

小型哺乳动物的持续能量收支限制研究进展

赵志军^{1, *} 迟庆生² 曹静¹

(¹ 聊城大学农学院 山东 聊城 252059; ² 山东省生态学与生物多样性重点实验室 山东 聊城 252059;

» 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)

摘要: 综述了小型哺乳动物持续能量收支限制的研究概况和进展。最大持续能量收支在决定物种的地理分布、生存适应、繁殖成功等方面都具有重要意义,但在许多条件下受到限制。食物的丰富度,或者动物自身的摄食、消化和吸收能力似乎不是主要限制因素。持续能量收支可能被外周组织和器官消耗能量的能力限制,即/外周限制0假说;或者机体的散热能力所限制,即/热耗散限制0假说。动物也可能通过衡量季节性繁殖投资的价值,实现最大繁殖输出,即/季节性投资0假说。尽管这些假说得到了一些研究的证实,但仍未阐明持续能量收支限制的机理。本文对相关研究的发展方向进行了展望。

关键词: 持续能量收支; 限制; 小型哺乳动物; 繁殖

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0252-3263(2009)04-155-06

Limits on Sustained Metabolic Rate in Small Mammals

ZHAO ZhiJun^{1, *} CHI QingSheng² CAO Jing¹

(¹ School of Agricultural Science, Liaocheng University, Liaocheng, Shandong 252059; ² Shandong Key Laboratory for

Ecology and Biodiversity, Liaocheng Shandong 252059; » State Key Laboratory of Integrated Management for Pest Insects

and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Sustained energy intake and metabolic rate (Sus EPMR) play an important role in geographical distribution, survival adaptation and reproductive success of animal species, but in some situations it is constrained. Sus EPMR is not limited extrinsically by food availability or intrinsically by the capacity of animals to intake, process or absorb energy. The limits on Sus EPMR may be imposed peripherally by the capacity of tissues to utilize energy, the so-called / peripheral limitation0 hypothesis, or acted by the capacity to dissipate heat, that is the so-called / heat dissipation limitation0 hypothesis. In addition, a trade-off of reproductive investment between seasons may be employed to maximize reproductive output, namely / seasonal investment0 hypothesis. Some results have been reported to provide the evidences for these hypotheses. However, the mechanisms underlined the constrained Sus EPMR are not fully explained by any of the above hypothesis. Finally, the possible research trends in this field are proposed.

Key words: Sustained metabolic rate; Limitation; Small mammals; Reproduction

动物的能量收支平衡与能量代谢的调节机理是生理生态学的核心问题之一。通过能量收支的生理调节,动物可以在一定程度上适应自然环境的变化,如温度、光周期、食物质量及丰富度的季节性变化等。最大持续能量收支在决定物种的地理分布、生存适应、繁殖成功等方面都具有关键作用,但在许多条件下受到限制^[1]。

对持续能量收支限制因素及其生理机制的研究将有助于进一步阐述限制动物分布的因素、适

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30800130),聊城大学博士科研启动基金项目(No. 31805);

第一作者介绍 赵志军,男,博士,副教授;研究方向:动物生态生理学;E-mail: zhaozj73@yahoo.com.cn.

收稿日期:2009-02-13,修回日期:2009-04-23

应策略、繁殖性能与食性、气候、生境等生活史特征^[1]。围绕最大持续能量收支已进行了大量的研究,对持续能量收支限制的原因及机理有了进一步的理解。

1 持续能量收支与持续能量收支限制

能量收支限制的概念最早可追溯到 20 世纪 30 年代,但正式提出持续能量收支(sustained energy intake&sustained metabolic rate, Sus EI&Sus MR)限制学说是在 80 年代^[2,3]。自 80 年代后期,能量收支限制及机理得以广泛研究^[3]。持续代谢率(Sus MR)是指在较长时期内体重维持稳定,动物所需能量主要来自摄食,而非动用体内贮存的能量^[4]。Hammond 等发现 50 种脊椎动物的代谢范围(即持续代谢率&基础代谢率, sustained metabolic rate&basal metabolic rate, Sus MR&BMR)均在 113~ 710 之间,没有任何一种动物超过 7,认为最大持续能量收支限制的阈值为 7 @BMR^[4]。既然在持续能量收支状态下,能量摄入等于支出,Speakman 等提出持续能量摄入(Sus EI)的限制等同于持续代谢率的限制,二者作为同义词也出现在许多文章中^[3]。

