

小鼠基础代谢率与繁殖输出和繁殖期末器官的关系

赵志军 曹 静 李路胜

(聊城大学农学院 山东 聊城 252059)

摘要:以封闭式流体压力呼吸计测定 KM 小鼠 (*Mus musculus*) 的基础代谢率 (BMR); 采用残差分析和 Pearson 相关分析检验 BMR 与繁殖输出、内脏器官的相关性。哺乳末期 BMR 显著高于繁殖前, 繁殖前 BMR 与繁殖输出不相关, 但哺乳末期 BMR 与体重、摄食量、胎仔数和胎仔重、内脏器官和消化道显著正相关; 与消化道器官的相关性高于其他内脏器官。研究结果支持“哺乳期较高的 BMR 有利于消化系统增强消化和吸收能力, 以增加能量摄入用于繁殖输出”的假设。

关键词: 基础代谢率; 哺乳; 小鼠; 繁殖

中图分类号: Q493.8, Q494 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2010)04-39-07

Relationships between Basal Metabolic Rate and Reproductive Output and Visceral Organs in Lactating Mice

ZHAO Zhi-Jun CAO Jing LI Lu-Sheng

(School of Agricultural Science, Liaocheng University, Liaocheng 252059, China)

Abstract: The basal metabolic rate (BMR) was measured in the female KM mice (*Mus musculus*) prior to reproduction and at late lactation using a closed-circuit respirometer. Relationships between BMR, reproductive output and visceral organs were examined using Regression residuals and Pearson correlation analyses. It was showed that the BMR was 66% higher at late lactation than that prior to reproduction. There was no significant correlation between the BMR prior to reproduction and reproductive output. However, the BMR at late lactation was positively correlated with maternal body mass, food intake, litter size and mass, as well as the weight of visceral organs and gastrointestinal tract, within which the correlation between BMR and gastrointestinal tract was higher relative to the other visceral organs. Our data have provided support for the hypothesis that animals with high BMR during lactation might have a greater capacity for absorbing energy, and consequently have more energy export for reproductive output.

Key words: Basal metabolic rate; Lactation; Mice; Reproduction

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,但在许多情况下受到限制^[1-2]。繁殖期是能量需求较高的阶段,但能量摄入和繁殖输出可能受到机体内在因素的限制^[2-3]。基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR) 是动物维持正常生理活动的最小耗氧速率,是影响动物繁殖输

出的主要因素之一^[4-5]。Thompson 等^[4]发现

基金项目 聊城大学博士科研启动基金项目 (No. 31805), 山东省教育厅项目 (No. J09LC70), 国家自然科学基金项目 (No. 30800130) 部分资助;

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

收稿日期:2009-12-01, 修回日期:2010-01-27

在种间水平上动物的哺乳期 BMR 越高,繁殖输出越低。但 Harvey 等^[6]研究表明 BMR 与繁殖输出之间没有相关性,尤其在亲缘关系较近的物种。种间水平研究的优势在于 BMR、体重和生活史特征等的尺度比较大,但由于受到动物的遗传背景和栖息地环境的影响,使 BMR 与繁殖输出间的关系变得复杂化^[7]。相比之下,种内水平上的研究可以降低动物的遗传背景和栖息地环境的影响,有利于阐明二者的关系,但类似研究相对缺乏。

在相当长的时期内维持最大持续能量支出必须增加消化系统的消化和吸收能力,但与此同时,消化系统自身的能量消耗也增加,从而导致 BMR 增加^[8-9]。许多动物在哺乳期 BMR 显著增加,伴随着与消化和吸收功能相关的内脏器官重量的显著增加,表明持续能量收支与 BMR 的相关性主要受消化系统形态的影响^[3,10]。Selman 等发现 MF1 小鼠 (*Mus musculus*) 肠道形态的变化与其处理食物的能力显著相关,但形态的变化并未伴随重量的变化,消化道与 BMR 的相关性不显著,持续能量摄入和 BMR 间的相关性不受消化道形态的影响^[11]。因此,BMR 与内脏器官之间的关系仍不明确。

