

DOI: 10.20103/j.stxb.202406151389

张开元,周健,曹静,赵志军.散热能力对黑线仓鼠能量代谢的影响.生态学报,2025,45(4):1763-1774.

Zhang K Y, Zhou J, Cao J, Zhao Z J. The impact of heat dissipation capacity on the energy metabolism of striped hamsters. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45 (4): 1763-1774.

散热能力对黑线仓鼠能量代谢的影响

张开元,周 健,曹 静,赵志军*

温州大学生命与环境科学学院,温州 325035

摘要:能量代谢的适应性调节是小型哺乳动物应对环境变化的主要策略之一。为探讨动物的散热能力对能量代谢和脂肪累积的影响,通过高温(32.5℃)驯化和剃毛处理改变黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)的散热能力。8周后,测定体重、摄入量、体温、代谢率,以及皮毛热传导率、脂肪重量、内脏各器官重量和下丘脑摄食相关神经肽的基因表达。结果显示,背部剃毛使黑线仓鼠散热能力提高,能量摄入和代谢率显著增加、体温显著下降,而脂肪累积未发生显著变化;高温驯化使散热能力降低,能量摄入和代谢率显著减少,体温升高,但脂肪累积显著增加。结果表明,机体的散热能力通过调节代谢产热的能量支出参与体脂含量的适应性调节,对其应对自然环境的季节变化具有重要的生理生态学意义。

关键词:剃毛;热传导率;散热能力;体温调节;能量代谢;脂肪累积;黑线仓鼠

The impact of heat dissipation capacity on the energy metabolism of striped hamsters

ZHANG Kaiyuan, ZHOU Jian, CAO Jing, ZHAO Zhijun*

School of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China

Abstract: Adaptive regulation of energy metabolism is a key strategy of small mammals to cope with environmental changes. To investigate the impact of altered heat dissipation capacity on energy metabolism and fat accumulation in animals, this study manipulated the heat dissipation capacity in adult male striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) by exposing them to high temperatures (32.5℃) or shaving for 8 weeks. Body mass, energy intake, body temperature, metabolic rate, fur thermal conductance, fat mass and visceral organ weight were measured. Additionally, the gene expression of neuropeptides associated with food intake regulation in the hypothalamus was determined. The results showed that dorsally shaved hamsters increased heat dissipation capacity, energy intake, and metabolic rate but decreased body temperature, without significantly altering body fat accumulation. In contrast, the exposure to high ambient temperature decreased heat dissipation capacity, energy intake, and metabolic rate, increased body temperature, but considerably increased fat accumulation. The results show that the heat dissipation capacity of small mammals changes metabolic thermogenesis and consequently regulates body fat content, which is of physiological and ecological significance for small mammals to cope with the seasonal changes of natural environment.

Key Words: fur removal; thermal conductance; heat dissipation capacity; body temperature regulation; energy metabolism; fat accumulation; striped hamster (*Cricetulus barabensis*)

基金项目:国家自然科学基金(31870388)

收稿日期:2024-06-15; 网络出版日期:2024-11-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaozj@wzu.edu.cn

生理和行为的适应性调节是动物应对自然环境变化的主要策略之一,对其增强生存适合度具有重要的生态学和进化意义^[1-4]。能量代谢、体重或机体脂肪水平的生理调节是小型哺乳动物适应性调节的主要能量学策略^[5-7]。能量代谢是影响体重和机体脂肪变化的最主要因素,能量摄入和能量支出平衡决定体脂含量的适应性调节^[8]。许多动物在寒冷的冬季增加摄食量,但体脂含量却降低,而在气温较高的夏季,摄食量减少,但体脂含量却高于冬季,表明能量支出对体重和体脂代谢发挥更重要的作用^[9]。代谢产热是最主要的能量支出之一,对能量代谢和体脂含量的变化具有重要影响,同时也是维持体温的最重要热源。低温下动物必须增加代谢产热以补充热散失,从而维持稳定体温;而随环境温度升高机体热散失显著降低,代谢产热也随之降低,避免体温异常升高。由此可见,机体的散热能力可能对能量代谢、体温调节、体重调节以及体脂代谢,乃至其生存适应等均具有重要的影响。然而,迄今大量研究集中于摄食和代谢产热,而忽略了机体热耗散,有关散热能力对能量代谢的影响,及其与体脂代谢内在联系尚不清楚。

动物的散热能力主要取决于其皮毛(如皮下脂肪、皮肤和毛发)的热传导率以及动物与环境之间的温差^[10-11]。在气温较低的季节,动物体温与环境温度相差较大,热量散失增多,为了维持体温,它们会保持较高的代谢产热水平^[12],大幅提高代谢产热水平意味着能量支出大幅增加,此时能量摄入的增加量不能补偿能量支出的增加,导致脂肪动员,使动物体脂含量降低^[4,13-15]。当气温升高时,动物体温与环境温度之差减小,热量散失减少,动物不再需要维持高水平的代谢产热,能量支出大幅减少,尽管能量摄入也减少,但此时能量摄入仍大于能量支出,这就会导致脂肪累积^[16],例如布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)在经历冷驯化4周后,其脂肪重量和体脂含量分别下降38%和23%,重新转移到室温4周后,脂肪重量和体脂含量再次增加^[17],这说明动物散热能力可能在体重和体脂的调节中发挥重要作用,但其生理机制尚不清楚。哺乳动物的皮毛具有良好的隔热性,能显著减少热量散失^[18-19],冬季被毛厚度通常显著增加,从而降低热耗散、维持稳定体温,是其应对低温环境的最重要生存策略之一。但随环境温度升高,被毛的隔热作用显著降低热传导,这将增加体温异常升高的风险,从而迫使其减少能量摄入、降低代谢产热。研究发现,剃毛后热耗散能力增加,能量摄入和代谢率也随之升高^[20-23],但对体脂代谢的影响尚不清楚。

黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)是栖息于我国北方地区农田和草原的主要啮齿动物之一,该鼠的栖息地气候具有显著的季节性变化,夏季炎热,冬季寒冷^[24-25]。黑线仓鼠不冬眠,其能量摄入和代谢产热在冬季显著增加、夏季降低,被毛和脂肪含量也呈现显著的季节性变化^[26-28]。为探讨散热能力对黑线仓鼠能量代谢和体脂含量的影响,我们通过高温驯化和剃毛处理改变其散热能力,测定能量摄入、代谢率、体温、体重、身体脂肪重量,以及皮毛热传导率、下丘脑摄食相关神经肽基因的相对表达,我们假设散热能力增强使黑线仓鼠能量摄入增加,代谢产热随之升高,导致脂肪动员;反之将导致脂肪累积,散热能力是影响能量代谢和体脂含量适应性调节的重要内在因素。

1 研究方法

1.1 实验动物

实验动物来自野生黑线仓鼠的室内繁殖种群[温州大学动物气候室,温度(21.0±1.0)℃,光照12L:12D,08:00起始光照],动物单笼饲养在有木屑垫料的塑料笼(29cm×18cm×16cm)中,自由取食和饮水。选取3—4月龄雄性黑线仓鼠44只,随机分为4组,分别为21℃组($n=11$)、21℃剃毛组($n=11$)、32.5℃组($n=11$)、32.5℃剃毛组($n=11$)。实验开始后,动物分别转入高温室(32.5℃)和背部剃毛处理,实验处理8周。在此期间,动物自由取食(粗脂肪26.2%,粗蛋白13.8%,粗纤维3.8%,热值21.8kJ/g;由大小鼠维持饲料压制而成,北京科澳协力饲料公司)。实验开始时,将黑线仓鼠以小型动物麻醉机进行麻醉处理(异氟烷麻醉剂量3%—5%,维持剂量1%—2%,瑞沃德,广东),使用电推剪剃除其背部的被毛,每周剃毛一次。

