

小型哺乳动物繁殖期的能量收支对策

刘 赫 王德华* 王祖望

(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)

摘要: 小哺乳动物能量的分配及权衡, 无时无刻不体现于繁殖乃至生活史的各阶段。相应的生活史及繁殖对策构成了繁殖能量收支的基本理论。文章从繁殖期能量划分入手, 综述了小哺乳动物繁殖期间的能量分配对策及哺乳期的能量权衡。其中繁殖期间的能量分配对策包括时间的优化分配、提高能量的同化效率、利用体内储存及能量的补偿等对策。阐述了哺乳期的能量权衡主要对母体的能量权衡对策以及后代的权衡理论, 较系统地分析了母体与幼体以及幼体之间的能量权衡。这些繁殖能量对策是小哺乳动物长期自然选择的结果, 任何单一的繁殖对策都不可能总是最优的, 物种在不同的条件下会采取不同的对策适应环境。

关键词: 小型哺乳动物; 繁殖期; 能量; 对策; 权衡

中图分类号: Q958.12; Q 493.88 文献标识码: A 文章编号: 1000-1050(2001)04-0301-09

小型哺乳动物的繁殖是一个复杂而耗能的过程, 必须在食物条件、身体状况及社群结构等协调一致的情况下才能进行^[1]。繁殖期的能量收支及其与生活史对策和繁殖对策的关系一直受到广泛关注。国际上自 20 世纪 20 年代开始提出相关理论^[2]。经过近 80 年来的发展, 许多理论日臻完善^[3~6], 特别是以能量消耗为基础的优化 (Optimum)、权衡 (Trade-off)、繁殖代价 (Reproductive cost) 等理论, 几乎涉及生活史的方方面面^[7~11]。例如, 根据最优胎仔数、最优后代大小及最优投资假说等理论, 探讨母体将来繁殖水平与当前资源及生存的权衡、母体生存与后代的权衡, 以及后代质量与数量之间的权衡, 从而评估母体的繁殖代价与繁殖成功^[12~17]; 或者根据母体体重和后代的质量及数量来决定繁殖适合度, 探讨能量分配与需求对策^[18~21]。国内这方面的工作开展较少, 仅有青海高原几种啮齿动物繁殖期能量需要方面的报道^[22~24]。本文在前人工作的基础上, 结合当前国外的研究进展, 针对小型哺乳动物繁殖能量理论与对策进行了初步的综述。

1 繁殖期能量的划分

Calow^[25]将繁殖能量划分为行为价或生态价 (Ethological/Ecological cost) 和生理价 (Physiological cost)。进化生物学家和行为生态学家把行为价或生态价定义为个体当前各个方面: 成体生存和将来的生育力, 由此又可区分为生存价值影响未来繁殖成功的一种消耗, 主要涉及进化的适合度, 表现为减少亲代的生存。繁殖活动主要影响适合度的两

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39970128); 中国科学院创新工程项目 (KSCX2-1-03); 中国科学院生物科学与生物技术研究特别支持费 (STZ-01-06)

作者简介: 刘赫 (1972-), 女, 博士研究生, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2000-12-21; 修回日期: 2001-05-20

* 通讯作者, Wangdh@panda.ioz.ac.cn

(Survival cost) 和生育价 (Fecundity cost); 所谓生理价则是与繁殖模型紧密相关的能量消耗, 一般通过测量某一具体繁殖时期 (一般指妊娠期和哺乳期) 的能量摄入、净生产力 (出生或断乳时胎仔重)、代谢率及每日能量消耗等参数, 来理解能量变化与亲代投资和后代能量及营养分配的关系^[9, 26~28]。

根据繁殖期能量利用情况, 生理价一部分用来维持母体生存, 即维持能 (Energy of maintenance); 一部分用于后代的生存, 即胎仔生长发育能 (Energy of production)。维持能包括: 粪便、尿液的代谢能及组织发生、发育引起的能量消耗以及维持新组织的能量。胎仔生长发育能包括: 维持后代生存的母体组织的生长及胎儿生长的能量, 可由胎盘、子宫、乳腺及胎儿生长的净生产力来估计。Kenagy^[29]把繁殖期每日能量消耗 (DEE) 定义为: $DEE = r + A + L + T + G + R$, 包括静止 (r)、警觉 (A)、活动 (L)、热调节 (T)、母体生长 (G) 和用于繁殖的能量 (R)。这里的 r 、 A 、 L 、 T 均属于维持能, 而 G 和 R 属于生长发育能。

