

## 单宁酸对布氏田鼠能量代谢的影响

陈竞峰<sup>1,2</sup> 钟文勤<sup>1</sup> 王德华<sup>1\*</sup>

(1 中国科学院动物研究所, 农业虫害综合治理研究国家重点实验室, 北京, 100080)  
(2 中国科学院研究生院, 北京, 100049)

**摘要:** 为了解单宁酸对成年布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii* \*) 能量代谢和产热的影响, 本文采用含 0、3.3% 和 6.6% 单宁酸浓度的食物饲喂布氏田鼠 21 d, 对其体重、基础代谢率、非颤抖性产热和能量收支等进行了测定。代谢率采用封闭式流体压力呼吸计测定; 非颤抖性产热用皮下注射去甲肾上腺素诱导; 能量摄入采用食物平衡法测定。结果发现: (1) 单宁酸食物对布氏田鼠的体重没有明显影响; (2) 取食含 6.6% 单宁酸食物的动物的基础代谢率于第 10 d 高于对照组。20 d 时, 3 组动物的基础代谢率没有显著差异; (3) 单宁酸食物对非颤抖性产热没有显著影响; (4) 食用含单宁酸食物的动物的摄入能和消化能于第 10 d 显著低于对照组, 但第 20 d 时则差异不显著。这些结果表明: 布氏田鼠的基础代谢率和能量摄入对单宁酸的反应具有时段性, 短期内能量消耗增加, 随着动物对食物的适应, 生理功能恢复到正常水平。

**关键词:** 单宁酸; 布氏田鼠; 基础代谢率; 能量平衡

中图分类号: Q958.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-1050 (2005) 04-0326-07

## Effects of Tannic Acid Food on Energy Metabolism in Brandt's Voles (*Lasiopodomys brandtii*)

CHEN Jingfeng<sup>1,2</sup> ZHONG Wenqin<sup>1</sup> WANG Dehua<sup>1\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China) (2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, China)

**Abstract:** Plant secondary metabolites affect the survival, reproduction, and distribution of herbivores. In order to test the effects of plant secondary metabolite on energy metabolism and thermogenesis, we examined the changes in basal metabolic rate (BMR), energy intake and nonshivering thermogenesis in captive Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*, formerly *Microtus brandtii*) fed diets containing 0, 3.3% and 6.6% tannic acid respectively. Metabolic trials were performed by using the closed-circuit respirometer, and nonshivering thermogenesis was induced by subcutaneous injection of norepinephrine. The energy intakes were estimated with food trials. Voles fed the diets with 6.6% tannic acid increased basal metabolic rate compared with control at 10 days, and reduced the gross energy intake and digestible energy intake. After 20 days, voles fed diets containing tannic acid showed no significant changes in basal metabolic rate, gross energy intake and digestible energy intake. The apparent digestibility was kept stable during the experiment. These results indicated that tannic acid can increase basal metabolic rate and energy intake within a short period and the changed physiological function returned to baseline for a long period. Tannic acid has no effect on body mass and no significant difference was detected in nonshivering thermogenesis between pre-and the end of experiment in Brandt's voles. Brandt's voles can adjust their physiological functions to match the changes in food conditions.

**Key words:** Basal metabolic rate; Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*); Energy intake; Nonshivering thermogenesis; Tannic acid

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (304330140, 20170151) 和农业虫害综合治理研究国家重点实验室资助 (IMP0302, IMP0405)

作者简介: 陈竞峰 (1977 - ), 男, 博士研究生, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2004-11-28; 修回日期: 2005-06-13

\* 通讯作者, Correspondence author, E-mail: wangdh@ioz.ac.cn

\* \* 布氏田鼠 (*Microtus brandtii*) 在分类上曾归在仓鼠科 (Cricetidae)、田鼠亚科 (Microtinae Müller 1906)、田鼠属 (*Microtus* Schrank 1798) (见罗泽璋等 2000 中国动物志: 兽纲第六卷, 啮齿目下册, 仓鼠科, 科学出版社), 现在国内外学者普遍接受将布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 归在仓鼠科 (Cricetidae)、鼯亚科 (Arvicolinae)、毛足田鼠属 (*Lasiopodomys* Tokuda 1941) (见 Wilson D E and A M Reeder. 1993. Mammals species of the World. 2nd. Smithsonian Institution Press; 王应祥. 2003. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社)。

