



论文

年龄对布氏田鼠和长爪沙鼠能量代谢的影响

刘新宇^{①②}, 潘茜^{①②}, 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 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: wangdh@ioz.ac.cn

收稿日期: 2014-02-22; 接受日期: 2014-05-12; 网络版发表日期: 2014-07-17

国家自然科学基金(批准号: 31272312)和中国科学院创新项目(批准号: KSCX2-EW-N-005)资助

doi: 10.1360/N052014-00094

摘要 能量代谢对动物的存活和繁殖等生活史特征具有重要的调控作用. 布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)和长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)是内蒙古草原同域分布的两种啮齿动物, 前者的体重和野外寿命要明显小于后者, 这符合寿命随体型增大而增加的一般规律. 本研究进一步探讨了随年龄增加, 两种动物的能量代谢特征的改变. 发现布氏田鼠的非颤抖性产热能力随年龄增加而降低, 而长爪沙鼠的非颤抖性产热能力随年龄增加而保持稳定. 布氏田鼠的摄食能力和身体脂肪储备随年龄增加而降低; 而长爪沙鼠摄食能力不随年龄改变, 脂肪储备则随年龄增加而增加. 长爪沙鼠的基础代谢水平低于布氏田鼠, 其繁殖成熟时间更长. 本研究推测, 这些随年龄而变的生理特征反映了两种动物不同的生活史对策: 布氏田鼠更倾向于尽快繁殖, 其他与生存相关的生理指标随年龄增加而迅速降低, 而长爪沙鼠更倾向于将能量投资到较晚期的存活和繁殖.

关键词能量平衡
适应性产热
褐色脂肪组织
衰老
啮齿动物

体型(body size)或体重几乎会影响到动物所有的特征. 种间分析表明, 哺乳动物的体重与最大寿命之间存在明显的正相关关系^[1,2], 这是衰老生物学领域的一个最基本的规律. 为什么体重与寿命之间存在这种关系? 受到最多关注的是与体重呈现负相关关系的能量代谢. 能量代谢参与到所有的生命过程中, 它对动物生存和繁殖的成功起到关键作用^[3]. 大量文献对生命体的衰老和寿命提出了理论解释, 人们关注最多的是能量消耗以及控制此过程的生物学机理^[4,5]. 能量消耗之所以是导致衰老的一个重要原因, 是因为人们发现, 能量消耗和哺乳动物的寿命存在负相关关系, 这一关系也被概括为“生活速率理

论”(rate of living theory, ROLT)^[6,7]. 但是到目前为止, 还没有充分理解不同的能量代谢组分对寿命的贡献.

静止代谢率(resting metabolic rate, RMR)和非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)是动物能量支出的 2 个重要组成部分^[5,8]. RMR 反映了维持动物生存的最低能量消耗, 可以占到每日能量支出的 50%, 对最大代谢率、物种的丰度和分布、繁殖输出、活动性以及生活史对策都具有重要的作用^[9]. RMR 在比较生物学、生态生理学和进化生理学中广泛应用^[10]. 虽然褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)仅占啮齿动物成体体重的 1%, 但是在冷暴露条件下, 这一组织的氧消耗可占总消耗的 1/3. BAT 的

引用格式: 刘新宇, 潘茜, 王德华. 年龄对布氏田鼠和长爪沙鼠能量代谢的影响. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 920-928

Liu X Y, Pan Q, Wang D H. Effect of age on energy metabolism in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). SCIENTIA SINICA Vitae, 2014, 44: 920-928, doi: 10.1360/N052014-00094

非颤抖性产热能力是动物低温生存的重要策略, 这种生理功能主要是通过解偶联蛋白 1(uncoupling protein 1, UCP1)来实现的^[11]. 对许多物种的研究表明, RMR 和 NST 均会随年龄的增加而呈现出下降的趋势^[4,12,13].

关于衰老的研究集中于它的潜在分子机制, 并且多以人类以及小鼠(*Mus musculus*)等模式动物进行研究. 为了更好地理解衰老的进化生态学, 需要更广泛地研究不同分类地位的物种, 来验证体重、代谢和寿命之间相关关系的普适性. 此外, 实验室确定的动物寿命以及衰老速率等很多过程都有重要意义, 但是也需要对野外种群衰老过程中的食物摄入、代谢状态和各器官之间权衡等方面的变化进行研究^[14,15], 从而更深入地理解具有不同生活史特征的动物是如何适应其生境的.

布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)和长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)主要分布于中国的内蒙古草原、蒙古国和俄罗斯的外贝加尔地区^[16], 同域分布. 以前的研究表明, 布氏田鼠的基础代谢水平要明显高于长爪沙鼠^[16,17]. 根据“生活速率理论”的假设, 代谢率同动物的寿命呈负相关关系, 布氏田鼠这种代谢率高的动物其寿命也应相应缩短. 这一预测同野外观察到的结果相符: 野外的布氏田鼠最长寿命在一年半左右, 不会超过 2 年^[18], 相比而言, 野外长爪沙鼠的最长寿命可达 32 月龄^[19], 室内观察发现长爪沙鼠寿命甚至能达到 50 月龄. 结合野外和室内的观察结果, 本研究假设, 高基础代谢的布氏田鼠在其生命晚期可能更易表现出能量代谢的失衡. 本研究预测, 实验室种群中, 布氏田鼠随年龄的增加, 其代谢率的降低应比长爪沙鼠更为明显.