为了探讨 BMR 与繁殖输出、内脏器官的关系,我们测定了繁殖前和哺乳末期 KM 小鼠的 BMR、哺乳期摄食量、胎仔数和胎仔重,分析上述参数间的相关性。我们假设,在种内水平上,繁殖前 BMR 与繁殖输出正相关,BMR 较高的个体将来的繁殖输出也较高;哺乳期 BMR 与繁殖输出、器官重量正相关,哺乳期较高的 BMR 有利于消化系统增强消化和吸收能力,以增加能量摄入用于繁殖输出。

1 材料与方法

1.1 实验动物 70 只(8~10 周龄,雌雄各 35 只)KM 小鼠购自山东大学实验动物中心(许可证号:SCXK(鲁)2003-0004)。单笼饲养(29 cm × 18 cm × 16 cm),光照 12L:12D,温度(23 ± 1)℃,自由取食(北京科澳协力饲料有限公

司生产的小鼠饲料)和饮水。雄鼠与雌鼠交配 11 d 后,取出雄鼠。31 只雌鼠正常妊娠、分娩与哺乳($n = 31$),哺乳第 17 天断乳。记录哺乳第 3 天、17 天的胎仔数与胎仔重,分别表示为哺乳初期(early lactation, Early L)和哺乳末期(late lactation, Late L)的胎仔数、胎仔重。交配前和哺乳第 17 天测定 BMR,分别表示为繁殖前 BMR (BMR prior to reproduction, Pri BMR)和哺乳末期 BMR (BMR at late lactation, LL BMR)。

1.2 BMR 以封闭式流体压力呼吸计测定代谢率^[12-13]。呼吸室容积为 3.6 L,以 KOH 吸收呼吸室内的 CO₂,以干燥硅胶吸收水分。BMR 测定温度为(30 ± 1)℃(热中性区温度)^[14],水浴控温(±1℃)。测定前动物饥饿 4 h,放入呼吸室适应 1h,待动物稳定后开始记录,每隔 5 min 记录一次,连续测定 60 min。选取 2 个连续稳定的最低值计算 BMR (ml O₂/h)。

1.3 身体组成 断乳后断颈处死动物。先分离肩胛间褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)和乳腺,再分离内脏器官(心、肝、肺、脾和肾),以及去除内容物后的消化道(胃、小肠、大肠和盲肠),称重^[15]。

1.4 统计分析 数据处理采用 SPSS 13.0 软件包。繁殖前和哺乳末期的 BMR、体重采用重复测量法(repeated measures)进行分析。BMR 与体重、摄食量、胎仔数、胎仔重的关系采用 Pearson 相关分析。为矫正体重的影响,BMR 与内脏器官间的相关性采用残差分析和回归分析,BMR 和各器官重量对体重作线性回归,再利用回归方程计算预测值,残差值的计算为:(实测值 - 预测值)/预测值^[15-16]。数据全部表示为平均值 ± 标准误 (Mean ± SE); $P \leq 0.05$,差异显著; $P \leq 0.01$,差异极显著(双尾检验)。

2 结果

2.1 体重与 BMR 哺乳期体重出现了显著波动,第 3~8 天增加,第 9~17 天降低($F_{14,280} = 3.6, P < 0.01$,图 1 A)。繁殖前 BMR 为(76.3

± 1.7) ml O_2/h , 哺乳末期为 (126.7 ± 3.0) ml O_2/h , 哺乳末期比繁殖前增加了 66% ($F_{1,30} = 314.6, P < 0.001$)。繁殖前和哺乳末期 BMR