2 繁殖期的能量分配对策

小哺乳动物摄取充足的食物满足繁殖期的维持能及胎仔生长发育能的需要。大多数小哺乳动物妊娠期消耗比较少, 特别是妊娠早期的能量需求在整个繁殖消耗中只占很小的一部分, 与非繁殖期的能量需求很接近^[30]。妊娠晚期能量需求较高一些, 而且能量摄入大多储存于哺乳期利用。Oftedal^[31]认为其中大约 20% 的能量分配给妊娠期, 而 80% 的能量用于哺乳期, 不同的物种该比率相差不大。如果妊娠晚期的能量与哺乳期最大需求相一致, 则妊娠期需求的增加反过来影响此后的乳汁分泌, 并涉及哺乳幼体的发育情况^[17]。

2.1 时间的优化分配对策

小哺乳动物的繁殖一般都具有季节性, 在非繁殖期可为繁殖消耗做充分准备, 使能量经济合理地分配于不同时期。同时, 选择食物相对丰富的季节繁殖也是生活史进化的重要特征。在妊娠期与哺乳期的时间上也体现着优化分配对策。一般来说, 哺乳期的时间是基本固定的, 而妊娠期时间长短却有很大灵活性。因为分泌乳汁是能量消耗的主要方面, 许多母体在断乳后由于过多的能耗导致体重明显低于交配前, 所以哺乳期时间的固定避免了母体承受过多的能量消耗。根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 较短的哺乳期与高寒地区植物生长期短以及低温环境等因素相适应, 并有利于能量的合理分配^[24]。而妊娠期能量需求相对较小, 主要为哺乳期储存能量, 其时间的延长反而有利于母体及后代的生长发育, 增加繁殖期能量利用的效率^[32]。据报道哺乳期与下一个妊娠期重叠的根田鼠其妊娠期和哺乳期均比正常繁殖鼠延长, 但妊娠期的延长比哺乳期更为明显, 哺乳期只略微延长^[23]。Glazier^[33, 34]认为延长能量传递给幼体的时间是繁殖期的主要对策之一, 主要表现于妊娠期的时间长短, 较长的妊娠期能提高幼体生产力的能量转化率。他研究的 5 种白足鼠属 (*Peromyscus*) 动物的断乳期是一致的, 胎仔数较大的物种并不比胎仔数较小的哺乳期长。研究表明调控了体型大小、体重、胎仔数及体温之后, 摄食率的增加与妊娠期长度紧密相关。妊娠期摄入能的绝对增加量很大程度上反映了妊娠期的长度, 该长度又与物种的体型大小有关^[7, 35, 36]。

2.2 提高能量转化效率对策

小哺乳动物根据能量需求增加而提高能量同化效率，包括增加摄入能及减少粪尿损失。妊娠期能量摄入增加较少，大约超过维持能 10% ~ 30%，哺乳期平均在 45% ~ 200% 以上^[37]。对于早成兽来讲，妊娠期的能量需求要超过晚成兽。即使如此有些早成兽妊娠期的能量摄入也只增加了大约 16%，而哺乳期却增加 92%^[32]。哺乳是繁殖过程中能量消耗最多的阶段，同时伴随能量需求的极大增加。例如，高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 繁殖期可增加能量摄入 30%，高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*) 增加 50%^[22]；根田鼠妊娠期能耗增加 24.31%，哺乳期的同化能增加 68% ~ 80%^[23, 24]。哺乳期能量摄入增加的范围一般是非妊娠期、非哺乳期雌体的 65% ~ 200%^[7, 38]，最大水平可达到非繁殖雌体的 250% ~ 500%。在鼠类及其他一些小哺乳动物中，该比例更高，小家鼠 (*Mus musculus*) 达到 400%^[39]，而鼯鼠 (*Sorex coronatus*) 甚至高达 800%^[30]。同时，食物摄入的增加并未使消化率相应下降。因为整个繁殖期特别是哺乳期母体的消化道长度增加、重量增大，这样不仅提高食物的吸收而且减少了粪尿的能量损失，从而提高了同化效率，促进了繁殖期能量的合理利用^[33, 40, 41]。