单宁 (tannin) 是分布最为广泛的一类酚类,植物的叶片组织中含量一般为 1% ~ 5% (Feeny, 1976; Cork and Foley, 1991)。依据其化学特性,可分为水解单宁和缩合单宁。单宁酸 (tannic acid, TA) 是水解单宁中最为常见的一种。在动物消化道内部,单宁可与植物蛋白形成复合物,抑制微生物发酵,从而降低食物中能量的可利用性 (Rhoades and Cates, 1976; Cork *et al.*, 1983; Clausen *et al.*, 1990)。吸收进入循环系统中的一部分则作为氧化磷酸化的解偶联剂进行作用,从而导致氧消耗增加 (Singleton and Kratzer, 1969)。有机体一般通过肝脏中的各种酶使之氧化、还原,再排泄到体外 (Brattsen, 1979; Watkins *et al.*, 1987)。单宁酸在不同类型的植物中含量不一,因此,单宁酸对动物生理功能影响的差异,在某种程度上可能反映了物种间的食性差异及其适应能力的强弱 (Foley *et al.*, 1999)。单宁酸对野生小型哺乳动物能量代谢的影响,在橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*)、草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*)、根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 和北美灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 等少数物种中曾有报道,但结论尚不一致 (Thomas *et al.*, 1988; Meyer and Richardson, 1993; Chung-MacCoubrey *et al.*, 1997; 李俊年等, 2001)。

布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 是典型的草原鼠种,主要分布于我国内蒙古、蒙古东部以及俄罗斯外贝加尔地区的典型草原地带。春季取食羊草 (*Aneurolepidium chinense*)、冰草 (*Agropyron cristatum*)、克氏针茅 (*Stipa krylovii*) 等多种植物,其中以羊草等单子叶植物为主。夏季和秋季主要取食羊草、冷蒿 (*Artemisia frigida*)、杂花苜蓿 (*Melissitus ruthenica*) 等 20 多种植物。越冬前期则大量贮藏黄蒿 (*Artemisia scoparia*)、冷蒿 (*Artemisia frigida*) 等双子叶植物为其越冬食物,这些食物中含有单宁等多种植物次生代谢物质 (王梦军等, 1998)。关于布氏田鼠的生理生态学研究已有较多报道,如代谢产热、能量收支、繁殖能量需求、环境因子的影响等 (Pei *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2003; 李庆芬等, 1995; 宋志刚和王德华, 2003), 但尚未见到植物次生代谢物质对其生理生态特征影响的研究报道。本实验的目的是在室内条件下,测定含单宁酸食物对布氏田鼠能量代谢和产热特征的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物

## 万方数据

实验所用布氏田鼠为 1999 年捕自内蒙古太仆寺旗野生个体的实验室繁殖后代。饲养温度为  $23 \pm 1^\circ\text{C}$ , 光照为 14L:10D。食物和饮水供应充足,动物自由取食。食物为北京科澳协力饲料有限公司生产的免生长与繁殖全价颗粒饲料。

挑选体重相近的健康成年布氏田鼠 24 只 ( $41.6 \pm 1.6\text{g}$ ), 按性别将动物随机分成 3 组, 每组雄鼠 4 只, 雌鼠 4 只 (1 只雌鼠在实验开始 1 周内死亡), 在代谢笼中单笼饲养。适应 2 周后, 分别饲喂含不同浓度单宁酸的食物。实验周期为 20 d。

### 1.2 实验食物

参照 Lindroth 和 Batzli (1984) 的方法将食物中的单宁浓度设置为 0.0% (A 组)、3.3% (B 组) 和 6.6% (C 组)。将免生长与繁殖全价粉状饲料 (北京科澳协力饲料有限公司生产) 与单宁酸 (Sigma Company 生产) 按比例充分混合, 用颗粒饲料机 (上海嘉乐机械有限公司) 制成直径为 12 mm, 长 2 ~ 3 cm 的颗粒饲料。颗粒饲料机的温度控制在  $40^\circ\text{C}$  左右, 以防单宁酸变性 (Dietz *et al.*, 1994)。制成的颗粒饲料置于干燥阴凉处。制成的料块的热值维持恒定 (分别为 A 组  $16.40\text{ kJ/g}$ ; B 组为  $16.43\text{ kJ/g}$ ; C 组为  $16.38\text{ kJ/g}$ )。

### 1.3 基础代谢率和非颤抖性产热的测定

基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR) 采用封闭式流体压力呼吸计在热中性区内 ( $30 \pm 1^\circ\text{C}$ ) 测定 (Wang *et al.*, 2003; 李庆芬等, 1995), 水浴控温。呼吸室体积为 3.6 L, 用 KOH 和干燥硅胶吸收呼吸室内的  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$ 。测定前使动物饥饿 3 h, 然后放入呼吸室内适应 1 h, 待动物稳定后, 开始记录耗氧量, 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 (Wang *et al.*, 2000)。所有耗氧量结果均校正为标准状态下 (1 个大气压,  $0^\circ\text{C}$ )。

非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 采用皮下注射与动物体重相应的去甲肾上腺素 (norepinephrine, NE) 诱导。NE 注射剂量为 Heldmaier (1971) 建议的公式  $\text{NE} (\text{mg/kg}) = 6.6\text{W}^{-0.458}$  计算 (W 为动物体重, g)。动物注射 NE 后, 迅速放回呼吸室中。每 5 min 记录 1 次耗氧量, 连续测定 40 ~ 60 min, 取比较稳定的 10 min 内两个连续的最大值计算 NST 值 (Wang and Wang 1996; Song and Wang, 2003; 王德华和王祖望, 1990)。

