

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0360

钟亮, 余义博, 朱红娟, 曲家鹏. 单宁酸对青海田鼠食物摄入量与小肠结构的影响. 草业科学, 2021, 38(3): 562-570.

ZHONG L, YU Y B, ZHU H J, QU J P. Effects of tannic acid on food intake and micro-morphology of the small intestine in *Lasiopodomys fuscus*. Pratacultural Science, 2021, 38(3): 562-570.

单宁酸对青海田鼠食物摄入量与小肠结构的影响

钟亮^{1,2}, 余义博^{1,2}, 朱红娟^{1,2}, 曲家鹏^{1,3}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 青海省动物生态基因组学重点实验室, 青海 西宁 810008)

摘要: 为探讨单宁酸对青海田鼠 (*Lasiopodomys fuscus*) 食物摄入量与小肠结构的影响, 本研究使用单宁酸 (tannic acid, TA) 浓度分别为 0 (对照组)、3% 和 6% 的饲料喂食青海田鼠, 测定食物单宁酸对 24 只雄性青海田鼠体重、食物摄入量和小肠绒毛长度以及隐窝深度的影响。结果表明: 1) 在单宁酸作用下, 青海田鼠的体重随着时间变化明显, 且各组个体体重随时间变化亦有明显差异, 第 60 天时, 喂食 6% TA 和 3% TA 组田鼠体重无显著差异 ($P > 0.05$), 但均显著高于对照组 ($P < 0.05$)。2) 单宁酸浓度对青海田鼠的食物摄入量有显著影响。试验开始时, 对照组田鼠食物摄入量显著低于 3% TA 组, 但显著高于 6% TA 组。喂食含 3% TA 组田鼠在第 7 天时, 其食物摄入量显著低于对照组; 第 28、42 和 60 天时, 3% TA 和 6% TA 组田鼠食物摄入量显著高于对照组。3) 单宁酸对青海田鼠小肠绒毛长度和隐窝深度有显著影响。第 60 天时, 喂食含 3% TA 和 6% TA 组田鼠绒毛长度和隐窝深度显著高于对照组。单宁酸会抑制青海田鼠进食, 随着时间推移, 抑制作用降低。青海田鼠对单宁酸产生适应性后, 单宁酸起到促进其进食的作用, 但这一促进作用并不是通过改变小肠结构而实现的。

关键词: 啮齿动物; 体重; 单宁酸; 青藏高原; 小肠; 小肠绒毛; 小肠隐窝

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2021)03-0562-09

Effects of tannic acid on food intake and micro-morphology of the small intestine in *Lasiopodomys fuscus*

ZHONG Liang^{1,2}, YU Yibo^{1,2}, ZHU Hongjuan^{1,2}, QU Jiapeng^{1,3}

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810008, Qinghai, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Qinghai Province Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Xining 810008, Qinghai, China)

Abstract: This study aimed to evaluate the effects of tannic acid on food intake and micromorphology of the small intestine in mature Qinghai voles (*Lasiopodomys fuscus*). We examined changes in body weight, food intake, villus length, and crypt depth in 24 male Qinghai voles under diets containing 0%, 3%, and 6% tannic acid (TA). The results showed that under the action of TA, the body weight of Qinghai voles changed significantly, and the individual body weight of each group showed significant differences. On day 60 of the experiment, no significant differences were identified between the body weights of voles in the 6% TA and 3% TA groups, which were significantly higher than that of voles in the control group. Tannic acid

收稿日期: 2020-07-04 接受日期: 2020-09-18

基金项目: 国家自然科学基金 (31770459); 中国科学院“西部之光”(2020-TD-18); 青年创新促进会 (2018469); 青海省“高端创新人才千人计划”项目 (2017-PY-39); 青海省重点研发与转化计划项目 (2019-SF-150); 青海省重点实验室建设专项 (2017-ZJ-Y23)

第一作者: 钟亮 (1993-), 男, 四川成都人, 在读硕士生, 研究方向为动物生态学。E-mail: zhongliang@nwipb.cas.cn

通信作者: 曲家鹏 (1983-), 男, 山东济南人, 研究员, 博士, 研究方向为草地鼠害防治和动物生态学。E-mail: jpqu@nwipb.cas.cn

also had a significant effect on vole food intake. At the beginning of the experiment, the food intake in the control group was significantly lower than that in the 3% TA group but significantly higher than that in the 6% TA group. On day 7, food intake in the 3% TA group was significantly lower than that in the control group. On days 28, 42, and 60, the food intake of voles in the 3% TA and 6% TA groups was significantly higher than that in the control group. Tannic acid had significant effects on villus length and crypt depth of the voles' small intestines, which were significantly longer in the TA groups than in the control group. The results suggest that TA could inhibit the feeding of Qinghai voles, and the inhibitory effect decreased over time. After Qinghai voles were adapted to TA, TA could promote the feeding of Qinghai voles, but this promotion was not achieved by changing the structure of the small intestine.

