

布氏田鼠双亲低体重导致雄性后代 生长和繁殖间的权衡

王同亮^{1,2,3} 张学英^{1*} 付荣恕² 王德华¹

(1 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

(2 山东师范大学生命科学学院, 济南 250014) (3 海南师范大学生命科学学院, 海口 571158)

摘要: 动物出生前后阶段是发育可塑性的关键时期, 众多生理或环境因素可长期改变个体的生长发育和代谢表型。双亲效应是造成后代表型差异的重要原因。为研究双亲体重对后代断乳后的生长发育及成年期体重和能量代谢的影响, 选取了体重差异显著的布氏田鼠, 分别雌雄配对, 形成高体重双亲组后代 (雌性, $51.5 \text{ g} \pm 1.6 \text{ g}$; 雄性, $60.4 \text{ g} \pm 2.5 \text{ g}$; Parental high body mass, HBM) 和低体重双亲组后代 (雌性, $35.5 \text{ g} \pm 1.2 \text{ g}$; 雄性, $49.6 \text{ g} \pm 2.8 \text{ g}$; Parental low body mass, LBM)。检测了后代 (胎仔数为 6–8) 4–13 周龄的体重、能量摄入 (摄入能、消化能和消化率); 12 周龄时静止代谢率、非颤抖性产热、葡萄糖耐受; 13 周龄的血清瘦素水平及身体组织器官重等。发现: (1) 低体重双亲组后代发育过程中的摄入能和消化能均显著高于高体重双亲组, 雄性后代睾丸湿重和干重显著降低。(2) 在雄性后代, 双亲低体重导致静止代谢率显著升高, 但雌性后代组间差异不显著。(3) 成年 (12 周龄后) 时的体重、非颤抖性产热、血清瘦素和葡萄糖耐受在高、低体重双亲组间无显著差异。结果表明: 双亲低体重导致后代发育过程中将更多的能量用于生长, 雄性后代繁殖器官的发育明显受到抑制, 表现出生长和繁殖间的权衡。

关键词: 布氏田鼠; 双亲体重; 后代; 代谢表型; 繁殖发育

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2015) 04–0389–09

Trade-off between growth and reproduction in male offspring of Brandt's voles from low body-mass parents

WANG Tongliang^{1,2,3}, ZHANG Xueying^{1*}, FU Rongshu², WANG Dehua¹

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insect and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(2 College of Life Science, Shandong Normal University, Ji'nan 250014, China)

(3 College of Life Science, Hainan Normal University, Haikou 571158, China)

Abstract: The perinatal period is critical for phenotypic plasticity in animals. Numerous physiological and environmental factors could chronically modify animals' growth and metabolic phenotype. Parental effects are a major driver of phenotypic plasticity. The present study was designed to explore the effects of parental body-mass on offspring growth, body-mass and energy metabolism in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). The offspring (litter sizes from 6 to 8) from high body-mass parents (female, $51.5 \text{ g} \pm 1.6 \text{ g}$; male, $60.4 \text{ g} \pm 2.5 \text{ g}$) were defined as parental high group (HBM), and those from low body-mass parents (female, $35.5 \text{ g} \pm 1.2 \text{ g}$; male, $49.6 \text{ g} \pm 2.8 \text{ g}$) as parental low group (LBM). Body mass and energy intake from age of 4 weeks to 13 weeks, resting metabolic rate (RMR), nonshivering thermogenesis (NST), glucose tolerance, body composition, organ mass, and serum leptin concentration in the adults were recorded. Our results showed that: (1) Gross energy intake and digestible energy intake of offspring in the LBM group were significantly higher than those of the HBM group. The wet and dry masses of testes in the LBM group were significantly lower than those of the HBM group. (2) RMR in the LBM group was significantly higher than that of the HBM group in male offspring. (3) No significant differences in body-mass, NST, serum leptin, and glucose tolerance were detected between these two groups.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31270010 和 31272312)

作者简介: 王同亮 (1987–), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生理生态学研究.

收稿日期: 2014–10–15; 修回日期: 2015–04–23

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhangxy@ioz.ac.cn

These results suggest that low parental body-mass resulted in the trade-off between growth and reproduction in male offspring, indicative of the increases in RMR and energy intake but the depression of reproductive organs.

Key words: Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*); Metabolic phenotype; Offspring; Parental body-mass; Reproduction

动物的表型由双亲的基因型决定,但发育经历也可使表型发生可塑性变化 (Mousseau and Fox, 1998)。个体发育过程中,同种基因型受某些生理或环境因素的影响出现一定的表型差异,这一现象为表型可塑性 (Phenotypic plasticity) (Uller, 2008)。早期发育阶段 (特别是妊娠期和哺乳期) 是动物塑造表型的重要时期,该时期受到某些生理或环境因素的影响,可引起代谢表型的长期改变 (Plagemann, 2005)。动物的表型可塑性特征可使个体根据早期发育环境的变化做出相应的生理适应性反应,使适合度达到最大化。

双亲对后代表型的直接效应称为双亲效应 (Kirkpatrick and Lande, 1989),该效应导致后代的表型发生可塑性变化 (Mousseau and Fox, 1998)。双亲体重作为双亲效应的重要来源,可影响胎仔数、胎仔重等生物学变量 (Campbell and Slade, 1995; Dobson and Michener, 1995; Crocker *et al.*, 2001)。动物体重的变化可由身体脂肪含量的变化引起,脂肪细胞分泌的瘦素 (leptin) 在体重、能量代谢、繁殖等方面起重要的调节作用 (Friedman and Halaas, 1998)。对于种内同性别个体间体重差异大的物种,研究体重对个体生活史特征的影响有助于理解个体发育和适应性策略 (Campbell and Slade, 1995)。野生啮齿动物的实验室繁殖种群个体间体重差异较大 (Liu *et al.*, 2012; 王同亮等, 2014)。因此,野生啮齿动物是研究种内水平上双亲体重对后代代谢表型影响的理想模型。

