

食物限制对雄性大绒鼠能量代谢特征的影响

杨盛昌 朱万龙 黄春梅 余婷婷 高文荣 王政昆*

(云南师范大学生命科学学院, 昆明 650500)

摘要: 为探讨横断山区大绒鼠适应食物匮乏的适应对策, 将成年雄性大绒鼠随机分为自由取食组和饲喂正常摄食量的80%限食组。测定了自由取食组和限食组雄性大绒鼠的体重、静止代谢率、非颤抖性产热以及体脂含量、血清瘦素含量、肝脏鲜重、褐色脂肪组织重量和消化道形态。结果显示: 限食使雄性大绒鼠的体重、体脂含量、静止代谢率、非颤抖性产热、褐色脂肪组织重量和大肠、小肠长度显著降低, 使盲肠内容物重量显著增加。血清瘦素含量与体重、体脂含量呈极显著正相关。在限食条件下, 大绒鼠主要通过降低体重、基础代谢和产热的能量支出以及动用体内脂肪以应对食物资源短缺的环境条件, 瘦素可能参与了能量代谢和体重的适应性调节。

关键词: 大绒鼠; 血清瘦素; 食物限制; 能量支出

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2013)01-0055-08

Effects of food restriction on energy metabolism in male *Eothenomys miletus*

YANG Shengchang, ZHU Wanlong, HUANG Chunmei, YU Tingting, GAO Wenrong, WANG Zhengkun*

(School of Life Sciences of Yunnan Normal University, Kunming 650500, China)

Abstract: We investigated physiological adaptation under conditions of food restriction in *Eothenomys miletus* inhabiting the Hengduan Mountain region. Adult male *E. miletus* were randomly assigned either to a control group (food *ad libitum*) or a food restriction group (80% of calorie intake relative to control), and body mass, resting metabolic rate (RMR), nonshivering thermogenesis (NST), body fat content, serum leptin levels, liver mass, brown adipose tissue (BAT) mass, and morphological parameters of the digestive tract in male *E. miletus* were measured. The results showed that body mass, body fat content, RMR, NST, BAT mass, liver mass, large intestine length and small intestine length in the food restriction group were lower than those in the control group. In contrast, caecum content mass in the food restriction group was significantly higher relative to that of the control group. In addition, serum leptin levels were positively correlated with body mass and body fat content. These results suggest that *E. miletus* apply physiological adjustments to adapt to reduced food availability by reducing body mass, body fat content and energy metabolism. Serum leptin may participate in the regulation of energy balance and body mass in *E. miletus* during food restriction.

Key words: Energy expenditure; *Eothenomys miletus*; Food restriction; Serum leptin

野生动物的能量代谢水平受许多环境和生理因子的影响, 食物是其中一个重要的影响因子, 自然界中食物质量和数量会受到空间分布的不均匀性、季节更替或环境剧变等原因的影响, 从而导致野生动物在其生活史某些时期面临食物资源的缺乏而受到饥饿胁迫(梁虹和张知彬, 2003)。食物资源的变化影响小型哺乳动物的体重、产热、生长、繁殖和其他生理活动(Hammond and Diamond, 1997;

Bacigalupe and Bozinovic, 2002)。生活在温带地区的小型哺乳动物, 常通过降低体重等途径来适应冬季食物缺乏的环境(Voltura and Wunder, 1998), 这有利于减少对能量的绝对需求量(Nagy *et al.*, 1995)。研究发现食物限制会对动物的生理特征产生明显影响, 除减少能量消耗, 降低能量需求外(梁虹和张知彬, 2003), 还可影响消化道形态(Bozinovic *et al.*, 2007)以及血清瘦素含量的变化

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31071925, 31260097); 云南省教育厅科研基金重大专项项目(ZD2009007); 云南省应用基础研究计划项目(2011FZ082)

作者简介: 杨盛昌(1987-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2012-04-17; **修回日期:** 2012-09-23

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: wzk_930@yahoo.com.cn

(Klingenspor *et al.*, 2000; Rousseau *et al.*, 2003)。但许多动物对限制食物的反应并不完全一致, 比如限食 20% 的 MF1 小鼠通过降低静止代谢率 (Rest metabolic rate, RMR) 和活动行为的能量支出弥补能量摄入的不足, 维持稳定的体重 (Hambly and Speakman, 2005)。而限食 50% 的金色刺毛鼠 (*Acomys russatus*) 的 RMR 和体重显著降低 (Gutman *et al.*, 2006)。这些研究结果表明, 食物资源限制对动物能量代谢的影响不同, 可能与食物限制的程度有关 (Zhang and Wang, 2008)。瘦素 (Leptin) 是由脂肪细胞分泌的一种蛋白类激素, 具有抑制摄食、促进产热和降低体重的作用 (Friedman and Halaas, 1998)。因此, 探讨食物限制条件下动物对食物匮乏的适应对策以及血清瘦素与能量收支的关系, 有助于阐明野生小型哺乳动物体重的调节机理, 进一步理解其生态适应意义。

