

# 荒漠沙蜥活动期间的体温节律

蒋怡锦 屈彦福\*

江苏省生物多样性与生物技术重点实验室, 南京师范大学生命科学学院 南京 310023

**摘要:** 爬行动物的体温依赖于外界热环境的变化, 本研究以荒漠沙蜥 (*Phrynocephalus przewalskii*) 为对象, 收集其冬眠前活动期间的体温与地面和离地 10 cm 的空气温度, 研究爬行动物体温节律性变化与环境温度的关系。研究表明, 荒漠沙蜥在环境温度高于 20 °C 后开始外出活动, 其体温随着地面温度和空气温度的上升而逐步上升, 但在中午 12:00 时后体温会低于环境温度且维持在较高的水平, 荒漠沙蜥活动期间的体温与地面温度和空气温度具有显著相关性。爬行动物在较短的时间内和较低的环境温度下能够迅速将体温调节至较高的水平, 对于保障其充足的捕食时间、有效的逃避天敌和高效的消化功能具有重要意义。

**关键词:** 荒漠沙蜥; 活动体温; 热生物学; 温度节律

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 02-310-06

## Body Temperature Rhythm in Toad-headed Lizards (*Phrynocephalus przewalskii*)

JIANG Yi-Jin QU Yan-Fu\*

*Jiangsu Key Laboratory for Biodiversity and Biotechnology, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China*

**Abstract:** Reptiles are ectotherms whose body temperature is impacted by ambient temperatures. We selected the toad-headed lizard (*Phrynocephalus przewalskii*) as our research objects and collected their activity body temperatures, ground temperatures and air temperatures in the field from September 28 to October 5, 2005 (Table 1). Statistical analysis showed that there was no significant difference in activity body temperatures between ages and genders. Lizards began to be active when the ambient temperature was higher than 20 °C, and the body temperature of lizards increased gradually with time from 8:40 to 12:00 (Fig. 1). However, after 12:00 pm, the body temperature of lizards was lower than the ground temperature and remained at a high level (Fig. 1). The body temperature of lizards during the activity period was significantly correlated with the ground temperature and air temperature (Fig. 2). Lizards could quickly adjust their body temperature to a higher level in a short period and at a low ambient temperature, which is of great ecological significance to

\* 通讯作者, E-mail: quyanfu@njnu.edu.cn;

**第一作者介绍** 蒋怡锦, 女, 硕士研究生; 研究方向: 进化和生理生态学; E-mail: yijin-j@nnu.edu.cn.

收稿日期: 2021-11-17, 修回日期: 2021-12-27 DOI: 10.13859/j.cjz.202202016

ensure their sufficient predation time, effective escape from natural enemies as well as efficient digestion.

**Key words:** *Phrynocephalus przewalskii*; Preferred body temperature; Thermal biology; Temperature rhythm

爬行动物属于外温动物,其运动(Dayananda et al. 2020)、生理(Huey 1982, Seebacher 2005)、繁殖(Qu et al. 2011a)等活动都会受到环境温度的影响,过高或过低的温度都对其生存和适应造成影响(Angilletta et al. 2002)。例如,大部分爬行动物从摄食到排出粪便的时间会随着外界温度的升高而缩短,当外界温度超出一定数值后,食物通过时间不再变化(Qu et al. 2011b)。而运动速度在部分物种中随温度的上升而加快,当温度超过一定数值后运动速度逐渐下降(Ji et al. 1996),但在另一些物种中则随着温度的升高而上升,直到温度达到生理耐受的极限(Qu et al. 2011b)。爬行动物能保持高水平的体温对其生存、发育和繁殖活动均具有重要意义(Angilletta et al. 2002)。爬行动物可以通过诸如阴阳穿梭、晒背和改变活动时间等行为调温的方式将体温维持在较高的水平(Avery 1982, Ibarguengoytia et al. 2021)。爬行动物的体温调节水平往往与其栖息地生境和行为具有极大的关联(Moreira et al. 2021)。例如,生活在较为开阔环境的爬行动物活动体温大于生活在郁闭区域的物种(Li et al. 2017, Ibarguengoytia et al. 2021),而生活在温暖地区的物种体温低于生活在寒冷地区的物种(Qu et al. 2011b)。此外,夜行性的爬行动物体温低于日行性爬行动物(Moreira et al. 2021)。青海沙蜥(*Phrynocephalus vlangalii*)的体温随着栖息地海拔(Tang et al. 2020)、季节和温度的日周期变化而变化(Liang et al. 2017)。

