根田鼠（Microtus oeconomus pallas）繁殖时期的能量需要*

王祖望　曾缙祥　梁杰荣　韩永才**

（中国科学院西北高原生物研究所）

哺乳动物在繁殖时期能量需要显著增长，这一现象早就引起一些生理和生态学家的注意。他们曾先后对人（*Homo sapiens*）和一些家养动物，如：乳牛（*Bos taurus*）、绵羊（*Ovis aries*）、猪（*Sus scrofa*）、大白鼠（*Rattus norvegicus*）、小白鼠（*Mus musculus*）和兔（*Oryctolagus cuniculatus*）等动物在妊娠和哺乳时能量需要的增长进行了研究（转引自Randolph，Mattingly and Foster 1977），但对野生哺乳动物研究得很少，迄今只对普通田鼠（*Microtus arvalis*）（Trojan and Wojciechowska，1969；Migula，1969），欧䶄（*Clethrionomys glareous*）（Kaczmarski，1966）、刚毛棉鼠（*Sigmodon hispidus*）（Randoph & Mattingly，1977）和欧黄鼠（*Citellus citellus*）（Tacu，1978）在繁殖时期能量需要或能量预算进行了比较深入的探讨。

根田鼠（*Microtus oeconomus* Pallas）是青海省海北州门源马场高寒灌丛中占优势的啮齿动物，在开展对该鼠种群生产量研究的同时，对其繁殖时期能量需要进行测定，以作为计算通过种群能流的一个重要参数。

材料和方法

实验动物于1978年10月捕自青海省海北州风匣口定位站的金露梅灌丛（*Potentilla fruticosa*）。在实验室内饲养4—5个月，喂以葫萝卜、麦芽和马铃薯。

据我们调查在根田鼠野外种群和实验种群中均存在哺乳及妊娠期重叠现象。因此，为了真实反映动物繁殖时期哺乳与妊娠期的重叠现象，同时考虑到群集效应（group effect）对动物的影响，全部参加实验的动物雌雄交配后均不分开。妊娠期从交配及出现阴道塞之日算起。这样既不妨碍对妊娠和哺乳期的精确测定，同时又可避免方法上的误差。

断乳按幼仔独立摄取食物之日算起，所谓“独立摄取食物”的界线一般很难确定，

* 本文承蒙夏武平教授和北京师范大学生物系孙儒泳教授审阅文稿，特此致谢。

** 何海菊同志参加部分气体代谢测定。

我们在断乳前完全投喂葫萝卜，每天观察乳鼠排出粪便之色泽，当乳鼠粪便从黄褐色完全变为葫萝卜色即可大致确定断乳日期（或独立摄食日期）。

妊娠鼠逐日进行静止代谢率（RMR）测定，为了尽量不影响每鼠正常哺乳及幼仔正常发育，每日在固定时间：14：30—16：30测定1—2次。同时测定未繁殖的雌性成体的静止代谢率（RMR）作为对照。乳鼠自出生之日起，逐日测量体重和静止代谢率。

静止代谢率（RMR）测定，采用Kalabukhov-skvortsov的封闭式流体压力呼吸计，并按Gorecki（1975）介绍的方法进行操作。实验温度为20℃±0.5℃。实验鼠及对照组动物均用2.5升容积，乳鼠用500毫升容积的呼吸小室。

每日能量需要是根据静止代谢率的测定，按1升氧为4.8大卡进行换算（Trojan and wojciechowska，1967）。

乳鼠组织热值测定，用15—16天乳鼠6只，杀死后在60℃真空干燥炉中干燥至恒重，然后称干重并碾碎，压成1—1.2克重小园片，用万分之一天平精确称重后，用国产GR—3500型氧弹式热量计测定热值。

全部实验用了14窝繁殖雌鼠，12只未繁殖的雌性成体，共进行了215次测定，其中实验组152次，对照组20次，乳鼠43次。

实验结果

1.在繁殖时期对照组雌体的能量需要：

12只未繁殖雌体平均体重为30.11±0.456克（26.3—33.7克），平均耗氧量为4.35±0.119毫升/克体重/时（3.23—4.98毫升/克体重/时），每日能量需要为15.26±0.341大卡/动物/日（表1）。