横断山脉地处古北界与东洋界两大区系交汇处, 是“南北动物迁移和扩散的走廊和通道” (吴征镒和王荷生, 1985), 哺乳动物种类丰富, 特有种类和古老种类比例高, 被誉为“第四纪冰期动物的避难所” (冯祚建等, 1986)。横断山特殊的地质地貌和环境温度等条件的地带性及非地带性变化, 可能会使栖居于此的小型哺乳动物具有某些特殊的生理生态适应特征。大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 属于田鼠亚科 (Arvicolinae) 绒鼠属, 广泛分布于我国云南的横断山中部地区, 是横断山地区的固有类群及典型代表 (郑少华, 1993), 多在夜间活动, 营地表浅层洞道生活, 以鲜嫩的浆汁植物、草的根茎为主要食物 (罗泽珣等, 2000)。关于大绒鼠的研究主要有大绒鼠的体温调节和产热特征 (王政昆等, 1999; 王海等, 2006)、消化道和最大代谢率的季节性变化 (朱万龙等, 2009, 2010) 以及光周期 (Zhu *et al.*, 2011) 和环境温度 (Zhu *et al.*, 2010; 杨盛昌等, 2012) 对其能量代谢特征的影响。大绒鼠在热中性区内的 RMR 水平较高, 不仅高于许多北方低海拔地区的种类, 如草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) (Iverson and Turne, 1974)、橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) (Voluta and Wunder, 1998) 等, 而且高于分布于高寒地区的根田鼠 (*Microtus oeconomus*) (王德华和王祖望, 2000)。这可能是由于横断山脉地区气温显著低于纬度相同的低海拔地区, 冬季食物质量和数量下降引起 (王海等, 2006)。所以本实验在以前的研究基础上, 测定自由取食组和限食组 (饲喂正常摄

食量的 80%) 雄性大绒鼠的体重、静止代谢率、非颤抖性产热能力、体脂含量、血清瘦素含量、肝脏鲜重、褐色脂肪组织重量、消化道形态等生理指标, 旨在深入理解横断山脉地区小型哺乳动物应对食物短缺环境的能量学策略和生存适应机理。

1 研究方法

1.1 研究区自然概况

实验所用大绒鼠于 2010 年 6 月捕自云南省剑川县石龙村海拔 2 590 m 的农田中。该地区位于云岭山脉的中部 (属横断山), 北纬 26°15' ~ 26°45', 东经 99°40' ~ 99°55', 境内最高峰为雪邦山 (海拔 4 295 m), 地势高差悬殊, 山脉南北走向。年平均气温 9.1℃; 1 月平均最低温度为 -4.0℃, 7 月平均最高温度为 24.1℃, 低于同纬度平原地区; 气温随海拔的增加而显著降低。该地区干湿季节分明, 表现出明显的温带季风气候特征 (王政昆等, 1994)。

1.2 动物处理

动物在当地地方病防治站消毒灭蚤后, 带回云南师范大学生命科学学院 (昆明) 动物实验室, 饲养于透明的小鼠饲养盒内 (260 mm × 160 mm × 150 mm), 无巢材; 喂以小鼠标准饲料 (昆明医学院生产), 每 100 kg 的配料如下: 玉米 37 kg、麦麸 25 kg、豆粕 27 kg、鱼粉 7 kg、骨粉 2 kg、牛油 1 kg、盐 0.15 kg、矿物添加剂 100 g、蛋氨酸 200 g、多种维生素 50 g、赖氨酸 100 g、鱼肝油粉 50 g, 热值为 14.16 kJ/g (柳鹏飞等, 2010b), 自由取食和饮水。实验之前, 对动物进行限食的预备实验, 喂养量为动物自由取食状态下摄食量的百分率 (限食水平), 预实验结果显示, 80% 大绒鼠限食组无个体死亡, 但体重下降显著; 70% 组死亡率达到 48%, 死亡率过大, 故采用 80% 的限食水平开展限食实验。选取健康雄性大绒鼠 14 只, 平均体重为 (41.42 ± 1.55) g, 在光照为 12L:12D, 温度为 25℃ ± 1℃ 的条件下, 适应 2 周后测定体重、RMR 和 NST, 作为 0 d。在适应过程中采用食物平衡法 (Rosenmann and Morrison, 1974), 测定所有动物的摄食量, 共计 5 d, 定时定量 (前一天 11:00 ~ 13:00, 食物 9.5 ~ 10.5 g) 给动物喂食, 次日收集、称量剩余食物 (每次收集时间均在 11:00 ~ 13:00 进行)。随后将所有动物分为自由取食的对照组 ($n=6$) 和摄食量 80% 的限食组 ($n=8$), 并按照动物个体一一对应的摄食量投食。

1.3 代谢率测定

用开放式呼吸仪 (ADML870 型, 澳大利亚) 测定动物的静止代谢率 (Rest metabolic rate, RMR), 代谢率的计算方法参照朱万龙 (2008)。呼吸室容积为 500 mL, 呼吸室进气流量为 200 mL/min。人工气候箱控制实验温度 (SPX-300 型, 上海博迅医疗设备厂, 温度波动 $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$), 代谢率测定温度为 $25^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ (大绒鼠的热中性区, 朱万龙等, 2008)。分别于 0 d、7 d、14 d、21 d、28 d 测定 RMR, 测定前 0.5 h 将动物放入呼吸室, 测定 1 h, 每隔 1 min 记录一次数据, 选取 10 个连续稳定的最低值计算 RMR。

在测定 RMR 后, 迅速取出动物, 皮下注射去甲肾上腺素 (Norepinephrine, NE), 在 25°C 下测定最大非颤抖性产热 (Nonshivering thermogenesis, NST)。诱导 NST 的 NE 剂量为 0.8 mg/kg, NST 测定时间为 30 min, 期间出现的最大持续耗氧量视为动物的 NST (柳劲松和李庆芬, 1996)。