2 / 外因限制0假说

最初认为,持续能量收支限制可能源于外在因素,而非动物自身,即/ 外因限制0假说^[3]。孙儒泳归纳了限制持续能量收支的因素,认为限制因素之一是食物的可利用性,而与动物本身的特征无关,即/ 食物可利用性假说0 (food availability hypothesis)^[1]。冬眠是冬眠动物适应极端环境的主要策略之一,许多动物的冬眠行为受自然环境的影响,如温度、光周期、食物质量和丰富度等。若提供充足的食物,一些动物则不再进入冬眠,由此推测动物的持续能量收支可能受到了食物丰富度的限制,符合/ 外因限制0假说^[5]。然而,许多情况下持续能量收支不受食物丰富度的影响,如一些鸟类和啮齿动物的繁殖性能不受食物丰富度的限制,不符合/ 外因限制0假说的预测,表明不是外在因素,而是动物内在的生理特征限制了最大持续能量收

支^[4]。

为利于检验持续能量收支限制机理,Hammond 等在比较了 5 个物种不同环境条件下的能量支出后指出,低温、运动和哺乳状态使动物面临更大的能量需求,是探讨最大持续能量收支限制假说的理想条件^[4]。繁殖是小型哺乳动物生活史的重要阶段,哺乳期是繁殖过程中能量摄入和支出效率最高的时期,许多啮齿类动物显著增加能量摄入、降低产热能力和行为活动的能量支出,以满足哺育后代的能量需求^[6,7]。以小鼠(*Mus musculus*)为例,其代谢范围在运动状态下为 316,低温条件下为 418,哺乳期为 615,亦表明哺乳期是能量支出最高的阶段,是研究持续能量收支策略和检验最大持续能量收支限制学说的最佳时期^[4]。Speakman 等^[3]提出哺乳期同时妊娠、哺乳期运动,或者哺乳期冷暴露会进一步增加动物的能量需求,更适合研究持续能量收支限制的生理机制^[8]。

3 / 中心限制0假说

Biggerstaff 等^[9]发现哺乳期同时妊娠的 Swiss 小鼠推迟了第二次妊娠胚胎着床时间,摄食量未进一步增加,类似结果也见于 MF1 小鼠^[10]和大鼠(*Rattus norvegicus*)^[11]。让哺乳期 MF1 小鼠、小家鼠(*Mus domesticus*)和白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)完成预定的转轮后再获取食物,摄食量未显著增加,而繁殖输出显著降低^[12]。增加胎仔数量后,Swiss 小鼠和 MF1 小鼠未通过增加摄食量来满足幼体发育的能量需求,胎仔数越多,幼体断乳时体重越低^[13]。这些研究均认为,动物不能通过增加能量摄入满足哺乳和妊娠、运动,或者哺育更多后代的能量需求,能量摄入可能受到了自身摄食、消化和吸收能力的限制,即最大持续能量收支受到负责能量摄入、加工处理、吸收和分配的/ 中心系统0瓶颈的限制。瓶颈可能是存在于消化系统的消化和吸收能力、肝对吸收后的营养物质的加工能力、肺吸入氧气排出 CO₂ 的能力、心通过血液循环输送 O₂ 和营养物质的能力,或者肾排泄代谢废物的能力等等,亦即/ 中心限制0假

说^[4, 8, 10]。

然而, 低温下哺乳的实验小鼠^[10, 14]、白足鼠^[15]、刚毛棉鼠(*Sigmodon hispidus*)^[16]和布氏田鼠(*Lasiodomys brandtii*)^[7]的摄食量显著增加, 消化和吸收能力增强。此外, MF1 小鼠^[17]和野兔(*Lepus europaeus*)^[18]能通过增加摄食量以补偿低能值食物, 满足哺乳的能量需求。这些结果均不符合/中心限制0假说的预测。