2.妊娠时期雌体的能量需要：

根田鼠的妊娠期（tp）从16至22天，平均为18.2天。雌体在开始怀孕之日耗氧量为4.90毫升/克体重/时，相当16.74大卡/动物/日。以后随着胚胎发育母鼠体重迅速增加，单位体重耗氧量（除第8天外）逐渐下降，至产仔日耗氧量下降为4.17毫升/克体重/时，但每日能量需要提高至21.60大卡/动物/日。

妊娠期平均耗氧量为4.59±0.096毫升/克体重/时，每日能量需要为18.97±0.418大卡/动物/日（表1、图1）。

3.哺乳期雌体的能量需要：

根田鼠哺乳期一般为15—17天，平均15.8天。母鼠在幼仔出生时，耗氧量由4.17毫升/克体重/时急剧增至5.59毫升/克体重/时，以后持续保持较高水平，直至第10或11天，乳鼠开始摄取少量投喂食物时，耗氧量略呈下降趋势。至第15、16天，乳鼠断乳，耗氧量进一步下降至5.17毫升/克体重/时（图1）。从总体来看，哺乳期母鼠耗氧量均保持较高水平，平均耗氧量为5.45±0.054毫升/克体重/时，每日能量需要为21.03±0.314大卡/动物/日（表1）。

4.哺乳，妊娠期重叠雌鼠的能量需要：

表1 根田鼠（Microtus oeconomus pallas）妊娠期、哺乳期和哺乳—妊娠期重叠时的耗氧量及能量需要

Table 1. The oxygen consumption and energy reguirement during lactation-pregnancy overlap in root vole, *Microtus oeconomus* pallas

组别 Group	测定动物数（只） Number of animals (N)	静止代谢率(RMR)测定次数 Number of RMR measurements (N)	平均体重(平均值±标准误) Average body weight Mean±S.D.	耗氧量(毫升O_2/克/时)平均值±标准误 Oxygen consumption (cc o_2/g/hr)	能量需要(大卡/个体/日) Energy requirement (kcal/ind/day)
妊娠期 Pregnancy	13	41	36.98±1.407	4.59±0.096	18.97±0.418
哺乳期 Lactation	14	111	33.21±0.243	5.45±0.054	21.03±0.314
哺乳—妊娠重叠 Lactation pregnancy overlap	6	35	38.65±0.591	5.03±0.130	22.28±0.490
对照组 Control	12	20	30.11±0.465	4.35±0.119	15.26±0.341

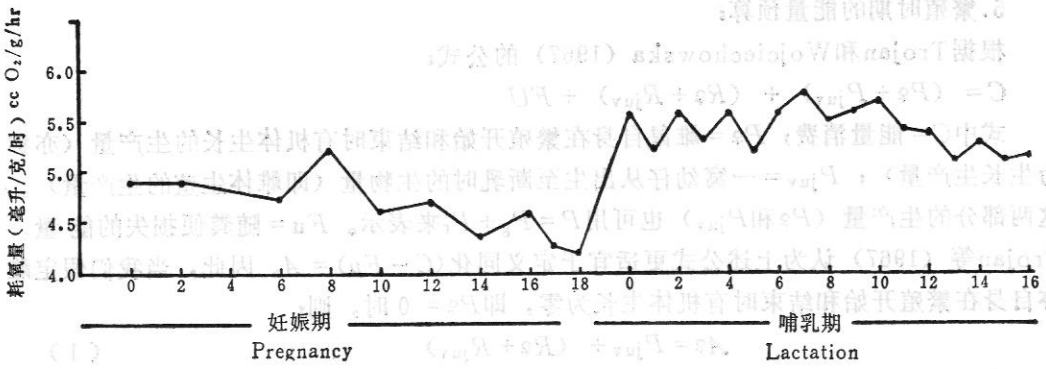

图1 根田鼠在妊娠和哺乳时静止代谢率的变化，曲线代表14只母鼠的平均值

Fig. 1 Changes in resting metabolic rate during the process of pregnancy and lactation in *Microtus oeconomus* pallas. The curve represents mean values for 14 females.

