用线性回归、单因子方差分析 (ANOVA)、单因子协方差分析 (ANCOVA)、Tukey 多重比较和偏相关分析处理相应的数据。全文中的描述性统计值用平均值 \pm 标准误表示。显著性水平设置在 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 热耐受性

所有经历低温耐受性实验的个体 ($n = 15$) 在实验结束后均能恢复正常; 4 只经历高温耐受性实

验的个体在实验结束后 1~3 d 内死亡, 对应的数据不被用于统计分析。CT_{Max} 和 CT_{Min} 分别为 41.9 °C 和 1.8 °C, 高温和低温耐受性的个体差异较小, CT_{Max} 和 CT_{Min} 的个体差异分别为 1.2 °C 和 1.5 °C 范围内 (表 1)。

表 1 中华花龟幼体选择体温最大值和最小值及耐受温度上限 (临界高温) 和下限 (临界低温)

Table 1 Maximum and minimum selected body temperature and the upper (critical thermal maximum) and lower (critical thermal minimum) limits of thermal tolerance in hatchling Chinese striped-necked turtles (*Ocadia sinensis*)

	选择体温 Selected body temperature (°C)		临界高温 Critical thermal maximum (°C)	临界低温 Critical thermal minimum (°C)
	最低值 (Minimum)	最高值 (Maximum)		
平均值 (Mean)	25.4	29.2	41.9	1.8
标准误 (SE)	0.6	0.6	0.1	0.1
样本数 (Sample size)	26	29	11	15
范围 (Range)	22.1~ 31.5	23.2~ 36.7	41.3~ 42.5	1.0~ 2.5

2.2 体温昼夜变化

在具有温度梯度的热环境中, Tb ($F_{11,316} = 4.64, P < 0.001$) 和 Tw ($F_{11,316} = 4.93, P < 0.001$) 和 Ta ($F_{11,316} = 1.87, P = 0.042$) 的平均值昼夜差异显著, 不同测定时刻 Tb、Tw 和 Ta 的平均值分别在 25.4~29.2 °C、24.9~28.9 °C 和

22.6~25.0 °C 范围内变化。Tb (27.7 °C) 和 Tw (27.2 °C) 和 Ta (24.1 °C) 的日平均温度差异显著 ($F_{2,33} = 30.57, P < 0.001$), Tb 和 Tw 日平均值无显著差异 (Tukey' test, $P = 0.509$), 两者均大于 Ta 日平均值 (Tukey' test, $P < 0.001$)。Tb (3.8 °C) 和 Tw (4.0 °C) 平均值变化幅度大于 Ta 平均值变化幅度 (2.4 °C) (图 1)。在 02:00~06:00 时间段内, 幼龟 Tb 明显较低; 其它测定时刻的 Tb 无显著差异 (图 1)。按照 T_{sel} 的定义和测定方法 (Hutchison, 1976; Braña, 1993), 处于室内温度梯度条件下调温幼体的平均体温为 T_{sel}, 因而判定中华花龟幼体的 T_{sel} 昼夜变化显著, T_{sel} 的最大值和最小值分别为 29.2 °C 和 25.4 °C (表 1)。

在缺乏温度梯度的热环境中, Tb ($F_{11,348} = 47.96, P < 0.001$) 和 Tw ($F_{11,348} = 58.08, P < 0.001$) 和 Ta ($F_{11,348} = 47.21, P < 0.001$) 的平均值亦有显著的昼夜差异, 不同测定时刻 Tb、Tw 和 Ta 的平均值分别在 26.7~32.2 °C、26.3~31.9 °C 和 25.8~31.0 °C 范围内变化。Tb (28.9 °C) 和 Tw (28.7 °C) 和 Ta (28.1 °C) 的日平均温度无显著差异 ($F_{2,33} = 0.86, P = 0.433$)。Tb (5.5 °C) 和 Tw (5.6 °C) 和 Ta (5.2 °C) 平均值变化幅度相近, 晚间和晨昏 Tb、Tw 和 Ta 的平均值均较低, 与夏季环境温度变化规律相同 (图 2)。

在具有 ($r^2 = 0.88, F_{1,10} = 73.25, P < 0.001$) 和缺乏 ($r^2 = 0.96, F_{1,10} = 260.78, P < 0.001$) 温