与体重显著正相关(图 2A)。繁殖前与哺乳末期的代谢率也显著正相关(图 3)。

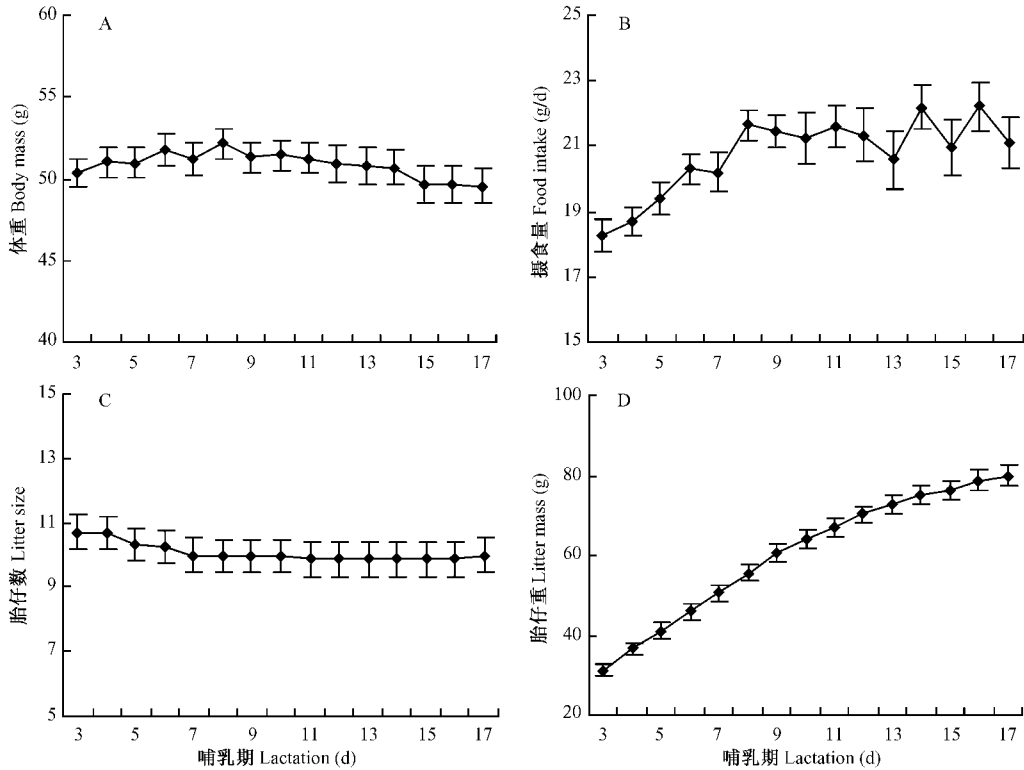


图 1 KM 小鼠哺乳期体重(A)、摄食量(B)、胎仔数(C)和胎仔重(D)

Fig. 1 Maternal body mass (A), food intake (B), litter size (C) and litter mass (D) during lactation in KM mice

2.2 摄食量与 BMR 哺乳期第 3 天,小鼠每天摄食 (18.3 ± 0.5) g,第 3~7 天显著增加,第 8~17 天维持在稳定水平,平均摄食量为 (21.4 ± 0.8) g(重复测量,第 3~17 天, $F_{14,280} = 4.6, P < 0.01$,图 1B)。繁殖前和哺乳末期 BMR 与哺乳高峰期摄食量均显著正相关(图 2B)。

2.3 胎仔数和胎仔重与 BMR 的关系 胎仔数在哺乳期第 3~6 天显著降低(第 3 天, 10.7 ± 0.5 ;第 6 天, 10.2 ± 0.6),第 7~17 天,维持在 (10.0 ± 0.5) (重复测量, $F_{14,280} = 6.4, P < 0.01$,图 1C)。哺乳期第 3 天胎仔重为 (31.3 ± 1.4) g,哺乳期间显著增加,断乳时胎仔重增加了 1.6 倍(重复测量, $F_{14,280} = 486.0, P < 0.001$,图 1D)。繁殖前 BMR 与哺乳初期、末