1 材料与方法

1.1 实验动物及实验设计

实验用布氏田鼠和长爪沙鼠来自 1999 年 5 月捕于内蒙古锡林郭勒盟太仆寺旗, 在中国科学院动物研究所实验动物房饲养并繁殖的实验室种群. 布氏田鼠饲以兔维持饲料(北京华阜康生物科技股份有限公司), 长爪沙鼠饲以大小鼠维持饲料(北京华阜康生物科技股份有限公司). 布氏田鼠和长爪沙鼠在常规实验室条件下饲养(温度为(23±2)°C, 光照周期为光

照 16 h/黑暗 8 h), 自由取食和饮水. 本研究在同一时间段选取了两种动物繁殖种群中不同年龄阶段的动物, 年龄分别是 5~6 月龄(布氏田鼠: ♀ *n*=7, ♂ *n*=7; 长爪沙鼠: ♀ *n*=7, ♂ *n*=7), 15~16 月龄(布氏田鼠: ♀ *n*=6, ♂ *n*=6; 长爪沙鼠: ♀ *n*=6, ♂ *n*=6)和 25~30 月龄(布氏田鼠: ♀ *n*=4, ♂ *n*=5; 长爪沙鼠: ♀ *n*=5, ♂ *n*=5). 并测定了食物摄入、RMR 和 NST. 上述活体指标测定完成后, 将动物用 CO₂ 麻醉处死, 迅速取出肩部 BAT, 其中一部分立即进行线粒体提取和状态 4 呼吸的测定, 剩余部分-80°C 留存用于检测 UCP1 表达. 然后取材并称量器官和不同部位脂肪垫的重量.

1.2 干物质摄入检测

动物的干物质摄入采用食物平衡法测定^[20,21]. 每次测定之前先记录动物的体重, 然后将待测动物放入代谢笼中并放入一定量的食物, 之后 3 天, 动物在代谢笼中自由取食和饮水. 3 天结束后, 取出动物并记录体重, 收集剩余食物和食物碎屑. 将收集的食物置于烘箱中烘干至恒重(60°C)并称重. 前后食物差值即为动物这段时期内的干物质摄入.

1.3 代谢参数的测定

(i) RMR 的测定. 采用 TSE Labmaster 呼吸代谢测定系统(TSE LabMaster, TSE Systems, 德国), 测定了布氏田鼠和长爪沙鼠 30°C 条件下的静止代谢率. 30°C 在两种动物的热中性区内, 布氏田鼠的热中性区为 27.5~32.5°C^[22], 长爪沙鼠热中性区为 26.5~38.9°C^[23]. 测定 RMR 时进入呼吸室的气体流速为 0.7 L/min. 动物称重后放入呼吸室测定 3 h, 每 6 min 检测一次耗氧量, 取连续 2 个最低点的平均值作为 RMR 测定值. 代谢率的具体计算公式如下,

$$RMR = \frac{FR \times (Fi_{O_2} - Fe_{O_2}) - FR \times Fe_{O_2} \times (Fe_{CO_2} - Fi_{CO_2})}{1 - Fe_{O_2}}, \quad (1)$$

其中, *FR* 为气体流速(mL/min), *Fi* 为流入气体浓度(%), *Fe* 为流出气体浓度(%).

(ii) NST 的测定. 使用 TSE Labmaster 呼吸代谢测定系统, 测定布氏田鼠和长爪沙鼠 25°C 条件下的非颤抖性产热能力. 动物称重后, 按下面剂量计算公式^[24]从背部皮下注射与动物体重相当剂量的重酒石酸去甲肾上腺素注射液(norepinephrine, NE. 上海

禾丰制药有限公司):

$$NE(\text{mg/kg})=6.6W^{-0.458}, \quad (2)$$

其中, W 表示动物体重, 单位为 g .

注射后将动物迅速放回呼吸室, 再继续测定 60 min. 一般动物在注射 NE 10~45 min 后即可出现代谢反应高峰^[25].

1.4 组织线粒体蛋白提取及目的蛋白检测

组织线粒体蛋白提取的整个过程均在 4℃ 下进行. 在 BAT 中加入 0.5 mL 提取液 A(250 mmol/L 蔗糖, 10 mmol/L 三羟甲基氨基乙磺酸(N-[tris(hydroxymethyl)methyl]-2-aminopropanesulfonic acid, TES), 1 mmol/L 乙二胺四乙酸(ethylene diamine tetraacetic acid, EDTA), 64 μmol/L 牛血清白蛋白(bovine serum albumin, BSA), pH 7.2). 充分匀浆后, 转入 2 mL 离心管中, 再用 1 mL 提取液 A 分 2 次冲洗匀浆器; 12096×g 离心 10 min, 弃上清, 用 1 mL 提取液 B(250 mmol/L 蔗糖, 10 mmol/L TES, 1 mmol/L 乙二醇双 2-氨基乙醚四乙酸(ethylene glycol bis(2-aminoethyl ether) tetraacetic acid, EGTA), 64 μmol/L BSA, pH 7.2)将沉淀悬浮; 950×g 离心 10 min, 弃沉淀, 吸上清于另一离心管; 8740×g 离心 10 min, 弃上清, 用 1 mL 提取液 B 将沉淀悬浮; 8740×g 离心 10 min, 弃上清, 按与组织重量 1:1 的比例用提取液 C(100 mmol/L KCl, 20 mmol/L TES, 1 mmol/L EGTA, pH 7.2)将沉淀悬浮^[26].