1.2 体重和摄食量

体重和摄食量每3天测定一次。饲料每3天添加一次,摄食量以当日添加食物重量减去3天后剩余食物

重量和鼠笼中残余的食物重量,再除以 3 来计算,摄食量表示为 g/d。

1.3 体温

体温以 LifeChip 无线射频识别系统(Destron Fearing, Texas, United States)进行测定。动物以异氟烷麻醉后,利用注射器将微芯片注射至腹腔。使用 Global Pocket Reader Plus(Destron Fearing, Texas, United States)实时读取黑线仓鼠体温。在高温驯化至第 9 周测定体温,在 18:00—22:00 和 6:00—10:00 时间段,每 15min 读取 1 次体温数值(精确至 0.1℃)。

1.4 代谢率

实验处理 8 周后以开放式氧气分析仪(TSE, Germany)测定日代谢率(daily metabolic rate, DMR)。将动物置于呼吸室中(圆柱形有机玻璃管,长 35cm,直径 8cm,体积 1748mL),气体通过呼吸室流速为 1000mL/min,流出呼吸室的气体经干燥后进入氧气分析仪(TSE, Germany)。耗氧率每 10min 测定 1 次,连续测定 24h(20:00 开始,次日 20:00 结束)。DMR 的测定温度分别为 21℃ 和 32.5℃(即动物实验驯化的温度),测定期间动物自由取食。DMR 校正至标准温度和大气压条件,表示为 mL O₂/h。

1.5 摄入能和消化率

在实验处理第 8 周(day 54—56)以食物平衡法测定摄入能(gross energy intake, GEI)和消化率。第 54 天记录投喂饲料重量,48h 后称量剩余饲料和笼内饲料残渣的重量,收集垫料和粪粒,在 60℃ 烘箱中干燥至恒重,手工分离粪粒。饲料及粪粒热值使用 IKA-C2000 氧弹量热仪(IKA, Germany)测定。根据投喂饲料重量和剩余饲料重量的差值(扣除饲料残渣)计算出摄食量(g/d),利用以下公式计算摄入能(gross energy intake, GEI)、粪能(gross energy of feces, GEF)、消化能(digestible energy intake, DEI)和消化率(Digestibility):

$$\text{GEI (kJ/d)} = \text{摄食量 (g/d)} \times \text{饲料干物质含量 (\%)} \times \text{饲料能值 (kJ/g)}$$

$$\text{GEF (kJ/d)} = \text{粪粒干重 (g/d)} \times \text{粪粒能值 (kJ/g)}$$

$$\text{DEI (kJ/d)} = \text{GEI} - \text{GEF}$$

$$\text{消化率 (\%)} = (\text{DEI} / \text{GEI}) \times 100\%$$

1.6 脂肪组织和内脏器官

实验结束后,断颈处死动物,从颈部环切剥离皮毛,将皮毛称重(精确至 0.001g)后,放置-20℃ 冰箱备用。快速分离下丘脑,在液氮中迅速冷冻,转移至 80℃ 超低温冰箱保存。分离心脏、肝脏、肺脏、脾脏、肾脏、皮下脂肪、肠系膜脂肪、睾丸周脂肪、腹腔脂肪和肾周脂肪,剔除各部位附着的结缔组织,并在滤纸上吸干表面血液后称重(精确至 0.001g)。将消化道取出后,分离胃、小肠、盲肠和大肠,剔除肠系膜和结缔组织,去除内容物后称重(精确至 0.001g),去除内脏器官和消化道后,称量动物胴体湿重(不含皮毛、尾和生殖器官)。

1.7 皮毛热传导率相对指标的测定

将皮毛从-20℃ 冰箱中取出后,置于 5℃ 下解冻后再转至室温,参照 Zhao 等^[29]描述的方法每组随机挑选 6 只动物皮毛进行皮毛热传导率相对指标的测定。首先在测量瓶(10mL)中加入等量 45℃ 热水,然后用皮毛包裹整个测量瓶,测量瓶内水温的变化,每分钟记录 1 次。以时间为横坐标,温度为纵坐标,计算温度随时间变化的斜率,各组取平均斜率作为皮毛热传导率的相对指标。测定温度分别为 21℃ 和 32.5℃(即动物实验驯化的温度)。

1.8 实时荧光定量 PCR

取 0.1g 组织置于 1.5mL 研磨用离心管,加入 1000μL Trizol 后使用冷冻型高通量组织研磨器(新芝,浙江)进行匀浆,加入 200μL 氯仿,震荡 15s,4℃,12000g 离心 15min,取上清 400μL 加入新的离心管中;在新的离心管中加入 400μL 异丙醇,颠倒混匀后室温静置 10min;4℃,12000g 离心 10min 后,弃上清;75%乙醇清洗沉淀,DEPC 水溶解沉淀后得到组织总 RNA;使用超微量核酸蛋白测定仪(嘉鹏,上海)测定 RNA 浓度。使用 Evo M-MLV 反转录试剂预混液逆转录合成 cDNA。使用 SYBR Green HS 预混型 qPCR 试剂盒,以逆转录合成的 cDNA 为模板进行荧光定量 PCR 反应(罗氏实时荧光 480, Formentrasse CH-6343 Rotkreuz, Switzerland),反应

体系为 20μL(模板 cDNA 2μL;SYBR Green Premix 10μL;目的基因上下游引物各 0.4μL;DEPC 水 7.2μL)。引物序列见表 1

表 1 用于荧光定量 PCR 反应的特异性引物序列

Table 1 Gene-specific primer sequences used for Real-time RT-qPCR analysis

基因名称 Gene	引物序列 Primers	产物大小 Size/bp	基因名称 Gene	引物序列 Primers	产物大小 Size/bp
Actin (forward)	5'-AAAGACCTCTATGCCAACA-3'	196	NPY (forward)	5'-ACCCTCGCTCTGTCCCTG-3'	186
Actin (reverse)	5'-ACATCTGCTGGAAGGTGG-3'		NPY (reverse)	5'-AATCAGTGTCTCAGGGCTA-3'	
AgRP (forward)	5'-TGTTCCTCCAGATTCCCAGGTC-3'	227	POMC (forward)	5'-GGTGGGCAAGAAGCGACG-3'	205
AgRP (reverse)	5'-ATTGAAGAAGCGGCAGTAGCAC-3'		POMC (reverse)	5'-CTTGTCTTGGGCGGGCT-3'	
CART (forward)	5'-TACCTTTGCTGGGTGCCG-3'	260			
CART (reverse)	5'-AAGTTCCTCGGGACAGT-3'				

AgRP: 刺豚鼠相关蛋白 agouti-related protein; CART: 可卡因-苯丙胺调节转录因子 cocaine-and amphetamine-regulated transcript; NPY: 神经肽 Y neuropeptide Y; POMC: 前阿黑皮素原 pro-opiomelanocortin