2.3 利用储存能量的对策

大多数哺乳动物妊娠期和哺乳期的能量收支分别是能量的储存和利用过程，妊娠期要摄取更多的能量，并贮存于母体组织中以备哺乳期利用。妊娠啮齿类的平均每日能量摄入比非繁殖啮齿类平均高 18% ~ 25%，而且大多数物种以脂肪的形式把能量储存起来在哺乳期利用，因此幼仔出生后母体体重比怀孕初期明显要高^[42, 43]。大型哺乳动物通常释放储存的脂肪来缓冲妊娠期消耗，如果储存不充足，怀孕率就要降低^[44~46]。对于大多数小哺乳动物而言，储存脂肪对繁殖的影响并不十分明显，但有些冬眠啮齿类脂肪的积累直接关系到第二年春天的繁殖及后代的生长发育^[47, 48]。白足鼠属动物 (*Peromyscus*) 在孕期如果没有储存脂肪，则生育力显著降低，并影响胎仔数、性比、断乳时后代个体大小及脑的大小^[42, 49]。一些蝙蝠不可避免要有较高的活动水平及明显的飞行消耗，其脂肪储存对繁殖来讲也是至关重要的。例如，大宗蝠 (*Eptesicus fuscus*) 在妊娠中期的一周之内体内脂肪增加可达 68%，如果未达到该储存量，胎儿的生长率及怀孕率均要下降^[40]。根据该对策可把雌体的繁殖生活史模型分为：资本繁殖者 (Capital breeders) 和收入繁殖者 (Income breeders)。前者以脂肪储备与食物糖元的形式增加繁殖能量；后者通过增加能量摄入而补偿繁殖的能量需求^[50]。

2.4 能量的补偿对策

该对策是指小哺乳动物通过减少与繁殖无关的活动而降低一些能量消耗，从而补偿繁殖期的能量需求，达到繁殖期能量的合理利用。一些物种可通过减少某些无关活动的时间、减少与繁殖无关活动的能量或维持能补偿繁殖能量的消耗；还有许多哺乳动物通过热调节能力及代谢补偿来减少哺乳期能量的需求，如棕色长耳蝙蝠 (*Plecotus auritus*) 在妊娠期及哺乳期代谢能的增加与基础代谢率的增加保持一致^[40]；另外，降低体温及减少幼体生长率，也能减小哺乳期能量需求^[51]。蝙蝠甚至在哺乳期能量代谢只增加 20% ~ 40% 的情况下，利用热调节从维持代谢释放能量用于哺乳，这样就避免或减少了过多地摄入食物^[52, 53]。实际上，繁殖期能量的再分配是能量补偿的重要途径，小哺乳动物通过减少一些非繁殖期水平的活动及热调节消耗 (维持能)，或减少与繁殖无关活

动的时间,来调节并分配更多的能量用于繁殖^[54]。

3 哺乳期的能量权衡

哺乳期的能量需求大大超过妊娠期,而且大多数哺乳雌体能量消耗的增加是为了满足泌乳的能量需要,包括泌乳量及哺乳的能量增量^[55]。许多小哺乳动物哺乳期能量摄入是随胎仔数增加而增大的,因此胎仔数是影响哺乳期雌体能量增加的主要因素。哺乳期代谢能增加量与非繁殖雌体维持能的比值根据胎仔数的变化而不同,当肥沙地鼠(*Psammomys obesus*)哺乳1~3仔时代谢能增加85%,4~5仔时增加118%,6~8仔增加138%^[41,55];松田鼠(*Microtus pinetorum*)哺乳2仔时代谢能增加44.5%,3仔增加68%^[56];白足鼠(*Peromyscus leucopus*)哺乳2仔时代谢能增加74%,3仔则增加94%^[57]。此外,哺乳后期是繁殖周期中能量需求的最关键时期,雌体的最大代谢能一般产生在该时期^[26,29,36]。妊娠期和哺乳期灰短尾负鼠(*Monodelphis domestica*)的静止代谢率(RMR)均明显增加,而且与体温的增加相关,但是繁殖能量需求在哺乳后期才有显著差别^[58]。有关此方面涉及许多假说,例如:母体权衡当前与未来繁殖成功的繁殖价假说^[59],后代之间能量权衡的最优胎仔数假说^[4]及母体在特殊环境下产生特殊胎仔数的最优投资假说^[12~14,21,60]。纵观这些理论,均涉及母体自身的消耗与转化为幼体能量消耗之间的权衡与优化,并由此产生了一系列生活史对策。

