

剃毛和增加胎仔数对 KM 小鼠哺乳期 能量收支的影响

赵志军*

(聊城大学农学院, 聊城 252059)

摘要: 为探讨最大持续能量收支限制的因素和生理机理, 本文测定了增加胎仔数和背部剃毛的 KM 小鼠的哺乳期摄食量和繁殖输出。基础代谢率 (BMR) 以封闭式流体压力呼吸计测定。结果发现, 增加胎仔数对哺乳期体重、摄食量、热传导率、BMR 和胎仔重的影响不显著; 与非剃毛对照组相比, 剃毛使哺乳高峰期日平均摄食量增加了 13.8% ($P < 0.001$)、BMR 增加了 18.1% ($P < 0.01$)、热传导增加了 30.8% ($P < 0.01$), 但剃毛对体重、胎仔数和胎仔重的影响不显著; 胎仔数与断乳时胎仔重显著正相关, 与幼体平均体重显著负相关。BMR 与母体体重和胎仔重显著正相关。这些结果表明, KM 小鼠哺乳期能量收支受到了限制, 剃毛显著增强了 KM 小鼠的散热能力, 但未影响繁殖输出; 支持“外周限制假说”, 不符合“热耗散限制假说”。

关键词: 剃毛; 胎仔重; 胎仔数; KM 小鼠; 繁殖; 热传导

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2010) 02 - 0188 - 07

Effect of fur removal on energy budget in lactating KM mice supporting additional pups

ZHAO Zhijun*

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

Abstract: The aim of this study was to understand the factors limiting maximum sustainable energy intake and metabolic rate (SusEI/MR) during lactation. Maternal body mass, food intake, litter size and litter mass throughout lactation and basal metabolic rate (BMR) and thermal conductance during late lactation were measured in dorsally shaved KM mice supporting additional pups. BMR within the thermal neutral zone of this species was determined using a closed-circuit respirometer. The present results showed that there were no significant effects of litter size on the maternal body mass, food intake, thermal conductance, BMR and litter mass during lactation. Shaved mothers had 13.8% higher asymptotic food intake ($P < 0.001$), 18.1% higher BMR ($P < 0.01$) and 30.8% higher thermal conductance ($P < 0.01$) than did non-shaved controls. However, fur-removal had no significant impact on maternal body mass, litter size and litter mass. Litter size was significantly positively correlated with litter mass, but negatively correlated with mean pup body mass at weaning. There were also positive correlations between BMR and maternal body mass and litter mass. It suggested that SusEI/MR during lactation was constrained in KM mice. Fur-removal significantly increased the capacity to dissipate heat, but had no effect on reproductive output. The current study provided support for the “peripheral limitation hypothesis” but argued against the “heat dissipation limitation hypothesis”

Key words: Fur-removal; Litter mass; Litter size; KM mice; Reproduction; Thermal conductance

最大持续能量收支在决定物种的地理分布、生存适应、繁殖成功等方面都具有重要意义, 但在许多情况下受到限制 (Speakman and Krol, 2005; Speakman, 2007; 王玉山等, 2000; 赵志军等,

2009a)。例如, 让哺乳期 MF1 小鼠、小家鼠 (*Mus domesticus*) 和白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 完成预设的转轮运动后再自由取食, 母体的摄食量未增加, 而繁殖输出显著降低 (Perrigo, 1987), 暗

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

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: 2009 - 06 - 23; 修回日期: 2009 - 12 - 08

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

示其不能通过增加摄食量以满足运动和哺乳双重的能量需求, 能量摄入可能受到消化系统的摄食、消化和吸收能力的制约, 即“中心限制假说”。

然而, 低温驯化使哺乳期 MF1 小鼠 (Hammond *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 2001a)、刚毛棉鼠 (*Sigmodon hispidus*)、白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) (Hammond and Kristan, 2000) 和布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (Zhang and Wang, 2007) 摄食量显著增加, 消化和吸收能力进一步增强, 不支持“中心限制”假说。这些冷暴露动物哺育的胎仔重较轻, 断乳时幼体平均体重较小, 表明冷暴露动物不能通过泌乳向幼体提供更多的能量, 以满足幼体适应寒冷和正常生长发育的双重能量需求 (Rogowitz, 1998), 哺乳期最大持续能量收支可能受到了乳腺泌乳能力的限制, 即“外周限制假说”。随后, 一些研究证实了该假说, 如增加 MF1 小鼠和豚鼠 (*Cavia porcellus*) 哺育的胎仔数, 母体未能通过增加泌乳以满足额外幼体的发育需求, 导致断乳时幼体体重显著降低 (Hammond and Diamond, 1992; 1997; Johnson *et al.*, 2001b; Speakman, 2007)。