1.4 体重、体脂含量和身体组成测定

分别于 0 d、7 d、14 d、21 d、28 d 测量体重 (精确至 0.1 g)。第 28 d 处死动物, 然后进行解剖。先分离出胃、小肠、大肠及盲肠, 将各器官小心剔除肠系膜及其他组织, 平展为最大长度, 不要拉伸, 测量其长度 (精确至 1.0 mm), 用解剖剪将其纵切, 用生理盐水充分冲洗内容物, 用滤纸干燥, 称量鲜重。再分离出肝脏、肾脏、褐色脂肪组织 (Brown adipose tissue, BAT), 称重 (精确至 0.1 mg)。然后将各组织和器官放置烘箱内 (60°C) 烘至恒重, 称量干重 (王德华和王祖望, 2000)。体脂含量采用 Soxtec™ 2043 浸提装置测定: 将去除内脏和褐色脂肪组织的动物胴体 (消化道上的脂肪保留) 置于 60°C 烘箱中干燥至恒重, 用小型粉碎机粉碎混匀后, 称取 2 g 左右粉碎后的样品用丹麦福斯公司生产的 Soxtec™ 2043 浸提装置测定脂肪重量, 每次可以测定 6 个样品。根据公式: 体脂含量 (%) = 总体脂重量 (g) / 胴体干重 (g) $\times 100\%$ (张志强和王德华, 2006)。

1.5 血清瘦素的测定

动物处死后, 取血, 4°C 下静置 1 h 后, 在 4°C 下以 4 000 r/min 离心 30 min, 吸取上层血清置于 -80°C 超低温冰箱内保存。血清瘦素含量采用瘦素放射免疫分析试剂盒 (美国 Linco 公司生产) 测定。

1.6 统计分析

采用 SPSS16.0 软件包进行实验数据的统计。数据经过正态分布和方差齐性检验, 符合参数检验

条件。动物的体重、RMR、NST 与食物驯化的时间关系均采用单因素重复测量方差分析 (One-way repeated measures ANOVA) 检验。动物的体重、体脂含量、RMR、NST 和身体组成的组间差异均采用独立样本 t 检验。血清瘦素含量与体重和体脂含量的关系采用 Pearson 相关分析。结果均以平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 体重、体脂和血清瘦素浓度

实验前, 对照组和限食组大绒鼠体重差异不显著 ($t = 0.803$, $P > 0.05$)。在 21 d 时两组动物的体重差异极显著 ($t = -4.112$, $P < 0.01$), 限食组比对照组降低了 15.59%; 在 28 d 时差异极显著 ($t = -4.381$, $P < 0.01$), 限食组比对照组降低了 17.26%。随着限食时间的增加, 对照组动物的体重无显著变化 ($F = 1.835$, $P > 0.05$); 限食组体重持续降低, 在 21 d 与 0 d 时差异显著 ($P < 0.05$), 比 0 d 降低了 13.04%, 28 d 与 0 d 时差异极显著 ($P < 0.01$), 降低了 14.75% (图 1)。大绒鼠血清瘦素的浓度与对照组体重呈显著正相关关系 ($r = 0.892$, $P < 0.05$), 与限食组体重呈显著正相关关系 ($r = 0.733$, $P < 0.05$) (图 2)。限食组动物体脂含量极显著低于对照组 (体脂含量, $t = -3.089$, $P < 0.01$) (图 3)。大绒鼠血清瘦素的浓度与对照组体脂含量呈显著正相关关系 ($r = 0.864$, $P < 0.05$), 与限食组体脂含量呈显著正相关关系 ($r = 0.798$, $P < 0.05$)。

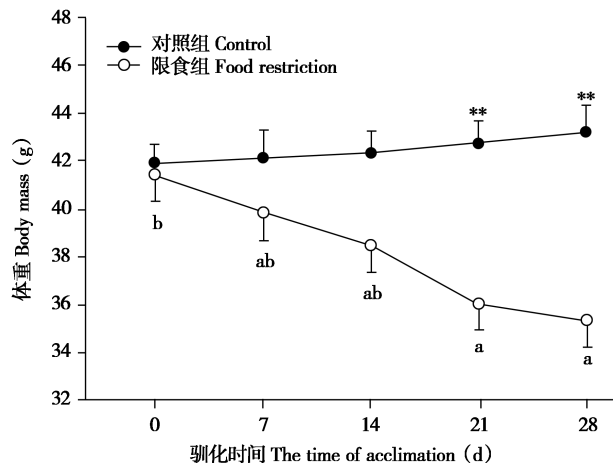


图 1 限食对雄性大绒鼠体重的影响 (Mean \pm SE). 图中不同字母表示差异性显著

Fig. 1 Effect of food restriction on body mass in male *Eothenomys miletus* (** $P < 0.01$). Different letters in figure showed significant difference

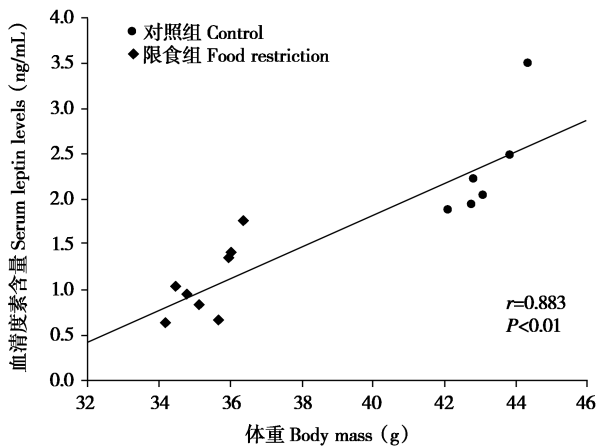


图2 雄性大绒鼠血清瘦素含量与体重的相关性
Fig. 2 Correlation of serum leptin levels with body mass in male *Eothenomys miletus*