期的胎仔数均不相关(图 4A);哺乳末期 BMR 与哺乳初期、末期的胎仔数均显著正相关(图 4B)。与胎仔数相似,哺乳初期、末期的胎仔重与繁殖前 BMR 不相关(图 4C),但与哺乳末期 BMR 显著正相关(图 4D)。

2.4 BMR 与器官的关系 哺乳末期 BMR 与胴体重显著正相关(表 1)。BMR 与 BAT 也显著正相关。此外,BMR 与内脏器官重量均显著正相关,与心、肝、肺、脾和肾相比,BMR 与消化道(胃、小肠、大肠和盲肠)的相关性较高。除肝与胴体、大肠的相关性未达到显著水平外,各内脏器官间均存在显著的正相关关系,其中消化道各器官间的相关性较高(表 1)。

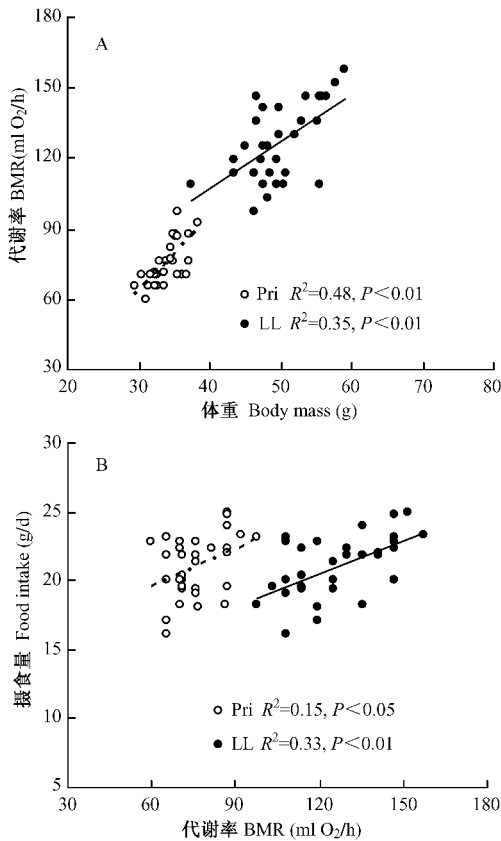


图2 KM小鼠代谢率与体重(A)和摄食量(B)的关系

Fig.2 Relationships between basal metabolic rate (BMR) and body mass (A) and asymptotic food intake (B) in lactating KM mice

Pri. 繁殖前; LL. 哺乳末期。

Pri. Prior to reproduction; LL. Late lactation.

3 讨论

KM小鼠哺乳高峰期摄食量 21 g/d,哺乳末期平均胎仔数 10.0、平均胎仔重 80 g,与以前的研究结果相似^[17-18];表明哺乳期最大持续能量收支受到限制。KM小鼠哺乳期 BMR 显著增加,较繁殖前增加了 66%。与我们的研究结果相似,MF1小鼠^[3]和金仓鼠(*Mesocricetus auratus*)^[10]的哺乳期 BMR 也显著增加。但也有研究报道,黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)、负鼠(*Monodelphis domestica*)、马岛猬(*Tenrec ecaudatus*)等哺乳期 BMR 没有显著增加^[19-20]。Thompson^[21]认为,哺乳期 BMR 显著增加的动

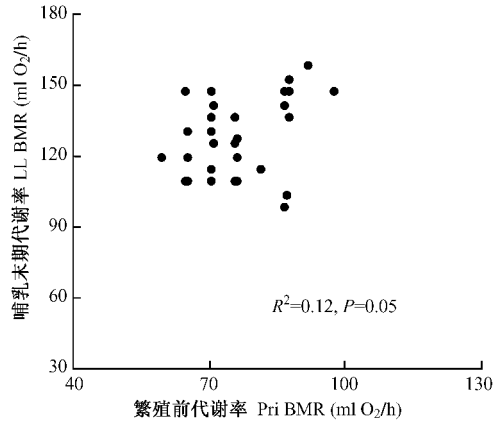


图3 KM小鼠繁殖前与哺乳末期代谢率的关系

Fig.3 Relationships between basal metabolic rate (BMR) prior to reproduction and at late lactation in KM mice

Pri BMR. 繁殖前代谢率; LL BMR. 哺乳末期代谢率。

Pri. Prior to reproduction; LL. Late lactation.