Keywords: glires; body weight; tannic acid; tibetan plateau; small intestine; villus; crypt

Corresponding author: QU Jiapeng E-mail: jpqu@nwipb.cas.cn

食物选择是指动物对其栖息地中的食物种类做出选择的行为,与动物自身生理状态及环境中食物的可利用量密切相关^[1]。影响食物选择的因素主要包括:1)食物中营养成分含量^[1];2)动物的自身消化道结构、集群类型及大小、性别、生理状况等^[2];3)植物资源的季节性、地理位置分布以及生态环境的变化^[3];4)食物的气味和味道^[4];5)植物次生代谢产物^[5]。

食草动物和植物的采食-反采食协同进化形成了相互协调、相互制约的适应关系^[1,6]。在长期进化过程中,植物对食草动物形成了防御系统,即物理和化学防御^[7-8],使动物的取食和消化代谢受到阻碍,从而让动物在食物选择上受到一定限制^[1]。物理防御主要是利用植物自身的结构,比如针、刺、棘等,使食草动物不易获取其茎叶、果实等;而化学防御主要是指植物包含的次生代谢产物等抑制动物的食物摄入量、生长发育等^[8-9]。

植物次生代谢产物是植物与环境在长期协同进化过程中形成的^[10],根据化学结构的不同,次生代谢产物可分为酚类、萜类和含氮有机物等^[11]。单宁酸是最常见的植物次生代谢产物之一,广泛存在于植物中^[11]。单宁酸味涩,能够减少食草动物对植物的取食量^[12]。单宁酸还能够影响动物的形态、生理及行为等,取食较多的次生代谢产物后,动物会产生恶心呕吐感^[13]。单宁酸可与动物消化道内的蛋白质或酶结合形成络合物,降低消化酶的活性,使肠道微生物菌群失调,降低动物对营养物质的吸收^[14-15]。单宁酸到达单胃动物的下胃肠道时,还可能改变肠上皮细胞的功能状态,导致营养吸收和利用受损^[16]。

小肠是动物消化吸收功能的基础,其结构对营养物质的吸收有重要作用。动物的营养状况反过来

也影响小肠形态结构和功能,特别是小肠的绒毛长度(villus length, V)、隐窝深度(crypt depth, C)、肠粘膜厚度以及绒毛表面积等^[17-18]。小肠绒毛长度与细胞数量显著相关,绒毛短时,成熟细胞少,小肠对营养成分吸收能力差;隐窝深度反映了细胞生成率,隐窝变浅,细胞成熟率升高,分泌功能加强。小肠绒毛长度/隐窝深度(V/C)与小肠的功能状态相关,比值下降,表明小肠消化吸收功能减弱;比值升高,则小肠消化吸收功能增强,生长加快^[19]。李茜和侯海锋^[20]的研究表明,单宁酸可影响小肠形态,使肉鸡空肠的绒毛变长,隐窝深度下降,V/C比值增大。

鼠类对含有单宁酸的食物具有一定的选择能力^[21]。在野外环境下,啮齿动物会更喜食单宁酸含量高的食物^[22],但也有研究发现,有些鼠类会更喜食单宁酸含量低的食物。如对东方田鼠(*Microtus fortis*)以及棕色田鼠(*Lasiopodomys mandarinus*)喂食含有不同浓度单宁酸的食物,两种动物都会优先选择进食单宁酸含量低的食物^[23-24],因此不同啮齿动物对含不同浓度单宁酸食物的选择可能存在差异。

植物群落丰富度越高,动物的食物谱越广,除了选择取食含较低单宁酸的植物,还能够通过摄入含不同次生代谢产物的植物来减少单宁酸对其的影响^[25]。随着海拔升高,草甸植物群落多样性降低^[26],食草动物对食物的可选择性降低。同时,在高寒草甸生态系统中,多种植物单宁酸浓度随着海拔升高而增加^[27]。因此本研究选择生活在高海拔地区的青海田鼠(*Lasiopodomys fuscus*)来探究单宁酸对其体重的影响以及青海田鼠对单宁酸的适应性。

青海田鼠是仓鼠科(Circetidae)田鼠属动物,主

要分布在青海、四川等地, 栖息在海拔 3 700~4 800 m 的高寒草甸和草原^[28]。通常青海田鼠很少取食含有较高单宁酸等次生代谢产物的植物^[29], 但在食物匮乏的情况下, 青海田鼠会摄食含高单宁酸的植物^[30]。为探讨高原小哺乳动物对单宁酸 (TA) 的适应机制, 本研究以青海田鼠为研究对象, 制备不同 TA 含量的饲料, 分析单宁酸对鼠类的体重和肠道结构的影响, 为探讨单宁酸在高原动植物相互关系中的作用提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验动物

2017 年 8 月, 在果洛州玛沁县青珍乡 (34°12'05" N, 100°05'16" E, 海拔 4326 m) 高寒草甸采用笼捕法捕获 24 只健康、成年雄性青海田鼠。带回实验室后, 单笼饲养于中国科学院西北高原生物研究所动物饲养房内的 450 mm × 289 mm × 180 mm 塑料笼内, 适应 7 d, 笼内铺有木屑, 提供足量的水和食物。

1.2 试验食物

将北京科澳协力饲料有限公司生产的大小鼠生长全价颗粒饲料粉碎后, 分别添加 0、3%、6% 含量的单宁酸 (购自上海迈瑞尔化学技术有限公司)^[29], 再使用饲料颗粒机加工成颗粒状饲料, 放置于低温干燥处。

1.3 饲喂试验

2019 年 8 月 25 日至 10 月 25 日, 参考李俊年等^[31]以及张宾^[32]的方法, 将体重相似的青海田鼠随机分成 3 组, 每组 8 只, 分别用 0 (对照组, CK)、3% 和 6% TA 处理的饲料连续喂食。在饲喂期间保持室内温度保持在 (20 ± 3) °C, 定期清理粪便和垫料, 避免交叉污染。分别在第 7 天、第 14 天、第 28 天、第 48 天和第 60 天称量青海田鼠的食物摄入量 and 体重变化。

