

# 大绒鼠冷驯化和脱冷驯化能量代谢特征的变化

杨盛昌 单振光 黄春梅 刘春燕 朱万龙 罗 谦 王政昆\*

云南师范大学生命科学学院 昆明 650500

**摘要:**通过测定冷驯化(5℃)到脱冷驯化(30℃)条件下,大绒鼠(*Eothenomys miletus*)的体重、摄入量、静止代谢率(RMR)、非颤抖性产热(NST)和血清瘦素含量等参数,探讨了血清瘦素浓度与能量收支的关系。结果表明,冷驯化可致大绒鼠体重下降,RMR、NST、摄入量升高,血清瘦素浓度降低;脱冷驯化后大绒鼠体重增加,RMR、NST、摄入量降低,血清瘦素浓度增加。血清瘦素含量与体重呈正相关,与RMR、NST、摄入量呈负相关。表明大绒鼠的体重、摄入能和产热能力具有较强的可塑性,且瘦素可能参与了大绒鼠适应冷驯化及恢复过程中的能量平衡和体重的调节。

**关键词:**大绒鼠;血清瘦素;冷驯化;脱冷驯化

中图分类号:Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2012)02-120-07

## Variation of Energy Metabolism in *Eothenomys miletus* during Cold Acclimation and Rewarming

YANG Sheng-Chang SHAN Zhen-Guang HUANG Chun-Mei LIU Chun-Yan

ZHU Wan-Long LUO Qian WANG Zheng-Kun\*

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

**Abstract:** In order to study effects of serum leptin level on energy metabolism, we measured body mass, serum leptin levels, energy intake, rest metabolic rate (RMR), nonshivering thermogenesis (NST) in *Eothenomys miletus* under cold acclimation (5℃) or rewarming (30℃). Cold acclimation induced increases in RMR, NST, energy intake. Those measurements decreased after rewarming. Body mass, serum leptin levels decreased during cold acclimation treatment and increased after rewarming. Serum leptin levels were positively correlated with body mass and negatively correlated with RMR, NST and energy intake. These results suggest that body mass, energy intake, thermogenic Capacity in *E. miletus* has a strong phenotypic plasticity. Serum leptin participated in the regulation of energy balance and body mass in *E. miletus* during cold acclimation and rewarming.

**Key words:** *Eothenomys miletus*; Serum leptin; Cold acclimation; Rewarming

温带地区的小型哺乳动物在冬季往往要面临许多环境因子的胁迫,主要包括低温和可利用食物资源(食物数量和质量)的相对减少<sup>[1]</sup>。能量需求受到许多因素的影响,如环境温度、光周期、食性、栖息环境、个体大小和系统发生等<sup>[2-3]</sup>。野生动物的能量代谢水平受许多环境和生理因子的影响,其中温度作为自然环境中最重要的影响因子之一,对动物的体重、血清瘦

素含量、能量摄入和产热等有显著的影响<sup>[4]</sup>。

**基金项目** 国家自然科学基金项目(No. 31071925),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计划项目(No. 2011FZ082, 2008ZC043M);

\* 通讯作者, E-mail: wzk\_930@yahoo.com.cn;

**第一作者介绍** 杨盛昌,男,硕士研究生;研究方向:动物生理生态学;E-mail: yseccys@126.com。

收稿日期:2011-10-08, 修回日期:2012-01-02

与之相适应,体重表现出较强的可塑性,有些动物在冬季时体重下降<sup>[5-6]</sup>。除了体重的季节性变化,血清瘦素含量和能量收支也表现出明显的季节性变化<sup>[6-7]</sup>。瘦素(leptin)是由脂肪细胞分泌的一种蛋白类激素,具有抑制摄食、促进产热和降低体重的作用<sup>[8]</sup>。因此,探讨温度驯化条件下动物的血清瘦素与能量收支的关系,有助于阐明野生小型哺乳动物体重的调节机理,进一步理解其生态适应机理<sup>[9]</sup>。