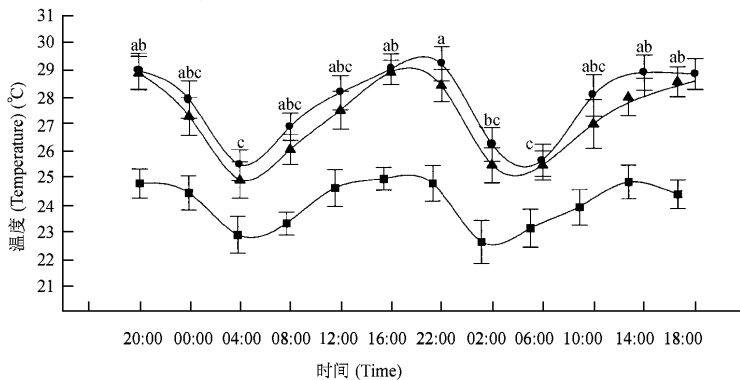


图 1 处于具有温度梯度热环境中的幼龟体温 (●)、水温 (▲) 和气温 (■) 的昼夜变化

Fig. 1 Diel variation in body (●), water (▲) and air (■) temperatures for hatchling *Ocadia sinensis* in an environment with thermal gradients

数据用平均值 ± 标准误表示, 上标不同的平均体温有显著差异 (Data are expressed as means ± SE, and mean body temperatures with different superscripts differ significantly. Tukey's test, $\alpha = 0.05$)

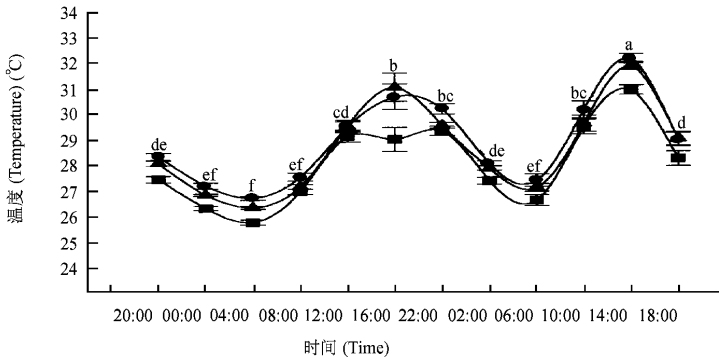


图 2 处于缺乏温度梯度热环境中的幼龟体温 (●)、水温 (▲) 和气温 (■) 的昼夜变化

Fig. 2 Diel variation in body (●), water (▲) and air (■) temperatures for hatchling *Ocadia sinensis* in an environment without thermal gradients

数据用平均值 ± 标准误表示，上标不同的平均体温有显著差异 (Data are expressed as mean ± SE, and mean body temperatures with different superscripts differ significantly. Tukey's test, $\alpha = 0.05$)

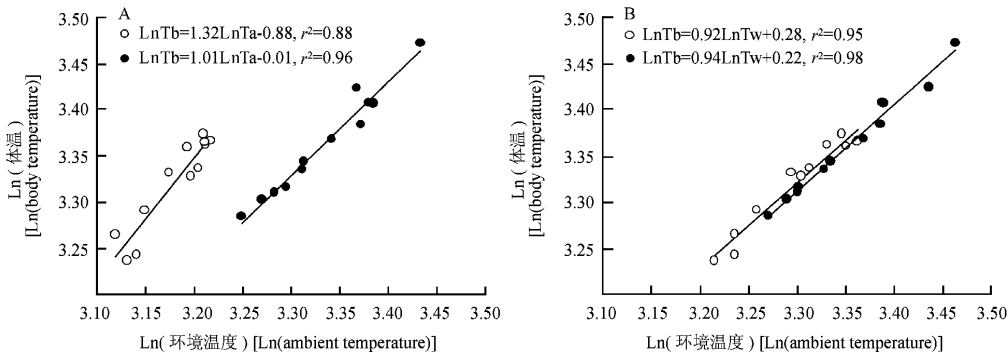


图 3 处于具有 (○) 或缺乏 (●) 温度梯度热环境中的中华花龟幼体体温分别与气温 (A) 和水温 (B) 之间的线性回归

Fig. 3 Linear regressions of body temperature of hatchling *Ocadia sinensis* vs air (A) and water (B) temperatures in environments with (○) or without (●) thermal gradients

图中显示回归方程 (Regression equations are indicated in the figures)