3.1 母体能量的权衡

Kenagy等^[26]把繁殖期的能量平衡总结为公式: $I + S = P + E$;其中I是食物同化能,S是指体内储存,P是泌乳所需能量,E是通过双标水法测的DEE。他认为丽色黄鼠(*Spermophilus saturatus*)的总能量需求主要通过食物摄入来平衡,只有很少的一部分(小于4%)来自体内储存。实际上,恒温小哺乳动物一般通过增加食物摄入就能满足繁殖期的能量需要^[7];当食物充足时,一些小哺乳动物能保持能量平衡,如松田鼠^[56]和丽色黄鼠^[26,61];另外一些动物则通过增加能量储存来满足需求,如马岛猬(*Echinops telfairi*)^[38];还有些不能同化足够的能量而必须利用能量储备,如黑线毛足鼠(*phodopus sungorus*)^[62]。如果能量吸收不能满足母体维持能和哺乳的需要,则可有以下3种对策^[41]:

3.1.1 维持能不变而乳汁量减少

此时幼体生长率较慢,但母体体重保持恒定。甚至当幼崽的生长明显缓慢时,母体的储备也不能给幼体利用。大鼠(*Rattus norvegicus*)就表现该对策,此时幼仔不能保持最大生长率,而母鼠却能继续保持自身能量平衡,这样幼体就在一个很不稳定的环境空间中生长发育^[63,64]。尽管在资源分配上存在亲代与后代的冲突,但冲突的方式朝向对亲代最有利的方向^[65~67]。这样母体可以通过当前生存及将来生育力补偿目前后代的损失^[60]。

3.1.2 维持能降低而乳汁生产维持正常

此时母体利用体内储存来弥补哺乳能量的短缺。因此,幼体生长迅速,而母体体重减少。该对策出现于大多数物种,当母体不能摄取充足能量时,就动用体内储备使幼崽正常发育。例如,洛基山黄鼠(*Spermophilus armatus*)在面对时间和资源的限制时,就通过利用母体体内储存来维持幼体生长^[68]。表明后代生长的繁殖投资与母体生存消耗

之间存在着负相关^[10]。

3.1.3 维持能与乳汁均减少

该对策也是最常见的一种方式，此时幼体生长缓慢，且母体体重减少。如果妊娠期与哺乳期发生重叠，母体能量储存消耗过多，或者妊娠期与哺乳期的能量分配情况决定了该对策母体储存能量的利用状况，导致母体与幼体均受到损失^[69]。据报道棉鼠 (*Sigmodon hispidus*) 用此对策^[51]。

3.2 有关胎仔数的能量权衡

胎仔数作为一个后代能量权衡的指标，对个体今后的生长、生存及繁殖成功的影响意义重大，并主要与亲代生存和后代生存之间的权衡有关。

3.2.1 胎仔数与亲代生存的权衡

鸟类的一些研究显示窝卵数与亲代生存呈现负相关^[70,71]，而有些研究却表明两者没有关联^[72,73]。对于哺乳动物，有关胎仔数与亲代生存或生育力的关系尚未有直接的报道^[27,28,74-78]，但有研究表明亲代消耗的增加与胎仔数增加不同步，胎仔数的增加对后代生存有负面影响。主要表现为胎仔数大的幼体存活力降低，后代大小与增长率也随胎仔数增加而降低。同时，哺育更大胎仔数的亲代高繁殖力使将来繁殖潜力降低，包括降低母体生存或减少未来的胎仔数^[15,28,77,79,80]。

3.2.2 胎仔数与后代生存之间的权衡

胎仔数与后代生存的权衡关系包括胎仔数与后代大小之间的负面关系及后代体重与繁殖潜力的权衡^[17]。在后代大小与数量的权衡中，选择可能直接作用于大小这个成分，故后代大小比胎仔数更受能量所限制。并非指后代大小不随胎仔数变化，表明后代大小有一定的变化范围，这个变化范围强烈地影响着胎仔数的变化。当母体出现能量短缺时，权衡朝向幼体的体重及大小，而这种权衡的差异在幼体独立生活后表现得尤为突出，包括后代断乳时的年龄、体重大小及胎仔数之间的权衡^[16,81,82]。Mappes 等^[28]发现欧鼯 (*Clethrionomys glareolus*) 断乳时幼体体重与之后的成熟显著相关，断乳时个体小的幼体比大幼体的生存可能性要小，繁殖潜力要低。这种权衡表现为 3 种对策：1) 减少胎仔数，维持断乳后代的个体大小及断乳年龄；2) 减少断乳的个体大小，但保持胎仔数及断乳年龄；3) 延迟断乳年龄，维持胎仔数和断乳个体大小^[36]。