静止代谢率 (Resting metabolic rate, RMR) 和非颤抖性产热 (Nonshivering thermogenesis, NST) 是反映动物代谢表型的经典指标 (Brown *et al.*, 2004)。静止代谢率能反映内温动物静止时维持自身生命活动所需的最低能量消耗,直接与动物的生存、生长和繁殖相关 (Brown *et al.*, 2004; Burton *et al.*, 2011)。依赖于褐色脂肪组织 (Brown adipose tissue, BAT) 线粒体内膜解偶联蛋白 1 (Uncoupling protein 1, UCP1) 的非颤抖性产热是小型哺乳动物维持体温恒定,顺利度过低温环境的重要热源。近年来,双亲效应对动物静止代谢率的影响

在卵生型动物如黑红小丑鱼 (*Amphiprion melanopus*)、斑胸草雀 (*Poephila guttata*) 等中已有报道 (Burton *et al.*, 2011; Nilsson *et al.*, 2011),而在野生啮齿类动物中尚未报道。

布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 主要分布于中国内蒙古草原、蒙古东部及俄罗斯外贝加尔的东南部。具有群居、植食性、不冬眠、秋季储食越冬的生物学特征,体重和繁殖具有明显的季节性变化 (Li and Wang, 2005)。关于早期发育环境对该鼠种代谢生理方面已有较多的研究,发现出生前后的高温环境 (30°C) 抑制了断乳时的胎仔重 (Wu *et al.*, 2009); 断乳时由长光照转为短光照,抑制了体重增长,增加了非颤抖性产热的能力 (Lu *et al.*, 2007); 断乳前后的冷暴露不会导致成年时肥胖 (Zhang *et al.*, 2011a); 与大胎仔数相比,自然小胎仔数引起成年期下丘脑增食类神经肽表达增加,促进摄食,导致高体重表型 (Zhang *et al.*, 2011b)。因此,早期发育环境引起了该鼠种代谢表型的长期改变。另外,关于体重对繁殖期能量和繁殖策略的研究发现,布氏田鼠双亲低体重抑制了出生胎仔数,并不影响后代断乳时的胎仔重和胎仔总重 (王同亮等, 2014)。但双亲体重是否对后代的生长发育及成年期能量收支产生长期影响尚不明确。根据双亲效应及动物的表型可塑性特征,我们假设布氏田鼠双亲体重可长期改变后代断乳后的生长发育及成年期的能量收支特征。我们预测低体重双亲的后代能量摄入和静止代谢率都明显高于高体重双亲的后代。

1 研究方法

1.1 实验动物

实验用布氏田鼠捕自内蒙古锡林郭勒盟白旗和太仆寺旗典型草原的室内繁殖种群。室内饲养温度为 23°C ± 1°C,光照条件 16L: 8D (04: 00 开灯)。饲以标准兔饲料块 (北京华阜康生物科技股份有限公司生产),动物可自由取食饮水。实验开始前动物单笼 (30 cm × 15 cm × 20 cm) 饲养,以木屑作为垫料。布氏田鼠平均胎仔数为 7 (Liu *et al.*,

2003)。

选取年龄相近、无繁殖经历、体重差异显著的双亲高体重: 雌性 (51.5 ± 1.6) g, 雄性 (60.4 ± 2.5) g; 低体重: 雌性 (35.5 ± 1.2) g, 雄性 (49.6 ± 2.8) g, 同一组别的雌雄两两配对, 观察阴道栓情况, 确定怀孕后将雄鼠移走。后代 18 日龄时断乳, 4 周龄时从自然胎仔数为 6–8 (接近平均胎仔数) 的窝中随机选取动物, 单笼饲养, 作为本研究的实验对象, 组成高体重双亲组后代 (Parental high body mass, HBM; 雌性 $n = 9$, 雄性 $n = 10$) 和低体重双亲组后代 (Parental low body mass, LBM; 雌性 $n = 8$, 雄性 $n = 10$)。挑选动物时保证每组个体至少来自 5 组不同的双亲。每周用电子天平 (赛多利斯公司, 精确到 0.1 g) 称 1 次重, 每周的体重减去初始 (4 周龄) 体重即为累积的体重增量。每 2 周测 1 次摄食量, 动物 12 周龄时测定 RMR、NST 和葡萄糖耐受。

1.2 能量摄入的测定

食物摄入采用食物平衡法测定。实验前测定动物体重, 然后将动物置于带有垫网的鼠盒内, 定时定量投喂足量食物, 动物可自由取食和饮水, 3 d 后同一时间 (上午 09:00–11:00) 取出动物, 置于带有木屑巢材的鼠盒中饲养。收集剩余食物和粪便, 并置于恒温干燥箱内 60℃ 烘至恒重。手工分离食物及粪便, 并称重。称约 0.6 g 样品 (精确到 0.0001 g), 用 Parr 1281 氧弹式热量计 (美国 Parr 公司生产) 测定烘干后的食物和粪便的热值。具体操作按仪器说明书进行。

