

黑线仓鼠自身生存和繁殖输出间的权衡不受温度影响

赵志军*

(温州大学生命与环境科学学院, 温州 325035)

摘要: 为阐明野生小型哺乳动物哺乳期能量收支对策, 深入理解最大持续能量摄入 (SusEI) 限制的因素和机理, 测定了不同环境温度下 (21℃、30℃和5℃) 与哺育不同胎仔数 (自然胎仔数 Con、减少 Minus 和增加胎仔数 Plus) 的黑线仓鼠哺乳期体重、摄食量、基础代谢率 (BMR)、非颤抖性产热 (NST), 以及褐色脂肪组织 (BAT) 细胞色素 C 氧化酶 (COX) 活性、血清 T₃、T₄ 和催乳素水平。结果显示, 哺乳期体重显著降低, 摄食量显著增加, 21℃和30℃组间差异不显著。最大持续摄食量约为 14 g/d, Minus 组分别比 Con 组和 Plus 组低 20.3% 和 18.6%。温度对摄食量的影响显著, 5℃下摄食量达 16 g/d, 比 21℃和30℃组高 14% ($P < 0.05$)。Con 组和 Minus 组胎仔数维持稳定, 而 Plus 组胎仔数显著降低, 断乳时 Con 组和 Plus 组胎仔数差异不显著。Minus 组胎仔体重显著低于 Con 组和 Plus 组。断乳时 Minus 组平均幼体体重比 Con 组和 Plus 组分别高 17.9% 和 24.9% ($P < 0.05$)。5℃下 BMR、NST、COX 活性、血清 T₃、T₄ 和催乳素水平显著高于 21℃和 30℃, 而 21℃和 30℃组间差异不显著。结果表明: 黑线仓鼠 SusEI 水平为 $5 \times \text{BMR}$, 低温下可通过增加能量摄入应对代谢产热的能量支出, 在自身维持和繁殖输出之间采取了“权衡分配”的能量学策略, 研究结果支持热耗散限制假说, 也符合外周限制假说的预测。

关键词: 黑线仓鼠; 繁殖输出; 能量收支; 基础代谢率; 产热; 温度; 胎仔数

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2015) 04-0359-10

The trade-off between the energy allocation to maintenance and reproduction in striped hamster is independent of temperature

ZHAO Zhijun*

(College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China)

Abstract: The present study was aimed at examining the energy budget during lactation in small mammals, within which the factors limiting maximum sustained energy intake (SusEI) and the physiological mechanisms underpinning the limitation would be further explored. Body mass, food intake, litter size and litter mass during lactation were determined in striped hamsters raising natural litters (Con), minus 2–3 (Minus) and plus 2–3 pups (Plus) at 21℃, 30℃ and 5℃. Basal metabolic rate (BMR), nonshivering thermogenesis (NST), cytochrome c oxidase (COX) activity of brown adipose tissue (BAT), serum T₃, T₄ and prolactin levels also were measured. Females increased food intake, but decreased body mass throughout lactation, during which the differences between 21 and 30℃ were not significant. Maximum asymptotic food intake averaged 14g/d, and it was lower by 20.3% and 18.6% in Minus group than Con and Plus groups, respectively. The effect of temperature on food intake was significant. Food intake was increased to 16g/d at 5℃, which was significantly higher than that at 21 and 30℃ (by 14%, $P < 0.05$). Litter size decreased significantly in Plus group, but did not change in Con and Minus groups throughout the lactation. Mean litter size was 4.5 ± 0.3 , 2.6 ± 0.3 and 4.6 ± 0.3 in Con, Minus and Plus groups, respectively, at weaning ($P < 0.01$), and no difference was observed between Con and Plus groups. On weaning day, litter mass was not different between Con and Plus groups, but it was significantly lower in Minus group (33.9 ± 3.8) g than Con (50.9 ± 2.2) g and Plus groups (49.0 ± 1.8) g. Mean pup body mass was (13.7 ± 0.7) g in Minus group, which was higher by 17.9% and 24.9% than that in Con (11.6 ± 0.5) g and Plus (10.9 ± 0.6) g groups ($P < 0.05$), respectively. BMR, NST, BAT COX activity, serum T₃, T₄ and prolactin levels were significantly higher at 5℃ than 21℃ and 30℃, whereas no differences were observed between 21℃ and 30℃. It suggested that SusEI

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31270458)

作者简介: 赵志军 (1973–), 男, 博士, 教授, 硕士研究生导师, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2014-09-23; 修回日期: 2015-04-17

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhao73@foxmail.com

was $5 \times \text{BMR}$ in striped hamster raising different litter size at 5°C , 21°C and 30°C . Cold-exposed hamsters were able to increase energy intake to cope with the energy expenditure for thermogenesis, showing a trade-off energetic budget between maintenance and reproductive output. The finding provided support for the "heat dissipation limitation hypothesis", but was also consistent with the prediction of the "peripheral limitation hypothesis".

Key words: Basal metabolic rate (BMR); Energy budget; Litter size; Reproductive output; Striped hamster; Temperature; Thermogenesis

最大持续能量摄入 (Sustained energy intake, SusEI) 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; 王玉山等, 2000; Speakman, 2007; 赵志军等, 2009)。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,哺乳高峰期是能量收支最高的时期,接近其生理极限水平,故此哺乳期动物被广泛用于研究 SusEI 限制的因素和生理机制 (Speakman, 2007; Wu *et al.*, 2009; 赵志军等, 2009)。

环境温度和母体哺育后代数量是影响哺乳期能量收支的主要因素。将哺乳期 Swiss 小鼠和刚毛棉鼠 (*Sigmodon hispidus*) 暴露于低温或者增加胎仔数,其 SusEI 或繁殖输出未增加 (Hammond *et al.*, 1994, 1996; Rogowitz, 1996)。外周限制假说认为外周组织和器官消耗能量的能力,包括肌肉的做功能力、繁殖状态下乳腺的泌乳能力、低温环境下肌肉和褐色脂肪组织 (BAT) 的产热能力等限制了 SusEI (Hammond *et al.*, 1994, 1996; Zhao and Cao, 2009)。但哺乳期低温暴露的 MF1 小鼠可通过进一步增加 SusEI,以满足维持自身和哺育后代的双重能量需求,外周限制假说无法作出合理的解释 (Król and Speakman, 2003)。