线粒体蛋白含量和总蛋白含量用福林酚(Folin-phenol)法测定^[27]. 解偶联蛋白 1(UCP1)采用蛋白质免疫印记(Western blotting)的方法进行蛋白浓度的相对含量测定^[28]. 其中一抗使用如下: 兔抗 UCP1 抗体(ab10983, Abcam, 英国), 按 1:5000 稀释; 鼠抗 β-tubulin 抗体(E7, DSHB, 美国), 按 1:2000 稀释. 二抗分别使用羊抗兔 IgG(北京中杉金桥生物技术有限公司)和羊抗鼠 IgG(北京中杉金桥生物技术有限公司), 均按 1:5000 稀释.

1.5 数据统计

动物体重、胴体重、BAT 线粒体蛋白含量、状态 4 呼吸和 UCP1 含量用双因素方差分析的统计方法进行统计; 其他指标以体重为协变量, 用双因素协方差分析的方法进行统计.

2 结果

2.1 体重和体脂含量

布氏田鼠的体重具有性别差异, 雄性布氏田鼠体重均明显高于雌性, 年龄对布氏田鼠的体重没有明显的影响(性别作用: $F(1, 29)=10.917, P<0.01$; 年龄作用: $F(1, 29)=1.064, P=0.358$; 性别×年龄作用: $F(1, 29)=2.316, P=0.116$; 表 1). 长爪沙鼠具有相同的性别差异, 此外年龄也会对长爪沙鼠的体重产生影

表 1 不同年龄布氏田鼠和长爪沙鼠的体重及身体各部分脂肪重量^{a)}

参数	5~6 月龄		15~16 月龄		25~30 月龄		统计结果
	雄鼠	雌鼠	雄鼠	雌鼠	雄鼠	雌鼠	
布氏田鼠							
终体重(g)	49.8±3.9	48.6±4.6	59.6±1.8	47.8±2.7	60.7±1.6	45.2±3.6	S
胴体重(g)	32.7±2.1	31.2±2.7	40.1±1.4	31.4±1.7	38.8±1.6	28.4±2.1	S
性腺脂肪(g)	0.768±0.287	0.849±0.232	0.674±0.061	0.502±0.206	0.702±0.198	0.448±0.184	S, A
腹膜后脂肪(g)	0.719±0.188	1.061±0.312	0.643±0.111	0.409±0.141	0.420±0.154	0.432±0.148	S, A
皮下脂肪(g)	3.689±0.827	4.205±1.000	3.666±0.513	2.585±0.433	2.368±0.664	1.842±0.401	S, A
脂肪总重(g)	5.380±1.344	6.713±1.691	5.211±0.657	3.768±0.831	3.763±1.040	3.021±0.822	S, A
长爪沙鼠							
终体重(g)	68.3±4.0	55.8±2.9	74.5±6.1	71.7±4.7	84.1±5.6	71.7±5.4	S, A
胴体重(g)	49.7±2.9	42.0±1.8	50.5±3.5	51.4±2.8	55.7±3.3	50.4±3.9	S, SA
性腺脂肪(g)	0.560±0.133	0.023±0.010	1.859±0.578	0.519±0.263	2.245±0.616	0.408±0.836	A
腹膜后脂肪(g)	0.328±0.110	0.078±0.052	0.782±0.239	0.898±0.344	0.661±0.211	0.587±0.143	A
皮下脂肪(g)	1.142±0.216	0.517±0.180	3.371±0.819	3.065±0.886	3.246±0.491	2.855±0.595	A
脂肪总重(g)	2.282±0.517	0.693±0.287	7.188±2.134	5.184±1.711	7.751±1.633	4.698±0.866	A

a) 各部位脂肪重量以终体重为协变量进行双因素协方差分析, 其他指标用双因素方差分析进行统计, 数值用 $\bar{x} \pm SE$ 表示. S: 性别作用影响显著; A: 年龄作用影响显著; SA: 性别和年龄交互作用影响显著

响, 动物的体重随年龄的增加而增大(性别作用: $F(1, 30)=5.643, P<0.05$; 年龄作用: $F(1, 30)=6.074, P<0.01$; 性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.708, P=0.500$; 表 1).

布氏田鼠和长爪沙鼠的脂肪垫重量随年龄的变化模式是相反的. 布氏田鼠性腺脂肪、腹膜后脂肪、皮下脂肪和脂肪总重均随年龄的增加而降低, 而长爪沙鼠的各部位脂肪重量则随年龄的增加而增大(表 1).