摄入能 (Gross energy intake, GEI)、消化能 (Digestible energy intake, DEI) 和消化率 (Digestibility) 等能量参数的计算公式 (Liu *et al.*, 2003):

摄入能 (GEI, kJ/d) = 干物质摄入 (g/d) × 食物能值 (kJ/g);

消化能 (DEI, kJ/d) = 摄入能 (kJ/d) – 鼠粪干重 (g/d) × 鼠粪能值 (kJ/g);

消化率 (%) = (DEI / GEI) × 100%。

1.3 RMR 和 NST 的测定

RMR 的测定采用 TSE Labmaster 呼吸代谢测定系统。运行程序 Labmaster (Mouse)。测定前, 设置进入呼吸室的气体流速为 0.7 L/min, 呼吸室温度设定为 30℃, 动物称重后, 置于呼吸室内连续测定 3 h, 每 6 min 检测 1 次氧耗, 选取 3 h 内连续

两个氧耗最低点的平均值作为 RMR 的测定值。

NST 测定前, 动物称重, 背部皮下注射去甲肾上腺素 (NE, 上海禾丰制药有限公司), 剂量为 $NE (mg/kg) = 6.6 W^{-0.458}$ (W 表示动物体重, 单位 g), 将动物放入呼吸室, 设定进入呼吸室的气体流速为 1.0 L/min, 每 1 min 检测一次氧耗, 测定 60 min。取 3 个连续最高点的平均值作为 NST。一般在注射 NE 10–45 min 后动物可出现代谢反应高峰 (王建梅和王德华, 2006)。

1.4 葡萄糖耐受的测定

测定前, 动物禁食过夜, 然后腹腔注射葡萄糖 (2 g/kg)。尾静脉取血, 用 FreeStyle 血糖仪 (Abbott Diabetes Care Inc. Alameda, USA) 测定注射前, 注射后 15 min、30 min、60 min 和 120 min 的血糖浓度。用线性梯形的面积公式计算曲线下面积 (AUC), 面积的大小表示葡萄糖耐受能力的高低 (Liu *et al.*, 2012)。

1.5 组织器官重量的测定

为消除内源节律的影响, 所有动物在 13 周龄上午 09:00–11:00, 用过量 CO₂ 窒息, 断颈取血, 收集血清, 置于超低温冰箱 (–80℃) 中保存、备用。随后迅速取出肩胛间 BAT、脑、心脏、肝脏、脾脏、肺、肾脏、胃、小肠、结肠、盲肠、子宫、卵巢、睾丸、附睾、储精囊、肠系膜脂肪、肾周脂肪、腹膜后脂肪和性腺脂肪, 用生理盐水将胃肠道内容物清洗干净, 用滤纸吸干器官表面水分, 称重 (精确到 0.001 g), 即湿重。动物去除内脏各器官、消化道及各部位的脂肪后称重, 即为胴体湿重。将器官和胴体用预先称重 (精确到 0.001 g) 的锡箔纸包好, 置于恒温干燥箱内 60℃ 烘至恒重, 烘干后的胴体直接称重, 即胴体干重, 组织器官的总重减去锡箔纸的重量, 即干重。

1.6 血清瘦素的测定

血清瘦素浓度采用多物种瘦素放射免疫分析试剂盒 (Multi-species leptin RIA Kit, LINCO Research, USA) 测定 (Li and Wang, 2005; Zhang and Wang, 2007)。试剂盒测定的最低和最高瘦素浓度分别为 1 ng/mL 和 50 ng/mL, 批内和批间差分别小于 3.6% 和 8.7%。放射免疫测定采用 γ 计数器, 然后根据标准曲线, 换算成样品血清瘦素的浓度 (ng/mL)。具体操作按说明书进行。

1.7 数据分析

采用 SPSS19.0 软件 (IBM SPSS Inc, Chicago, IL, USA) 进行分析。统计分析前, 数据均经过正态分布 (Kolmogorov-Smirnov test) 和方差齐性检验 (Levene tests)。体重、体重增量和消化率采用重复测量方差分析 (Repeated-measures ANOVA) 和单因素方差分析 (One-way ANCOVA)。摄入能和消化能, 以 4 周龄体重为协变量, 采用重复测量协方差分析和双因素协方差分析 (体重 × 性别) (Two-way ANCOVA), 同性别内特定时间点的摄入能和消化能的组间差异以对应的体重为协变量, 采用单因素协方差分析。RMR、NST、内脏器官的湿重, 以体重为协变量, 繁殖器官干重, 以胴体干重为协变量, 采用双因素协方差分析, 同性别内采用单因素协方差分析。血清瘦素和血糖水平, 用双因素方差分析 (体重 × 性别) (Two-way ANCOVA)。

数据均以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著 (双尾检验)。

2 结果

2.1 体重

随年龄增长, 布氏田鼠的体重和体重增量均显著增加 ($P < 0.001$; 图 1)。雌性布氏田鼠, 4 - 13 周龄体重 ($F_{1,15} = 0.149, P = 0.705$; 图 1A) 和体重增量 ($F_{1,15} = 0.054, P = 0.820$; 图 1C) 组间均无显著差异。雄性布氏田鼠, 4 - 13 周龄体重 ($F_{1,18} = 4.465, P = 0.049$; 图 1B) 组间差异显著, 特别是 4 - 7 周龄低体重双亲组体重显著低于高体重双亲组 ($P < 0.01$ 或 $P < 0.05$); 但体重增量 ($F_{1,18} = 0.052, P = 0.820$; 图 1D) 无组间差异。