热耗散限制假说认为哺乳期 SusEI 受散热能力的限制,低温暴露不是动物额外能量需求的增加,而是打破了散热能力的限制,从而准许动物提高食物摄入和泌乳,导致 SusEI 和繁殖输出显著增加 (Król and Speakman, 2003; Speakman and Król, 2005)。该假说预测,随环境温度升高,母体散热能力受到制约,限制 SusEI 和繁殖输出。与室温相比,低温或暖温下哺乳的 MF1 小鼠 (Król and Speakman, 2003)、布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (Wu *et al.*, 2009) 和欧洲野兔 (*Lepus europaeus*, Pallas) (Valencak *et al.*, 2010) 的 SusEI、胎仔重和泌乳能量支出显著增加,与热耗散限制假说的预测一致。Wu 等 (2009) 将哺育不同胎

仔数的布氏田鼠暴露于不同环境温度,发现暖温下哺育大胎仔数母体的 SusEI、泌乳能量输出和胎仔重均显著低于室温组,支持热耗散限制假说,而哺育小胎仔数母体的 SusEI 和繁殖输出与室温组无差异,不符合该假说的预测,表明哺乳期 SusEI 的限制因素可能存在种属差异,同时也与环境温度和母体哺育幼体的数量有关。

黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) 是广泛分布于我国北方和中原地区的主要农田和草原啮齿类物种之一。该鼠体型较小,代谢率相对较高,其能量收支受环境温度的显著影响 (Bao *et al.*, 2002; Song and Wang, 2003; 柳劲松等, 2003; Zhao *et al.*, 2010)。母鼠可多次繁殖,哺乳期能量收支与胎仔数有关 (李玉春等, 1989; 杨玉平等, 1996; 鲍伟东等, 2001)。本文将哺乳期黑线仓鼠暴露于不同的环境温度 (5°C 、 21°C 和 30°C), 并人工调控其哺育后代数量,通过测定哺乳期 SusEI 与繁殖输出,旨在阐明该鼠的繁殖期能量学策略,深入理解 SusEI 限制的因素和机制。

1 研究方法

1.1 实验动物

黑线仓鼠来自室内繁殖种群 (温州大学动物气候室,饲养温度为 $21^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$,光照为 12L:12D)。动物可自由取食 (北京科奥协力饲料有限公司生产的标准鼠饲料) 和饮水。取 3.5 - 4.5 月龄健康雌性黑线仓鼠 179 只 (均为处女鼠),单笼 ($29 \text{ cm} \times 18 \text{ cm} \times 16 \text{ cm}$) 饲养,与年龄相近的雄鼠配对。根据雌鼠体重的变化确定其妊娠后分离雄鼠。共有 75 只雌鼠妊娠。在分娩当日将母鼠和幼体随机分成 3 组,分别暴露于 $21^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$, $30^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ 和 $5^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$,至断乳。每一温度下的动物再随机分为 3 组:对照组 (Con) 哺乳自然胎仔数;增加胎仔数组 (Plus),每只母体增加 2 - 3 个幼体;减少胎仔数组 (Minus),每只母体减少 2 - 3 个幼体。在每一个温度条件下,选择自然胎仔数

相似的母体进行调整胎仔数实验,即在增加或减少胎仔数之前,母体自然分娩的胎仔数相近。所有动物在哺乳期第 19 天断乳。饲养笼中加等量锯末作为垫料。

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 天摄食量平均值作为黑线仓鼠哺乳期最大持续摄食量(赵志军, 2011), $SusEI = \text{最大持续摄食量} \times \text{食物的干物质含量} \times \text{食物热值}$ (17.6 kJ/g)。

1.3 基础代谢率 (Basal metabolic rate, BMR) 和非颤抖性产热 (Nonshivering thermogenesis, NST)

断乳当天,根据赵志军(2012)描述的方法,以开放式呼吸代谢仪(Sable system, USA)测定母体 BMR 和 NST。呼吸室气体流速为 650-750 mL/min。测定温度为 $29^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, BMR 持续测定 2.5 h,以 5 min 内连续稳定的最低耗氧速率的平均值作为 BMR (mLO_2/h)。以 $\text{BMR} (\text{kJ}/\text{d}) = 20.9 \times \text{BMR} (\text{mLO}_2/\text{h})$ 进行单位转换(Weir, 1949; Speakman, 2000)。NST 的测定温度为 $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$,采用皮下注射与动物体重相应剂量的去甲肾上腺素(NE)诱导,注射 NE 后持续测定 60 min,以 5 min 内连续稳定的最高耗氧速率的平均值作为 NST (mLO_2/h) (王建梅和王德华, 2006)。

1.4 血清 T_3 、 T_4 和催乳素

NST 测定后,断颈处死动物,取血,自然凝集 2 h 后,离心(3500 r/min) 10 min,吸取血清,保存于冰箱中(-20°C)。用放射性免疫测定试剂盒测定血清 T_3 、 T_4 及催乳素含量(北京北方生物技术研究所),批内和批间测定的变异系数均小于 10%。

1.5 BAT 重量、线粒体蛋白含量和 COX 活性

处死动物后快速分离肩胛部 BAT,置于液氮中,低温贮存备用。全部样品收集完毕后,提取 BAT 线粒体蛋白(Wiesinger *et al.*, 1989; Zhao and Wang, 2005)。采用福林酚法测定线粒体蛋白浓度,以牛血清蛋白作为标准蛋白(Lowry *et al.*, 1951)。COX 活性采用氧电极法(Oxytherm Electrode System, Hansatech 公司)测定(Sundin *et al.*, 1978; 赵志军等, 2008)。反应杯温度 25°C , 反应液体积 2 mL,其中包括 10 μL 样品、30 μL 线

胞色素 c 和 1.96 mL 基质液(Zhao and Wang, 2005; 赵志军等, 2008)。

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。温度和胎仔数对体重、摄食量、胎仔数、胎仔重、BMR 和 NST,以及血清 T_3 、 T_4 、催乳素、BAT 线粒体蛋白含量和 COX 活性的影响以双因素方差(ANOVA)或协方差分析法(ANCONA)进行分析,协方差分析以体重为协变量,组间差异以 Tukey's post hoc test 进行分析。胎仔重与胎仔数和摄食量的相关性以 Pearson 相关法统计分析。数据表示为平均值 \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

