

The Research on Small Mammals Thermogenesis

Jinlong Chen^{1*}, Yinzong He¹, Yi Yan¹, Juan Wang², Mulin Zuo³

¹Haikou Forest Farm of Kunming, Kunming Yunnan

²The College of Arts and Sciences, Yunnan Normal University, Kunming Yunnan

³School of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming Yunnan

Email: *2314302454@qq.com

Received: Aug. 18th, 2016; accepted: Sep. 13th, 2016; published: Sep. 16th, 2016

Copyright © 2016 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Energy is currency of life phenomena; thermogenesis is part of organism energy. The survival mechanism and adaptive strategy small mammals under the environmental stress are their unique thermogenesis. This paper summarizes thermogenesis of small mammals by the basal metabolic rate, resting metabolic rate, and nonshivering thermogenesis.

Keywords

Basal Metabolic Rate, Resting Metabolic Rate, Nonshivering Thermogenesis

小型哺乳动物产热特征的研究

陈金龙^{1*}, 何银忠¹, 严毅¹, 王娟², 左木林³

¹昆明市海口林场, 云南 昆明

²云南师范大学文理学院, 云南 昆明

³云南师范大学生命科学学院, 云南 昆明

Email: *2314302454@qq.com

收稿日期: 2016年8月18日; 录用日期: 2016年9月13日; 发布日期: 2016年9月16日

*通讯作者。

文章引用: 陈金龙, 何银忠, 严毅, 王娟, 左木林. 小型哺乳动物产热特征的研究[J]. 生物过程, 2016, 6(3): 53-57.

<http://dx.doi.org/10.12677/bp.2016.63008>

摘要

能量是生命现象的流通货币,产热是生物体内能量的一部分。小型哺乳动物产热特征是小型哺乳动物在自然环境胁迫下的生存机制和适应对策。本文分别从基础代谢率、静止代谢率、非颤抖性产热三部分综述了小型哺乳动物的产热特征。

关键词

基础代谢率, 静止代谢率, 非颤抖性产热

1. 引言

生命现象的流通货币是能量,在生物体的整个生命过程的任意一个组织层次能量都是需要的。生物体内的能量分为产热和活动两部分,静止状态下的生物体的能量主用于产热,动物体内主要的产热方式为基础性产热(或称之为强制性产热)与兼性产热(亦称为适应性产热)。在进化理论与生态学研究中代谢率是一个基本测定指标[1]。动物的最低代谢率即为基础代谢率,而测定基础代谢率的动物必须处于热中性区并且为非产热状态成年个体,还必须在测定期间处于静止活动状态[2]。在部分文献中,基础代谢率、静止代谢率由于差异较小,是可以互相交换的。生理生态和进化生理学的主要目标就是将导致代谢率出现种间差异的主要选择因素鉴别出[3]。

2. 基础代谢率

基础代谢率(basal metabolic rate, BMR)既恒温动物维持自身正常生命活动的最小产热速率,也是动物清醒状态时维持各项基本功能需要的最小能量值。小型哺乳动物,尤其啮齿类中,代谢率除了有种间差异,在种内上也有个体的差异,季节对其基础代谢率有影响[4]。每年季节变化都是存在于自然界中的,这是地球的特性,而当季节变化时,能够影响动物能量代谢水平的非常重要的环境因子就是温度和食物资源[5]。其中,有些动物的基础代谢率 BMR 在冬季较夏季高,这些动物包含黑尾野兔(*Lepus californicus*)、北美的兔类沙漠棉尾兔(*Sylvilagus audubonii*)和羚羊野兔(*Lepus alleni*)等[6]。动物在冬季的 BMR 降低的也有,这些动物包含高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)和根田鼠[7],还有一年中食物资源减少时的动物的代谢率也是这样,可能是由于在冬季食物资源往往不如春、夏、秋三季丰富,营养成分降低对代谢的抑制[7]。