采用 Robbins^[33] 的公式计算试验个体对 TA 食物的摄入量, 即:

食物摄入量 = 投入食物量 - 剩余食物量。

1.4 样品处理

在试验第 61 天将所有青海田鼠麻醉处死, 取十二指肠、空肠、回肠中段的 3~4 cm 肠管, 迅速放置于 10% 中性福尔马林溶液中固定, 用于制作组织切

片, 测定小肠绒毛长度和隐窝深度。

1.5 测定指标

取下的肠道组织固定 48 h 后, 经过水洗、脱水、透明、浸蜡、包埋处理后, 进行切片, 经苏木精-伊红 (HE) 染色, 在显微镜下观察小肠结构, 使用 Motic Med 6.0 图像软件拍照, 在视野下测量 5 个最长肠绒毛处的绒毛长度和隐窝深度。

1.6 统计分析

采用混合线性效应模型分析单宁酸对青海田鼠体重变化或食物摄入量的影响, 以处理前到处理后 (0 - 60 d) 青海田鼠的体重或食物摄入量作为响应变量, 单宁酸的浓度和时间作为固定效应, 个体差异作为随机效应 (随机截距)。模型分析的目标: 1) 响应变量随时间的变化有无显著差异; 2) 响应变量随时间的变化在各组有无显著差异。模型选择的依据是响应变量体重与时间的变化趋势: 若响应变量与时间的变化趋势是直线型, 则时间变量设为连续性变量; 若响应变量与时间的变化趋势是无规律型, 则时间变量设为分类型变量。将单宁酸的浓度 0、3% 和 6% 设为 x_1 、 x_2 和 x_3 , 响应变量为 y ; 进食后若时间为连续型变量, 将第 0 - 60 天表示为 t ; 若时间为分类型变量, 将第 0、7、14、28、48、60 天分别表示为 t_1 、 t_2 、 t_3 、 t_4 、 t_5 、 t_6 。

根据以上假设, 参考赵晋芳的研究^[34], 构建 7 个模型, 分别为:

模型 I: $y = \beta_0 + \varepsilon$;

模型 II: $y = \beta_0 + \beta_1 t + \varepsilon$;

模型 III: $y = \beta_0 + \beta_1 t + \beta_1 t^2 + \varepsilon$;

模型 IV: $y = \beta_0 + \beta_1 t_2 + \beta_2 t_3 + \beta_3 t_4 + \beta_4 t_5 + \beta_5 t_6 + \varepsilon$;

模型 V: $y = \beta_0 + \beta_1 t + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \beta_4 t x_2 + \beta_5 t x_3 + \varepsilon$;

模型 VI: $y = \beta_0 + \beta_1 t + \beta_2 t^2 + \beta_3 x_2 + \beta_4 x_3 + \beta_5 t^2 x_2 + \beta_6 t^2 x_3 + \beta_7 x_2 + \beta_8 x_3 + \beta_9 t x_2 + \beta_{10} t x_3 + \varepsilon$;

模型 VII: $y = \beta_0 + \beta_1 t_2 + \beta_2 t_3 + \beta_3 t_4 + \beta_4 t_5 + \beta_5 t_6 + \beta_6 x_2 + \beta_7 x_3 + \beta_8 t_2 x_2 + \beta_9 t_3 x_2 + \beta_{10} t_4 x_2 + \beta_{11} t_4 x_2 + \beta_{12} t_5 x_2 + \beta_{13} t_6 x_2 + \beta_{14} t_2 x_3 + \beta_{15} t_3 x_3 + \beta_{16} t_4 x_3 + \beta_{17} t_5 x_3 + \beta_{18} t_6 x_3 + \varepsilon$ 。

式中: 模型 I 为空模型; 模型 II、III、V、VI 中的时间参数为连续型数据; 模型 IV、VII 中的时间参数为分类型数据。

将模型 I 至模型 VII 进行比较, 使用对数似然比评估模型, 通过 AIC 信息准则进行模型选择, 根据

ΔAIC 值进行排序, 筛选出最优模型^[34-35]。

采用单因素方差分析探讨单宁酸对小肠绒毛长度和隐窝深度的影响。使用 R 3.4.3 中的 lmer 程序包进行混合线性模型分析和模型选择, 使用 emmeans 程序包进行单个时间点的组间比较。

2 结果

2.1 模型选择

模型选择结果 (表 1) 表明, 单宁酸对青海田鼠体重的影响选择模型 VII; 单宁酸对青海田鼠食物摄入量的影响选择模型 VII。

2.2 单宁酸对青海田鼠体重变化的影响

混合线性效应模型结果表明 (表 2), 在单宁酸作用下, 青海田鼠的体重随着时间有显著变化 ($F = 2.235, P = 0.015$), 并且各组青海田鼠的体重随着时间变化也有显著差异 ($F = 62.943, P < 0.001$)。试验开始时, 各组间体重无显著差异 ($P > 0.05$); 第 7 天时, 3% TA 处理组的体重显著高于对照组 ($P <$

0.05), 6% TA 处理组的青海田鼠的体重与对照组无显著差异, 表明刚开始时 6% TA 对青海田鼠体重增加无抑制作用, 3% TA 对体重增加产生促进作用; 第 14 天和第 42 天时, 3 组青海田鼠体重接近; 第 60 天时, 6% TA 处理组的体重显著高于对照组, 表明青海田鼠对 6% TA 在一段时间之后产生了适应性, 6% TA 对其体重增加具有促进作用。