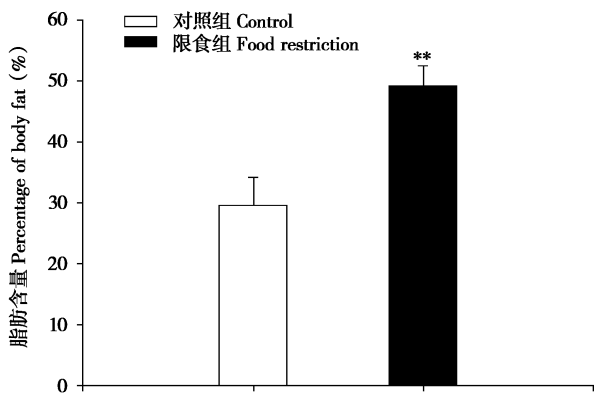


图3 限食对雄性大绒鼠脂肪含量的影响
Fig. 3 Effect of food restriction on body fat content in male *Eothenomys miletus* (** $P < 0.01$)

2.2 RMR、NST

实验前, 对照组和限食组大绒鼠 RMR 和 NST 无差异 (RMR, $t = 0.191$, $P > 0.05$; NST, $t = 0.182$, $P > 0.05$)。在 21 d 时两组动物的 RMR 和 NST 均差异显著 (RMR, $t = 2.637$, $P < 0.05$; NST, $t = 2.649$, $P < 0.05$)。限食组 RMR 和 NST 比对照组分别降低了 11.32% 和 21.42%; 在 28 d 时两组动物的 RMR 差异显著 (RMR, $t = 2.974$, $P < 0.05$)。NST 差异极显著 (NST, $t = 3.326$, $P < 0.01$)。限食组 RMR 和 NST 比对照组分别降低了 15.57% 和 30.56%。随限食时间的延长, 对照组动物的 RMR 和 NST 无显著变化 ($F = 0.247$, $P > 0.05$; $F = 0.447$, $P > 0.05$)。限食组动物的 RMR 和 NST 随限食时间的延长均显著降低 (RMR, $F = 3.405$, $P < 0.05$; NST, $F = 2.843$, $P < 0.05$)。在 21 d 时 RMR 和 NST 分别比 0 d 降低了 14.54% 和 21.5%, 在 28 d 时 RMR 和 NST 分别

比 0 d 降低了 19.09% 和 29.58% (图 4)。

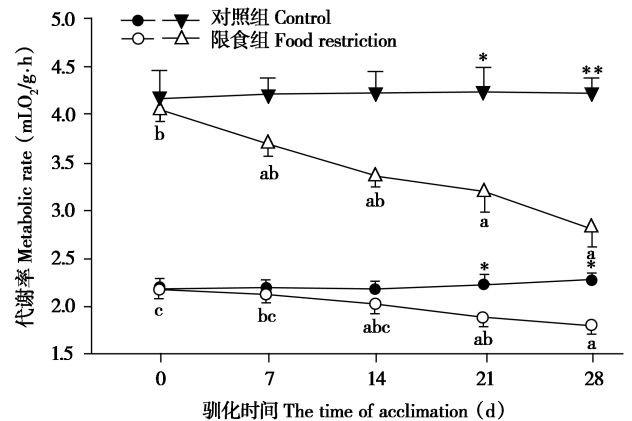


图4 限食对雄性大绒鼠 RMR 和 NST 的影响. 图 不同字母示差异 显著

Fig. 4 Effect of food restriction on RMR and NST in male *Eothenomys miletus* (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$). Different letters in figure showed significant difference

2.3 身体组成

胴体鲜重和胴体干重均组间差异显著 (胴体鲜重, $t = -2.243$, $P < 0.05$; 胴体干重, $t = -2.236$, $P < 0.05$)。限食组胴体鲜重和胴体干重比对照组降低了 22.45% 和 35.04%。褐色脂肪组织重量差异显著 ($t = -2.630$, $P < 0.05$)。限食组褐色脂肪组织重量比对照组降低了 45.31%。小肠和大肠长度组间均差异显著 (小肠长度, $t = -2.538$, $P < 0.05$; 大肠长度, $t = -2.839$, $P < 0.05$)。限食组小肠和大肠长度比对照组降低了 15.89% 和 15.40%。盲肠内容物重差异显著 ($t = 3.024$, $P < 0.05$)。限食组盲肠内容物重比对照组增加了 100.79% (表 1)。

3 讨论

许多小型哺乳动物的体重受食物资源的影响 (Hill *et al.*, 1985; Alvarenga *et al.*, 2005; Sucajtyś-Szulc *et al.*, 2008; Zhang and Wang, 2008), 其稳定性依赖于能量收支的平衡 (柳鹏飞等, 2010a)。在食物限制条件下, 动物体重的变化受限食程度的影响。若限食幅度较小, 动物可以通过提高消化道的吸收效率增加能量摄入, 通过调整代谢率和活动行为调节能量支出, 从而维持能量平衡和体重稳定 (Sucajtyś-Szulc *et al.*, 2008; Zhang and Wang, 2008)。限食 20% 小鼠和 30% 大鼠的体重与对照组相比未出现显著的变化 (Gursoy *et al.*, 2001; Hambly and Speakman, 2005)。然而当限食程度增