物,代谢率一般低于 Kleiber 预测的期望值,这些动物的哺乳期较长,幼体的生长速度较慢。而 KM 小鼠和 MF1 小鼠哺乳期 BMR 显著增加,但哺乳期较短、后代生长较快,不符合 Thompson^[21]的预测。可见,动物哺乳期 BMR 的变化具有种属差异。Poppitt 等^[22]认为哺乳期 BMR 的变化可能与动物的繁殖输出有关,主要受器官形态变化的影响。

BMR 受很多因素的影响,如外部环境(温度、光周期、食物质量和数量的季节性变化等),以及动物自身的体重、食性、生活习性、繁殖状态等^[5,23]。我们的研究也发现,繁殖前和哺乳末期 BMR 与体重均显著正相关,但繁殖前 BMR 与哺乳初期、哺乳末期的胎仔数、胎仔重不相关,表明繁殖前 BMR 与动物的繁殖输出无关,不支持“繁殖前 BMR 较高的动物具有较大的繁殖输出”的假设。然而,KM 小鼠哺乳末期 BMR 与胎仔数和胎仔重显著正相关,与哺乳高峰期摄食量也显著正相关。大多数哺乳动物,特别是啮齿类动物,主要通过增加摄食量以补偿繁殖的能量支出^[20,24],暗示哺乳高峰期较高的 BMR 有利于维持消化系统,增强消化和吸收