横断山脉地区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地区;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”<sup>[10]</sup>;同时,该地区是“南北动物迁移和扩散的走廊及通道”<sup>[11]</sup>。因此,这一地区一直都被科学家们视为生物多样性最具特色的一个区域<sup>[12]</sup>。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,栖居于此的小型哺乳动物可能会具有某些特殊的生理生态适应特征。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,是横断山地区的固有类群及典型代表<sup>[13]</sup>。关于大绒鼠的相关研究主要有大绒鼠的体温调节和产热特征<sup>[14-15]</sup>、蒸发失水<sup>[16]</sup>、血清瘦素和能量代谢特征<sup>[17]</sup>等,脱冷环境下大绒鼠的能量利用对策研究还未见报道。本实验在以前的研究基础上,通过测定冷驯化到脱冷驯化条件下大绒鼠的体重、血清瘦素含量、摄入能、静止代谢率、非颤抖性产热能力等生理指标,以理解该物种对横断山特殊环境的生存适应机理。

## 1 研究方法

**1.1 自然概况** 实验所用大绒鼠于2010年3月捕自云南省大理白族自治州青光山(N24°41′~25°34′,E100°52′~101°23′,海拔2 098~2 340 m)。该地区地处云贵高原与横断山脉结合部位(属横断山),地势西北高,东南低。境内雪斑山是州内群山的最高峰,海拔4 295 m;最低点是云龙县怒江边的红旗坝,海拔730 m。

大理州地处低纬高原,冬干夏雨,冬半年(11月至次年4月)干季雨量仅占全年降雨量的5%~15%,5~10月雨季降雨量占全年的85%~95%。年平均气温15℃,年极端气温最高30.4℃,最低-7.8℃。该地区干湿季节分明,年温差小,日温差大,表现出明显的高原季风气候特点<sup>[18]</sup>。

**1.2 动物处理** 动物在当地地方病防治站消毒灭蚤,然后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260 mm×160 mm×150 mm),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。实验选取健康雄性大绒鼠27只,平均体重为(42.89±2.39)g,随机分为起始对照组(0 d)、冷驯化组(28 d)和脱冷驯化组(56 d),每组9只动物,实验前各组体重差异不显著。冷驯化组大绒鼠在低温(5℃,12L:12D)条件下饲养28 d,而脱冷驯化组于冷驯化28 d后,立即转入高温(30℃,12L:12D)条件下饲养28 d。3组动物分别于0 d、28 d和56 d处死。

**1.3 能量摄入** 动物的消化能量收支采用食物平衡法进行测定<sup>[19]</sup>,单只动物放入代谢笼内(长×宽×高为20 cm×15 cm×15 cm),无巢材。捕获的大绒鼠在代谢笼内适应1周后,分别于0 d、28 d、56 d进行测定。实验前一天11:00~13:00时,定量(食物9.5~10.5 g)给动物喂食,次日称量动物体重后小心收集剩余食物,每次收集时间均在11:00~13:00时进行。收集的食物,在烘箱中干燥至恒重,取部分样品称量,重量在1.0 g左右,精确到0.000 1 g,用长沙友欣仪器厂生产的YX-ZR/Q金鹰全自动量热仪测定热值,测定方法依照说明书。体重为实验前后的平均值,并计算摄入能。摄入能(kJ/d)=摄入干物质量(g/d)×食物热值(kJ/g)。

**1.4 代谢率测定** 用澳大利亚生产的ADML870型开放式呼吸仪测定动物的静止代

谢率(rest metabolic rate, RMR), 代谢率的计算方法参照 Hill<sup>[20]</sup>。呼吸室容积为 500 ml, 进入呼吸室的气体流量为 200 ml/min。温度用上海博迅医疗设备厂生产的 SPX-300 型人工气候箱控制(温度波动  $\pm 0.5^\circ\text{C}$ ), 实验温度控制在  $(25.0 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ , 此温度在大绒鼠的热中性区内<sup>[16]</sup>。实验动物分别于 0 d、28 d、56 d 测定 RMR, 实验进行 1.5 h, 前 0.5 h 使动物适应呼吸室环境, 记录 1 h, 每隔 1 min 记录一次, 选取 10 个连续稳定的最低值来计算静止代谢率, 实验前后均称体重(精确到 0.1 g)。

在 RMR 测定后, 迅速取出动物, 皮下注射去甲肾上腺素(norepinephrine, NE), 用澳大利亚生产 ADML870 开放式呼吸仪测定动物在  $25^\circ\text{C}$  下的最大非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)。NE 注射剂量的确定用浓度梯度法进行预备实验, 最终确定 NE 注射剂量为体重的 0.8 mg/kg, NST 测定时间为 30 min, 选取最大代谢反应作为 NST<sup>[21]</sup>。