3. 静止代谢率

静止代谢率(resting metabolic rate, RMR)是指仅用来维持呼吸、血液循环等基本生理功能时燃烧热量的速度。动物代谢机制的进化可以由静止代谢率种间变异反映,特别在需要能量消耗增加的时期,例如繁殖期和高速运动奔跑时,这个时期就可以产生高水平的代谢率。高水平运动的物种的野外代谢率活每日能量消耗(daily energy expenditure, DEE)也同样具有高水平,这时,需要消耗更多的食物同时排泄更多的代谢废物,这些特征将很可能导致相关器官系统的重量显著增加,这一点与低水平运动是不同的。动物不同器官对代谢率的贡献作用是不同的,虽然心脏和肾脏在身体重量所占比例很小,却具有高水平的代谢率。例如,在 22 中鸟类中,心脏与肾脏的重量可以用来说明 50%的体重相关静止代谢率[8]。在自由活动的动物中,静止代谢率与 DEE 呈显著的正相关关系,两者具有重要的功能关系(相关系数 0.983) [9]。至今,有关静止代谢率的研究,大约 600 种是关于哺乳动物的[9]。体重可以说明种间静止代谢率的变异,

体重变异可解释静止代谢率变异的 95% 以上。研究结果表明, 系统发育、水的可利用性、气候、食物变异、栖息地生产力和温度仅仅可以解释静止代谢率变异的 5% [9]。研究结果表明, 静止代谢率具有重要生态和进化意义, 因此, 静止代谢率很可能是物种在不同生态条件时对选择压力作出相应反应的重要生理指标。种内体重对静止代谢率的影响较弱, 通常不显著[10]。在可以严格控制各种测定条件的实验室, 种内个体间的静止代谢率仍会出现较大变异[11]。在种群和物种水平上出现的个体变异具有重要的进化和适应意义, 从而能与不同的生态变量相联系, 并可以以此来解释说明种内变异多样性的进化和适应意义, 例如从个体水平来解释寄生虫负载、释竞争能力、社群等级、交配选择和迁移模式等[9]。假设自然选择影响静止代谢率, 静止代谢率的遗传变异范围将可达到 10%~40% [12]。但是, 解释静止代谢率种内变异的成功性要远远少于对种间变异的解释[11]。即使平均值(种群统计)比在平均值周围变化(个体的测定)更重要得多, 种内变异的大多数研究仍主要集中在种群间的变异[13]。这就是多年前提出的“中庸的专制”核心。

4. 非颤抖性产热

长期生活在寒冷环境中的动物会以多种方式来适应冷环境, 这些方式包括: 改变自身基础代谢率、减少散热、增加皮毛或者脂肪厚度。非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)也对它们适应寒冷环境起着举足轻重的作用, 这是一种可以快速产热的方式, 是小型哺乳动物冷适应性产热的主要热源。小型哺乳动物以褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT) 氧化代谢进行产热作为适应寒冷环境、抵御严寒的重要手段[14]。由肌肉收缩活性而进行的调节性产热称为颤抖性产热, 持续冷暴露下, 肌肉的有氧呼吸能力会增强, 从而导致肌肉的 ST 增强[15]。去甲肾上腺素(norepinephrine, NE)诱导产热与冷诱导 NST 是等价的[16], NE 的总的代谢反应就是最大 NST [17], 实验时可以通过注射的 NE 剂量与体重相关, 通过测定在平静、清醒状态下动物的最大耗氧量得出最大 NST。NST 存在季节性差异发生在很多非冬眠小型哺乳动物中, 如 *Phodopus roborovskii*、*Phodopus sungorus*、*Microtus oeconomus*、*Cricetus lusbarabensis*、*Dipus sagitta* [18]-[20]。哺乳动物最大 NST 是 BMR 的 4~5 倍, 这对于提高低温抵抗能力非常重要。

研究表明, 许多动物的代谢率会出现季节性波动, 如短光照周期和(或)低温刺激小型哺乳动物兼性产热(主要是 BAT 非颤抖性产热 NST)能力增强。不同哺乳动物代谢率对光周期的反应亦会受到气候、纬度、食性等因素的影响[21], 具有明显的种间差异。同时, 动物的产热调节也涉及到复杂的内分泌激素的调节 [22], 这些都对动物的生存适应具有重要意义[21]。