1.9 统计分析

数据的处理采用 SPSS 24.0 软件包。统计分析前,数据经 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 检验证实符合正态分布和方差齐次性。温度和剃毛对体重、摄食量、体温、摄入能、消化能、粪能、消化率、皮毛热传导率、下丘脑 NPY、AgRP、POMC、CART 基因的相对表达的影响采用双因素方差分析法 (two way-ANOVA) 进行分析。温度和剃毛对代谢率、皮毛热传导率的影响采用双因素重复测量方差分析法 (two way repeated measures-ANOVA) 进行分析。温度和剃毛对组织器官重量的影响以协方差分析法 (ANCONA) 进行分析 (以体重为协变量)。数据全部表示为平均值±标准误 (Mean±SE); $P\leq 0.05$ 为差异显著, $P\leq 0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 体重

实验处理前,黑线仓鼠四组间体重无显著差异;当转入高温和剃毛后 27—56 天,温度对体重影响显著 (day 27, $F_{1,40}=4.57$, $P=0.039$, 图 1), 第 56 天, 32.5℃ 组黑线仓鼠体重比 21℃ 组高 7.6% (day 56, $F_{1,40}=4.40$, $P=0.042$)。整个实验过程中,剃毛对体重无显著影响 (day 56, $F_{1,40}=0.25$, $P=0.618$)。

2.2 摄食量

实验处理前,四组动物的摄食量相近,组间无显著差异。与室温对照组相比,高温暴露后黑线仓鼠摄食量

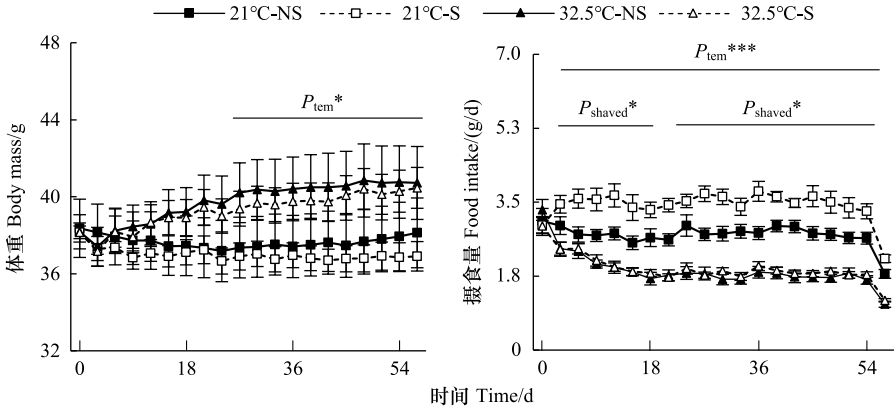


图 1 温度和剃毛对黑线仓鼠体重和摄食量的影响

Fig.1 Effects of temperature and hair removal on body mass and food intake in striped hamsters

NS: 未剃毛; S: 背部剃毛; 数据为平均值±标准误差; P_{tem} : 温度的影响; P_{shaved} : 剃毛的影响; *, $P<0.05$, ***, $P<0.001$

显著降低(day 3, $F_{1,40} = 18.30$, $P < 0.001$, 图 1), 第 56 天, 32.5℃ 组的摄食量比 21℃ 组降低了 42.9% (day 56, $F_{1,40} = 113.54$, $P < 0.001$)。在第 6—21 天、27—56 天, 剃毛对摄食量影响显著 (day 6, $F_{1,40} = 6.45$, $P = 0.015$; day 27, $F_{1,40} = 10.40$, $P = 0.003$, 图 1), 第 56 天, 剃毛组动物的平均摄食量比对照组高 15.7% (day 56, $F_{1,40} = 8.93$, $P = 0.005$)。

2.3 体温

温度对黑线仓鼠体温影响显著, 高温下动物体温显著高于室温 (18:00, $F_{1,40} = 71.07$, $P < 0.001$, 图 2; 6:00, $F_{1,40} = 56.67$, $P < 0.001$, 图 2)。32.5℃ 组的夜间和昼间平均体温比 21℃ 组分别高 1.4℃ 和 1.1℃ (夜间, $F_{1,40} = 101.66$, $P < 0.001$, 图 2; 昼间, $F_{1,40} = 55.42$, $P < 0.001$, 图 2)。体温受剃毛的显著影响, 剃毛使动物体温显著降低 (18:00, $F_{1,40} = 26.86$, $P < 0.001$; 6:00, $F_{1,40} = 31.64$, $P < 0.001$)。剃毛组的夜间和昼间平均体温比不剃毛对照组低 0.8℃ (夜间, $F_{1,40} = 31.29$, $P < 0.001$, 图 2; 昼间, $F_{1,40} = 31.53$, $P < 0.001$, 图 2)。

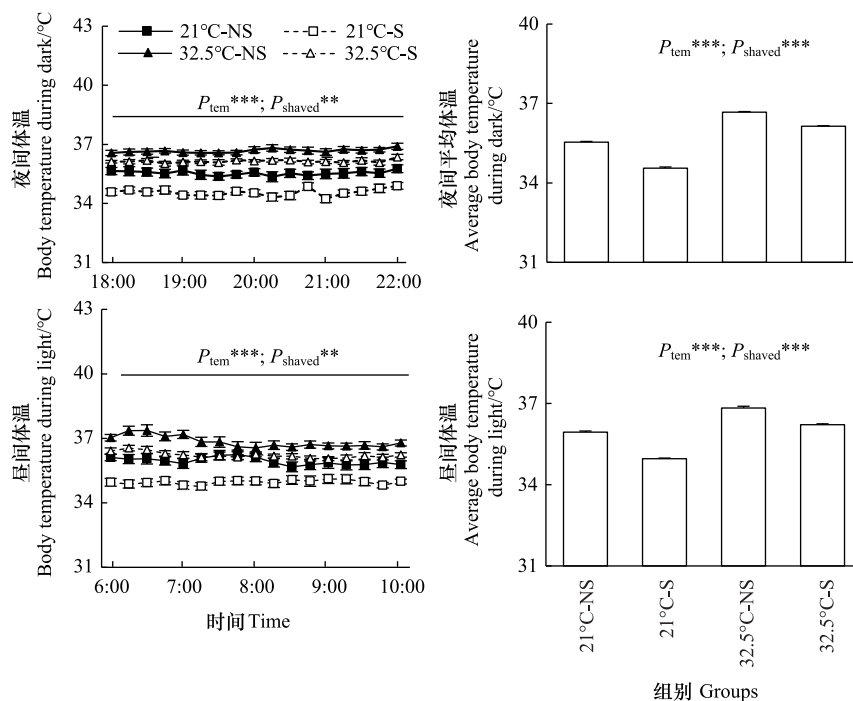


图 2 温度和剃毛对黑线仓鼠夜间体温、夜间平均体温、昼间体温和昼间平均体温的影响

Fig.2 Effects of temperature and hair removal on body temperature (Tb) during dark, average Tb during dark, Tb during light and average Tb during light in striped hamsters

NS:未剃毛组;S:背部剃毛;数据为平均值±标准误差; P_{tem} :温度的影响; P_{shaved} :剃毛的影响;* $P < 0.05$,** $P < 0.01$,*** $P < 0.001$

2.4 代谢率

黑线仓鼠代谢率呈现明显的昼夜波动, 昼间较低, 夜间较高 (图 3)。温度对黑线仓鼠代谢率影响显著, 32.5℃ 组黑线仓鼠的代谢率显著低于 21℃ 组 (昼间, $F_{1,28} = 212.51$, $P < 0.001$, 图 3; 夜间, $F_{1,28} = 170.11$, $P < 0.001$, 图 3)。剃毛对夜间平均代谢率的影响不显著 ($F_{1,28} = 3.86$, $P = 0.059$, 图 3), 但显著影响昼间平均代谢率, 剃毛使昼间平均代谢率增加 19.9% ($F_{1,28} = 9.62$, $P = 0.004$, 图 3)。