4 / 外周限制0假说

/外周限制0假说认为持续能量收支可能被外周组织和器官消耗能量的能力所限制, 如活动状态下肌肉的做功能力、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(brown adipose tissue, BAT)的产热能力等^[4, 16, 19, 20]。该假说在许多研究中得到了证实, 如在哺乳高峰期, 去除5个奶头的Swiss小鼠的泌乳量未出现显著变化^[21]; 哺乳期暴露于8e和21e的刚毛棉鼠的泌乳能量输出未发生显著变化^[16]。此外, 增加胎仔数未能使哺乳期实验小鼠和豚鼠(*Cavia porcellus*)能量摄入增加, 但使后代体重降低, 表明母体不能满足幼体正常发育的能量需求, 可能受到乳腺泌乳能力的限制, 支持/外周限制0假说^[8, 13]。

然而 Krol 等^[21]发现8e条件下MF1小鼠的泌乳能量支出显著高于室温(21e)和暖温(30e)组, 胎仔重量显著增加, 说明未受乳腺泌乳能力的限制。随着胎仔数增加, 布氏田鼠哺乳高峰期摄食量增加, 胎仔重量也显著增加^[21], 既不符合/中心限制0假说, 亦不支持/外周限制0假说, 于是提出新的/限制0假说。

5 / 热耗散限制0假说

许多小型哺乳动物的能量收支受环境条件的影响, 如低温使摄食和产热升高, 繁殖期的能量收支显著增加^[7, 22, 24-26]。Krol 等^[21]发现暖温(30e)下繁殖的实验小鼠的摄食量和繁殖输出显著低于低温组(8e), 认为在热中性区, 小鼠的散热能力受到制约, 限制了持续能量摄入和支出, 进而提出持续能量收支的/热耗散限制0

假说, 即低温暴露不是动物额外的能量需求的增加, 而是打破了散热能力的限制, 从而准许动物提高摄食量和泌乳, 导致能量摄入和支出效率增加。该假说认为, 哺乳期增加母体的能量需求, 如妊娠、增加胎仔数和被迫运动, 都未能增加摄食量和繁殖支出, 主要原因为动物散热限制。在这些情况下, 动物的散热未发生明显变化, 为防止体温升高, 能量摄入和支出均受到限制, 故此不能满足在正常哺乳基础上额外增加的能量需求, 如增加胎仔数和哺乳期同时运动等^[8, 21]。

动物的散热取决于机体与环境的温差, 以及皮毛的隔热性能。降低环境温度和减少动物皮毛的隔热性能显著增加热量的散失。随季节的变化, 皮毛密度、厚度和长度均显著增加, 以减少冬季热传导散热^[26]。剃毛能增加散热, 从而提高体温调节的能量代价, 导致能量摄入和支出增加, 如小鼠、黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)和草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)^[27, 28]。剃毛也使哺乳期KM小鼠的能量摄入和繁殖输出显著增加^[29], 这些结果不仅支持/热耗散限制0假说, 而且还从另一个角度阐述了温度对恒温动物生存适应和繁殖性能的影响, 即低温环境打破了持续能量收支的限制, 而非增加其能量负担; 温度可能直接影响动物的繁殖性能, 也可能通过影响能量收支间接影响其繁殖输出。这意味着内温动物对气候变化的感知要比人们推测的更迅速更直接; 理解热耗散限制、生活史特征和生物地理学之间的关系将使我们更好的模拟全球气候变化对生态系统的影响。此外在许多条件下, 热耗散限制还可能是限制内温动物进化的因素之一^[29]。

关于/热耗散限制0的生理机制, 该假说推测, 动物体温随着环境温度的上升而升高, 可能通过中枢机制直接抑制催产素的释放, 或者通过控制甲状腺激素间接抑制催产素和催乳素的释放, 导致泌乳减少。幼体的吮吸行为能刺激母体催乳素的释放和增加泌乳。哺乳高峰期的幼体已具备初步的体温调节能力, 并散发一定的热。为防止体温升高, 母体频繁中断哺乳, 吮