褐色脂肪组织(BAT)存在于小型哺乳动物体内, 与储存能量的白色脂肪组织功能不同, 它是一种非常特化的产热器官, 主要功能是通过产热作用来维持机体的能量代谢平衡。BAT 主要通过线粒体内膜上的解耦联蛋白-1 (Uncoupling protein-1, UCP1)将脂肪酸氧化, 并与 ATP 产生解耦联, 能量直接以热的形式散失。不仅具有丰富的毛细血管供应, 而且还具有丰富的交感神经支配。在冷暴露或冬季, 动物通过交感神经释放儿茶酚胺(主要为去甲肾上腺素)增加, 后者经过血液循环激活 BAT 产热。BAT 细胞主要通过其特异性表达的解耦联蛋白 1 (UCP1)而增强产热作用, 解耦联蛋白(UCP)属于线粒体阳离子载体蛋白质 [23]。早在 30 多年前首先发现的解耦联蛋白是 UCP1 蛋白, 科学家曾经称之为热素 thermogenin, 后来发现 UCP1 仅仅是线粒体内膜上褐色脂肪组织细胞中特异表达, 传导产热。褐色脂肪细胞处于静息状态, 游离脂肪酸的含量也会很低, 而嘌呤核苷酸却相反, 浓度较高, 因此 UCP1 的活性较低。当交感神经刺激并激活了 BAT 细胞中的脂解酶, 会致使细胞中游离脂肪酸含量显著增加。非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis (NST))可以为冷暴露下动物维持正常的体温或消耗食物中多余能量具有重要的功能[24]。BAT 除了可以通过解耦联产热来提高动物对低温的抵抗能力, 也是动物维持能量平衡的重要器官, 能将多余的能量以热形式释放, 如食物诱导产热等, 从而防止动物出现肥胖。尤其近年来在成年人体也发现

存在具有功能活性的 BAT，这为进一步阐明人类肥胖症提供了新途径[25]。

5. 讨论

小型哺乳动物产热特征在不同季节中表现出的变化模式，与其生存的生境海拔、年日温差以及生存环境中温度和食物出现的季节性变化有关。对小型哺乳动物产热特征的研究可以了解小型哺乳动物面临低温或者高温环境和食物匮乏胁迫下的生存机制和适应对策，也可探讨小型哺乳动物的生理生态适应特征提供一些科学依据。

致 谢

感谢重点项目的支持。

参考文献 (References)

