

根田鼠对食物单宁酸的解毒代价

李俊年¹, 刘季科^{* 2}, 陶双伦¹

(1. 吉首大学资源与环境学院, 吉首 416000; 2. 浙江大学生命科学院 杭州 310029)

摘要:在实验室条件下,测定了根田鼠对单宁酸的解毒代价。结果表明,在食物蛋白质为 10%的条件下,摄食 3%和 6%单宁酸食物的根田鼠经尿液分泌的葡萄糖醛酸较对照组分别增加 13.77%和 38.80%;与对照组比较,在食物蛋白质为 20%的条件下,摄食 3%和 6%单宁酸食物的实验个体尿液分泌的葡萄糖醛酸分别增加 6.11%和 22.25%。在食物蛋白质为 10%时,用 3%和 6%单宁酸食物处理的个体,其尿液 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量较对照组个体分别增加 51.69%和 198.44%。在食物中蛋白质为 20%时,摄食 3%和 6%单宁酸食物的试验个体,其尿液中的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量分别较对照组高 1.72%和 74.19%。由此说明,单宁酸能显著增加根田鼠尿液葡萄糖醛酸分泌量,根田鼠尿液的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的含量随食物单宁酸增加而增高,从而增加动物机体对单宁酸的代谢价。

关键词:根田鼠;单宁酸;代谢价;葡萄糖醛酸; $\text{NH}_4^+\text{-N}$

Metabolic costs (*Microtus oeconomus*) of tannic acid in root voles

LI Jun-Nian¹, LIU Ji-Ke^{2*}, TAO Shuang-Lun¹ (1. College of Biological Resources and Environmental Science, Jishou University, Jishou 416000; 2. College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310032, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1816~1822.

Abstract: Years of coevolution between plants and herbivores have resulted in a diverse array of plant defenses and herbivore counter-defense. Tannins, a diverse group of polar, high molecular weight, found in many vascular plants (especially woody perennials), are characterized by their ability to precipitate proteins. Plant tannins affect many aspects of the consumer's digestion and metabolism, such as feed intake, dietary protein availability, activity of digestive enzyme, detoxification activity, post-absorptive metabolism and reproduction.

Previous studies have focused on the metabolism of secondary compounds in the digestive tract. Rapid absorption may avoid potential interactions between secondary compounds and other components, but absorbed secondary compounds must be detoxified and excreted, and the cost of these processes is largely unknown. This study was therefore designed to investigate the metabolic cost of tannic acid in root vole (*Microtus oeconomus*).

Experimental voles came from a root vole colony maintained at the Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xi'ning, Qinghai. Founders for the colony were caught at the Haibei Alpine Ecological System Station of Academia Sinica in May 1998. Experimental diets were

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39930133)

收稿日期:2002-02-08;修订日期:2003-06-29

作者简介:李俊年(1964~),男,甘肃民乐人,博士,副研究员,主要从事营养生态学和进化生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: jikelu-228@163.com

Foundation item: National Natural Scientific Foundation of China (No. 39970133)

Received date: 2002-02-08 Accepted date: 2003-06-29

Biography: LI Jun-Nian Ph. D., Associate professor, research interest in nutritional ecology and co-evolutional ecology.

prepared by adding tannic acid (Tannin Corporation, Peabody MA) at 3% and 6% of total dry matter of the diet. To study the protein - tannic acid interaction, 2 levels of dietary protein, i. e. , 10% and 20%, were designed. As a result, 6 diets were prepared. The crude fiber, digestible energy and crude ash of diets were at the same level to minimize the effects of those nutrients. Thirty un-pregnant female root voles were randomly divided into 6 groups and assigned to one of 6 diets for 3weeks. The results indicated that voles fed 3% and 6% tannic acid diets were 13.77% and 38.80% respectively higher in urinary glucuronic acid levels than controls at low level of protein. When given the high protein diet, voles fed 3 and 6% tannic acid were 6.1 and 22.3% respectively higher than controls. This pattern reflected that the excretion of urinary $\text{NH}_4^+\text{-N}$ when given the 10% protein diet, whereas those given 6% but not 3% tannic acid diet excreted significantly more urinary $\text{NH}_4^+\text{-N}$ when given the 20% protein diet. Thus elevated $\text{NH}_4^+\text{-N}$ excretion indicated an additional nitrogen cost to the voles, and the actual cost of detoxification of tannic acid was probably much higher than expected. This study suggested that increasing excretion of urinary glucuronic acid and $\text{NH}_4^+\text{-N}$ in voles given additional dietary tannic acid was a consequence of the cost of the detoxification process.

