

冷驯化对中缅树鼩能量代谢的影响

张武先 王政昆 徐伟江 姚 政 念永坤

(云南师范大学生命科学学院, 昆明, 650092)

摘要: 在 5 ± 1 条件下对中缅树鼩进行冷驯化处理, 测定其能量代谢。冷驯化 28 d 后, 体重比对照组显著增加 7.33%; 整体能值达到 30.47 ± 0.46 kJ/g ($N=8$), 比对照组增加 4.98%; 摄入能比对照组增加 36.17%; 同化能比对照组增加 66.2%; 生长能达到 6.98 ± 0.53 kJ/100 g ($N=7$) 体重·天, 是对照组的 4.85 倍; 维持能比对照组增加 64.0%, 达到 352.96 ± 28.34 kJ/100 g 体重·天 ($N=7$)。以上结果表明中缅树鼩在冷胁迫影响下, 以增加能量摄入、能量储存和维持能和降低排泄能量的生理机制来维持能量代谢平衡, 以此对策来提高低温环境适应能力。

关键词: 中缅树鼩; 冷驯化; 能量代谢; 适应能力

中图分类号: Q493.8 **文献标识:** A **文章编号:** 1000-1050(2002)02-0123-07

能量分配模式决定了动物的能量收支以及生理适应机制^[1], 是理解动物生存适应模式和进化途径的关键^[2,3]。冷胁迫条件下的能量平衡机制对于深入阐明小型哺乳动物在低温胁迫条件下的生存机制和适应对策具有重要意义。

中缅树鼩 (*Tupaia belangeri*) 是东南亚树鼩中分布最北的一个种, 随着分布纬度和海拔高度的增加, 其静止代谢率 (resting metabolic rate, RMR) 和非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 能力表现出明显的季节性变化^[4~6], 低温和短光照显著刺激产热增加, 而且低温刺激 RMR 增加的速率和比例均大于 NST 增加^[7,8]。因此, 深入研究中缅树鼩在低温胁迫下的能量代谢, 对于阐明热带、亚热带小型哺乳动物由南向北逐渐扩散过程中出现的能量利用和分配模式具有重要的意义。然而, 迄今为止, 关于低温胁迫对中缅树鼩能量利用机制和模式的研究未见任何报道。本研究对低温胁迫影响下中缅树鼩的能量代谢进行了测定, 为进一步阐明中缅树鼩冷适应机理提供了实验依据。

1 材料与方法

1.1 实验动物

中缅树鼩 (非繁殖成年个体) 于 1999 年 6 月捕自云南省昆明市禄劝县屏山镇海拔 1 670 m 的灌丛中^[5]。动物捕回后, 随机分为对照组和冷驯化组, 雌雄各半, 以标准雏鸡饲料 (昆明生产的产蛋雏鸡饲料) (69.1%), 全脂奶粉 (2.7%), 白糖 (6.9%) 以及

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39760019); 云南省自然科学基金资助项目 (98C079M); 云南省政府省校合作基金资助项目

作者简介: 张武先 (1974-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2000-12-26; 修回日期: 2001-10-08

精面粉 (21.3%), 熟喂动物。该混合食物的平均热值为 23.68 ± 0.68 kJ/g, 每隔 1 d, 加喂少许水果。冷驯化期间, 每天记录体重和喂食量 (重量准确到 0.1 g), 并收集粪便和剩余食物称重, 干燥备用。

1.2 能量代谢测定

能量代谢测定采用代谢笼法 (metabolic cage) 进行^[2]。

1.3 热值测定

采用氧弹式热量计进行热值测定, 以苯甲酸为标准物。取冷驯化期间第 7 d、第 14 d、第 21 d、第 28 d 及对照组中缅树鼩的粪便真空干燥, 测定其热值含量。尿液能值按消化能的 2% 进行计算。动物身体整体热值测定采用整体动物 (窒息处死, 去除胃肠内未消化食物) 干燥、充分粉碎的方法测定其热值。全部热值测定过程按 Grodzinski 等 (1975) 进行^[2]。

