

禁食和重喂食对大绒鼠消化道长度与重量的影响

高文荣 朱万龙 余婷婷 章迪 沐远 郑佳 王政昆*

云南师范大学生命科学学院 昆明 650500

摘要: 为探讨禁食和重喂食对栖息于横断山地区大绒鼠(*Eothenomys miletus*)消化道形态的影响,对禁食和重喂食条件下大绒鼠消化道各项指标进行了测定。实验分别测定了大绒鼠禁食 12 h、24 h、36 h 和重喂食 12 h、48 h、7 d 后的总消化道、胃、小肠、大肠、盲肠的长度及其含内容物重、去内容物重、干重。结果表明:禁食后,总消化道含内容物重、胃含内容物重和胃去内容物重增加,重喂食 7 d 后均恢复到对照组水平。小肠含内容物重在禁食 12 h 时最大,在重喂食 12 h 时最小,重喂食 48 h 后恢复到对照组水平。禁食和重喂食条件下,大绒鼠的大肠和盲肠各指标均没有显著变化。以上结果表明,大绒鼠在食物受到限制、饥饿等胁迫因子作用下,可能通过调节消化道形态来满足部分能量需求,维持正常的生理机能。大绒鼠的消化道在禁食和重喂食中表现出的变化模式,可能与其食物资源时常波动的野外生存环境有关,从一方面反映了该物种在食物胁迫下的生存机制和适应对策。

关键词: 大绒鼠;禁食;重喂食;消化道

中图分类号: Q494 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2013)04-626-08

Effects of Fasting and Refeeding on Mass and Length of Digestive Tract in *Eothenomys miletus*

GAO Wen-Rong ZHU Wan-Long YU Ting-Ting ZHANG Di MU Yuan
ZHENG Jia WANG Zheng-Kun*

School of Life Sciences of Yunnan Normal University, Kunming 650500, China

Abstract: In order to investigate the effects of fasting and refeeding on digestive tract morphology in *Eothenomys miletus* from Hengduan Mountain region, weights and lengths of total digestive tract morphology including stomach, small intestine, large intestine and caecum, were measured from individuals fasting (12 h, 24 h, 36 h) and refeeding (12 h, 48 h, 7 d). The results shown that weight with contents of total digestive tract, weight with contents and weight without contents of stomach increased significantly under fasting acclimation, and all these values returned to the levels of control group after refeeding. Maximum weight of small intestine appeared in group fasting for 12 h, and minimal value shown in the refeeding 12 h group. The small intestine weight was back to the level of control group after refeeding 48 h. Any index of large intestine and caecum has no significant change in fasting and refeeding conditions. These results indicated that *E. miletus* might adjust the weight of digestive tract to maintain the normal physiological function in stressed condition, such as lack of food

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 31071925, No. 31260097), 云南省教育厅科研基金重大专项项目(No. ZD2009007), 云南省应用基础研究面上项目(No. 2011FZ082);

* 通讯作者, E-mail: wzk_930@yahoo.com.cn;

第一作者介绍 高文荣, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生理生态学; E-mail: gaowenrong2012@163.com。

收稿日期: 2012-10-23, **修回日期:** 2013-01-18

and starvation. The change pattern of digestive tract in *E. miletus* in fasting and refeeding condition was related to its survive in their environment, which food resource is varied. Our results suggest that the adjustments in capacity and size of the gastrointestinal tract play an important role in their digestive strategies in natural environment.