2.5 摄入能和消化率

温度对黑线仓鼠的摄入能和消化能影响显著, 32.5℃ 组摄入能和消化能与 21℃ 组相比分别降低了 42.9% 和 43.1% (摄入能, $F_{1,40} = 112.75$, $P < 0.001$, 图 4; 消化能, $F_{1,40} = 109.62$, $P < 0.001$, 图 4)。温度显著影响黑线仓鼠的粪能, 32.5℃ 组粪能比 21℃ 组降低了 41.9% ($F_{1,40} = 60.24$, $P < 0.001$, 图 4), 但对消化率无显著影响 ($F_{1,40} = 0.30$, $P = 0.589$, 图 4)。剃毛显著影响黑线仓鼠的摄入能和消化能, 剃毛使摄入能和消化能分别增加了

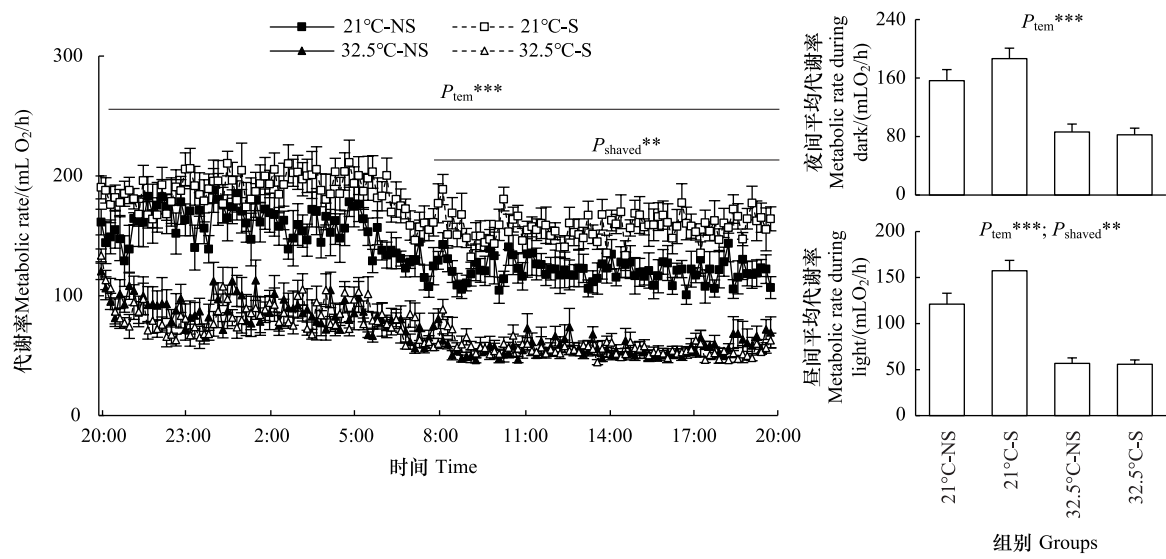


图 3 温度和剃毛对黑线仓鼠代谢率、夜间平均代谢率和昼间平均代谢率的影响

Fig.3 Effects of temperature and hair removal on metabolic rate, average metabolic rate during dark and average metabolic rate during light in striped hamsters

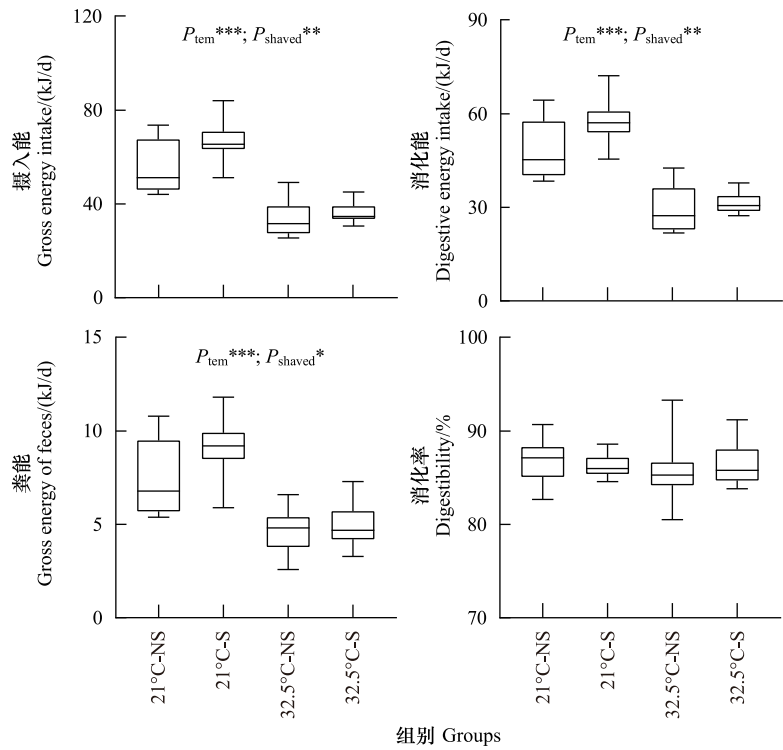


图 4 温度和剃毛对黑线仓鼠摄入能、消化能、粪能和消化率的影响

Fig.4 Effects of temperature and hair removal on gross energy intake (GEI), digestive energy intake (DEI), gross energy of feces (GEF) and digestibility in striped hamsters

15.7%和 15.7%(摄入能, $F_{1,40}=8.04$, $P=0.007$, 图 4; 消化能, $F_{1,40}=7.74$, $P=0.008$, 图 4)。剃毛显著影响粪能,剃毛使粪能升高了 15.8% ($F_{1,40}=4.47$, $P=0.041$, 图 4),但对消化率无显著影响 ($F_{1,40}=0.20$, $P=0.661$, 图 4)。

2.6 皮毛热传导率的相对指标

温度对黑线仓鼠的皮毛热传导率的相对指标影响显著,与 21℃ 组相比,32.5℃ 组皮毛热传导率的相对指标降低了 21.0% ($F_{1,20} = 148.19$, $P < 0.001$, 图 5)。剃毛对皮毛热传导率的相对指标影响显著,剃毛使其增加了 16.2% ($F_{1,20} = 60.70$, $P < 0.001$)。

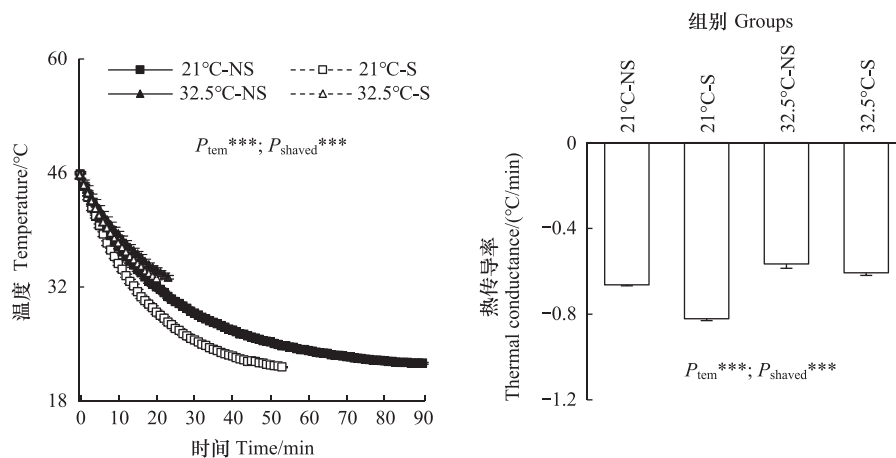


图 5 温度和剃毛对黑线仓鼠皮毛热传导率的影响

Fig.5 Effects of temperature and hair removal on thermal conductance in striped hamsters