1.4 代谢能计算

方法参照 Grodzinski 等 (1975)^[2]。

本研究所用动物, 均为非繁殖期成年个体, 饲养条件为单只笼养, 可以认为繁殖能耗为零, 运动能耗也比野外大大减少, 因此, 每天的同化能可以考虑为仅用于维持正常生理功能的能量消耗 (维持能) (包括体温调节, 热量散失等) 和增加体重的能量消耗 (生长能)。

同化能 (assimilation, A) = 摄入量 (consumption, C) - 粪尿能 (faeces and urine energy, FU)

同化能 = 维持能 (maintenance energy, R) + 生长能 (productive energy, P)

1.5 实验结果用 SPSS10.0 和 Sigma Plot2000 软件包进行处理, 采用单因子方差分析 (one-way ANOVA), $P < 0.05$ 被认为有显著差异。文中数据均以平均数 (mean) \pm 标准误 (SE) 表示。

2 结果

2.1 冷驯化对中缅树鼩体重的影响

冷驯化期间, 中缅树鼩体重显著增加 ($P < 0.05$) (图 1), 到冷驯化 28 d 时, 体重 (表 1) 比对照组 (0 d) 增加了 7.33%, 并且体重 (y) 与冷驯化时间 (x) 显著相关 ($P < 0.05$), 两者之间的回归方程为:

$$y = 130.1 + 0.4x$$

$$(r = 0.35, N = 35, P < 0.05, F = 4.65)$$

2.2 冷驯化对中缅树鼩能量代谢的影响

在冷驯化过程中, 中缅树鼩摄食量 (干物质重) (图 2)、摄入量、同化能 (图 3) 均显著增加 ($P < 0.01$), 排粪量 (图 2) 和排泄能无显著变化 (图 3) ($P > 0.05$), 但粪便热值却显著降低 (表 1) ($P < 0.05$)。摄食量 (干物质重)、摄入量 and 同化能与冷驯

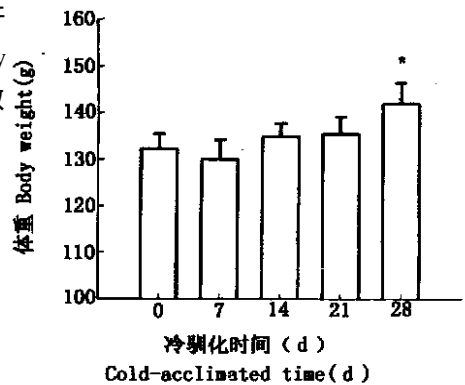


图 1 冷驯化对中缅树鼩体重的影响
Fig. 1 Effects of cold-acclimation on body weight in tree shrew

* $P < 0.05$

化时间的回归关系为：

摄食量 (以干物质计：g/100 g 体重·天)：

$$y = 13.29 + 0.19x$$

($r = 0.54, N = 35, P < 0.01, F = 13.27$)

摄入能 (kJ/100 g 体重·天)：

$$y = 314.84 + 4.52x$$

($r = 0.54, N = 35, P < 0.01, F = 13.27$)

同化能 (kJ/100 g 体重·天)：

$$y = 152.27 + 5.58x$$

($r = 0.56, N = 35, P < 0.01, F = 15.03$)

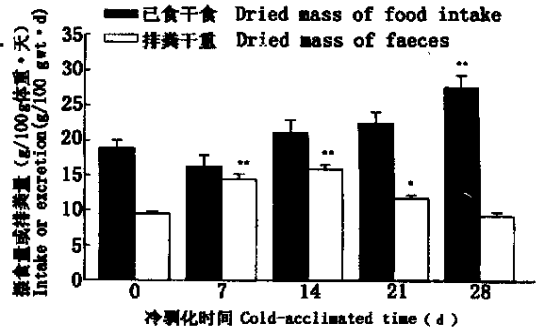


图2 冷驯化对中缅树鼩食物摄取和排粪的影响

Fig.2 Effects of cold-acclimation on the intake and excretion in tree shrew

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

表1 冷驯化对中缅树鼩能量代谢的影响

Table 1 The effects of cold-acclimation on the metabolism of energy in tree shrew