**1.5 血清中瘦素的测定** 将驯化后的动物处死, 取血,  $4^\circ\text{C}$  下静置 1 h 后, 在  $4^\circ\text{C}$  下以 4 000 r/min 离心 30 min, 吸取上层血清置于  $-80^\circ\text{C}$  超低温冰箱内保存。血清瘦素含量采用瘦素放射免疫分析试剂盒(美国 Linco 公司生产)测定。

**1.6 统计分析** 采用 SPSS 16.0 软件包进行实验数据的统计。对冷驯化及脱冷驯化条件下体重变化、BMR、NST 和摄入能采用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行分析, 体重、BMR、NST、摄入能与血清瘦素浓度关系采用相关分析(correlation analysis)。结果均以平均值  $\pm$  标准误(Mean  $\pm$  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 体重** 在冷驯化下, 大绒鼠的体重降低, 第 28 天的体重与对照组(0 d)差异极显著( $F = 10.832, P < 0.01$ ), 脱冷驯化第 28 天大绒鼠体重与对照组(0 d)差异不显著( $F = 1.235, P > 0.05$ ) (图 1)。

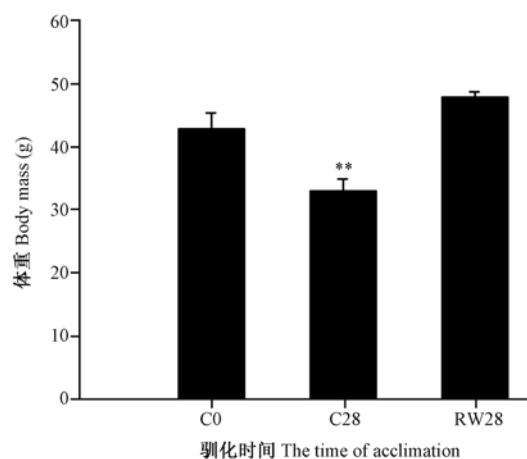


图 1 冷驯化和脱冷驯化对大绒鼠体重的影响

Fig. 1 Effects of cold acclimation and rewarming on body mass in *Eothenomys miletus*

与 0 天比较,  $**P < 0.01$ ; C0 表示冷驯化前 0 天, C28 表示冷驯化第 28 天, RW28 表示脱冷驯化第 28 天。

Compared with day 0,  $**P < 0.01$ . C0 = before cold acclimation, C28 = days of cold acclimation, RW28 = days after rewarming.

**2.2 产热特征** 在冷驯化下, 大绒鼠的 RMR 和 NST 升高, 第 28 天大绒鼠的 RMR 和 NST 与对照组(0 d)差异极显著( $F = 20.982, P < 0.01$ ;  $F = 21.775, P < 0.01$ ), 脱冷驯化第 28 天大绒鼠的 RMR 和 NST 都降低, RMR 与对照组(0 d)差异极显著( $F = 24.782, P < 0.01$ ), NST 与对照组(0 d)差异不显著( $F = 0.162, P > 0.05$ ) (图 2)。

**2.3 摄入能** 在冷驯化下, 大绒鼠的摄入能升高, 第 28 天的摄入能与对照组(0 d)差异显著( $F = 7.082, P < 0.05$ ), 脱冷驯化第 28 天大绒鼠摄入能降低, 摄入能与对照组(0 d)差异不显著( $F = 1.790, P > 0.05$ ) (图 3)。

**2.4 血清瘦素** 在冷驯化下, 大绒鼠的血清瘦素含量降低, 第 28 天的血清瘦素含量与对照组(0 d)差异显著( $F = 8.832, P < 0.05$ ), 脱冷驯化第 28 天大绒鼠血清瘦素与对照组(0 d)差异显著( $F = 7.235, P < 0.05$ ) (图 4)。

