高原鼠兔在胚后发育过程中热代谢和 褐色脂肪组织(BAT)的变化*

奉 勇** 王祖望

(中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810001)

内 容 提 要

高原鼠兔(Ochotona curzoniae)新生个体不能维持稳定的体温,仅具有初步的热调节能力,主要利用小气候环境和 BAT 产热克服低温压力,随着个体发育高原鼠兔的产热能力和隔热性都得到发展,但隔热能力比产热能力优先发育,同时 BAT 的重要性相对下降。体重达到成体水平后,最低代谢率高于同体重的 Kleiber 期望值,热传导率低于同体重的 Bradley-Deavers 期望值。另外,高原鼠兔通过行为热调节对生理调节加以补充。

关键词: 高原鼠兔,胚后发育,热代谢,褐色脂肪组织。

哺乳动物的胚后发育阶段是其从母体内适宜环境转而生活在外界多变环境的关键时期,其热调节是人们关注的问题之一(Sun Ruyong and Zeng Jinxiang, 1987; Knight, 1987; Scheck, 1982; Blix et al., 1984)。褐色脂肪(BAT)具有产热功能,在哺乳动物中起重要作用(Smith and Horwitz, 1969)。高原鼠兔做为高寒草甸生态系统中的优势种,研究其热代谢和褐色脂肪组织(BAT)在胚后发育过程中的变化,有助于揭示生物对高寒环境的适应机制。

材料和方法

实验动物为 1988 年 5—9 月和 1989 年 5 月在青海省海北州门源马场中国科学院海 北 高寒草甸生态系统定位站捕捉的高原鼠兔幼体及亚成体,共计 254 只,个体数量在各体重阶段的分布基本均匀。其中有 23 只未出窝的幼体由野外捕获的孕鼠在实验室内繁殖所得,在饲养过程中,投喂天然食物,辅加少量的胡萝卜,采用自然光照和巢材。由于实验动物绝大部分捕自野外的自然种群,很难确定其准确的年龄,本文采用个体体重代表年龄增长的总趋势,不具体地划分年龄组。另外,从地面活动的高原鼠兔中捕获到的个体,其最低体重约为 25 克,大致可以认为体重为 25—30 克的幼体正处于刚出巢、能自由活动的发育阶段。

各体重组的基础代谢率 (BMR) 采月 Beckman 开放式呼吸仪测定。由于实验动物在生长过程中个体变化大,因此呼吸室采用 31×31×15 厘米和 500 毫升两种规格,进入呼吸室的干燥气体采用 16、

本文于 1990 年 4 月收到。

^{*} 国家自然科学基金资助项目,批准编号 3880116。

^{**} 现在中国科学院昆明生态研究所。

本文承蒙北京师范大学生物系孙儒泳教授和北京大学生物系尚玉昌副教授审阅;夏武平研究员、曾**绍祥教授和** 樊乃昌研究员等提出宝贵意见;王德华同志给予种种帮助;兰大电镜室协助制作电镜切片;谨此致以诚**挚** 的 谢 意。

20、40、80(升/小时)四种不同流量,根据实际的个体耗氧量选用适当的呼吸室和气体流量。进出呼吸室的气体经干燥,用 Beckman Mod-14 氧分析仪测量氧浓度。实验温度分 0、5、10、15、17、19、21、25、29、31、33、35℃等十二个环境温度,由于热中性温度区上下限分别介于 15—21℃和 29—35℃之间,在该范围内取 2℃ 的间隔,可以更精确地测定热中性温度区的界限,温度由恒温控制箱控制,误差不超过±1℃。每次测量气体氧浓度的同时,记录气体流量计处的温度和室内气压。动物在每次实验前称体重,在实验温度下于呼吸室中至少适应半小时,实验结束时迅速测体温。由于刚出生的幼体无法测肛温,比较而言,腋下和中腹部温度较别的部位更接近肛温,而这两处的温度基本相同(景绍亮和孙儒泳,1982),故代之以腹部温度。根据 Depocas 和 Hart (1957)给出的公式计算耗氧量,并且校正到标准状态。

BMR 根据不同环境温度下 RMR 的变化,取最低 RMR 的平均值。BMR 的 Kleiber 期望值,热传导率和热传导率的期望值分别根据公式 BMR = 3.417M^{-0.25} (Kleiber, 1961), C = Vo₂/(Tb-Ta) (McNab, 1980, 转自 Reynolds and Lavigne, 1988),C = 0.760M^{-0.426} (Bradley and Deavers, 1980)