### 1.4 能量收支的测定

能量摄入采用代谢笼测定 (Song and Wang,

2002; 李兴升等, 2003)。实验开始前3天测定1次, 然后每10天的最后3天收集食物和粪便。定时定量喂食, 并于实验前后称量动物体重。食物和粪便在65℃的烘箱中干燥至恒重, 手工分离食物和粪便。取部分样品(重量在0.5~1.0 g之间,  $\pm 1$  mg), 用美国PARR公司生产的PARR 1281氧弹热量计测定热值, 仪器操作按仪器说明。每次测定前都以苯甲酸作为标准对仪器进行校对。有关参数计算如下(Liu *et al.*, 2003):

摄入能(kJ/d) = 摄入干物质(g/d) × 食物热值(kJ/g)

粪便能(kJ/d) = 粪便干重(g/d) × 粪便热值(kJ/g)

消化能(kJ/d) = 摄入能(kJ/d) - 粪便能(kJ/d)

消化率(%) = 消化能(kJ/d)/摄入能(kJ/d) × 100%

### 1.5 形态指标的测定

实验至21 d时处死动物, 解剖分离肝脏、心脏、肺、肾脏、褐色脂肪组织(BAT)等器官或组织, 用分析天平称量各器官的重量( $\pm 1$  mg)。仔细将肠胃器官完全取出, 分离出胃、小肠、盲肠及大肠部分, 将各器官小心剔除肠系膜及其结缔组织, 平展为最大长度, 但不要拉伸(王德华等, 1995; 王德华和王祖望, 2001), 用直尺测量各部分长度( $\pm 1$  mm); 然后用解剖剪将器官纵切, 用生理盐水充分冲洗内容物, 用滤纸吸干水分, 称量组织重, 即鲜重。最后剔除体腔内的其它脏器后, 称重作为动物的胴体重。分离出的器官和组织放在锡箔纸上, 置烘箱内(65℃)烘至恒重, 即干重。

### 1.6 统计分析

结果用SPSS软件包进行数据统计分析。数据经过正态分布和方差齐性检验, 符合参数检验条件。体重、BMR、摄入能、消化能、可代谢能等数据的组间和组内差异采用单因素方差分析(one-way ANOVA)。在统计前, 将百分率数据进行反正弦的平方根转化, 以满足参数统计的条件。文中数据以平均值 $\pm$ 标准误差(Mean $\pm$ SE)表示,  $P < 0.05$ (双尾检验)为差异显著,  $P < 0.01$ (双尾检验)为差异极显著。

## 2 结果

### 2.1 基础代谢率和非颤抖性产热的变化

实验开始时, 3组动物的BMR(ml O<sub>2</sub>/h)均无

显著差异(分别为:  $F_{(2,19)} = 0.575$ ,  $P = 0.572$ ; 图1)。第10 d时, 组间BMR差异显著( $F_{(2,19)} = 3.942$ ,  $P = 0.037$ ), C组BMR( $125.8 \pm 4.2$  ml O<sub>2</sub>/h)比A组( $110.8 \pm 3.8$  ml O<sub>2</sub>/h)高13%( $P = 0.019$ ), B组( $122.3 \pm 3.8$  ml O<sub>2</sub>/h)比A组高8%( $P = 0.043$ )。20 d时, 差异消失( $F_{(2,19)} = 1.539$ ,  $P = 0.240$ ) (图1)。

C组和B组第10 d时的BMR比实验前和第20 d时的BMR显著升高(分别为:  $F_{(2,17)} = 7.716$ ,  $P = 0.004$ ;  $F_{(2,20)} = 4.902$ ,  $P = 0.019$ )。A组实验前后BMR无显著差异( $F_{(2,20)} = 1.516$ ,  $P = 0.244$ ) (图1)。

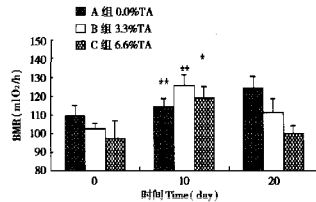


图1 单宁酸食物对布氏田鼠基础代谢率的影响  
柱状图上方“\*”表示组间差异显著

Fig.1 The effect of tannic acid (TA) food on basal metabolic rate (BMR) in Brandt's voles. “\*” above the columns indicate significant difference

实验前后3组动物NST(ml O<sub>2</sub>/h)差异均不显著(分别为:  $F_{(2,19)} = 0.104$ ,  $P = 0.901$ 和 $F_{(2,19)} = 0.855$ ,  $P = 0.441$ , 图2)。A组和C组实验前后组内比较均无显著差异(A组:  $F_{(1,13)} = 0.413$ ,  $P = 0.532$ ; C组:  $F_{(1,11)} = 0.044$ ,  $P = 0.838$ )。但实验至第20 d时B组NST较实验前有明显提高( $F_{(1,13)} = 4.909$ ,  $P = 0.045$ ) (图2)。