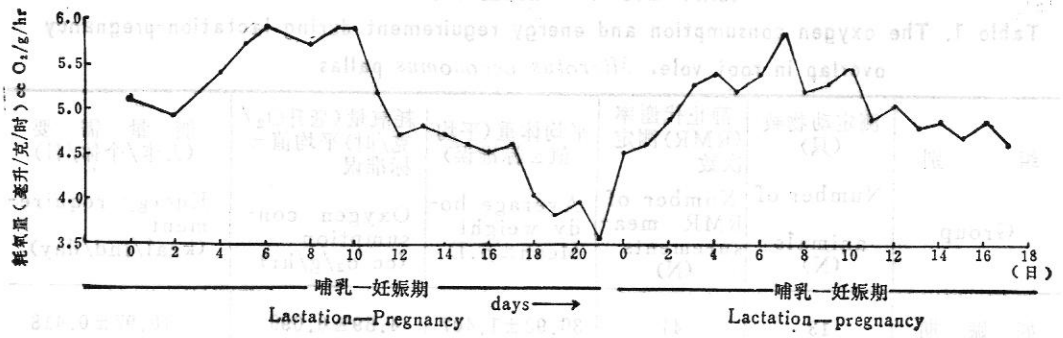

图2 哺乳期和妊娠期重叠时母鼠的静止代谢率的变化，曲线代表6只母鼠的平均值

Fig. 2 Changes in resting metabolic rate during pregnancy and lactation overlap. The curve represents mean values for 6 females.

特别令人感兴趣的是哺乳，妊娠期重叠母鼠在再次怀孕之日，耗氧量明显上升，可达5.70毫升/克体重/时，在开始的5—6天内耗氧量均保持较高水平，以后随母鼠体重迅速增加，单位体重耗氧量逐渐下降，至产仔时可降至3.54毫升/克体重/时。这一类鼠妊娠期平均耗氧量为4.91±0.186毫升/克体重/时，比正常妊娠鼠代谢率高7%。每日能量需要为22.17±1.192大卡/动物/日。此外，妊娠期明显延长，一般为21—22天，平均为20天左右（图2）。哺乳期略延长，平均为16天（15—17天）。

哺乳，妊娠期重叠的母鼠平均耗氧量为5.03±0.130毫升O_2/克/时，每日能量需要为22.28±0.490大卡/动物/日（表1）。

5.繁殖时期的能量预算：

根据Trojan和Wojciechowska（1967）的公式：

$C=(P♀+P_{juv})+(R♀+R_{juv})+FU$

式中C=能量消费；$P♀$=雌鼠自身在繁殖开始和结束时有机体生长的生产量（亦称为生长生产量）；P_{juv}=一窝幼仔从出生至断乳时的生物量（即雌体生殖的生产量）。这两部分的生产量（$P♀$和P_{juv}）也可用$P=P_g+P_r$来表示。Fu=随粪便损失的能量。Trojan等（1967）认为上述公式更适宜于定义同化$(C-Fu)=A$。因此，当我们假定雌体自身在繁殖开始和结束时有机体生长为零，即$P♀=0$时，则：

$$A♀=P_{juv}+(R♀+R_{juv}) \quad (1)$$

或

$$A♀=P_{juv}+[(R_p+R_L)+R_{juv}] \quad (2)$$

未参加繁殖的雌体（$n♀$）在同一时期的同化：

$$A_{n♀}=P_{n♀}+R_{u♀}(t_p+t_L)$$

当$P=0$时，则：

$$A_{n♀}=R_{n♀}(t_p+t_L) \quad (3)$$

式中各项参数的定义及其计算如下：

$P_{♀}$：雌体在繁殖开始和结束时，身体生长部分的生产，可以假定$P_{♀}=0$；

$P_{n♀}$：未参加繁殖雌性成体在同一时期，身体生长部分的生产，可以假定$P_{♀}=0$；

$K_{b(juv)}$：幼仔断乳时的生物量热值为1.792大卡/克一鲜重；

P_{juv}：母鼠哺乳结束时一窝幼仔的生物量(即第15.8天的生物量)，计算方法如下：

在第15.8天断乳时一窝幼仔平均体重为8.841克（$\overline{W}$），一窝平均仔数（按第15.8天存活数计算）为4.07只（$\overline{N}$）