2.3 单宁酸对青海田鼠食物摄入量的影响

混合线性效应模型结果表明 (表 3), 在 0、3% 和 6% TA 的处理下, 青海田鼠的食物摄入量随着时间有显著变化 ($F = 5.949, P < 0.001$); 各组青海田鼠的食物摄入量, 随着时间的变化也有显著差异 ($F = 8.726, P = 0.00367$)。第 7 天时, 3% TA 处理组和对照组的青海田鼠食物摄入量分别下降了 33.3% 和 24.2%, 6% TA 处理组上升了 63.6%, 对照组与 3% TA 处理组的食物摄入量差异显著 ($P < 0.05$), 表明刚开始进食时, 3% TA 对青海田鼠的食物摄入产生抑制作用; 第 14 天时, 对照组与 6% TA 处理组的青海田鼠的食物摄入量上升, 3% TA 处理组的食物摄入量下

表 1 混合线性效应模型选择结果
Table 1 Mixed linear effect model selection results

响应变量 Response variable	固定效应 Fixed effect	随机效应 Random effect	模型 Model	自由度 DF	赤池信息准则 AIC	ΔAIC	对数似然比 logLik
体重 Body weight	单宁酸浓度、 饲喂时间 TA concentration, feeding Time	个体差异 Individual differences	VII	15	960.7	0.0	-459.80
			VI	8	965.3	4.6	-464.50
			V	8	966.0	5.3	-466.90
			II	10	967.2	6.5	-473.60
			III	6	967.3	6.6	-474.10
			IV	10	972.3	11.6	-4725.80
			I	5	1125.6	164.9	-557.82
食物摄入量 Food intake	单宁酸浓度、 饲喂时间 TA concentration, feeding time	个体差异 Individual differences	VII	15	671.2	0.0	-319.60
			VI	8	678.1	6.9	-327.10
			V	8	679.1	7.9	-329.40
			III	6	686.9	15.7	-332.50
			IV	10	687.2	16.0	-333.45
			II	10	687.5	16.3	-333.57
			I	5	691.5	20.3	-340.70

ΔAIC = 每个模型的 AIC 值 - 最小的 AIC 值; 下表同。

TA: tannic acid; DF: degrees of freedom; AIC: akaike information criterion; logLik: logarithm likelihood ratio statistic; ΔAIC : difference between the AIC value of each model and the minimum AIC value; this is applicable for the following tables as well.

表2 单宁酸对青海田鼠体重变化的影响
Table 2 Effects of tannic acid (TA) on body weight of *Lasiopodomys fuscus*

处理 Treatment	处理天数 Days of treatment					
	0 d	7 d	14 d	28 d	42 d	60 d
0 TA ($n = 8$)	27.175 ± 2.175a	35.250 ± 1.896b	35.375 ± 2.306a	36.545 ± 2.890a	37.625 ± 3.484a	36.375 ± 3.683b
3% TA ($n = 10$)	29.800 ± 3.463a	42.851 ± 3.025a	41.878 ± 3.094a	42.621 ± 3.159a	42.611 ± 3.134a	44.100 ± 3.086a
6% TA ($n = 10$)	31.000 ± 2.905a	39.800 ± 2.374ab	38.341 ± 2.129a	39.678 ± 2.077a	40.854 ± 2.235a	44.945 ± 2.262a
组内 Between groups	$F = 62.943, P < 0.001^*$					
交互作用 Interaction	$F = 2.235, P = 0.015^*$					

同列不同字母表示相同时间不同单宁酸处理间青海田鼠体重差异显著($P < 0.05$); 下表同。

Different lowercase letters within the same column indicate that the body weight of *Lasiopodomys fuscus* was significantly different between the different tannic acid (TA) treatments at the 0.05 level; this is applicable for the following tables as well.

表3 单宁酸对青海田鼠食物摄入量的影响
Table 3 Effects of tannic acid (TA) on food intake of *Lasiopodomys fuscus*

处理 Treatment	处理天数 Days of treatment					
	0 d	7 d	14 d	28 d	42 d	60 d
0 TA ($n = 8$)	4.125 ± 0.914b	3.125 ± 0.295b	3.500 ± 0.500a	3.000 ± 0.267b	2.750 ± 0.366b	4.000 ± 0.378b
3% TA ($n = 10$)	7.500 ± 0.764a	5.000 ± 0.447a	4.600 ± 0.562a	5.700 ± 0.517a	6.100 ± 0.458a	6.000 ± 0.516a
6% TA ($n = 10$)	2.200 ± 0.573c	3.600 ± 0.521ab	3.900 ± 0.379a	5.300 ± 0.335a	5.000 ± 0.298a	5.800 ± 0.359a
组内 Between Groups	$F = 8.726, P < 0.001^*$					
交互作用 Interaction	$F = 5.949, P < 0.001^*$					

降, 3个处理组间食物摄入量无显著差异($P > 0.05$), 但在第14天之后, 3%和6%TA处理组的青海田鼠食物摄入量呈上升趋势; 第28天至第60天, 3%处理组食物摄入量显著高于对照组, 表明在第14天后青海田鼠对3%TA产生适应性, TA促进青海田鼠食物摄入量增加。