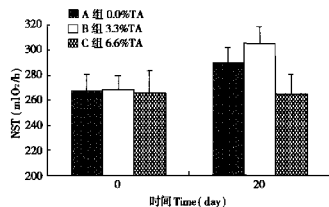


图2 单宁酸食物对布氏田鼠非颤抖性产热的影响  
Fig.2 The effect of tannic acid (TA) food on nonshivering thermogenesis (NST) in Brandt's voles

## 2.2 体重变化

实验前后3组动物的体重均无显著差异(实验前:  $F_{(2,20)} = 0.246$ ,  $P = 0.784$ ; 10 d:  $F_{(2,20)} = 1.921$ ,  $P = 0.173$ ; 20 d:  $F_{(2,20)} = 2.888$ ,  $P = 0.079$ ) (图3)。实验期间, 各组内体重亦无显著变化(A组:  $F_{(2,21)} = 0.630$ ,  $P = 0.542$ ; B组:  $F_{(2,21)} = 0.519$ ,  $P = 0.602$ ; C组:  $F_{(2,18)} = 0.121$ ,  $P = 0.887$ )。但实验结束时, A组和B组体重呈增长趋势, C组体重基本维持不变(图3)。

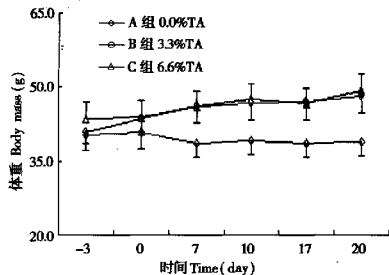


图3 单宁酸食物对布氏田鼠体重的影响

Fig.3 Effects of tannic acid (TA) food on the body mass in Brandt's voles

## 2.3 能量摄入和消化

实验前, C组和B组的干物质摄入量、摄入量能和消化能与A组无显著差异(干物质:  $F_{(2,19)} = 2.204$ ,  $P = 0.138$ ; 摄入量:  $F_{(2,19)} = 2.264$ ,  $P = 0.131$ ; 消化能:  $F_{(2,19)} = 2.870$ ,  $P = 0.081$ ; 表1)。第10 d时, C组的干物质摄入量和摄入量能较A组显著降低(干物质:  $F_{(2,19)} = 5.659$ ,  $P = 0.012$ ; 摄入量:  $F_{(2,19)} = 5.664$ ,  $P = 0.012$ ); C组和B组的消化能均显著低于A组( $F_{(2,19)} = 10.325$ ,  $P = 0.001$ )。第20 d时, 3组间差异不显著(干物质:  $F_{(2,19)} = 0.459$ ,  $P = 0.639$ ; 摄入量:  $F_{(2,19)} = 0.437$ ,  $P = 0.652$ ; 消化能:  $F_{(2,19)} = 0.687$ ,  $P = 0.515$ )。

组间比较发现, 实验前后C组的干物质摄入量和摄入量能没有显著差异( $F_{(2,17)} = 3.072$ ,  $P = 0.073$ ;  $F_{(2,17)} = 3.072$ ,  $P = 0.073$ ), 但消化能在第10 d时显著降低( $F_{(2,17)} = 4.840$ ,  $P = 0.022$ )。B组和A组食物实验前后干物质摄入量、摄入量能和消

化能等各项指标均无差异(B组: 干物质,  $F_{(2,20)} = 0.927$ ,  $P = 0.412$ ; 摄入量,  $F_{(2,20)} = 0.927$ ,  $P = 0.412$ ; 消化能,  $F_{(2,20)} = 3.203$ ,  $P = 0.062$ ; A组: 干物质,  $F_{(2,20)} = 0.416$ ,  $P = 0.916$ ; 摄入量,  $F_{(2,20)} = 0.916$ ,  $P = 0.416$ ; 消化能,  $F_{(2,20)} = 1.743$ ,  $P = 0.201$ )。

实验期间, 组间比较消化率没有明显变化(实验前:  $F_{(2,20)} = 1.373$ ,  $P = 0.276$ ; 10 d:  $F_{(2,20)} = 1.399$ ,  $P = 0.270$ ; 20 d:  $F_{(2,20)} = 0.277$ ,  $P = 0.761$ )。实验前后各组消化率亦无显著性差异( $P > 0.05$ ) (表1)。

表1 单宁酸对布氏田鼠摄入干物质、摄入量、消化能和消化率的影响(平均值±标准误)

Table 1 Effects of tannic acid on the dry matter intake (DMI), gross energy intake (GEI), digestible energy intake (DEI) and digestibility in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) (Mean ± SE)