度梯度热环境中，幼龟各测定时刻的平均 T_b 均与平均 T_a 呈正相关；在具有 ($r^2 = 0.95$, $F_{1,10} = 185.52$, $P < 0.001$) 和缺乏 ($r^2 = 0.98$, $F_{1,10} = 421.75$, $P < 0.001$) 温度梯度热环境中，幼龟各测定时刻的平均 T_b 均与平均 T_w 呈正相关 (图 3: A, B)。两种热环境中幼龟各测定时刻的平均 T_b 与平均 T_a ($b = 1.103$; $F_{1,20} = 4.04$, $P = 0.058$) 和平均 T_w ($b = 0.930$; $F_{1,20} = 0.05$, $P = 0.830$) 的线性回归方程均具有共同斜率 (图 3: A, B)。分别以各测定时刻的 T_a 和 T_w 平均值作为协变量

的 ANCOVA 显示: (1) 去除 T_a 差异影响后，处于温度梯度中幼龟的 T_b 比处于缺乏温度梯度中幼龟的 T_b 高 $3.7\text{ }^\circ\text{C}$ (图 3: A; $F_{1,21} = 92.68$, $P < 0.001$); (2) 去除 T_w 差异影响后，处于温度梯度中幼龟的 T_b 与处于缺乏温度梯度中幼龟的 T_b 无显著差异 (图 3: B; $F_{1,21} = 3.30$, $P = 0.083$)。

2.3 运动表现热依赖性

体温显著影响幼龟的停顿次数 ($F_{7,110} = 4.94$, $P < 0.001$)、疾跑速 (Ln-transformation, $F_{7,110} = 27.60$, $P < 0.001$) 和最大持续运动距离 (Ln-

transformation, $F_{7,110} = 4.88, P < 0.001$)。18~28 °C 之间的 4 个体温和 41 °C 体温的幼龟停顿次数较少, 33~39 °C 之间 3 个体温的幼龟停顿次数较多 (图 4:A)。18~39 °C 体温范围内, 疾跑速随体温增加而增加, 36 °C 和 39 °C 体温的幼龟疾跑速最大; 体温达到 41 °C 时, 疾跑速显著下降 (图 4:B)。33~41 °C 体温的幼龟最大持续运动距离总体大于其它更低体温的幼龟 (图 4:C)。分别合并 33~41 °C 和 18~28 °C 体温范围个体的数据, 发现高温组幼龟最大持续运动距离显著大于低温组幼龟 ($F_{1,116} = 14.78, P < 0.001$)。

偏相关分析显示:(1) 疾跑速与最大持续运动距离呈显著的正相关 ($r = 0.96, t = 7.45, df = 5, P < 0.001$); (2) 停顿次数与最大持续运动距离呈边缘性负相关 ($r = -0.73, t = 2.37, df = 5, P = 0.064$); (3) 停顿次数与疾跑速呈显著的正相关 ($r = 0.86, t = 3.83, df = 5, P = 0.012$)。

3 讨论

爬行动物主要通过行为调温辅以生理调温进行体温调节, 行为调温要求环境温度的空间和时间分布是异质化的 (Avery, 1982; Huey, 1982)。在具有温度梯度的异质热环境中, 爬行动物能通过姿

势、阴阳 (冷热斑块) 穿梭和选择活动时间等行为途径进行体温调节, 使得活动个体的体温能够维持在相对较高且稳定的水平, 并有利于个体较好地表达其生理功能并有较好的行为表现 (计翔等, 1995; Huey *et al.*, 1989; Braña, 1993; Ji *et al.*, 1993, 1996, 1997; Xu *et al.*, 1999; Braña *et al.*, 2000; Du *et al.*, 2000)。爬行动物的生理调温能力通常较弱, 在缺乏温度梯度的均质热环境中, 其体温会因行为调温受到有效的限制而随环境温度发生显著的变化 (王培潮等, 1987; Avery, 1982; Huey, 1982; Braña *et al.*, 2000)。中华花龟幼体的体温及其昼夜变化也具有这些特性 (图 1、图 2)。

本研究设计的室内和户外实验热环境有显著差异。室内实验是在 18~20 °C 的空调间内进行的, 使得幼龟所在的玻璃缸内至少具有 18~60 °C 的连续温度梯度, 实验期间这种缸内外热环境昼夜不变, 处于此热环境中幼龟的体温变化完全是其自主的节律变化, 是体温调节的结果。幼龟体温的自主昼夜变化表明其体温调节的温度设定点 (即选择体温) 存在昼夜变化, 提供了爬行动物选择体温有时间 (昼夜) 变化的证据 (Hutchison, 1976; Peterson, 1987)。不同的生理功能和行为表现的相对重要性有时间变化, 动物权衡体温调节的温度设定点

