

脊尾白虾生理性体温调节的初步观察

刘重斌, 吴博

(温州医学院基础医学院, 浙江温州 325035)

摘要: 爬行类动物在升温 and 降温时不同的心率变化(心率滞后)是其进行生理性体温调节的重要机制。在与爬行类系统进化关系较远的甲壳类动物脊尾白虾 *Exopalaemon carinicauda* 的研究中发现, 在升温 and 降温时也出现心率滞后现象, 这对温度敏感的甲壳类动物的体温调节十分有利, 同时对其体温调节的可能生理机制进行了讨论。

关键词: 体温; 心率; 体温调节; 循环系统; 脊尾白虾

中图分类号: Q959.223; Q955 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083(2009)04-0558-03

Preliminary Observations on Physiological Thermoregulation in *Exopalaemon carinicauda*

LIU Chong-bin, WU Bo

(College of Basic Medicine, Wenzhou Medical College, Wenzhou, Zhejiang Province 325035, China)

Abstract: Different heart rates during heating and cooling (heart rate 'hysteresis') are an important thermoregulatory mechanism in reptiles. This phenomenon occurs in a lineage of crustaceans with vascularised circulatory systems, which is phylogenetically distant from reptiles. We measured the heart rate in response to convective heat transfer in the crustacean *Exopalaemon carinicauda*. The heart rate during convective heating (from 20 to 30°C) was significantly faster than during cooling for any given body temperature. The heart rate declined rapidly immediately following the removal of the heat source, despite only negligible losses in body temperature. This presumed to confer thermoregulatory benefits particularly given the thermal sensitivity of many physiological rate functions in crustaceans.

Key words: body temperature; heart rate; thermoregulation; circulatory system; *Exopalaemon carinicauda*

动物的新陈代谢和各种机能的维持要求机体的体温能够稳定在一个相对狭窄的范围内。在实验室和野外的研究中发现, 爬行动物普遍表现“心率滞后”现象(即在同一体温下, 升温时心率增加的速率总是比降温时快)(Grigg & Seebacher, 1999; Franklin & Seebacher, 2003; Liu *et al.*, 2006), 使动物能够很好地控制体内外环境短暂的热交换和机体外周血流的变化(Bartholomew, 1982)。这一生理现象对爬行动物具有特别重要的生物学意义, 在自然条件下升温较快, 心率加快, 意味着爬行动物能较快地获得外在的热量, 迅速达到最适体温; 降温较慢, 心率减慢, 意味着爬行动物丢失热量的速度减慢, 并能较长时间地把体温维持在适宜的温度范围内, 延长一天当中的行为活动时间(Seebacher, 2000; Liu *et al.*, 2006)。系统进化关系与脊椎动物爬行类较远的无脊椎甲壳类十足目动物是典型的开管式循环, 循环系统、神经系统、感觉器官等相对其他的低等无脊椎动物较发达, 生理机能也相应复杂。它们对外界温

度的变化很敏感, 并能通过自身行为选择适宜的温度环境(堵南山等, 1989; Forward, 1990; Jury & Watson, 2000; McMahon, 2001)。有研究表明, 在一种小龙虾 *Cherax destructor* 中也有与爬行类动物类似的普遍存在的“心率滞后”现象(Goudkamp *et al.*, 2004), 但之后却无相关的研究报道。本文对我国近海分布较多的脊尾白虾 *Exopalaemon carinicauda* 进行研究, 进一步验证甲壳类十足目动物“心率滞后”现象的普遍性, 同时对其生理机制和意义进行讨论。

1 材料与方法

1.1 实验动物和实验设计

成年脊尾白虾 8 只, 2007 年 8 月购自温州市水产品市场, 体长(7 ± 1.4) cm, 体重(18 ± 1.21) g; 年龄 2 ~ 3 月。在实验室不断供水的水缸中(水缸容积 50 cm × 30 cm × 20 cm)适应性驯化 5 ~ 10 d, 以新鲜的鱼虾贝肉为饵料, 水温用温控器控制在 20°C 左右, 盐度控制在 3‰ ~ 30‰ 之间, 人工光照 12L: 12D。

实验开始时,先以 20℃ 水通过水管直接流向实验动物的水缸,持续稳定大约 30 min,记录动物的体温和心率作为对照。然后持续灌流 30℃ 的水直到动物的体温达到 30℃ 后,立即调整为 20℃ 的水进行灌流,直到动物的体温回落到 20℃。两种不同温度的水灌流过程中,不断监控和记录动物的体温和心率的变化(Franklin & Seebacher, 2003; Goudkamp *et al.*, 2004)。