	实验时间 Time		
	Day 0	Day 10	Day 20
<b>A组 0.0%TA (n=8)</b>			
摄入干物质 DMI(g/d)	8.41 ± 0.67	9.23 ± 0.66	8.60 ± 0.82
摄入量 GEI(kJ/d)	137.9 ± 11.0	151.3 ± 10.8	141.0 ± 13.5
消化能 DEI(kJ/d)	92.7 ± 6.5	100.5 ± 6.2	91.5 ± 8.1
消化率 Digestibility(%)	67.6 ± 0.8	66.8 ± 1.0	65.3 ± 1.0
<b>B组 3.3%TA (n=8)</b>			
摄入干物质 DMI(g/d)	8.10 ± 0.59	8.20 ± 0.76	7.91 ± 0.63
摄入量 GEI(kJ/d)	133.0 ± 9.7	134.8 ± 12.5	130.0 ± 10.4
消化能 DEI(kJ/d)	92.6 ± 6.0	86.7 ± 7.6	83.5 ± 6.1
消化率 Digestibility(%)	69.9 ± 1.4	64.6 ± 0.8	64.5 ± 0.7
<b>C组 6.6%TA (n=7)</b>			
摄入干物质 DMI(g/d)	6.80 ± 0.67	5.81 ± 0.52	6.75 ± 0.60
摄入量 GEI(kJ/d)	111.3 ± 10.9	95.2 ± 8.4	110.6 ± 9.9
消化能 DEI(kJ/d)	77.3 ± 7.1*	62.1 ± 4.5*	71.0 ± 5.8*
消化率 Digestibility(%)	69.8 ± 1.0	65.7 ± 1.1	64.4 ± 1.2

同一行中上标有不同字母者表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

Significant differences ( $P < 0.05$ ) are indicated by different superscripts in the same row.

## 2.4 身体器官重量的变化

除C组动物的盲肠和小肠鲜重较B组和A组显著增加外(分别为:  $F_{(2,20)} = 3.571$ ,  $P = 0.047$ 和  $F_{(2,20)} = 7.350$ ,  $P = 0.004$ ), 其它器官指标没有明显差异( $P > 0.05$ ) (表2)。

表2 单宁酸对布氏田鼠身体器官重量的影响 (平均值 ± 标准误)

Table 2 The effect of tannic acid (TA) on body components of Brandt's vole (*Lasiodopomys brandtii*) (Mean ± SE)

参数 Parameter	A组 (n=8)	B组 (n=8)	C组 (n=7)
	0.0% TA	3.3% TA	6.6% TA
体长 Body length (cm)	11.1 ± 0.3	11.1 ± 0.2	10.9 ± 0.3
胴重 Carcass wet mass (g)	35.80 ± 2.58	34.39 ± 2.41	28.04 ± 2.05
心脏鲜重 Heart wet mass (g)	0.206 ± 0.011	0.216 ± 0.011	0.191 ± 0.021
心脏干重 Heart dry mass (g)	0.054 ± 0.004	0.046 ± 0.003	0.043 ± 0.005
肺脏鲜重 Lung wet mass (g)	0.315 ± 0.023	0.274 ± 0.014	0.246 ± 0.022
肺脏干重 Lung dry mass (g)	0.080 ± 0.005	0.064 ± 0.004	0.076 ± 0.013
肝脏鲜重 Liver wet mass (g)	1.815 ± 0.196	1.680 ± 0.152	1.484 ± 0.169
BAT鲜重 BAT wet mass (g)	0.156 ± 0.020	0.146 ± 0.018	0.120 ± 0.018
脾脏鲜重 Spleen wet mass (g)	0.044 ± 0.004	0.046 ± 0.008	0.054 ± 0.018
脾脏干重 Spleen dry mass (g)	0.011 ± 0.001	0.015 ± 0.003	0.013 ± 0.004
肾脏鲜重 Kidney wet mass (g)	0.494 ± 0.038	0.451 ± 0.033	0.379 ± 0.030
肾脏干重 Kidney dry mass (g)	0.135 ± 0.010	0.128 ± 0.011	0.109 ± 0.020
胃长 Stomach length (cm)	2.5 ± 0.1	2.6 ± 0.2	2.4 ± 0.2
胃脏鲜重 Stomach wet mass (g)	0.323 ± 0.020	0.314 ± 0.020	0.272 ± 0.021
胃脏干重 Stomach dry mass (g)	0.072 ± 0.009	0.061 ± 0.004	0.055 ± 0.005
小肠长度 SI length (cm)	24.5 ± 0.6	24.9 ± 1.0	25.5 ± 1.1
小肠鲜重 SI wet mass (g)	0.933 ± 0.072 <sup>a</sup>	0.952 ± 0.070 <sup>a</sup>	0.956 ± 0.085 <sup>b</sup>
盲肠长度 Caecum length (cm)	12.1 ± 0.4	10.5 ± 0.4	11.8 ± 0.8
盲肠鲜重 Caecum wet mass (g)	0.610 ± 0.033 <sup>a</sup>	0.569 ± 0.033 <sup>a</sup>	0.564 ± 0.043 <sup>b</sup>
盲肠干重 Caecum dry mass (g)	0.097 ± 0.004	0.091 ± 0.011	0.080 ± 0.005
前结肠长度 PC length (cm)	6.7 ± 0.4	6.7 ± 0.3	7.4 ± 0.3
前结肠鲜重 PC wet mass (g)	0.180 ± 0.010	0.186 ± 0.017	0.168 ± 0.015
前结肠干重 PC dry mass (g)	0.034 ± 0.002	0.037 ± 0.003	0.030 ± 0.002
后结肠长度 DC length (cm)	14.9 ± 0.7	13.9 ± 0.4	14.1 ± 0.3
后结肠鲜重 DC wet mass (g)	0.209 ± 0.015	0.207 ± 0.012	0.187 ± 0.017
后结肠干重 DC dry mass (g)	0.036 ± 0.003	0.041 ± 0.003	0.035 ± 0.003