表 1 食物限制对雄性大绒鼠胴体重、内脏器官、消化器官形态的影响

Table 1 Effect of food restriction on carcass mass, organ mass, and morphology of digestive organs in male *Eothenomys miletus*

	对照组 Control	限食组 Food restriction	P
胴体 Carcass			
鲜重 Wet mass (g)	33.45 ± 3.22	25.93 ± 2.01	0.036
干重 Dry mass (g)	17.98 ± 1.08	11.68 ± 0.92	0.049
水分重 Water mass (g)	15.45 ± 1.26	14.34 ± 1.04	0.098
肝脏鲜重 Liver mass (g)	2.25 ± 0.49	1.78 ± 0.22	0.352
BAT 重 BAT mass (g)	0.64 ± 0.18	0.35 ± 0.08	0.025
肾脏鲜重 Kidneys mass (g)	0.41 ± 0.02	0.39 ± 0.02	0.37
胃 Stomach			
内容物重 Mass with contents (g)	1.39 ± 0.31	1.78 ± 0.19	0.295
鲜重 Wet mass (g)	0.38 ± 0.03	0.39 ± 0.07	0.83
干重 Dry mass (g)	0.10 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.18
小肠 Small intestine			
长度 Length (cm)	37.5 ± 1.39	31.54 ± 1.71	0.029
内容物重 Mass with contents (g)	0.15 ± 0.07	0.11 ± 0.04	0.556
鲜重 Wet mass (g)	1.54 ± 0.24	1.62 ± 0.10	0.742
干重 Dry mass (g)	0.31 ± 0.03	0.24 ± 0.02	0.091
盲肠 Caecum			
长度 Length (cm)	9.38 ± 1.83	9.36 ± 0.43	0.994
内容物重 Mass with contents (g)	1.12 ± 0.35	2.44 ± 0.27	0.013
鲜重 Wet mass (g)	0.51 ± 0.09	0.53 ± 0.04	0.851
干重 Dry mass (g)	0.09 ± 0.02	0.09 ± 0.01	0.98
大肠 Large intestine			
长度 Length (cm)	22.72 ± 1.05	19.22 ± 0.73	0.018
内容物重 Mass with contents (g)	0.33 ± 0.06	0.22 ± 0.04	0.569
鲜重 Wet mass (g)	0.52 ± 0.09	0.46 ± 0.03	0.488
干重 Dry mass (g)	0.10 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.216

运用独立样本 *t* 检验分析对照组和限食组之间的组间差异，结果均以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示， $P < 0.05$ 为组间差异显著

Independent samples *t*-tests were used to analyze differences between the control group and the food restriction group. Results are reported as mean ± standard error and $P < 0.05$ was considered to be statistically significant

加，动物不能通过能量摄入和支出的调节来弥补限食或饥饿导致的食物缺乏，从而表现为体重降低 (Alvarenga *et al.*, 2005; Zhang and Wang, 2008)。如，限食 50% 使大鼠的体重比对照组降低了 40%。本研究结果中，雄性大绒鼠在 80% 摄食量的限食条件下，体重不能维持稳定，在限食 21 d 时体重显著降低，而在食物量充足的条件下，大绒鼠的体重保持稳定。这一结果与高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*) 的研究结果一致 (柳鹏飞等, 2010a)。以上结果说明，在 80% 摄食量的限食条件下，大绒鼠不能通过能量摄入和支出的调节来弥补限食导致的食物缺乏，从而导致体重降低，以减少对能量的绝对需求 (Nagy *et al.*, 1995)。

体脂含量是反映动物营养状态的一个重要指标 (李兴升等, 2004)。食物资源缺乏时，动物不能同化足够的能量用以维持自身的能量需求，而动用体内储存的能量来抵抗外界环境条件的胁迫 (Vol-tura and Wunder, 1998)。本研究中限食组雄性大

绒鼠的体脂含量显著低于对照组，表明大绒鼠也会动用体内脂肪以应对食物缺乏的环境条件。

RMR 和 NST 是小型哺乳动物最主要的能量支出，在能量平衡的调节中发挥重要作用 (Hambly and Speakman, 2005)。许多动物通过改变 RMR 和 NST 调节能量代谢，以适应环境条件的变化 (Mc-Nab, 1986; Veloso and Bozinovic, 1993; Hambly and Speakman, 2005; Zhao and Wang, 2007; Zhang and Wang, 2008)。食物质量和数量的变化将引起动物代谢能量支出发生变化 (Veloso and Bozinovic, 1993)。限食使高山姬鼠、大鼠、小鼠和猕猴的 RMR 和 NST 降低 (McCarter and Palmer, 1992; De-Laney *et al.*, 1999; 柳鹏飞等, 2010a)。限食 20% 的 MF1 小鼠的 RMR 在适应限食的补偿策略中的贡献为 22% (Hambly and Speakman, 2005)。本研究结果中，限食组雄性大绒鼠的 RMR 和 NST 比对照组显著降低。与 NST 变化一致，限食使雄性大绒鼠的褐色脂肪组织 (Brown adipose tissue, BAT) 重