21°C 下 Con 组黑线仓鼠体重显著降低,从哺乳初期 (30.1 ± 0.7) g 降至断乳时 (25.2 ± 0.6) g (降低了 16.4%, $F_{16,176} = 68.96$, $P < 0.01$, 图 1A)。Minus 组和 Plus 组体重也显著降低,断乳时较哺乳初期分别降低了 8.7% 和 16.5% (Minus 组, $F_{16,144} = 26.49$, $P < 0.01$; Plus 组, $F_{16,160} = 94.59$, $P < 0.01$)。哺乳初期体重组间差异不显著(d3, $F_{2,32} = 0.44$, $P > 0.05$),第 16 天至断乳,Minus 组体重显著高于 Con 组和 Plus 组(d16, $F_{2,32} = 3.26$, $P < 0.05$, 图 1A)。 30°C 下体重的变化与 21°C 相似,第 17 天至断乳,Minus 组体重显著高于 Con 组和 Plus 组(d17, $F_{2,32} = 5.04$, $P < 0.05$, 图 1B)。 5°C 下 Con 组、Minus 组和 Plus 组断乳时体重比哺乳初期分别降低了 19.2%、20.4% 和 14.7% (Con, $F_{16,96} = 50.99$, $P < 0.01$; Minus 组, $F_{16,96} = 49.65$, $P < 0.01$; Plus 组, $F_{16,96} = 18.21$, $P < 0.01$, 图 1C)。体重组间差异不显著(d3, $F_{2,18} = 0.15$, $P > 0.05$; d19, $F_{2,18} = 0.51$, $P > 0.05$)。温度对体重的影响不显著(d3, $F_{2,65} = 0.63$, $P > 0.05$; d19, $F_{2,65} = 1.11$, $P > 0.05$)。

2.2 摄食量

21°C 和 30°C 下胎仔数对摄食量的影响显著,Minus 组显著低于 Con 组和 Plus 组(d19, 21°C ,

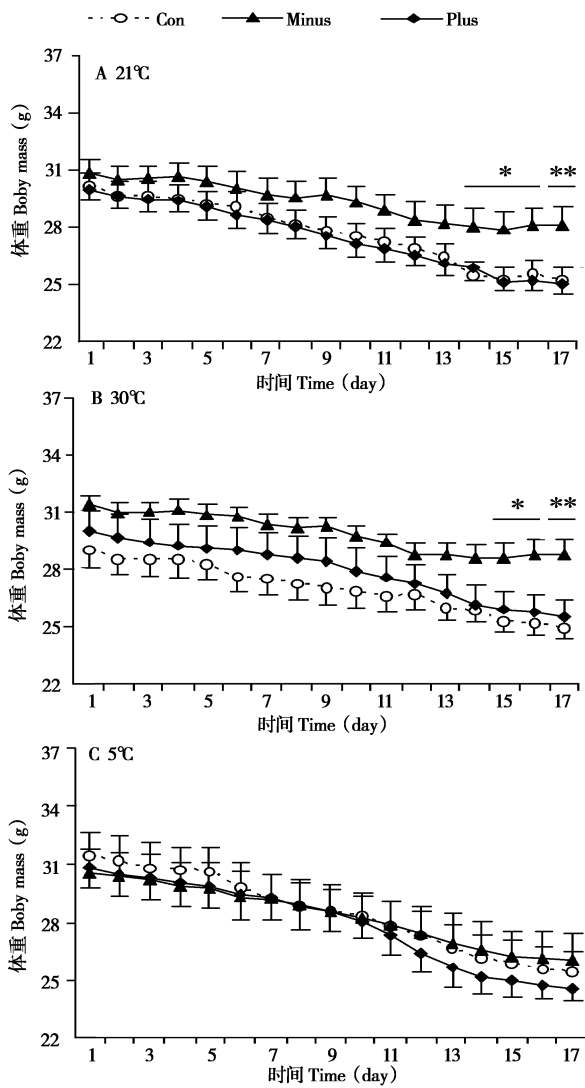


图1 温度和胎仔数对黑线仓鼠哺乳期体重的影响. Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数. 数据为平均值 \pm 标准误差. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Fig. 1 Effects of temperature and litter size on body mass during lactation in striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2-3 pups; Plus, females raising litters plus 2-3 pups. Values are mean \pm SE. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

$F_{2,32} = 11.81$, $P < 0.01$, 图 2A; 30°C , $F_{2,17} = 5.10$, $P < 0.01$, 图 2B)。 21°C 下 Con 组、Minus 组和 Plus 组最大持续摄食量分别为 $(14.4 \pm 0.4)\text{g/d}$ 、 $(11.5 \pm 0.8)\text{g/d}$ 和 $(14.1 \pm 0.4)\text{g/d}$; Minus 组比 Con 组和 Plus 组低 20.3% 和 18.6% ($F_{2,32} = 8.56$, $P < 0.01$)。而 30°C 下, 3 组动物的最大持续摄食量分别为 $(13.8 \pm 1.0)\text{g/d}$ 、 $(11.2 \pm 0.8)\text{g/d}$ 和 $(13.3 \pm 0.7)\text{g/d}$; Minus 组比 Con 组和 Plus 组分别低 18.5% 和 15.8% ($F_{2,17} =$

8.11, $P < 0.01$)。 5°C 下, 哺乳初期摄食量组间差异显著 (d6, $F_{2,17} = 4.19$, $P < 0.05$), 而第 7-18 天组间差异未达到显著水平 (d7, $F_{2,17} = 3.41$, $P > 0.05$; d18, $F_{2,17} = 3.24$, $P > 0.05$, 图 2C)。Con 组、Minus 组和 Plus 组最大持续摄食量分别为 $(16.0 \pm 0.8)\text{g/d}$ 、 $(13.9 \pm 1.1)\text{g/d}$ 和 $(15.7 \pm 0.9)\text{g/d}$, 组间差异不显著 ($F_{2,17} = 1.41$, $P > 0.05$)。哺乳初期温度对摄食量的影响不显著 (d6, $F_{2,65} = 1.98$, $P > 0.05$), 第 7 天至断乳, 温度的影响显著 (d7, $F_{2,65} = 7.67$, $P < 0.01$; d19,