Key words: *Eothenomys miletus*; Fasting; Refeeding; Digestive tract

表型可塑性是生物多样性的一个重要方面,是生态物种形成的重要机制,也是自然选择的基本原材料和物群分化的关键 (Pigliucci 2001),并与生态学相关的行为、生理、形态和生活史特征有关 (Miner et al. 2005)。消化器官在形态和生理方面的表型可塑性,对动物获得营养和能量利用效率有重要影响 (Pucek 1965)。消化器官的表型可以反映动物的生理生态特征,以及对环境的适应情况 (Pucek 1965)。作为食物消化吸收的场所,动物消化道形态结构与食性、食物质量及能量需求等密切相关,许多研究表明,消化道形态的变化在动物适应能量消耗增加或食物质量降低等方面占重要的地位 (Derting et al. 1993)。许多动物可通过体重和能量收支的生理调节以适应食物资源短缺,但这些动物对食物限制的反应并不完全一致。有研究发现食物限制会对动物的生理特征产生明显影响,除减少能量消耗,降低能量需求外 (梁虹等 2003),还可影响到消化道形态的改变 (Bozinovic et al. 2007)。动物消化道容纳和处理食物的能力,以及消化和吸收营养物质的能力是限制其能量收支的重要因素 (Pucek 1965, Derting et al. 1995),消化道的形态学和生理学特征可以决定动物对营养物质及能量摄入的吸收效率以及吸收速率 (Wunder 1992, Corp et al. 1997)。有些学者认为消化道的形态学特征可以用来指示野外小型草食兽的能量压力水平,如相对长的小肠可能意味着动物的能量需求增加,如低温、哺乳、活动性高等;如果胃较大,说明动物可能正值哺乳期 (雌体);盲肠大小的增加表明动物食性向高纤维素含量的食物转换 (Wunder 1992)。同时,消化道含内容物组织重量也是衡量动物每日摄食的一个很好的指标 (Green et al. 1987)。在进

化过程中,很多小型哺乳动物通过调节消化系统的形态 (包括长度、重量及消化酶活性等) 来保持食物处理和消化系统恒定方面的平衡 (Naya et al. 2005)。

横断山脉地处古北界与东洋界两大区系交汇处,是我国特有的高山峡谷,哺乳动物种类丰富,特有种类和古老种类比例高,被誉为“第四纪冰期动物的避难所” (冯祚建等 1986);同时,该地区是“南北动物迁移和扩散的走廊和通道” (吴征镒等 1985)。由于横断山特殊的地质地貌和环境温度等条件的地带性及非地带性变化,可能对小型哺乳动物生理生态特征产生不同程度的影响。大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 属于田鼠亚科 (Arvicolinae) 绒鼠属,广泛分布于我国云南的横断山中部地区,是横断山脉地区的特有类群及典型代表 (郑绍华 1993, 王政昆等 1999)。关于大绒鼠的相关研究已经很多,主要有大绒鼠的体温调节和产热特征 (Zhu et al. 2010a, 2011, 2012, 杨盛昌等 2012)、季节性消化道形态变化 (朱万龙等 2009) 以及血清瘦素和能量代谢特征 (Zhu et al. 2010b) 的研究等。本文以大绒鼠为实验对象,对其在禁食和重喂食条件下消化道形态的变化进行了测定,假设大绒鼠能够通过适当调整消化道形态来应对禁食胁迫的部分能量需求。另外,我们也想知道大绒鼠在禁食胁迫下消化道的改变是长期的还是应对食物缺乏的短期策略。从而为研究自然环境中大绒鼠的能量压力水平及其适应特征提供实验依据。

1 研究方法

1.1 动物来源 实验动物于 2012 年 9 月捕自云南省剑川县石龙村海拔 2 590 m 的农田中,该地区位于云岭山脉的中部 (属横断山),北纬

26°15′ ~ 26°45′, 东经 99°40′ ~ 99°55′, 境内玉龙雪山最高峰扇子陡海拔 5 596 m, 西部山区平均海拔高度在 3 000 m 以上, 地势高差悬殊, 山脉南北走向。年平均气温 9.1℃, 1 月平均最低温度为 -4.0℃, 7 月平均最高温度为 24.1℃, 低于同纬度平原地区, 气温随海拔高度的增加而显著降低。该地区干湿季节分明, 常冬无夏, 表现出明显的温带季风气候特征(王政昆等 1999)。

1.2 动物处理 捕捉的实验动物带回云南师范大学生命科学学院(昆明)动物实验室饲养, 单笼饲养于小鼠鼠笼(长×宽×高为 26 cm×16 cm×15 cm), 无巢材, 每日喂以浸泡过的玉米, 用塑料瓶供水。光照为 12L:12D。在温度为(25±1)℃的条件下适应至少 2 周后, 即进行相关的实验。