1.2 心率和体温的测量

对 8 只脊尾白虾分别测量。实验前 1 h,在脊尾白虾背部的甲壳上用 23 号细针刺一小孔,把不锈钢电极(Medtronic, France)置于心脏附近,孔用氰基丙烯酸盐粘合剂进行缝合。电极连接 AC amplifier 信号放大器(BioAmp, AD Instruments, Australia)并与 PowerLab 生理记录系统(AD Instruments, Australia)连接,采用四通道 PowerLab 主机采集心电信号,记录心率(灵敏度: ± 0.1),并重复测量 3 次。把热电偶电极置于脊尾白虾的前胸甲下约 1~2 cm 处,通过 PowerLab 生理记录系统记录体温(灵敏度: ± 0.1),外加 ML309 温度信号调节器(AD Instruments, Australia)。

1.3 统计分析方法

在升温或降温过程中,心率随体温的变化(平均值 \pm 标准误)用重复性测量方差分析(repeated measures ANOVA)进行统计分析和检验。Excel 2000 绘图。

2 结果

重复测量 8 只脊尾白虾的心率和体温,静止状态下(对照组)8 只脊尾白虾的平均心率为(78.86 \pm 6.12) bpm,随着水温的上升,脊尾白虾的体温也逐渐升高,心率随后逐渐增大($F_{9,86} = 30.927$, $P < 0.05$),最大值为(138.1 \pm 7.23) bpm,增长的百分率最大为(42.8% \pm 0.73%)。当水温迅速回落为 20℃ 时,脊尾白虾的心率很快变缓(尽管其体温逐渐降低),而后逐渐恢复到原静止状态下的水平。其中,在体温为 30℃ 时,心率变缓最快,最大值为(33.7 \pm 5.76) bpm,降低的百分率最大为(24.4% \pm 0.41%)。在同一体温下,升温时的心率比降温时的心率快($F_{9,86} = 21.302$, $P < 0.05$),表现心率滞后的现象(表 1A, B 和图 1)。

3 讨论

维持体温在一个相对狭窄的范围是外温动物生

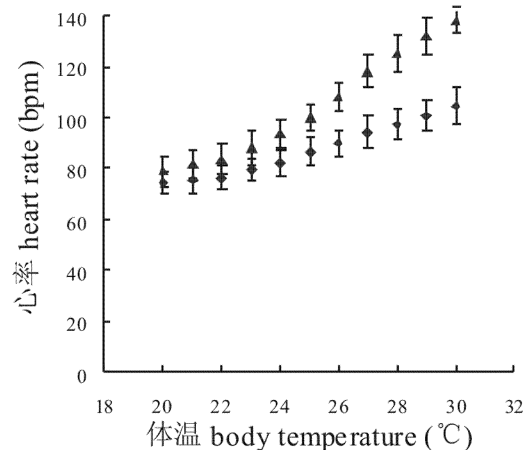


图 1 脊尾白虾心率随体温的变化
Fig. 1 The change of mean standardized heart rates with body temperatures in crustacean, *Exopalaemon carinicauda*
▲升温时的心率(heart rate during heating); ◆降温时心率(heart rate during cooling)

长和完成各项生理功能的重要基础(Angilletta, 2002)。大量的研究报道了外温动物在温度胁迫下的适应策略(Beitinger & Fitzpatrick, 1979; Casey, 1981; Crawford *et al.*, 1999; Huey *et al.*, 2000; Navas, 2003)。低等的无脊椎动物如昆虫可以通过自身行为(进入休眠或滞育渡过严寒;快速散热渡过严寒)或生理状态的改变来调节体温以适应多变的外界环境,而且这些改变一般是可逆的(Hoffman *et al.*, 2003; 景晓红,康东,2003;陈兵,康东,2005)。大多数高等脊椎动物的体温调节依赖于机体的心血管系统和神经中枢结构,机体心率的变化直接影响血流分配,从而影响机体的体温调节。

我们在对脊尾白虾的实验研究中表明,脊尾白虾在任何体温条件下(20~30℃),升温时心率的变化比降温时快,增长的百分率最大为 42.8% \pm 0.73%,而且当外界温度从 30℃ 降到 20℃ 时,体温的变化很小,但心率迅速变缓,降低的百分率最大为 24.4% \pm 0.41%。在同一体温下,升温时的心率比降温时的心率快($F_{9,86} = 21.302$, $P < 0.05$) (表 1A, B 和图 1)。这种“心率滞后”的现象表明,机体对心率的控制是由不依赖于体温变化的其他生理机制来调节。“心率滞后”现象在与脊尾白虾亲缘关系较远的许多爬行类动物已经有过研究,并认为是自主神经的胆碱能系统和 β -肾上腺素受体的作用,或代表一种神经反射活动(Franklin & Seebacher, 2003; Liu *et al.*, 2006)。脊尾白虾与其他无脊椎动物相比,有较发达的感觉器官和神经系统,“心率滞后”现象的出现可能是随着动物神经结构和心血管系统的进化