$\therefore\ B=\overline{W}\times\overline{N}=35.98$

$\therefore\ P_{juv}=\overline{B}\cdot K_{b(juv)}=35.98\times1.792=64.48$大卡

DEM（P）：妊娠时期雌体每日能量需要（18.97大卡）；

DEM（L）：哺乳时期雌体每日能量需要（21.03大卡）；

DEM（n）：未参加繁殖雌体在同一时期，每日能量需要（15.26大卡）；

t_P：妊娠天数（18.2天）；

t_L：哺乳天数（15.8天）；

R_P：妊娠时期的维持消费：

$R_P=t_P\times$DEM（P）$=345.25$大卡

R_L：哺乳时期的维持消费：

$R_L=t_L\times$DEM（L）$=332.27$大卡

$R_{♀}$：繁殖时期雌体的维持消费，或维持价（maintenance cost）：

$R_{♀}=R_P+R_L=677.52$大卡

$R_{n♀}$：同一时期未参加繁殖雌性成体的正常维持消费：

$R_{n♀}=(t_P+t_L)\times$DEM（n）

$=(18.2+15.8)\times15.26=518.84$大卡

R_{juv}：幼仔从出生至断乳每时一窝幼仔的维持消费；计算方法如下：

幼仔从出生至断乳每天平均耗氧量为0.349大卡/克/日；所以：

$R_{juv}=0.349\times15.8\times35.98=198.40$大卡

$A_{♀}$：繁殖雌体的同化；

将有关参数代入（1）或（2）式，得：

$A_{♀}=940.40$大卡

$A_{n♀}$：同一时期未参加繁殖雌体的正常同化；

根据（3）式：

$A_{n♀}=R_{n♀}=518.84$大卡

∴在繁殖时期雌体的同化增长（ΔA）：

$\Delta A=A_{♀}-A_{n♀}=421.56$大卡

通过以上的计算，可知：

（1）繁殖时期通过雌体同化能量总计增加79.52%（即$\Delta A/A_{n♀}\times100$）；（2）生产一只幼仔并哺乳至断乳，母鼠需额外追加同化103.58大卡（$\Delta A/\overline{N}$）。

6.根田鼠的繁殖净生产价及繁殖效率的估计：

生产价（cost of production）一般通过呼吸与生物量生产的比例来计算(Trojan and

Wojciechowska，1967）；即：

$$\Delta R♀ = R♀ - R_{n}♀ = 158.96大卡$$

$$\therefore \quad \frac{\Delta R♀ + R_{juv}}{P_{juv}} = 5.54$$

说明在繁殖时期母鼠额外同化的能量几乎比幼仔生物量生产（P_{juv}）大5.5倍。这一特点，如通过繁殖效率的计算，则得到更进一步的证实。所谓繁殖效率，一般以幼仔生物量生产（P_{juv}）与繁殖时期雌体额外同化的能量（ΔA）的比例来表示（Migula，1969），即：

$$P_{juv}/\Delta A \times 100 = \frac{64.48}{421.56} \times 100 = 15.30\%$$

根据上述资料，还可进一步算出：

（1）妊娠时期雌体维持价增长24.31%，具体计算方法如下：

$R_p = 18.2 \times 18.97 = 345.25$大卡

$R_{n}♀(p)$（对照雌体）$= 18.2 \times 15.26 = 277.73$大卡

$R_p - R_{n}♀(p) = 67.52$大卡

$\therefore \quad 67.52/277.73 \times 100 = 24.31\%$

（2）哺乳期雌体维持价增长37.81%，具体算法如下：

$R_L = t_L \times DEM\ (L) = 332.27$大卡

$R_{n}♀$（L）（对照雌体）$= t_L \times DEM\ (n) = 15.8 \times 15.26 = 241.11$大卡

$R_L - R_{n}♀(L) = 91.16$大卡

$\therefore \quad 91.16/241.11 \times 100 = 37.81\%$

讨　论

国外研究小哺乳动物能量需要一般采用两种方法：呼吸计测定法或食物定额法（food ration method），但后者有一很大缺点，即在哺乳后期乳鼠也摄取一些食物，特别是临近断乳时，乳鼠吃掉的与母鼠吃掉的混在一起，都算在母鼠账上，这样就夸大了母鼠后期的能量消耗。为避免上述方法上的误差，我们采用了呼吸计测定法。