为了去除动物的体重和性别对实验结果的影响, 实验选取体重相近的成年健康雄性大绒鼠 56 只, 平均体重(42.06±4.83)g。随机分为 7 组, 每组 8 只。第一组: 对照组(自由取食); 第二组: 禁食 12 h; 第三组: 禁食 24 h; 第四组: 禁食 36 h; 第五组: 禁食 36 h 后重喂食 12 h; 第六组: 禁食 36 h 后重喂食 48 h; 第七组: 禁食 36 h 后重喂食 7 d。实验前各组动物体重无显著性差异($F=0.677$, $P>0.05$, $n=56$)。各组实验结束后, 将实验动物处死, 称量体重, 然后进行解剖。仔细将胃肠器官完全取出, 分离出胃、小肠、大肠及盲肠, 将各器官小心剔除肠系膜及其他组织, 平展为最大长度, 不要拉伸, 然后测量各部分长度(精度为 1 mm)。用分析天平称量各器官的重量(精度为 0.1 mg)。参照王德华等(2000)的方法, 每个器官在滤纸上干燥后, 放于锡铂纸上, 称量其含内容物器官重; 然后用解剖剪将器官纵切, 用生理盐水充分冲洗内容物, 用滤纸干燥, 称量其去内容物器官重, 即鲜重; 最后置烘箱内(60℃)烘至恒重, 称量干重。

1.3 统计分析 采用 SPSS 16.0 进行实验数据的统计分析, 数据经过正态分布和方差齐次性检验, 符合参数检验条件。各测定指标与禁

食的关系采用单因素协方差分析(one-way analysis of covariance ANCOVA)(以胴体重作为协变量)。结果以平均值±标准误(Mean±SE)表示, $P<0.05$ 为差异显著, $P<0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 禁食和重喂食条件下总消化道形态的变化 禁食和重喂食对大绒鼠总消化道长、去内容物重、干重均没有显著影响; 但禁食对大绒鼠总消化道含内容物重有极显著的影响($F=4.540$, $P<0.01$)。与对照组相比, 禁食 12 h 时总消化道含内容物重增加达最大, 差异极显著($P<0.01$); 禁食 24 h 时差异极显著($P<0.01$); 禁食 36 h 时差异显著($P<0.05$)。重喂食 7 d 后, 大绒鼠总消化道含内容物重恢复到对照组水平(表 1)。

2.2 禁食和重喂食条件下各消化器官形态的变化 禁食和重喂食条件下, 大绒鼠胃含内容物重差异显著($F=2.538$, $P<0.05$), 胃去内容物重差异极显著($F=8.306$, $P<0.01$); 小肠含内容物重差异极显著($F=4.881$, $P<0.01$)。禁食后, 胃去内容物重和胃含内容物重均增加, 重喂食 7 d 后恢复到对照组水平。小肠含内容物重在禁食 12 h 时增加达最大, 重喂食 12 h 时最小, 重喂食 48 h 后恢复到对照组水平(表 2)。

3 讨论

3.1 禁食和重喂食条件下总消化道形态的变化及其适应意义 消化道形态结构的改变与能量需求或能量利用有密切的关系, 消化道大小和形态的自我调节是动物获能策略的重要组成部分(徐金会等 2003)。当外界环境发生变化时, 许多小型哺乳动物可以通过调节消化道来适应食物质量的变化, 这种调节主要表现在加快食物周转速率、改变消化道容积等方面(Gross et al. 1985, Bozinovic et al. 1990, Sassi et al. 2007), 这些可使小型哺乳动物减少巢外取食和低温暴露的机会(Hammond et al.

高文荣表 1、2

表 1 禁食和重喂食对大绒鼠总消化道形态的影响
Table 1 Effect of fasting and refeeding on total digestive tract morphology in *Eothenomys miletus*