但 Krol 和 Speakman (2003a, 2003b) 比较不同温度下 MF1 小鼠的哺乳期能量收支后发现, 与室温组 (21℃) 相比, 低温组 (8℃) 的能量摄入和繁殖输出显著增加, 而暖温 (30℃) 使能量摄入和繁殖输出显著降低, 研究结果既不符合“中心限制”假说, 亦不支持“外周限制”假说, 于是推测低温暴露并非增加能量需求, 而是打破了散热能力的限制, 从而提高了消化系统的摄食能力和乳腺组织的泌乳能力, 导致能量摄入和支出效率增加; 而暖温下小鼠的散热能力可能受到制约, 进而限制了持续能量摄入和支出, 这种假设被称为“热耗散限制”假说 (Krol and Speakman, 2003a; 2003b; Speakman and Krol, 2005; Krol *et al.*, 2007)。哺乳期剃毛使 MF1 小鼠摄食量和胎仔重显著增加 (Krol *et al.*, 2007); 剃毛也使黑线毛足鼠 (*Phodopus sungorus*) 和草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 的能量摄入和支出增加, 与该假说的预测相符 (Kenagy and Pearson, 2000; Kauffman *et al.*, 2001)。Zhao 和 Cao (2009) 用 Swiss 小鼠重复了 Krol 等 (2007) 的实验, 发现哺乳期剃毛的确使热传导增强、摄食量显著增加, 但剃毛未能影响胎仔数和胎仔重, 对繁殖输出的影响不显著, 不符合“热耗散限制假说”。根据上述研究, Zhao 和 Cao

(2009) 提出, 动物的 SusEI/MR 可能既存在“外周限制”, 又受“散热能力限制”, 二者的限制水平可能不同。可见, 动物对最大持续能量收支限制的反应并不完全一致, 但是否存在种属差异, 尚需进一步验证。

KM 小鼠是国内目前使用最为广泛的实验小鼠, 是我国独有的远交群实验动物。该鼠具有适应性强和繁殖力高的特点, 初配怀孕率 100%, 平均产仔数为 11 只, 适合作为研究繁殖期最大持续能量收支限制及生理机制的模型动物 (练有文, 2004)。本研究测定了哺乳期增加胎仔数和剃毛的 KM 小鼠体重、摄食量、基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR)、热传导, 以及哺乳过程中胎仔数和胎仔重的变化, 分析了体重、摄食量、BMR、胎仔数和胎仔重之间的相关关系, 旨在阐明 KM 小鼠哺乳期持续能量收支受乳腺泌乳能力的限制, 亦或受散热能力的限制; 区分二者的关系; 进一步探讨哺乳期持续能量收支限制的因素和生理机理。

1 材料和方法

1.1 实验动物

KM 小鼠购自山东大学实验动物中心 (生产许可证号: SCXK (鲁) 2003 - 0004)。单笼饲养 (29 cm × 18 cm × 16 cm), 光照 12L: 12D, 温度 23 ± 1℃, 自由取食 (北京科澳协力饲料有限公司生产的小鼠饲料) 和饮水。9 ~ 10 周龄时雌雄交配, 11 d 后取出雄鼠, 分娩后随机分为 3 组: (1) 非剃毛对照组 (NS, $n = 17$), 正常哺乳; (2) 非剃毛增加胎仔数组 (NS + Pups, $n = 21$), 分娩当日增加胎仔数, 使母体多哺育 5 ~ 6 个幼体; (3) 剃毛增加胎仔数组 (S + Pups, $n = 20$), 分娩当日增加胎仔数, 使母体多哺育 5 ~ 6 个幼体, 在哺乳第 7 天将母体背部剃毛 (0.3689 ± 0.0067 g)。哺乳第 17 天断乳, 哺乳期每日测定母体体重、摄食量、胎仔数和胎仔重, 断乳时测定 BMR 和热传导。

1.2 BMR 的测定

哺乳第 17 天, 以封闭式流体压力呼吸计测定动物的代谢率 (Gorecki, 1975; Wang *et al.*, 2000; Zhao and Wang, 2005; 赵志军等, 2009b)。呼吸室容积为 3.6 L, 以 KOH 干燥硅胶分别吸收呼吸室内的 CO₂ 和水分。BMR 测定温度为 30 ± 1℃ (热中性区温度, 张振汉等, 2007), 水浴控温 (±1℃)。测定前动物饥饿 5 h, 放入呼吸室适应 1 h, 待动物稳定后开始记录, 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。

1.3 热传导的测定

根据 $C(\text{mLO}_2/\text{g}\cdot\text{h}\cdot^\circ\text{C}) = \text{MR}(\text{mLO}_2/\text{g}\cdot\text{h}) / (T_b - T_a)(^\circ\text{C})$ 计算热传导,其中 C 为总热传导(包含蒸发失水散热); MR 为代谢率; T_b 为体温($^\circ\text{C}$), T_a 为环境温度($^\circ\text{C}$) (McNab, 1980; Song and Wang, 2003; 战新梅和王德华, 2004)。以水银温度计测定环境温度(精确至 0.1°C);用北京师范大学司南仪器厂生产的数字式体温计插入直肠内 3 cm 处,测定 60 s 读取数值(精确至 0.1°C),以直肠温度表示体温。