2.7 脂肪重量

温度对黑线仓鼠皮下脂肪重量 ($F_{1,39} = 7.47$, $P = 0.009$, 图 6)、睾丸周围脂肪重量 ($F_{1,39} = 31.89$, $P < 0.001$, 图 6)、肾周脂肪重量 ($F_{1,39} = 17.39$, $P < 0.001$, 图 6) 和总脂肪重量的影响显著 ($F_{1,39} = 29.70$, $P < 0.001$,

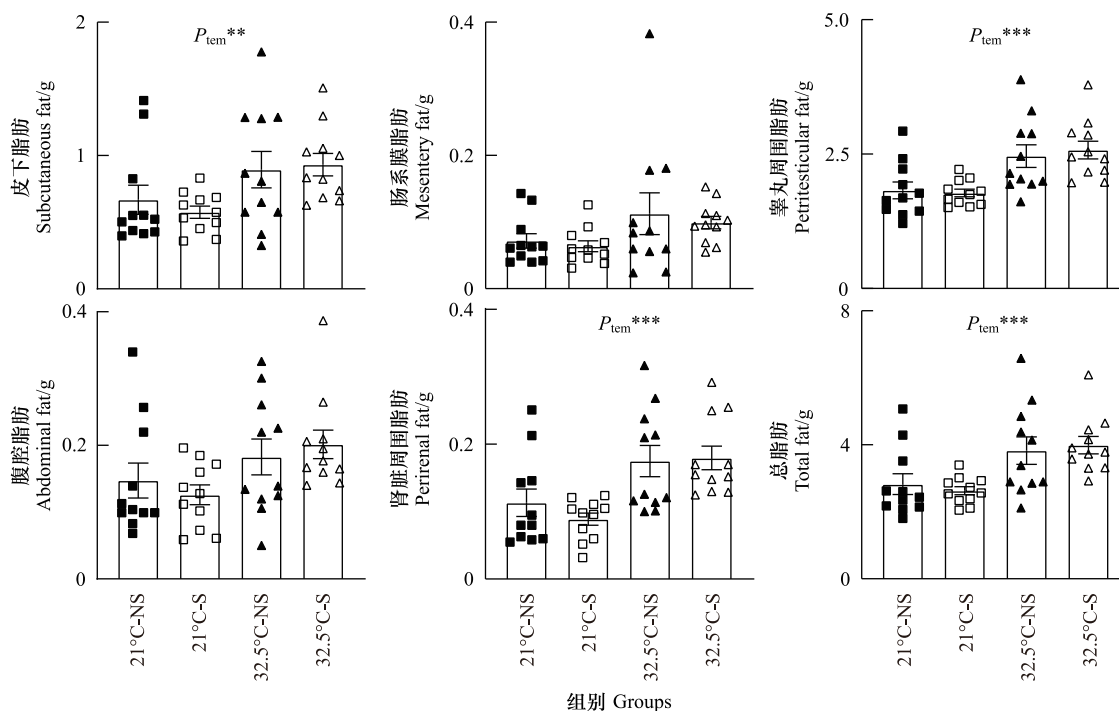


图 6 温度和剃毛对黑线仓鼠皮下脂肪、肠系膜脂肪、睾丸周围脂肪、腹腔脂肪、肾脏周围脂肪和总脂肪的影响

Fig.6 Effects of temperature and hair removal on subcutaneous fat, mesentery fat, petritesticular fat, abdominal fat, perirenal fat and total fat in striped hamsters

图6),高温组比室温组分别增加了46.9%、39.9%、75.6%和43.3%。但温度对肠系膜脂肪重量($F_{1,39} = 1.61$, $P = 0.211$, 图6)和腹腔脂肪重量无显著影响($F_{1,39} = 2.80$, $P = 0.102$, 图6)。剃毛对黑线仓鼠皮下脂肪($F_{1,39} = 0.30$, $P = 0.587$)、肠系膜脂肪($F_{1,39} = 0.04$, $P = 0.837$)、睾丸周脂肪($F_{1,39} = 2.03$, $P = 0.162$)、腹腔脂肪($F_{1,39} = 0.56$, $P = 0.460$)、肾周脂肪($F_{1,39} = 0.01$, $P = 0.943$)、总脂肪重量($F_{1,39} = 1.43$, $P = 0.239$)均无显著影响。

2.8 内脏各器官重量

温度对黑线仓鼠心脏($F_{1,39} = 6.94$, $P = 0.012$, 图7)、肝脏($F_{1,39} = 20.20$, $P < 0.001$, 图7)、肾脏重量影响显著($F_{1,39} = 5.96$, $P = 0.019$, 图7),高温组比室温对照组分别降低了8.3%、7.5%和6.0%。温度对皮毛、肺脏、脾脏、胴体重量的影响均不显著(皮毛, $F_{1,39} = 4.08$, $P = 0.051$, 图7; 肺脏, $F_{1,39} = 3.70$, $P = 0.062$, 图7; 脾脏, $F_{1,39} = 2.05$, $P = 0.160$, 图7; 胴体, $F_{1,39} = 1.49$, $P = 0.230$, 图7)。剃毛对心脏重量($F_{1,39} = 5.57$, $P = 0.023$, 图7)、肺脏重量($F_{1,39} = 15.42$, $P < 0.001$, 图7)影响显著,剃毛组心脏重量比对照组增加了8.2%,肺脏重量比对照组降低了20.4%,但剃毛对其他内脏器官重量的影响未达到显著水平(皮毛, $F_{1,39} = 3.53$, $P = 0.068$, 图7; 肝脏, $F_{1,39} = 2.28$, $P = 0.139$, 图7; 脾脏, $F_{1,39} = 0.05$, $P = 0.827$, 图7; 肾脏, $F_{1,39} = 0.81$, $P = 0.375$, 图7; 胴体, $F_{1,39} = 0.88$, $P = 0.353$, 图7)。

2.9 消化道重量

小肠、盲肠、大肠重量受温度的显著影响,高温组与室温组相比分别降低了25.6%、15.3%和12.4%(小肠, $F_{1,39} = 74.70$, $P < 0.001$, 图7; 盲肠, $F_{1,39} = 8.08$, $P = 0.007$, 图7; 大肠, $F_{1,39} = 6.57$, $P = 0.014$, 图7),但胃重量未受温度的显著影响($F_{1,39} = 0.20$, $P = 0.654$, 图7)。剃毛对小肠重量的影响显著,剃毛使小肠重量增加了13.0%($F_{1,39} = 13.40$, $P < 0.001$, 图7),但对胃、盲肠、大肠重量无显著影响(胃, $F_{1,39} = 0.27$, $P = 0.609$, 图7;