组别 Groups	对照组 Control	禁食 Fasting				重喂食 Refeeding			F	P
		12 h	24 h	36 h	12 h	48 h	7 d			
样本数 Sample size	8	8	8	8	8	8	8			
体重 Body mass (g)	43.39 ± 0.69 ^a	37.92 ± 1.56 ^{bc}	33.40 ± 1.27 ^d	29.08 ± 1.38 ^e	35.20 ± 1.07 ^{cd}	36.60 ± 1.16 ^{cd}	41.12 ± 1.14 ^{ab}		F = 15.643 P < 0.001	
消化道总长度 Total length (cm)	65.07 ± 3.51	68.70 ± 2.98	62.33 ± 2.74	70.69 ± 3.47	66.49 ± 3.09	67.12 ± 2.67	68.80 ± 2.92		F = 1.068 P = 0.395	
消化道含内容物重 (g) Wet weight with contents	3.055 0 ± 0.315 0 ^c	4.587 0 ± 0.268 0 ^a	4.518 0 ± 0.246 0 ^a	4.353 0 ± 0.312 0 ^a	4.189 0 ± 0.277 0 ^{ab}	3.986 0 ± 0.240 0 ^{ab}	3.351 0 ± 0.262 0 ^{bc}		F = 4.540 P = 0.001	
消化道去内容物重 Wet weight (g)	1.335 0 ± 0.110 0	1.546 0 ± 0.094 0	1.520 0 ± 0.086 0	1.492 0 ± 0.109 0	1.454 0 ± 0.097 0	1.485 0 ± 0.084 0	1.330 0 ± 0.092 0		F = 0.878 P = 0.518	
消化道干重 Dry weight (g)	0.288 0 ± 0.025 0	0.287 0 ± 0.022 0	0.307 0 ± 0.020 0	0.313 0 ± 0.025 0	0.333 0 ± 0.022 0	0.307 0 ± 0.019 0	0.288 0 ± 0.021 0		F = 0.364 P = 0.898	

单因素协方差分析,不同字母表示两者之间差异显著, $P < 0.05$ 。
Using ANCOVA analysis, different superscripts in each row indicate significant difference ($P < 0.05$).

表 2 禁食和重喂食对大绒鼠各消化器官的影响

Table 2 Effect of fasting and refeeding on different organs of digestive tract in *Eothenomys miletus*

组别 Groups	对照组 Control	禁食 Fasting			重喂食 Refeeding		
		12 h	24 h	36 h	12 h	48 h	7 d
胃 Stomach							
长度 Length (mm)	20.62 ± 1.53	22.60 ± 1.30	23.08 ± 1.20	23.34 ± 1.52	24.16 ± 1.35	23.75 ± 1.17	22.19 ± 1.28
含内容物重 (g) Weight with contents	0.592 0 ± 0.175 0 ^b	0.850 0 ± 0.149 0 ^b	1.066 0 ± 0.137 0 ^{ab}	0.791 0 ± 0.173 0 ^b	1.326 0 ± 0.154 0 ^a	0.859 0 ± 0.133 0 ^b	0.661 0 ± 0.146 0 ^b
去内容物重 Wet weight (g)	0.254 0 ± 0.021 0 ^c	0.359 0 ± 0.018 0 ^b	0.412 0 ± 0.016 0 ^a	0.366 0 ± 0.021 0 ^{ab}	0.341 0 ± 0.019 0 ^b	0.356 0 ± 0.016 0 ^b	0.272 0 ± 0.018 0 ^c
干重 Dry weight (g)	0.069 0 ± 0.006 0	0.075 0 ± 0.005 0	0.088 0 ± 0.005 0	0.080 0 ± 0.006 0	0.084 0 ± 0.005 0	0.083 0 ± 0.005 0	0.073 0 ± 0.005 0
小肠 Small intestine							
长度 Length (mm)	352.58 ± 26.53	371.02 ± 22.55	346.54 ± 20.71	395.20 ± 26.25	369.14 ± 23.35	371.49 ± 20.22	368.65 ± 22.09
含内容物重 Weight with contents (g)	1.134 0 ± 0.104 0 ^c	1.508 0 ± 0.088 0 ^a	1.444 0 ± 0.081 0 ^{ab}	1.413 0 ± 0.103 0 ^{abc}	1.066 0 ± 0.091 0 ^d	1.248 0 ± 0.079 0 ^{bc}	1.145 0 ± 0.087 0 ^c
去内容物重 Wet weight (g)	0.535 0 ± 0.060 0	0.577 0 ± 0.051 0	0.550 0 ± 0.047 0	0.560 0 ± 0.060 0	0.561 0 ± 0.053 0	0.563 0 ± 0.046 0	0.487 0 ± 0.050 0
干重 Dry weight (g)	0.105 0 ± 0.015 0	0.109 0 ± 0.013 0	0.106 0 ± 0.012 0	0.112 0 ± 0.015 0	0.119 0 ± 0.014 0	0.105 0 ± 0.012 0	0.096 0 ± 0.013 0
大肠 Large intestine							
长度 Length (mm)	184.81 ± 14.80	196.37 ± 12.57	172.7 0 ± 11.55	206.21 ± 14.64	191.85 ± 13.02	194.13 ± 11.27	206.26 ± 12.32
含内容物重 Weight with contents (g)	0.321 0 ± 0.048 0	0.395 0 ± 0.040 0	0.345 0 ± 0.037 0	0.427 0 ± 0.047 0	0.372 0 ± 0.042 0	0.412 0 ± 0.036 0	0.361 0 ± 0.040 0
去内容物重 Wet weight (g)	0.241 0 ± 0.024 0	0.275 0 ± 0.021 0	0.212 0 ± 0.019 0	0.229 0 ± 0.024 0	0.247 0 ± 0.021 0	0.269 0 ± 0.019 0	0.265 0 ± 0.020 0
干重 Dry weight (g)	0.059 0 ± 0.005 0	0.057 0 ± 0.004 0	0.053 0 ± 0.004 0	0.053 0 ± 0.005 0	0.058 0 ± 0.004 0	0.061 0 ± 0.004 0	0.059 0 ± 0.004 0
盲肠 Caecum							
长度 Length (mm)	97.42 ± 7.83	89.79 ± 6.65	79.49 ± 6.11	77.54 ± 7.75	76.52 ± 6.89	81.20 ± 5.97	93.53 ± 6.52
含内容物重 Weight with contents (g)	0.970 0 ± 0.262 0	1.523 0 ± 0.222 0	1.866 0 ± 0.204 0	1.849 0 ± 0.259 0	1.324 0 ± 0.230 0	1.488 0 ± 0.199 0	1.118 0 ± 0.218 0
去内容物重 Wet weight (g)	0.288 0 ± 0.040 0	0.332 0 ± 0.034 0	0.377 0 ± 0.031 0	0.343 0 ± 0.040 0	0.317 0 ± 0.035 0	0.298 0 ± 0.031 0	0.291 0 ± 0.034 0
干重 Dry weight (g)	0.057 0 ± 0.011 0	0.057 0 ± 0.009 0	0.059 0 ± 0.009 0	0.064 0 ± 0.011 0	0.070 0 ± 0.010 0	0.056 0 ± 0.008 0	0.061 0 ± 0.009 0