1.4 统计分析

采用 SPSS 13.0 软件包进行数据统计分析。剃毛和增加胎仔数对体重、摄食量、胎仔数、胎仔重、BMR、体温和热传导的影响以双因素方差分析法(剃毛 \times 胎仔数)进行统计分析;组间差异采用 Tukey 多重比较进行分析。哺乳期间体重、摄食量、胎仔数和胎仔重的变化以重复测量法进行分析。胎仔数与胎仔重和幼体平均体重以及 BMR 与体重、胎仔数和胎仔重之间的关系采用 Pearson 相关分析。文中数据全部以平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 体重

哺乳初期母体体重组间差异不显著(NS, 51.5 ± 1.1 g; NS + Pups, 52.5 ± 1.2 g; S + Pups, 50.9 ± 1.0 g; 剃毛, $F_{1,55} = 1.13$, $P > 0.05$; 胎仔数, $F_{1,55} = 0.38$, $P > 0.05$, 图 1A)。哺乳期间 NS 组和 S + Pups 组体重未出现显著变化(NS, 1 ~ 17 d, $F_{16,256} = 1.31$, $P > 0.05$; S + Pups, $F_{16,304} = 0.84$, $P > 0.05$); 而 NS + Pups 组断乳时体重比哺乳初期降低了 5.3% (1 ~ 17 d, $F_{16,320} = 2.55$, $P < 0.01$)。剃毛和增加胎仔数对哺乳期间体重的影响不显著(第 8 天, NS, 51.5 ± 1.1 g; NS + Pups, 52.6 ± 1.1 g; S + Pups, 51.4 ± 0.7 g; 剃毛, $F_{1,55} = 0.03$, $P > 0.05$; 胎仔数, $F_{1,55} = 1.04$, $P > 0.05$; 第 17 天, NS, 51.2 ± 1.2 g; NS + Pups, 49.86 ± 0.8 g; S + Pups, 50.3 ± 1.0 g; 剃毛, $F_{1,55} = 0.15$, $P > 0.05$; 胎仔数, $F_{1,55} = 0.98$, $P > 0.05$)。

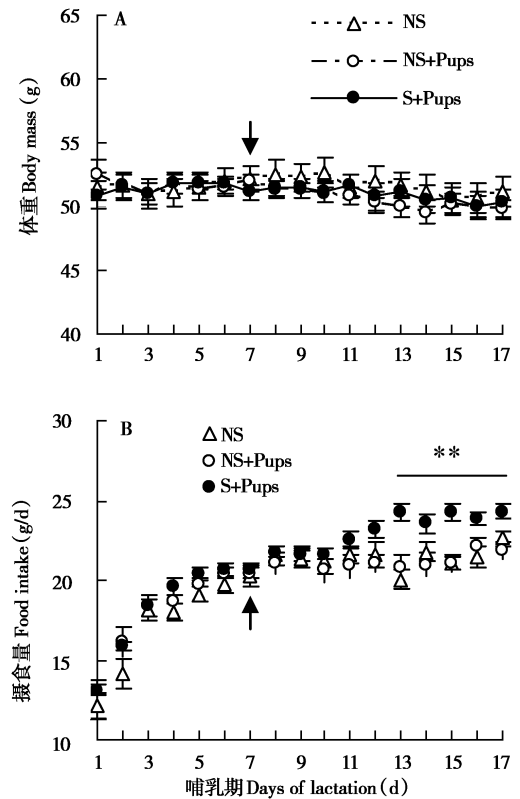


图 1 剃毛和增加胎仔数对 KM 小鼠哺乳期体重(A)和摄食量(B)的影响。NS:非剃毛组;NS + Pups:非剃毛增加胎仔数组;S + Pups:剃毛增加胎仔数组;箭头表示 S + Pups 组在哺乳第 7 天背部剃毛;** 摄食量受剃毛的显著影响 (** $P < 0.01$)

Fig. 1 Effects of fur removal on maternal body mass (A), and food intake (B) in KM mice supporting additional pups. NS: non-shaved controls; NS + Pups: non-shaved females supporting additional pups; S + Pups: shaved females supporting additional pups. The arrows indicate that female mice were dorsally shaved on day 7 of lactation. ** significant effect of fur removal on food intake (** $P < 0.01$)

2.2 摄食量

哺乳期间摄食量显著增加,与哺乳第 1 天相比,断乳时 NS、NS + Pups 和 S + Pups 组的摄食量分别增加 86.2%、66.5% 和 85.4% (1 ~ 17 d, NS, $F_{16,256} = 26.08$, $P < 0.001$; NS + Pups, $F_{16,320} = 24.45$, $P < 0.001$ 和 S + Pups, $F_{16,304} = 60.00$, $P < 0.001$, 图 1B)。剃毛前,摄食量组间差异不显著(第 6 天,剃毛, $F_{1,55} = 0.23$, $P > 0.05$; 胎仔数, $F_{1,55} = 1.40$, $P > 0.05$)。剃毛后, S + Pups 组摄食量显著增加,在哺乳第 13 天至断乳期间,剃毛小鼠的摄食量显著高于非剃毛组 ($F_{1,55} = 16.05$, $P < 0.01$; 第 17 天, $F_{1,55} = 12.96$, $P < 0.01$)。在整个哺乳期,摄食量未受增加胎仔数的显著影响(第 1 天, $F_{1,55} = 1.33$, $P > 0.05$; 第 17 天, $F_{1,55} = 1.16$, $P > 0.05$)。哺乳高峰期平均摄