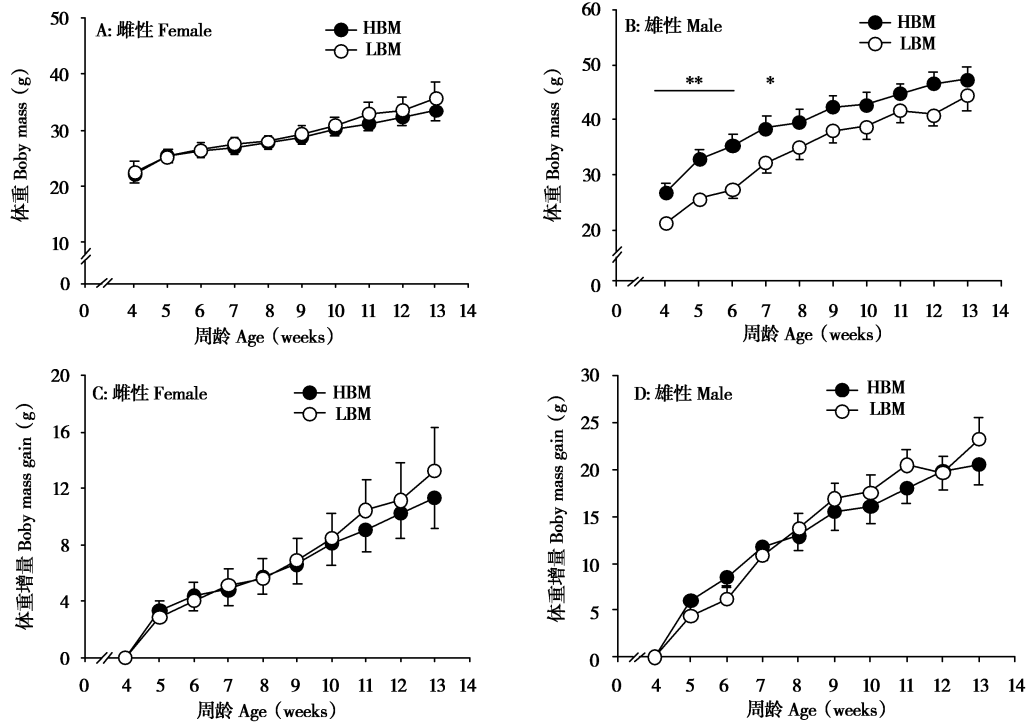


图 1 布氏田鼠双亲体重对后代体重和体重增量的影响。数据均为平均值 ± 标准误。HBM: 高体重双亲组; LBM: 低体重双亲组。* 表示组间差异显著, ** 表示组间差异极显著

Fig. 1 Effects of parental body-mass on body mass and body-mass gain in offspring of Brandt's voles. Values are expressed as mean ± SE. HBM: High parental body-mass; LBM: Low parental body-mass. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

2.2 能量摄入

随周龄增长, 在低体重双亲组中后代的能量摄入显著增加 ($P < 0.05$), 但不受性别 ($P > 0.05$)

及体重 × 性别交互作用 ($P > 0.05$) 的影响。在 4 - 8 周龄期间雌性的摄入能无组间差异 ($P > 0.05$), 而在第 10 周龄和 12 周龄低体重双亲组的

摄入量均较高体重双亲组显著升高 ($P < 0.05$; 图 2A, C)。在 4 - 10 周龄期间雄性的能量摄入组间差异不显著 ($P > 0.05$), 但 12 周龄时, 低体重双亲组的摄入量显著高于高体重双亲组

($F_{1,17} = 4.505, P = 0.049$; 图 2B), 消化能组间差异接近显著 ($F_{1,17} = 3.805, P = 0.068$; 图 2D)。高、低双亲组间的消化率差异不显著 ($P > 0.05$, 图 2E, F)。