**2.5 血清瘦素含量与体重的相关性** 大绒鼠血清瘦素的浓度与体重呈极显著正相关关系( $r = 0.684, P < 0.01$ ) (图 5)。

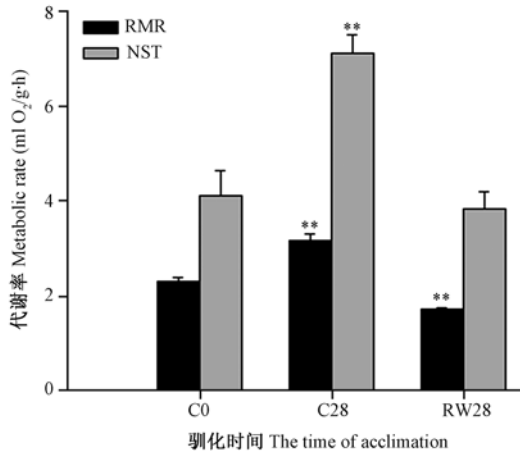


图2 冷驯化和脱冷驯化对大绒鼠代谢率的影响

Fig.2 Effects of cold acclimation and rewarming on metabolic rate in *Eothenomys miletus*

与0天比较, \*\* $P < 0.01$ ; C0表示冷驯化前0天, C28表示冷驯化第28天, RW28表示脱冷驯化第28天。

Compared with day 0, \*\* $P < 0.01$ . C0 = before cold acclimation, C28 = days of cold acclimation, RW28 = days after rewarming.

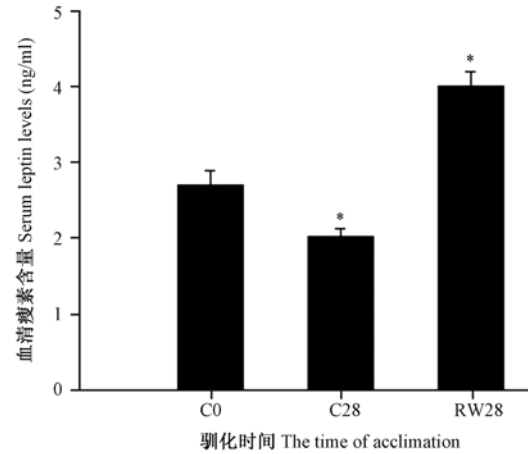


图4 冷驯化和脱冷驯化对大绒鼠血清瘦素含量的影响

Fig.4 Effects of cold acclimation and rewarming on serum leptin levels in *Eothenomys miletus*

与0天比较, \* $P < 0.05$ ; C0表示冷驯化前0天, C28表示冷驯化第28天, RW28表示脱冷驯化第28天。

Compared with day 0, \* $P < 0.05$ . C0 = before cold acclimation, C28 = days of cold acclimation, RW28 = days after rewarming.

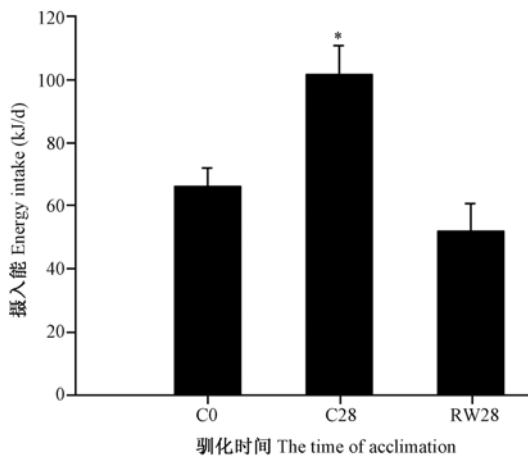


图3 冷驯化和脱冷驯化对大绒鼠摄入能的影响

Fig.3 Effects of cold acclimation and rewarming on energy intake in *Eothenomys miletus*

与0天比较, \* $P < 0.05$ ; C0表示冷驯化前0天, C28表示冷驯化第28天, RW28表示脱冷驯化第28天。

Compared with day 0, \* $P < 0.05$ . C0 = before cold acclimation, C28 = days of cold acclimation, RW28 = days after rewarming.

**2.6 血清瘦素含量与摄入能和产热特征的关系** 大绒鼠血清瘦素的浓度与摄入能、RMR、NST都呈显著负相关( $r = -0.635$ ,  $P < 0.01$ ;  $r = -0.539$ ,  $P < 0.01$ ;  $r = -0.551$ ,  $P < 0.01$ )。

