

黑线仓鼠繁殖输出与基础代谢率的关系

赵志军*

(聊城大学农学院, 聊城 252059)

摘要: 为了解黑线仓鼠繁殖输出与基础代谢率 (BMR) 的关系, 阐明最大持续能量收支 (SusMR) 的限制水平, 揭示哺乳期能量收支对策, 本文测定了哺乳期黑线仓鼠的体重、摄食量、BMR 和身体组成, 以及哺乳期的胎仔数、胎仔重和泌乳能量支出 (MEO)。结果显示, 黑线仓鼠哺乳期体重降低了 $15.0 \pm 0.8\%$, 摄食量显著增加, 哺乳高峰期平均摄食量为 13.9 ± 0.3 g/d, 摄入能为 222.1 ± 5.3 kJ/d, 比哺乳初期增加 121%, 比对照组高 288%; 哺乳高峰期 MEO 为 62.4 ± 2.3 kJ/d, 哺乳末期 BMR 为 49.7 ± 1.1 kJ/d; 断乳时平均胎仔数 4.7 ± 0.2 、窝胎仔重 50.5 ± 1.6 g; 哺乳末期 BMR 比对照组增加 48%, BMR 与消化系统各器官的相关性高于对照组; BMR 与胎仔数、胎仔重、乳腺重量和 MEO 显著正相关。结果表明: 初次繁殖的黑线仓鼠哺乳期 SusMR 限制为 $4.47 \times$ BMR, 在自身维持和繁殖输出之间采取了“权衡分配”的原则, 通过体重降低以减少 BMR 的增加幅度, 从而有利于繁殖输出。

关键词: 黑线仓鼠; 繁殖输出; 能量收支; 基础代谢率

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2011) 01 - 0069 - 10

Relationship between reproductive output and basal metabolic rate in striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

ZHAO Zhijun*

(School of Agricultural Science, Liaocheng University, Liaocheng 252059, China)

Abstract: This study was aimed at evaluating the relationships between reproductive output and basal metabolic rate (BMR), energy budget and sustained metabolic rate (SusMR) during lactation in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) body mass, food intake, BMR, milk energy output (MEO) and body composition of the females, as well as litter size and litter mass were measured. Body mass decreased by $15.0 \pm 0.8\%$ throughout lactation, but food intake and gross energy intake increased significantly and the maxima were 13.9 ± 0.3 g/d and 222.1 ± 5.3 kJ/d, respectively, which were 121% higher than during early lactation and 288% higher than in non-reproductive controls. MEO was 62.4 ± 2.3 kJ/d during peak lactation. BMR was 49.7 ± 1.1 kJ/d at weaning, and litter size and litter mass averaged 4.7 ± 0.2 and 50.5 ± 1.6 g. BMR was higher by 48% in the females during late lactation than early lactation. The correlation between BMR and the gastrointestinal tract was higher in lactating hamsters compared with controls. BMR was significantly positively related to litter size, litter mass, weight of mammary glands and MEO. It is suggested that the limitations on SusMR are set at a level of $4.47 \times$ BMR in first lactating hamsters. There might be a “trade-off in energy relocation” between BMR and reproductive output, i. e. the magnitude of increased BMR during late lactation was reduced by a decrease in body mass, which would be in favor of reproductive output.

Key words: Basal metabolic rate; Energy budget; Reproductive output; Striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

最大持续代谢率 (Sustained metabolic rate, SusMR) 在决定物种的地理分布、生存适应、繁殖成功等方面有重要意义, 但在许多情况下受到限制 (Hammond and Diamond, 1997; Speakman, 2007a;

王玉山等, 2000; 赵志军等, 2009)。SusMR 限制可能与环境条件和动物自身的生理状态有关 (Speakman, 2007a)。Hammond 和 Diamond (1997) 比较了 50 种脊椎动物的代谢范围 (最大持续代谢

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30800130); 聊城大学博士科研启动基金 (31805); 山东省教育厅项目 (J09LC70)

作者简介: 赵志军 (1973 -), 男, 博士, 副教授, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2010 - 04 - 27; 修回日期: 2010 - 09 - 21

* 通讯作者, Corresponding author, E - mail: zhaozj73@yahoo. com. cn

率/基础代谢率 (Basal metabolic rate, BMR, SusMR/BMR), 发现哺乳期非洲刺毛鼠 (*Acomys cahirinus*) 的 SusMR/BMR 为 6.7, 小鼠 (*Mus Musculus*) 为 6.5, 丽色黄鼠 (*Spermophilus saturatus*) 和拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 为 4.6, 暗示“SusMR 限制”可能具有种属差异 (Hammond and Diamond, 1997)。

繁殖是小型哺乳动物生活史的重要阶段, 该阶段能量需求较高, 在哺乳高峰期可接近最大持续能量收支的状态 (Kirkwood, 1983; Weiner, 1989; 刘赫等, 2001)。自身维持 (即 BMR)、行为活动和泌乳是繁殖期能量支出的主要形式。其中, BMR 是动物维持正常生理活动的最小耗氧速率, 是影响动物繁殖输出的主要因素之一 (宋志刚和王德华, 2002)。为满足哺乳期与能量摄入和支出相关的器官 (如消化系统、乳腺等) 的能量需求, 许多动物哺乳期的 BMR 也升高, 如 MF1 小鼠, 哺乳期 BMR 较繁殖前增加了 119% (Johnson *et al.*, 2001a)。在 SusMR 限制的前提下, 母体分配给自身维持的能量支出越多, 用于繁殖的能量输出将越少, 从而导致后代数量减少、生长减慢、存活率降低 (Rogowitz, 1996)。由于可利用的能量是有限的, 动物通常采取某些能量学对策, 在不同性状或者功能间对能量分配进行生理调整, 以达到能量利用效率的最大化, 即生理学“权衡 (trade-off)” (Mills *et al.*, 2010; 聂海燕等, 2007)。体重是影响 BMR 的主要因素, 通过降低体重可降低哺乳期 BMR, 如 KM 小鼠哺乳期体重降低 1.5%, BMR 增加 66% (赵志军等, 2010); 而布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 哺乳期体重降低约 30%, BMR 仅增加约 19% (Zhang and Wang, 2008)。但体重过度降低也会增加母体的死亡风险, 在母体体重、BMR 和繁殖输出之间可能存在着某种权衡关系, 且不同动物的权衡对策可能不同 (Rogowitz, 1996)。

黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) 是广泛分布于我国北方和中原地区的农田和草原啮齿类物种之一, 对该鼠的生理生态学已有许多研究, 如产热特性和 BMR (Bao *et al.*, 2002; Song and Wang, 2003; 柳劲松等, 2003; Zhao *et al.*, 2010)、繁殖和生长发育特征 (李玉春等, 1989; 杨玉平等, 1996, 2002; 鲍伟东等, 2001a, 2001b) 及食性等 (王淑卿等, 1992; 鲍伟东等, 2001b), 但关于该鼠繁殖期的持续能量收支还未见报道, SusMR 的