单因素协方差分析,不同字母表示两者之间差异显著, $P < 0.05$ 。
Using ANCOVA analysis, different superscripts in each row indicate significant difference ($P < 0.05$).

1991)。关于小型哺乳动物消化道的研究已经有很多报道,不同物种或不同条件下消化道的变化趋势不同(王德华等 2000)。例如,大绒鼠消化道特征存在季节性变化,各器官重量均在 6 月份最大(朱万龙等 2009);中缅树鼩消化道特征冬季和夏季存在变化,随着温度降低、食物质量下降,中缅树鼩的小肠长度和重量增加;各器官重量均在冬季最大(蔡金红等 2010)。在本实验中,大绒鼠在禁食条件下消化道总长度未发生显著的变化,可能与实验的时间尺度有关。但禁食后大绒鼠不能获取食物,身体能量供应缺乏。面对饥饿的胁迫,大绒鼠必须采取一定的策略来维持机体的正常生理活动,此时表现为总消化道含内容物重增加,这可能是动物在没有食物的情况下,通过延长已摄取的食物在消化道中滞留的时间以满足能量需求所致(Krogdahl et al. 2005);重喂食后总消化道含内容物重恢复到对照组水平。大绒鼠生活的横断山地区是典型的低纬度高海拔地区,食物资源波动较大,常常受到食物缺乏的胁迫,故其消化道形态的可塑性较强。

3.2 禁食和重喂食条件下消化道各部分形态的变化及其适应意义 胃是动物暂时贮藏食物和对食物进行初步消化吸收的场所,加大胃容积可以延长食物在消化道内的滞留时间,可以显著提高消化率(Green et al. 1987)。除此以外,胃的变化还可能与其繁殖有关,繁殖季节胃的长度及重量增加可以满足此期动物对能量需求的增加(Wunder 1992,王德华等 2001)。禁食 12 h 和 24 h 后,胃含内容物重和去内容物重均增加,可能是因为短时间禁食后,动物为了获得持续的能量供应,胃黏膜分泌的消化液适量减少以减慢食物消化速率而导致食物在胃内滞留时间相对较长所致,另外,胃的容积也可能增大以便能容纳更多食物(Chediack et al. 2012, Asfar et al. 2003);禁食 36 h 后又下降,较长时间的禁食导致胃内残存的食物被消耗殆尽,而又没有新的食物补充,故其重量减小;禁食 36 h 后重喂食 12 h 时,大绒鼠得以重新摄食,故胃含内容物重在此时较大;重喂食 7 d 后恢复到