表 1 脊尾白虾在体温升高和降低时的心率变化
Table 1 Changes of mean standardized heart rates with body temperatures in crustacean, *Exopalaemon carinicauda*

表 1A		不同温度下的心率 bpm									
动物编号	20℃	21℃	22℃	23℃	24℃	25℃	26℃	27℃	28℃	29℃	30℃
1	75.86 ± 6.12	81.74 ± 5.67	83.37 ± 5.89	87.98 ± 6.35	93.36 ± 5.47	100.21 ± 5.32	108.04 ± 5.29	118.21 ± 6.88	125.02 ± 7.12	132.14 ± 7.41	138.10 ± 5.34
2	76.12 ± 5.87	82.10 ± 4.96	83.43 ± 5.43	86.77 ± 5.77	92.98 ± 5.63	102.11 ± 4.33	107.66 ± 5.89	119.00 ± 6.58	124.33 ± 6.96	132.05 ± 7.32	137.88 ± 6.31
3	77.15 ± 6.16	80.89 ± 5.77	85.10 ± 5.77	87.20 ± 5.64	94.10 ± 4.99	101.00 ± 5.19	108.24 ± 5.78	118.89 ± 6.32	125.37 ± 6.56	131.88 ± 7.21	138.00 ± 5.20
4	73.26 ± 6.38	81.74 ± 5.43	84.10 ± 6.10	87.87 ± 5.44	93.36 ± 5.45	101.23 ± 5.12	106.77 ± 5.76	119.20 ± 7.30	124.78 ± 6.41	132.10 ± 6.48	138.77 ± 5.67
5	74.39 ± 6.45	81.23 ± 5.46	83.49 ± 5.69	87.88 ± 5.78	93.49 ± 5.63	102.31 ± 5.38	108.24 ± 5.49	118.73 ± 6.79	125.31 ± 6.39	131.25 ± 6.12	137.96 ± 5.16
6	75.33 ± 5.89	81.38 ± 4.97	83.47 ± 5.37	87.95 ± 5.15	93.68 ± 4.96	101.28 ± 4.97	106.69 ± 5.14	119.10 ± 6.42	128.10 ± 6.25	133.10 ± 6.42	137.49 ± 4.77
7	76.38 ± 5.65	82.25 ± 5.23	84.21 ± 6.20	85.38 ± 4.42	95.12 ± 6.12	102.30 ± 4.89	107.34 ± 5.43	120.10 ± 7.21	127.21 ± 6.77	130.34 ± 5.38	136.35 ± 6.29
8	78.11 ± 5.65	82.99 ± 5.66	85.12 ± 6.70	88.12 ± 5.39	94.12 ± 6.21	102.39 ± 5.31	109.10 ± 6.12	120.30 ± 7.10	124.36 ± 6.38	131.84 ± 6.55	137.43 ± 4.69

表 1B		不同温度下的心率 bpm									
动物编号	30℃	29℃	28℃	27℃	26℃	25℃	24℃	23℃	22℃	21℃	20℃
1	105.12 ± 6.77	101.32 ± 5.25	97.58 ± 5.16	95.23 ± 5.87	91.26 ± 4.79	86.34 ± 5.52	82.14 ± 5.31	79.36 ± 4.43	76.23 ± 4.78	75.38 ± 5.05	74.26 ± 4.39
2	104.47 ± 7.18	100.58 ± 5.32	97.21 ± 4.79	94.23 ± 6.31	90.08 ± 5.15	85.74 ± 5.36	81.77 ± 5.11	78.34 ± 4.14	75.67 ± 4.06	75.10 ± 4.99	73.86 ± 4.57
3	103.69 ± 6.32	101.79 ± 6.14	98.19 ± 5.34	95.88 ± 6.87	92.10 ± 5.36	86.40 ± 5.82	83.21 ± 5.10	79.55 ± 4.53	76.99 ± 4.09	75.12 ± 5.25	74.21 ± 4.09
4	106.10 ± 5.93	103.02 ± 5.31	99.14 ± 5.16	94.66 ± 4.47	90.47 ± 5.05	85.34 ± 5.52	82.54 ± 5.22	78.09 ± 4.26	76.49 ± 4.15	75.78 ± 5.23	73.44 ± 4.12
5	103.39 ± 5.68	101.08 ± 4.77	96.27 ± 5.35	95.65 ± 6.07	92.48 ± 5.39	87.34 ± 5.21	82.03 ± 5.30	79.31 ± 4.28	75.28 ± 4.91	75.10 ± 4.59	74.55 ± 4.28
6	104.20 ± 7.10	102.14 ± 5.26	98.58 ± 6.17	95.39 ± 4.43	89.28 ± 5.89	84.89 ± 5.52	81.49 ± 5.05	77.65 ± 4.89	76.45 ± 4.11	75.47 ± 5.73	73.12 ± 5.47
7	103.7 ± 6.83	100.62 ± 4.69	97.49 ± 5.06	95.13 ± 4.09	92.00 ± 5.21	85.69 ± 4.99	80.32 ± 4.87	79.03 ± 4.37	76.27 ± 4.10	74.38 ± 6.01	73.36 ± 5.23
8	104.62 ± 5.88	101.87 ± 5.75	96.98 ± 5.16	94.10 ± 4.21	90.23 ± 5.21	86.04 ± 5.02	82.44 ± 5.35	80.18 ± 4.41	75.39 ± 4.24	75.00 ± 3.21	74.10 ± 4.33