代谢范围尚不清楚。本文测定了哺乳期和非繁殖期雌性黑线仓鼠的体重、摄食量、BMR 和身体组成, 以及哺乳期的胎仔数、胎仔重和泌乳能量支出, 旨在阐明黑线仓鼠繁殖输出与 BMR 的关系, 揭示该物种哺乳期 SusMR 限制的水平, 加深对其哺乳期最大持续能量收支对策的理解。我们假设, 黑线仓鼠哺乳期最大持续能量收支也受到限制, BMR 与繁殖输出存在权衡, 通过体重降低来减少 BMR 的增加幅度, 从而有利于繁殖输出。

1 材料与方法

1.1 实验动物

黑线仓鼠于 2008 年捕于河北省深泽县农田 (东经 115°13', 北纬 38°12'), 在聊城大学实验动物房饲养, 温度为 $23 \pm 1^\circ\text{C}$, 光照为 12L:12D, 喂以北京科奥协力饲料有限公司生产的标准鼠饲料 (热值为 17.6 kJ/g), 动物可自由取食和饮水。用于实验的动物来自室内繁殖的后代。取 3.5 ~ 4.5 月龄健康雌性黑线仓鼠 39 只 (均为处女鼠), 单笼饲养 (29 m × 18 m × 16 cm), 与年龄相近的雄鼠配对, 妊娠雌鼠分娩前分离雄鼠, 共有 18 只雌鼠正常妊娠、分娩; 在哺乳的第 19 天断乳, 将其作为哺乳组 (Lac, $n = 18$), 其余未妊娠个体作为非哺乳对照组 (Con, $n = 21$, 以下简称为对照组)。塑料鼠盒中加锯末和棉絮作为巢材。

1.2 体重和摄食量

哺乳期第 3 天至断乳, 每日测定母体体重、窝胎仔数和胎仔重量 (以下简称: 胎仔数和胎仔重)。以添加饲料块重量扣除第二天剩余量和饲养笼内残渣量计算每日摄食量。哺乳期第 16 ~ 18 天摄食量差异不显著 (第 16 ~ 18 天, $F_{2,51} = 1.51$, $P > 0.05$, 以其平均值作为黑线仓鼠哺乳期最大持续摄食量, 持续能量摄入 (Sustained energy intake, SusEI) = 摄食量 × 食物的干物质含量 × 食物热值 (17.6 kJ/g)。

1.3 BMR

断乳后, 以封闭式流体压力呼吸计测定动物的 BMR (Gorecki, 1975; Wang *et al.*, 2000; Zhao and Wang, 2005)。呼吸室容积为 3.6 L, 以 KOH 吸收呼吸室内的 CO₂, 以干燥硅胶吸收水分。BMR 测定温度为 $30 \pm 1^\circ\text{C}$ (热中性区温度为 27.5 ~ 32.9°C, Zhao *et al.*, 2010), 水浴控温 ($\pm 1^\circ\text{C}$)。测定前动物饥饿 4 h, 在呼吸室内适应 1 h, 待动物稳定后, 每隔 5 min 记录 1 次, 连续测定 60 min。

选取 2 个连续稳定的最低值计算 BMR (mLO_2/h), 并校正到标准状态下 (1 个大气压, 0°C) (赵志军等, 2008)。根据在呼吸商约等于 1 的情况下, 动物消耗 1 mLO_2 的能量支出等于 20.9 kJ , 将 BMR 单位由 mLO_2/h 换算为 kJ/d (Weir, 1949; Speakman, 2000; Johnson *et al.*, 2001b)。

1.4 泌乳的能量支出 (Milk energy output, MEO)

以幼体能量收支法计算 MEO (Krol and Speakman, 2003), 即假设幼体取食饲料前, 其自身维持、行为活动和生长发育的能量全部来自母体泌乳, 幼体总的能量需求等于母体泌乳的能量支出。计算公式如下:

$$MEO = [(7.28 + 0.71 LM) CF_{\text{act}} + LMI GE_{\text{pups}}] 100/d_{\text{milk}}$$

LM: 哺乳第 14 天的胎仔重 (g); CF_{act} : 校正系数 1.4, 以校正活动行为的能量支出; LMI: 日增胎仔重 (g), 即哺乳第 14 天与第 13 天窝胎仔重量之差; GE_{pups} : 幼体的能值 (kJ/g 湿重); d_{milk} : 乳汁的消化率 (96%) (Ofteidal and Iverson, 1987)。断颈处死 4 只幼体, 置于 60°C 烘箱中, 烘干至恒重, 称重 (精确至 1 mg), 以美国 PARR 公司生产的 PARR 1281 氧弹热量计测定幼体热值。

1.5 身体组成

BMR 测定次日, 断颈处死动物, 先分离褐色脂肪组织 (Brown adipose tissue, BAT), 然后分离消化道 (胃、小肠、大肠和盲肠), 再分离内脏器官 (心、肺、肝、肾、脾脏), 最后分离乳腺组织, 称重 (重量范围为 $0.020 \sim 1.800 \text{ g}$, 故此精确至 0.001 g); 去除上述器官后称重 (重量范围为 $13 \sim 28 \text{ g}$, 故此精确至 0.1 g), 作为胴体重量 (Zhao and Wang, 2006; 赵志军等, 2009)。

1.6 统计分析

数据处理采用 SPSS 13.0 软件包。哺乳期体重、摄食量、胎仔数和胎仔重的变化采用重复测量方差分析法 (RM-ANOVA) 进行分析; 体重、摄食量的组间差异以独立样本 t 检验进行分析。BMR 和身体组成以方差 (ANOVA) 或协方差分析法 (ANCONA) 进行分析, 协方差分析以体重或胴体重为协变量。BMR 与体重、胎仔数、胎仔重、MEO、乳腺组织重量、以及各身体组成的相关关系以偏相关分析法 (Partial correlations) 进行统计分析 (去除体重或胴体重的影响)。数据全部表示为平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE); $P \leq 0.05$ 表示差异显著 (双尾检验), $P < 0.01$ 表示差异极显著。

2 结果

2.1 体重和摄食量

哺乳期第 3 天, 对照组和哺乳组体重分别为 $29.5 \pm 1.0 \text{ g}$ 和 $30.8 \pm 0.5 \text{ g}$ ($t_{37} = 0.3, P > 0.05$)。哺乳组动物的体重在哺乳期显著降低 ($F_{16, 272} = 95.3, P < 0.01$), 第 19 天较第 3 天降低了 15% (RM-ANOVA, $P < 0.05$)。哺乳期第 15 天至断乳显著低于对照组 (第 15 天, $t_{37} = 2.2, P < 0.05$; 第 19 天, $t_{37} = 3.1, P < 0.01$; 图 1A)。

哺乳期摄食量显著增加 ($F_{16, 272} = 99.1, P < 0.01$), 哺乳第 19 天较第 3 天增加了 121% (RM-ANOVA, $P < 0.05$), 最大持续摄食量为 $13.9 \pm 0.3 \text{ g/d}$, SusEI 为 $222.1 \pm 5.3 \text{ kJ/d}$ 。哺乳组摄食量显著高于对照组, 第 3 天和 19 天分别比对照组高 78% 和 288% (第 3 天, $t_{37} = 15.3, P < 0.01$; 第 19 天, $t_{37} = 24.8, P < 0.01$; 图 1B)。