繁殖消耗影响后代生存的权衡比影响亲代生存更为普遍，减少成体生育力的权衡比减少成体生存的权衡更常见，权衡的结果对后代的生存发展不利。因此，母体的繁殖必须考虑整个生活史，而不是一次的繁殖成功。而且不同胎仔数的消耗与收益必须全面综合的研究，起码要有能量消耗的替代考虑，包括进一步考虑增加胎仔数超过亲代生存与繁殖的消耗^[10]。

综上所述，小哺乳动物在长期的自然选择过程中形成了各种繁殖能量对策。在整个生活史中任何单一的繁殖对策都不可能总是最优的，不同的物种根据不同的环境条件及自身的状况来决定采取的对策^[20]。

参考文献：

万方数据

[1] Bronson F H. Mammalian reproduction: an ecological perspective [J]. *Biol Reprod*, 1985, 32: 1-26.

- [2] Wang G H. The changes in the amount of daily food - intake of the albino rat during pregnancy and lactation [J] . *Am J Physiol* , 1925 , 71 : 736 - 741 .
- [3] Brody S. Bioenergetics and growth [M] . New York : Hafner , 1945 .
- [4] Lack D. The natural regulation of animal numbers [M] . London : Oxford University Press , 1954 .
- [5] Kaczmarski F. Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole [J] . *Acta Theriol* , 1966 , 11 : 409 - 417 .
- [6] Millar J S. Tactics of energy partitioning in breeding *Peromyscus* [J] . *Can J Zool* , 1975 , 53 : 967 - 976 .
- [7] Gittleman J L , Thompson S D. Energy allocation in mammalian reproduction [J] . *Am Zool* , 1988 , 28 : 863 - 875 .
- [8] Sinervo B , DeNardo D F. Cost of reproduction in the wild : path analysis of natural selection and experimental tests of causation [J] . *Evolution* , 1996 , 50 (3) : 1299 - 1313 .
- [9] Jonsson K I , Tuomi J , Jaremo J. Pre - and postbreeding cost of parental investment [J] . *Oikos* , 1998 , 83 : 424 - 431 .
- [10] Sikes R S , Ylonen H. Considerations of optimal litter size in mammals [J] . *Oikos* , 1998 , 83 : 452 - 465 .
- [11] Sinervo B , Svensson E. Mechanistic and selective causes of life history trade - offs and plasticity [J] . *Oikos* , 1998 , 83 : 432 - 442 .
- [12] Atramentowicz M. Optimal litter size : Does it cost more to raise a large litter in *Caluromys philander* [J] . *Can J Zool* , 1992 , 70 : 1511 - 1515 .
- [13] Sinervo B , Doughty P , Huey R B , Zamudio K. Allometric engineering : a causal analysis of natural selection on offspring size [J] . *Science* , 1992 , 258 : 1927 - 1930 .
- [14] Sinervo B , Doughty P. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction : experimental , maternal and quantitative genetic aspects [J] . *Evolution* , 1996 , 50 (3) : 1314 - 1327 .
- [15] Koskela E. Offspring growth , survival and reproductive success in the bank vole : a litter size manipulation experiment [J] . *Oecologia* , 1998 , 115 : 379 - 384 .
- [16] Sikes R S. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) [J] . *J Mamm* , 1995 , 76 (2) : 348 - 357 .
- [17] Sikes R S. Trade - offs between quality of offspring and litter size : differences do not persist into adulthood [J] . *J Mamm* , 1998 , 79 (4) : 1143 - 1151 .
- [18] Campbell M T , Slade N A. The effect of maternal mass on litter size and offspring survival in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) [J] . *Can J Zool* , 1995 , 73 : 133 - 140 .
- [19] Nilsson J - A , Svensson E. The cost of reproduction : a new link between current reproductive effort and future reproductive success [J] . *Proc R Soc Lond. B* , 1996 , 263 : 711 - 714 .
- [20] Festa - Bianchet M , Gaillard J - M , Jorgerson J T. Mass and density - dependant reproductive success and reproductive costs in a capital breeder [J] . *Am Nat* , 1998 , 152 (3) : 367 - 379 .
- [21] Ruusila V , Ermala A , Hyvarinen H. Cost of reproduction in introduced female canadian beavers (*Castor canadensis*) [J] . *J Zool* , 2000 , 252 : 79 - 82 .
- [22] 王祖望 , 曾缙祥 , 韩永才 , 张晓爱 . 高寒草甸生态系统小哺乳动物能量动态的研究 I. 高原鼠兔和中华鼫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 .
- [23] 王祖望 , 曾缙祥 , 梁杰荣等 . 根田鼠繁殖时期的能量需要 [A] . 见 : 夏武平主编 . 高寒草甸生态系统 [C] . 兰州 : 甘肃人民出版社 , 1982 .
- [24] 王德华 , 孙儒泳 , 王祖望 . 根田鼠的最大同化能量 [J] . 动物学报 , 1996 , 42 (1) : 35 - 41 .
- [25] Calow P. The cost of reproduction - a physiological approach [J] . *Bio Rev* , 1979 , 54 : 23 - 40 .
- [26] Kenagy G J , Masman D , Sharbaugh S M , Nagy K A. Energy expenditure during lactation in relation to litter size in free - living golden-mantled ground squirrels [J] . *J Anim Ecol* , 1990 , 59 : 73 - 88 .
- [27] Hare J F , Murie J O. Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in Columbian ground squirrels [J] . *J Mamm* , 1992 , 73 : 449 - 454 .
- [28] Mappes T , Koskela E , Ylonen H. Reproductive costs and litter size in the bank vole [J] . *Proc R Soc Lond* , 1995 , 261 : 19 - 24 .