Key words: metabolic cost; root voles; tannic acid; glucuronic acid; $\text{NH}_4^+\text{-N}$; *Microtus oeconomus*

文章编号:1000-0933(2003)09-1816-07 中图分类号:Q958.1 文献标识码:A

植物为防止植食性动物的觅食,不仅以坚硬的角质层,针、刺及钩等性状进行物理性防卫,来延长植食性动物的觅食时间,降低动物的觅食效率,更能以派生的次生化合物抑制动物的摄入。此类化合物能抑制动物生长速率^[1]、降低食物摄入及蛋白质利用率、抑制酶活性、损坏肝脏和肾脏细胞膜的完整性、延迟性成熟和降低繁殖成活率^[2~4]。尽管,植食性动物可通过试错学习及模仿同伴亲体的觅食行为,降低对植物次生化合物的摄入量^[5],但食性泛化的植食性哺乳动物在其觅食过程中,不可避免地摄入一定量的植物次生化合物。因此,动物必须具有有效的解毒功能,降低次生化合物的有害作用,以提高其适合度。

尽管,植物次生化合物在动物-植物系统相互作用有重要的作用^[6,7],以及植物次生化合物对植食性哺乳动物觅食行为的效应^[8~11]是当前营养生态学和进化生态学的热点,但有关植食性哺乳动物对植物次生化合物的代谢负荷方面的研究则甚少^[12]。

植食性动物在对植物次生化合物的解毒过程中形成的葡萄糖醛酸是哺乳动物尿液的主要酸类^[13]。Lindroth 和 Batzli^[14]以栎皮酮和单宁酸食物处理草原田鼠(*Microtus ochrogaster*),Foley^[15]采用含萜类化合物的桉树(*Eucalyptus radiata*)枝叶饲喂卷尾袋貂(*Pseudocheirus peregrinus*),Chung-MacCoubrey^[16]以红橡树枝叶饲喂灰色笋鸡(*Sciurus carolinensis*),均发现这些动物尿液的葡萄糖醛酸含量增高。因此,应用营养生态学的原理,探讨植物次生化合物对动物机体所造成的代谢代价尤为重要。

本项研究在实验室条件下,以动物尿液葡萄糖醛酸含量为动物对次生化合物解毒代价的指标,采用单宁酸处理的食物饲喂根田鼠(*Microtus oeconomus*),测定实验个体尿液葡萄糖醛酸含量与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$,旨在揭示植食性哺乳动物对植物次生化合物的适应对策。

1 材料和方法

1.1 实验动物

实验动物为中国科学院西北高原生物研究所动物生态学实验室饲养的根田鼠,其初始种群于 1998 年 5 月捕自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区。将捕获的健康个体配对,置于 TPX-CP-4(464×314×200mm³) 聚丙烯不锈钢网罩的塑料笼,笼内铺垫锯末,以脱脂棉作为覆盖物,供给充足食物和饮水。饲料为繁育型兔颗粒饲料(中国北京-澳大利亚兔颗粒饲料公司),其主要成分为粗蛋白>18%、粗脂肪>4.1%、粗纤维 10%~15%、灰分<9%,附加一定数量的胡萝卜。室温控制在 20±1℃,光照周期为 14L:10D。

万方数据

1.2 试验食物

鉴于植物组织的单宁酸含量为 1%~5%^[17]。因此,将实验食物中的单宁酸浓度设置为 0%、3%及 6%。为测定单宁酸与蛋白质的相互作用,将食物中蛋白质的浓度设置为 10%及 20%,食物蛋白质的浓度的设定参考了草原田鼠和草甸田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)的一些研究资料^[1,2]。实验食物的能量(2.18 kJ/g)、纤维素(18.5%)等营养成分控制在同一水平。

将粉碎的食物与单宁酸充分混合,应用兔颗粒饲料机制成直径为 4mm,长 2~3cm 的颗粒状饲料,将颗粒饲料机的温度控制在 40±1℃,以防单宁酸变性。制成的颗粒饲料置于干燥阴凉处,备用。