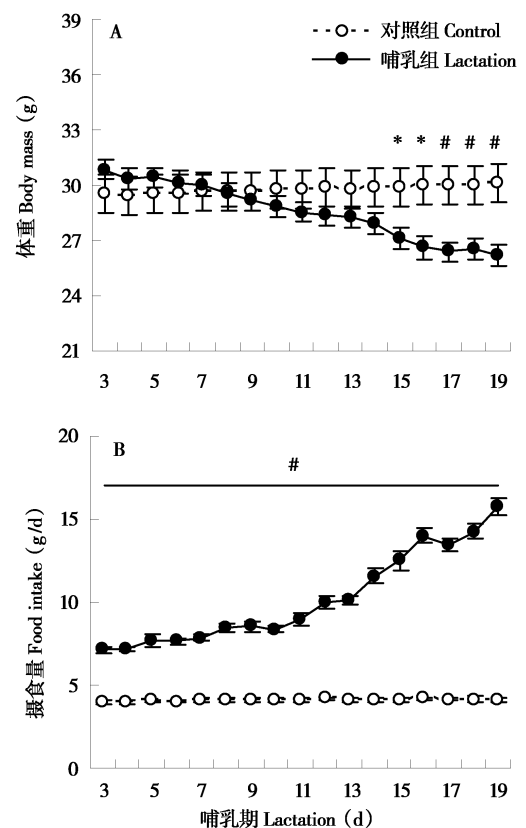


图 1 黑线仓鼠哺乳期体重和摄食量的变化。哺乳期第 15~19 天, 哺乳组体重显著低于对照组; 在整个哺乳期, 哺乳组的摄食量显著高于对照组。对照组: 处于非繁殖期的雌鼠; 哺乳组: 处于哺乳期的实验组。* $P < 0.05$; # $P < 0.01$ 。

Fig. 1 Changes of body mass and food intake during lactation in striped hamsters. Body mass of lactating hamsters was significantly higher than that of controls. The lactating hamsters had significantly higher food intake than did controls over the period of lactation. Control: control hamsters that were not in lactation; Lactation: lactating hamsters; * $P < 0.05$; # $P < 0.01$.

2.2 BMR

对照组和哺乳组 BMR 分别为 66.9 ± 2.2 和 99.0 ± 2.1 mL O_2 /h, 后者比前者增加了 48% ($F_{1,36} = 226.7$, $P < 0.01$; 图 2)。转换单位后, 哺乳组 BMR 为 49.7 ± 1.1 kJ/d, GEI/BMR = 4.47。BMR 与体重显著正相关 (对照组 $r = 0.73$, $P < 0.01$; 哺乳组, $r = 0.61$, $P < 0.01$; 图 3A)。哺乳组摄入能与 BMR 显著正相关 ($r = 0.57$, $P < 0.05$), 对照组二者的相关性未达到显著水平 ($r = 0.24$, $P > 0.05$; 图 3B)。

2.3 胎仔数、胎仔重和泌乳的能量支出 (MEO)

哺乳第 3 天胎仔数为 4.9 ± 0.2 , 胎仔重为 16.0 ± 0.6 g, 断乳时胎仔数和胎仔重分别为 4.7 ± 0.2 和 50.5 ± 1.6 g, 哺乳期胎仔重显著增加 ($F_{16,272} = 381.7$, $P < 0.01$) (图 4)。

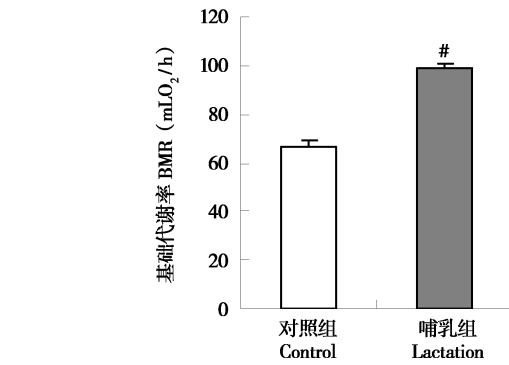
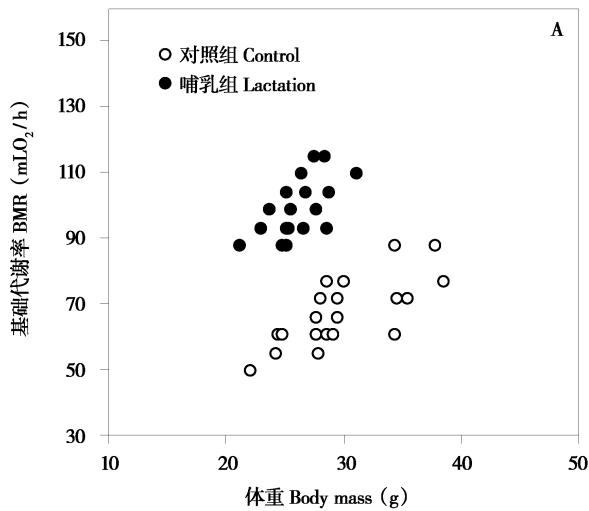


图 2 黑线仓鼠哺乳期基础代谢率。哺乳组 BMR 显著高于对照组。对照组: 处于非繁殖期的雌鼠; 哺乳组: 处于哺乳期的实验组。# $P < 0.01$ 。

Fig. 2 Basal metabolic rate (BMR) during lactation in striped hamsters. BMR of lactating hamsters was significantly higher than controls. Control: control hamsters that were not in lactation; Lactation: lactating hamsters; # $P < 0.01$ 。

图 3 黑线仓鼠的基础代谢率与体重 (A) 和摄入能 (GEI, B) 的相关性。BMR 与体重显著正相关 (对照组 $r = 0.73$, $P < 0.01$; 哺乳组, $r = 0.61$, $P < 0.01$)。哺乳组 BMR 与摄入能显著正相关 ($r = 0.57$, $P < 0.05$)。对照组: 处于非繁殖期的雌鼠; 哺乳组: 处于哺乳期的实验组。

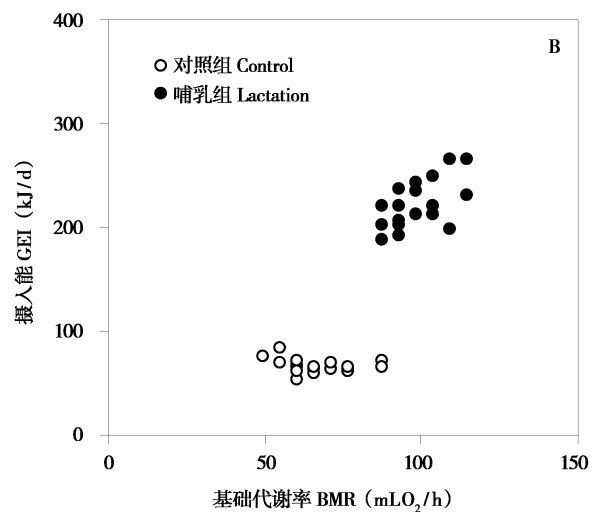


Fig. 3 Relationship between basal metabolic rate (BMR) and body mass (A) and gross energy intake (GEI, B) in striped hamsters. Significant correlations were found in control and lactating hamsters (Control, $r = 0.73$, $P < 0.01$; Lactation, $r = 0.61$, $P < 0.01$). BMR was significantly correlated to GEI in lactating hamsters ($r = 0.57$, $P < 0.05$). Control: control hamsters that were not in lactation; Lactation: lactating hamsters.