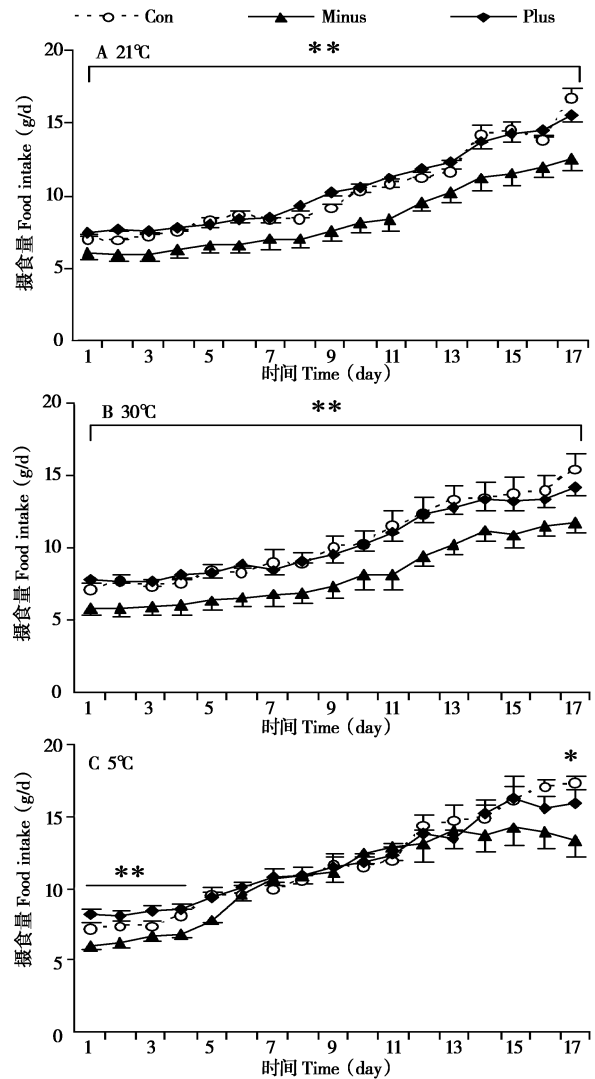


图2 温度和胎仔数对黑线仓鼠哺乳期摄食量的影响. Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Fig. 2 Effects of temperature and litter size on food intake during lactation in striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2-3 pups; Plus, females raising litters plus 2-3 pups. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

$F_{2,65} = 3.16, P < 0.05$)。哺乳高峰期持续摄食量受温度的影响显著, 5℃组高于 21℃组和 30℃组 ($F_{2,65} = 8.02, P < 0.01, \text{post hoc}, P < 0.05$)。

2.3 胎仔数

21℃和 30℃下 Plus 组胎仔数显著降低, 断乳时胎仔数与哺乳初期相比降低了 36.2% (21℃, $F_{16,160} = 17.85, P < 0.01$) 和 36.5% (30℃, $F_{16,96} = 10.91, P < 0.01$)。哺乳期胎仔数组间差异显著 (21℃, d3, $F_{2,32} = 51.67, P < 0.01, \text{d19}, F_{2,32} = 11.94, P < 0.01$, 图 3A; 30℃, d3, $F_{2,17} = 21.24, P < 0.01, \text{d19}, F_{2,17} = 4.98, P < 0.01$, 图 3B), Minus 组显著低于 Con 组和 Plus 组 (post hoc, $P < 0.05$), 而 Con 组和 Plus 组胎仔数相似 (post hoc, $P > 0.05$)。5℃下哺乳期第 3 - 8 天, 胎仔数组间差异显著 (d8, $F_{2,17} = 8.66, P < 0.01$, 图 3C)。第 9 天至断乳, 组间差异不显著 (d19, $F_{2,17} = 1.82, P > 0.05$)。温度对胎仔数的影响未达到显著水平 (d3, $F_{2,65} = 0.23, P > 0.05$; d19, $F_{2,65} = 0.29, P > 0.05$)。

2.4 胎仔重

21℃和 30℃下胎仔重组间差异显著, Minus 组显著低于 Con 组和 Plus 组 (21℃, d19, $F_{2,32} = 12.00, P < 0.001$, 图 4A; 30℃, d19, $F_{2,17} = 4.97, P < 0.05$, 图 4B)。哺乳初期 Plus 组胎仔重显著高于 Con 组 (d3, post hoc, $P < 0.05$), 但第 5 天至断乳组间差异不显著 (d19, post hoc, $P > 0.05$)。5℃下, 哺乳期第 3 - 8 天 Con、Minus 和 Plus 组胎仔重差异显著 (d8, $F_{2,18} = 3.87, P < 0.05$, 图 4C); 第 9 天至断乳组间差异不显著 (d19, $F_{2,18} = 2.27, P > 0.05$)。整个哺乳期温度对胎仔重的影响未达到显著水平 (d3, $F_{2,74} = 0.69, P > 0.05$; d19, $F_{2,74} = 2.06, P > 0.05$)。断乳时 Minus、Con 和 Plus 组幼体平均体重分别为 (13.7 ± 0.7)g、(11.6 ± 0.5)g 和 (10.9 ± 0.6)g, Minus 组比 Con 组和 Plus 组分别高 17.9% 和 24.9% ($F_{2,65} = 4.26, P < 0.05$)。温度对幼体平均体重的影响未达到显著水平 ($F_{2,65} = 2.46, P = 0.09$)。

2.5 SusEI、BMR 和 SusEI/BMR

温度对 SusEI 的影响显著 ($F_{2,65} = 8.06, P < 0.01$, 图 5A), 5℃组 SusEI 显著高于 21℃组和 30℃组 (post hoc, $P < 0.05$), 而 21℃和 30℃组间差异不显著 (post hoc, $P > 0.05$)。SusEI 受胎仔