食量受剃毛的影响显著, 剃毛组比非剃毛组高 13.8% (NS, 21.1 ± 0.4 g/d, NS + Pups, 21.2 ± 0.5 g/d, S + Pups, 24.0 ± 0.4 g/d; 剃毛, $F_{1,55} = 19.52$, $P < 0.001$; 胎仔数, $F_{1,55} = 0.59$, $P > 0.05$)。

2.3 胎仔数和胎仔重

NS、NS + Pups 和 S + Pups 组的出生胎仔数(第 0 天)分别为 11.1 ± 0.6 、 11.2 ± 0.4 和 11.0 ± 0.5 (剃毛, $F_{1,55} = 0.13$, $P > 0.05$; 胎仔数, $F_{1,55} = 0.07$, $P > 0.05$, 图 2A)。调控胎仔数后, 在整个哺乳期, NS + Pups 和 S + Pups 组的胎仔数均显著多于 NS 组(第 1 天, NS, 10.9 ± 0.5 , NS + Pups, 16.0 ± 0.4 , S + Pups, 16.0 ± 0.4 , $F_{1,55} = 61.09$, $P < 0.001$; 第 17 天, NS, 10.0 ± 0.4 , NS + Pups, 13.8 ± 0.3 , S + Pups, 13.3 ± 0.5 , $F_{1,55} = 41.43$, $P < 0.001$)。剃毛对胎仔数影响不显著(17 d, $F_{1,55} = 0.98$, $P > 0.05$)。

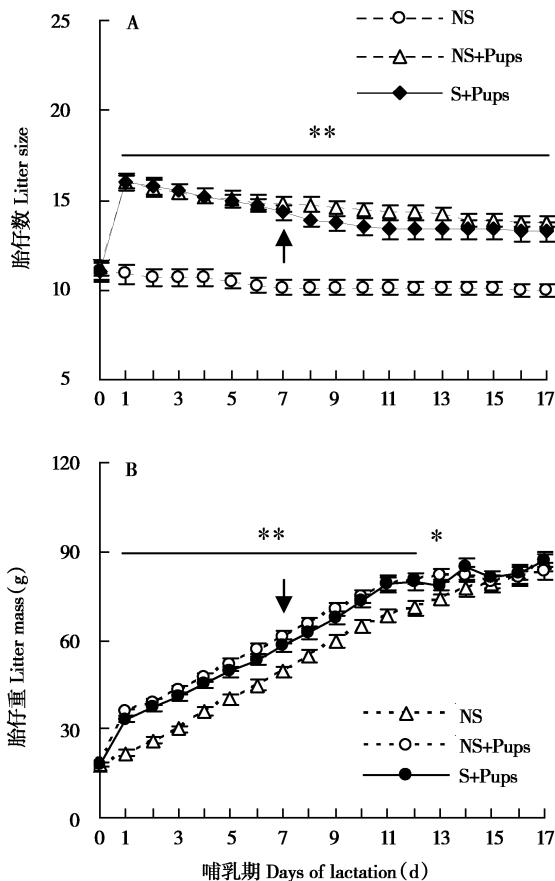


图 2 剃毛和增加胎仔数对 KM 小鼠胎仔数(A)和胎仔重(B)的影响. NS:非剃毛组; NS + Pups:非剃毛增加胎仔数组; S + Pups:剃毛增加胎仔数组;箭头表示 S + Pups 组在哺乳第 7 天背部剃毛.* 胎仔数或胎仔重受剃毛的显著影响(* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)

Fig. 2 Effects of fur removal on litter size (A) and litter mass (B) in KM mice supporting additional pups. NS: non-shaved controls; NS + Pups: non-shaved females supporting additional pups; S + Pups: shaved females supporting additional pups. The arrows indicate that female mice were dorsally shaved on day 7 of lactation. * significant effect of fur removal on litter size or litter mass (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)

出生胎仔重组间差异不显著(第 0 天, NS, 17.8 ± 0.7 g, NS + Pups, 18.3 ± 0.7 g, S + Pups, 18.0 ± 0.7 g, $F_{1,55} = 0.23$, $P > 0.05$, 图 2B)。增加胎仔数后, 哺乳期第 1~13 天, NS + Pups 和 S + Pups 组胎仔重显著高于 NS 组(第 1 天, NS, 21.9 ± 0.9 g, NS + Pups, 35.6 ± 1.0 g, S + Pups, 33.3 ± 1.2 g, $F_{1,55} = 61.00$, $P < 0.001$; 第 13 天, NS, 74.3 ± 2.6 g, NS + Pups, 81.8 ± 2.4 g, S + Pups, 78.2 ± 2.6 g, $F_{1,55} = 4.26$, $P < 0.05$)。但第 14 天至断乳, 胎仔重的组间差异不显著, 受剃毛和调控胎仔数的影响不显著(第 17 天 NS, 86.5 ± 3.4 g, NS + Pups, 83.1 ± 3.0 g, S + Pups, 87.0 ± 2.1 g, 剃毛, $F_{1,55} = 0.97$, $P > 0.05$, 胎仔数, $F_{1,55} = 0.67$, $P > 0.05$)。断乳时 NS、NS + Pups 和 S + Pups 组的胎仔数与胎仔重均显著正相关(图 3A)。NS + Pups 组幼体平均体重与胎仔数不相关, 但 NS 和 S + Pups 组的幼体平均体重与胎仔数显著负相关(图 3B)。