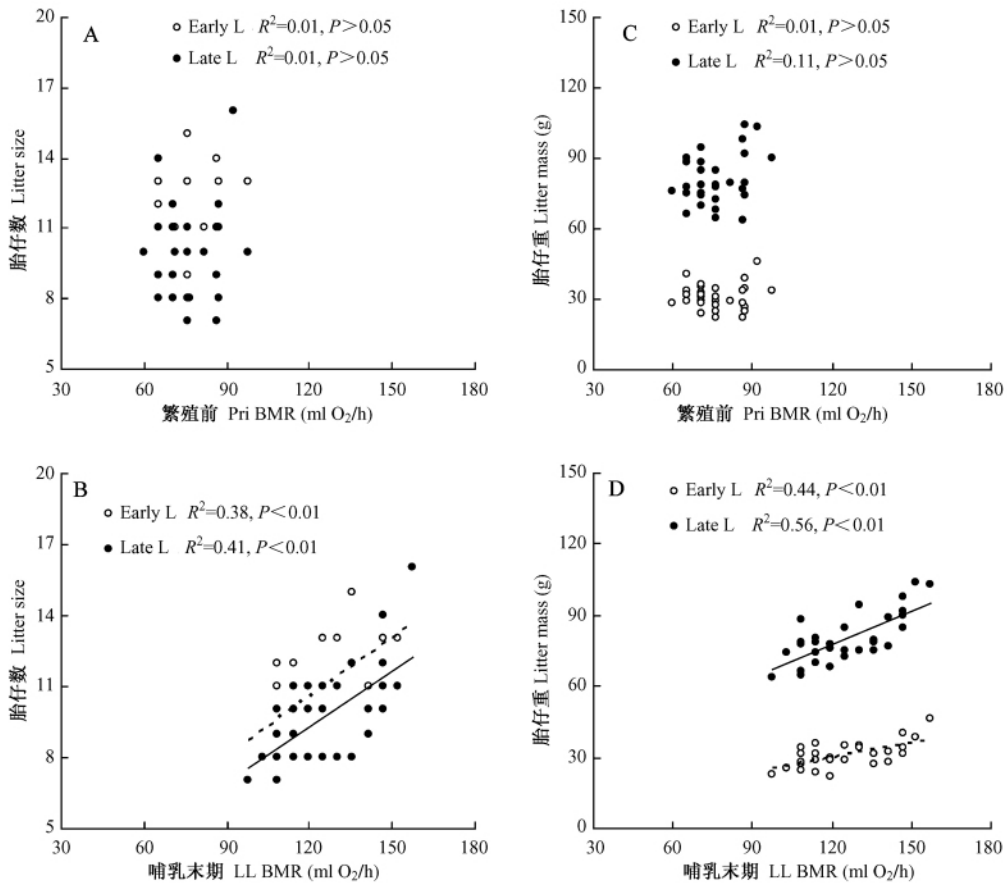


图4 KM小鼠胎仔数与繁殖前(A)和哺乳末期代谢率(B),以及胎仔重与繁殖前(C)和哺乳末期代谢率(D)的关系

Fig.4 Relationships between litter size and BMR prior to reproduction (A) and at late lactation (B), and relationships between litter mass and BMR prior to reproduction (C) and at late lactation (D) in KM mice

Pri BMR:繁殖前代谢率; LL BMR:哺乳末期代谢率。Early L:哺乳初期胎仔数; Late L:哺乳末期胎仔数。

Pri: Prior to reproduction; LL: Late lactation. Early L: Litter size at early lactation; Late L: Litter size at late lactation.

能力,进而摄取更多的能量用于繁殖输出^[3,21]。

KM小鼠哺乳期BMR与胴体重和内脏器官重,以及消化道重量显著正相关。此外,在哺乳期随能量需求增加,MF1小鼠、棕色田鼠(*Mirotus mandarinus*)等啮齿类动物的消化系统重量也增加,消化能力显著增强^[3,7,25-26]。当考虑所有的身体成分时,我们发现,KM小鼠BMR与消化道器官的相关系数高于其他内脏器官,比如心、肝、肺、脾和肾,这与MF1小鼠的研究正好相反^[7]。Johnson等认为^[7],BMR与器官的关系受器官自身可塑性变化的影响,为适应能量需求的变化,MF1小鼠的心、肝、肺、脾

和肾的可塑性变化的幅度较大,例如这些器官的重量在哺乳期显著增加,增加的程度远大于消化道各器官,可塑性越大与BMR的相关性越高^[7]。而赵志军等^[27]发现,KM小鼠的心、肺等内脏器官不受食物数量的影响,而消化道则表现出了显著的可塑性变化,是适应能量需求变化的主要策略之一。这些研究结果表明,消化道形态和BMR的关系可能存在种属差异,甚至品系差异,KM小鼠消化系统的可塑性较强,通过增强消化系统处理、消化和吸收食物的能力,以适应哺乳期摄食量急剧增加,满足哺乳期的能量需求^[7,28-29]。研究结果支持可持续能

量摄入和 BMR 间的相关性主要受消化道形态影响的假说,即消化道处理食物的能力增强,自身维持的能量消耗也增加^[17]。

表 1 KM 小鼠哺乳期代谢率与器官的关系

Table 1 Relationships between basal metabolic rate (BMR) and organs in lactating KM mice

	BMR	胴体 Carcass	BAT	心 Heart	肝 Liver	肺 Lung	脾 Spleen	肾 Kidney	乳腺 Mammary gland	胃 Stomach	小肠 SI	大肠 LI
胴体 Carcass	0.41*											
BAT	0.81**	0.67**										
心 Heart	0.73**	0.81**	0.81**									
肝 Liver	0.41*	0.33	0.41*	0.40*								
肺 Lung	0.66**	0.79**	0.85**	0.85**	0.37*							
脾 Spleen	0.60**	0.72**	0.85**	0.71**	0.50**	0.73**						
肾 Kidneys	0.78**	0.58**	0.78**	0.76**	0.40*	0.76**	0.63**					
乳腺 Mammary gland	0.80**	0.47**	0.90**	0.68**	0.41*	0.78**	0.68**	0.70**				
胃 Stomach	0.79**	0.70**	0.98**	0.81**	0.38*	0.89**	0.82**	0.83**	0.87**			
小肠 Small intestine	0.81**	0.69**	0.99**	0.82**	0.39*	0.88**	0.84**	0.82**	0.90**	0.99**		
大肠 Large intestine	0.80**	0.59**	0.97**	0.75**	0.34	0.82**	0.78**	0.80**	0.90**	0.97**	0.97**	
盲肠 Caecum	0.81**	0.67**	0.99**	0.80**	0.39*	0.87**	0.82**	0.82**	0.90**	0.99**	0.99**	0.97**