1.3 实验

将体重相近的 30 只成年根田鼠随机分成 6 组,每组 5 只,实验个体分别置入代谢笼,供给实验食物,收集尿样,为防止尿样酸化,在尿样中加入 2~3 滴浓硫酸,并在 -20℃ 保存,以供分析。以高压液相色谱仪测定尿液葡萄糖醛酸含量,利用气相色谱仪测定尿中 NH₄⁺-N 的含量。

1.4 统计分析

利用 SPSS 软件包进行统计,文中数值以平均数±标准误差(Mean±SE)表示,为消除动物体重对尿液葡萄糖醛酸含量及 NH₄⁺-N 含量的影响,尿液葡萄糖醛酸含量及 NH₄⁺-N 的含量单位以 mmol/(g^{0.75}·d)表示。由于植食性哺乳动物尿液中葡萄糖醛酸含量与 NH₄⁺-N 含量呈正态分布^[15],采用 Two-way ANOVA,分析单宁酸和蛋白质不同处理对根田鼠尿液醛酸与 NH₄⁺-N 含量的影响,以 Pearson 相关分析法分析食物单宁酸含量与其尿液葡萄糖醛酸含量相关性及其食物单宁酸含量与尿液的 NH₄⁺-N 的含量相关性。以 $P < 0.05$ 作为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著的标准。

2 结果

2.1 根田鼠尿液葡萄糖醛酸含量对食物单宁酸的反应

经 Two-way ANOVA 结果表明,单宁酸($F = 5075.044, df = 2, 24, P = 0.0000$)和蛋白质($F = 891.064, df = 1, 24, P = 0.0000$)对根田鼠尿液中的葡萄糖醛酸的分泌量均具有显著的独立作用;二者对根田鼠尿液中的葡萄糖醛酸分泌量的交互作用也具有极显著的效应($F = 318.892, df = 2, 24, P = 0.0000$)。

在食物蛋白质为 10%的条件下,摄食 3%和 6%单宁酸食物的根田鼠尿液分泌的葡萄糖醛酸较对照组分别增加 13.77%及 38.80%。同样,在食物蛋白质为 20%的条件下,尿液分泌的葡萄糖醛酸随食物单宁酸的增加而相应增加。摄食 3%和 6%单宁酸食物的根田鼠经尿液分泌的葡萄糖醛酸较对照组个体分别增加 6.11%和 22.25% (图 1),增加幅度小于蛋白质为 10%的条件下处理个体。说明实验个体经尿液分泌的葡萄糖醛酸随食物单宁酸含量的增加而增高,且食物单宁酸对实验个体尿液分泌的葡萄糖醛酸含量的影响还受食物中蛋白质含量的影响。

单宁酸含量与根田鼠尿液葡萄糖醛酸含量的相关分析表明,二者呈显著的线形相关关系($r = 0.19137, P = 0.0000$),其回归方程式为 $GA = 0.6161 + 0.3334 \times TA\%$ 。

($R^2 = 0.8348, P = 0.0000$),单位为 mmol/(kg^{0.75}·d)。

当食物蛋白质为 10%时,单宁酸含量与尿液葡萄糖醛酸含量的相关分析表明二者呈显著的正相关($r = 0.9849, P = 0.0000$),回归方程式为 $GA = 0.2132 + 0.3086 \times TA\%$ 。($R^2 = 0.9701, P = 0.0000$),单位为 mmol/(kg^{0.75}·d)。

当食物蛋白质为 20%,单宁酸含量与根田鼠尿液的葡萄糖醛酸含量的相关分析说明二者存在显著的正相关关系($r = 0.9849, P = 0.0000$),回归方程式为: $GA = 0.3255 + 0.5048 \times TA\%$ 。