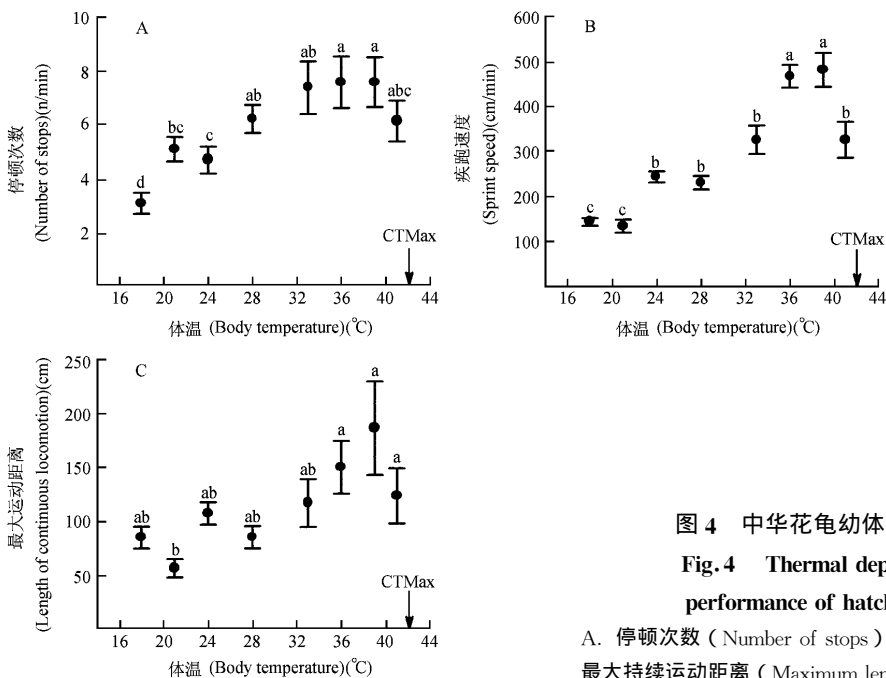


图 4 中华花龟幼体运动表现的热依赖性

Fig. 4 Thermal dependence of locomotor performance of hatchling *Ocadia sinensis*

A. 停顿次数 (Number of stops) B. 疾跑速 (Sprint speed) C. 最大持续运动距离 (Maximum length of continuous locomotion) 数据用平均值 ± 标准误表示, 上标不同的平均值差异显著 (Tukey's test, $\alpha = 0.05$) (Data are expressed as means ± SE. Means with different superscripts differ significantly. Tukey's test, $\alpha = 0.05$)

也有相应的变化，这导致选择体温的时间变化。然而，本研究中幼龟选择体温在 02:00~06:00 时间段内最低，其它时间段的选择体温基本相近，这种变化是幼龟对那些生理和行为指标的最适温度作平衡和妥协待进一步研究。可以肯定的是，02:00~06:00 时间段内较低的选择体温不利于幼龟较好地表达其运动功能（图 4），幼龟在此时间段应比其它时间段有较低的活动水平。

户外实验是在隔离直射光照的自然条件下进行的，缸内外热环境一致，缸内缺乏温度梯度。处于户外热环境中的幼龟行为调温受到限制，体温主要受环境温度的影响。户外实验气温、水温 and 体温的日平均值无显著的差异，变化幅度相近，这些结果均证实了在缺乏温度梯度的热环境中幼龟体温直接受环境温度的影响并随环境温度的变化而发生对应的变化（图 2）。户外幼龟体温昼夜变化幅度决定于环境温度的变化幅度，这种体温昼夜变化是被动的，与幼龟体温变化的自主昼夜节律无直接的关系。户外幼龟日平均体温高于室内实验的幼龟，与户外日平均气温和水温均既高于空调间内温度（18~20℃）又高于缸内幼龟所处位置的日平均气温和水温有关。