项目 Item	冷驯化时间 Cold-acclimated time (d)				
	对照组 Control group	7	14	21	28
体重 Body weight (g)	132.3 ±3.2	130.0 ±4.3	134.9 ±2.9	135.5 ±3.7	142.0 ±4.4 *
摄食量 Food intake (g/100 g body weight ·day)	14.4 ±0.9	13.3 ±1.1	15.8 ±1.6	16.6 ±0.9	19.6 ±1.4 **
摄入能 Consumption (kJ/100 g body ·day)	340.54 ±22.22	315.11 ±26.22	374.55 ±37.48	392.75 ±22.06	463.72 ±33.59 **
同化能 Assimilation (kJ/100 g body ·day)	216.55 ±20.30	127.37 ±29.56	182.49 ±31.38	249.44 ±21.91	359.93 ±31.29 **
身体热值 Caloric value of body (kJ/g)	29.03 ±0.85	28.21 ±0.57	29.26 ±0.16	29.28 ±0.64	30.47 ±0.46
粪便热值 Caloric value of faeces (kJ/g)	16.27 ±1.22	16.24 ±1.05	15.56 ±1.14	15.52 ±0.96	14.33 ±1.17 **
样本数 Sample size (N)	8	7	6	7	7

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 冷驯化组 (28 d) 与对照组 (0 d) 的显著性比较 Comparisons of significance between the cold-acclimated group (28 days) and the control group (0 day)

冷驯化 28 d 后，中缅树鼩身体整体能值与对照组无显著差异，但冷驯化 7 d 后却与冷驯化 28 d 差异显著 ($P < 0.05$)；同化能达到 359.93 ± 31.29 kJ/100 g 体重·天 ($N = 7$) (表 1)，比对照组增加 66%；生长能达到 6.98 ± 0.53 kJ/100 g ($N = 7$) 体重·天，是对照组的 4.85 倍；维持能比对照增加 64%，达到 352.96 ± 28.34 kJ/100 g 体重·天 ($N = 7$) (图 4)。

3 讨论

3.1 体重

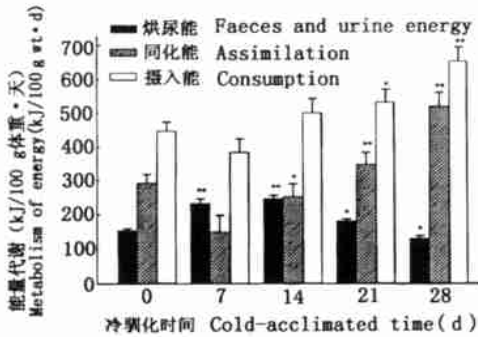


图3 冷驯化对中缅树鼯能量代谢的影响

Fig. 3 Effects of cold acclimation on the metabolism of energy in tree shrew

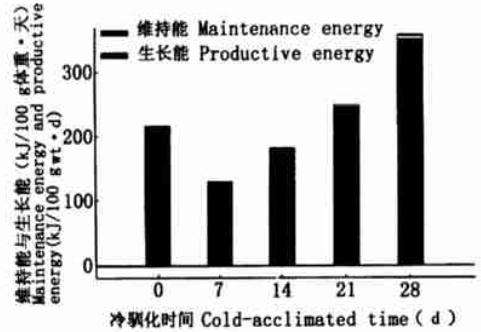
* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 

图4 冷驯化对中缅树鼯维持能和生长能的影响

Fig. 4 Effects of cold acclimation on the energy for maintenance and production in the tree shrew