此外，国外在研究小哺乳动物繁殖时期能量需要时，都采用雌雄鼠交配后立即分开的方法，让孕鼠单独度过妊娠和哺乳阶段，这种方法对于较精确的判断妊娠和哺乳的天数是必要的，但是却忽略了雌、雄交配后立即分开，不可避免地会带来群集效应（group effect）方面的影响。所谓“群集效应”这个概念主要是指动物通过个体间的相互可感觉到的刺激，而产生对个体的生理、行为、形态等方面的影响。这个概念应用于能量预算时，主要是指小哺乳动物在有巢或缺巢情况下，通过“群集效应”来调节能量需要。Gorecki（1968；1971）、Grodzinski和Gorecki（1967）、Grodzinski等（1975）作了大量研究，据他们报道：普通母鼠、欧鼮、小家鼠、褐家鼠一窝如保持3—5只，静止代谢率减少约8—17%左右。欧鼮一窝保持2—4只，其平均每日代谢率（ADMR）比单个动物降低约13%，即使在20°C温度下，单个动物也会造成心理反应，而影响实验

结果，造成人为的误差。

尤其值得注意的是，田鼠在自然界繁殖时，雌雄并不分居，在自然种群中哺乳期往往与下一个妊娠期相重叠，许多雌体延长了哺乳时间（Chitty，1957；Migula，1969）。据我们观察，根田鼠的实验种群和自然种群也存在哺乳期与下一个妊娠期相重叠的现象，妊娠期和哺乳期均比正常繁殖鼠延长，妊娠期的延长似乎比哺乳期更为明显。因此，在雌、雄鼠交配后立即分开的实验方法，颇值得进一步商榷。

另一个值得注意的问题是，未参加繁殖的根田鼠雌性成体的每日能量需要(DEM)（n）以及正常维持消费$R_{n♀}$均与Trojan & Wojciechowska（1967）和Migula(1969)报道的普通田鼠（*Microtus arvalis pallas*）的值相近似，但根田鼠繁殖时期的能量预算，如：田鼠哺乳结束时一窝幼仔的生物量（P_{juv}）、妊娠时期的每日能量需要（DEM）（p）、哺乳时期的每日能量需要（DEM）（L）、妊娠时期的维持消费（R_p）、哺乳时期的维持消费（R_L）、繁殖时期雌体的维持价（$R_{♀}$）、在繁殖时期雌体的同化增长（△A）、生产1只幼仔并哺乳至断乳，母鼠需额外追加同化的能量（$\triangle A/\overline{N}$）以及妊娠时期和哺乳时期维持价的增长等均高于Trojan等(1967)和Migula（1969）报道的普通田鼠，而繁殖的净生产价（cost of net production）却低于普通田鼠，这些特点究竟是种间固有的差异，抑或是反映了该鼠对高海拔这一特殊环境条件的适应特征，有待进一步的探讨。

参考文献

Chitty, H.1957 The oestrus cycle and gestation period in the lactating field vole, *M.agrestis.J.Endocrinol* 15 (3) :279-283.

Gorecki, A.1968 Metabolic rate and energy budget in the bank vole.*Acta Theriologica* 13:341-365.

Gorecki, A.1971 Metabolism and energy budget in the harvest mouse.*Acta Theriologica* 16:213-220:

Gorecki, A. 1975 Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In Grodzinski W. (ed.) IBP Handbook No. 24 Methods for Ecological Bioenergetics. 309—313 pp. Blackwell Scientific, Oxford.

Grodzinski W. and A. Gorecki 1967 Daily energy budgets of small rodents. In Petrusewicz K. (ed.)Secondary productivity of Terrestrial Ecosystems. 295—314pp. Warszawa, Krakow.