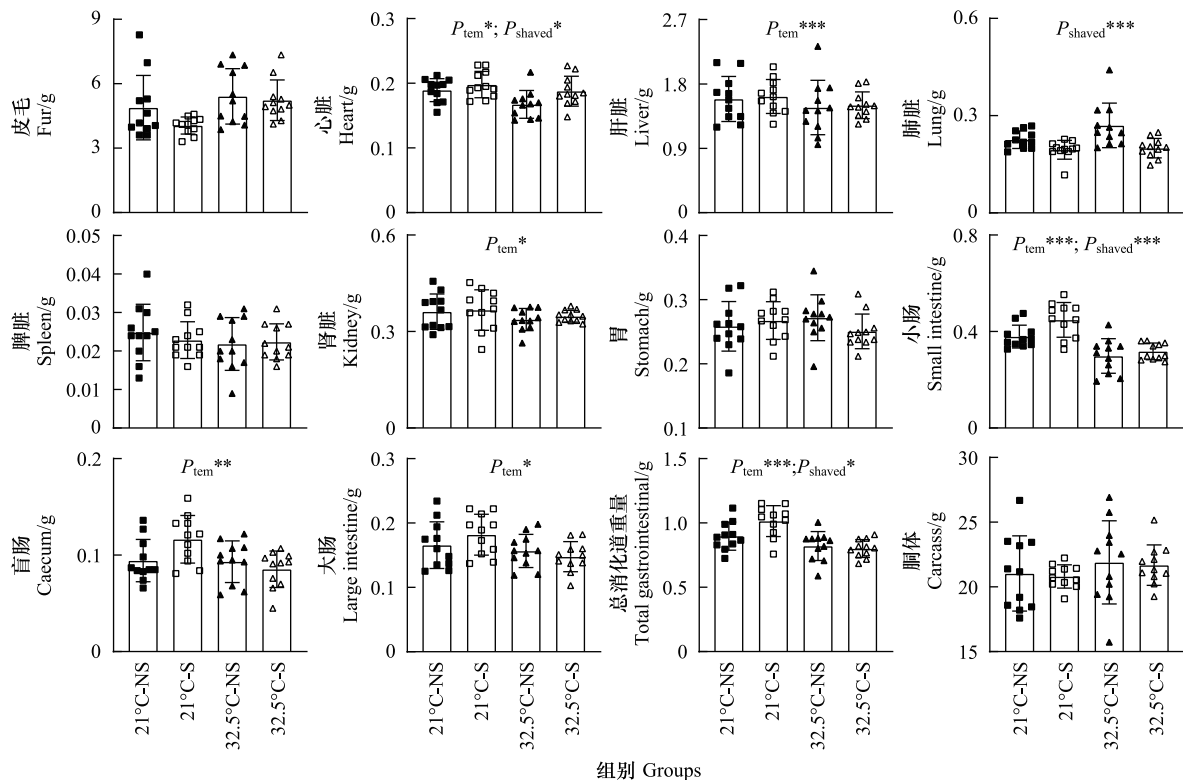


图7 温度和剃毛对黑线仓鼠皮毛、心脏、肝脏、肺脏、脾脏、肾脏、胃、小肠、盲肠、大肠、总消化道重量和胴体的影响

Fig.7 Effects of temperature and hair removal on fur, heart, liver, lung, spleen, kidney, stomach, small intestine, caecum, large intestine, total gastrointestinal and carcass in striped hamsters

盲肠, $F_{1,39} = 1.63$, $P = 0.209$, 图 7; 大肠, $F_{1,39} = 0.25$, $P = 0.619$, 图 7)。

2.10 下丘脑神经肽基因表达水平

温度对黑线仓鼠下丘脑神经肽基因的表达水平没有显著影响(NPY, $F_{1,60} = 0.92$, $P = 0.341$, 图 8; AgRP, $F_{1,60} = 0.04$, $P = 0.848$, 图 8; POMC, $F_{1,59} = 0.91$, $P = 0.344$, 图 8; CART, $F_{1,59} = 0.21$, $P = 0.650$, 图 8)。剃毛对下丘脑神经肽基因的表达水平也没有显著影响(NPY, $F_{1,60} = 0.66$, $P = 0.421$; AgRP, $F_{1,60} = 0.14$, $P = 0.710$; POMC, $F_{1,59} = 0.81$, $P = 0.373$; CART, $F_{1,59} = 3.24$, $P = 0.077$)。

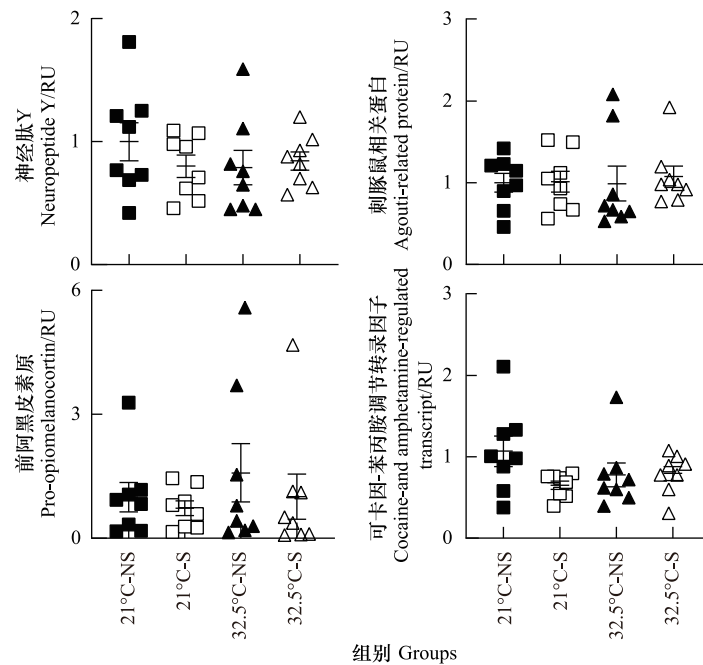


图 8 黑线仓鼠下丘脑 NPY、AgRP、POMC 和 CART 的基因表达

Fig.8 Gene expression of NPY, AgRP, POMC and CART in the hypothalamus of the striped hamsters

数据为平均值±标准误差

3 讨论

动物的散热能力主要取决于其皮毛(如皮下脂肪、皮肤和毛发)的热传导率以及动物与环境之间的温差^[10-11]。在本实验中,剃毛组黑线仓鼠的皮毛热传导率比未剃毛组提高了 16.2%;高温下(32.5℃)的黑线仓鼠皮毛热传导率比室温下(21℃)降低了 21.0%。Meyer 分别测定了 27℃ 和 18℃ 下小鼠的热传导率,发现 27℃ 下小鼠的热传导率显著降低^[30]。Zhao 研究发现背部剃毛小鼠的热传导率比未剃毛小鼠提高了 13.6%^[23]。Sadowska 也发现在剃毛后田鼠(*Myodes glareolus*)的热传导率提高了近两倍^[31]。上述研究表明,通过改变环境温度和剃毛处理,可以改变动物的热传导率,改变其散热能力。与此类似,本实验通过剃毛处理显著提高了黑线仓鼠的热传导率,利用高温驯化处理显著降低了热传导率,有效改变了黑线仓鼠的散热能力。

本研究发现,通过剃毛提高散热能力后,黑线仓鼠的摄入能提高了 15.7%。剃毛也使黑线毛足鼠摄食量增加了 44%^[21],使小鼠摄入能增加了 12.0%^[23],本研究结果与前人的研究报道一致。高温处理降低黑线仓鼠的散热能力后,其摄食量、摄入能和消化能都显著降低。这与许多小型哺乳对高温环境的反应相似^[32-33]。动物消化系统的形态具有可塑性,为了应对摄食量的变化,动物的消化道长度和组织重量通常会发生变化,以改变消化能力,这对动物的适应性调节具有重要意义^[34-36]。本文中,剃毛使黑线仓鼠小肠重量显著增加,这可能与小肠的肠壁结构变化有关,有研究发现,摄食量增加的大鼠,其十二指肠中绒毛长度和肌肉层厚度增加,这些结构的改变提高了小肠消化食物的能力^[37]。而高温处理后黑线仓鼠小肠、盲肠、大肠重量也都显著