吸刺激减少使催乳素的合成和释放降低,泌乳减少。一些研究证实了该假说的预测,如剃毛使哺乳期大鼠与幼体的接触时间显著增加^[30],去尾的哺乳期大鼠与其幼体共处的时间显著缩短^[31]。如果乳产量与幼体的吮吸时间正相关,那么这些结果均支持/热耗散限制0假说。然而,用吗啡人工诱导哺乳期实验大鼠体温增加,但幼体的吮吸行为未受到影响,对该假说提出了质疑^[32]。剃毛后 Swiss 小鼠的摄食量增加,但幼体体重未显著增加,幼体的吮吸行为未出现显著变化(赵志军,未发表数据)。冷暴露的布氏田鼠哺乳期摄食量显著高于室温组,但幼体日增重降低^[7]。这些结果不符合该学说的预测,故此/热耗散限制0假说及生理机制仍需更广泛深入的研究。

迄今,对持续能量收支限制假说的上述检验多集中于初次繁殖的小型哺乳动物,并主要在一些啮齿类物种间就繁殖期能量收支对策进行了比较^[3,7,17]。然而,Johnson 等^[20]发现在相同的饲养条件下,初次繁殖的 MF1 小鼠哺乳高峰期平均日摄食量约 23 g,二次繁殖为 26 g,与初次繁殖相比增加了 13%,暗示繁殖经历可能影响动物的持续能量收支策略。

6 不同繁殖经历的动物的持续能量收支策略

季节性繁殖是许多动物适应自然环境的季节变化,保持最大存活和繁殖成功的重要策略^[33]。野生小型哺乳动物是否在当前的繁殖输出和将来的生存间存在权衡? /季节性投资0假说认为,动物能感知早春低温下的繁殖价值(reproductive value)高于暖温下的繁殖价值,随着气温的季节性升高,繁殖投资会逐渐降低。由此动物可能利用环境温度的改变预测季节变化,衡量繁殖投资的价值。实际上,啮齿类动物的季节性繁殖活动一般在早春启动,仲夏气温最高时中止。因为早春繁殖的后代在冬季来临前有充足的时间达到成熟并繁殖出自身的后代,因此繁殖价值较高^[34];相反,夏末繁殖的后代没有足够的时间在冬季来临前达到性成熟,

所以繁殖价值较低。/季节性投资0假说源于鸟类的生态学研究,并得到了证实。在哺乳动物中,实验小鼠的繁殖能量摄入和支出与繁殖价值间的确存在负相关关系,低温下的繁殖投资较多,符合/季节性投资0假说的预测^[8,21]。鉴于对不同繁殖经历的动物持续能量收支策略的研究还相当缺乏,欲得出/野生小型哺乳动物在当前的繁殖输出和将来的生存间存在权衡,符合季节性投资假说0的结论,还为时尚早。此外,由于野生动物的生存环境存在差异,如气候条件、光照周期、食物质量和可利用性、水资源等等,其持续能量收支的限制因素可能不尽相同。与此同时,受动物生存环境的影响,或者动物体内的生理因素的影响,持续能量收支限制还可能具有种属差异。

7 持续能量收支限制的种属差异

确有证据表明持续能量收支限制具有种属差异,如不同品系的实验小鼠的哺乳期能量摄入和繁殖输出存在差异。Hammond 等^[4,14]发现 Swiss 小鼠哺乳期最大摄食量达 19 g,最多哺育 14 个幼体; Johnson 等^[20]发现 MF1 小鼠哺乳高峰期平均日摄食量为 23 g,哺乳的最大胎仔数为 16 个。对 MF1 小鼠的摄食量与胎仔数进行相关分析,发现其相关曲线未达到一个平台,暗示与 Swiss 小鼠相比, MF1 小鼠的持续能量收支限制的水平更高^[35]。低温使 Swiss 小鼠^[14]、白足鼠^[15]、刚毛棉鼠^[16]和布氏田鼠^[7]哺乳期能量摄入显著增加,但未使泌乳能量支出或者幼体窝重增加,表明其持续能量收支未受/中心0限制,而更可能受乳腺泌乳能力限制。MF1 小鼠的繁殖期能量摄入和泌乳的能量支出均显著增加,母体剃毛也导致其哺育的胎仔重量增加,繁殖输出加大,暗示 MF1 小鼠的持续能量收支既不受消化系统介导的/中心0限制,亦不受乳腺组织介导的/外周0限制,而更可能受动物散热能力的限制,即符合/热耗散限制0假说。在 Swiss 小鼠进行相似的剃毛实验后,哺乳高峰期摄食量显著增加,而幼体窝重量未增加,暗示 Swiss 小鼠可能既受乳腺泌乳能力的限制,亦受