同一行中上标有不同字母者表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

Significant differences ( $P < 0.05$ ) are indicated by different superscripts in the same row. SI: small intestine; PC: proximal colon; DC: Distal colon.

### 3 讨论

#### 3.1 基础代谢率和非颤抖性产热

本实验结果表明, 单宁酸食物可以使布氏田鼠的代谢水平增加。Thomas等(1988)也发现, 用含6%的没食子酸食物饲喂草原田鼠时, 其BMR在第10 d和第21 d时增加13.6%~22.6%。李俊年等(2001)发现, 在食物蛋白为10%或20%条件下, 摄入3%或6%单宁酸食物的根田鼠在第5、10和20 d时的BMR显著增高。杂食性达尔文耳鼠(*Phyllotis darwini*)和草食性智利八齿鼠(*Octodon degus*)摄入4%的单宁酸食物时, BMR在实验前后没有差异, 但达尔文耳鼠的最大代谢率比智利八齿鼠增加的幅度大(Bozinovic et al., 1997)。Meyer和Richardson(1993)也发现, 4%的单宁酸可以影响腹股田鼠的胎仔数、幼仔初生体重等繁殖性能, 但母体BMR却没有变化。造成上述结果的不一致性与单宁酸浓度及其作用机理密切相关。Thomas

等(1988)提出, 植物次生代谢物质造成能量支出增加, 主要有两种可能, 一是动物对次生代谢物质的解毒过程, 二是次生代谢物质引起的有机体损伤的修复过程。由于多数植物次生代谢物质成分复杂, 要确定动物的吸收数量、排泄速率和途径等参数都十分困难, 因此有关植物次生代谢物质解毒过程中的能量代价问题一直没有解决。Iason和Palo(1991)曾采用两种不同注射途径(静脉注射和瘤胃注射)定量研究了酚类物质对反刍动物绵羊的能量收支的影响, 结果表明在自由取食时摄入酚类化合物的量不会引起动物能量支出增加, 但是当超过自由取食剂量范围时, 能量支出则显著增加。因此, 他们指出, 能量支出的增加不是由解毒过程引起, 而可能是源于其解偶联的氧化磷酸化作用。我们的研究结果也表明, 在摄入不同浓度单宁酸食物时, 布氏田鼠的代谢水平呈现明显的剂量依赖性, 即6.6%单宁酸组BMR增加的幅度大于对照组。也就是说, 在接近自由取食的浓度范围内(1%~

5%)，布氏田鼠由于对植物次生代谢物质的解毒作用所消耗的能量支出可能是较小的。实验 20 d 后，BMR 在组间没有显著差异，这提示布氏田鼠在短时间内可改变其生理功能以适应外部食物环境的改变，同时，这一结果也说明布氏田鼠解毒过程的能量代价较小。文献中尚未见到有关单宁酸对动物 NST 影响的报道。NST 是维持小哺乳动物体温恒定的重要产热方式，主要产生于褐色脂肪组织。单宁酸作为氧化磷酸化的解偶联剂有可能会提高 NST，但在本研究中，实验结束时布氏田鼠的褐色脂肪组织重量并没有受到单宁酸的影响，NST 也没有发现变化。但是 NST 是否与 BMR 的变化趋势相似，在短时间内会受到单宁酸的影响，我们尚不得知。