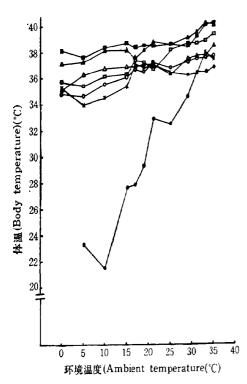


图 1 高原鼠兔在不同环境温度下的体温 (Body temperatures of plateau pikas at variant ambient

temperatures)

●12.5 克体重组 (body weight 12.5 grams);

×22.5 克体重组 (body weight 22.5 grams);

○30 克体重组 (body weight 30 grams);

△40 克体重组 (body weight 40 grams);

□50 克体重组 (body weight 50 grams);

▲120 克体重组 (body weight 120 grams);

■140 克体重组 (body weight 140 grams)

将新捕获的高原鼠兔斯颈致死,取肩胛部(包括肩胛间和肩胛下)的 BAT,用万分之一分析天平称重,计算肩胛部的 BAT 占体重的千分率,以此作为肩胛部 BAT 的相对重量。取1日龄、4日龄、出巢前后(体重约为26克)、体重约为66克的个体断颈致死,取肩胛部的新鲜 BAT,切成 1mm 大小的组织块,用2.5%戊二醛,1%铵酸双重固定,在瑞典 LKB-Nova 超薄切片机上切片,在荷兰菲利普 EM-400T 电镜上观察BAT 细胞脂肪滴。

结 果

体温的稳定程度是热调节综合能力的反映。1-3 日龄的新生个体(体重约12.5克)不能维持稳定的体温,随着环境温度的变化,体温也随之变化(图 1)。在 35 ℃的高温时,体温可维持 37.5 ± 0.5 ℃(n=5); 当环境温度降到 21 ℃,体温则降为 32.8 ± 0.6 ℃(n=6);在 15 ℃时,体温仅能维持在27.6±5.5 ℃(n=8);在 10 ℃的环境中,开始出现死亡现象,11 只实验动物中有 3 只死亡;在 0 ℃时,无存活个体。随着体重的增长,体温随环境温度变化的幅度减小,在此总的变化前

提下,还可看到在低环境温度区较大体重组的个体的体温稳定性较强,而在高环境温度

区,恰恰相反,这两种变化趋势说明高原鼠兔随着个体发育抗寒能力在提高,抗高温的能力却有所下降。

高原鼠兔从出生后就具有一定的热代 谢反应能力,新生个体(体重约12.5克)当 环境温度从 35℃ 降到 21℃ 时 RMR 随着 环境温度的降低而升高,耗氧量由 35℃ 时 的 3.028 ± 1.443 ml $O_2/g \cdot h (n = 9)$ 提高到 21℃时的 4.328±1.209ml O₂/g·h(n=9)。 但是,如果环境温度继续降低,新生个体不 仅不能提高 RMR, 而且趋于下降(图 2), 这是新生个体热代谢能力的局限之处。随 着个体的发育(体重增长),幼体的热代谢 反应能力增强,在体重超过30克之后的发 育阶段,高原鼠兔在0-35℃温度范围内, 代谢率随环境温度的变化均表现出典型的 内温动物所具有的耗氧量-环 温 曲 线(图 2)。另外,当体重增长到 140 克时, RMR 在环境温度超过 31℃后, 随着环境温度升 高而明显增加,呈现过热反应。从图 2 也 可看出热中性温度区下临界温度随体重增 长逐步向低温区移动,热中性区随之向低 温区扩展并且加宽。

基础代谢率 BMR 广泛用作为动物热代谢能力的指标 (Koteja, 1987)。新生个体 (约12.5克) 的最低代谢率为 3.028±1.443mIO₂/g·h (n = 9),相对于 Kleiber 期望值的百分率为 167%。 随着体重的增长,最低代谢率减小,但是其相对于 Kleiber 期望值的百分率在 50克体重组 前迅速增加,然后增加平缓,体重超过 90克后,才略有下降(图 3)。就是说,当消除个体大小由于相对体表面积的不同对代谢率的影响后,高原鼠兔表现出代谢水平随着个体发育趋于提高,并且在幼体阶段发育较快。

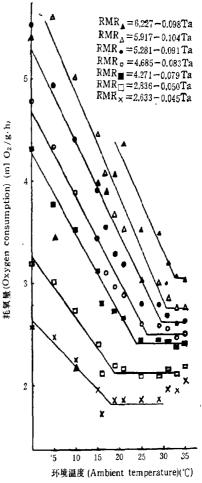


图 2 高原鼠兔在不同环境温度时的耗氧量(Oxygen consumptions of plateau pikas at variant temperatures)