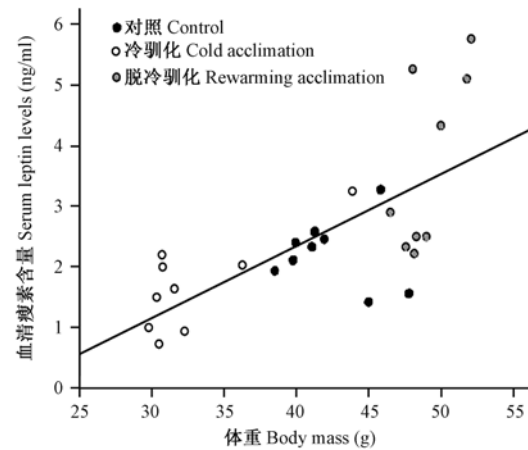


图5 大绒鼠血清瘦素含量和体重的相关性

Fig.5 Correlation of serum leptin levels with body mass in *Eothenomys miletus*

### 3 讨论

**3.1 温度与体重、能量摄入及产热的关系** 在许多小型哺乳动物中,体重存在季节性变化是对能量的获得性(食物数量与质量)与能量需求(体温调节、繁殖等)的适应<sup>[22]</sup>。小型哺乳动物冬季的能量收支有两种相反的进化对策<sup>[5]</sup>:冬眠哺乳动物在秋季体重急剧增加,冬

眼前能量的大量贮存与冬眠时低代谢率使得动物顺利过冬;而非冬眠小型哺乳动物在秋季体重下降,从而降低了总体代谢率和对能量的需要。在本实验中,不同温度条件下大绒鼠的体重不能维持恒定。

冷驯化对动物许多生理参数均有显著影响,体重也不例外。本实验中,4周的低温驯化显著降低了大绒鼠的体重。然而动物的体重对低温胁迫的反应是不一样的,环颈旅鼠(*Dicrostonyx groenlandicus*)和金黄仓鼠(*Mesocricetus auratus*)体重增加<sup>[23]</sup>;小林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*)<sup>[24]</sup>和非洲刺毛鼠(*Acomys cahirinus*)<sup>[25]</sup>体重没有明显的变化。对于大多数田鼠亚科动物,如草原田鼠(*Microtus ochrogaster*)和草甸田鼠(*M. pennsylvanicus*)在低温条件下其体重均明显下降<sup>[1,26-27]</sup>。大绒鼠属于田鼠亚科动物,本研究也表明:在冷驯化条件下大绒鼠体重显著降低,这一变化可能与外界环境温度降低有关,大绒鼠通过降低体重以减少能量的绝对需求<sup>[28]</sup>。这与季节性变化中冬季大绒鼠体重显著降低结果相一致<sup>[29]</sup>。在脱冷驯化条件下大绒鼠体重增高。

动物对能量的摄入、处理及分配的速率及效率会影响动物的存活、繁殖和生长发育<sup>[30]</sup>。长期的低温胁迫,可导致动物个体的能量消耗达到极限,同时也促使能量输入增加、食物利用效率及产热能力的增强<sup>[31-32]</sup>。静止代谢率(RMR)能反应不同物种和个体之间的能量消耗水平,在动物适应环境的过程中具有重要的意义<sup>[33]</sup>,它受温度、食物、动物的活动性等多个因素影响<sup>[34]</sup>。非颤抖性产热(NST)是小型哺乳动物适应严寒环境的有效而经济的产热方式<sup>[35]</sup>,许多小型哺乳动物在低温驯化时显示NST增加,NST增加对动物越冬或低温条件下生存有利<sup>[36]</sup>。如生活在寒冷地区的非冬眠小型哺乳动物增加NST,从而增加动物对冷的耐受性<sup>[37]</sup>。低温可导致许多小型啮齿动物摄入能、RMR、NST的增加,如高山姬鼠(*Apodemus chevrieri*)<sup>[38]</sup>、大绒鼠<sup>[17]</sup>、中缅树鼩(*Tupaia belangeri*)<sup>[39]</sup>、布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)<sup>[40]</sup>。本研究中,大绒鼠在

冷驯化下的摄入能、RMR、NST显著增加。表明大绒鼠通过增加摄入能、RMR、NST来应对寒冷环境的胁迫,适应横断山的低温环境。在脱冷驯化条件下大绒鼠摄入能、RMR、NST降低,表现出与冷驯化条件下相反的结果,来维持能量的平衡与稳定。