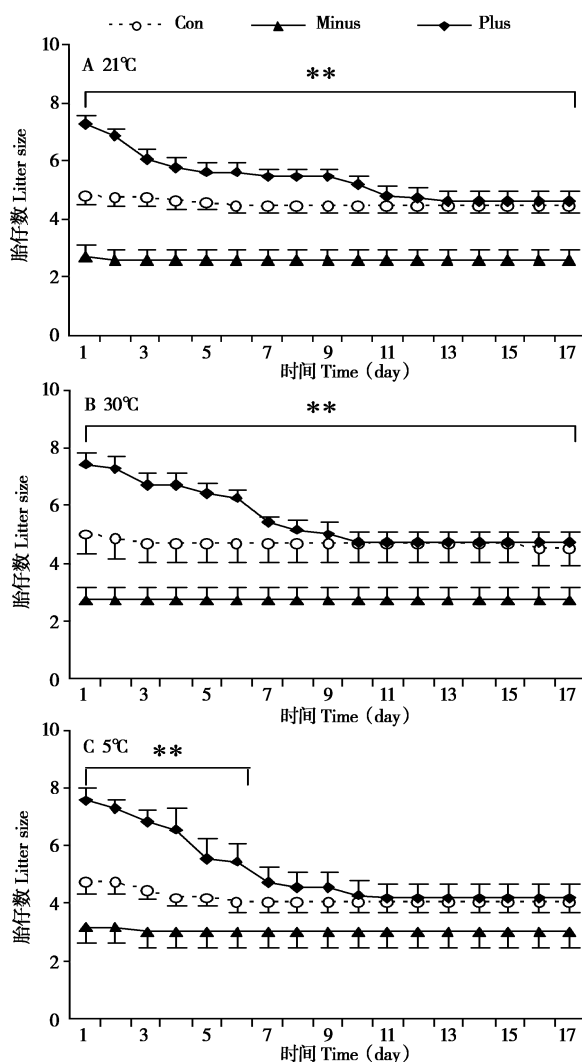


图 3 不同温度下黑线仓鼠哺乳期胎仔数的变化. Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数. ** $P < 0.01$
 Fig. 3 Effects of temperature and litter size on food intake during lactation in striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2 - 3 pups; Plus, females raising litters plus 2 - 3 pups. ** $P < 0.01$

数的影响显著 ($F_{2,65} = 10.04, P < 0.01$), Minus 组显著低于 Con 组和 Plus 组 (post hoc, $P < 0.05$), 但 Con 组和 Plus 组间差异未达到显著水平 (post hoc, $P > 0.05$, 图 5A)。温度对 BMR 的影响显著, 5℃组显著高于 21℃组和 30℃组 ($F_{2,65} = 5.61, P < 0.01, \text{post hoc}, P < 0.05$, 图 5B), 而 21℃和 30℃组间差异不显著 (post hoc, $P > 0.05$)。胎仔数对 BMR 的影响未达到显著水平 ($F_{2,65} = 0.53, P > 0.05$)。Con 组和 Plus 组在不同温度下的 SusEI/BMR 为 4.9 和 5.0, 温度的影响未

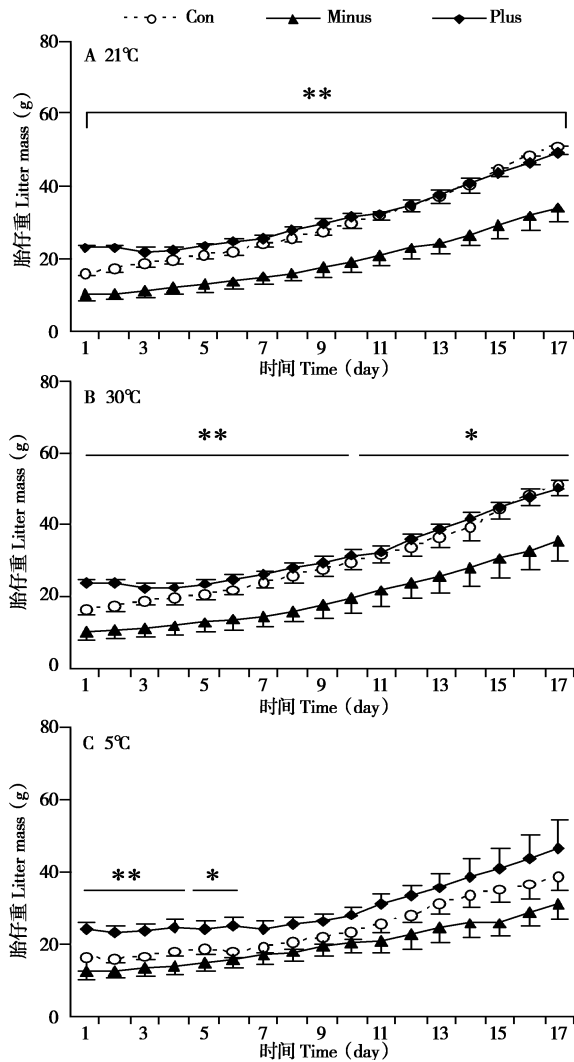


图4 温度和胎仔数对黑线仓鼠哺乳期胎仔重的影响。Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Fig. 4 Effects of temperature and litter size on litter mass during lactation in striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2-3 pups; Plus, females raising litters plus 2-3 pups. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

达到显著水平 ($F_{2,65} = 0.14$, $P > 0.05$, 图 5C)。胎仔数对 SusEI/BMR 的影响显著, Minus 5°C、21°C 和 30°C 组 SusEI/BMR 分别为 4.2、4.3 和 4.4, 显著低于 Con 组和 Plus 组 ($F_{2,65} = 4.30$, $P < 0.05$, post hoc, $P < 0.05$, 图 5C)。

2.6 NST、BAT 和肝脏线粒体蛋白 COX 活性

温度对 NST 的影响显著, 5°C 下 NST 显著高于 21°C 和 30°C ($F_{2,47} = 41.74$, $P < 0.01$), 但胎仔数对 NST 的影响不显著 ($F_{2,47} = 0.511$, $P > 0.05$, 图

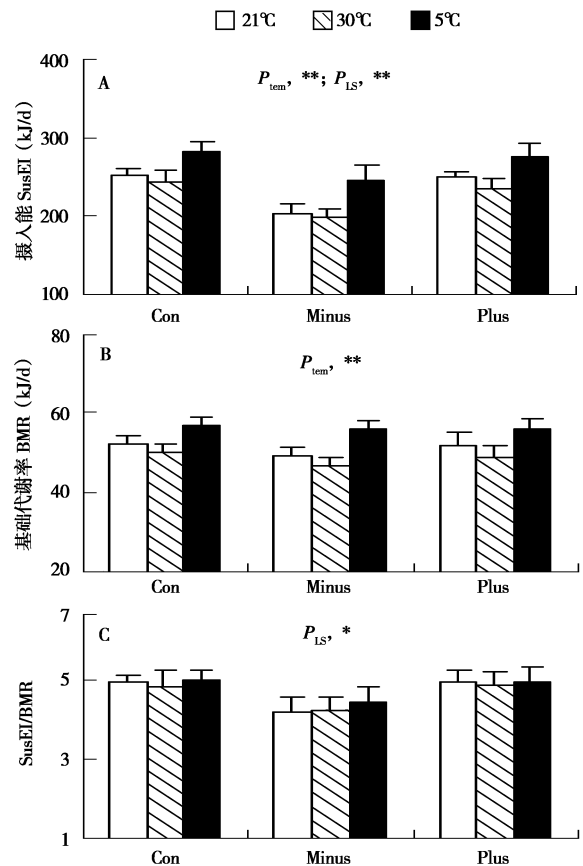


图5 温度和胎仔数对黑线仓鼠哺乳期最大持续摄入能 (SusEI, A)、基础代谢率 (BMR, B) 和 SusEI/BMR (C) 的影响。Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数。 P_{tem} , *, 温度的影响显著 ($P < 0.05$), ** $P < 0.01$; P_{LS} , * 胎仔数的影响显著 ($P < 0.05$), ** $P < 0.01$