式中 GA 为 glucuronic acid, TA 为 tannic acid, 单位为 mmol/(kg^{0.75}·d)。

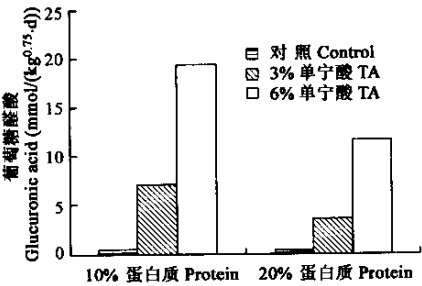


图 1 食物单宁酸条件下根田鼠尿液葡萄糖醛酸含量

Fig. 1 Content of glucuronic acid in urine of root voles fed tannic acid diet

2.2 根田鼠尿液 NH₄⁺-N 含量对食物单宁酸的反应

单宁酸对根田鼠尿液 NH₄⁺-N 的含量具有极其显著的独立作用 ($F=14.06, df=2, 24, P=0.0001$), 食物蛋白质对根田鼠尿液的 NH₄⁺-N 的分泌亦有显著的独立作用 ($F=5.769, df=1, 24, P=0.0244<0.05$), 但二者的交互作用则不显著 ($F=1.245, df=2, 24, P=0.3058>0.05$) (表 1)。

在食物蛋白质为 10% 时, 用 3% 和 6% 单宁酸食物处理的个体, 其尿液 NH₄⁺-N 含量较对照组个体分别增加 51.69% 和 198.44%。在食物中蛋白质为 20% 时, 用 3% 和 6% 单宁酸食物处理的个体, 其尿液中的 NH₄⁺-N 含量分别较对照组高 1.72% 和 74.19% (图 2)。说明单宁酸对根田鼠尿液中的 NH₄⁺-N 含量的作用程度随食物蛋白质含量不同而异。

经食物单宁酸含量与根田鼠尿液中的 NH₄⁺-N 含量的相关分析, 发现二者呈正相关。($r=0.63639, P=0.00074<0.01$), 其回归方程为:

$$\text{NH}_4^+\text{-N}(\text{mmol}/(\text{kg}^{0.75} \cdot \text{d})) = 0.01738 + 0.9319 \times \text{TA}\% \quad R^2 = 0.4057, P = 0.00015$$

在食物蛋白质为 10% 时, 食物单宁酸含量与根田鼠尿液中的 NH₄⁺-N 含量呈正相关 ($r=0.6066, P=0.0075<0.01$), 回归方程为:

$$\text{NH}_4^+\text{-N}(\text{mmol}/(\text{kg}^{0.75} \cdot \text{d})) = 0.0204 + 1.1475 \times \text{TA}\% \quad R^2 = 0.3679, P = 0.0165$$

在食物蛋白质为 20% 时, 食物单宁酸含量与根田鼠尿液中的 NH₄⁺-N 含量呈正相关, ($r=0.6066, P=0.00074$) 其回归方程式为:

$$\text{NH}_4^+\text{-N}(\text{mmol}/(\text{kg}^{0.75} \cdot \text{d})) = 0.01186 + 0.9707 \times \text{TA}\% \quad R^2 = 0.5304, P = 0.0019$$

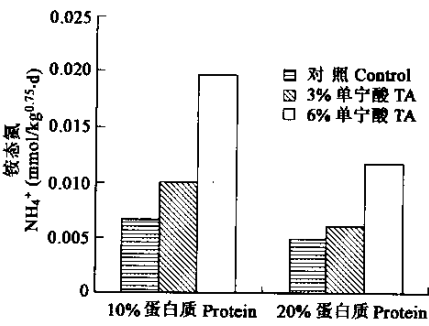


图 2 单宁酸对根田鼠尿中铵态氮分泌量的影响
Fig. 2 The effect of tannic acid on the content of NH₄⁺-N of root voles

表 1 食物不同单宁酸与蛋白质处理条件下根田鼠尿液 NH₄⁺-N 含量与葡萄糖醛酸含量的双因素方差分析

Table 1 Two way ANOVA for NH ₄ ⁺ -N excretion and glucuronic acid excretion in root voles fed tannic acid diets					
Source	SS	MS	df	F	P
NH ₄ ⁺ -N 分泌量 NH ₄ ⁺ -N Excretion					
单宁酸 Tannic acid	0.0040	0.0020	2	14.406	0.0001
蛋白质 Protein	0.0008	0.0080	1	5.769	0.0244
交互作用 Interaction	0.0003	0.0002	2	1.245	0.3058
残差 Residual	0.0033	0.0001	24		
合计 Total	0.0084		29		
葡萄糖醛酸分泌量 Glucuronic acid excretion					
单宁酸 Tannic acid	1172.3092	586.1546	2	5075.044	0.0000
蛋白质 Protein	102.9156	102.9156	1	891.064	0.0000
交互作用 Interaction	73.6624	36.8312	2	318.892	0.0000
残差 Residual	2.7719	0.1155	24		
合计 Total	1351.6591	726.0169	29		