表中数值表示相关系数 (R^2)。BMR:基础代谢率; BAT:褐色脂肪组织; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

The data was the coefficient of correlation between the variables (R^2). BMR: Basal metabolic rate; BAT: Brown adipose tissue; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

我们的研究还发现, BMR 与消化系统的其他器官的相关性也达到了显著水平, 如肝, 与 MF1 小鼠^[3]和大鼠的研究结果相似^[30], 肝是小肠的 2 ~ 3 倍, 心的 8 ~ 10 倍, 约占总体重的 5%, 体外实验表明, 肝是机体中代谢率(耗氧率)最高的器官之一^[31]; 重量大、耗氧率高, 是肝影响 BMR 的主要原因^[3, 7, 16]。这些研究结果暗示, 对于 KM 小鼠, 哺乳期 BMR 不仅与消化道密切相关, 而且与其他内脏器官也存在密切联系。BMR 与乳腺重的相关系数达到了 0.8 ($P < 0.01$) 暗示 BMR 与母体发动和维持泌乳有关, 动物需要增加能量需求, 用于维持乳腺组织的泌乳性能, 以满足后代生长发育的需求。

总之, KM 小鼠哺乳期最大持续能量摄入和繁殖输出受到限制, 繁殖期 BMR 显著增加, 哺乳末期 BMR 与体重、摄食量、胎仔数和胎仔重显著正相关, 但繁殖前 BMR 与繁殖输出不相关。哺乳末期 BMR 与胴体重、内脏器官重, 以

及消化道重量显著正相关。研究结果不支持“在种内水平上, 繁殖前 BMR 与繁殖输出正相关, BMR 较高的个体将来的繁殖输出也较高”的假设; 但哺乳末期 BMR 与消化系统的相关性较高, 表明动物通过调整消化系统形态, 以适应哺乳期能量需求, 消化系统形态变化是影响哺乳期 BMR 变化的主要因素。研究结果支持“哺乳期较高的 BMR 有利于消化系统增强消化和吸收能力, 以增加能量摄入用于繁殖输出”的假说。