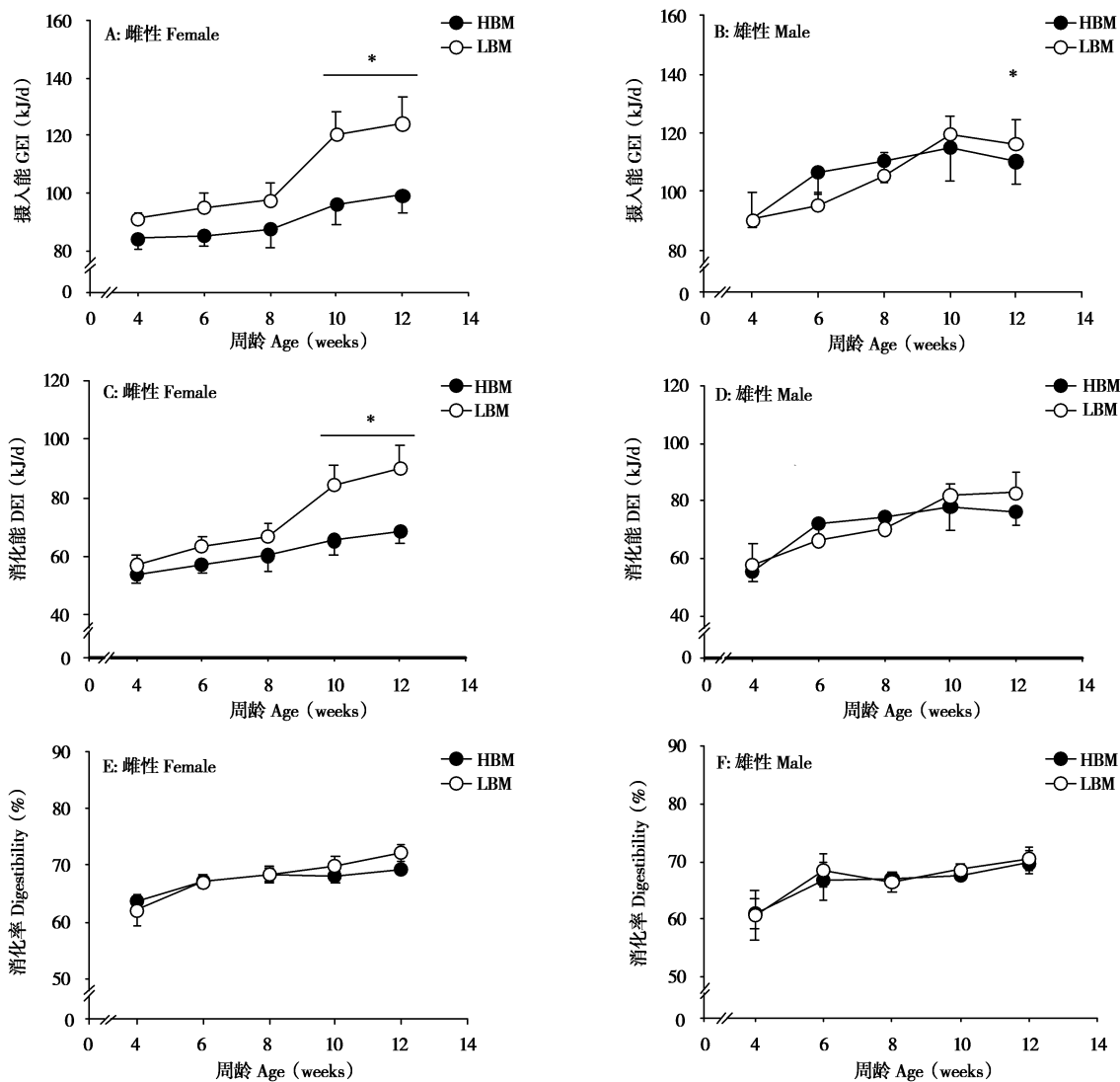


图 2 布氏田鼠双亲体重对后代摄入量、消化能和消化率的影响。数据均为平均值 \pm 标准误。HBM: 高体重双亲; LBM: 低体重双亲。* 表示组间差异显著

Fig. 2 Effects of parental body-mass on GEI, DEI and digestibility in the offspring of Brandt's voles. Values are expressed as mean \pm SE. HBM: High parental body-mass; LBM: Low parental body-mass. * $P < 0.05$

2.3 RMR 和 NST

低体重双亲组后代的 RMR 较高体重双亲组显著增加 ($F_{1,33} = 6.491, P = 0.016$), 但不受性别 ($F_{1,33} = 0.295, P = 0.591$) 及体重 \times 性别交互作用 ($F_{1,33} = 0.279, P = 0.601$) 的影响。与高体重双亲组相比, 低体重双亲组后代雄性的 RMR 显著

升高 ($F_{1,17} = 5.463, P = 0.032$; 图 3A), 而后代雌性无显著变化 ($F_{1,14} = 3.549, P = 0.079$; 图 3A)。

布氏田鼠的 NST 不受双亲体重 ($F_{1,29} = 0.640, P = 0.430$)、性别 ($F_{1,29} = 1.166, P = 0.289$) 及体重 \times 性别交互作用 ($F_{1,29} = 0.040$,

$P = 0.843$) 的影响 (图 3B)。

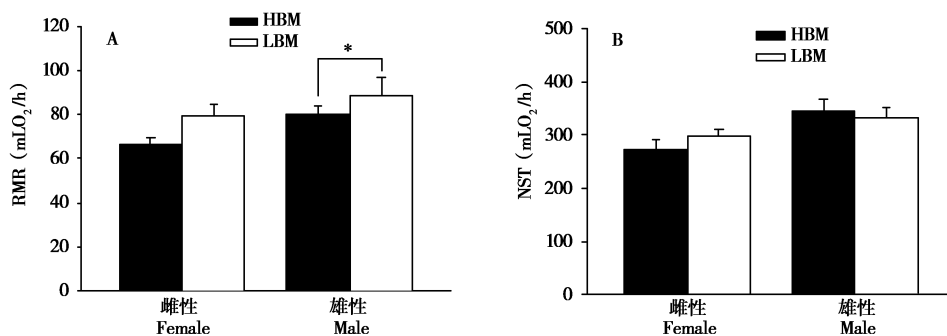


图 3 布氏田鼠双亲体重对后代成年期 RMR (A) 和 NST (B) 的影响. 数据均为平均值 \pm 标准误. HBM: 高体重双亲; LBM: 低体重双亲. * 表示差异显著

Fig. 3 Effects of parental body-mass on RMR (A) and NST (B) in adult offspring of Brandt's voles. Values are expressed as mean \pm SE. HBM: High parental body-mass; LBM: Low parental body-mass. * $P < 0.05$