- [29] Kenagy G J. Energy allocation for reproduction in the golden - mantled ground squirrel [J] . *Symp zool soc lond* , 1987 , 57 : 259 - 273 .
- [30] Genoud M , Vogel P. Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (*Soricidae*) [J] . *J Zool* , 1990 , 220 : 41 - 60 .
- [31] Oftedal O T. Pregnancy and lactation [A] . In : Hudson R J , White R G eds. Bioenergetics of wild herbivores [C] , Boca Raton , Florida : CRC Press , 1985 .
- [32] Kunkele J. Energetics of gestation relative to lactation in a precocial rodent , the guinea pig (*Cavia porcellus*) [J] . *J Zool* , 2000 , 250 : 533 - 539 .
- [33] Glazier D S. Energetics of litter size in five species of *Peromyscus* with generalizations for other mammals [J] . *J Mamm* , 1985 , 66 (4) : 629 - 642 .
- [34] Glazier D S. Reproductive efficiency and the timing of gestation and lactation in rodents [J] . *Am Nat* , 1990 , 135 : 269 - 277 .
- [35] Kihlstrom J P. Period of gestation and body weight in some placental mammals [J] . *Comp Biochem. Physio* , 1972 , 43A : 673 - 679 .
- [36] Millar J S. Adaptive features of mammalian reproduction [J] . *Evolution* , 1977 , 31 : 370 - 386 .
- [37] Koteja P , Krol E , Stalinski J , Weiner J. Energetic cost of reproduction in altricial and precocial rodents [J] . *Mesogee* , 1993 , 53 : 7 - 12 .
- [38] Poppitt S D , Speakman J R , Racey P A. Energetics of reproduction in the lesser hedgehog tenrec , *Echinops telfairi* (Martin) [J] . *Physiol Zool* , 1994 , 67 : 976 - 994 .
- [39] König B , Markl H. Maternal care in house mice. I. The weaning strategy as a means for parental manipulation of offspring quality [J] . *Behav Ecol Sociobiol* , 1987 , 20 : 1 - 9 .
- [40] Racey P A , Speakman J R. The energy of pregnancy and lactation in heterothermic bats [A] . In : Loudon A , Racey P A eds. The reproductive energy in mammals [C] , Oxford : Oxford University Press , 1987 .
- [41] Degen A A. Ecophysiology of small desert mammals [C] . Springer , 1997 .
- [42] McClure P A. The energetics of reproduction and life histories of cricetine rodents. In : Loudon A , Racey P A eds. The reproductive energy in mammals [C] . Oxford : Oxford University Press , 1987 .
- [43] Randolph J C , Cameron G N , McClure P A. Nutritional requirements for reproduction in the cotton rat , *Sigmodon hispidus* [J] . *Ecology* , 1995 , 58 : 31 - 45 .
- [44] Bartholomew G A. Reproductive and social behavior of the northern elephant seal [J] . *Univ Cal Publ Zool* , 1952 , 47 : 369 - 472 .
- [45] Thomas D C. The relationship between fertility and fat reserves of Peary caribou [J] . *Can J Zool* , 1982 , 60 : 597 - 602 .
- [46] Frisch R E. Body fat , puberty and fertility [J] . *Bio Rev* , 1984 , 59 : 161 - 188 .
- [47] Armitage K B. Reproductive strategies of yellow - bellied marmots : energy conservation and differences between the sexes [J] . *J Mamm* , 1998 , 79 (2) : 385 - 393 .
- [48] Michener G R. Sexual differences in reproductive effort of Richardson 's ground squirrels [J] . *J Mamm* , 1998 , 79 (1) : 1 - 19 .
- [49] McC Graham N. Energy exchanges of pregnant and lactating ewes [J] . *Aust J Agric Res* , 1964 , 15 : 127 - 141 .
- [50] Jacquot J J , Vessey S H. Recruitment in white - footed mice (*Peromyscus leucopus*) as a function of litter size , parity , and season [J] . *J Mamm* , 1998 , 79 (1) : 312 - 319 .
- [51] Mattingly D K , McClure P A. Energy allocation during lactation in cotton rats (*Sigmodon hispidus*) on a restricted diet [J] . *Ecology* , 1985 , 66 : 928 - 937 .
- [52] Anthony E L P , Kunz T H. Feeding strategies of the little brown bat , *Myotis lucifugus* , in southern New Hampshire [J] . *Ecology* , 1977 , 58 : 775 - 786 .
- [53] Kunz T H. Post - natal growth and energetics of suckling bats [A] . In : Fenton M B , Racey P A , Rayner J M V eds. Recent advances in the study of bats [C] . Cambridge : Cambridge University Press , 1987 .