2.4 单宁酸对青海田鼠小肠绒毛和隐窝深度的影响

不同TA处理组青海田鼠小肠绒毛长度有明显差异(表4)。6%TA处理组青海田鼠的小肠绒毛长度显著长于对照组和3%TA处理组($P < 0.05$), 3%TA处理组青海田鼠的小肠绒毛亦显著长于对照组($P < 0.05$), 表明TA对青海田鼠小肠绒毛生长具有促进作用。对照组的隐窝深度显著低于3%TA和6%TA处理组($P < 0.001$), 3%TA处理组的隐窝深度与6%TA处理组无显著差异, 表明TA在一定程度上

促进青海田鼠小肠隐窝深度的生长。绒毛长度/隐窝深度比(V/C)在3组处理组中无显著差异($P > 0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 单宁酸与青海田鼠食物摄入量

动物体重变化与其能量代谢状况密切相关。体重的维持和调节取决于能量摄入和消耗之间的平衡。混合线性效应模型结果表明, 随着青海田鼠对单宁酸的适应, 高浓度的单宁酸对青海田鼠的体重由抑制转变为促进作用, 这与单宁酸对大林姬鼠(*Apodemus speciosus*)作用相似^[36]。但如表2所列, 尽管不同处理组青海田鼠体重有显著差异, 但总体上青海田鼠体重是增加的。何岚等^[37]研究表明, 含3%和6%单宁酸的饲料可显著抑制东方田鼠体重增长, 与本研究结果相反。

啮齿动物的食性既受自身的遗传性影响, 也受

表 4 单宁酸对青海田鼠绒毛长度和隐窝深度的影响
Table 4 Effects of tannic acid (TA) on the villus length and crypt depth of *Lasiopodomys fuscus*

处理 Treatment	绒毛长度 Villus length/ μm	隐窝深度 Crypt depth/ μm	绒毛长度/隐窝深度 Villus length/crypt depth
0 TA ($n = 8$)	356.753 \pm 39.147c	110.022 \pm 4.260b	3.236 \pm 0.420a
3% TA ($n = 10$)	365.846 \pm 49.460b	133.720 \pm 4.247a	2.736 \pm 0.537a
6% TA ($n = 10$)	449.033 \pm 43.095a	130.229 \pm 8.380a	3.448 \pm 0.340a
<i>F</i>	26.83	22.36	0.86
<i>P</i>	< 0.001*	< 0.001*	0.448

生存环境的影响,是自然选择和环境适应的结果。顾新州^[38]对高原鼠兔食物选择的研究结果显示,生活在高海拔地区高原鼠兔的食物选择会随着栖息环境的变化,产生食性泛化。食性泛化是啮齿动物对环境适应的结果,也是其能从不同植物中获取更多营养所采取的策略。高海拔地区植被稀少,青海田鼠食物匮乏,对食物的选择性更低^[39],虽然 TA 对青海田鼠的体重有一定的负作用,但在能量需求条件下,为适应严酷环境,青海田鼠会做出改变食物选择性和食物可利用率的决策。通过摄食的调节来协调消化、同化水平的变化,补偿能量和营养的需求,使得青海田鼠能取食含较高浓度 TA 的植物。

单宁类植物次生代谢产物对动物的影响因其活性对动物的生理状况^[16]、植物群落丰富度而不同^[26],动物的食物选择对单宁酸的适应性亦有所不同^[25]。试验前期,TA 对青海田鼠食物摄入量具有一定的抑制作用,随着时间的推移,抑制作用逐渐消失;试验后期,青海田鼠适应了高浓度 TA,TA 对青海田鼠食物摄入量增加起到促进作用。李俊年等^[31]对根田鼠食物摄入量的研究显示,在 3% 和 6% 单宁酸处理下,TA 对根田鼠食物摄入量产生抑制作用。单宁酸可通过与胃肠道内的酶类结合,抑制酶类的功能,进而降低动物的食物摄入量^[40]。TA 对青海田鼠食物摄入量的抑制作用下降,可能是由于青海田鼠对 TA 的抑制作用产生了适应性^[31],同时 TA 与唾液蛋白结合^[41-42],其中的脯氨酸能够降低 TA 的作用^[43]。高浓度 TA 能够促进青海田鼠食物摄入量的增加,可能主要有两个原因。一是,植物次生代谢产物可分为两大类:有毒代谢产物和消耗减少代谢产物,前者导致食物摄入和排便减少,食物消化率增加;后者导致食物摄入和排便增加,食物消化率不变^[44]。二是,植物产生的次生代谢产物对取食后的食草动

物并不完全是负面作用的^[45]。植物产生次生代谢产物不只是由于食草动物的取食,还可能是受到紫外线、强光、低温、病原体入侵等因素诱导产生^[46]。生长在青藏高原的植物,长期处于极端胁迫的环境中(如高海拔、低温、强紫外线辐射等),其酚类次生代谢物浓度较高^[27],青海田鼠适量采食含单宁酸的食物,有助于清除体内的超氧化物,避免其对细胞的损伤。Lin 等^[30]研究也认为,高原鼯鼠挖掘等活动需要大量的能量,只能采食更多含有单宁酸的植物来满足自身能量的需求。