显然，室内和户外实验幼龟体温及其昼夜变化的差异主要与前者具有缸内温度梯度有关，这种温度梯度是幼龟进行体温调节不可或缺的条件。虽然户外幼龟日平均体温大于室内幼龟，但 ANCOVA 去除幼龟所处位置气温差异的影响后发现，室内幼龟特定气温的体温大于室外幼龟，前者比后者高 3.7℃（图 3:A）。由于中华花龟野外主要栖息在水域中（宗愉，1998），水温对体温的影响应比气温的影响更显著和直接。本项研究结果证实了这种推论：ANCOVA 去除幼龟所处位置水温差异的影响后发现，室内和户外幼龟特定水温的体温相同（图 3:B）。

许多内在和外在的因素（如营养状态、发育阶段、性别、地理分布、季节差异和驯化经历等）能影响爬行动物的热耐受性，将动物在高温和低温中驯化能分别强化其对高温和低温的耐受性（Hutchison, 1976）。本项研究没有将幼龟在特定的温度下驯化，临界高温和临界低温的测定值仅代表这些动物对原饲养热环境驯化后的高、低温耐受极限。中华花龟幼体能够耐受的温度范围较宽（40.1℃），选择体温有 25.4~29.2℃ 范围内的昼夜变化。这些结果表明野外个体能在变化幅度较大热环

境中维持生存，但 25.4~29.2℃ 左右的热环境能使动物以较低的调温能耗将体温调节至喜好水平，以较好地表达生理功能并具有较好的行为表现。

中华花龟幼体的运动表现有显著的热依赖性（图 4）。由于疾跑速和最大持续运动距离分别代表幼龟的瞬时运动速度和运动耐力，这两项指标直接与野外幼龟逃避天敌和获取食物的能力有关。本项研究涉及的 3 项运动表现指标中，疾跑速和最大持续运动距离的生态学意义比停顿次数更为重要。疾跑速与最大持续运动距离呈显著的正相关，疾跑速较大幼龟的持续运动距离亦较大，反之亦然。停顿次数与最大持续运动距离呈负相关、与疾跑速呈正相关，表明：停顿次数越多持续运动距离越短，但停顿次数较多的幼龟可具有较大的瞬时运动速度。疾跑速和最大持续运动距离的最适温度接近幼龟耐受温度的上限、远离耐受温度的下限（图 4），表明较高的体温有利于幼龟充分表达其运动潜力。体温较低的幼龟运动中停顿次数较少但运动速度较慢，因而总体运动表现较差。

参考文献 (References)

- Avery, R. A. 1978 Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (*Podarcis muralis* and *P. sicula*) from central Italy. *J. Anim. Ecol.* **47**: 143~158.
- Avery, R. A. 1982 Field studies of body temperature and thermoregulation. In: Gans, C. and F. H. Pough ed. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. New York: Academic Press, 93~116.
- Bauwens, D., T. Garland Jr, A. M. Castilla and R. Van Damme 1995 Evolution of sprint speed in lacertid lizard: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution* **49**: 848~863.
- Braña, F. 1993 Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* **66**: 216~222.
- Braña, F. and X. Ji 2000 Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *J. Exp. Zool.* **286**: 422~433.
- Bustard, H. R. 1967 Activity cycle and thermoregulation in the Australian gecko *Gehyra variegata*. *Copeia* **1967**: 753~758.
- Du, W. G., S. J. Yan and X. Ji 2000 Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *J. Therm. Biol.* **25**: 197~202.
- Huey, R. B. 1982 Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Gans, C. and F. H. Pough ed. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. New York: Academic Press, 25~91.
- Huey, R. B. and J. G. Kingsolver 1989 Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.* **4**: 131~135.