- ▲12.5 克体重组 (body weight 12.5 grams); △22.5 克体重组 (body weight 22.5 grams);
- ●30 克体重组 (body weight 30 grams);
- O40 克体重组 (body weight 40 grams);
- ■50 克体重组 (body weight 50 grams);
- 口120 克体重组 (body weight 120 grams); ×140 克体重组 (body weight 140 grams)

高原鼠兔在发育过程中不仅加强代谢能力,而且提高体表隔热能力。在 12.5 克体重组热传导率最高,为 $0.518\pm0.207\,\mathrm{ml}$ $O_2/g\cdot h\cdot \mathbb{C}$ (n=49)。从 12.5 克体重组到 22.5 克体重组的发育阶段,热传导率随体重增长迅速下降,其后缓慢下降(图 4),从总体上反映了相对体表面积减小和皮毛发育对隔热性 能的 提 高 所 起的促进作用。 热传导率相对于

Bradley-Deavers 期望值的百分率随着体重的增长同样迅速下降,在 12.5 克体重组时为 200%,到 22.5 克体重组陡然降到 120%,到 140 克体重组则降为 83%,体现了皮毛隔热性的增强。

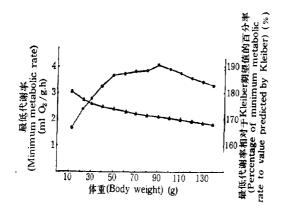


图 3 高原限免在个体发育时期不同体重阶段的最低代谢率及其相对于 Kleiber 期望值 (Kleiber, 1961) 的百分率 (Minimum metabolic rates and percentages of minimum metabolic rates to values predicted by Kleiber at various stages in the postnatal development of plateau pikas)

△ 最低代谢率 (minimum metabolic rate); ○ 最低代谢率相对于 Kleiber 期望值的百分率 (percentage of minimum metabolic rate to value predicted by Kleiber)

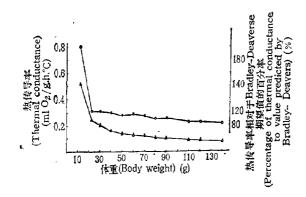


图 4 高原鼠兔在个体发育时期不同体重阶段的热传导率及其相对于 Bradley-Deavers 期望值 (Bradley 和 Deavers, 1980) 的百分率 (Thermal conductances and percentages of thermal conductances to values predicted by Bradley-Deavers at various stages in the postnatal development of plateau pikas)

△热传导率 (thermal conductance); ○热传导率相对于 Bradley-Deavers 期望值的百分率 (percentage of thermal conductance to value predicted by Bradley-Deavers)

高原鼠兔在即将出生时,BAT 就获得充分发育,肩胛部 BAT 的相对重量达到 $16.8 \pm 1.4\%$ (n=27),而在新生个体中相对重量为 $16.7 \pm 2.7\%$ (n=19),经 t 检验,两者 差异极不显著($t=0.0137 < t_{0.9(5=44)} = 0.126$)。 出生后肩胛部 BAT 相对重量随体重增长呈负幂函数下降(图 5),结构也有明显变化(图版 I)。高原鼠兔 1 日龄个体的 BAT 细胞脂肪滴小且数量多,排列紧密; 4 日龄时脂肪滴有大有小,排列松散,脂肪占细胞质的

比例明显比 1 日龄时低;出巢前后(体重约 26 克),脂肪滴中体积大的比例上升,排列趋于致密,明显可见细胞中脂肪含量增加;到体重达到 66 克时,脂肪滴的大小和分布紧密程度与出巢前后时相似。从 BAT 细胞中脂肪滴的充盈程度可以推知高原鼠兔 BAT 细胞经历了 1 日龄至 4 日龄脂肪大量消耗之后,转为积累的过程。直接测定兔和小白鼠 BAT 脂肪含量也发现在出生后最初几天脂肪含量下降,然后再增加(Smith and Horwitz,1969)。

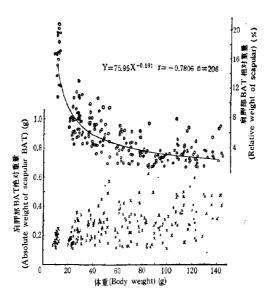


图 5 高原鼠兔肩胛部 BAT 绝对重量和相对重量在个体发育时期随体重增长的变化(Variations in the absolute and relative weights of scapular BAT with the growth of body weights in the postnatal development of plateau pikas)