2.4 血清瘦素和葡萄糖耐受

血清瘦素水平和葡萄糖耐受均不受双亲体重、

性别及体重 \times 性别交互作用的影响 ($P > 0.05$) (图 4)。

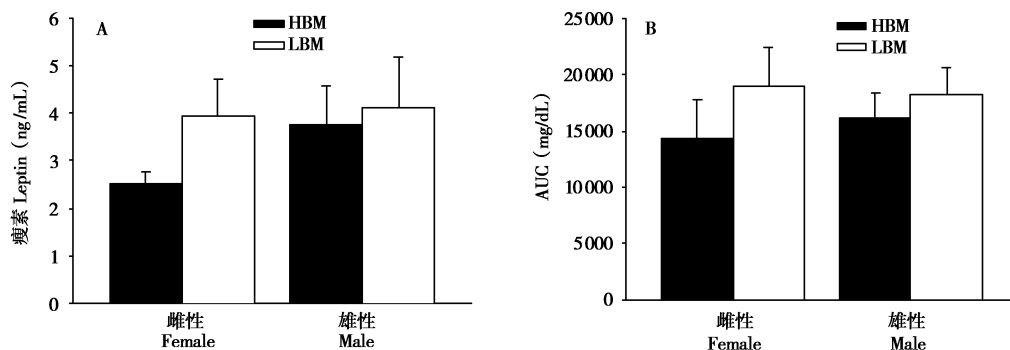


图 4 布氏田鼠双亲体重对后代成年期血清瘦素 (A) 和葡萄糖耐受 (B) 的影响. 数据均为平均值 \pm 标准误. HBM: 高体重双亲; LBM: 低体重双亲

Fig. 4 Effects of parental body-mass on leptin (A) and glucose tolerance (B) in adult offspring of Brandt's voles. Values are expressed as mean \pm SE. HBM: High parental body-mass; LBM: Low parental body-mass

2.5 组织和器官重量

与高体重双亲组相比, 低体重双亲组雌性布氏田鼠的性腺脂肪 ($F_{1,14} = 4.853, P = 0.045$) 和腹膜后脂肪 ($F_{1,14} = 7.079, P = 0.019$) 的重量显著降低, 而脑湿重显著增加 ($F_{1,14} = 5.026, P = 0.042$), 雄性布氏田鼠的脾脏 ($F_{1,17} = 12.236, P = 0.003$) 和胃 ($F_{1,17} = 5.780, P = 0.028$) 的湿重 (表 1), 以及睾丸的湿重 ($F_{1,17} = 14.131, P = 0.002$) 和干重 ($F_{1,17} = 8.956, P = 0.007$) 均显著降低 (表 2)。

3 讨论

本研究发现, 布氏田鼠低体重双亲导致雄性后代生长发育期的体重明显较低, 但成年时的体重不受影响; 低体重双亲的后代能量摄入和 RMR 明显较高, 脑的重量不受影响, 但繁殖器官明显抑制。表明双亲体重会引起后代能量代谢和繁殖发育的长期改变, 低体重双亲的后代生长和繁殖间存在权衡。

表 1 布氏田鼠成年期身体成分和器官湿重
Table 1 The wet mass of body composition and organs in adult offspring of Brandt's voles

参数 Parameters	雌性 Female		P	雄性 Male		P
	HBM	LBM		HBM	LBM	
脑 Brain (g)	0.515 ± 0.011	0.558 ± 0.019	<0.05	0.578 ± 0.020	0.538 ± 0.017	ns
胴体 Carcass (g)	24.844 ± 1.867	25.907 ± 2.694	ns	34.293 ± 1.864	30.961 ± 2.285	ns
肩胛间褐色脂肪组织 BAT (g)	0.156 ± 0.022	0.179 ± 0.028	ns	0.169 ± 0.018	0.133 ± 0.010	ns
肾周脂肪 Perirenal fat (g)	0.068 ± 0.023	0.047 ± 0.010	ns	0.064 ± 0.007	0.080 ± 0.026	ns
肠系膜脂肪 Mesenteric fat (g)	0.121 ± 0.018	0.153 ± 0.030	ns	0.118 ± 0.014	0.116 ± 0.031	ns
腹膜后脂肪 Retroperitoneal fat (g)	0.467 ± 0.096	0.322 ± 0.078	<0.05	0.517 ± 0.093	0.542 ± 0.182	ns
性腺脂肪 Epigonadal fat (g)	0.428 ± 0.077	0.375 ± 0.075	<0.05	0.863 ± 0.073	0.673 ± 0.104	ns
心脏 Heart (g)	0.319 ± 0.026	0.267 ± 0.037	ns	0.384 ± 0.012	0.348 ± 0.013	ns
肝脏 Liver (g)	1.222 ± 0.080	1.385 ± 0.144	ns	1.739 ± 0.120	1.663 ± 0.258	ns
脾脏 Spleen (g)	0.211 ± 0.006	0.128 ± 0.036	ns	0.235 ± 0.005	0.199 ± 0.006	<0.05
肺 Lungs (g)	0.419 ± 0.033	0.387 ± 0.058	ns	0.487 ± 0.016	0.422 ± 0.026	ns
肾脏 Kidney (g)	0.554 ± 0.035	0.519 ± 0.050	ns	0.708 ± 0.024	0.619 ± 0.030	ns
胃 Stomach (g)	0.404 ± 0.032	0.338 ± 0.048	ns	0.469 ± 0.018	0.368 ± 0.028	<0.05
小肠 Small intestine (g)	0.587 ± 0.073	0.510 ± 0.115	ns	0.595 ± 0.030	0.552 ± 0.070	ns
结肠 Colon (g)	0.387 ± 0.028	0.337 ± 0.066	ns	0.404 ± 0.017	0.352 ± 0.022	ns
盲肠 Cecum (g)	0.437 ± 0.039	0.380 ± 0.054	ns	0.457 ± 0.030	0.411 ± 0.029	ns