### 3.2 能量摄入与消化

布氏田鼠摄入单宁酸食物 10 d 后，干物质摄入量、摄入能和消化能较对照组均显著降低，实验 20 d 后，上述各项指标和对照组比较又无显著差异。整个实验期内，表观消化率没有产生变化。单宁酸对动物的摄食具有抑制作用已在许多动物中发现，雪兔 (*Lepus timidus*) 和里海兔 (*Lepus europaeus*) 摄入相当于自然食物中 40%、60% 和 80% 酚类提取物时，摄食量和蛋白消化率显著降低，但干物质表观消化率没有受到影响 (Iason and Palo, 1991)；哺乳期的橙腹田鼠摄入 4% 单宁酸食物时，干物质摄入量和蛋白消化率均显著降低 (Meyer and Richardson, 1993)；4% 和 8% 的单宁酸食物亦显著降低北美灰松鼠的蛋白消化率 (Chung-MaCoubrey et al., 1997)。同时，单宁酸还可以与食物中蛋白、纤维水平发生交互作用，从而影响食物的摄入量和消化率 (李俊年等, 2003)。单宁酸可能通过多种途径影响动物的消化功能：1) 与食物中蛋白、纤维、淀粉紧密结合；2) 与盲肠中的有益细菌结合，抑制其他细菌的生长；3) 与肠胃中的各种酶类结合，阻碍其对食物成分的分解、消化等 (Foley et al., 1999)。在我们的实验中，单宁酸并没有降低布氏田鼠的消化率，而是抑制了食物摄入量，说明单宁酸主要影响布氏田鼠的觅食行为。

分泌结合单宁唾液蛋白 (tannin-binding salivary protein, TBSP) 是一种富含脯氨酸易于和单宁结合的一类蛋白，与单宁结合后，可显著降低单宁酸对动物食物的抑制作用。Mehansho 等 (1987) 以单宁酸食物饲喂实验小鼠，第 3 d 小鼠唾液中即可出现与单宁酸结合的 TBSP。金色中仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 在第 7 d 可诱导 TBSP (Mehansho et al.,

1986)。

动物消化道的形态结构直接影响其对能量的获取效率 (Derting and Begue, 1993)。本研究中，6.6% 单宁酸组布氏田鼠的小肠和盲肠重量显著增加，可能是动物摄入低质量食物后的一种补偿性消化策略。Bozinovic 和 Novoa (1997) 发现纤维和单宁酸交互作用可以增大智利八齿鼠的消化道。

### 3.3 单宁酸对体重的影响及其与能量代谢的关系

动物的体重变化与其能量代谢状况密切相关。动物体重的维持和调节取决于能量摄入和能量消耗之间的平衡，摄入能减少、能量消耗增加、消化率降低、动物活动量增加和活动时间律改变等因素均可导致体重下降 (Polly et al., 1997)。当布氏田鼠摄入单宁酸食物时，基础代谢率增加、能量摄入减少，尽管 6.6% 单宁酸组的体重增长受到抑制，但组间体重差异不明显。布氏田鼠可能会通过降低其它能量支出以保持能量平衡，如在行为上可表现为减少觅食活动等。

总之，本项研究结果说明，单宁酸食物在短时间内可以提高布氏田鼠的代谢水平，降低其摄入能和消化能。随着时间的延长，生理功能会恢复到实验前水平。

致谢：感谢刘全生、李纪元等同学在实验过程中给予的各种帮助。感谢中国科学院动物研究所动物生理生态学研究组的全体成员对论文初稿所提的建议和修改。

### 参考文献：

- Bozinovic F, Novoa F F. 1997. Metabolic costs of rodents feeding on plant chemical defenses: a comparison between an herbivore and an omnivore. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 117A: 511 - 514.
- Bozinovic F, Novoa F F, Sabat P. 1997. Feeding and digesting fiber and tannins by an herbivorous rodent *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 118A (3): 625 - 630.
- Brattsten L B. 1979. Biochemical defenses mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In: Rosenthal G A, Janzen D J eds. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. New York: Academic Press, 199 - 277.
- Chung-MaCoubrey A L, Hagerman A E, Kirkpatrick R L. 1997. Effects of tannins on digestion and detoxification activity in gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Physiological Zoology*, 70 (3): 270 - 277.
- Clausen T P, Provenza F D, Burritt E A, Reichardt P B, Bryant J P. 1990. Ecological implication of condensed tannin structure: a case study. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 2381 - 2391.
- Cork S J, Foley W J. 1991. Digestive and metabolic strategies of arboreal