量降低, 而 BAT 是小哺乳动物适应性产热的主要器官 (Trayhurn *et al.*, 1995), BAT 的降低有利于减少能量的支出。以上结果表明, 雄性大绒鼠在食物资源匮乏的环境中, 通过降低 RMR 和 NST, 减少能量支出来保持能量平衡。

瘦素是由脂肪细胞分泌的一种蛋白类激素, 其在调节体重和能量稳态中具有重要的作用。血液循环系统中的瘦素以信号分子的形式作用于下丘脑, 反馈控制机体的脂肪代谢, 保持体重的稳定 (Campfield *et al.*, 1995)。雄性大绒鼠在 80% 摄食量的限食条件下, 体重不能维持稳定, 体脂含量显著降低, 引起瘦素的分泌减少, 较低的瘦素水平能够引起饥饿信号, 同时增加能量摄入 (Friedman and Halaas, 1998), 平衡能量收支 (Chilliard *et al.*, 2005)。许多研究结果表明, 食物限制降低了动物的体重、体脂含量、产热能力 (Zhang and Wang, 2008; 柳鹏飞等, 2010a) 和血清瘦素含量 (Trayhurn *et al.*, 1995; MacDougald *et al.*, 1995; Hardie *et al.*, 1996; Tauson and Forsberg, 2002; Zhang *et al.*, 2002), 动物的体脂含量与血清瘦素的浓度成正相关关系 (Friedman and Hallas, 1998; Nieminen and Hyvarinen, 2000; Rousseau *et al.*, 2003)。我们也发现, 在限食条件下大绒鼠血清瘦素含量与体重和体脂含量呈正相关。以上表明, 血清瘦素可能作为一种饥饿信号参与雄性大绒鼠食物缺乏条件下能量平衡的调节。

消化道的形态结构直接影响动物对食物能量的获取效率, 从而影响其生存和繁殖 (柳鹏飞等, 2010a)。许多实验室和野外研究表明, 消化道形态变化与动物的能量消耗和食物质量有重要关系 (Derting *et al.*, 1993)。限食组雄性大绒鼠小肠和大肠长度显著低于食物充足鼠, 说明在食物不足的情况下, 大绒鼠降低消化道长度。这与食物限制对华美鼠负鼠 (*Thylamys elegans*) 的研究结果一致 (Bozinovic *et al.*, 2007)。限食使其消化道变小、长度变短。对高山姬鼠食物限制的研究发现, 限食鼠小肠长度变长 (柳鹏飞等, 2010a)。大绒鼠与高山姬鼠对限食的不同反应, 可能是由于分类地位、栖息生境和食性不同引起的。高山姬鼠属于鼠亚科, 活动性强, 以植物种子为食, 洞穴较深铺垫物少, 这使其洞穴温度易受环境温度的影响; 大绒鼠属于田鼠亚科, 活动能力差, 以鲜嫩的浆汁植物、草的根茎为主要食物, 洞穴较浅且为草窝 (王海等, 2006)。这可能导致两个鼠种在面对食

物缺乏的环境中, 消化道形态形成了不同的适应机理的原因。

总之, 在食物限制条件下, 大绒鼠主要通过降低体重、RMR、NST、BAT 重量、小肠长度、大肠长度来减少能量支出, 以及动用身体脂肪作为能量来源的补充。瘦素可能参与了体重和产热的调节。这些结果表明, 能量代谢和消化道形态的生理适应性调节是大绒鼠应对食物缺乏环境条件的主要能量学对策, 对适应横断山区特殊的气候具有重要意义。

致谢: 感谢阿拉巴马大学伯明翰分校的李兴升博士帮助修改英文摘要。

参考文献:

- Alvarenga T A F, Andersen M L, Papale L A, Antunes I B, Tufik S. 2005. Influence of long-term food restriction on sleep pattern in male rats. *Brain Res*, **1057** (1-2): 49-56.
- Bacigalupe L D, Bozinovi C F. 2002. Design, limitations and sustained metabolic rate: lessons from smallmammals. *J Exp Biol*, **205**: 2963-2970.
- Bozinovic F, Muñoz J L P, Naya D E, Cruz-Neto A P. 2007. Adjusting energy expenditures to energy supply: food availability regulates torpor use and organ size in the Chilean mouse-opossum *Thylamy selegans*. *J Comp Physio B*, **177** (4): 393-400.
- Campfield L A, Smith F G, Guisez Y, Devos R, Bum P. 1995. Recombinant mouse OB protein: evidence for a peripheral signal linking adiposity and central neural networks. *Science*, **269** (5223): 546-549.
- Chilliard Y, Delavaud C, Bonnet M. 2005. Leptin expression in ruminants: nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. *Domest Anim Endocrinol*, **29** (1): 3-22.
- DeLaney J P, Hansen B C, Bodkin D L, Hannah J, Bray G A. 1999. Long-term caloric restriction reduces energy expenditure in aging monkeys. *J Gerontol Biol Sci*, **54A**: 5-11.
- Derting T L, Bogue B A. 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *J Mamm*, **74** (1): 59-68.
- Friedman J M, Halaas J L. 1998. Leptin and the regulation of body weight in mammal. *Nature*, **395** (6704): 763-770.
- Gursoy E, Cardounel A, Hu Y, Kalimi M. 2001. Biological effects of long-term caloric restriction: adaptation with simultaneous administration of caloric stress plus repeated immobilization stress in rats. *Soc Exp Biol Med*, **226** (2): 97-102.
- Gutman R, Choshniak I, Kronfeld-Schor N. 2006. Defending body mass during food restriction in *Acomys russatus*: a desert rodent that does not store food. *Am J Physiol R*, **290** (4): 881-891.
- Hambly C, Speakman J R. 2005. Contribution of different mechanisms to compensation for energy restriction in the mouse. *Obes Res*, **13**