2.2 食物摄入和消化道重量变化

布氏田鼠的食物摄入存在性别差异, 雌性布氏田鼠的食物摄入高于雄性. 随着年龄的增加, 布氏田鼠的食物摄入表现出轻微降低的趋势(性别作用: $F(1, 29)=8.422, P<0.01$; 年龄作用: $F(1, 29)=3.120, P=0.059$; 性别×年龄作用: $F(1, 29)=0.549, P=0.584$; 图 1A). 年龄和性别对长爪沙鼠的食物摄入没有明显作用(性别作用: $F(1, 30)=0.002, P=0.962$; 年龄作用: $F(1, 30)=0.656, P=0.526$; 性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.250, P=0.780$; 图 1B).

雌性布氏田鼠的盲肠和结肠重量明显高于雄性. 年龄对布氏田鼠消化道影响显著, 随着年龄的增加, 布氏田鼠的胃、小肠、盲肠和结肠重量均显著增加(胃性别作用: $F(1, 29)=0.287, P=0.596$; 胃年龄作用: $F(1,$

$29)=10.924, P<0.001$; 胃性别×年龄作用: $F(1, 29)=0.251, P=0.780$. 小肠性别作用: $F(1, 29)=3.253, P=0.082$; 小肠年龄作用: $F(1, 29)=4.268, P<0.05$; 小肠性别×年龄作用: $F(1, 29)=0.645, P=0.532$. 盲肠性别作用: $F(1, 29)=11.128, P<0.01$; 盲肠年龄作用: $F(1, 29)=9.872, P<0.001$; 盲肠性别×年龄作用: $F(1, 29)=0.922, P=0.409$. 结肠性别作用: $F(1, 29)=10.604, P<0.01$; 结肠年龄作用: $F(1, 29)=8.443, P<0.001$; 结肠性别×年龄作用: $F(1, 29)=0.594, P=0.559$. 表 2).

长爪沙鼠的消化道倾向于保持恒定的重量, 除雌性长爪沙鼠的盲肠重量略大于雄性外, 性别和年龄对长爪沙鼠的消化道重量均没有影响(胃性别作用: $F(1, 30)=0.456, P=0.505$; 胃年龄作用: $F(1, 30)=1.972, P=0.157$; 胃性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.971, P=0.391$. 小肠性别作用: $F(1, 30)=0.915, P=0.347$; 小肠年龄作用: $F(1, 30)=1.344, P=0.277$; 小肠性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.845, P=0.440$. 盲肠性别作用: $F(1, 30)=4.265, P<0.05$; 盲肠年龄作用: $F(1, 30)=2.245, P=0.124$; 盲肠性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.030, P=0.971$. 结肠性别作用: $F(1, 30)=0.064, P=0.801$; 结肠年龄作用: $F(1, 30)=2.149, P=0.135$; 结肠性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.935, P=0.404$. 表 2).

2.3 年龄对布氏田鼠和长爪沙鼠能量支出的影响

随着年龄的增加, 雄性布氏田鼠的静止代谢率逐渐降低, 而雌性布氏田鼠的静止代谢率不受年龄的影响(性别作用: $F(1, 29)=0.839, P=0.367$; 年龄作用: $F(1, 29)=1.652, P=0.209$; 性别×年龄作用: $F(1, 29)=4.141, P=0.026$; 图 2A). 长爪沙鼠的静止代谢率随年龄而降低, 但不存在性别差异(性别作用: $F(1, 30)=0.000, P=0.991$; 年龄作用: $F(1, 30)=3.507, P<0.05$; 性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.090, P=0.914$; 图 2B).

布氏田鼠的非颤抖性产热能力随年龄增加而降低, 但是不存在性别差异(性别作用: $F(1, 29)=0.448, P=0.509$; 年龄作用: $F(1, 29)=4.079, P=0.027$; 性别×年龄作用: $F(1, 29)=0.523, P=0.598$; 图 3A). 长爪沙鼠的非颤抖性产热能力保持稳定, 不受年龄和性别的影响(性别作用: $F(1, 30)=1.115, P=0.342$; 年龄作用: $F(1, 30)=0.231, P=0.634$; 性别×年龄作用: $F(1, 30)=0.180, P=0.836$; 图 3B).