中缅树鼯在冷驯化期间体重持续增加(图1),这一结果与王政昆等的报道结果一致^[5-7];而在脱冷驯化期间,体重又显著降低^[8],表明低温胁迫对中缅树鼯体重有显著影响。这与典型北方小型兽类,如黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)的情况不同,后者在低温胁迫下体重显著降低^[9]。两者出现差异,这与它们的不同分布区有极大的关系。中缅树鼯的分布区处于热带、亚热带向温寒带过渡的地区,即使在较冷的冬季,食物并不极度匮乏,有相对充足的食物能量来补偿因低温胁迫引起的能量消耗。体重增加导致个体整体热传导降低,增强了对低温的耐受能力^[10]。因此,体重增加对于增强中缅树鼯低温耐受能力具有一定的适应意义。另外,中缅树鼯主要分布于热带及亚热带高原地区,由于海拔较高,季节性变化趋于明显,昼夜温差较大,导致体温变化显著,表现出明显的昼夜节律^[11-13],体温变化幅度达到5℃以上^[12,13];并且体温表现出明显的季节节律^[5],光照周期和褪黑激素均能显著影响中缅树鼯的体温变化^[8,14]。因此体温调节在维持正常生理功能中具有重要地位,这对于抵抗夜间低温尤其具有重要的适应意义^[11-13]。中缅树鼯在低温胁迫下体温显著降低^[10],可有效地节约体温调节能量;小型兽类在冬季领域性减弱(或消失)^[15],用于采食的能量和风险价(如被捕食、社群相互作用等)减小、攻击行为和心理压力降低等,都有利于体重的增加^[16]。

3.2 能量收支

能量摄入、利用以及分配效率对小型哺乳动物的生存具有重要意义^[17,18]。低温是影响动物个体能量平衡的重要因子^[19-23]。长期的低温胁迫,可导致动物个体的能量消耗达到极限,即达到最大能量输出^[21,24];与此同时,也促使能量输入增加,食物利用效率及产热能力均增强^[23,24]。黑田鼠(*Microtus agrestis*)在冷驯化(5℃)过程中,当胁迫持续4d时,摄食量就已经显著增加,增加幅度达到冷驯化1d水平的2.38倍^[25]。中缅树鼯在冷驯化期间,食物摄入量(干物质重)显著增加,冷驯化28d后比对照组增加36%;但是冷驯化期间排粪量(干重)无显著变化,粪便的热值却显著降低,表明低温胁迫刺激消化能力增强,食物利用效率显著增加,导致能量利用能力显著增强。这一结果与拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)接受冷胁迫情况类似。同时,冷驯化28d后,中缅树鼯体重增加(g/100g体重·天)比对照增加385%,表明在低温胁迫

下，能量存贮也显著增加。因此，低温可能是刺激中缅树鼩能量代谢增加的有效因子。田鼠亚科中的一些种类在冷驯化期间，也采用能量储备的方式来提高生存能力^[25]。低温胁迫影响下，中缅树鼩能量摄入增加，体重也显著增加，这一特征与上述小型啮齿类动物相似，表明增加能量贮存可能是提高中缅树鼩抵抗低温胁迫能力的重要适应对策。在整个冷驯化期间，中缅树鼩的同化率显著增加，也表明食物利用能力随冷胁迫加剧而增强。这显然与抵抗低温胁迫要付出较大代价有关。

根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 在恶劣环境条件下，消化率和同化率均显著增加，同时消化器官在形态结构上也向增强消化能力方面改变^[26]。其他小型哺乳动物，如南美啮齿类动物 (*Abrothrix andimys*)^[27]，瑞典北部和南部欧鼯 (*Clethrionomys glareolus*) 等的消化能力也因能量利用压力增加而增强。田鼠亚科的一些种类在低温胁迫影响下，食物摄入量、消化道大小也发生一定程度变化，导致营养吸收能力增强^[28,29]。王祖望，王德华在高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和高原鼯鼠 (*Myospalax bailyei*) 消化率和同化水平的研究中发现，这两种动物的食物摄入与消化能力均呈现季节性变化，消化形态也会因能量需求改变而发生一定程度变化^[30,31]。本实验中，随着冷驯化时间的延长，中缅树鼩食物摄取量增加，排出的粪便热值显著降低，表明中缅树鼩也可能具有类似啮齿类的生理适应机制。Gross 等 (1985) 发现低温胁迫可使草原田鼠的消化道形态发生改变，温度可能是影响食物在肠道内的滞留时间的一个重要因子^[28]。北方小型兽类大多数以植食性为主，而中缅树鼩以杂食性为主，食性的差异对于消化道形态和消化效率可能也有一定程度的影响。在冷驯化条件下，中缅树鼩的消化道是否也出现与北方小型啮齿动物相似的变化特征与模式尚待进一步研究。但是，低温胁迫刺激小型哺乳动物消化道形态及消化能力的改变可能具有相应的生理基础。