- (9): 1548 - 1557.
- Hammond K A, Diamond J. 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, **386**: 457 - 462.
- Hardie L J, Rayner D V, Holmes S, Trayhurn P. 1996. Circulating leptin levels are modulated by fasting, cold exposure and insulin administration in lean but not Zucker (fa/fa) rats as measured by ELISA. *Biochem Biophys Res Commun*, **223** (3): 660 - 665.
- Hill J O, Latiff A, DiGirolamo M. 1985. Effects of variable caloric restriction on utilization of ingested energy in rats. *Am J Physiol*, **248** (5): R549 - R559.
- Iverson S L, Tumer B N. 1974. Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology*, **55**: 1030 - 1041.
- Klingenspor M, Nigemann H, Heldmaier G. 2000. Modulation of leptin sensitivity by short photoperiod acclimation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *J Comp Physiol B*, **170** (1): 37 - 43.
- Li X S, Wang D H, Yang M. 2004. Effects of cold acclimation on body weight, serum leptin level, energy metabolism and thermogenesis in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Acta Zoologica Sinica*, **50** (3): 334 - 340. (in Chinese)
- Liang H, Zhang Z B. 2003. Effects of food restriction on physiological conditions of small rodents. *Acta Theriologica Sinica*, **23** (2): 175 - 182. (in Chinese)
- Liu J S, Li Q F. 1996. Variation of thermogenesis in Plateau pika (*Ochotona curzoniae*) during cold acclimation and de-cold acclimation. *Acta Zoologica Sinica*, **42** (4): 377 - 385. (in Chinese)
- Liu P F, Cai J H, Zhu W L, Liu C Y, Meng LH, Wang Z K. 2010a. Effects of food restriction on energy metabolism and digestive tract morphology in *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (3): 151 - 156. (in Chinese)
- Liu P F, Zhang L, Wang R, Zhu W L, Liu C Y, Meng L H, Wang Z K. 2010b. Growth and thermogenesis in pups of *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (1): 45 - 50. (in Chinese)
- MacDougald O A, Hwang C S, Fan H, Lane M D. 1995. Regulated expression of the obese gene product (leptin) in white adipose tissue and 3T3 - L1 adipocytes. *Proc Natl Acad Sci USA*, **92** (20): 9034 - 9037.
- McCarter R J, Palmer J. 1992. Energy metabolism and aging: a lifelong study in Fischer 344 rats. *Am J Physiol*, **263** ED: 448 - 452.
- McNab B K. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol Monogr*, **56** (1): 1 - 19.
- Nagy T R, Gower B A, Stetson M H. 1995. Endocrine correlates of seasonal body mass dynamics in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Amer Zool*, **35** (3): 246 - 250.
- Nieminen P, Hyvärinen H. 2000. Seasonality of leptin levels in the BAT of the common shrew *Sorex araneus*. *Verlag der Zeitschrift für Naturforschung*, **55**: 455 - 460.
- Rosenmann M, Morrison P. 1974. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *Am J Physiol*, **226** (3): 490 - 495.
- Rousseau K, Actha Z, Loudon A S I. 2003. Leptin and seasonal mammals. *Journal Neuroendocrinol*, **15** (4): 409 - 414.
- Sucajtyś-Szulc E, Goyke E, Korczynska J, Stelmanska E, Rutkowski B, Swierczynski J. 2008. Chronic food restriction differentially affects NPY mRNA level in neurons of the hypothalamus and in neurons that innervate liver. *Neurosci Lett*, **433** (3): 174 - 177.
- Tauson A H, Forsberg M. 2002. Body-weight changes are clearly reflected in plasma concentrations of leptin in female mink (*Mustela vison*). *Br J Nutr*, **87** (2): 101 - 105.
- Trayhurn P, Duncan J S, Rayner D V. 1995. Acute cold-induced suppression of ob (obese) gene expression in white adipose tissue of mice: mediation by the sympathetic system. *Biochem J*, **311** (Part 3): 729 - 733.
- Veloso C, Bozinovic F. 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology*, **74** (7): 2003 - 2010.
- Voltura M B, Wunder B A. 1998. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction on body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Physiol Zool*, **71** (3): 321 - 328.
- Wang D H, Wang Z W. 2000. Seasonal variation in gastrointestinal tract morphology in plateau zokor (*Myospalax baileyi*). *Acta Theriologica Sinica*, **20** (4): 270 - 276. (in Chinese)
- Wang H, Yang X M, Liu C Y, Wang Z K. 2006. Thermoregulatory and thermogenic properties in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **26** (2): 144 - 151. (in Chinese)
- Wang Z K, Liu L, Liang Z Q, Sun R Y. 1999. Thermogenic characteristics and body temperature regulation in the oriental Voles (*Eothenomys miletus*). *Acta Theriologica Sinica*, **19** (4): 276 - 286. (in Chinese)
- Wang Z K, Sun R Y, Li Q F, Fang J M. 1994. Characteristics of the resting metabolic rate of tree shrew, *Tupaia belangeri*. *Journal of Beijing Normal University*, **30** (3): 408 - 414. (in Chinese)
- Yang S C, Shan Z G, Huang C M, Zhu W L, Luo Q, Wang Z K. 2012. Variation of energy metabolism in *Eothenomys miletus* during cold acclimation and rewarming. *Chinese Journal of Zoology*, **47** (2): 120 - 126. (in Chinese)
- Zhang L N, Wang D H. 2008. Effects of food restriction and refeeding on energy balance regulation in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *BFDG Abstracts/Appetite*, **51**: 751 - 764.
- Zhu W L, Jia T, Lian X, Wang Z K. 2010. Effects of cold acclimation on body mass, serum leptin level, energy metabolism and thermogenesis in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region. *J Therm Biol*, **35** (1): 41 - 46.
- Zhu W L, Cai J H, Lian X, Wang Z K. 2011. Effects of photoperiod on energy intake, thermogenesis and body mass in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountain region. *J Therm Biol*, **36**: 380 - 385.
- Zhu W L, Yang Y H, Jia T, Lian X, Wang Z K, Gong Z D, Guo X G. 2008. Evaporative water loss and body temperature regulation in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **28** (1): 65 - 74. (in Chinese)
- Zhu W L, Jia T, Wang R, Lian X, Wang Z K. 2009. Seasonal variations of the digestive tract morphology in *Eothenomys miletus*. *Chinese Journal of Zoology*, **44** (2): 121 - 126. (in Chinese)