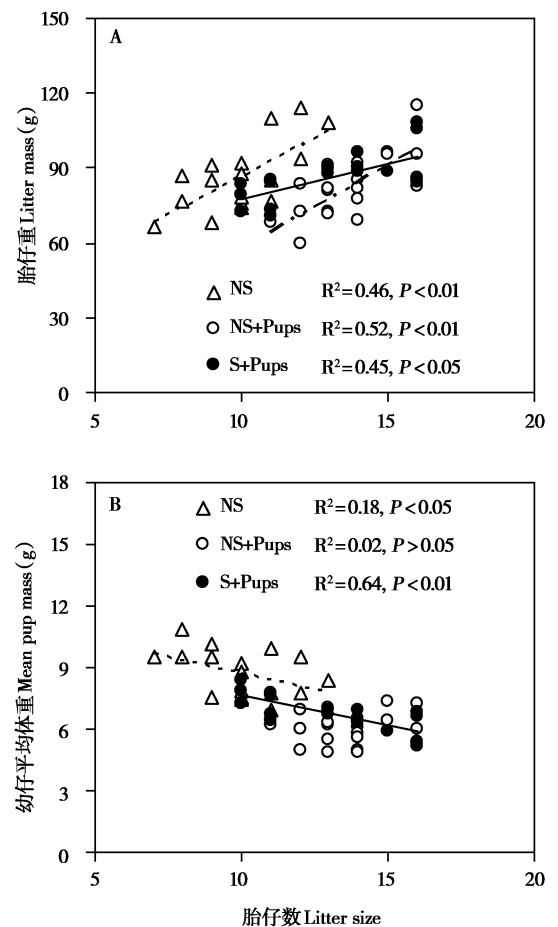


图 3 KM 小鼠断乳时胎仔数与胎仔重(A)和幼仔平均体重(B)的相关性. NS:非剃毛组; NS + Pups:非剃毛增加胎仔数组; S + Pups:剃毛增加胎仔数组

Fig. 3 Correlations of litter size with litter mass(A) and mean pup mass(B) during late lactation in shaved KM mice supporting additional pups. NS: non-shaved controls; NS + Pups: non-shaved females supporting additional pups; S + Pups: shaved females supporting additional pups.

2.4 BMR 和热传导

增加胎仔数对 BMR 和热传导的影响不显著, 但剃毛使 BMR 和热传导显著增加 (表 1)。NS + Pups 和 S + Pups 组 BMR 与体重、胎仔数和胎仔重

均显著正相关 (图 4A、B、C)。NS 组 BMR 与体重和胎仔重也显著正相关, 但与胎仔数的相关性未达到显著水平。

表 1 剃毛和增加胎仔数对 KM 小鼠哺乳末期基础代谢率和热传导的影响

Table 1 Effects of fur removal on basal metabolic rate and thermal conductance during late lactation in KM mice supporting additional pups

	NS <i>n</i> = 12	NS + Pups <i>n</i> = 12	S + Pups <i>n</i> = 12	<i>P</i>
体重 Body mass (g)	51.1 ± 1.6	48.7 ± 0.9	49.1 ± 1.1	ns
体温 body temperature (°C)	36.4 ± 0.1	36.5 ± 0.1	36.3 ± 0.1	ns
胎仔数 Litter size	9.9 ± 0.5 ^b	14.5 ± 0.4 ^a	13.5 ± 0.7 ^a	<i>P_p</i> ^{**}
胎仔重 Litter mass (g)	83.9 ± 4.1	88.4 ± 4.5	85.8 ± 1.7	ns
基础代谢率 BMR (mLO ₂ /h)	127.6 ± 3.3 ^b	125.8 ± 3.7 ^b	150.7 ± 4.2 ^a	<i>P_s</i> ^{**}
(mLO ₂ /g·h)	2.5 ± 0.1 ^b	2.6 ± 0.1 ^b	3.2 ± 0.1 ^b	<i>P_s</i> ^{**}
热传导 Thermal conductance (mLO ₂ /g·h·°C)	0.39 ± 0.01 ^b	0.40 ± 0.01 ^b	0.51 ± 0.01 ^a	<i>P_s</i> ^{**}

NS: 非剃毛组; NS + Pups: 非剃毛增加胎仔数组; S + Pups: 剃毛增加胎仔数组。P_p: 增加胎仔数; P_s: 剃毛; ** *P* < 0.01; 同一行不同的上标字母表示差异显著 (*P* < 0.05)

NS: non-shaved controls; NS + Pups: non-shaved females supporting additional pups; S + Pups: shaved females supporting additional pups. P_p: Pups; P_s: Shaving; ** *P* < 0.01. Different superscripts in each row indicate significant differences (*P* < 0.05)