爬行动物的体温除了受到较大尺度的栖息地环境(如海拔和纬度等)的影响外,环境的周期性变化和动物经历的热环境等因素也会给其体温调节带来影响,如环境温度的日节律性变化(Refinetti et al. 1997)、热驯化(Li et al. 2009)和动物的形态等因素。例如,大壁虎(*Gekko gekko*)的活动体温受光周期的显著影

响(Refinetti et al. 1997),热驯化会改变麻蜥属(*Eremias*)物种的选择体温(Li et al. 2009),贵南沙蜥(*P. guinanensis*)的体温受到动物表型和身体部位的影响(Jin et al. 2016)等。这些变化将会对爬行动物的行为、生理和适应造成重要影响,甚至威胁到它们的生存。因此,研究爬行动物体温节律性变化与其环境的关系具有重要的生态学意义。

荒漠沙蜥(*P. przewalskii*)广泛分布于我国内蒙古中西部、宁夏和甘肃等地(赵尔宓等 1999)。荒漠沙蜥相关研究近年来得到了广泛关注,如生活史特征、生理学和分子生物学等(Liu et al. 2005, Qu et al. 2011a, b, Li et al. 2017)。本研究收集了荒漠沙蜥冬眠前活动期间的体温节律数据,研究其活动期体温变化与环境温度的相关性及其生态学意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验方法和标本采集

野外实验于 2005 年 9 月 28 日至 10 月 5 日在内蒙古杭锦旗巴拉贡镇展开。实验期间使用 UT325 型点温计(东莞优利德电子有限公司)测量荒漠沙蜥泄殖腔温度作为动物的体温。获得荒漠沙蜥的体温数据后,测量其体长(精确到 0.1 cm)、尾长(精确到 0.1 cm)和体重(精确到 0.1 g)并鉴定性别。

### 1.2 野外实验

我们每天在荒漠沙蜥活动时间(08:00 ~ 16:00 时)内进行数据收集。实验期间用与动物体表颜色相近的塑料包裹铝管作为动物物理模型(长 5 cm, 直径 1.5 cm)。动物模型提前一天放置在荒漠沙蜥活动的区域。实验过程中我们沿着动物栖息地行走,发现荒漠沙蜥后使用索套法抓捕动物,并迅速测定其体温、活动点的地面温度(地温)和离地 10 cm 的空气温度(气温),同时记录附近动物模型的相应数据。

### 1.3 统计分析

使用 R 软件进行相关统计分析。部分个体为亚成体，以年龄和性别为因子进行双因子 ANOVA 分析，亚成体与成体体温无显著差异 ( $F_{1,93} = 1.53, P = 0.22$ )，雌雄个体体温也无显著差异 ( $F_{1,93} = 0.10, P = 0.76$ )。因此，统计分析过程中不再考虑年龄和性别对实验结果的影响。使用线性回归检验体温与地温和气温的相关性，单因子协方差分析比较去除地温和气温影响后的动物体温和模型温度的差异，单因子方差分析比较野外荒漠沙蜥体温和生物物理模型温度的差异。同时使用 Tukey 检验比较各实验组别的温度差异。所有统计分析显著性水平  $\alpha = 0.05$ ，数据使用平均值  $\pm$  标准误表示。

## 2 结果

### 2.1 形态数据

实验期间共捕获 97 头荒漠沙蜥，其中，成年雌性平均体长为  $(47.8 \pm 0.5)$  mm ( $n = 23, 44.1 \sim 53.0$  mm)，成年雄性平均体长为  $(49.5 \pm 0.5)$  mm ( $n = 39, 44.5 \sim 56.3$  mm)，雌雄亚成体平均体长分别为  $(41.1 \pm 0.7)$  mm ( $n = 18, 32.7 \sim 43.9$  mm) 和  $(40.2 \pm 0.7)$  mm ( $n = 17, 30.8 \sim 43.8$  mm)。