3 讨论

3.1 葡萄糖醛酸

在自然界, 食性泛化的植食性哺乳动物其所以能耐受食物中许多潜在的有毒植物次生化合物, 是由于此类动物具有有效代谢解毒机制。动物摄入的大部分植物次生化合物经消化道吸收后, 必须立即解毒, 并排出体外, 以防止在动物机体组织内积聚而引起中毒^[18,19]。不同物种动物的解毒过程基本相似^[19], 即首

先将体内的植物次生化合物经肝脏或肠壁细胞的线粒体复合酶系统氧化、还原和水解,其次,分解产物与内源性集团(如葡萄糖苷酸、硫酸等)络合,转化为酸性络合物^[20],经尿液或胆汁排除体外^[14,15,21]。所有这些过程能直接或间接地增加动物代谢价(metabolic cost)或导致动物机体酸性中毒(acidosis)^[12,13,19]。

葡萄糖苷酸等酸类与各类次生化合物所形成的葡萄糖醛酸是哺乳动物最为常见的解毒途径^[22]。许多动物以这种方式解毒的次生化合物均经过葡萄糖醛酸的循环。尽管,经尿液分泌的有机酸是许多可确定酸的混合物,但主要成分为葡萄糖醛酸^[15]。已有的文献显示,动物摄入植物次生化合物后,其尿液葡萄糖醛酸的含量均有增加的趋势(表 2)。Foley^[15]以桉树枝叶饲喂卷尾袋貂,处理组尿液中葡萄糖醛酸较对照组高 30%。Lindroth 和 Batzli^[14]发现,当草原田鼠摄入 8%蛋白质,在食物栎皮酮含量分别为 3%及 6%的条件下,草原田鼠尿液尿酸含量较对照组分别增加 21 倍和 53 倍;而食物蛋白质为 20%时,食物栎皮酮含量分别为 3%和 6%时,处理组个体尿液尿酸含量较对照组个体分别增高 14 倍和 37 倍。若草原田鼠取食 3%和 6%单宁酸食物时,尿酸分泌量较对照组分别增加 22 倍和 63 倍。本项研究结果表明,根田鼠摄入单宁酸,其尿液葡萄糖醛酸含量明显高于对照组(图 1)。哺乳动物尿液葡萄糖醛酸的分泌量对单宁酸的反应与单宁酸的类型、分子量、结构、形态等以及动物个体对单宁酸的生理适应程度有关^[23]。

表 2 植食性哺乳动物摄食含植物次生化合物食物后经尿液排出的葡萄糖醛酸和能量损失

Table 2 The energy loss and output of glucuronic acid via urine of mammalian herbivores fed plant secondary compounds foods

物种 Species	食物 Diets	葡萄糖醛酸 Glucuronic acid (mmol/ (kg·d))	能量损失 Energy loss (kJ/(kg·d))	文献 Reference
卷尾袋貂 <i>Trichosurus vulpecula</i>	桉树枝叶 <i>Eucalyptus radiata</i> ' leave	0.20	2.60	Dash <i>et al.</i> , 1988
箭尾袋貂 <i>Pseudocheirus peregrinus</i>	桉树枝叶 <i>Eucalyptus radiata</i> ' leave	0.50	6.00	Dash <i>et al.</i> , 1988
考拉熊 <i>Phascolarctos ciroreus</i>	桉树枝叶 <i>Eucalyptus radiata</i> ' leaves	0.40	5.00	Foley <i>et al.</i> , 1992
草原田鼠 <i>Microtus ochrogaster</i>	6% 浓缩单宁食物 6% condensed tannin diets	17.50	236.25	Lindoth <i>et al.</i> , 1983
草原田鼠 <i>Microtus ochrogaster</i>	6% 单宁酸食物 6% tannic acid diets	18.70	252.45	Lindoth <i>et al.</i> , 1983
根田鼠 <i>Microtus oeconomus</i>	6%单宁酸+10%蛋白质食物 Diets with 6% tannic acid and 10% protein	19.30	260.55	本项研究 This study
根田鼠 <i>Microtus oeconomus</i>	6%单宁酸+20%蛋白质食物 Diets with 6% tannic acid and 20% protein	11.70	157.98	本项研究 This study