对照组水平。

小肠是食物消化和营养吸收的主要场所,其变化往往反映了动物对能量的需求,随能量需求的增加(如处于繁殖、低温时),小肠的反应最为剧烈(Stein et al. 2005)。当动物处于饥饿的环境条件下,为了保证正常的生理活动,小肠重量明显增加,动物通过增加小肠重量以增加食物消化和营养吸收效率来应对食物缺乏带来的影响。大绒鼠小肠重量在禁食 12 h 时最大,这可能是大绒鼠在缺乏食物的情况下通过延长食物在消化道中的停留时间和增大消化道容积来提高对食物的利用效率,这与 Sibly (1981)的研究结果一致;重喂食 12 h 时最小,可能是重喂食后大绒鼠得以重新摄食,其不断摄取新鲜食物代替旧食物,食物在小肠滞留时间相对较短所致。

大肠是水分和离子重吸收的重要部位,大肠的变化主要与动物的食物质量、水代谢有关(Bozinovic et al. 2006)。大绒鼠大肠的各项指标在禁食和重喂食条件下没有发生显著变化,这与实验时间较短和正常供水有关。

盲肠是纤维素的发酵部位,主要反映食物质量的变化。当食物中纤维素含量高或低温驯化时,盲肠增大(徐金会等 2003)。当食物质量降低时,盲肠的增大程度超过其他器官,因高纤维素食物,主要在盲肠内发酵消化(Liu et al. 2007)。大绒鼠盲肠的各项指标在禁食和重喂食条件下没有发生显著变化,这是因为实验期间大绒鼠的食物质量和温度没有改变。

动物维持正常的消化生理活动需要一定的能量支出,消化系统形态的可塑性变化是许多小型哺乳动物,包括啮齿类动物,应对食物质量和数量变化的适应策略之一。大绒鼠在禁食条件下总消化道重、胃含内容物重、胃去内容物重和小肠含内容物重均有变化,在重喂食后都能恢复到对照水平,表明大绒鼠能够适当调整消化道形态来应对禁食胁迫的部分能量需求,且大绒鼠消化道的这种变化是应对食物缺乏的短期策略。总之,大绒鼠在禁食和重喂食条件下表现出的消化道变化特征,反映了该物种对横

断山地区食物资源波动性大的环境特征的适应模式,即可能通过增加小肠、胃和总消化道的重量等来满足食物缺乏时的部分能量需求,适应其生活环境的变化。

致谢 云南师范大学生命科学学院生理生态研究室成员对本论文的完成提供了很多帮助;中国科学院水生生物研究所鲸类保护生物学学科组张麟对本文提出了宝贵的修改意见。在此向他们表示衷心的感谢!