3.2 单宁酸与动物小肠结构

小肠的发育情况决定了肠道内营养物消化吸收,小肠消化吸收功能受到肠绒毛、隐窝深度与黏膜厚度和绒毛表面积等的影响。小肠绒毛长度与小肠吸收功能相关,其长度影响动物的生长发育^[47]。试验结果显示,单宁酸可以促进青海田鼠小肠绒毛的生长。Bozinovic 等^[48]研究也证实南美洲栗鼠(*Chinchilla brevicaudata*)通过促进小肠的增长,来适应添加的 TA。小肠隐窝深度与上皮细胞生成率有关^[49]。当外界或动物体内因素引起小肠上皮细胞生成率上升、隐窝深度变深,小肠会产生大量具有分泌功能的上皮细胞,引起动物的腹泻^[50]。本研究中 TA 组小肠隐窝深度显著高于对照组,表明 TA 可加快小肠上皮细胞生长速率,增加隐窝深度。TA 到达动物肠道后可能改变肠上皮细胞的功能状态,导致小肠营养吸收和利用受损^[16]。食物添加缩合单宁酸也会导致大鼠肠粘液分泌过多和肠上皮细胞增殖增加^[51]。动物小肠的吸收功能还和绒毛长度与隐窝深度的比值(V/C)有关^[50]。V/C 值增加表明小肠吸收消化能力增强;反之亦然。从结果来看,3 个处理组的 V/C 值无显著差异,说明 TA 并没有通过改变小肠结构影响其消化吸收能力。陈宝江等^[52]研究

提出, TA 对不同动物的影响存在显著差别。苟昌勇等^[53]的研究认为, TA 可通过增加肠道胰蛋白酶活性增强仔猪养分消化吸收。此外 TA 还可以降低小肠食糜 pH、增加养分溶解度, 提高营养物质的吸收^[54-55]。TA 对青海田鼠的促生长作用机制尚不清楚, 可能是通过影响消化酶、肠道微生物等方式来实现。

综上, 本研究讨论了单宁酸对青海田鼠食物摄入量与小肠结构的影响, 研究结果表明, 单宁酸会抑制青海田鼠进食, 随着时间推移, 抑制作用降低, 青海田鼠对单宁酸产生适应性后, 单宁酸起到促进其进食的作用, 但这一促进作用并不是通过改变小肠结构而实现的。

参考文献 References:

- [1] 李俊生, 宋延龄, 曾治高. 反刍动物的食物选择及其影响因素. *兽类学报*, 2003, 23(1): 66-73.
LI J S, SONG Y L, ZENG Z G. Food selectivity and influencing factors in ruminants. *Acta Theriologica Sinica*, 2003, 23(1): 66-73.
- [2] KELLY J F. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 2000, 78(1): 1-27.
- [3] 马建章, 陈化鹏, 孙中武, 李枫, 王槐, 李飞, 杜永欣, 李杰. 马鹿和狍饲料植物的营养质量. *生态学报*, 1996, 16(2): 269-354.
MA J Z, CHEN H P, SUN Z W, LI F, WANG H, LI F, DU Y X, LI J. Seasonal nutritional quality of red deer and roe deer forages in southern Xiao Xing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(2): 269-354.
- [4] 李绍文. 生态生物化学 (九): 哺乳动物对食物的选择. *生态学杂志*, 1991, 10(2): 65-71.
LI S W. Ecological biochemistry (9): Selection of food by mammals. *Chinese Journal of Ecology*, 1991, 10(2): 65-71.
- [5] SHIMADA A T T. Selective consumption of acorns by the Japanese wood mouse according to tannin content: A behavioral countermeasure against plant secondary metabolites. *Ecological Research*, 2008, 23(6): 1033-1038.
- [6] CHUNG-MACCOUBREY A L, HAGERMAN A E, KIRKPATRICK R L. Effects of tannins on digestion and detoxification activity in gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Physiological Zoology*, 1997, 70(3): 270-277.
- [7] IASON G R, PALO R T. Effects of birch phenolics on a grazing and a browsing mammal: A comparison of hares. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, 17(9): 1733-1743.
- [8] HEWITT D G, LAFON N W, KIRKPATRICK R L. Effect of tannins on galliform cecal partitioning. *Physiological Zoology*, 1997, 70(2): 175-180.
- [9] FOLEY W J. Digestion and energy metabolism in a small arboreal marsupial, the greater glider (*Petauroides volans*), fed high-terpene Eucalyptus, foliage. *Journal of Comparative Physiology B*, 1987, 157(3): 355-362.
- [10] 蒋巍. 单宁对高原鼠兔脂代谢的影响. 扬州: 扬州大学硕士学位论文, 2012.
JIANG W. The effect of tannins on the lipids metabolism of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). Master Thesis. Yangzhou: Yangzhou University, 2012.
- [11] 刘倩. 单宁酸对布氏田鼠代谢的影响. 扬州: 扬州大学硕士学位论文, 2014.
LIU Q. Effects of tannin on metabolism in brandt's voles. Master Thesis. Yangzhou: Yangzhou University, 2014.
- [12] LAWLER I, FOLEY W. Chemical ecology of eucalyptus essential oils in plant-herbivore interactions. *Medicinal and Aromatic Plants*, 2002, 15(1): 324-344.
- [13] MARSH K, WALLIS I, FOLEY W. Behavioural contributions to the regulated intake of plant secondary metabolites in koalas. *Oecologia*, 2007, 154(2): 283-290.
- [14] RHOADES D F, CATES R G. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry*, 1976, 10: 168-213.
- [15] CLAUSEN T P, PROVENZA F D, BURRITT E A, REICHARDT P B, BRYANT J P. Ecological implications of condensed tannin structure: A case study. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16(8): 2381-2392.
- [16] DAWSON J M, BUTTERY P J, JENKINS D. Effects of dietary quebracho tannin on nutrient utilisation and tissue metabolism in sheep and rats. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1999, 79(11): 1423-1430.
- [17] 李可洲, 李宁, 黎介寿. 短链脂肪酸对大鼠移植小肠形态及功能的作用研究. *世界华人杂志*, 2002, 10(6): 720-722.
LI K Z, LI N, LI J S. Effects of short-chain fatty acids on the morphology and function of small intestine transplanted in rats. *World Chinese Journal of Digestology*, 2002, 10(6): 720-722.