Fig. 5 Effects of temperature and litter size on sustained energy intake (SusEI, A), basal metabolic rate (BMR, B) and SusEI/BMR (C) in lactating striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2-3 pups; Plus, females raising litters plus 2-3 pups. P_{tem} , * effect of temperature ($P < 0.05$), ** $P < 0.01$; P_{LS} , * effect of litter size ($P < 0.05$), ** $P < 0.01$

6A)。BAT 重量受温度的影响显著 ($F_{2,37} = 25.93$, $P < 0.01$, 图 6B), BAT 线粒体蛋白含量和 COX 活性也受温度的显著影响 (线粒体蛋白, $F_{2,37} = 18.08$, $P < 0.01$, 图 6C; COX, $F_{2,37} = 49.91$, $P < 0.01$, 图 6D)。胎仔数对 BAT 重量、线粒体蛋白含量和 COX 活性的影响未达到显著水平 (重量, $F_{2,37} = 0.28$, $P > 0.05$; 线粒体蛋白, $F_{2,37} = 0.17$, $P > 0.05$; COX, $F_{2,37} = 0.08$, $P > 0.05$)。

2.7 血清 T₃、T₄和催乳素水平

温度对 T₃和 T₄的影响显著, 5℃下 T₃显著高于 21℃和 30℃ ($F_{2,25} = 22.90, P < 0.01$, 图 7A); T₄的变化与 T₃相反, 5℃下 T₄显著降低 ($F_{2,25} = 23.17, P < 0.01$, 图 7B)。T₃/T₄也受温度的影响, 5℃组显著高于 21℃组和 30℃组 ($F_{2,25} = 61.06, P$

< 0.01 , 图 7C)。胎仔数对 T₃、T₄和 T₃/T₄的影响不显著 (T₃, $F_{2,25} = 0.33, P > 0.05$; T₄, $F_{2,25} = 0.35, P > 0.05$; T₃/T₄, $F_{2,25} = 0.17, P > 0.05$)。温度和胎仔数对催乳素的影响未达到显著水平 (温度, $F_{2,25} = 0.05, P > 0.05$; 胎仔数, $F_{2,25} = 0.85, P > 0.05$, 图 7D)。

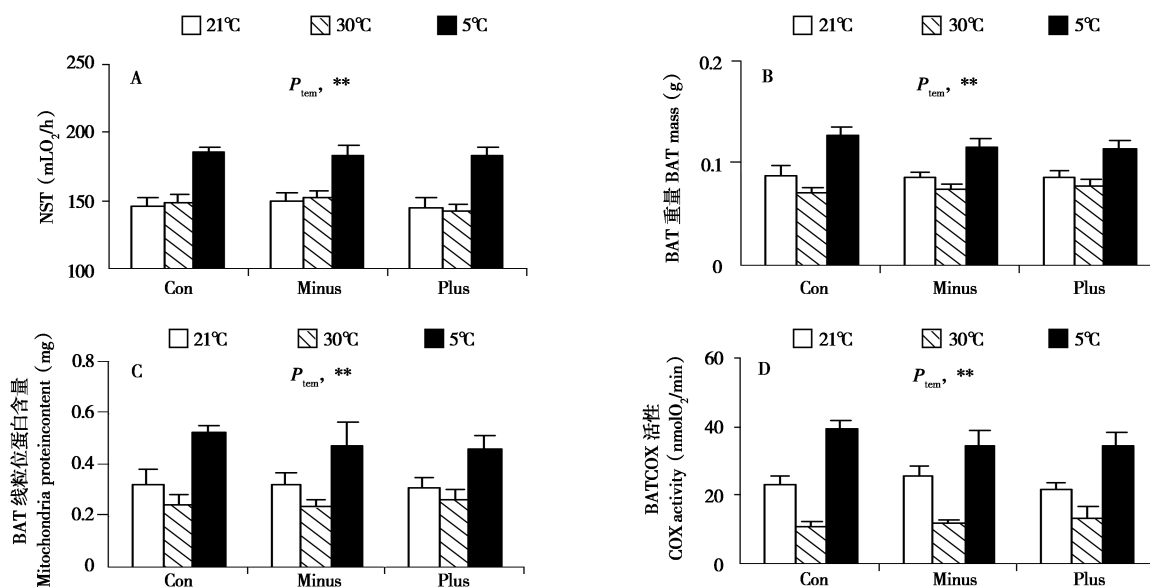


图 6 温度和胎仔数对黑线仓鼠非颤抖性产热 (NST, A)、BAT 重量 (B)、线粒体蛋白浓度 (C) 和细胞色素 C 氧化酶活性 (D) 的影响. Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数. P_{tem} , ** 温度的影响显著 ($P < 0.01$)

Fig. 6 Effects of temperature and litter size on nonshivering thermogenesis (NST, A), BAT mass (B), mitochondria protein content (C) and COX activity (D) in lactating striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2–3 pups; Plus, females raising litters plus 2–3 pups. P_{tem} , ** effect of temperature ($P < 0.01$)

3 讨论

哺乳期是小型哺乳动物能量需求最高的阶段 (Hammond *et al.*, 1994, 1996; Speakman, 2000, 2007; Wu *et al.*, 2009; Zhao and Cao, 2009)。室温条件下, 哺育自然胎仔数的黑线仓鼠最大持续摄食量为 14.1 g/d, 与赵志军 (2011) 的研究结果相似。在不同温度下黑线仓鼠自然胎仔数为 3–7, 平均胎仔数均为 5, 在整个哺乳期温度对胎仔数的影响未达到显著水平。增加胎仔数未影响摄食量, 但减少胎仔数使摄食量降低了 18.9%, 表明黑线仓鼠的能量摄入与哺育后代的数量有关, 室温下最大持续摄食量可能限制在 14.1 g/d, 约为非繁殖个体的 3.9 倍, 母体不能突破这个限制以哺育更多的后代 (赵志军, 2011)。不同动物的最大持续摄食