参 考 文 献

[1] 赵志军, 迟庆生, 曹静. 小型哺乳动物的持续能量收支限制研究进展. 动物学杂志, 2009, 44(4): 155 - 160.
 [2] Speakman J R, Krol E. Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. J Comp Physiol B, 2005, 175: 375 - 394.
 [3] 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.
- [4] Thompson S D, Nicoll M E. Basal metabolic rate and energetics of reproduction in therian mammals. *Nature*, 1986, 321: 690 - 693.
- [5] 宋志刚,王德华. 哺乳动物基础代谢率的主要影响因素. *兽类学报*, 2002, 22: 53 - 60.
- [6] Harvey P H, Pagel M D, Rees J A. Mammalian metabolism and life histories. *Am Nat*, 1991, 137: 556 - 566.
- [7] Johnson M S, Thomson S C, Speakman J R. Limits to sustained energy intake. II. Inter-relationship between resting metabolic rate, life-history traits and morphology in *Mus musculus*. *J Exp Biol*, 2001, 204: 1937 - 1946.
- [8] Hammond K A, Diamond J. An experimental test for a ceiling on sustained metabolic-rate in lactating mice. *Physiol Zool*, 1992, 65: 952 - 977.
- [9] 宋志刚,王德华. 长爪沙鼠的代谢率与器官的关系. *动物学报*, 2002, 48(4): 445 - 451.
- [10] Garton D W, Hsu M J, Harder J D. Environmental temperature and metabolic rates during gestation and lactation in golden-hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Physiol Zool*, 1994, 67: 497 - 514.
- [11] Selman C, Lumsden S, Bungler L, et al. Resting metabolic rate and morphology in mice (*Mus musculus*) selected for high and low food intake. *J Exp Biol*, 2001, 204: 777 - 784.
- [12] Wang D H, Wang Y S, Wang Z W. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriol*, 2000, 45: 183 - 192.
- [13] Zhao Z J, Wang D H. Effects of diet quality on energy budgets and thermogenesis in Brandt's voles. *Comp Biochem Physiol A*, 2007, 148: 168 - 177.
- [14] 张振汉,程富华,于洪川. 不同温度对小鼠能量代谢的影响. *农业科学研究*, 2007, 28: 18 - 20.
- [15] 宋志刚,王德华. 内蒙古草原布氏田鼠代谢率与身体器官的关系. *兽类学报*, 2003, 23(3): 230 - 234.
- [16] Song Z G, Wang D H. Basal metabolic rate and organ size in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*): Effects of photoperiod, temperature and diet quality. *Physiol Behav*, 2006, 89: 704 - 710.
- [17] Hammond K A, Diamond J. Maximum sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, 1997, 386: 457 - 462.
- [18] Zhao Z J, Cao J. Effect of fur removal on the thermal conductance and energy budget in lactating Swiss mice. *J Exp Biol*, 2009, 212: 2541 - 2549.
- [19] Nicoll M E, Thompson S D. The energetics of reproduction in therian mammals: didelphids and tenrecs. *Symp Zool Soc Lond*, 1987, 57: 7 - 27.
- [20] Weiner J. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus* Pallas 1770). *Symp Zool Soc Lond*, 1987, 57: 167 - 187.
- [21] Thompson S D. Gestation and lactation in small mammals: basal metabolic rate and the limits to energy use // Tomasi T E, Horton T H. *Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction*. Ithaca, New York: Cornell University Press, 1992, 213 - 259.
- [22] Poppitt S D, Speakman J R, Racey P A. The energetics of reproduction in the common shrew (*Sorex araneus*), a comparison of indirect calorimetry and the doubly labeled water technique. *Physiol Zool*, 1993, 66: 964 - 982.
- [23] Zhao Z J, Wang D H. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiol Behav*, 2005, 85: 143 - 149.
- [24] Glazier D S. Energetics of litter size in five species of *Peromyscus* with generalisations for other mammals. *J Mammal*, 1985, 66: 629 - 642.
- [25] 乔卉,安书成,邵发道,等. 不同能量需求的棕色田鼠胃肠道一氧化氮合酶和血管活性肠肽的分布. *动物学报*, 2005, 51(5): 830 - 839.
- [26] 徐金会,安书成,邵发道. 棕色田鼠消化道形态变化与能量需求的关系. *动物学报*, 2003, 49(1): 32 - 39.
- [27] 赵志军,曹静,王桂英,等. 随机饥饿和重喂食对小鼠能量代谢和行为的影响. *兽类学报*, 2009, 29(3): 277 - 285.
- [28] Wunder B A. Morphophysiological indicators of the energy state of small mammals // Tomasi T E, Horton T H. *Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction*. Ithaca, New York: Cornell University Press, 1992, 83 - 105.
- [29] 刘赫,王德华,王祖望. 小型哺乳动物繁殖期的能量收支. *兽类学报*, 2001, 21(4): 301 - 309.
- [30] Kennedy G C, Pearce W M, Parrott D M V. Liver growth in the lactating rat. *Endocrinol*, 1958, 17: 158 - 165.
- [31] Krebs H A. Body size and tissue respiration. *Biochim Biophys Acta*, 1950, 4: 249 - 269.