数据均为平均值 ± 标准误。HBM：高体重双亲；LBM：低体重双亲。ns：组间差异不显著

Values are expressed as mean ± SE. BAT: Brown adipose tissue. HBM: High parental body-mass; LBM: Low parental body-mass. ns, no significant difference

表 2 布氏田鼠成年期繁殖器官的湿重和干重
Table 2 The wet and dry mass of reproductive organs in adult offspring of Brandt's voles

参数 Parameters	湿重 Wet mass		P	干重 Dry mass		P
	HBM	LBM		HBM	LBM	
卵巢 Ovary (g)	0.017 ± 0.001	0.013 ± 0.003	ns	0.007 ± 0.001	0.005 ± 0.001	ns
子宫 Uterus (g)	0.120 ± 0.013	0.116 ± 0.110	ns	0.033 ± 0.004	0.028 ± 0.002	ns
睾丸 Testis (g)	0.929 ± 0.031	0.724 ± 0.024	<0.05	0.160 ± 0.006	0.133 ± 0.004	<0.05
附睾 Epididymis (g)	0.117 ± 0.008	0.112 ± 0.009	ns	0.036 ± 0.003	0.031 ± 0.002	ns
储精囊 Seminal vesicle (g)	0.596 ± 0.045	0.443 ± 0.043	ns	0.147 ± 0.011	0.109 ± 0.008	<0.05

数据均为平均值 ± 标准误。HBM：高体重双亲；LBM：低体重双亲。ns：组间差异不显著

Values are expressed as mean ± SE. HBM: High parental body-mass; LBM: Low parental body-mass. ns, no significant difference

3.1 布氏田鼠低体重双亲导致后代具有较高的能量摄入

关于双亲效应对后代表型的影响，Hales 和 Barker (1992) 提出节约表型假说 (Thrifty phenotype hypothesis)，认为当胎儿经历不利于自身生长发育的环境时，会做出适应性的生理反应，优先保证身体的重要器官如脑的发育，降低其它次要器官

的发育，暗示早期发育环境的适应能促进生存。体重与身体脂肪含量明显正相关，体重特征反应了能量储备状况。前期研究发现，低体重双亲抑制了出生胎仔数，而母体繁殖期的能量摄入、哺乳期后代的胎仔重和胎仔数在高、低体重双亲组中无显著差异 (王同亮等, 2014)。在本研究中，我们发现与高体重双亲后代相比，低体重双亲的雄性后代断乳

后的发育过程中体重较低,动物通过提高能量摄入促进体重的追赶增长,成年期体重没有显著差异;成年时的血清瘦素水平和葡萄糖耐受也不受双亲体重的影响。这些结果与布氏田鼠自然胎仔数差异导致成年期体重的差异的研究结果相似(Zhang *et al.*, 2011b),都是由于早期营养状况的不同,对整个生长发育过程中的能量平衡产生长期效应。此外,本研究发现尽管低体重母体的后代在发育过程中体重一直较低,但脑的重量不受影响,这同样符合节约表型假说。

3.2 布氏田鼠低体重双亲导致雄性后代成年期具有较高的RMR,而NST不受双亲体重的影响

体重是影响动物RMR的重要因素(宋志刚和王德华, 2002; Downs *et al.*, 2013)。对长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)的研究发现,体重高的动物RMR较高, NST较低(Liu *et al.*, 2012)。本研究发现,虽然动物成年时体重不受双亲体重的影响,但低体重双亲雄性后代的RMR显著升高。这些结果表明,双亲体重的差异会引起布氏田鼠后代成年时代谢率的长期改变。RMR高的动物需要消耗更多的能量来维持基本的生命活动(Larivee *et al.*, 2010)。因此,低体重双亲后代尽管能量摄入较高,但由于具有较高的RMR,体重较低。此外,我们发现,后代成年期的NST不受双亲体重的影响。总之,双亲体重改变了后代成年时的能量收支策略,在一定程度上影响动物的觅食努力、种群扩散等生活史特征。

3.3 布氏田鼠低体重双亲抑制雄性后代的繁殖发育,且具有性别差异

野外条件下,食物资源的可利用性、温度、光照等环境因素可影响哺乳动物的繁殖性能(Bronson, 1989; Benderlioglu *et al.*, 2006)。室内研究发现,妊娠或哺乳期的双亲经历同样会影响后代的繁殖发育,如双亲妊娠期和哺乳期取食低蛋白食物抑制了雄性大鼠的繁殖发育(Zambrano *et al.*, 2005);布氏田鼠母体取食高蛋白食物,能显著降低雄性后代成年时的附睾重量、雌性后代的子宫和卵巢的重量(Lou *et al.*, 2015)。本研究发现,双亲低体重显著降低了其雄性后代睾丸的干重和湿重及雌性后代的性腺脂肪和腹膜后脂肪的重量,但雌性繁殖器官重不受双亲体重的影响,这些结果表明,低体重双亲抑制了后代的繁殖发育,且这种效

应具有性别差异。作为典型的机会主义繁殖者,小型哺乳动物的性成熟较早。低体重双亲引起雄性后代的繁殖发育抑制,降低了参与繁殖的机会,不利于基因的传递,在一定程度上影响种群的动态。因此双亲体重会明显影响后代的适合度。