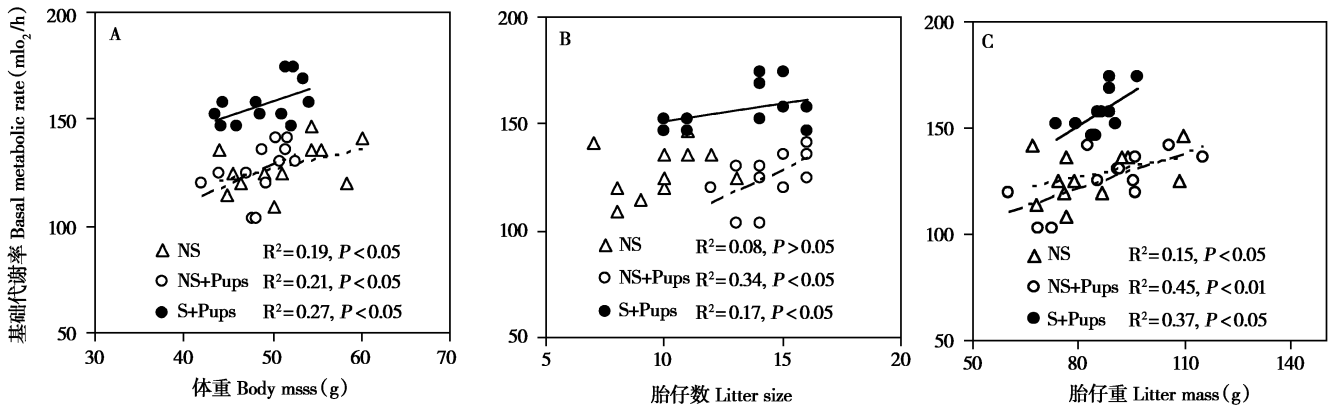


图 4 KM 小鼠断乳时基础代谢率与母体体重 (A)、胎仔数 (B) 和胎仔重 (C) 的相关性。NS: 非剃毛组; NS + Pups: 非剃毛增加胎仔数组; S + Pups: 剃毛增加胎仔数组。

Fig. 4 Correlations of basal metabolic rate with maternal body mass (A), litter size (B), and litter mass (C) during late lactation in shaved KM mice supporting additional pups. NS: non-shaved controls; NS + Pups: non-shaved females supporting additional pups; S + Pups: shaved females supporting additional pups.

3 讨论

繁殖阶段是动物能量需求较高的时期, 母体需要摄取充足的食物用于自身维持和幼体的生长发育。我们发现, 哺乳期 KM 小鼠的体重维持稳定, 摄食量显著增加, 哺乳末期的摄食量比哺乳初期增加了近一倍, 哺乳高峰期的日平均摄食量为 21 g, 与 Hammond 和 Diamond (1992, 1994) 及 Zhao 和 Cao (2009) 报道的结果相似。

胎仔数是影响哺乳期能量需求的主要因素之

一, 许多小型哺乳动物哺乳期的能量摄入随胎仔数增加而增大 (Hammond and Diamond, 1992, 1994; 刘赫等, 2001), 如肥沙地鼠 (*Psammomys obesus*) 哺乳 1 ~ 3 只幼体时, 代谢能增加 85%, 4 ~ 5 只时增加 118%, 6 ~ 8 只时增加 138% (Kam and Degen, 1993)。但我们发现, 增加胎仔数未能进一步增加 KM 小鼠的摄食量。与我们的研究结果相似, 增加胎仔数, 或者延长哺乳期均不能增加 Swiss 小鼠的摄食量 (Hammond and Diamond, 1992, 1994)。但在哺乳期将小鼠暴露于低温时,

摄食量显著增加 (Hammond *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 2001a)。低温暴露也使哺乳高峰期的刚毛棉鼠、白足鼠 (Hammond and Kristan, 2000) 和布氏田鼠 (Zhang and Wang, 2007) 的摄食量显著增加。增加胎仔数对 KM 小鼠摄食量的影响不显著, 但剃毛使摄食量显著增加 (比对照组增加了 13.8%, $P < 0.001$), 证实哺乳期最大持续能量收支可能不受消化系统摄取、消化和吸收能力的制约, 不符合“中心限制假说”, 而可能受乳腺泌乳能力的限制。让 KM 小鼠额外哺育 5~6 个幼体, 其摄食量和断乳时胎仔重未出现显著变化, 但胎仔数与断乳时幼体平均体重显著负相关, 即胎仔数越大, 后代的平均体重越小, 这些研究结果表明, KM 小鼠不能通过增加泌乳满足额外幼体的生长发育, 乳腺的泌乳能力可能受到限制, 与“外周限制假说”的预测一致 (Hammond and Diamond, 1992, 1997; Johnson *et al.*, 2001b; Speakman, 2007)。