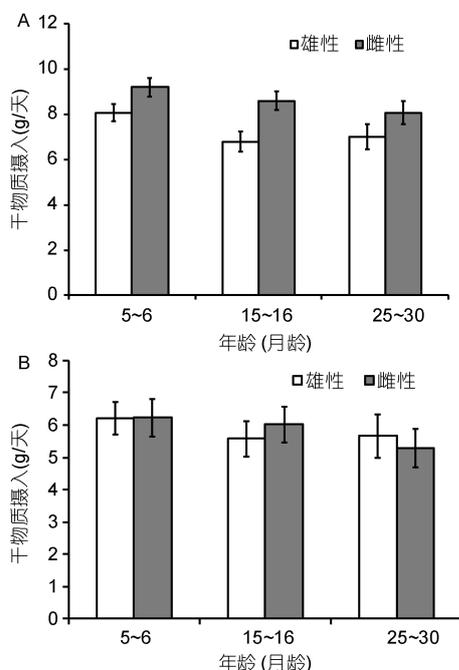


图 1 不同年龄布氏田鼠(A)和长爪沙鼠(B)的干物质摄入

表 2 不同年龄布氏田鼠和长爪沙鼠的消化道重量^{a)}

参数	5~6 月龄		15~16 月龄		25~30 月龄		统计结果
	雄鼠	雌鼠	雄鼠	雌鼠	雄鼠	雌鼠	
布氏田鼠							
胃(g)	0.239±0.014	0.254±0.011	0.291±0.017	0.288±0.018	0.375±0.042	0.334±0.031	A
小肠(g)	0.404±0.031	0.463±0.051	0.470±0.044	0.443±0.031	0.572±0.102	0.653±0.126	A
盲肠(g)	0.344±0.026	0.383±0.030	0.423±0.021	0.478±0.031	0.467±0.025	0.530±0.041	S, A
结肠(g)	0.289±0.019	0.339±0.031	0.398±0.028	0.451±0.023	0.409±0.045	0.471±0.047	S, A
长爪沙鼠							
胃(g)	0.404±0.025	0.378±0.037	0.418±0.013	0.475±0.048	0.551±0.053	0.482±0.018	
小肠(g)	0.790±0.236	0.530±0.067	0.516±0.055	0.603±0.063	0.965±0.185	0.672±0.082	
盲肠(g)	0.249±0.030	0.260±0.032	0.216±0.008	0.246±0.012	0.257±0.027	0.275±0.024	S
结肠(g)	0.396±0.033	0.329±0.037	0.334±0.022	0.371±0.019	0.438±0.032	0.417±0.037	

a) 结果以终体重为协变量进行双因素协方差分析, 数值用 $\bar{x} \pm SE$ 表示($n=4\sim7$). S: 性别作用影响显著; A: 年龄作用影响显著

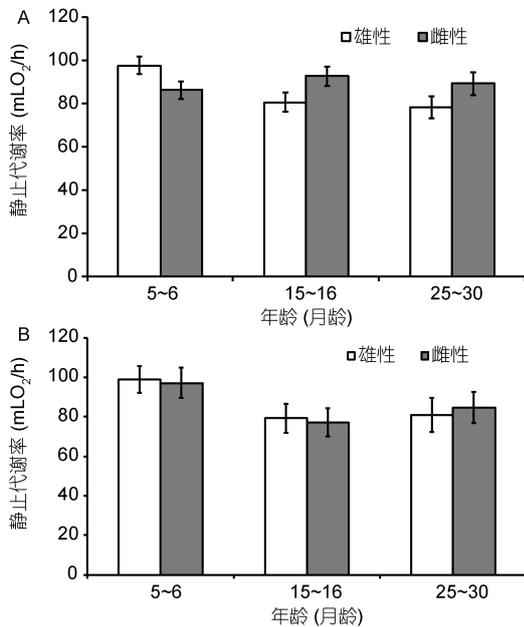


图 2 不同年龄的布氏田鼠(A)和长爪沙鼠(B)的静止代谢率

布氏田鼠褐色脂肪组织重量存在性别差异, 雄性动物小于雌性, 并且其 BAT 重量随年龄增加而降低(性别作用: $F(1, 29)=21.914, P<0.001$; 年龄作用: $F(1, 29)=3.584, P<0.05$; 性别×年龄作用: $F(1, 29)=2.550, P=0.095$). 长爪沙鼠 BAT 重量不存在性别差异, 但是随年龄变化的趋势同布氏田鼠相反, 它的 BAT 重量随年龄增加而增加, 但其中的线粒体蛋白含量随之降低(BAT 重量的年龄作用: $F(1, 30)=4.236, P<0.05$; 线粒体蛋白含量的年龄作用: $F(1, 30)=10.074, P<0.001$). 布氏田鼠和长爪沙鼠 BAT 的线粒体呼吸功能和 UCP1 表达量均不受性别和年龄的影

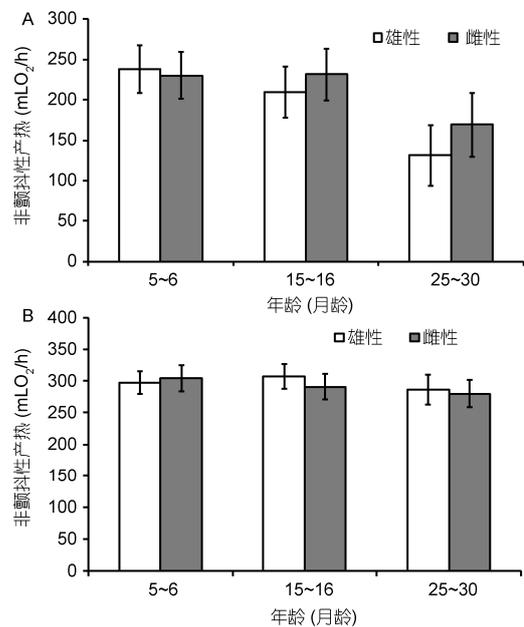


图 3 不同年龄的布氏田鼠(A)和长爪沙鼠(B)的非颤抖性产热能力

响(表 3), 表明它们的线粒体功能是正常的.