而出现的。脊尾白虾很可能先通过温敏神经元感受外界环境温度的变化而不是自身体温的变化,然后通过心血管神经的兴奋或抑制作用来调节心率,从而调节体温。这种现象在其他甲壳类动物的研究中也同样得到证实(Jury & Watson, 2000; Goudkamp *et al.*, 2004)。同时,对脊尾白虾“心率滞后”的研究结果表明动物在环境温度胁迫下适应特征的保守性,并显示了生物适应外界环境温度变化这种自然选择的可能进化方向。

心输出量是衡量机体外周血流变化的最重要的参数。脊尾白虾从管状心脏发出多条动脉,血液通过动脉及其分支直接流入身体各部分的组织间隙内,血流的变化直接来自心输出量的改变。机体外周温度或其他神经内分泌因子的变化引起心输出量的改变,从而引起血流的重新分配(Frederich *et al.*, 2000)。以后还可以进一步研究外界温度对脊尾白虾心输出量和血流的影响,同时探讨与心率的变化关系。

4 参考文献

- 陈兵, 康东. 2005. 昆虫对环境温度胁迫的适应与种群分化[J]. 自然科学进展, 15 (3): 265 ~ 271.
- 堵南山, 赖伟, 邓雪怀, 等. 1989. 无脊椎动物学[M]. 上海: 华东师范大学出版社: 285 ~ 289.
- 景晓红, 康东. 2003. 光照与飞蝗卵耐寒性的关系[J]. 动物学研究, 24: 196 ~ 200.
- Angiletta MJ Jr, Niewiarowski PH, Navas CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms[J]. *Therm Biol*, 27: 249 ~ 268.
- Bartholomew GA. 1982. Physiological control of body temperature[A]. In: Gans C, Pough FH. *Biology of the Reptiles*[M]. New York: Academic Press: 167 ~ 212.
- Beitinger TL, Fitzpatrick LC. 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish[J]. *Am Zool*, 19: 319 ~ 329.
- Casey TM. 1981. Behavioral mechanisms of thermoregulation[A]. In: Heinrich B. *Insect thermoregulation*[M]. New York: Wiley press: 79 ~ 114.
- Crawford DL, Pierce VA, Segal JA. 1999. Evolutionary physiology of closely related taxa: analyses of enzyme expression[J]. *Am Zool*, 39: 389 ~ 400.
- Forward RB. 1990. Behavioural responses of crustacean larvae to rates of temperature change[J]. *Biol Bull*, 178: 195 ~ 204.
- Franklin CE, Seebacher F. 2003. The effect of heat transfer mode on heart rate responses and hysteresis during heating and cooling in the estuarine crocodile *Crocodylus porosus* [J]. *Exp Biol*, 206: 1143 ~ 1151.
- Frederich M, DeWachter B, Sartoris FJ, *et al.* 2000. Cold tolerance and the regulation of cardiac performance and hemolymph distribution in *Maja squinado* (Crustacea: Decapoda) [J]. *Physiol Biochem Zool*, 73: 406 ~ 415.
- Grigg GC, Seebacher F. 1999. Field test of a paradigm: hysteresis of heart rate in thermoregulation by a free-ranging lizard (*Pogona barbata*) [J]. *Proc R Soc Lond*, 266: 1291 ~ 1297. (下转第 564 页)