- [1] Brown, J.H., Gilgooly, J.F., Allen, A.P., *et al.* (2004) Toward a Metabolic of Ecology. *Ecology*, **85**, 1771-1789. <http://dx.doi.org/10.1890/03-9000>
- [2] McNab, B.K. (1997) On the Utility of Uniformity in the Definition of Basal Rate of Metabolism. *Physiological Zoology*, **70**, 718-720. <http://dx.doi.org/10.1086/515881>
- [3] Garland Jr., T. and Carter, P.A. (1994) Evolutionary Physiology. *Annual Review of Physiology*, **56**, 579-621. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ph.56.030194.003051>
- [4] Liang, H. and Zhang, Z.B. (2003) Effects of Food Restriction on Physiological Conditions of Small Rodents. *Acta Theriologica Sinica*, **23**, 175-182.
- [5] Voltura, M.B. and Wunder, B.A. (1998) Effects of Ambient Temperature, Diet Quality, and Food Restriction on Body Composition Dynamics of the Prairie Voles, *Microtus ochrogaster*. *Physiological Zoology*, **171**, 321-328. <http://dx.doi.org/10.1086/515929>
- [6] Degen, A.A. (1997) *Ecophysiology of Small Desert Mammals*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, 163-236. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-60351-8>
- [7] 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[J]. 兽类学报, 1990, 10(1): 40-53.
- [8] Blaxter, K. (1989) *Energy Metabolism in Animal and Man*. Cambridge University Press, New York, 110-143.
- [9] Daan, S., Masman, D. and Groenewold, A. (1990) Avian Basal Metabolic Rates: Their Association with Body Composition and Energy Expenditure in Nature. *American Journal of Physiology*, **259**, 333-340.
- [10] McNab, B.K. (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates*. Cornell University Press, New York, 576.
- [11] Johnston, I.A. and Bennett, A.F. (1996) *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511721854>
- [12] Speakman, J.R. (2003) Colin Selman Physical Activity and Resting Metabolic Rate. *Proceedings of the Nutrition Society*, **62**, 621-634. <http://dx.doi.org/10.1079/PNS2003282>
- [13] Dohm, M.R., Hayes, J.P. and Garland Jr., T. (2001) The Quantitative Genetics of Maximal and Basal Metabolic Rates of Oxygen Consumption in Mice. *Genetics*, **159**, 267-277.
- [14] Thomas, D.W., Blondel, J., Perret, P., *et al.* (2001) Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resources Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science*, **291**, 2598-2600. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1057487>
- [15] Hill, J.O., Latiff, A. and DiGirolamo, M. (1985) Effects of Variable Caloric Restriction on Utilization of Ingested Energy in Rats. *American Journal of Physiology*, **248**, R549-R559.
- [16] Baskin, D.G., Blevins, J.E. and Schwartz, M.W. (2001) How the Brain Regulates Food Intake and Body Weight: The Role of Leptin. *Journal of Pediatric Endocrinology and Metabolism*, **14**, 1417-1429.
- [17] Claussen, T.C.V. and Hardeveld, M.E.E. (1991) Significance of Cation Transport in Vontrol of Energy Metabolism and Thermogenesis. *Physiological Reviews*, **71**, 733-773.
- [18] Bozinovic, F. and Rosenmann, M. (1989) Maximum Metabolic Rates of Rodents: Physiological and Ecological Consequences on Distribution Limits. *Functional Ecology*, **3**, 173-181. <http://dx.doi.org/10.2307/2389298>
- [19] Adolph, E.F. and Lawrow, J.W. (1951) Acclimalization to Cold Air: Hypothermia and Heat Production in the Golden Hamaster. *American Journal of Physiology*, **166**, 62-74.

- [20] 鲍伟东, 王德华, 王祖望, 周延林, 王利民. 鄂尔多斯高原库布齐沙地三趾跳鼠静止代谢率的季节变化[J]. 动物学报, 2002, 46(2): 146-153.
- [21] McNab, B.K. (2008) An Analysis of the Factors that Influence the Level and Scaling of Mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **151**, 5-28. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.05.008>
- [22] Silva, J.E. (2006) Thermogenic Mechanisms and Their Hormonal Regulation. *Physiological Reviews*, **86**, 435-464. <http://dx.doi.org/10.1152/physrev.00009.2005>
- [23] Nedergaard, J., Golozoubova, V., Matthias, A., Asadi, A., Jacobsson, A. and Cannon, B. (2001) UCP1: The Only Protein Able to Mediate Adaptive Non-Shivering Thermogenesis and Metabolic Inefficiency. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1504**, 82-106. [http://dx.doi.org/10.1016/S0005-2728\(00\)00247-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0005-2728(00)00247-4)
- [24] Golozoubova, V., Hohtola, E., Matthias, A., Jacobsson, A., Cannon, B. and Nedergaard, J. (2001) Only UCP1 Can Mediate Adaptive Nonshivering Thermogenesis in the Cold. *FASEB Journal*, **15**, 2048-2050. <http://dx.doi.org/10.1096/fj.00-0536fje>
- [25] Feldmann, H.M., Golozoubova, V., Cannon, B. and Nedergaard, J. (2009) UCP1 ABLATION induces Obesity and Abolishes Diet-Induced Thermogenesis in Mice Exempt from Thermal Stress by Living at Thermoneutrality. *Cell Metabolism*, **9**, 203-209. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cmet.2008.12.014>

期刊投稿者将享受如下服务:

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>