有关根田鼠摄入单宁酸所引起的代谢价,除测定尿液葡萄糖醛酸含量外,仍需进一步探讨硫酸和氨基酸与次生化合物所形成的络合物,以更准确地测定动物对单宁酸的初始反应、每种代谢途径对单宁酸的处理能力及食物蛋白质降低单宁酸对动物负效应的潜在作用。

3.2 NH₄⁺-N 和机体酸碱平衡

在植食性哺乳动物肝脏内氧化和降解并被吸收入体内的植物次生化合物,与诸如葡萄糖醛酸、硫酸和甘氨酸等化合物结合^[24],经络合将亲脂性化合物转变为能在尿、胆汁分泌的多集团亲水化合物。但是,这种过程却将弱酸获中性化合物转变为强的有机酸^[15],从而造成动物机体内环境酸负荷。当卷尾袋貂采食桉树叶 7h 后,尿开始变为酸性尿,尿中可滴定酸和铵态氮的含量上升,而尿素含量下降,表明卷尾袋貂处于严重的代谢性酸中毒。^[25]指出,在动物肾小管细胞,由碳酸解离出的 H⁺和自谷胺酰胺分离出的 NH₃ 结合形成的 NH₄⁺,以 NH₄⁺的形式自尿中排出体外,从而节约碳酸盐,而且缓解了机体代谢所形成的有机酸,

维持机体内环境酸碱平衡,且 NH_4^+ 的分泌和碳酸盐的形成呈 1:1 的关系^[26]。因此, NH_4^+ 是表示机体酸负荷较可靠的指标。

本研究结果表明,在食物蛋白质为 10% 条件下,3% 和 6% 的食物单宁酸使根田鼠尿液 NH_4^+ -N 较对照组分别增加 14.8% 和 39.1%;在食物蛋白质含量在 20% 的条件下,3% 和 6% 的食物单宁酸使根田鼠尿液 NH_4^+ -N 较对照组分别增加 7.36% 和 23.2%。根田鼠对单宁酸的解毒过程还造成机体的酸负荷, NH_4^+ -N 的分泌相应地增加对氮的消耗。Foley^[15] 的研究表明卷尾袋貂摄入桉树枝叶后,尿中分泌的 NH_4^+ -N 较对照组增加约 20 mmol/(kg^{0.75} · d), Christopher 等^[27] 以含松柏 (Coniferyl benzoate) 花蕾的食物饲喂环颈松鸡 (*Bonasa vmbellus*. L), 发现低松柏食物处理的环颈松鸡和高松柏食物处理的环颈松鸡,尿中 NH_4^+ -N 分泌量较对照组分别增加 20.8 mmol/(kg^{0.75} · d) 和 26.4 mmol/(kg^{0.75} · d)。

综上所述,植物次生化合物不仅能影响植食性哺乳动物体内环境的酸碱平衡,还可造成机体的氮损耗。植食性哺乳动物种类繁多,觅食生态位、觅食对策和消化器官结构的差异,对植物次生化合物的解毒过程和耐受性不同,同时,植物次生化合物与食物营养成分在动物消化道的相互作用亦能影响植物次生化合物对动物的负作用。因此,对植物次生化合物影响的反应亦有差异。

References:

- [1] Lindroth R L, Batzli G O. Plant phenolics as chemical defenses effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) . *J. Chem. Ecol.* ,1984, **10**:229~244.
- [2] Brett A D, Hagerman A E, Barrett W. Role of condensed tannin on salivary tannin-binding proteins, bioenergetics and nitrogen digestibility in *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mamm.* , 1994, **75**: 880~889.
- [3] Berger P J, Negus N C, Sanders E H, *et al.* Chemical triggering of reproduction in *Microtus montanus*. *Science* , 1981, **214**: 700~705.
- [4] Michael W M, Christopher R. The effect of chronic acid on intake of prairie vole (*Microtus ochrogaster*) reproduction. *J. Chem. Ecol.* , 1993, **19**:1577~1585.
- [5] Provenza F D, James A P, and Cheney C D. Mechanisms of learning diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivore. *J. Range. Manag.* , 1992, **45**:36~45.
- [6] Batzli G O. Special feature: Mammal - plant interactions. *J. Mamm.* , 1994, **75**:813~815.
- [7] Rhoades D F and Cates B A. A general theory of plant anti-herbivore chemistry. In: wallace J W, Mansell R L. eds. *Bio-chemical interaction between plants and insects. Recent advanced in phyto-chemistry*. Vol. 10. plenum, New York, 1976. 168~213.
- [8] Braney S E. Plant secondary compounds deterrent but not toxic to the grass specialist acridid locusts migratoria; Implication of graminorory. *Entomol. Exp. Appl.* , 1990, **54**:53~56.
- [9] Stephens DW, Krebs JR, *Foraging theory*. Princeton ;Princeton University Press,1986. 87~99.
- [10] Schwartz W J. Nitrogen and energy retention and acid-base status in the common ringtail possum (*Pseudocheirus peregrinus*): Evidence of the effects of absorbed allelochemicals. *Physio. Zool.* , 1992, **65**:403~421.
- [11] McArthur A M, Robbins CT, Hagerman A E, *et al.* Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Can. J. Zoo.* , 1993, **71**:2236~2243.
- [12] Iason G R, Murray A H. The energy costs of ingestion of naturally occurring plant phenolics by sheep. *Physio. Zool.* , 1996, **69**:532~546.
- [13] McArthur C, Hagerman A E, Robbins C T. Physical strategies of mammalian herbivores against plant defenses. In: Palo R T, Robiins C T. eds. *Plant defenses against mammalian herbivory*. Boca Raton: CRC press, 1991. 111~123.
- [14] Lindroth R L, Batzli G O. Detoxification of some natural occurring phenolics by prairie voles; a rapid assay of glucuronidation metabolism. *Biochem. Syst. Ecol.* , 1983, **11**:405~409.
- [15] Foley 万方数据 and retention and acid-base status in the common Ringtail possum; evidence of the effects of Allelochemicals. *Physio. Zool.* , 1992, **65**: 403~427.

[16] Chung-MacCoubrey, Hagerman A E, Kirkpatrick R L. Effects of tannins on digestion and detoxification activity in gray squirrel. *Physio. Zool.* , 1997, **70**: 270~277.

[17] Harborne J B. *Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids*. Oxford University Press, 1991. 156~176.

[18] Hume Z D. *Digestive physiology and nutrition in marsupials*. Australia: Cambridge University Press, 1982. 132~145.

[19] Foley W J, McArthur C. The costs of allelochemicals for mammalian herbivores; an ecological perspective. In: Chivers D J, Langer P, Eds. *The digestive system in mammals: food, form and function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 370~391.

[20] Caldwell J. The conjugation reaction in foreign compound metabolism definition, consequences and species variation. *Drug. Metab. Rev.* , 1982,**13**:745~778.

[21] Brian G H, Longland R C. The influence of some foreign compounds on hepatic xenobiotic metabolism and the urinary excretion of D-glucuronic acid metabolites in the rat. *Toxicol. Appl. Phama.* , 1976, **35**:113~122.

[22] Dutton G J. *Glucuronidation of drugs and other compounds*. Boca Raton: CRC. Press, 1980. 115~123.

[23] Skogsmyr I, Fagerstrom T. The cost of anti-herbivory defense and evaluation of some ecological and physiological factors. *Oikos*, 1992, **64**: 451~457.

[24] Wander B A. Strategies for and environmental cueing mechanisms of seasonal changes in thermoreulatory parameters of small mammals. In: Merritt J F. ed. *Hunter ecology of small animals*. Carnegie Hus.Nat. Press, Vol. 10, 1984. 165~172.

[25] Pitts R F. Renal production and excretion of ammonia. *Am. J. Medi.* , 1964,**36**:720~742.

[26] Carlisl E J, Donnelly S M, Vattakil S, *et al.* Glue sniffing and renal tubular acidosis; sticking to the facts. *J. Am. Soci. Neph.* ,1991, **1**: 1019~1027.

[27] Christopher G G, William K. Nutritional costs of a plant secondary metabolites selective foraging by ruffed grouse. *Ecol.* , 1996, **77**:1103~1115.