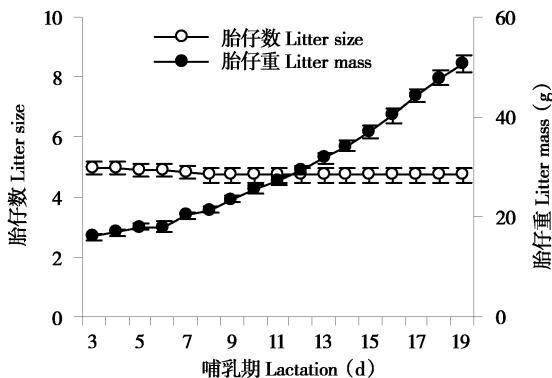


图 4 黑线仓鼠哺乳期的胎仔数和胎仔重

Fig. 4 Changes of litter size and litter mass during lactation in striped hamsters

哺乳高峰期 MEO 为 62.4 ± 2.3 kJ/d。胎仔数和胎仔重与 BMR 显著正相关 (胎仔数, $r = 0.53$, $P < 0.05$; 胎仔重, $r = 0.66$, $P < 0.01$, 图 5A, B), 哺乳高峰期 MEO 与 BMR 的相关性为 $r = 0.48$ ($P = 0.05$, 图 5C)。

2.4 身体组成

对照组和哺乳组的 BMR 与体重、胴体重和心脏重量均显著正相关, BAT 和各内脏器官的重量与体重、胴体重的相关性均达到了显著水平, 哺乳组 BMR 与小肠重量显著正相关 (表 1~3)。消化道各器官之间均显著正相关。与对照组相比, 哺乳

组肝脏与心、肺、肾、小肠和大肠显著正相关。乳腺组织重量与 BMR 显著正相关，与体重、胴体重、肾也显著正相关，与小肠和大肠的相关系数分别为 0.32 和 0.40，但未达到显著水平（表 3）。

乳腺组织重量与胎仔数和胎仔重正相关（胎仔数, $r = 0.42, P = 0.09$; 胎仔重, $r = 0.48, P = 0.05$, 图 6）。BMR 与乳腺的相关系数为 0.45 ($P = 0.07$), 与 MEO 显著正相关 ($r = 0.69, P < 0.01$)。

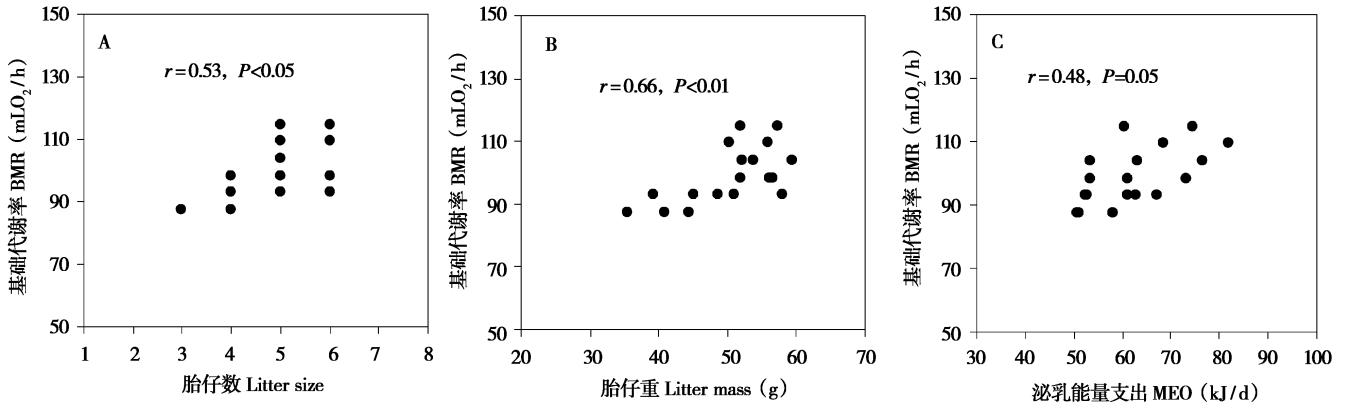


图 5 哺乳期黑线仓鼠的基础代谢率与胎仔数 (A)、胎仔重 (B) 和泌乳能量支出 (MEO, C) 的相关性

Fig. 5 Correlations between basal metabolic rate (BMR) and liter size (A), litter mass (B) and milk energy output (MEO, C) in lactating striped hamsters

表 1 哺乳末期黑线仓鼠的器官组织重量

Table 1 The weight of organs during late lactation in maternal striped hamsters

	对照组 Control	哺乳组 Lactation	P (组别 Group)	P (体重 Body mass)
体重 Body mass (g)	30.1 ± 1.1	26.2 ± 0.6	#	
胴体重 Carcass mass (g)	20.7 ± 0.7	17.7 ± 0.4	0.09	
BAT (g)	0.130 ± 0.007	0.089 ± 0.002	#	#
肝 Liver (g)	1.424 ± 0.048	1.431 ± 0.032	#	#
心 Heart (g)	0.160 ± 0.005	0.165 ± 0.005	#	#
肺 Lung (g)	0.204 ± 0.008	0.222 ± 0.004	#	#
脾 Spleen (g)	0.038 ± 0.002	0.037 ± 0.002	0.07	#
肾 Kidneys (g)	0.401 ± 0.016	0.357 ± 0.013	ns	#
胃 Stomach (g)	0.349 ± 0.009	0.373 ± 0.010	#	#
小肠 Small intestine (g)	0.775 ± 0.021	0.796 ± 0.015	#	#
大肠 Large intestine (g)	0.262 ± 0.008	0.267 ± 0.004	#	#
盲肠 Caecum (g)	0.249 ± 0.008	0.253 ± 0.007	*	#
乳腺 Mammary glands (g)	-	0.529 ± 0.041		

BAT: 褐色脂肪组织; ns: 组间差异不显著; 对照组: 处于非繁殖期的雌鼠; 哺乳组: 处于哺乳期的实验组. * $P < 0.05$; # $P < 0.01$.

Control: Control hamsters that were not in lactation; Lactation: Lactating hamsters; BAT: Brown adipose tissue; ns: Non-significant difference between two groups; * $P < 0.05$; # $P < 0.01$.