量不同, 如布氏田鼠约为 16 g/d, 为非繁殖个体的 3.2 倍 (Wu *et al.*, 2009), Swiss 小鼠和 MF1 小鼠为 19 g/d 和 23 g/d, 分别为非繁殖个体的 3.7 倍和 4.4 倍 (Hammond *et al.*, 1994, 1996; Johnson *et al.*, 2001; Krčl and Speakman, 2003; Zhao and Cao, 2009), 表明哺乳期间母体 SusEI 的限制水平具有明显的种间差异。本研究中, 与室温组相比低温暴露 (5℃) 显著增加了黑线仓鼠摄食量, 与热耗散限制假说的预测一致。根据该假说推测, 低温下动物热传导增加, 散热增加, 散热能力增强, 从而打破了散热能力对 SusEI 的限制, 使其能够进一步增加能量摄入 (Krčl and Speakman, 2003)。该假说还预测动物散热受到抑制时, 将加剧对 SusEI 的限制, 从而使最大持续摄食量显著下降 (Krčl and Speakman, 2003)。本研究发现暖温 (30℃) 下

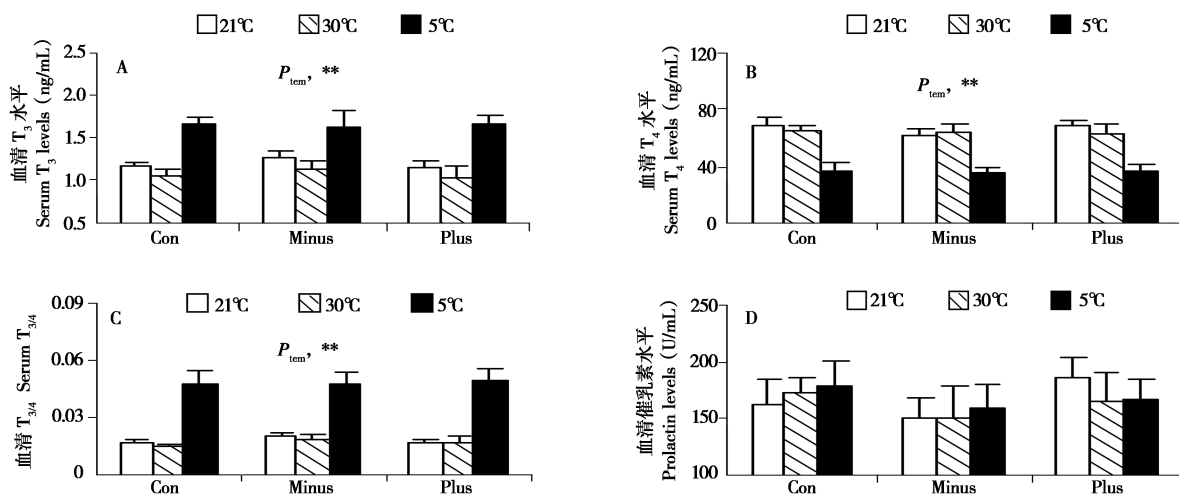


图7 温度和胎仔数对血清 T_3 (A)、 T_4 (B)、 T_3/T_4 (C) 和催乳素 (D) 的影响. Con, 哺育自然胎仔数; Minus, 减少胎仔数; Plus, 增加胎仔数. P_{tem}^{**} , ** 温度的影响显著 ($P < 0.01$)

Fig. 7 Effects of temperature and litter size on serum T_3 (A), T_4 (B), T_3/T_4 (C) and prolactin (D) in lactating striped hamsters. Con, females raising natural litter size; Minus, females raising litters minus 2 – 3 pups; Plus, females raising litters plus 2 – 3 pups. P_{tem}^{**} , ** effect of temperature ($P < 0.01$)

哺乳的黑线仓鼠摄食量与室温组相似，不支持热耗散限制假说。暖温未影响黑线仓鼠哺乳期摄食量的原因可能在于动物的散热能力具有种间差异，与实验小鼠相比黑线仓鼠体型较小，单位体重的代谢率较大 (Zhao *et al.*, 2010)，散热能力对 SusEI 的限制水平可能也较高，本实验的暖温环境或许尚未达到其限制水平。这些研究表明，由于动物自身的散热能力不同，散热能力对 SusEI 的限制水平也存在种间差异。

SusEI 和 BMR 的比值 (SusEI/BMR) 是反应哺乳期最大持续能量收支水平的主要参数 (Hammond and Diamond, 1997)。本研究发现黑线仓鼠 SusEI/BMR 在 4 – 5 之间；即使哺育更多的胎仔数和低温暴露，该比值也未突破 5。这与赵志军 (2011) 的研究结果相似。表明黑线仓鼠哺乳期 SusEI 限制在 $5 \times BMR$ 。与室温组相比，低温下 BMR 和 NST 显著增加，BAT 线粒体蛋白浓度和 COX 活性也显著增加，血清 T_3 水平显著升高， T_4 水平显著降低，表明机体代谢产热显著增加，黑线仓鼠可通过增加能量摄入应对代谢产热的能量支出，在自身维持和哺育后代之间进行权衡，是其繁殖期能量收支权衡的主要策略之一。