### 2.2 环境温度对荒漠沙蜥体温的影响

野外实验期间共获得 97 头荒漠沙蜥的温度数据 (表 1)。9 月下旬荒漠沙蜥的活动时间从 08:40 到 15:52 时。荒漠沙蜥体温从早晨开

始逐渐升高，中午 12:00 时后趋于平缓 (图 1)。荒漠沙蜥体温与地温 ( $r^2 = 0.49, F_{1,95} = 92.48, P < 0.0001$ ) 和气温 ( $r^2 = 0.48, F_{1,95} = 87.87, P < 0.0001$ ) 呈极显著正相关。模型温度也与地温 ( $r^2 = 0.73, F_{1,45} = 118.80, P < 0.0001$ ) 和气温 ( $r^2 = 0.70, F_{1,45} = 103.90, P < 0.0001$ ) 呈极显著正相关。以地温和气温分别作协变量的单因子协方差分析显示，荒漠沙蜥体温显著高于模型温度 (所有  $P < 0.05$ ) (图 2)。

## 3 讨论

研究结果显示，荒漠沙蜥的体温日变化区间为  $28.5 \sim 38.7$  °C (表 1)，体温随着日间温度的上升而逐步上升，午后体温维持在较高的水平后不再上升 (图 1)。荒漠沙蜥体温与地面温度和离地 10 cm 的空气温度具有显著相关关系 (图 2)。和模型温度相比较发现，模型温度的变化始终和气温或地温变化一致 (图 2)。然而，与模型不同，荒漠沙蜥的体温在环境温度过高后 (12:00 时之后) 并不会随着温度上升持续上调自身的体温，而是将体温保持在较为稳定的区间 (图 1)。很多研究显示昼行性蜥蜴通过行为方式将体温调节在高且相对稳定的温度，有利于维持蜥蜴高水平的生理和行为活动 (Hertz et al. 1993)。从本研究结果不难看出，荒漠沙蜥在环境温度达到 20 °C 后外出活动，并能在大约 10:00 时将体温调节至较高的温度范围内。这一结果与青海沙蜥秋季活动期间的

表 1 荒漠沙蜥的野外体温、地温和气温统计表

Table 1 Descriptive statistics of body temperature, substrate temperature and air temperature of *Phrynocephalus przewalskii*

年龄 Age	性别 Sex	样本量 Sample size, <i>n</i>	体温 (°C) Body temperature	地温 (°C) Substrate temperature	气温 (°C) Air temperature
亚成体 Subadults	雌性 Females	18	32.9 ± 1.5 28.5 - 38.7	24.9 ± 0.8 20.1 - 42.7	34.8 ± 0.6 19.8 - 31.0
	雄性 Males	17	34.1 ± 0.8 24.4 - 37.0	32.2 ± 1.6 21.0 - 42.5	23.7 ± 0.7 19.0 - 27.6
成体 Adults	雌性 Females	23	34.6 ± 0.6 27.7 - 38.3	34.8 ± 1.2 21.8 - 43.0	25.9 ± 0.6 20.4 - 31.7
	雄性 Males	39	33.8 ± 0.5 26.5 - 38.2	33.6 ± 1.0 23.4 - 46.0	25.1 ± 0.6 17.4 - 33.0

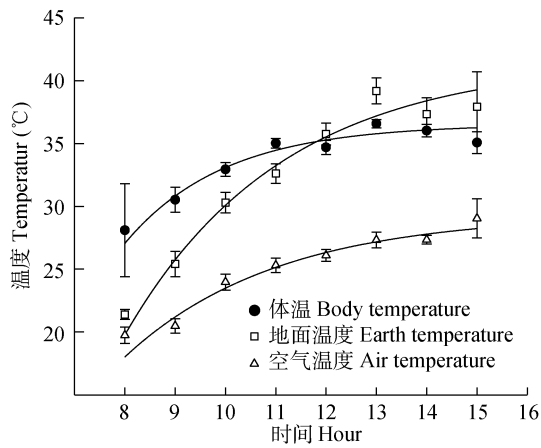


图 1 荒漠沙蜥在不同时间段的活动温度 ( $n = 97$ )

Fig. 1 Temporal variation in body temperature, substrate temperature and air temperature of *Phrynocephalus przewalskii*

体温相似, 青海沙蜥秋季 12:00 时的体温能够维持在 35 °C 左右 (Liang et al. 2017), 这对于保障其自身有充足的时间捕食和消化具有重要意义。从活动时间上看, 荒漠沙蜥冬眠前每天活动至 16:00 时之前, 而在 8 月份能活动至 18:00 时 (Li et al. 2017), 相对高的环境温度有助于延长蜥蜴的活动时间 (Huey 1982)。

爬行动物体温的日节律性受到环境温度 (Refinetti et al. 1997)、个体的行为和栖息环境 (Qu et al. 2011b, Moreira et al. 2021) 等因素