×BAT 绝对重量 (absolute weight of scapular BAT); OBAT 相对重量 (relative weight of scapular BAT)

讨 论

Stern (1977) 认为新生个体对母体外生活环境的适应主要是对环境温度的适应,除热带地区外,环境温度对幼体的影响主要表现为寒冷的胁迫。从高原鼠兔出生时热调节能力的强弱来看,发育还不完善,体温随环境温度的变化大,这与新生个体的代谢能力和隔热性差都有关系。1—3 日龄的个体(平均体重约为 12.5 克)对环境温度的变化能进行代谢反应的温度范围在 21—35℃,当环境温度降到 21℃以下时,高原鼠兔不具有进一步提高代谢率的能力,同时,其热传导率相对于 Bradley-Deavers 期望值的百分率高达 200%,从形态上观察,高原鼠兔新生个体体表只被有稀疏胎茸毛(施银柱等,1978)。 高原鼠兔在仅具如此差的热调节能力的情况下,其栖息地区的气候却非常寒冷,在气温较高的5—9 月,也就是繁殖生长季节,平均最高气温也较低,1989 年 5—9 月平均最高气温为11.0—17.3℃,平均最低气温为一0.2—1.3℃。显然,高原鼠兔幼体在这种气温条件下,不能生存或不能健康的生长,小气候环境的利用是保证幼体生存的重要因素之一。高原鼠兔地下营巢,可以大大降低环境压力。我们在实验室中测量了两窝1日龄幼鼠的巢温,在

室温 14.2℃时,第一窝的巢温为 24℃,室温在 17.4℃时,第二窝的巢温为 24.2℃,可见,巢的存在可以大大提高隔热性,再加上鼠兔的巢在地下,也是一道缓冲屏障。另外,高原鼠兔同窝新生幼体集群生活,也有利于减小环境压力。一般认为自然的集群都有利于冷暴露时降低代谢水平 (Alberts, 1978; 王祖望等, 1982;王培潮等,1985)。

高原鼠兔除了利用小气候环境抵御寒冷外,BAT 在幼体的生存中发挥着重大的作用。幼体的 BAT 发达,随着个体发育 BAT 绝对重量趋于缓慢增加,相对重量却趋于迅速降低,同时,细胞中脂肪滴变大,这是一种结构退化的表现(Smith and Horwitz,1969),显示出 BAT 在热代谢中的作用降低,这与热代谢其它要素的变化相反,此现象突出了 BAT 在幼体时期不可替代的地位。 从电镜照片可以观察到 BAT 细胞中的脂肪,在出生后的最初几天里消耗很大(图版 I),BAT 作为 NST 的主要热源得到实际的利用,以将贮存的能量转化为热能去对付低温的挑战。Blix 等(1984)曾报道麝牛(Ovibos moschatus)新生个体能耐受一35℃的温度环境,但骨胳肌几乎不能在非颤抖性产热中发挥作用,主要利用 BAT 产热。

可以预料,高原鼠兔幼体所具有的热调节能力已足以应付其栖息的小气候环境的变 化,但是,幼体不能长久地依赖母体,最终还得独立生活,经受严酷的地面环境的考验。因 此,虽然高原鼠兔刚出生的幼体生活在适宜的小环境中,仍必须发展其热调节能力。高原 鼠兔从出生后到体重增长到90克时,其最低代谢率相对于 Kleiber 期望值的百分率均趋 于增加(图 3)。 如果仅仅依靠提高代谢水平这个途径,那么在维持休温方面的能量消耗 太大,试图降低这种高能需要是必要的。特别是高原鼠兔生活地区生长季节短,可利用能 量低,而且,高原鼠兔死亡率高,冬季高达91.04%(王学高,1987),为了维持种群数量和保 证物种的延续,必须以高的繁殖率和尽快达到性成熟来补偿。因此,降低体温维持耗能, 相应增加用于生长的能量配额,促进个体发育,在高原鼠兔进化发展过程中显得十分重 要。根据 Keiber (1961)的代谢率一体重公式,要获得同样的抗寒能力,在个体还比较小 时,优先发展产热能力,在能量分配上是不合算的。所以,高原鼠兔出生时,利用小气候环 境以减缓外界压力,甚至在刚能出巢自由活动时,也并不完全依靠生理热调节去适应环 境。 Smith 等(1986)研究高原鼠兔行为时,发现雌性成体和幼体之间表现出最为明显的 亲呢行为,幼体之间全身接触行为比预料的多,常见3—4只幼体彼此爬在一起。幼体的 这种集群行为不管是否存在别的生物学意义,至少在客观上起着加强抗寒的作用,不失为 对生理热调节能力的一种补充。另外,在幼体发育到能出巢自由活动时(体重约30克),最 低代谢率相对于 Kleiber 期望值的百分率的增加量,大约仅为整个发育时期总的增加量 的 46%(图 4),而热传导率相对于 Bradley-Deavers 期望值的百分率的减少量,大约是整 个发育时期的减少量的76%(图4),相对而言,高原鼠兔发展皮毛隔热能力优先于提高产 热能力。