- mammalian folivores in relation to chemical defenses in temperate and tropical forests. In: Palo R T, Robbins C T eds. *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*. Boca Raton, FL: CRC Press, 133 - 166.
- Cork S J, Hume I D, Dawson T J. 1983. Digestion and metabolism of natural foliar diet (*Eucalyptus punctata*) by an arboreal marsupial, the koala (*Phascolarctos cinereus*). *Journal of Comparative Physiology*, **152**: 443 - 451.
- Derting J L, Begue B A. 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy*, **74**: 59 - 68.
- Dietz B A, Hagerman A E, Barrett G W. 1994. Role of condensed tannin on salivary tannin-binding proteins, bioenergetics, and nitrogen digestibility in *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, **75** (4): 880 - 889.
- Feeny P P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances of Animal Ecology*, **61**: 79 - 91.
- Foley J W, Iason G R, McArthur C. 1999. Role of plant secondary metabolites in the nutrition ecology of mammalian herbivores; how far have we come in 25 years? In: Jung H G, Fahey G C eds. *Nutrition Ecology of Herbivores*. American Society of Animal Science, Savoy, III: 130 - 209.
- Heldmaier G. 1971. Zitterfreie wamebildung und körpgröße sūgertieren. *Z Vergl Physiol*, **73**, 222 - 248.
- Iason G R, Murray A H. 1996. The energy of ingestion of naturally occurring nontannin plant phenolics by sheep. *Physiological Zoology*, **69** (3): 532 - 546.
- Iason G R, Palo R T. 1991. Effects of birch phenolics on a grazing and a browsing mammal: a comparison of hares. *Journal of Chemical Ecology*, **17** (9): 1733 - 1743.
- Lindroth R L, Batzli G. 1984. Plant phenolics as chemical defenses: effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Chemical Ecology*, **10**: 229 - 244.
- Liu He, Wang De-Hua, Wang Zu-Wang. 2003. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Journal of Mammalogy*, **84** (4): 1410 - 1416.
- Meharsho J, Ann D K, Colger J, Carlson D M. 1986. Induction of proline-rich proteins in hamster salivary glands by isoproterenol treatment and an unusual growth inhibition by tannins. *Biochemistry*, **262**: 12344 - 12350.
- Meharsho J, Butler L G, Carlson D M. 1987. Dietary tannins and salivary proline rich proteins: interactions, induction and defense mechanisms. *Annu Rev Nutr*, **7**: 423 - 440.
- Meyer M W, Richardson C. 1993. The effects of chronic tannic acid intake of prairie vole (*Microtus ochrogaster*) reproduction. *Journal of Chemical Ecology*, **19** (7): 1577 - 1585.
- Pei Yan-Xin, Wang De-Hua, Hume I D. 2001. Selective digesta retention and coprophagy in Brandt's vole (*Microtus brandti*). *Journal of Comparative Physiology B*, **171**: 457 - 466.
- Polly B, Henk V, Serge D. 1997. Effect of photoperiod on body mass, daily intake and energy expenditure in young rat. *Physiology and Behavior*, **62** (4): 913 - 919.
- Rhoades D F, Cates R G. 1976. Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. *Rec Adv Phytochem*, **10**: 168 - 213.
- Singleton V L, Kratzer F H. 1969. Toxicity and related physiological activity of phenolic substances of plant origin. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **17**: 497 - 512.
- Song Zhi-Gang, Wang De-Hua. 2002. The maximum metabolizable energy intake and the relationship with basal metabolic rate in the striped hamster (*Cricetus barabensis*). *Acta Theriologica*, **47**: 417 - 423.
- Song Zhi-Gang, Wang De-Hua. 2003. Metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetus barabensis*) in China. *Journal of Thermal Biology*, **28**: 509 - 514.
- Thomas D W, Samson C, Bergeron J M. 1988. Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, **69**: 512 - 515.
- Wang De-Hua, Wang Zu-Wang. 1996. Seasonal variations in thermogenesis and energy requirements of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica*, **41**: 225 - 236.
- Wang De-Hua, Wang Zu-Wang, Wang Yu-Shan, Yang Jun-Cheng. 2003. Seasonal changes of thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) and Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Comp Biochem and Physiol A*, **134**: S96 (Abstract).
- Wang De-Hua, Wang Yu-Shan, Wang Zu-Wang. 2000. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriologica*, **45** (2): 183 - 192.
- Watkins J B III, Smith G S, Hallford D M. 1987. Characterization of xenobiotic biotransformation in hepatic, renal and gut tissues of cattle and sheep. *Journal of Animal Science*, **65**: 186 - 195.
- 李俊年, 刘季科, 陶双伦. 2001. 根田鼠基础代谢率对单宁酸反应的格局. *兽类学报*, **21** (2): 116 - 121.
- 李俊年, 刘季科, 陶双伦. 2003. 单宁酸对根田鼠摄食量和蛋白质消化率的效应. *兽类学报*, **23** (1): 52 - 57.
- 李庆芬, 黄晨西, 刘小团. 1995. 光周期和温度对布氏田鼠产热的影响. *动物学报*, **41** (4): 362 - 369.
- 李兴升, 王德华, 杨俊成. 2003. 光周期对布氏田鼠和爪沙鼠能量代谢和体重的影响. *兽类学报*, **23** (4): 304 - 311.
- 宋志刚, 王德华. 2003. 内蒙古草原布氏田鼠代谢率与身体器官的关系. *兽类学报*, **23**: 230 - 234.
- 王德华, 王祖望. 1990. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 II, 高原鼠兔和根田鼠非颤抖性产热 (NST) 的季节变化. *兽类学报*, **10**: 40 - 53.
- 王德华, 王祖望. 2001. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态. *动物学报*, **47**: 495 - 501.
- 王德华, 王祖望, 孙儒泳. 1995. 根田鼠消化道长度和重量的变化及其适应意义. *兽类学报*, **15**: 53 - 59.
- 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 1998. 长爪沙鼠的生态学及其控制对策. 见: 张知彬, 王祖望主编. *农业重要鼠害的生态学及其控制对策*. 北京: 海洋出版社, 221 - 238.