- [18] 韩正康. 家畜营养生理学. 北京: 中国农业出版社, 1991: 16-17.
HAN Z K. Animal Nutrition Physiology. Beijing: China Agriculture Press, 1991: 16-17.
- [19] 张玉仙, 王文利, 王金秋. 不同浓度的同源益生菌对 21 日龄肉鸡小肠黏膜结构的影响. *中国兽医杂志*, 2014, 50(7): 11-13.
ZHANG Y X, WANG W L, WANG J Q. Effects of different levels of homologous probiotics on small intestinal mucosa structure at 21-day-old broilers. *Chinese Journal of Veterinary Medicine*, 2014, 50(7): 11-13.
- [20] 李茜, 侯海锋. 水解单宁酸对肉鸡肠道形态和内源酶活性的影响. *今日畜牧兽医*, 2016(4): 45-48.
LI Q, HOU H F. Effects of hydrolyzed tannic acid on intestinal morphology and endogenous enzyme activities of broilers. *Hebei Xumu Shouyi*, 2016(4): 45-48.
- [21] 朱美霖. 单宁对布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 食物选择的影响. 郑州: 郑州大学硕士学位论文, 2017.
ZHU M L. Effects of tannin on food selectivity of *Lasiopodomys brandtii*. Master Thesis. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2017.
- [22] 焦广强. 大小、形状及单宁含量对人工种子扩散和命运的影响. 洛阳: 河南科技大学硕士学位论文, 2011.
JIAO G Q. Effect of seed size, shape and tannin content on seed fate and dispersal of artificial seeds. Master Thesis. Luoyang: He'nan University of Science and Technology, 2011.
- [23] 郭彩茹, 路纪琪. 单宁酸对棕色田鼠和小鼠食物选择、日食量和蛋白质消化率的影响. *中国比较医学杂志*, 2009, 19(11): 42-46.
GUO C R, LU J Q. Effect of tannic acid on food selection, food intake and protein digestion rate in mandarin vole and mice. *Chinese Journal of Comparative Medicine*, 2009, 19(11): 42-46.
- [24] 李俊年, 刘季科, 陶双伦. 饥饿和食物单宁酸对东方田鼠 (*Microtus fortis*) 食物摄入量和觅食行为的影响. *生态学报*, 2007, 27(11): 4478-4484.
LI J N, LIU J K, TAO S L. Effects of hunger and tannic acid on food intake and foraging behaviors in *Microtus fortis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(11): 4478-4484.
- [25] SHIMADA T, SAITOH T, SASAKI E. Role of tannin-binding salivary proteins and tannase-producing bacteria in the acclimation of the Japanese wood mouse to acorn tannins. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(6): 1165-1180.
- [26] 贺连选, 刘宝汉. 不同海拔高度的高寒草甸植物群落多样性的研究. *青海畜牧兽医杂志*, 2005, 35(5): 1-4.
HE L X, LIU B H. Study on diversity of plant community in alpine-cold meadow at different altitude. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences*, 2005, 35(5): 1-4.
- [27] 张欣. 高寒草甸植物酚类物质含量及其生物学评价. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2006.
ZHANG X. Phenols content and biology evaluation of alpine plants. Master Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2006.
- [28] 李德浩. 青海经济动物志. 西宁: 青海人民出版社, 1989: 689-691.
LI D H. Qinghai Economic Fauna. Xining: Qinghai People's Publishing House, 1989: 689-691.
- [29] HARBORNE J B. Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids. Oxford: University Press, 1991: 234-276.
- [30] LIN G H, XIE J X, CUI X F. Effects of supplemental dietary tannic acid on digestion in plateau zokors (*Eospalax baileyi*). *Annales Zoologici Fennici*, 2012, 49(5/6): 371-377.
- [31] 李俊年, 刘季科, 陶双伦. 单宁酸对根田鼠食物摄入量和蛋白质消化率的效应. *兽类学报*, 2003, 23(1): 52-57.
LI J N, LIU J K, TAO S L. Effects of tannic acid on the food intake and protein digestibility of root voles. *Acta Theriologica Sinica*, 2003, 23(1): 52-57.
- [32] 张宾. 单宁酸对布氏田鼠下丘脑黑色素浓集激素和食欲素表达的影响. 扬州: 扬州大学硕士学位论文, 2015.
ZHANG B. Effects of tannin acid on the expression of melanin concentrating hormone and orexin in hypothalamus of *Lasiopodomys brandtii*. Master Thesis. Yangzhou: Yangzhou University, 2015.
- [33] ROBBINS C T. Wildlife feeding and nutrition. *Journal of Wildlife Management*, 1997, 8(4): 80-88.
- [34] 赵晋芳. 重复测量线性混合模型在医学研究中的应用. 太原: 山西医科大学硕士学位论文, 2002.
ZHAO J F. Application of linear mixed model of repeated measurements in medical study. Master Thesis. Taiyuan: Shanxi Medical University, 2002.
- [35] BURNHAM K P, ANDERSON D R. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, 2001, 28(2): 111-119.
- [36] ZHANG Y, BARTLOW A W, WANG Z. Effects of tannins on population dynamics of sympatric seed-eating rodents: The potential role of gut tannin-degrading bacteria. *Oecologia*, 2018, 187(3): 667-678.
- [37] 何岚, 李俊年, 杨冬梅. 植物酚类化合物对东方田鼠体重增长和内脏器官发育的作用. *兽类学报*, 2010, 30(3): 297-303.
HE L, LI J N, YANG D M. Effects of plant phenolic compound on the growth and organ development of reed voles (*Microtus*