Tomasi (1984) 认为代谢参数对一般模式的偏离 反映了生理机能对特殊环境的适应。 高原鼠兔最低代谢率相对于 Kleiber 期望值的百分率最后达到 180—190%。接近成体在生长盛期(5—9 月)的代谢水平(208%)(王祖望等,1979),比一般水平高出 80—90%,同时热传导率相对于 Bradley-Deavers 期望值的百分率降到大约 85%,比一般水平低 15%,反映出高原鼠兔具有较高的代谢能力和较良好的皮毛隔热性能。

此外,高原鼠兔 BAT 在整个发育时期都有积存,可能与其生活地区寒冷有关。 Portect (1978)发现于 28 \mathbb{C} 和 23 \mathbb{C} 的环境条件下哺育的大鼠新生个体分别在 3 日龄和 11 日龄以后失去对 BAT 的需要,在 16 \mathbb{C} 哺育时,BAT 在整个哺乳期都是必要的。

高原鼠兔的栖息环境日温差大,每日都可能存在低温和高温的双重压力,白天地表温度可高达 30-50°C,夜晚常常低于 0°C,1988 年 5-9 月的地表平均最高温度 为 26-38.0°C,平均最低地表温度为-1.3-4.0°C,相差竟高达 30°C左右。 面对如此宽的温度变化范围,高原鼠兔在生理上难以同时获得对低温和高温双重适应的能力。从前面的分析中知道高原鼠兔在生理上对低温胁迫有较好的适应性,但是,对高温的生理适应较差,140克体重组的个体,在 31°C 的环境温度中已出现过热反应,并开始出现死亡现象。可见高原鼠兔依靠生理热调节难以克服高温的威胁,而这样的高温在栖息的环境中并不少见。 在野外可以观察到高原鼠兔日地面活动大多集中在日出和日落,这可能与避开每天的极端高温和低温,减缓环境压力有关。

参考 文献

王学高、A. T. Smith. 1988 高原鼠兔冬季自然死亡率。 兽类学报 8(2): 152-156。

王祖望、曾缗祥、梁杰荣、韩永才 1982 根田鼠繁殖时期的能量需要。高寒草甸生态系统, 101—109。甘肃人民出版社。

王祖望、曾绍祥、韩永才 1979 高原鼠兔和中华鼢鼠气体代谢的研究。 动物学报 25(1): 75-85。

王培潮、钱国桢、陆厚基、盛和林、祝龙彪、赵 实 1985 温度与聚群对三种仔兽热能代谢的影响。 兽类学报 5(3): 211—221。

施银柱、樊乃昌、王学高、何新桥 1978 高原鼠兔种群年龄及繁殖的研究。 《灭鼠和 鼠 类 生 物 学 研 究 报告》 3: 104—117,科学出版社。

景绍亮、孙儒泳 1982 长爪沙土鼠体温调节发育的研究。生态学报 2(2): 189-199。

Alberts, J. R. 1978 Huddling by rat pups: group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. J. Comp. Physiol. Psychol. 92(2): 231—245.

Blix, A. S., H. Grav, J. Markussen and R. G. White 1984 Modes of thermal protection in newborn musk oxen (Ovibor moschatus). Acta physiol. Scand. 122(4): 443-454.

Bradley, S. R. and D. R. Deavers 1980 A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. Comp. Bioch. Physiol. 65A: 465-476.

Depocas, F. and H. S. Hart, 1957 Use of the pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag closed-circuit apparatus, J. Appl. Physiol. 10: 388—392.

Kleiber, M. 1961 The fire of life, New York, Lond, John wiley and sons, Inc.

Knight, F. 1987 The development of pelage insulation and its relationship to homoethermic ability in altricial rodent, Peromysui leucopus. Physiol. Zool. 60(2): 181—190.