降低,这一结果与其摄食量的减少相对应。动物的能量摄入受到下丘脑弓状核(ARC)的调控,ARC中的神经肽Y神经元表达的神经肽Y(neuropeptide Y, NPY)具有促进摄食的作用^[38-39],同时,NPY神经元共表达的刺豚鼠相关蛋白(agouti-related protein, AgRP)在促进摄食调控过程中同样发挥重要作用^[40];此外,ARC还会表达两种抑食神经肽:前阿黑皮素原(pro-opiomelanocortin, POMC)和可卡因-苯丙胺调节转录因子(cocaine- and amphetamine-regulated transcript, CART),当厌食神经回路被激活时,POMC/CART神经元向下游神经通路发出信号,抑制进食并增加能量消耗^[41]。本文中,剃毛和高温驯化显著改变了黑线仓鼠的热传导率,但未对其促食神经肽和抑食神经肽基因的相对表达量产生显著影响。这些结果表明,下丘脑摄食调控通路可能没有直接参与散热能力对摄食量的影响。

动物能量摄入的适应性变化与能量支出有关,能量摄入和能量支出的平衡共同决定体重或体脂的变化^[42],当能量摄入小于能量支出时,机体处于负能量平衡状态,机体会通过动员自身的脂肪储存来补偿能量摄入的不足,导致身体脂肪的减少;当能量摄入大于能量支出时,机体处于正能量平衡状态,导致脂肪累积增多,体重增加^[43-44]。在本文中,通过剃毛提高黑线仓鼠的散热能力,其代谢支出也显著增加,而对机体各部位脂肪重量未产生显著影响,表明黑线仓鼠通过增加能量摄入补偿了能量支出的增加,进而维持能量收支平衡,维持稳定的体脂含量。剃除被毛的能量以及被毛再生长需要的能量,可能影响机体能量代谢,但本研究未测定其对动物整体代谢率的贡献。通过高温驯化处理降低黑线仓鼠的散热能力,摄入能和消化能随之降低,而皮下脂肪、睾丸周围脂肪、肾脏周围脂肪和总脂肪重量分别增加了46.9%、39.9%、75.6%和43.3%。由于高温下摄入能降低的同时,代谢产热也显著降低,导致能量收支处于正平衡状态,这可能是脂肪累积的主要原因。研究表明,机体的散热能力可能通过调节代谢产热的能量支出参与体脂含量的适应性调节,而并非取决于能量摄入。

代谢产热是影响体温调节的最主要因素之一,是恒温动物维持内温性的重要热源之一。本研究发现,通过剃毛增加散热后,黑线仓鼠的夜间平均体温和昼间平均体温与未剃毛组相比降低0.8℃;而通过高温处理减少散热后,高温处理组黑线仓鼠的夜间平均体温和昼间平均体温比室温组的分别升高1.4℃和1.1℃。这一结果与其他啮齿动物,如:金仓鼠(*Mesocricetus auratus*)^[45]和小鼠^[46]的研究结果一致。本文还发现,剃毛使黑线仓鼠昼间代谢率提高19.9%,而高温驯化处理后黑线仓鼠的代谢率显著降低,32.5℃组黑线仓鼠的夜间和昼间平均代谢率与21℃组相比,分别降低了50.8%和59.6%,这与体温的变化正好相反。这些研究结果一方面说明了黑线仓鼠可能通过代谢产热的调节,应对热传导率的改变,通过增加代谢产热补偿热量散失,以防止体温过低^[47];而散热能力降低后,通过抑制代谢产热,以防止体温过高^[33]。体温几乎影响生物体的所有生理过程^[48],比如,生化反应的速率与体温有关,在一定的温度范围内,随着温度的升高,生化反应的速率会逐渐增加^[49]。因此,保持相对恒定的体温对于提高动物的适合度具有重要意义。然而,精确控制体温需要进行大量的行为和生理调节,维持相对稳定的体温需要投入很大的能量成本^[50]。对于恒温动物来说,散热能力的变化会影响体温调节的能量成本,即:散热能力强的动物,维持稳定体温的能量成本高;散热能力弱的动物,维持稳定体温的能量成本低^[51]。同时,动物各组织器官的代谢产热水平决定动物整体的代谢产热水平^[52],如心脏、肝脏等器官对机体代谢产热贡献巨大^[53]。本研究发现,散热能力提高的黑线仓鼠其心脏器官湿重增加,散热能力降低的黑线仓鼠其心脏和肝脏的器官湿重减少,这与其代谢产热水平一致。散热能力改变导致的代谢产热能量支出的变化对黑线仓鼠维持相对恒定的体温具有重要意义。

4 结论

背部剃毛使黑线仓鼠散热能力提高,能量摄入和代谢率显著增加,体温显著下降,而脂肪累积未发生显著变化;高温驯化使黑线仓鼠散热能力降低,能量摄入和代谢率显著减少,体温升高,但脂肪累积显著增加。研究表明,机体的散热能力能够通过调节代谢产热的能量支出从而参与体脂含量的适应性调节,这对其应对自然环境的季节变化具有重要的生理生态学意义。

参考文献(References):

- [1] Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J. Nonshivering thermogenesis and cold resistance during seasonal acclimatization in the Djungarian hamster. *Journal of Comparative Physiology*, 1982, 149: 1-9.
- [2] 王德华, 王祖望. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 II. 高原鼠兔和根田鼠非颤抖性产热(NST)的季节性变化. *兽类学报*, 1990, 10(1): 40-53.
- [3] 王德华. 我国哺乳动物生理生态学的一些进展和未来发展的建议. *兽类学报*, 2011, 31(1): 15-19.
- [4] 赵志军, 曹静, 陈可新. 黑线仓鼠体重和能量代谢的季节性变化. *兽类学报*, 2014, 34(2): 149-157.
- [5] Zhang L, Liu P F, Zhu W L, Cai J H, Wang Z K. Variations in thermal physiology and energetics of the tree shrew (*Tupaia belangeri*) in response to cold acclimation. *Journal of Comparative Physiology*, 2012, 182: B167-176.
- [6] McDevitt R M, Speakman J R. Summer acclimatization in the short-tailed field vole, *Microtus agrestis*. *Journal of Comparative Physiology*, 1996, 166: B286-293.
- [7] Andrews J F, McDevitt R. Seasonal variation in the metabolic rate of the Pygmy shrew, *Sorex minutus*: can resting metabolic rate be measured in post-absorptive shrews? *Journal of Thermal Biology*, 1995, 20(3): 255-261.
- [8] Westerterp-Plantenga M S. Fat intake and energy-balance effects. *Physiology & Behavior*, 2004, 83(4): 579-585.
- [9] 徐嘉琪. 黑线仓鼠应对食物限制的脂肪可塑性调节特征和能量学机制 [D]. 温州大学, 2019.
- [10] Conley K E, Porter W P. Heat loss from deer mice (*Peromyscus*): evaluation of seasonal limits to thermoregulation. *Journal of Experimental Biology*, 1986, 126(1): 249-269.
- [11] Król E, Murphy M, Speakman J R. Limits to sustained energy intake. X. Effects of fur removal on reproductive performance in laboratory mice. *Journal of Experimental Biology*, 2007, 210: 4233-4243.
- [12] Zhao Z J. Serum leptin, energy budget, and thermogenesis in striped hamsters exposed to consecutive decreases in ambient temperatures. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2011, 84(6): 560-572.
- [13] Li X S, Wang D H. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Hormones and Behavior*, 2005, 48(3): 321-328.
- [14] Heldmaier G, Steinlechner S. Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*), living in natural photoperiod. *Journal of Comparative Physiology*, 1981, 142(4): 429-437.
- [15] Bartness T J, Demas G E, Song C K. Seasonal changes in adiposity: the roles of the photoperiod, melatonin and other hormones, and sympathetic nervous system. *Experimental Biology and Medicine*, 2002, 227(6): 363-376.
- [16] Zhang K Y, Cao J, Zhao Z J. Fat accumulation in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) reflects the temperature of prior cold acclimation. *Frontiers in Zoology*, 2024, 21(1): 4.
- [17] Zhang X Y, Wang D H. Energy metabolism, thermogenesis and body mass regulation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) during cold acclimation and rewarming. *Hormones and Behavior*, 2006, 50(1): 61-69.
- [18] Knight F M. The development of pelage insulation and its relationship to homeothermic ability in an altricial rodent, *Peromyscus leucopus*. *Physiological Zoology*, 1987, 60(2): 181-190.
- [19] Reynolds P S. Effects of body size and fur on heat loss of collared lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. *Journal of Mammalogy*, 1993, 74(2): 291-303.
- [20] 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.
- [21] Kauffman A S, Cabrera A, Zucker I. Energy intake and fur in summer- and winter-acclimated Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *American Journal of Physiology*, 2001, 281: R519-527.
- [22] Kauffman A S, Paul M J, Butler M P, Zucker I. Huddling, locomotor, and nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. *Physiology & Behavior*, 2003, 79(2): 247-256.
- [23] Zhao Z J, Cao J. Effect of fur removal on the thermal conductance and energy budget in lactating Swiss mice. *Journal of Experimental Biology*, 2009, 212: 2541-2549.
- [24] 张知彬, 王祖望. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 1998.
- [25] Zhao Z J, Cao J, Liu Z C, Wang G Y, Li L S. Seasonal regulations of resting metabolic rate and thermogenesis in striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Journal of Thermal Biology*, 2010, 35(8): 401-405.
- [26] Zhao Z J, Cao J, Meng X L, Li Y B. Seasonal variations in metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*). *Journal*