综上所述，中缅树鼩在低温胁迫影响下，采取增加摄入能、生长能及维持能，降低排泄能的能量利用模式，并以这种模式来增加低温适应能力及生存能力。这种适应模式是气候温暖、食物资源相对充足共同影响的结果。由于分布地区的特殊性，使得体重变化与体温调节对于中缅树鼩的生存可能具有重要作用。中缅树鼩虽为典型热带、亚热带小型哺乳动物，但其能量利用模式却显著受到低温胁迫的影响，因此，可以预测，长期居住于温寒带地区的小型兽类其冷适应（或抗寒）能力可能比热带、亚热带地区小型兽类更强。

参考文献：

- [1] McNab B K. Energy expenditure and conservation in frigidorous and mixed-diet carnivores [J]. *J Mammal*, 1995, 76 (1): 206 - 222.
- [2] Grodzinski W, Klekowski R Z, Duncan A. Methods for Ecological Biogenesis [M]. London, Blackwell Scientific Publications, 1975. 309 - 313.
- [3] Tomasi T E, Horton T H. Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction [M]. Ithaca: Comstock, 1992.
- [4] 彭燕章, 叶智章, 邹如金等. 树鼩生物学 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1991. 1 - 422.
- [5] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬, 房继明. 中缅树鼩静止代谢率的研究 [J]. 北京师范大学学报 (自然科学版), 1994, 30 (3): 408 - 414.