热耗散限制, 但后者对持续能量收支的限制水平较高(赵志军等未发表数据)。由此, 研究动物持续能量收支的限制因素和生理机制时, 不仅应考虑其生存环境的差异, 而且也不能忽视动物的种属差异。

8 小结和展望

最大持续能量收支在决定物种的地理分布、生存适应、繁殖成功等方面都具有关键作用。持续能量收支似乎没有受到食物丰富度的限制, 也没有受到动物自身摄食、消化和吸收能力的限制。此外, 外周限制^[1]、热耗散限制^[2]和季节性投资^[3]假说都被一些研究结果所证实, 但尚无任何一种假说能合理解释持续能量收支限制的原因和机理。为全面深入理解持续能量收支限制, 作者认为以下研究方向值得关注: 其一、比较不同的能量需求条件下动物的能量收支策略; 其二、在相同的能量需求环境下, 广泛比较不同物种的能量收支策略, 在比较中寻找普遍的规律, 而非拘泥于某个物种的特定的实验; 第三、实验动物研究与野生动物相比较, 室内研究与室外相结合, 增大时间和空间尺度, 阐明动物长期的繁殖投资特征, 以及不同分布领域物种的持续能量收支策略; 第四、能量代谢的神经内分泌调节机制, Speakman 等也提出, 深入理解参与调节能量摄入和支出的神经肽类及外周激素的相互作用及调节机制, 如神经肽 Y (neuropeptide, NPY)、Agouti 相关蛋白 (agouti related peptide, AgRP)、可卡因和安非他明调控转录因子阿黑皮素原 (cocaine and amphetamine regulated transcript, proopiomelanocortin, CART/PPOMC)、瘦素 (leptin)、胰岛素 (insulin) 等等, 将有助于揭示持续能量收支限制及其机理^[3]。

致谢 对本文的审阅人所提出的宝贵意见致以诚挚地谢意。

参 考 文 献

- [1] 孙儒泳编著. 动物生态学原理(第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 1992, 65~ 67.
- [2] Karasov W H. Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends Ecol Evol*, 1986, 4: 101~ 104.
- [3] Speakman J R, Krol E. Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. *J Comp Physiol B*, 2005, 175: 375 ~ 394.
- [4] Hammond K A, Diamond J. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, 1997, 386: 457~ 462.
- [5] Humphries M M, Thomas D W, Kramer D L. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiol Biochem Zool*, 2003, 76: 165~ 179.
- [6] Liu H, Wang D H, Wang Z W. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandti*). *J Mammal*, 2003, 84: 1 410~ 1 416.
- [7] Zhang X Y, Wang D H. Thermogenesis, food intake and serum leptin in cold-exposed lactating Brandt's voles *Lasioptalmus brandtii*. *J Exp Biol*, 2007, 210: 512~ 521.
- [8] Speakman J R. 小型啮齿动物的繁殖能量代价. 兽类学报, 2007, 27: 1~ 13.
- [9] Biggerstaff S, Mann M. Consummatory behaviors and weight regulation in pregnant, lactating, and pregnant/lactating mice. *Physiol Behav*, 1992, 52: 485~ 491.
- [10] Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. Limits to sustained energy intake 0. Effects of concurrent pregnancy and lactation in *Mus musculus*. *J Exp Biol*, 2001, 204: 1 947~ 1 956.
- [11] Koiter T R, Moes H, Valkhof N, et al. Interaction of late pregnancy and lactation in rats. *J Reprod Fertil*, 1999, 115: 341~ 347.
- [12] Perrigo G. Breeding and feeding strategies in deer mice and house mice when females are challenged to work for their food. *Anim Behav*, 1987, 35: 1 298~ 1 316.
- [13] Hammond K A, Diamond J. An experimental test for a ceiling on sustained metabolic rate in lactating mice. *Physiol Zool*, 1992, 65: 952~ 977.
- [14] Hammond K A, Konarzewski M, Torres R M, et al. Metabolic ceilings under a combination of peak energy demands. *Physiol Zool*, 1994, 67: 1 479~ 1 506.
- [15] Hammond K A, Kristan D M. Responses to lactation and cold exposure by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Physiol Biochem Zool*, 2000, 73: 547~ 556.
- [16] Rogowitz G L. Limits to milk flow and energy allocation during lactation in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Physiol Zool*, 1998, 71: 312~ 320.
- [17] Speakman J R, Gidney A, Bitt J, et al. Limits to sustained energy intake IV. Effect of variation in food quality on lactating mice *Mus musculus*. *J Exp Biol*, 2001, 204: 1 957