- fortis*). *Acta Theriologica Sinica*, 2010, 30(3): 297-303.
- [38] 顾新州. 青藏高原高寒地区植物次生代谢物季节变化及其对小哺乳动物取食行为的影响. 扬州: 扬州大学硕士学位论文, 2009.
GU X Z. The effect of plants secondary metabolites on the forage of little herbivorous mammals in Qing-Tibet alpine meadow ecosystem. Master Thesis. Yangzhou: Yangzhou University, 2009.
- [39] CHARNOV, ERIC L. Optimal foraging: Attack strategy of a mantid. *The American Naturalist*, 1976, 110(971): 141-151.
- [40] ZUCKER W V. Tannins: Does structure determine function? An ecological perspective. *The American Naturalist*, 1983, 121(3): 335-365.
- [41] MEHANSHO H, BUTLER L G, CARLSON D M. Dietary tannins and salivary proline-rich proteins: Interactions, induction, and defense mechanisms. *Annual Review of Nutrition*, 1987, 7(1): 423-440.
- [42] MEHANSHO H, ANN D, BUTLER L G. Induction of proline-rich proteins in hamster salivary glands by isoproterenol treatment and an unusual growth inhibition by tannin. *Journal of Biological Chemistry*, 1987, 262(25): 12344-12350.
- [43] GLICK Z, JOSLYN M A. Food intake depression and other metabolic effects of tannic acid in the rat. *The Journal of Nutrition*, 1970, 100(5): 509-515.
- [44] MCARTHUR C, ROBBINS C T, HAGERMAN A E. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Canadian Journal of Zoology*, 1993, 71(11): 2236-2243.
- [45] RAUBENHEIMER D. Tannic acid, protein, and digestible carbohydrate: Dietary imbalance and nutritional compensation in locusts. *Ecology*, 1992, 73(3): 1012-1017.
- [46] ROBBINS C T, HAGERMAN A E, AUSTIN P J. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *Journal of Mammalogy*, 1991, 72: 480-486.
- [47] RIDPATH J F, BOLIN S R, DUBOVI E J. Segregation of bovine viral diarrhea virus into genotypes. *Virology*, 1994, 205(1): 66-74.
- [48] BOZINOVIC F, NOVOA F F, SABAT P. Feeding and digesting fiber and tannins by an herbivorous rodent, *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1997, 118(3): 625-630.
- [49] 王子旭, 余锐萍, 陈越. 日粮锌硒水平对肉鸡小肠黏膜结构的影响. *中国兽医科技*, 2003, 33(7): 18-21.
WANG Z X, SHE R P, CHEN Y. Effect of different levels of zinc and selenium in diet on the structure of mucosa epithelium in broiler small intestine. *Chinese Veterinary Science*, 2003, 33(7): 18-21.
- [50] 刘秋东, 张中文, 刘凤华. 复方白头翁胶囊对腹泻犬小肠绒毛长度和隐窝深度的影响. *北京农学院学报*, 2011, 26(3): 42-44.
LIU Q D, ZHANG Z W, LIU F H. Effects of herbal medicine on villus height and crypt depth in small intestine of canine. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2011, 26(3): 42-44.
- [51] VALLET J, ROUANET J M, BESANÇON P. Dietary grape seed tannins: Effects on nutritional balance and on some enzymic activities along the crypt-villus axis of rat small intestine. *Annals of Nutrition and Metabolism*, 1994, 38(2): 75-84.
- [52] 陈宝江, 裴素俭, 魏忠华. 单宁酸对肉仔鸡生产性能和消化道酶活性的影响研究. *中国家禽*, 2012, 34(20): 26-28.
CHEN B J, FEI S J, WEI Z H. Effect of tannic acid on production performance and digestive enzyme activity of broiler. *China Poultry*, 2012, 34(20): 26-28.
- [53] 苟昌勇, 施晓丽, 孙澄慧, 石靖, 罗志军, 刘丽, 李登赴, 彭珊. 五倍子单宁酸对断奶仔猪生长性能、腹泻和养分消化的影响. *动物营养学报*, 2020, 32(11): 5137-5144.
GOU C Y, SHI X L, SUN C H, SHI J, LUO Z J, LIU L, LI D F, PENG S. Effects of gallnut tannic acid on growth performance, diarrhea and nutrient digestion in weaned piglets. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2020, 32(11): 5137-5144.
- [54] 王亚, 赵峰, 张虎. 单宁酸对生长猪胃-小肠仿生消化中消化酶活性及饲料粗蛋白消化率的影响. *畜牧兽医学报*, 2020, 51(6): 1332-1341.
WANG Y, ZHAO F, ZHANG H. Effects of tannic acid on digestive enzyme activity and digestibility of dietary crude protein in simulated gastric and intestinal digestion for growing pigs. *Acta Veterinaria Et Zootechnica Sinica*, 2020, 51(6): 1332-1341.
- [55] 刘华伟. 栗树单宁的抗氧化能力及其对肉兔生产性能的影响研究. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2010.
LIU H W. Study on antioxidant activity of chestnut tannins and its effect on growth performance of rabbits. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010.

(责任编辑 王芳)