2.4 年龄对布氏田鼠和长爪沙鼠繁殖器官的影响

随年龄的增加, 布氏田鼠的繁殖器官重量不受年龄的影响, 但是长爪沙鼠的附睾重量明显增大(表 4).

3 讨论

作为在内蒙古草原上同域分布的两种啮齿动物, 长爪沙鼠的体重和寿命都要明显高于布氏田鼠. 这

表3 不同年龄布氏田鼠和长爪沙鼠的BAT产热功能^{a)}

参数	5~6月龄		15~16月龄		25~30月龄		统计参数
	雄性	雌性	雄性	雌性	雄性	雌性	
布氏田鼠							
BAT重量(g)	0.170±0.016	0.211±0.016	0.152±0.017	0.267±0.017	0.126±0.020	0.198±0.021	S, A
线粒体蛋白含量(mg/g 组织)	23.0±1.9	21.0±1.9	23.0±1.9	25.6±2.0	23.3±2.2	21.4±2.5	
状态4呼吸(nmol O ₂ /min mg 蛋白)	33.0±4.4	29.4±4.4	36.0±4.4	27.7±4.7	27.2±5.2	26.4±5.8	
UCP1含量(relative unit, RU)	1.32±0.16	1.21±0.16	1.01±0.16	0.96±0.17	1.20±0.19	0.74±0.21	
长爪沙鼠							
BAT重量(g)	0.191±0.025	0.255±0.029	0.242±0.027	0.204±0.027	0.249±0.032	0.349±0.029	A
线粒体蛋白含量(mg/g 组织)	42.5±2.9	40.7±2.9	29.0±3.1	34.4±3.1	24.1±3.4	32.3±3.4	A
状态4呼吸(nmol O ₂ /min mg 蛋白)	54.9±6.2	66.2±6.2	52.9±6.7	53.4±6.7	48.3±7.3	40.5±7.3	
UCP1含量(RU)	1.19±0.21	1.22±0.21	0.94±0.23	1.23±0.23	1.05±0.25	1.09±0.25	

a) BAT重量是以终体重为协变量进行双因素协方差分析, 其他指标用双因素方差分析的方法进行分析, 数值用 $\bar{x} \pm SE$ 表示($n=4-7$). S: 性别作用影响显著; A: 年龄作用影响显著

表4 不同年龄的布氏田鼠和长爪沙鼠的繁殖器官变化^{a)}

参数	5~6月龄	15~16月龄	25~30月龄	统计结果
布氏田鼠				
睾丸(g)	0.973±0.071	0.995±0.064	0.835±0.076	$P=0.250$
附睾(g)	0.288±0.014	0.270±0.013	0.251±0.015	$P=0.258$
卵巢(g)	0.015±0.002	0.019±0.002	0.020±0.002	$P=0.153$
子宫(g)	0.089±0.012	0.101±0.013	0.093±0.016	$P=0.808$
长爪沙鼠				
睾丸(g)	0.942±0.064	1.118±0.066	1.142±0.078	$P=0.124$
附睾(g)	0.151±0.018	0.283±0.019	0.244±0.022	$P<0.01$
卵巢(g)	0.021±0.011	0.039±0.011	0.054±0.012	$P=0.215$
子宫(g)	0.059±0.027	0.083±0.026	0.098±0.028	$P=0.668$

a) 以终体重为协变量进行单因素协方差分析, 数值用 $\bar{x} \pm SE$ 表示($n=4-7$)

符合种间比较的一般性规律: 寿命随体重增加而增加^[1,2]. 本研究组之前的研究表明, 体重校正之后, 长爪沙鼠的代谢率仍明显低于布氏田鼠^[29]. 为了探讨能量代谢是否参与到两种动物的衰老过程中, 本研究对布氏田鼠和长爪沙鼠随年龄改变的能量代谢参数及身体成分进行了整合研究, 包括两种动物的RMR、NST、食物摄入、脂肪组织分布、消化道重量和繁殖器官重量等. 能量代谢是所有生命活动的基础, 因此代谢率的测定是反映动物生活史的重要特征. RMR和NST是动物的每日能量支出(daily energy expenditure, DEE)的两个重要组成部分, 前者是维持生存所需的最低能量水平, 后者反映了动物适应冷环境的能力^[30]. 对多数物种的研究表明, 能量支出随年龄而降低^[4,12,13]. 本研究发现, 布氏田鼠和长爪沙鼠的RMR均随着年龄增加而降低. 而NST存在种间

差异, 布氏田鼠的NST随年龄增加而降低, 而长爪沙鼠的NST不随年龄而发生改变. 进一步研究了NST的效应器官BAT的变化, 发现布氏田鼠BAT的线粒体蛋白、状态4呼吸和UCP1含量均不随年龄增加而改变, 但是BAT重量随年龄增加而降低. 综合上述结果, 推测布氏田鼠NST随年龄的降低不是因为BAT生理功能降低, 而是由于BAT重量降低引起的. 长爪沙鼠虽然BAT重量增加, 但是其中线粒体蛋白含量降低, 暗示其中的脂肪积累增加, 但是BAT的生理功能似乎没发生改变. 布氏田鼠和长爪沙鼠生活在冬季严寒的环境中, 非颤抖性产热能力是其成功越冬的重要保证^[16]. 两种动物NST随年龄变化的不同趋势, 可能是两者在野外环境中寿命存在差异的一个重要生理机制.