Koteja. P. 1987 On the relation between basal and maximum metabolic rate in mammals. Comp. Biochem. Physiol. 87A(1): 205-208.

Portect, R., M. Beauvallet, G. Blancher and M. Solier 1978 Effect of ambient temperature on the development and the composition of brown adipose tissue of newborn rat. C. R. Seances, Soc. Biol. Fil. 172(2): 263-268.

Reynolds, P. S. and D. M. Lavigne 1988 Photoperiodic effects on body size and energetics of the collared lemming, Dicrostonyx groenlandicus, Can. J. Zool. 66: 835-841.

Scheck, S. H. 1982 Development of thermoregulatory abilities in the neonatal hispid cotton rat, Sigmodon hispidus texianus, from northern Kansas and southcentral Texas, Physiol. Zool. 55(1): 91-104.

Smith, R. E. and B. A. Horwitz 1969 Brown fat and thermogenesis. Physiol. Rev. 49(2): 330-425.

Smith, A. T. H. J. Smith, Wang Xuegao, Yin Xiangchu and Liang Junxun 1986 Social behavior of the steppedwelling black-lipped pika (Ochorona curzoniae), Acta Theriol. Sinica 6(1): 13-43.

Stern, L. 1977 Thermoregulation in the newborn infant: physiologic and clinical considerations. Acta Paedeaser. Belg. 30(1): 3—14. Sun Ruyong and Zeng Jinxiang 1987 Postnatal development of thermoregulation in the root vole (Microtus occonomus) and the guantitative index of homeothermic ability. J. Ther. Biol. 12(4): 267-272.

Tomasi, T. E. 1985 Basal metabolic rates and thermoregulatory abilities in four small mammals. Can. J. Zool. 63: 2534—2537.

外 文 摘 要 (Abstract)

VARIATION IN THERMAL METABOLISM AND BROWN ADIPOSE TISSUE (BAT) IN POSTNATAL DEVELOPMENT OF OCHOTONA CURZONIAE

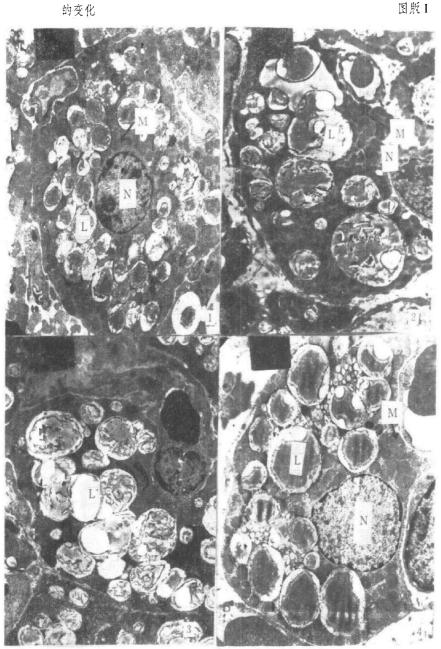
FENG YONG WANG ZU-WANG

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)

This work was carried out at Haibei Alpine Meadow Ecosystera Research Station at Men Yuan, Qinghai Province, from May to September in 1988 and in May, 1989. The results showed that when ambient temperature varied, new-born pikas (Ochotona curzoniae) were not able to maintain steady body temperature because they had only the initial capacity of thermoregulation and mainly depended on the nests underground and the developed brown adipose tissue to protect against cold temperature. Both heat insulation and thermogenesis capacity increased with corresponding decline in the importance of BAT during the development of plateau pikas, however, heat insulation has precedence in development over the thermogenesis capacity. When body weights of young pikas reached the level of adults, minimum metabolic rate was higher than the value predicted by Kleiber, and thermal conductance was lower than the value predicted by Bradey-Deavers. In addition plateau pikas complemented physiological regulation through behavioral thermoregulation. Adaptation of plateau pikas to the alpine envinment is discussed in the paper.

Key words: Plateau pika (Ochotona curaoniae), Postnatal development, Thermal metabolism, Brown adipose tissue (BAT).

图版Ⅰ



高原鼠兔褐色脂肪组织结构 (Structure of brown adipose tissue of plateau pika) L. 脂肪滴 (lipid droplet); M. 线粒体 (mitochondron); N. 细胞核 (cell nuclear); 1.1日龄 (1 day after birth): 2.4日龄 (4 days after birth):3.体重约26克 (body weight about 26 grams); 4.体重约60克(body weight about 60 grams); 1-4×4600.