Grodzinski W. 1975 Energy flow through a vetebrate population. In Grodzinski W. (ed.) IBP Handbook No. 24 Methods for Ecological Bioenergetics. 65—94pp. Blackwell scientific, Oxford.

Kaczmarski, F. 1966 Bioenergetics of pregnancy and lactation in vole. *Acfa Theriologica* 11 (19):409—417.

Migula, P. 1969 Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole. *Acta Theriologica* 14(13) : 167—179.

Randolph, P. A., K. Mattingly and M.M. Foster 1977 Energy cost of reproduction in the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Ecology* 58(1) : 31—45.

Tacu, D. 1978 Resting metabolic rate of lactating and developing *Citellus citellus*. *Acta Theriologica*. 23(18):297—301.

Trojan, P. and B. Wojciechowska. 1967 Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European common vole, *Microtus arvalis* (Pall.). *Ekologia Polska*, Ser. A, 15(44): 811—817.

外文摘要 (Abstract)

ON THE ENERGY REQUIREMENTS DURING PREGNANCY AND LACTATION IN THE ROOT VOLE, MICROTUS OECONOMUS PALLAS

WANG Zuwang ZENG Jinxiang LIANG Jierong HAN Yongcai

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The root vole, *Microtus oeconomus* pallas is the most dominant rodent in the alpine bush (*Potentilla fruticosa*) . The aim of the investigations carried out was to determine the energy requirements of female root voles during pregnancy and lactation by examining the resting metabolism rate(RMR) respirometrically.

The root voles for experiments were trapped at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, Academia Sinica, Men-Yuan, Qinghai Province (37°29′-37°45′N; 101°12′-101°35′E, about 3250m in altitude) , and reared in laboratory conditions for four months. Measurements were made in Kalabukhov respirometers with capacity chamber of 2.5 l or 0.5 l. Constant temperature 20±0.5°C was maintained by means of a water bath. The appearance of the copulation plug was regarded as the beginning of pregnancy. Pregnant females were not separated from males and placed in pairs in cages equipped with nests made of cotton. throughout the whole period of pregnancy (18.2 days on the average) and lactation (15.8 days), so that we might obtain the data of energy requirement, during pregnancy and lactation overlap, as in natural populations the period of lactation often overlaps the beginning of the next pregnancy.

A total number of 14 females were used on which 41 measurements were made during pregnancy and 111 during lactation. 12 non-reproducing females were treated as the control. And 19 young voles were used for experiments.

Results obtained are as follows:

1.Energy requirement in control females:

Non-reproducing females of the mean body weight 30.11±0.456 g, the daily energy requirement, on the average, defined by RMR 4.35±0.119 $ccO_2/g/hr$ is 15.26±0.341 kcal/ind/day (Table 1).

2.Energy requirement during the pregnancy:

During the pregnancy, lasting 18.2 days on the average, the invididual s weight increases to 45.19 (average 36.98g), RMR is reduced to 4.17 $ccO_2/g/hr$ (average 4.59±0.096 $ccO_2/g/hr$) but daily requirement increases to 21 .60 kcal/ind/day (average 18.97±0.418 kcal/ind/day) (Table 1; Fig.1).

3.Energy requirement during lactation:

The weight of the individual decreases to 33.61g (average 33.21g), RMR increases sharply to 5.59 $ccO_2/g/hr$ (average 5.45±0.054 $ccO_2/g/hr$), the female increases its metabolic rate by 34% and daily energy requirement, on the average, is 21.03 kcal/ind/day (Table 1).

4.Energy requirement during the pregnancy and lactation overlap:

During the pregnancy and lactation overlap, many females often prolong the period of pregnancy or nursing. In addition, the daily energy requirement is higher than that of normal females, amount to 22.28±0.490 kcal/ind/day (Table 1; Fig.2).

5.The energy budget of reproduction:

During the whole period of pregnancy and lactation the female assimilates additionally 421.56 kcal. Hence the assimilation increases in this period by 79.52% on the average. To produce and nurse one young vole, the female must additionally assimilate 103.58 kcal.

6. The cost of net production in the breeding is 5.5 times greater than that of the production of biomass (P_{juv}). In all, during pregnancy the female increases 24.31% of maintenance expenditure and during lactation increases 37.81%.