能量代谢和食物摄入共同决定了动物体内的脂

肪储备. 两种动物的脂肪组织分布随年龄的变化存在截然相反的趋势, 布氏田鼠的脂肪重量随年龄而减低, 而长爪沙鼠的脂肪随年龄而增加. 布氏田鼠脂肪组织重量随年龄的降低可能是由于它的食物摄入降低引起的, 尽管其消化道重量随年龄增大而增加. 长爪沙鼠食物摄入不随年龄而改变, 但是其能量支出降低, 所以它的体重和体脂表现出增加的趋势. 脂肪储备的增加能够提高动物在食物匮乏的寒冷冬季的存活几率. 长爪沙鼠脂肪储备随年龄的增大而增加, 这能提高其越冬成功率. 相反, 布氏田鼠摄食能力和身体脂肪储备随年龄而降低, 推测布氏田鼠的这一表型使其在食物匮乏的冬季成功存活的几率降低, 是其衰老的另一个重要表现.

生存和繁殖间的权衡(trade off)是生理生态学的一个核心概念, 动物为了早期生存投资过多能量后, 往往伴随着对未来繁殖投资的降低^[31]. 尽管两种动物之间的NST不存在差异, 但布氏田鼠的RMR明显高于长爪沙鼠, 这与本研究组之前的结果一致^[29]. 长爪沙鼠的RMR较低, 但某些繁殖参数随年龄的增加而增加, 如附睾重量. 而布氏田鼠则没有这一趋势, 其繁殖器官重量维持稳定, 这一结果表明, 两者的繁殖策略不同. 对野外种群繁殖参数的研究表明, 春季(4~5月)出生的雄性布氏田鼠当年即可达到性成熟, 性成熟发育时间仅为1.5个月, 性成熟比例可达到

53%~75%^[32]. 6月上半月以前越冬的布氏田鼠为种群繁殖的主体, 但是随后被当年生鼠所取代^[33]. 而春季(4~5月)出生的雄性长爪沙鼠当年能达到性成熟的个体仅占34.6%, 性成熟发育时期也需3个月之久, 因此繁殖格局也主要由越冬鼠组成^[34]. 总之, 布氏田鼠的性成熟更早, 繁殖起始的年龄更小; 长爪沙鼠性成熟相对较晚, 但其繁殖持续的时间更长.

此外, 布氏田鼠许多指标随年龄的变化还存在性别二型性. 例如, 随着年龄的增加, 雄性布氏田鼠更容易表现出RMR和BAT重量的降低, 而雌性动物则能够将代谢维持在比雄性更高的水平上. 这些结果表明, 雄性布氏田鼠的能量代谢状态更易受到年龄的影响. 布氏田鼠为群居型动物, 婚配方式为混交制, 推测上述结果可能反映了雄性布氏田鼠更倾向于将早期能量投资到维护领地和交配权等活动中, 因而在其生命后期表现出能量稳态的失衡.

结合野外和实验室种群的数据, 与同域分布的布氏田鼠相比, 长爪沙鼠的体重较高, 基础代谢水平较低, 繁殖成熟时间较长. 本研究推测, 这可能是该物种的一个重要生活史对策, 即将早期发育所节约的能量, 投资到了晚期的成功存活和繁殖功能方面. 相对而言, 布氏田鼠采取了另一种策略, 高代谢保证繁殖系统的快速发育, 但也使其在生命后期不能够维持代谢的稳态.

参考文献

- 1 Sacher G A. Relation of lifespan to brain weight and body weight in mammals. In: Wolstenholme G E W, O'Conner M, eds. Ciba Foundation Colloquia on Ageing. Chichester: John Wiley & Son, 2008. 115-133
- 2 Pagel M D, Harvey P H. Taxonomic differences in the scaling of brain on body weight among mammals. *Science*, 1989, 244: 1589-1593
- 3 Roberts S B, Rosenberg I. Nutrition and aging: changes in the regulation of energy metabolism with aging. *Physiol Rev*, 2006, 86: 651-667
- 4 Speakman J R. Body size, energy metabolism and lifespan. *J Exp Biol*, 2005, 208: 1717-1730
- 5 Manini T M. Energy expenditure and aging. *Ageing Res Rev*, 2010, 9: 1-11
- 6 Pearl R. *The Rate of Living*. New York: University Press, 1928
- 7 Lints F A. The rate of living theory revisited. *Gerontology*, 1989, 35: 36-57
- 8 Kozak L P, Harper M E. Mitochondrial uncoupling proteins in energy expenditure. *Annu Rev Nutr*, 2000, 20: 339-363
- 9 McNab B K. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. New York: Cornell University Press, 2002
- 10 Cruz-Neto A P, Bozinovic F. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. *Physiol Biochem Zool*, 2004, 77: 877-889
- 11 Cannon B, Nedergaard J. Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiol Rev*, 2004, 84: 277-359
- 12 Bouwhuis S, Sheldon B C, Verhulst S. Basal metabolic rate and the rate of senescence in the great tit. *Funct Ecol*, 2011, 25: 829-838
- 13 Florez-Duquet M, McDonald R B. Cold-induced thermoregulation and biological aging. *Physiol Rev*, 1998, 78: 339-358
- 14 Monaghan P, Charmantier A, Nussey D H, et al. The evolutionary ecology of senescence. *Funct Ecol*, 2008, 22: 371-378
- 15 Ricklefs R E. The evolution of senescence from a comparative perspective. *Funct Ecol*, 2008, 22: 379-392
- 16 Wang D H, Wang Z W, Wang Y S, et al. Seasonal changes of thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) and Brandt's