表 2 非繁殖期 (对照组) 黑线仓鼠的器官组织重量与 BMR 的相关性

Table 2 Relationships between BMR and organs in non-lactating striped hamsters

BMR	体重 BM	胴体重 Carcass	BAT	肝 Liver	心 Heart	肺 Lung	脾 Spleen	肾 Kidneys	胃 Stomach	小肠 SI	大肠 LI	盲肠 Caecum
BMR	1											
体重 BM	0.74 [#]	1										
胴体重 Carcass	0.77 [#]	0.96 [#]	1									
BAT	0.15	0.67 [#]	0.74 [#]	1								
肝 Liver	0.17	0.86 [#]	0.88 [#]	0.15	1							
心 Heart	0.69 [#]	0.83 [#]	0.86 [#]	0.45 [*]	0.22	1						
肺 Lung	0.23	0.79 [#]	0.74 [#]	0.43 [*]	0.23	0.37	1					
脾 Spleen	0.38	0.70 [#]	0.63 [#]	-0.13	-0.12	-0.39	-0.55 [*]	1				

续表 2 Continued form table 2

	BMR	体重 BM	胴体重 Carcass	BAT	肝 Liver	心 Heart	肺 Lung	脾 Spleen	肾 Kidneys	胃 Stomach	小肠 SI	大肠 LI	盲肠 Caecum
肾 Kidneys	0.01	0.90 [#]	0.90 [#]	0.14	0.14	0.19	0.24	-0.1	1				
胃 Stomach	0.23	0.80 [#]	0.72 [#]	0.14	0.05	0.14	0.22	-0.07	0.39	1			
小肠 SI	0.17	0.90 [#]	0.88 [#]	0.15	0.07	0.06	0.08	-0.12	0.17	0.65 [#]	1		
大肠 LI	0.17	0.64 [#]	0.58 [#]	0.46 [*]	0.04	0.50 [*]	0.33	-0.17	0.06	0.48 [*]	0.56 [#]	1	
盲肠 Caecum	0.04	0.67 [#]	0.59 [#]	0.14	0.16	0.19	0.38	-0.32	0.15	0.62 [#]	0.49 [*]	0.65 [#]	1

BMR: 基础代谢率; BAT: 褐色脂肪组织; 表中数值为相关系数 (r), * 相关系数达到显著水平 ($P < 0.05$); # $P < 0.01$.

BMR: Basal metabolic rate; BM: Body mass; BAT: Brown adipose tissue; SI: Small intestine; LI: Large intestine; the data are coefficient (r); * $P < 0.05$; # $P < 0.01$.

表 3 哺乳末期黑线仓鼠的器官组织重量与 BMR 的相关性

Table 3 Relationships between BMR and organs during late lactation in striped hamsters

	BMR	体重 BM	胴体重 Carcass	BAT	肝 Liver	心 Heart	肺 Lung	脾 Spleen	肾 Kidneys	胃 Stomach	小肠 SI	大肠 LI	盲肠 Caecum	乳腺 MG
BMR	1													
体重 BM	0.62 [#]	1												
胴体重 Carcass	0.55 [*]	0.94 [#]	1											
BAT	0.17	0.65 [#]	0.58 [*]	1										
肝 Liver	0.33	0.61 [#]	0.50 [*]	0.18	1									
心 Heart	0.45 [*]	0.78 [#]	0.77 [#]	0.19	0.44 [*]	1								
肺 Lung	0.38	0.72 [#]	0.76 [#]	0.07	0.42 [*]	0.49 [*]	1							
脾 Spleen	0.29	0.47 [*]	0.59 [*]	-0.28	-0.23	-0.53 [*]	-0.02	1						
肾 Kidneys	0.37	0.85 [#]	0.78 [#]	0.07	0.56 [*]	0.78 [#]	0.50 [*]	-0.17	1					
胃 Stomach	0.12	0.39	0.36	0.25	0.31	0.02	0.11	-0.69 [#]	-0.31	1				
小肠 SI	0.43 [*]	0.27	0.11	0.03	0.59 [*]	0.33	0.19	-0.66 [#]	0.08	0.78 [#]	1			
大肠 LI	0.36	0.82 [#]	0.66 [#]	0.23	0.68 [#]	0.39	0.39	-0.27	0.45 [*]	0.36	0.73 [#]	1		
盲肠 Caecum	0.28	0.32	0.27	0.10	0.31	0.31	0.07	-0.77 [#]	-0.04	0.77 [#]	0.82 [#]	0.36	1	
乳腺 MG	0.55 [*]	0.79 [#]	0.66 [#]	0.12	0.53 [*]	0.40	0.19	-0.36	0.64 [#]	0.04	0.32	0.40	0.08	1

BMR: 基础代谢率; BAT: 褐色脂肪组织; 表中数值为相关系数 (r), * 相关系数达到显著水平 ($P < 0.05$); # $P < 0.01$.

BMR: Basal metabolic rate; BM: Body mass; BAT: Brown adipose tissue; SI: Small intestine; LI: Large intestine; MG: Mammary glands; the data are coefficient (r); * $P < 0.05$; # $P < 0.01$.

3 讨论

黑线仓鼠的体重在哺乳过程中显著降低, 摄食量显著增加, 哺乳末期 BMR 比对照组增加了 48%, 初次繁殖的黑线仓鼠哺乳期最大持续能量收支可能限制在 $4.47 \times \text{BMR}$ 。BMR 与哺乳高峰期摄食量、胎仔数、胎仔重和乳腺重量显著正相关。

哺乳期是小型哺乳动物繁殖期能量需求最高的阶段, 许多动物会通过提高摄食量来满足能量需求的增加。我们发现, 黑线仓鼠的摄食量在哺乳期显著增加, 哺乳高峰期的平均每日摄食量比繁殖前增加了近 3 倍。一般认为, 小型哺乳动物哺乳高峰期的能量摄入较繁殖前增加 65% ~ 200%, 甚至可达 250% ~ 500% (刘赫等, 2001)。例如, 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 繁殖期的能量摄入增加了

30%, 高原鼯鼠 (*Myospalax bailegi*) 为 50% (王祖望等, 1980), 根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 为 60% ~ 80% (王德华等, 1996), 布氏田鼠为 120% (Zhang and Wang, 2008); Swiss 小鼠则增加了 4 倍 (Zhao and Cao, 2009), MF1 小鼠增加了 4.5 倍 (Johnson *et al.*, 2001c)。根田鼠和布氏田鼠为草食性啮齿动物, 而黑线仓鼠和小鼠是食谷物为主的植食性动物, 通过比较, 前者哺乳高峰期摄食量增加的幅度小于后者, 可能暗示哺乳期 Sus-EI 的水平与动物的食性有关, 草食性动物可能低于食谷物为主的植食性物种。

哺乳期能量摄入的增加主要用于满足能量需求的显著增加, 如 BMR、行为活动或后代生长发育 (通过泌乳) 的能量需求等。能量支出的一部分用来维持母体生存, 即维持能, 包括粪便、尿液的代