- [54] Racey P A. Ecology of bat reproduction [A] . In : Kunz T H ed. Ecology of bats [C] . New York . : Plenum Press , 1982 .
- [55] Kam M , Degen A A. Energetics of lactation and growth in the fat sand rat , *Psammomys obesus* : new perspectives of resource partitioning and the effects of litter size [J] . *J Theor Biol* , 1993 , 162 : 353 – 369 .
- [56] Lochmiller R L , Whelan J B , Kirkpatrick R L. Energetic cost of lactation in *Microtus pinetorum* [J] . *J Mamm* , 1982 , 63 : 475 – 481 .
- [57] Millar J S. Energetics of reproduction in *Peromyscus leucopus* : the cost of lactation [J] . *Ecology* , 1978 , 59 : 1055 – 1061 .
- [58] Harder J D , Hsu M J , Garton D W. Metabolic rates and Body temperature of the gray short – tailed opossum (*Monodelphis domestica*) during gestation and lactation [J] . *Physiol. Zool* , 1996 , 69 (2) : 317 – 339 .
- [59] Williams G C. Natural selection , the cost of reproduction , and a refinement of Lack ' s principle [J] . *Am Nat* , 1966 , 100 : 687 – 690 .
- [60] Partridge L , Harvey P H , The Ecological context of life history evolution [J] . *Science* , 1988 , 241 : 1449 – 1455 .
- [61] Kenagy G J , Stevenson R D , Masman D , Energy requirements for lactation and postnatal growth in captive golden – mantled ground squirrels [J] . *Physiol Zool* , 1989 , 62 : 470 – 487 .
- [62] Weiner J. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus pallas* 1770) [J] . *Symp zool soc lond* , 1987 , 57 : 167 – 187 .
- [63] Lederman S A , Rosso P. Effects of fasting during pregnancy on maternal and fetal weight and body composition in well – nourished and undernourished rats [J] . *J Nutr* , 1981 , 111 : 1823 – 1832 .
- [64] Leon M , Woodside B. Energetic limits on reproduction : maternal food intake [J] . *Physiol Behav* , 1983 , 30 : 945 – 957 .
- [65] Linden M , Moller A P. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds [J] . *Trends Evol Ecol* , 1989 , 4 : 367 – 371 .
- [66] Lloyd D G. Selection of offspring size at independence and other size – versus – number strategies [J] . *Am Nat* , 1987 , 129 : 800 – 817 .
- [67] Charnov E L , Downhower J F , Brown L P. Optimal offspring size in small litters [J] . *Evol Ecol* , 1995 , 9 : 57 – 63 .
- [68] Rieger J F. Body size , litter size , timing of reproduction , and juvenile survival in the Uinta ground squirrel , *Spermophilus armatus* [J] . *Oecologia* , 1996 , 107 : 463 – 468 .
- [69] Oswald C , McClure P A. Energetics of concurrent pregnancy and lactation in cotton rats and woodrats [J] . *J Mamm* , 1990 , 71 : 500 – 590 .
- [70] Dijkstra C , Bult A , Daan S , Meijer T , Zijlstra M. Brood size manipulation in the kestrel (*Falco tinnunculus*) : effects on offspring and parent survival [J] . *J Anim Ecol* , 1990 , 59 : 269 – 286 .
- [71] Daan S , Deerenberg C , Dijkstra C. Increased daily work precipitates natural death in the kestrel [J] . *J Anim Ecol* , 1996 , 65 : 539 – 544 .
- [72] Gustafsson L , Sutherland W J. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* [J] . *Nature* , 1988 , 335 : 813 – 815 .
- [73] Pettifor R A , Perrins C M , McCleery R H. Individual optimization of clutch size in great tits [J] . *Nature* , 1988 , 336 : 160 – 162 .
- [74] Morris D W. Proximate and ultimate controls on life – history variation : the evolution of litter size in white – footed mice *Peromyscus leucopus* [J] . *Evolution* , 1986 , 40 : 169 – 181 .
- [75] Morris D W. Optimum brood size : tests of alternative hypotheses [J] . *Evolution* , 1992 , 46 : 1848 – 1861 .
- [76] Millar J S , Derrickson E M , Sharpe S T. Effects of reproduction on maternal survival and subsequent reproduction in northern *Peromyscus leucopus* [J] . *Can J Zool* , 1992 , 70 : 1129 – 1134 .
- [77] Risch T S , Dobson F S , Murie J O. Is mean litter size the most productive ? A test in Columbian ground squirrels [J] . *Ecology* , 1995 , 76 : 1643 – 1654 .
- [78] Cantoni D , Brown R E. Paternal investment and reproductive success in the California mouse *Peromyscus californicus* [J] .