- voles (*Microtus brandtii*). *Comp Biochem Physiol A*, 2003, 134: S96
- 17 Wang D H, Wang Y S, Wang Z W. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriol*, 2000, 45: 183–192
- 18 张洁, 周庆强, 钟文勤, 等. 布氏田鼠种群年龄的研究. *动物学报*, 1978, 24: 344–358
- 19 Stuermer I W, Tittmann C, Schilling C, et al. Reproduction of wild Mongolian gerbils bred in the laboratory with respect to generation and season I. Morphological changes and fertility lifespan. *Anim Sci*, 2006, 82: 377–387
- 20 Liu H, Wang D H, Wang Z W. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandtii*). *J Mammal*, 2003, 84: 1410–1416
- 21 Zhang X Y, Wang D H. Thermogenesis, food intake and serum leptin in cold-exposed lactating Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *J Exp Biol*, 2007, 210: 512–521
- 22 李庆芬, 黄晨西. 布氏田鼠静止代谢率特征. *兽类学报*, 1994, 14: 217–220
- 23 Pan Q, Li M, Shi Y L, et al. Lipidomics reveals mitochondrial membrane remodeling associated with acute thermoregulation in a rodent with a wide thermoneutral zone. *Lipids*, 2014, doi: 10.1007/s11745-014-3900-0
- 24 Heldmaier G. Nonshivering thermogenesis and body size in mammals. *Z Vergl Physiol*, 1971, 73: 222–248
- 25 王建梅, 王德华. 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*, 2006, 26: 84–88
- 26 Wiesinger H, Heldmaier G, Buchberger A. Effect of photoperiod and acclimation temperature on nonshivering thermogenesis and GDP-binding of brown fat mitochondria in the Djungarian hamster *Phodopus s. sungorus*. *Pflugers Arch*, 1989, 413: 667–672
- 27 Lowry O H, Rosebrough N J, Farr A L, et al. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem*, 1951, 193: 265
- 28 Zhang X Y, Zhang Q, Wang D H. Litter size variation in hypothalamic gene expression determines adult metabolic phenotype in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *PLoS One*, 2011, 6: e19913
- 29 Li Y G, Yan Z C, Wang D H. Physiological and biochemical basis of basal metabolic rates in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comp Biochem Physiol A*, 2010, 157: 204–211
- 30 Lowell B B, Spiegelman B M. Towards a molecular understanding of adaptive thermogenesis. *Nature*, 2000, 404: 652–660
- 31 Cox R M, Parker E U, Cheney D M, et al. Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Funct Ecol*, 2010, 24: 1262–1269
- 32 宛新荣, 王梦军, 王广和, 等. 布氏田鼠标志种群的繁殖参数. *兽类学报*, 2002, 22: 116–122
- 33 刘志龙, 孙儒泳. 布氏田鼠种群繁殖特征研究. *兽类学报*, 1993, 13: 114–122
- 34 刘伟, 宛新荣, 王广和, 等. 不同季节长爪沙鼠同生群的繁殖特征及其在生活史对策中的意义. *兽类学报*, 2004, 24: 229–234

Effect of Age on Energy Metabolism in Brandt's Voles (*Lasiopodomys brandtii*) and Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*)

LIU XinYu^{1,2}, PAN Qian^{1,2} & WANG DeHua¹

¹ State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Energy metabolism plays important roles in regulating life-history traits of animals, such as survival, reproduction and longevity. Previous studies have demonstrated the positive relation between body size and life span in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*), both of which are distributed in the Inner Mongolian grasslands in China. With smaller body size, Brandt's voles exhibit higher metabolic rate and shorter life span than Mongolian gerbils. Thus, it is of great interest to explore the age-dependent effects on energy metabolism and life-history traits in these two species. In this study, we further investigated the effect of age on their energy metabolism. We found that nonshivering thermogenesis (NST) in Brandt's voles declined with age, while NST in Mongolian gerbils could hold steady. Similar decreasing patterns of food-intake and body fat content were also found in elder Brandt's voles. However, food-intake did not change in elder Mongolian gerbils, and their body fat storage increased with age. In addition, Mongolian gerbils exhibited lower resting metabolic rate (RMR) and later sexual maturity than Brandt's voles. These differences in physical characteristics imply that the two species developed distinct life-history strategies: Brandt's voles favored speeding up sexual maturity, at the cost of other physiological indexes that could affect survival with age. In contrast, Mongolian gerbils preferred late-maturing and extending lifespan.

energy balance, adaptive thermogenesis, brown adipose tissue, aging, rodents

doi: 10.1360/N052014-00094