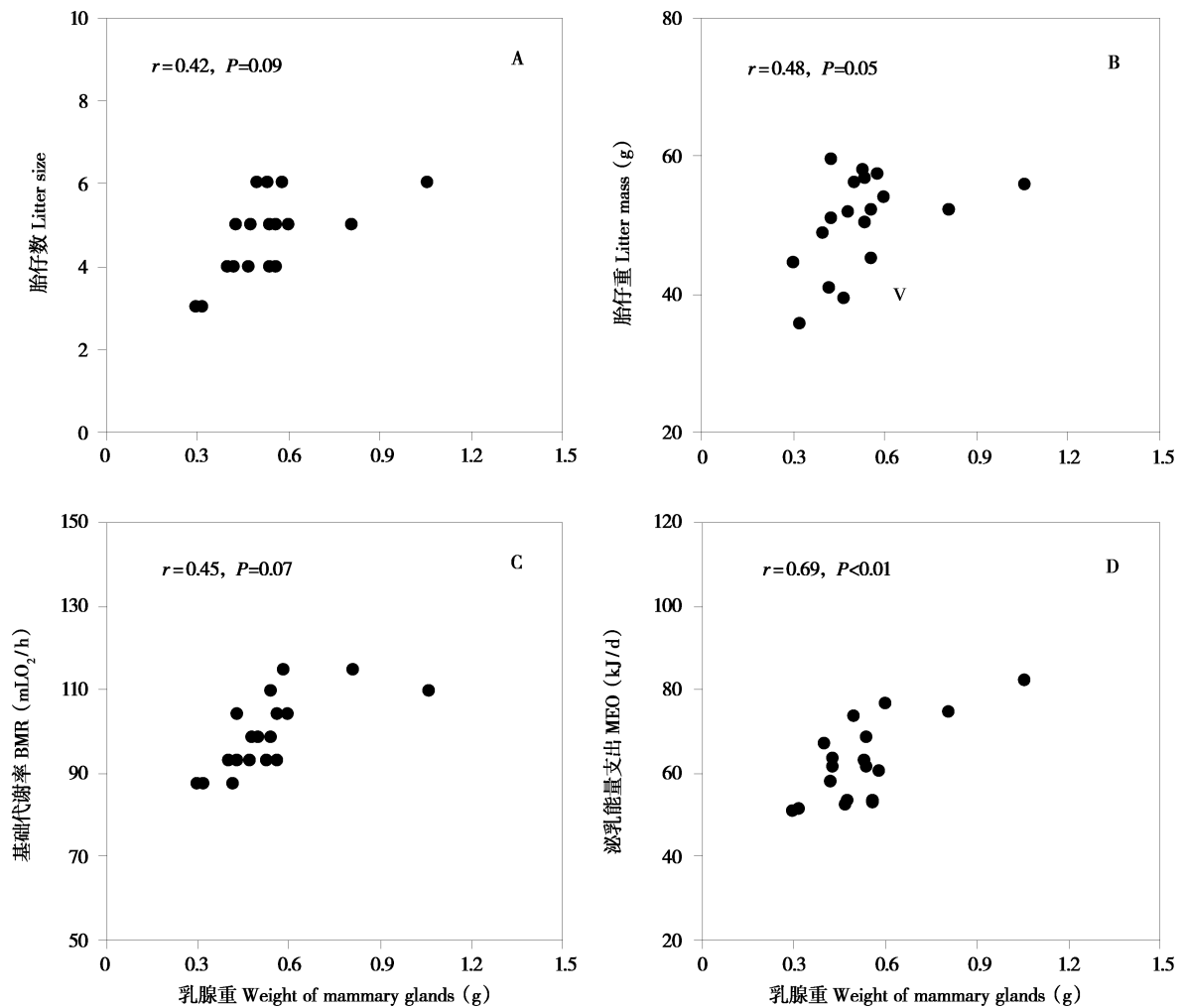


图6 黑线仓鼠的乳腺重与胎仔数 (A)、胎仔重 (B)、基础代谢率 (BMR, C) 和泌乳能量支出 (MEO, D) 的相关性

Fig. 6 Correlations between the weight of mammary glands and litter size (A), litter mass (B), basal metabolic rate (BMR, C) and milk energy output (MEO, D) in lactating striped hamsters

谢能及组织发生、发育引起的能量消耗；另一部分用于后代的生存，即胎仔生长发育能，涉及维持后代生存的母体组织的生长（如乳腺）及胎儿的生长和发育（Kenagy *et al.*, 1990；刘赫等，2001）。研究发现，哺乳期 MF1 和 Swiss 小鼠的活动行为显著降低，而休息和哺乳的时间增多（Speakman *et al.*, 2001；Zhao and Cao, 2009）；布氏田鼠（Zhang and Wang, 2008）、金色中仓鼠（*Mesocricetus auratus*）（Wade *et al.*, 1986）和实验大鼠（Agius and Williamson, 1980）哺乳期的非颤抖性产热显著降低。这些结果暗示，在哺乳期最大持续能量收支限制的条件下，动物通过降低维持能将更多的能量分配于后代的生长发育，这与 Rogowitz (1996) 提出的“权衡分配”原则相符。我们还发现，哺乳过程中黑线仓鼠体重显著降低，哺乳末期比初期降低了 15%，比非繁殖个体降低了 13%，

而 BMR 增加了 48%，体重与 BMR 显著正相关。黑线仓鼠在自身维持和繁殖输出之间采取了“权衡分配”的原则，即通过体重降低来减少 BMR 的增加幅度，从而有利于繁殖输出。布氏田鼠哺乳期体重降低了约 30%，BMR 仅增加了约 19%（Zhang and Wang, 2008）。KM 小鼠哺乳期体重降低了 1.5%，BMR 增加了 66%（赵志军等，2010）；而 MF1 小鼠体重增加了 10%，BMR 增加了 119%（Johnson *et al.*, 2001b, 2001c）。这些研究表明，尽管哺乳期的能量分配符合“权衡分配”原则，但不同动物的分配方案不同，具有种属差异。黑线仓鼠和布氏田鼠为何均采取了通过动员身体储存，降低自身维持的能量需求，从而将更多的能量分配于后代的生长和发育，其原因尚不清楚。一种可能性是：两种鼠均在不繁殖的冬季利用储存的食物，其他季节需外出觅食。一般而言，动物个

体体型越大,携带的身体脂肪越多,行动的灵活性越差,从而在觅食过程中被捕食的风险也就愈高(Speakman, 2007b)。哺乳期能量需求较高,需要外出觅食的时间大大增加,通过降低体重和身体脂肪贮存,从而可减少被捕食的机会。