- ~ 1965.
- [18] Hacklander K, Tataruch F, Ruf T. The effect of dietary fat content on lactation energetics in the European hare (*Lepus europaeus*). *Physiol Biochem Zool*, 2002, 75: 19~ 28.
- [19] 王玉山, 王德华, 王祖望. 动物长期能量收支理论及研究进展. *动物学研究*, 2000, 21: 238~ 244.
- [20] Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. Limits to sustained energy intake I. Lactation in the laboratory mouse *Mus musculus*. *J Exp Biol*, 2001, 204: 1925~ 1935.
- [21] Hammond K A, Lloyd K C K, Diamond J. Is mammary output capacity limiting to lactational performance in mice? *J Exp Biol*, 1996, 199: 337~ 349.
- [22] Krol E, Speakman J R. Limits to sustained energy intake VI. Energetics of lactation in laboratory mice at thermoneutrality. *J Exp Biol*, 2003, 206: 4255~ 4266.
- [23] Zhang X Y, Li Y L, Wang D H. Large litter size increases maternal energy intake but has no effect on UCP1 content and serum leptin concentrations in lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *J Comp Physiol B*, 2008, 178: 637~ 645.
- [24] 迟庆生, 王德华. 晚成性哺乳动物体温调节能力的胎后发育. *动物学杂志*, 2005, 40: 137~ 143.
- [25] 赵志军, 陈竞峰, 王德华. 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*, 2008, 54: 576~ 589.
- [26] Reynolds P S. Effects of body size and fur on heat loss of collared lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. *J Mammal*, 1993, 74: 291~ 303.
- [27] Kenagy G J, Pearson O P. Life with fur and without: experimental field energetics and survival of naked meadow voles. *Oecologia*, 2000, 122: 220~ 224.
- [28] Kauffman A S, Cabrera A, Zucker I. Energy intake and fur in summer and winter acclimated Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Am J Physiol R*, 2001, 281: 519~ 527.
- [29] Krol E, Murphy M, Speakman J R. Limits to sustained energy intake. X. Effects of fur removal on reproductive performance in laboratory mice. *J Exp Biol*, 2007, 210: 4233~ 4243.
- [30] Leon M, Adels L, Coopersmith R. Thermal limitation of mother-young contact in Norway rats. *Dev Psychobiol*, 1985, 18: 85~ 105.
- [31] Leon M, Croskerry P G, Smith G K. Thermal control of mother-young contact in rats. *Physiol Behav*, 1978, 21: 793~ 811.
- [32] Stem J M, Azzara A V. Thermal control of mother-young contact revisited: Hyperthermic rats nurse normally. *Physiol Behav*, 2002, 77: 11~ 18.
- [33] Drazen D L, Kriegsfeld L G, Schneider J E, et al. Leptin, but not immune function, is linked to reproductive responsiveness to photoperiod. *Am J Physiol R*, 2000, 278: 1401~ 1407.
- [34] Lambin X, Yoccoz N G. Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. *J Anim Ecol*, 2001, 70: 191~ 200.
- [35] Speakman J R, McQueenie J. Limits to sustained metabolic rate: the link between food intake, basal metabolic rate, and morphology in reproducing mice, *Mus musculus*. *Physiol Zool*, 1996, 69: 746~ 769.