然而并非所有的研究都支持“外周限制假说”, 比如 Krol 和 Speakman (2003a, 2003b) 将不同环境温度下 MF1 小鼠的能量收支进行了比较, 发现暖温 (30℃) 组的摄食量较低, 泌乳量较少, 胎仔重较小; 而低温 (8℃) 组摄食量和泌乳量均显著增加。Wu 等 (2009) 也发现暖温下 (30℃) 哺乳的布氏田鼠摄食量和泌乳能量输出显著低于室温组。此外, Krol 等 (2007) 将哺乳期 MF1 小鼠背部剃毛, 发现剃毛使热传导显著增强、摄食量和繁殖输出显著增加。这些结果暗示, 暖温使动物的散热减少, 受“散热能力的限制”, 摄食量和繁殖输出降低。而通过低温暴露或者剃毛, 动物的热传导散热增强, 打破了“散热能力的限制”, 导致摄食量和繁殖输出显著增加。这些研究均符合“热耗散限制假说”的预测 (Krol and Speakman, 2003a, 2003b; Krol *et al.*, 2007; Wu *et al.*, 2009)。

而我们发现, 将哺乳期 KM 小鼠背部剃毛, BMR 较非剃毛组增加了 18% ($P < 0.01$), 热传导增加了 29% ($P < 0.01$), 表明剃毛可使散热能力增强, 但剃毛组与非剃毛组断乳时胎仔重相似, 剃毛对繁殖输出的影响不显著 ($P > 0.05$), 胎仔数与断乳时幼体的平均体重显著负相关。这些结果暗示, 剃毛虽使热耗散显著增强, 但未能影响泌乳的能量输出, 亦不能满足幼体正常生长发育, 增加的摄食量可能主要用于自身维持的能量支出。此外, 在哺乳高峰期去除 5 个奶头的 Swiss 小鼠的泌乳量

未出现显著变化 (Hammond *et al.*, 1996); 哺乳期冷暴露 (8℃ 和 21℃) 未能增加刚毛棉鼠的泌乳能量输出 (Rogowitz *et al.*, 1998)。这些研究结果均支持“外周限制”假说 (Hammond and Diamond, 1992, 1997; Johnson *et al.*, 2001b; Speakman, 2007)。

综合上述研究, 最大持续能量收支限制的研究结果并非完全一致, 我们认为其原因可能在于 (1) 不同动物的最大持续能量收支限制的水平可能存在差异, 如初次繁殖的 Swiss 小鼠的哺乳高峰期能量摄入可能限制在 19~21 g (Hammond and Diamond, 1992, 1994; Zhao and Cao, 2009); MF1 小鼠则限制在 23 g (Johnson *et al.*, 2001b); 而布氏田鼠在哺乳期第 8~12 天的摄食量维持在 16 g/d 左右 (Wu *et al.*, 2009), 最大持续能量收支限制可能具有种属差异; (2) 同种不同品系动物的最大持续能量收支限制的因素也可能不完全相同, 如 MF1 小鼠哺乳期最大持续能量收支可能受散热能力的限制, 支持“热耗散限制假说” (Krol and Speakman, 2003a, 2003b; Krol *et al.*, 2007; Speakman, 2007); 而 KM 小鼠则可能受乳腺泌乳能力限制, 符合“外周限制假说” (Hammond and Diamond, 1992, 1994, 1997; Hammond *et al.*, 1996; Zhao and Cao, 2009); (3) 动物可能同时受“散热能力”和“泌乳能力”的限制, 但二者的限制水平不同 (Zhao and Cao, 2009); 对 MF1 小鼠而言, “散热能力限制”水平可能低于“泌乳能力限制”水平, 因此当散热能力增强时 (低温暴露或者背部剃毛), 哺乳高峰期的能量摄入和繁殖输出显著增加 (Krol and Speakman, 2003a; 2003b; Krol *et al.*, 2007)。而对 KM 小鼠而言, “散热能力限制”水平可能较高, 哺乳期能量收支的“限制”可能首先来自乳腺的泌乳能力, 故此剃毛使 KM 小鼠热传导显著增加, 热耗散能力增强, 但繁殖输出未能增加 (Zhao and Cao, 2009)。由此可见, 最大持续能量收支限制的水平在不同物种, 甚至同一物种的不同品系间可能存在差异, 种属差异的普遍性和广泛性值得进一步研究。

总之, 我们发现, 增加胎仔数对哺乳高峰期 KM 小鼠的摄食量和胎仔重的影响不显著。背部剃毛使摄食量、BMR 和热传导显著增加, 但未能影响胎仔重。这些研究结果表明, 剃毛使热耗散能力显著增强, 但未能影响繁殖输出, 哺乳期最大持续能量收支不受散热能力的制约, 不符合“热耗散