- Zhu W L, Jia T, Lian X, Wang Z K. 2010. Seasonal variations of maximum metabolic rate in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (5): 1133 - 1139. (in Chinese)
- Zhang Y, Matheny M, Zolotukhin S, Tumer N, Scarpace P J. 2002. Regulation of adiponectin and leptin gene expression in white and brown adipose tissues: influence of beta3-adrenergic agonists, retinoic acid, leptin and fasting. *Biochim Biophys Acta*, **1584** (2-3): 115 - 122.
- Zhang Z Q, Wang D H. 2006. Seasonal changes in immune function, body fat mass and organ mass in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica Sinica*, **26** (4): 338 - 345. (in Chinese)
- Zhao Z J, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on energy budgets and thermogenesis in Brandt's voles. *Comp Biochem Physiol*, **148A**: 168 - 177.
- 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬, 房继明. 1994. 中缅树鼩静止代谢率的研究. 北京师范大学学报 (自然科学版), **30** (3): 408 - 414.
- 王政昆, 刘璐, 梁子卿, 李庆芬, 孙儒泳. 1999. 大绒鼠体温调节和产热特征. 兽类学报, **19** (4): 276 - 286.
- 王海, 杨晓密, 刘春燕, 王政昆. 2006. 大绒鼠和高山姬鼠的体温调节和产热特征. 兽类学报, **26** (2): 144 - 151.
- 王德华, 王祖望. 2000. 高寒地区高原鼯鼠消化道形态的季节变化. 兽类学报, **20** (4): 270 - 276.
- 冯祚建, 蔡桂全, 郑昌琳. 1986. 西藏哺乳类. 北京: 科学出版社.
- 朱万龙, 杨永宏, 贾婷, 练硝, 王政昆, 龚正达, 郭宪国. 2008. 横断山两种小型哺乳动物的蒸发失水与体温调节. 兽类学报, **28** (1): 65 - 74.
- 朱万龙, 贾婷, 练硝, 王政昆. 2010. 横断山脉大绒鼠最大代谢率的季节性差异. 生态学报, **30** (5): 1133 - 1139.
- 朱万龙, 贾婷, 王睿, 练硝, 王政昆. 2009. 大绒鼠消化道形态的季节变化. 动物学杂志, **44** (2): 121 - 126.
- 李兴升, 王德华. 2004. 冷驯化条件下长爪沙鼠血清瘦素 (Leptin) 浓度的变化及其与能量收支和产热的关系. 动物学报, **50** (3): 334 - 340.
- 吴征镒, 王荷生. 1985. 中国自然地理. 北京: 科学出版社, 118 - 121.
- 杨盛昌, 单振光, 黄春梅, 刘春燕, 朱万龙, 罗谦, 王政昆. 2012. 大绒鼠冷驯化和脱冷驯化能量代谢特征的变化. 动物学杂志, **47** (2): 120 - 126.
- 罗泽珣, 陈卫, 高武. 2000. 中国动物志. 北京: 科学出版社.
- 郑少华. 1993. 川黔地区第四纪啮齿动物化石. 北京: 科学出版社.
- 柳劲松, 李庆芬. 1996. 高原鼠兔冷驯化和脱冷驯化中的产热变化. 动物学报, **42** (4): 377 - 385.
- 柳鹏飞, 张麟, 王睿, 朱万龙, 刘春燕, 孟丽华, 王政昆. 2010a. 食物限制对高山姬鼠能量代谢和内脏器官形态的影响. 兽类学报, **30** (3): 151 - 156.
- 柳鹏飞, 蔡金红, 朱万龙, 刘春燕, 孟丽华, 王政昆. 2010b. 高山姬鼠幼仔的生长发育和产热特征. 兽类学报, **30** (1): 45 - 50.
- 张志强, 王德华. 2006. 长爪沙鼠免疫功能、体脂含量和器官重量的季节变化. 兽类学报, **26** (4): 338 - 345.
- 梁虹, 张知彬. 2003. 食物限制对鼠类生理状况的影响. 兽类学报, **23** (2): 175 - 182.