BMR受很多因素的影响,如外部环境(温度、光周期、食物质量和数量的季节性变化等),以及动物自身的体重、食性、生活习性、繁殖状态等(宋志刚和王德华, 2002)。哺乳期BMR的变化可能与动物的繁殖输出有关,主要受器官形态变化的影响(Poppitt *et al.*, 1993)。本研究也发现,黑线仓鼠非繁殖期和哺乳末期BMR与体重均显著正相关,BMR与胎仔数、胎仔重和MEO显著正相关;哺乳末期BMR与消化系统各器官的相关性也高于非繁殖个体(如BMR与小肠、大肠和盲肠的相关系数分别从0.17、0.17和0.04增加到0.43、0.36和0.28)。大多数哺乳动物,特别是啮齿类动物,主要通过增加摄食量以补偿繁殖的能量支出(Weiner, 1987),暗示哺乳高峰期BMR增加有利于维持消化系统,增强消化和吸收能力(Speakman and McQueenie, 1996)。本研究结果支持哺乳期最大持续能量收支和BMR间的相关性主要受消化道形态影响的假设,即消化道处理食物的能力增强,自身维持的能量消耗也增加(Hammond and Diamond, 1997)。乳腺重量与BMR和MEO显著正相关,表明BMR可能与母体发动和维持泌乳有关,增加的能量支出可用于维持乳腺组织的泌乳性能,以满足后代生长发育的需求。这些研究表明,黑线仓鼠在哺乳高峰期BMR和繁殖输出之间存在权衡。权衡是生活史性状间相互联系的纽带,包括生理权衡与进化权衡,前者为个体内竞争同一资源的两个或更多器官之间的能量分配;后者为进化中自然选择对相关表型的取舍(聂海燕等, 2007; Mills *et al.*, 2010)。通过BMR和繁殖输出之间的生理权衡,动物可以提高自身的适合度,或者增加后代的生存率,但采用何种对策取决于环境条件;在适宜的繁殖环境下,二者的权衡可能倾向于增加后代的投资,而当遇逆境时,动物则主要考虑增加自身维持的能量支出,从而提高适合度(Rogowitz, 1996)。体重是影响BMR的主要因素之一,在二者的权衡中发挥重要的作用。

总之,黑线仓鼠的体重在哺乳过程中显著降低,能量摄入显著增加,哺乳末期BMR比非繁殖个体显著增加,哺乳期最大持续能量收支可能限制

在 $4.47 \times \text{BMR}$ 。哺乳末期BMR与消化系统各器官的相关性高于非繁殖个体,BMR与胎仔数、胎仔重、乳腺重量和MEO均显著正相关,表明该物种在自身维持和繁殖输出之间采取了“权衡分配”的原则,在最大持续能量收支限制的条件下,通过体重降低来减少BMR的增加幅度,从而有利于繁殖输出。

致谢:中国科学院动物研究所王德华研究员对本研究给予指导,迟庆生博士协助测定热值,特此致谢。

参考文献:

- Agius L, Williamson D H. 1980. Lipogenesis in interscapular brown adipose tissue of virgin, pregnant and lactating rats. The effects of intragastric feeding. *Biochem J*, **190**: 477 - 480.
- Bao W D, Wang D H, Wang Z W, Zhou Y L, Wang L M. 2001a. The comparison of reproductive traits of the striped hamster from Kubuqi Sandy-land and Hohhot Plain of Inner Mongolia. *Chin J Zool*, **36**: 15 - 18. (in Chinese)
- Bao W D, Wang D H, Wang Z W. 2001b. Seasonal changes of food habits in striped hamster (*Cricetulus barabensis*) in Kubuq Desert, Inner Mongolia. *Chin J Ecol*, **20** (4): 72 - 73. (in Chinese)
- Bao W D, Wang D H, Wang Z W. 2002. Metabolism in four rodent species from Ordos arid environment in Inner Mongolia, China. *Folia Zool*, **51** (Suppl. 1): 3 - 7.
- Gorecki A. 1975. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodzinski W ed. *Methods for Ecological Energetics*. Oxford: Blackwell Scienti, 309 - 313.
- Hammond K A, Diamond J. 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, **386**: 457 - 462.
- Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. 2001a. Limits to sustained energy intake II. Inter-relationship between resting metabolic rate, life-history traits and morphology in *Mus musculus*. *J Exp Biol*, **204**: 1937 - 1946.
- Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. 2001b. Limits to sustained energy intake I. Lactation in the laboratory mouse *Mus musculus*. *J Exp Biol*, **204**: 1925 - 1935.
- Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. 2001c. Limits to sustained energy intake III. Effects of concurrent pregnancy and lactation in *Mus musculus*. *J Exp Biol*, **204**: 1947 - 1956.
- Kenagy G J, Masman D, Sharbaugh S M, Nagy K A. 1990. Energy expenditures during lactation in relation to litter size in free-living golden mantled ground squirrels. *J Anim Ecol*, **59**: 73 - 88.
- Kirkwood J K. 1983. A limit to metabolisable energy in mammals and birds. *Comp Biochem Physiol*, **75**: A1 - 3.
- Krol E, Speakman J R. 2003. Limits to sustained energy intake VII. Milk energy output in laboratory mice at thermoneutrality. *J Exp Biol*, **206**: 4267 - 4281.
- Li Y C, Lu H Q, Zhang X D, Xu W S. 1989. Growth analysis and age