- of Thermal Biology, 2010, 35(1): 52-57.
- [27] Tan S, Wen J, Shi L L, Wang C M, Wang G Y, Zhao Z J. The increase in fat content in the warm-acclimated striped hamsters is associated with the down-regulated metabolic thermogenesis. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2016, 201: A162-172.
- [28] 毕中强, 闻靖, 施璐璐, 谭松, 徐小明, 赵志军. 温度和高脂食物对黑线仓鼠代谢产热和体脂累积的影响. *兽类学报*, 2018, 38(4): 384-392.
- [29] Zhao Z J, Król E, Moille S, Gamo Y, Speakman J R. Limits to sustained energy intake. XV. Effects of wheel running on the energy budget during lactation. *Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(Pt 12): 2316-2327.
- [30] Meyer C W, Willershäuser M, Jastroch M, Rourke B C, Fromme T, Oelkrug R, Heldmaier G, Klingenspor M. Adaptive thermogenesis and thermal conductance in wild-type and UCP1-KO mice. *American Journal of Physiology*, 2010, 299(5): R1396-1406.
- [31] Sadowska E T, Król E, Chrzascik K M, Rudolf A M, Speakman J R, Koteja P. Limits to sustained energy intake. XXIII. Does heat dissipation capacity limit the energy budget of lactating bank voles? *Journal of Experimental Biology*, 2016, 219: 805-815.
- [32] Wang D, Sun R, Wang Z, Liu J. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *Journal of Comparative Physiology*, 1999, 169: B77-83.
- [33] 谭松, 闻靖, 赵志军. 暖温经历对雌性黑线仓鼠能量代谢、产热和体脂含量的影响. *兽类学报*, 2017, 37(2): 162-171.
- [34] Bozinovic F. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. *Journal of Mammalogy*, 1995, 76(2): 627-637.
- [35] 王德华, 王祖望, 孙儒泳. 根田鼠消化道长度和重量的变化及其适应意义. *兽类学报*, 1995, 15(1): 53-59.
- [36] Liu Q S, Wang D H. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology*, 2007, 177: B509-518.
- [37] Sarvestani F, Rahmanifar F, Tamadon A. Histomorphometric changes of small intestine in pregnant rat. *Veterinary Research Forum*, 2015, 6(1): 69-73.
- [38] 余慧, 钟文婷, 孙宏志. 神经肽 Y 在能量代谢中的研究进展. *医学综述*, 2016, 22(5): 833-837.
- [39] 贾敏, 贺媛, 张晓辉, 张淑苗, 李娟, 顾晓明, 王跃民, 樊荣, 裴建明. 肥胖相关性神经肽 Y 研究现状. *神经解剖学杂志*, 2017, 33(1): 107-110.
- [40] 王国文, 邵宝平, 丁艳平. 神经肽 Y 的促摄食作用及其调控机制. *动物营养学报*, 2016, 28(2): 385-391.
- [41] Hill J W. Gene expression and the control of food intake by hypothalamic POMC/CART neurons. *Open Neuroendocrinology*, 2010, 3: 21-27.
- [42] Hambly C, Speakman J R. Contribution of different mechanisms to compensation for energy restriction in the mouse. *Obesity Research*, 2005, 13(9): 1548-1557.
- [43] Harpaz E, Tamir S, Weinstein A, Weinstein Y. The effect of caffeine on energy balance. *Journal of Basic and Clinical Physiology and Pharmacology*, 2017, 28(1): 1-10.
- [44] Doucet E, Tremblay A. Food intake, energy balance and body weight control. *European Journal of Clinical Nutrition*, 1997, 51(12): 846-855.
- [45] Ohrnberger S A, Hambly C, Speakman J R, Valencak T G. Limits to sustained energy intake. XXXII. Hot again: dorsal shaving increases energy intake and milk output in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Experimental Biology*, 2020, 223(24): jeb230383.
- [46] Wen J, Tan S, Qiao Q G, Fan W J, Huang Y X, Cao J, Liu J S, Wang Z X, Zhao Z J. Sustained energy intake in lactating Swiss mice: a dual modulation process. *Journal of Experimental Biology*, 2017, 220(12): 2277-2286.
- [47] 赵志军, 曹静. 被毛在黑线仓鼠能量代谢、产热和体温调节中的作用. *兽类学报*, 2014, 34(1): 8-16.
- [48] Hochachka P W, Somero G N. *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Oxford University Press, 2002.
- [49] Angilletta M J. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- [50] Boyles J G, Verburgt L, McKechnie A E, Bennett N C. Heterothermy in two mole rat species subjected to interacting thermoregulatory challenges. *Journal of Experimental Zoology*, 2012, 317(2): A73-82.
- [51] Terrien J, Perret M, Aujard F. Behavioral thermoregulation in mammals: a review. *Frontiers in Bioscience*, 2011, 16(4): 1428-1444.
- [52] Even P C, Rolland V, Roseau S, Bouthegourd J C, Tomé D. Prediction of basal metabolism from organ size in the rat: relationship to strain, feeding, age, and obesity. *American Journal of Physiology*, 2001, 280(6): R1887-1896.
- [53] Nespolo R F, Bacigalupe L D, Sabat P, Bozinovic F. Interplay among energy metabolism, organ mass and digestive enzyme activity in the mouse-opossum *Thylamys elegans*: the role of thermal acclimation. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205(17): 2697-2703.