3 讨论

3.1 大凉疣螈与贵州疣螈骨骼系统的比较

二者相同之处有:前颌骨 2 枚,鼻突短,鼻骨左右相接,额鳞弧粗壮。上颌骨几乎与方骨相接。第二对角鳃骨为软骨,基舌骨 1 枚,有 2 对辐突。躯椎 14 枚,均有肋骨,部分肋骨有突起。有胸骨。跗骨 8 枚或 9 枚(余平静,赵尔宓,2007)。

二者胸骨差别显著,贵州疣螈的胸骨前端形如伞状,后端两侧有尖的突起,而大凉疣螈的胸骨没有类似贵州疣螈后端的突起,且“个”字的中间部分较短。大凉疣螈的喙骨较贵州疣螈大,耻骨亦较贵州疣螈大。

3.2 大凉疣螈与无斑肥螈、尾斑瘰螈骨骼系统的比较

无斑肥螈的前颌骨 1 枚,鼻突宽大,两鼻骨左右不相遇,额鳞弧粗壮,上颌骨离方骨较远,舌器侧缘游离,第 2 对角鳃骨已骨化,基舌骨 1 枚,有 1 对辐突,躯椎数目为 12,无肋突和尾肋,跗骨 8 枚(范三川,田应洲,1996),与大凉疣螈有区别。

尾斑瘰螈的前颌骨亦为 1 枚,鼻突宽大,两鼻骨左右不相接,额鳞弧明显,上颌骨离方骨较近,舌器侧缘游离,第 2 对角鳃骨已骨化,基舌骨 1 枚,无辐突,躯椎 12~13 枚,无肋突和尾肋,腕骨 7 枚,跗骨 8

枚(李松,2006),也与大凉疣螈不同。

3.3 大凉疣螈的骨骼系统表现出一系列原始的特征:如前颌骨 2 枚,鼻突短,鼻骨左右相接,额鳞弧粗壮,上颌骨接近方骨,基舌骨有 2 对辐突,躯椎数目较多,且有肋骨和肋突,腕骨多 7 枚,跗骨多 9 枚等等。从骨骼特征方面分析,疣螈属较肥螈属、瘰螈属原始,是蝾螈科中最原始的类群,与其他学者的研究结果一致(Wake & Nözeti, 1969; 赵尔宓, 胡其雄, 1984)。

4 参考文献

- 陈彬,王跃招. 2002. 介绍一种透明骨骼标本染色法[J]. 生物学通报, 37(4): 57.
- 范三川,田应洲. 1996. 无斑肥螈的骨骼系统[J]. 黔南民族师专学报, 19(3): 35~41.
- 费梁,等. 1999. 中国两栖动物图鉴[M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 42~44.
- 李松. 2000. 尾斑瘰螈的骨骼系统[J]. 六盘水师专学报, 12(1): 5~10.
- 余平静,赵尔宓. 2007. 贵州疣螈骨骼系统的研究[J]. 四川动物, 26(1): 133~138.
- 赵尔宓,胡其雄. 1984. 中国有尾两栖动物的研究[M]. 成都: 四川科学技术出版社: 14~28.
- Wake DB, Nözeti. 1969. Evolutionary Relationships in the family Salamandridae[M]. Copeia: 124~137.
- Goudkamp JE, Seebacher F, Ahern M, et al. 2004. Physiological thermoregulation in a crustacean? Heart rate hysteresis in the freshwater crayfish *Cherax destructor* [J]. Comp Biochem Physiol, 138: 399~403.
- Hoffman AA, Sorensen JG, Loeschke V. 2003. Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: Bringing together quantitative and molecular approaches[J]. Therm Biol, 28: 175~213.
- Huey RB, Gilchrist GW, Carlson ML, et al. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly[J]. Science, 287: 308~309.
- Jury SH, Watson WH. 2000. Thermosensitivity of the lobster, *Homarus americanus*, as determined by cardiac assay[J]. Biol Bull, 199: 257~264.
- Liu CB, Li RD, Liu ZH, et al. 2006. The role of prostaglandins and the hypothalamus in thermoregulation in the lizard, *Phrynocephalus przewalskii* (Agamidae) [J]. Comp Physiol, 176: 321~328.
- McMahon BR. 2001. Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea[J]. Exp Biol, 204: 923~932.
- Navas CA. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology[J]. Comp Biochem Physiol, 133: 469~485.
- Seebacher F. 2000. Heat transfer in a microvascular network: the effect of heart rate on heating and cooling in reptiles (*Pogona barbata* and *Varanus varius*) [J]. Theor Biol, 23: 97~109.

(上接第 560 页)