参 考 文 献

- Asfar S, Abdeen S, Dashti H, et al. 2003. Effect of green tea in the prevention and reversal of fasting-induced intestinal mucosal damage. *Nutrition*, 19(6): 536–540.
- Bozinovic F, Galland P. 2006. The water economy of South American desert rodents: from integrative to molecular physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 142(3/4): 163–172.
- Bozinovic F, Muñoz J L, Naya D E, et al. 2007. Adjusting energy expenditures to energy supply: food availability regulates torpor use and organ size in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans*. *Journal of Comparative Physiology*, 177(4): 393–400.
- Bozinovic F, Sov a F F, Claudio V. 1990. Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes Range. *Physiological Zoology*, 63(6): 216–231.
- Chediack J G, Funes S C, Cid F D, et al. 2012. Effect of fasting on the structure and function of the gastrointestinal tract of house sparrows (*Passer domesticus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 163(1): 103–110.
- Corp N, Gorman M L, Speakman J R. 1997. Apparent absorption efficiency and gut morphometry of wood mice, *Apodemus sylvaticus*, from two distinct populations with different diets. *Physiological Zoology*, 70(6): 610–614.
- Derting T L, Bogue B A. 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy*, 74(1): 59–68.
- Derting T L, Noakes E B. 1995. Seasonal changes in gut capacity in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) and meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 73(2): 243–252.
- Green D A, Millarm J S. 1987. Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology*, 65(9): 2159–2162.
- Gross J E, Wang Z W, Wunder B A. 1985. Effects of food quality and energy needs: Changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 66(4): 661–667.
- Hammond K A, Wunder B A. 1991. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster*. *Physiological Zoology*, 64(2): 541–657.
- Krogdahl S, Bakke-McKellep A M. 2005. Fasting and refeeding cause rapid changes in intestinal tissue mass and digestive enzyme capacities of Atlantic salmon (*Salmo salar* L). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 141(4): 450–460.
- Liu Q S, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 177(5): 149–424.
- Miner B G, Sultan S E, Morgan S G, et al. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(12): 685–692.
- Naya D E, Bacigalupe L D, Bustamante D M, et al. 2005. Dynamic digestive responses to increased energy demands in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 175(1): 31–36.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 125–128.
- Pucek Z. 1965. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews. *Acta Theriologica*, 10(3): 369–438.
- Sassi P L, Borghi C E, Bozinovic F. 2007. Spatial and seasonal plasticity in digestive morphology of caviés (*Microcavia australis*) in habiting habitats with different plant qualities. *Journal of Mammalogy*, 88(1): 165–172.
- Sibly R M. 1981. *Strategies of digestion and defecation* // Townsend C R, Calow P. *Physiological Ecology*. Oxford: Blackwell, 109–139.
- Stein R W, Place A R, Lacourse T, et al. 2005. Digestive organ sizes and enzyme activities of refueling western sandpipers (*Calidris mauri*): contrasting effects of season and age. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(3): 434–446.
- Wunder B A. 1992. Morphophysiological indicators of the energy state of small mammals // Tomasi T E, Horton T A.

- Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction. Ithaca: Comstock Pub Assoc, 83 – 104.
- Zhu W L, Cai J H, Lian X, et al. 2010a. Adaptive character of metabolism in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region during cold acclimation. *Journal of Thermal Biology*, 35(8): 417 – 421.
- Zhu W L, Cai J H, Lian X, et al. 2011. Effects of photoperiod on energy intake, thermogenesis and body mass in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountain region. *Journal of Thermal Biology*, 36(7): 380 – 385.
- Zhu W L, Jia T, Cai J H, et al. 2010b. Effects of cold acclimation on body mass, serum leptin level, energy metabolism and thermogenesis in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region. *Journal of Thermal Biology*, 35(1): 41 – 46.
- Zhu W L, Yang S C, Cai J H, et al. 2012. Effects of photoperiod on body mass, thermogenesis and body composition in *Eothenomys miletus* during cold exposure. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 8(2): 39 – 50.
- 蔡金红, 朱万龙, 谢静, 等. 2010. 中缅树鼩消化道长度和重量变化. *动物学杂志*, 45(1): 140 – 144.
- 冯祚建, 蔡桂全, 郑昌琳. 1986. 西藏哺乳类. 北京: 科学出版社, 223 – 226.
- 梁虹, 张知彬. 2003. 食物限制对鼠类生理状况的影响. *兽类学报*, 23(2): 175 – 182.
- 王德华, 王祖望. 2000. 高寒地区高原鼯鼠消化道形态的季节变化. *兽类学报*, 20(4): 270 – 276.
- 王德华, 王祖望. 2001. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态. *动物学报*, 47(5): 495 – 501.
- 王政昆, 刘璐, 梁子卿, 等. 1999. 大绒鼠体温调节和产热特征. *兽类学报*, 19(4): 276 – 286.
- 吴征镒, 王荷生. 1985. 中国自然地理植物地理. 北京: 科学出版社, 118 – 121.
- 徐金会, 安书成, 郜发道. 2003. 棕色田鼠消化道形态变化与能量需求的关系. *动物学报*, 49(1): 32 – 391.
- 杨盛昌, 黄春梅, 王政昆, 等. 2012. 大绒鼠冷驯化和脱冷驯化能量代谢特征的变化. *动物学杂志*, 47(2): 120 – 126.
- 郑绍华. 1993. 川黔地区第四纪啮齿类. 北京: 科学出版社, 165 – 169.
- 朱万龙, 贾婷, 王睿, 等. 2009. 大绒鼠消化道形态的季节变化. *动物学杂志*, 44(2): 121 – 126.