的影响。例如, 夜行性爬行动物的活动体温显著低于日行性爬行动物 (Moreira et al. 2021), 栖息环境也与爬行动物的体温密切相关 (Qu et al. 2011b)。与本研究相比, 8 月份荒漠沙蜥的野外体温平均值为 38.1 °C (Li et al. 2017), 远高于冬眠前的活动体温, 说明沙蜥的野外活动体温会受到季节的影响 (Huey 1982)。当温度过高或过低时, 爬行动物会通过返回洞穴的方式避开不良环境温度的影响, 但这往往会导致其活动时间缩短, 影响其捕食和冬眠前的储能, 更进一步会影响到动物的繁殖甚至是生存 (Ibargüengoytia et al. 2021)。在本研究中, 气温和地面温度最高分别达到了 31.7 °C 和 43.0 °C, 而最低地面温度和气温分别为 20.1 °C 和 19.8 °C。统计学上没有观察到性别和年龄组间体温节律上的差异。在达到最高地面温度和空气温度时, 外出活动的均为雌性荒漠沙蜥, 而在最低地面温度和气温时外出活动的是亚成体荒漠沙蜥。根据野外调查显示, 荒漠沙蜥野外情况下会在 5 或 6 月份产卵, 一个多月后孵出幼体。这种情况下, 留给荒漠沙蜥产卵母体和亚成体冬眠前储备能量的时间比雄性时间更短。因此, 冬眠前通过增加活动时间来完成足够的能量储备可能是荒漠沙蜥成年雌性和亚成体的适应策略。

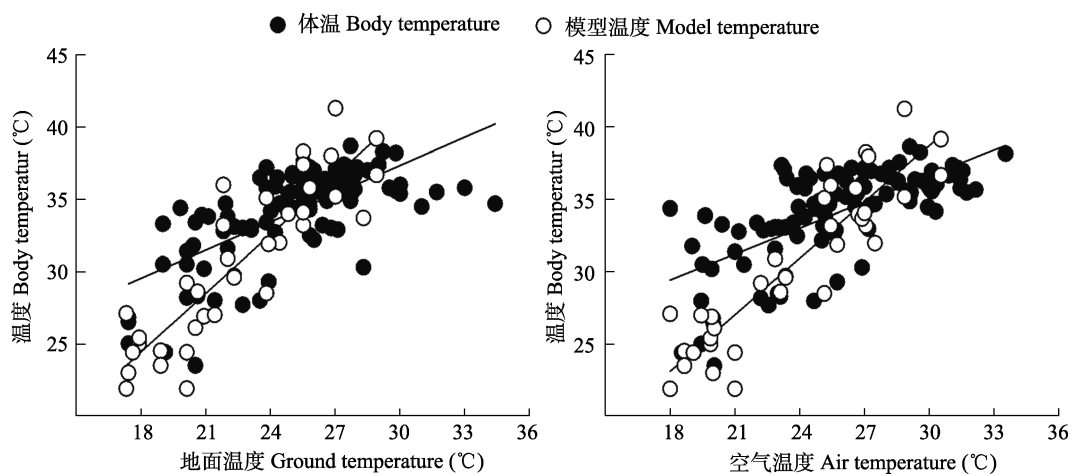


图 2 荒漠沙蜥体温以及模型温度与地温和气温的关系

Fig. 2 Regressions of body temperature and model temperature related to air and substrate temperatures in *Phrynocephalus przewalskii*

实验室内通过悬挂白炽灯的方式人为设置 20 ~ 45 °C 的温度梯度来测量爬行动物的体温, 这个体温叫做选择体温 (selected body temperature), 是爬行动物权衡生理和行为等因素的最适体温 (Hertz et al. 1993, Artacho et al. 2015)。荒漠沙蜥的选择体温为 33.9 °C (Qu et al. 2011b), 略高于本研究中测得的野外体温 (33.3 °C)。野外条件下, 爬行动物活动的时间有限, 较高的体温有利于动物捕食和逃避敌害 (Qu et al. 2011b, Ibarquengoytia et al. 2021)。同样地, 较高的体温也有利于动物维持高水平的食物消化能力, 为冬眠前的储能做出充分的准备。这一结果与青海沙蜥中观察到的结果不一致, 青海沙蜥选择体温为 33.3 °C (舒霖等 2010), 低于同季节约 35 °C 的野外体温 (Liang et al. 2017), 这可能和青海沙蜥活动季节每日的活动时间较短有关。总之, 爬行动物的体温节律一直是生态学家关注的焦点。研究体温节律性变化有助于了解爬行动物对环境的适应机制, 收集足够的体温相关数据能够得出动物体温进化的一般性规律 (Qu et al. 2020, Moreira et al. 2021)。