哺育后代是哺乳动物的主要能量支出，母体一般通过增加能量摄入以满足后代生长的能量需求

(Hammond *et al.*, 1994, 1996; Speakman, 2000, 2007; Wu *et al.*, 2009; Zhao and Cao, 2009)。本研究发现，当提供额外的胎仔数时黑线仓鼠杀死一些幼体，导致胎仔数显著降低，至哺乳高峰时胎仔数和胎仔重与自然胎仔数组相似。与黑线仓鼠相似，哺乳期被迫完成转轮运动的小家鼠 (*Mus domesticus*) 在哺乳期 12 天前杀死部分幼体直至自然胎仔数水平 (Rogowitz, 1996)。而哺育额外胎仔数的白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) (Myers and Master, 1983)、Swiss 小鼠和 MF1 小鼠哺乳期显著延迟 (Speakman and Krčl, 2005)。这些结果表明，乳腺组织的泌乳能力或许达到了最大极限，不能进一步增加泌乳满足额外幼体的能量需求 (Johnson *et al.*, 2001)，符合外周限制假说的预测。催乳素是哺乳动物发动和维持泌乳的主要内分泌激素之一 (Speakman and Krčl, 2005)，我们研究发现，增加胎仔数和低温暴露未影响黑线仓鼠的催乳素水平，暗示黑线仓鼠乳腺的泌乳能力可能达到了最大水平。但与白足鼠、Swiss 小鼠和 MF1 小鼠不同，黑线仓鼠通过在哺乳初期和中期杀死部分幼体，使哺育幼体的数量维持在自然胎仔数的水平，反应出与其他啮齿类动物不同的繁殖策略。

黑线仓鼠哺乳高峰期 SusEI 限制在 $5 \times BMR$ ，母体的散热能力可能是限制因素之一，符合热耗散

限制假说。通过比较不同环境温度下母体的 SusEI 和繁殖输出, 已经证实在 MF1 小鼠、布氏田鼠 (Zhang and Wang, 2007; Wu *et al.*, 2009) 和欧洲野兔 (Valencak *et al.*, 2010) 的研究结果支持该假说。黑线仓鼠在暖温下摄食量和胎仔重量均未发生显著变化, 不符合热耗散限制假说, 而支持外周限制假说, 与 Swiss 小鼠的研究结果相似 (Hammond *et al.*, 1994, 1996; Zhao and Cao, 2009)。哺乳期 SusEI 限制的因素存在种属差异的原因尚不明确, 这或许与动物自身散热能力和乳腺的泌乳能力有关, 黑线仓鼠可能既受热耗散限制, 也受外周限制, 但二者的限制水平可能不同。MF1 小鼠等的热耗散能力相对较低, 而乳腺泌乳能力较高, 当通过不同温度驯化改变其散热能力时, SusEI 和泌乳支出也发生相应的变化。与 MF1 小鼠等不同, 黑线仓鼠乳腺的泌乳能力较低, 而热耗散能力相对较高, 虽然母体所处的环境温度发生变化, 但由于受泌乳能力的限制, SusEI 和泌乳支出未出现相应的变化。黑线仓鼠哺乳期 SusEI 限制既支持热耗散限制假说, 又符合外周限制假说, 本文的研究结果虽未能区分上述两种假说, 但也提示我们对动物 SusEI 限制因素和机制的研究应考虑其繁殖生理学特征, 不能忽视动物种属差异。哺乳期黑线仓鼠在自身维持的能量输出和繁殖投资之间存在权衡, 这对于提高自身和后代的适合度, 增强对自然环境的生存适应能力等具有重要的生态学意义。

参考文献:

- Bao W D, Wang D H, Wang Z W, Zhou Y L, Wang L M. 2001. 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. 2002. Metabolism in four rodent species from Ordos arid environment in Inner Mongolia, China. *Folia Zool*, **51** (Suppl. 1): 3 - 7.
- 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, Kent 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, Diamond J. 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, **386**: 457 - 462.
- Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. 2001. Limits to sustained energy intake. III. Effects of concurrent pregnancy and lactation in *Mus musculus*. *J Exp Biol*, **204**: 1947 - 1956.
- Król 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 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)
- Lowry O H, Rosebrough N J, Farr A L, Randall J. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J Biol Chem*, **193**: 265 - 275.
- Myers P, Master L L. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. *J Mammal*, **64**: 1 - 18.
- Rogowitz G L. 1996. Trade-offs in energy allocation during lactation. *Am Zool*, **36**: 197 - 204.
- 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. 2000. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. *Adv Ecol Res*, **30**: 177 - 297.
- Speakman J R. 2007. The energy cost of reproduction in small rodents. *Acta Theriol Sin*, **27**: 1 - 13.
- Speakman J R, Król E. 2005. Limits to sustained energy intake. IX. A review of hypotheses. *J Comp Physiol*, **175**: B375 - 394.
- Sundin U, Moore G, Nedergaard J, Cannon B. 1978. Thermogenin amount and activity in hamster brown fat mitochondria: effect of cold acclimation. *Am J Physiol*, **252**: R822 - 832.
- Valencak T G, Hackländer K, Ruf T. 2010. Peak energy turnover in lactating European hares: a test of the heat dissipation limitation hypothesis. *J Exp Biol*, **213**: 2832 - 2839.
- Wang J M, Wang D H. 2006. Comparison of nonshivering thermogenesis induced by dosages of norepinephrine from 3 allometric equations in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Acta Theriol Sin*, **26** (1): 84 - 88. (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**: 238 - 244.
- Weir J B de V. 1949. New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *J Physiol Lond*, **109**: 1 - 9.
- Wiesinger H, Heldmaier G, Buchberger A. 1989. Effect of photoperiod and acclimation temperature on nonshivering thermogenesis and GDP binding of brown fat mitochondria in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus*. *Pflugers Arch*, **413**: 667 - 672.
- 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 vole (*Lasiopodomys brandtii*). *J Exp Biol*, **212**: 3455 - 3465.
- 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. 2007. Thermogenesis, food intake and serum leptin in cold-exposed lactating Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *J Exp Biol*, **210**: 512–521.
- Zhao Z J, Chen 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, 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. 2009. Limits on sustained metabolic rate in small mammals. *Chin J Zool*, **44** (4): 155–160. (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. 2011. Relationship between reproductive output and basal metabolic rate in striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Acta Theriol Sin*, **31** (1): 69–78. (in Chinese)
- Zhao Z J. 2012. Effect of food restriction on energy metabolism and thermogenesis in striped hamster. *Acta Theriol Sin*, **32** (4): 297–305. (in Chinese)
- 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**: 238–244.
- 王建梅, 王德华. 2006. 不同去甲肾上腺素剂量下布氏田鼠非颤抖性产热比较. *兽类学报*, **26** (1): 84–88.
- 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, 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.
- 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. 2011. 黑线仓鼠繁殖输出与基础代谢率的关系. *兽类学报*, **31** (1): 69–78.
- 赵志军. 2012. 食物限制对黑线仓鼠能量代谢和产热的影响. *兽类学报*, **32** (4): 297–305.
- 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.
- 鲍伟东, 王德华, 王祖望, 周延林, 王利民. 2001. 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.