- [6] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬. 倭蜂猴静止代谢率和体温的研究 [J]. 动物学报, 1995, 4 (12): 149 - 157.
- [7] 王政昆, 李庆芬, 孙儒泳. 中缅树鼩的非颤抖性产热及细胞呼吸特征 [J]. 动物学研究, 1995, 16 (3): 239 - 248.
- [8] 王政昆, 李庆芬, 孙儒泳, 刘璐. 光周期和温度对中缅树鼩产热能力的影响 [J]. 动物学报, 1999, 45 (3): 287 - 293.
- [9] Tomothy J B, Wade GN. Photoperiodic control of seasonal body weight cycles in Hamsters [J]. *Neuroscience & Behavioral Rev*, 1985, 9: 599 - 612.
- [10] 王政昆, 李庆芬, 孙儒泳. 褐色脂肪组织产热及其调节机制 [J]. 生理科学进展, 1996, 27 (4): 353 - 355.
- [11] 刘世禧, 张文远, 王泽盛, 戴菊秀. 树鼩 24 小时昼夜节律探讨 [J]. 动物学报, 1982, 1 (2): 221 - 231.
- [12] Refinetti R, Menaker M. Body temperature rhythm of the tree shrew, *Tupaia belangeri* [J]. *Exp Zool*, 1992, 263: 453 - 457.
- [13] Refinetti R. Comparison of the body temperature rhythms of diurnal and nocturnal rodents [J]. *Exp Zool*, 1996, 275: 67 - 70.
- [14] 王政昆, 李庆芬, 孙儒泳. 外源性褪黑激素对中缅树鼩适应性产热特征的影响 [J]. 动物学报, 2000, 46 (2): 154 - 159.
- [15] 王应祥. 云南动物多样性的现状与危机 [A]. 云南生物多样性学术讨论会论文集 [C]. 昆明: 云南科技出版社, 1993, 101 - 104.
- [16] 王祖望, 张知彬等. 鼠害治理的理论与实践 [M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- [17] Karasov W H. Energetics, physiology and vertebrate ecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 1986, 1: 101 - 104.
- [18] Townsend C R. Bioenergetics: linking ecology, biochemistry and evolutionary theory [J]. *Trends Ecol Evol*, 1987, 2: 3 - 4.
- [19] Koteja P. Maximum cold-induced oxygen consumption in the house sparrow passer domesticus L [J]. *Physiol Zool*, 1986, 59: 43 - 48.
- [20] Peterson C C, Nagy K A, Diamond J M. Sustained metabolic scope [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 2324 - 2328.
- [21] Weiner J. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications [J]. *Trends Ecol Evol*, 1992, 7: 384 - 388.
- [22] Koteja P, Krol E, Stalinski J. Maximum cold- and lactation induced rate of energy assimilation in *Acomys cahirinus* [J]. *Pol Ecol Stud*, 1994, 20: 369 - 374.
- [23] Hayes J P, Chappell M A. Effects of cold acclimation on maximum oxygen consumption during cold exposure and treadmill exercise in deer mice, *Peromyscus maniculatus* [J]. *Physiol Zool*, 1986, 59: 453 - 459.
- [24] Koteja P. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: The central limitation hypothesis [J]. *Physiol Zool*, 1996, 69: 981 - 993.
- [25] Regina M M, John R S. Limits to sustainable metabolic rate during transient exposure to low temperature in short-tailed field voles (*Microtus agrestis*) [J]. *Physiol Zool*, 1994, 67 (5): 1103 - 1116.
- [26] 王德华, 孙儒泳, 王祖望等. 根田鼠冷驯化过程中的适应性产热特征 [J]. 动物学报, 1996, 42 (4): 368 - 376.
- [27] Bozinovic F, Novoa F F, Velose C. Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricidae) in the Andes Range [J]. *Physiol Zool*, 1990, 63 (6): 1216 - 1231.
- [28] Gross J E, Wang Z, Wunder B A. Effects of food quality and energy needs: Changes in gut morphology and capacities of *Microtus ochrogaster* [J]. *J Mamm*, 1985, 66: 661 - 667.
- [29] Hammond K A, Wunder B A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster* [J]. *Physiol Zool*, 1991, 64: 541 - 567.
- [30] 王祖望, 曾缙祥, 韩永才, 张晓爱. 高山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 [J]. 动物学报, 1980, 26 (2): 184 - 195.

[31] 王德华, 王祖望. 高寒地区高原鼯鼠消化道形态的季节变化 [J]. 兽类学报, 2000, 20 (4): 270 - 276.

THE EFFECTS OF COLD-ACCLIMATION ON THE METABOLISM OF ENERGY IN TUPAIA BELANGERI

ZHANG Wuxian WANG Zhengkun XU Weijiang YAO Zheng NIAN Yongkun

(School of life sciences of Yunnan Normal University, Kunming, 650092)

Abstract: The metabolism of energy was determined in tree shrew (*Tupaia belangeri*) under cold acclimation condition at 5 ± 1 . After 28 d of cold acclimation, as compared to the control group, the body weight and energy metabolism of the tree shrews were significantly increased, i. e., 7.33% in body weight; 4.98% in caloric value of body reaching 30.47 ± 0.46 J/g ($N=8$); 36.17% in consumption; 66.2% in assimilation; 485% in productive energy reaching 6.98 ± 0.53 kJ/100 g ($N=7$) body weight · day; 64% in maintenance energy reaching 352.96 ± 28.34 kJ/100 g body weight · day ($N=7$). The results indicated that tree shrews enhanced the capacity of adaptation to cold temperatures by increasing their body weight, consumption, energy intake, maintenance energy, assimilation and productive energy while decreasing physiological mechanisms such as excretion in faeces and urine under cold stress environment. In this way they could maintain the balance in their energy metabolism.

Key words: Tree shrew (*Tupaia belangeri*); Cold-acclimation; Metabolism of energy; Capacity of adaptation