限制假说”、而可能受乳腺泌乳能力的限制，支持“外周限制假说”。

参考文献：

- Gorecki A. 1975. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodzinski W ed. *Methods for Ecological Energetics*. Oxford: Blackwell Scientific, 309 - 313.
- Hammond K A, Diamond J. 1992. An experimental test for a ceiling on sustained metabolic rate in lactating mice. *Physiol Zool*, **65**: 952 - 977.
- Hammond K A, Diamond J. 1994. Limits to dietary nutrient intake and intestinal nutrient uptake in lactating mice. *Physiol Zool*, **67**: 282 - 303.
- Hammond K A, Diamond J. 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, **386**: 457 - 462.
- Hammond K A, Konarzewski M, Torres R M, Diamond J. 1994. Metabolic ceilings under a combination of peak energy demands. *Physiol Zool*, **67**: 1479 - 1506.
- Hammond K A, Lloyd K C, Diamond J. 1996. Is mammary output capacity limiting to lactational performance in mice? *J Exp Biol*, **199**: 337 - 349.
- Hammond K A, Kristan D M. 2000. Responses to lactation and cold exposure by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Physiol Biochem Zool*, **73**: 547 - 556.
- Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. 2001a. Limits to sustained energy intake III. Effects of concurrent pregnancy and lactation in *Mus musculus*. *J Exp Biol*, **204**: 1947 - 1956.
- 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.
- Kam M, Degen A A. 1993. Energetics of lactation and growth in the fat sand rat, *Psammomys obesus*: new perspectives of resource partitioning and the effects of litter size. *J Theoretical Biol*, **162**: 353 - 369.
- Kauffman A S, Cabrera A, Zucker I. 2001. Energy intake and fur in summer- and winter-acclimated Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Am J Physiol*, **281**: R519 - 527.
- Kenagy G J, Pearson O P. 2000. Life with fur and without: experimental field energetics and survival of naked meadow voles. *Oecologia*, **122**: 220 - 224.
- Krol E, Speakman J R. 2003a. Limits to sustained energy intake VI. Energetics of lactation in laboratory mice at thermoneutrality. *J Exp Biol*, **206**: 4255 - 4266.
- Krol E, Speakman J R. 2003b. Limits to sustained energy intake VII. Milk energy output in laboratory mice at thermoneutrality. *J Exp Biol*, **206**: 4267 - 4281.
- Krol E, Murphy M, Speakman J R. 2007. Limits to sustained energy intake. X. Effects of fur removal on reproductive performance in laboratory mice. *J Exp Biol*, **210**: 4233 - 4243.
- Lian Y W. 2004. Observation and analysis of the reproductive capacity and the breeding regulation and different foetal numbers in KM mice. *Anim Sci Veter Med*, **21**: 28 - 29. (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)
- McNab B K. 1980. On estimation thermal conductance in endotherms. *Physiol Zool*, **53**: 145 - 156.
- Perrigo G. 1987. Breeding and feeding strategies in deer mice and house mice when females are challenged to work for their food. *Anim Behav*, **35**: 1298 - 1316.
- Rogowitz G L. 1998. Limits to milk flow and energy allocation during lactation in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Physiol Zool*, **71**: 312 - 320.
- 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, Krol E. 2005. Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. *J Comp Physiol*, **175**: B375 - 394.
- Speakman J R. 2007. The energy cost of reproduction in small rodents. *Acta Theriol Sin*, **27**: 1 - 13.
- 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 Y S, Wang D H, Wang Z W. 2000. The responses on the theory of long-term energy budget in animals. *Zool Res*, **21** (3): 238 - 244. (in Chinese)
- Wu S H, Zhang L N, Speakman J R, Wang D H. 2009. Limits to sustained energy intake. XI. A test of the heat dissipation limitation hypothesis in lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *J Exp Biol*, **212**: 3455 - 3465.
- Zhan X M, Wang D H. 2004. Energy metabolism and thermoregulation of the desert hamster (*Phodopus roborovskii*) in Hunshandake desert of Inner Mongolia, China. *Acta Theriol Sin*, **24** (2): 152 - 159. (in Chinese)
- Zhang X Y, Wang D H. 2007. Thermogenesis, food intake and serum leptin in cold-exposed lactating Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *J Exp Biol*, **210**: 512 - 521.
- Zhang Z H, Cheng F H, Yu H C. 2007. Effect of different temperatures on the energy metabolism of mice. *J Agric Sci*, **28** (3): 18 - 20. (in Chinese)
- Zhao Z J, Wang D H. 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiol Behav*, **85**: 143 - 149.
- 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, Chi Q S, Cao J. 2009a. Limits on sustained metabolic rate in small mammals. *Chin J Zool*, **44** (4): 155 - 160. (in Chinese)
- Zhao Z J, Cao J, Wang G Y, Ma F, Meng X L. 2009b. Effect of random food deprivation and refeeding on energy metabolism and behaviors in mice. *Acta Theriol Sin*, **29** (3): 277 - 285. (in Chinese)
- 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.
- 刘赫, 王德华, 王祖望. 2001. 小型哺乳动物繁殖期的能量收支对策. *兽类学报*, **21** (4): 301 - 309.
- 张振汉, 程富华, 于洪川. 2007. 不同温度对小鼠能量代谢的影响. *农业科学研究*, **28** (3): 18 - 20.
- 赵志军, 迟庆生, 曹静. 2009a. 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, 曹静, 王桂英, 马飞, 孟喜龙. 2009b. 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.
- 练有文. 2004. KM小鼠不同胎次繁殖性能观察分析. *动物科学与医学*, **21**: 28 - 29.
- 战新梅, 王德华. 2004. 内蒙古浑善达克沙地小毛足鼠的能量代谢和体温调节. *兽类学报*, **24** (2): 152 - 159.