双亲效应是导致后代表型可塑性变化的重要因素,对后代表型的影响引起越来越多的关注。低体重双亲提高了后代成年期的能量收支,同时繁殖发育受到抑制,使得后代在生长和繁殖间产生权衡,这种效应在雄性后代中更明显。总之,我们首次在野生小型哺乳动物中验证了双亲的体重表型特征会影响下一代的适应性策略,但其相关机制(基因水平还是表型遗传的改变)及双亲的贡献尚需进一步研究。这些结果对理解种内水平上双亲体重对后代能量代谢、繁殖等生活史特征的影响具有重要意义,为有关实验动物的挑选提供重要指导。

致谢:感谢中国科学院动物研究所迟庆生博士在实验、数据处理和论文写作过程中给予的帮助;感谢徐萌萌在取材过程中给予的帮助。感谢中国科学院动物研究所动物生理生态学研究组全体成员对文章的修改提出的宝贵建议。

参考文献:

- Benderlioglu Z, Eish J, Weil Z M, Nelson R J. 2006. Low temperatures during early development influence subsequent maternal and reproductive function in adult female mice. *Physiol Behav*, **87** (2): 416-423.
- Bronson F H. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85** (7): 1771-1789.
- Burton T, Killen S, Armstrong J, Metcalfe N. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Phil Trans R Soc B*, **278** (1724): 3465-3473.
- Campbell M T, Slade N A. 1995. The effect of maternal mass on litter size and offspring survival in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *J Can Zool*, **73** (1): 133-140.
- Crocker D E, Williams J D, Costa D P, Le Boeuf B J. 2001. Maternal traits and reproductive effort in northern elephant seals. *Ecology*, **82** (12): 3541-3555.
- Dobson F S, Michener G R. 1995. Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels. *Ecology*, **76** (3): 851-862.
- Downs C J, Brown J L, Wone B, Donovan E R, Hunter K, Hayes J P.

2013. Selection for increased mass-independent maximal metabolic rate suppresses innate but not adaptive immune function. *Phil Trans R Soc B*, **280** (1754): 20122636.
- Friedman J M, Halaas J L. 1998. Leptin and the regulation of body weight in mammals. *Nature*, **395** (6704): 763–770.
- Hales C N, Barker D J P. 1992. Type 2 (non-insulin-dependent) diabetes mellitus; the thrifty phenotype hypothesis. *Diabetologia*, **35** (7): 595–601.
- Kirkpatrick M, Lande R. 1989. The evolution of maternal characters. *Evolution*, **43** (3): 485–503.
- Larivee M L, Boutin S, Speakman J R, McAdam A G, Humphries M M. 2010. Associations between over-winter survival and resting metabolic rate in juvenile north american red squirrels. *Funct Ecol*, **24** (3): 597–607.
- Li X S, Wang D H. 2005. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles (*Microtus brandtii*). *Horm Behav*, **48** (3): 321–328.
- Liu H, Wang D H, Wang Z W. 2003. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandtii*). *J Mammal*, **84** (4): 1410–1416.
- Liu X Y, Xu D L, Wang D H. 2012. High body weight associated with impaired nonshivering thermogenesis but improved glucose tolerance in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *J Therm Biol*, **37** (7): 524–530.
- Lou M F, Shen W, Fu R S, Zhang X Y, Wang D H. 2015. Maternal dietary protein supplement confers long-term sex-specific beneficial consequences of obesity resistance and glucose tolerance of the offspring in Brandt's voles. *Comp Biochem Physiol A*, (Accepted).
- Lu Q, Zhong W Q, Wang D H. 2007. Effects of photoperiod history on body mass and energy metabolism in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *J Exp Biol*, **210** (21): 3838–3847.
- Mousseau T A, Fox C W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol Evol*, **13** (10): 403–407.
- Nilsson J F, Tobler M, Nilsson J Å, Sandell M I. 2011. Long-lasting consequences of elevated yolk testosterone for metabolism in the zebra finch. *Physiol Biochem Zool*, **84** (3): 287–291.
- Plagemann A. 2005. Perinatal programming and functional teratogenesis; impact on body weight regulation and obesity. *Physiol Behav*, **86** (5): 661–668.
- Song Z G, Wang D H. 2002. Influencing factors on basal metabolic rate in mammals. *Acta Theriol Sin*, **22** (1): 53–60. (in Chinese)
- Uller T. 2008. Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends Ecol Evol*, **23** (8): 432–438.
- 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 T L, Zhang X Y, Fu R S, Wang D H. 2014. High parental body mass can increase litter size, but has no effect on reproductive output and oxidative damage in Brandt's voles. *Acta Theriol Sin*, **34** (4): 329–339. (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** (21): 3455–3465.
- Zambrano E, Rodríguez-González G, Guzman C, García-Becerra R, Bock L, Diaz L, Menjivar M, Larrea F, Nathanielsz P. 2005. A maternal low protein diet during pregnancy and lactation in the rat impairs male reproductive development. *J Physiol*, **563** (1): 275–284.
- 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** (3): 512–521.
- Zhang X Y, Zhang Q, Wang D H. 2011a. Pre-and post-weaning cold exposure does not lead to an obese phenotype in adult Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Horm Behav*, **60** (2): 210–218.
- Zhang X Y, Zhang Q, Wang D H. 2011b. Litter size variation in hypothalamic gene expression determines adult metabolic phenotype in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *PLoS One*, **6** (5): e19913.
- 宋志刚, 王德华. 2002. 哺乳动物基础代谢率的主要影响因素. 兽类学报, **22** (1): 53–60.
- 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.
- 王同亮, 张学英, 付荣恕, 王德华. 2014. 高体重布氏田鼠产仔数增加但繁殖输出和氧化损伤不受影响. 兽类学报, **34** (4): 329–339.