Anim Behav , 1997 , 54 : 377 – 386.

- [79] Smith H G , Kallander H , Nilsson J A. The trade-off between offspring number and quality in the great tit *Parus major* [J]. *J Anim Ecol* , 1989 , 58 : 383 – 402.
- [80] De Kogel C H. Long – term effects of brood size manipulation on morphological development and sex – specific mortality of offspring [J] . *J Anim Ecol* , 1997 , 66 : 167 – 178.
- [81] Konig B , Riester J , Markl H. Maternal care in house mice (*Mus musculus*) . II. The energy cost of lactation as a function of litter size [J] . *J Zool* , 1988 , 216 : 195 – 210.
- [82] Sikes R S. Effects of maternal nutrition on post – weaning growth in two North American rodents [J] . *Behav Ecol Sociobiol* , 1996 , 38 : 303 – 310.

ENERGY BUDGET STRATEGIES IN SMALL MAMMALS DURING REPRODUCTION

LIU He WANG Dehua WANG Zuwang

(*Institute of Zoology , the Chinese Academy of Sciences , Beijing , 100080*)

Abstract : The energy budget strategies during reproduction were reviewed based on both empirical and theoretical literature , including the energy classification during the reproduction , the strategies of energy allocation in the reproduction and the energy trade-off during lactation. The strategies of energy allocation include optimality of time , improving the efficiency of assimilation , exploiting the storage and compensation in the energy budgets. In addition , the trade-offs of energy allocation between parent and offspring as well as between litter size and offspring size were analyzed. From the dynamic point of view , we thought that there is no one strategy which is not always optimal for animals , different species could adopt different strategies under different situations to increase their fitness.

Key words : Small mammals ; Reproduction ; Energy strategy ; Trade-off