## 参 考 文 献

- Angilletta M J, Niewiarowski P H, Navas C A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4): 249–268.
- Artacho P, Saravia J, Ferrandière B D, et al. 2015. Quantification of correlational selection on thermal physiology, thermoregulatory behavior, and energy metabolism in lizards. *Ecology and Evolution*, 5(16): 3600–3609.
- Avery R A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation // Gans C, Pough F H. *Biology of the Reptilia*. Vol.12: Physiological Ecology. New York: Academic Press, 93–166.
- Dayananda B, Jeffree R A, Webb J K. 2020. Body temperature and time of day both affect nocturnal lizard performance: An experimental investigation. *Journal of Thermal Biology*, 93: 102728.
- Hertz P E, Huey R B, Stevenson R D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms. *American Naturalist* 142(5): 796–818.
- Huey R B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles // Gans C, Pough F H. *Biology of Reptilia*, vol 12. London: Academic Press, 25–91.
- Ibarquengoytia N R, Medina M, Laspiur A, et al. 2021. Looking at the past to infer into the future: Thermal traits track environmental change in Liolaemidae. *Evolution*, 75(10): 2348–2370.
- Ji X, Du W G, Sun P Y. 1996. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Thermal Biology*, 21(3): 155–161.
- Jin Y T, Tong H J, Zhang K L. 2016. The impact of phenotypic characteristics on thermoregulation in a cold-climate agamid lizard, *Phrynocephalus guinanensis*. *Asian Herpetological Research*, 7(3): 210–219.
- Li H, Wang Z, Mei W B, et al. 2009. Temperature acclimation affects thermal preference and tolerance in three *Eremias* lizards (Lacertidae). *Current Zoology*, 55(4): 258–265.
- Li S R, Wang Y, Ma L, et al. 2017. Thermal ecology of three coexistent desert lizards: Implications for habitat divergence and thermal vulnerability. *Journal of Comparative Physiology B*, 187(7): 1009–1018.
- Liang S W, Li W X, Zhang Y, et al. 2017. Seasonal variation of metabolism in lizard *Phrynocephalus vlangalii* at high altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 203: 341–347.
- Liu C B, Li R D, Liu Z H, et al. 2005. The role of prostaglandins and the hypothalamus in thermoregulation in the lizard, *Phrynocephalus przewalskii* (Agamidae). *Journal of Comparative Physiology B*, 176(4): 321–328.
- Moreira M O, Qu Y F, Wiens J J. 2021. Large-scale evolution of body temperature in land vertebrates. *Evolution Letters*, 5(5): 484–494.
- Qu Y F, Li H, Gao J F, et al. 2011a. Embryonic thermosensitivity and hatchling morphology differ between two coexisting lizards. *Acta Oecologica*, 37(4): 375–380.
- Qu Y F, Li H, Gao J F, et al. 2011b. Thermal preference, thermal tolerance and the thermal dependence of digestive performance in two *Phrynocephalus* lizards (Agamidae), with a review of

- species studied. *Current Zoology*, 57(6): 684–700.
- Qu Y F, Wiens J J. 2020. Higher temperatures lower rates of physiological and niche evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1931): 20200823.
- Refinetti R, Susalka S. 1997. Circadian rhythm of temperature selection in a nocturnal lizard. *Physiology and Behavior*, 62(2): 331–336.
- Seebacher F. 2005. A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: What is the role of phenotypic flexibility? *Journal of Comparative Physiology B*, 175(7): 453–461.
- Tang X L, Wang H H, Chen Q. 2020. Comparison of thermoregulation and metabolic characteristics in *Phrynocephalus vlangalii* (Lacertilia, Agamidae) from different altitudes. *Research Square* 64008 [Preprint].
- 舒霖, 张群利, 屈彦福, 等. 2010. 青海沙蜥的热耐受性、选择体温及摄食和运动表现的热依赖性. *生态学报*, 30(8): 2036–2042.
- 赵尔宓, 赵肯堂, 周开亚, 等. 1999. 中国动物志: 爬行纲 第二卷. 北京: 科学出版社, 182–184.