- indicator determination of striped hamster. *Acta Theriol Sin*, **9** (1): 49–55. (in Chinese)
- Liu H, Wang D H, Wang Z W. 2001. Energy budget strategies in small mammals during reproduction. *Acta Theriol Sin*, **21** (4): 301–309. (in Chinese)
- Liu J S, Wang D H, Sun R Y. 2003. Metabolism and thermoregulation in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) from the Northeast of China. *Acta Zool Sin*, **49**: 451–457. (in Chinese)
- Mills S C, Grapputo A, Jokinen I, Koskela E, Mappes T, Poikonen T. 2010. Fitness trade-offs mediated by immunosuppression costs in a small mammal. *Evolution*, **64**: 166–179.
- Nie H Y, Liu J K, Su J P, Zhang Y M, Zhang H H. 2007. Progress in the study of animal life history evolution. *Acta Ecol Sin*, **27**: 4267–4277. (in Chinese)
- Oftedal O T, Iverson S J. 1987. Hydrogen isotope methodology for measurement of milk intake and energetics of growth in suckling young. In: Huntley A C, Costa D P, Worthy G A J, Castellini M A eds. *Approaches to Marine Mammal Energetics*. Lawrence KS: Allen Press, 67–96.
- Poppitt S D, Speakman J R, Racey P A. 1993. The energetics of reproduction in the common shrew (*Sorex araneus*), a comparison of indirect calorimetry and the doubly labeled water technique. *Physiol Zool*, **66**: 964–982.
- Rogowitz G L. 1996. Trade-offs in energy allocation during lactation. *Am Zool*, **36**: 197–204.
- Song Z G, Wang D H. 2002. Influence of factors on basal metabolic rate in mammals. *Acta Theriol Sin*, **22**: 53–60. (in Chinese)
- Song Z G, Wang D H. 2003. Metabolism and thermoregulation in the striped hamster *Cricetulus barabensis*. *J Therm Biol*, **28**: 509–514.
- Speakman J R, McQueenie J. 1996. Limits to sustained metabolic rate: the link between food intake, basal metabolic rate and morphology in reproducing mice, *Mus musculus*. *Physiol Zool*, **69**: 746–769.
- Speakman J R. 2000. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. *Adv Ecol Res*, **30**: 177–297.
- Speakman J R, Gidney A, Bett J, Mitchell I P, Johnson M S. 2001. Limits to sustained energy intake IV. Effect of variation in food quality on lactating mice *Mus musculus*. *J Exp Biol*, **204**: 1957–1965.
- Speakman J R. 2007a. The energy cost of reproduction in small rodents. *Acta Theriol Sin*, **27**: 1–13.
- Speakman J R. 2007b. A nonadaptive scenario explaining the genetic predisposition to obesity: the predation release hypothesis. *Cell Metab*, **6**: 5–12.
- Wade G N, Jennings G, Trayhurn P. 1986. Energy balance and brown adipose tissue thermogenesis during pregnancy in Syrian hamsters. *Am J Physiol*, **250**: R845–850.
- Wang D H, Sun R Y, Wang Z W. 1996. Maximum energy assimilation rate in the root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Zool Sin*, **42** (1): 35–41. (in Chinese)
- Wang D H, Wang Y S, Wang Z W. 2000. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriol*, **45**: 183–192.
- Wang S Q, Yang H F, Hao S S, Zhang Z B, Xu T Q. 1992. Food preference and consumption of striped hamsters. *Acta Theriol Sin*, **38** (2): 156–164. (in Chinese)
- Wang Y S, Wang D H, Wang Z W. 2000. The progress on the theory of long-term energy budget in animals. *Zool Res*, **21** (3): 238–244. (in Chinese)
- Wang Z W, Zeng J X, Han Y C, Zhang X A. 1980. Energy dynamics of small mammals in an alpine meadow ecosystem I. Digestibility and assimilation of natural food on the pikas and zokors in an alpine meadow ecosystem. *Acta Zool Sin*, **26** (2): 184–195. (in Chinese)
- Weiner J. 1987. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus* Pallas 1770). *Symp Zool Soc Lond*, **57**: 167–187.
- Weiner J. 1989. Metabolic constraints to mammalian energy budgets. *Acta Theriol*, **34** (1): 3–35.
- Weir J B de V. 1949. New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *J Physiol Lond*, **109**: 1–9.
- Yang Y P, Li Y, Zhou Y L, Li Q H. 2002. Study on characteristics of artificial feeding and breeding habit of striped hamster. *Acta Sci Nat Univ Neimongol*, **33** (2): 201–204.
- Yang Y P, Zhou Y L, Zhang P L, Hou X X, Dong W H. 1996. A study of growth and development of striped hamster. *Acta Theriol Sin*, **16** (4): 309–311. (in Chinese)
- Zhang X Y, Wang D H. 2008. Different physiological roles of serum leptin in the regulation of energy intake and thermogenesis between pregnancy and lactation in primiparous Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Comp Biochem Physiol*, **148**: C390–400.
- Zhao Z J, Cao J, Li L S. 2010. Relationships between basal metabolic rate and reproductive output and visceral organs in lactating mice. *Chin J Zool*, (4): 39–45. (in Chinese)
- Zhao Z J, Cao J, Meng X L, Li Y B. 2010. Seasonal variations in metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *J Therm Biol*, **35**: 52–57.
- Zhao Z J, Cao J, Wang G Y, Ma F, Meng X L. 2009. Effect of random food deprivation and re-feeding on energy metabolism and behavior in mice. *Acta Theriol Sin*, **29** (3): 277–285. (in Chinese)
- Zhao Z J, Cao J. 2009. Effect of fur removal on the thermal conductance and energy budget in lactating Swiss mice. *J Exp Biol*, **212**: 2541–2549.
- Zhao Z J, Cheng J F, Wang D H. 2008. Effects of photoperiod and high fat diet on energy intake and thermogenesis in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *Acta Zool Sin*, **54** (4): 576–589. (in Chinese)
- Zhao Z J, Chi Q S, Cao J. 2009. Limits on sustained metabolic rate in small mammals. *Chin J Zool*, **44** (4): 155–160. (in Chinese)
- Zhao Z J, Wang D H. 2006. Effect of photoperiod on body mass, energy balance and thermogenesis in Mongolian gerbils. *J Therm Biol*, **31**: 323–331.
- Zhao Z J, Wang D H. 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiol Behav*, **85**: 143–149.
- 王玉山, 王德华, 王祖望. 2000. 动物长期能量收支理论及研究进展. *动物学研究*, **21** (3): 238–244.

- 王祖望, 曾缙祥, 韩永才, 张晓爱. 1980. 高寒草甸生态系统小哺乳动物能量动态的研究 I. 高原鼠兔和中华鼯鼠对天然食物的消化率和同化水平的测定. 动物学报, **26** (2): 184 - 195.
- 王淑卿, 杨荷芳, 郝守身, 张知彬, 许同钦. 1992. 黑线仓鼠的食物与食量. 动物学报, **38** (2): 156 - 164.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1996. 根田鼠的最大同化能量. 动物学报, **42** (1): 35 - 41.
- 刘赫, 王德华, 王祖望. 2001. 小型哺乳动物繁殖期的能量收支. 兽类学报, **21** (4): 301 - 309.
- 宋志刚, 王德华. 2002. 哺乳动物基础代谢率的主要影响因素. 兽类学报, **22** (1): 53 - 60.
- 李玉春, 卢浩泉, 张学栋, 徐文生. 1989. 黑线仓鼠的生长指标分析与年龄指标确定. 兽类学报, **9** (1): 49 - 55.
- 杨玉平, 李瑶, 周延林, 李其宏. 2002. 黑线仓鼠室内饲养与繁殖的研究. 内蒙古大学学报 (自然科学版), **33** (2): 201 - 204.
- 杨玉平, 周延林, 张鹏利, 侯希贤, 董维惠. 1996. 黑线仓鼠生长发育的研究. 兽类学报, **16** (4): 309 - 311.
- 柳劲松, 王德华, 孙儒泳. 2003. 东北地区黑线仓鼠的代谢产热特征及其体温调节. 动物学报, **49** (4): 451 - 457.
- 赵志军, 迟庆生, 曹静. 2009. 小型哺乳动物的持续能量收支限制研究进展. 动物学杂志, **44** (4): 155 - 160.
- 赵志军, 陈竞峰, 王德华. 2008. 光周期和高脂食物对布氏田鼠能量代谢和产热的影响. 动物学报, **54** (4): 576 - 589.
- 赵志军, 曹静, 王桂英, 马飞, 孟喜龙. 2009. 随机饥饿和重喂食对小鼠能量代谢和行为的影响. 兽类学报, **29** (3): 277 - 285.
- 赵志军, 曹静, 李路胜. 2010. 小鼠基础代谢率与繁殖输出和繁殖期末器官的关系. 动物学杂志, (4) 39 - 45.
- 聂海燕, 刘季科, 苏建平, 张堰铭, 张洪海. 2007. 动物生活史进化理论研究进展. 生态学报, **27** (10): 4267 - 4277.
- 鲍伟东, 王德华, 王祖望, 周延林, 王利民. 2001a. 内蒙古库布齐沙地和呼和浩特平原黑线仓鼠种群繁殖特征的比较. 动物学杂志, **36** (1): 15 - 18.
- 鲍伟东, 王德华, 王祖望. 2001b. 内蒙古库布齐沙地黑线仓鼠食物构成的季节变化. 生态学杂志, **20** (4): 72 - 73.