- Hutchison, V. H. 1976 Factors influencing thermal tolerances of individual organisms. In: Esch, G. W. and R. W. McFarlane ed. Thermal Ecology 11. Proc. 2nd SREL Thermal Ecology Symposium. Oak Ridge: U. S. National Technical Information Service, 10~26.
- Ji, X. and F. Braña 1999 The influence of thermal and hydric environments on incubating eggs and embryonic use of energy and nutrients in the wall lizard *Podarcis muralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* **124A**: 205~213.
- Ji, X. and F. Braña 2000 Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall lizard (*Podarcis muralis*) from a low land population of northern Spain. *J. Herpetol.* **34**: 54~60.
- Ji, X., H. L. Chen, W. G. Du and B. Q. Zhu 2002 Radiotelemetry of thermoregulation and thermal tolerance on Chinese cobras (*Naja atra*) overwintering in a laboratory enclosure. *Acta Zool. Sin.* **48**: 591~598. [计翔, 陈慧丽, 杜卫国, 朱炳全 2002 实验围栏内越冬眼镜蛇体温调节和低温耐受性的无线电遥测. *动物学报* **48**: 591~598.]
- Ji, X., W. G. Du and P. Y. Sun 1996 Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *J. Therm. Biol.* **21**: 155~161.
- Ji, X., P. Y. Sun and W. G. Du 1997 Selected body temperature, thermal tolerance and food assimilation in a viviparous skink, *Sphenomorphus indicus*. *Neth. J. Zool.* **47**: 103~110.
- Ji, X. and C. H. Zhang 2001 Effects of thermal and hydric environments on incubating eggs, hatching success, and hatchling traits in Chinese the skink (*Eumeces chinensis*). *Acta Zool. Sin.* **47** (3): 256~265. [计翔, 章朝华 2001 水热环境对中国石龙子孵化卵、孵化成功率及孵出幼体特征的影响. *动物学报* **47** (3): 256~265.]
- Ji, X., X. Z. Zheng, Y. G. Xu and R. M. Sun 1995 Some aspects of thermal biology of the skink *Eumeces chinensis*. *Acta Zool. Sin.* **41** (3): 268~274. [计翔, 郑向忠, 徐永根, 孙如明 1995 中国石龙子热生物学的研究. *动物学报* **41** (3): 268~274.]
- Ji, X., W. H. Zhou, G. B. He and H. Q. Gu 1993 Food intake, assimilation efficiency and growth in juvenile lizards, *Takydromus septentrionalis*. *Comp. Biochem. Physiol.* **105A**: 283~285.
- Lang, J. W. 1979 Thermophilic response of the American alligator and the American crocodile to feeding. *Copeia* **1979**: 48~59.
- Litch, P., W. R. Dawson and V. H. Schoemaker 1966 Heat resistance of some Australian lizards. *Copeia* **1966**: 162~169.
- Miles, D. B., L. A. Fitzgerald and H. L. Snell 1995 Morphological correlates of locomotor performance in hatchling *Amblyrhynchus cristatus*. *Oecologia* **103**: 261~264.
- Pan, Z. C. and X. Ji 2001 The influence of incubation temperature on size, morphology, and locomotor performance of hatchling grass lizard (*Takydromus wolteri*). *Acta Ecol. Sin.* **21**: 2 031~2 038. [潘志崇, 计翔 2001 孵化温度对白条草蜥孵出幼体大小、形态和运动表现的影响. *生态学报* **21**: 2 031~2 038.]
- Peterson, C. R. 1987 Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology* **68**: 160~169.
- Pough, F. H. 1980 The advantages of ectothermy for tetrapods. *Amer. Nat.* **115**: 92~112.
- Pough, F. H. 1989 Organismal performance and Darwinian fitness: approaches and interpretations. *Physiol. Zool.* **62**: 199~236.
- Van Damme, R., D. Bauwens and R. F. Verheyen 1991 The thermal dependence of feeding behaviors, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Func. Ecol.* **5**: 507~517.
- Wang, P. C. and H. F. Xu 1987 The influence of ambient temperature on body temperature and heat energy metabolism of *Takydromus septentrionalis*. *Acta Herpetol. Sin.* **6**(2): 10~15. [王培潮, 徐宏发 1987 环境温度对北草蜥体温和热能代谢的影响. *两栖爬行动物学报* **6**(2): 10~15.]
- Xu, X. F., Q. Zhao and X. Ji 1999 Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation in juvenile Chinese skinks, *Eumeces chinensis* (Scincidae). *Raff. Bull. Zool.* **47**: 465~471.
- Zhang, Y. P. and X. Ji 2002 Further studies of egg incubation on red-banded wolf snakes, *Dinodon rufozonatum*, with comments on influence of hydric environments. *Acta Zool. Sin.* **48**: 51~59. [张永普, 计翔 2002 火赤链游蛇卵孵化的进一步研究兼评孵化水环境的影响. *动物学报* **48**: 51~59.]
- Zong, Y. 1998 *Ocadia*. In: Zhang, M. W., Y. Zong and J. F. Ma ed. Fauna Sinica: Reptilia. Vol. 1. Beijing: Science Press, 130~136. [宗愉 1998 花龟属. 见张孟闻, 宗愉, 马积藩主编. 中国动物志: 爬行纲第一卷. 北京: 科学出版社, 130~136.]