**3.2 血清瘦素与体重的关系** 血液中存在的瘦素,以信号分子的形式随血液循环作用于下丘脑,然后以反馈环的形式控制体内脂肪含量,保持体重的稳定<sup>[41]</sup>。很多小型哺乳动物,包括根田鼠(*M. oeconomus*)<sup>[42]</sup>、高山姬鼠<sup>[38]</sup>、黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)<sup>[43]</sup>的研究发现,血清瘦素的浓度与体重和体脂含量呈正相关。本研究对冷驯化到脱冷驯化条件下大绒鼠血清瘦素的测定表明,血清瘦素的浓度与体重呈显著正相关,在冷驯化条件下瘦素浓度较低,为 $(2.02 \pm 0.80)$  ng/ml,其体重也较轻,为 $(33.01 \pm 1.89)$  g;而在脱冷驯化条件下瘦素浓度则升高到 $(4.00 \pm 0.72)$  ng/ml,其体重也增加为 $(47.77 \pm 0.89)$  g。

### 3.3 血清瘦素与能量摄入和产热特征的关系

瘦素在调节脂肪储存、保持能量收支平衡方面有重要作用<sup>[43]</sup>。研究表明,瘦素能够调节包括人在内的很多哺乳动物的食物摄入和能量代谢<sup>[44]</sup>,同时瘦素还可以增加褐色脂肪组织中解偶联蛋白的表达<sup>[45]</sup>。高水平的瘦素浓度可以抑制食物摄取,同时,通过交感神经系统触发组织器官的能量消耗增加<sup>[8,46]</sup>。当能量储存增加时,可以降低食物摄取和增加能量消耗,能量平衡出现负向调节<sup>[46]</sup>。研究表明,瘦素可能分别调节产热和食物摄入这两个过程,其他因子也可能参与冷诱导的食物摄入增加<sup>[4]</sup>。对高山姬鼠<sup>[38]</sup>和大绒鼠<sup>[17]</sup>的研究发现,在冷驯化条件下瘦素含量降低,RMR、NST、摄入能显著增加。长爪沙鼠<sup>[9]</sup>和布氏田鼠<sup>[47]</sup>在冷驯化条件下,随着血清瘦素含量的下降,NST明显升高,二者呈显著负相关。本研究中,冷驯化条件下大绒鼠血清瘦素降低,RMR、NST、摄入能显著增加,呈显著负相关。在冷驯化条件下大绒鼠摄入能显著增加,RMR和NST极显著增加,说

明在冷驯化条件下大绒鼠能量摄入和产热能力增加。能量摄入的增加可以补偿其用于产热和自身维持等生理活动能量消耗的增加,从而保持能量的相对平衡。大量的研究表明,冷驯化使小哺乳动物的整体产热水平增加,而在脱冷驯化中表现出相反的结果<sup>[48-49]</sup>。与本研究的结果相类似。

#### 4 结 论

在冷驯化到脱冷驯化条件下,瘦素可能参与了体重、摄入能和产热的调节。冷驯化条件下,大绒鼠降低体重和增加摄入能来补偿低温导致的能量消耗增加。而在脱冷驯化条件下,大绒鼠以增加体重、减少摄入能和产热能力来维持能量平衡。瘦素可能通过影响大绒鼠能量摄入和能量消耗两条途径来保持能量的相对平衡。这种能量收支调节对策对于小型啮齿动物适应横断山区特殊的气候具有重要意义。

#### 参 考 文 献

- [ 1 ] Voltura M B, Wunder B A. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction on body composition dynamics of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Physiol Zool*, 1998, 71(3): 321 - 328.
- [ 2 ] Nagy K A, Girard I A, Brown T K. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annu Rev Nutr*, 1999, 19(1): 247 - 277.
- [ 3 ] Bacigalupe L D, Bozinovic F. Design, limitations and sustained metabolic rate: lessons from small mammals. *J Exp Biol*, 2002, 205(19): 2963 - 2970.
- [ 4 ] Abelenda M, Ledesma A, Rial E, et al. Leptin administration to cold-acclimated rats reduces both food intake and brown adipose tissue thermogenesis. *Journal of Thermal Biology*, 2003, 28(6/7): 525 - 530.
- [ 5 ] Nagy T R, Gower B A, Stetson M H. Endocrine correlates of seasonal body mass dynamics in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Amer Zool*, 1995, 35(3): 246 - 258.
- [ 6 ] Klingenspor M, Nigemann H, Heldmaier G. Modulation of leptin sensitivity by short photoperiod acclimation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *J Comp Physiol: B*, 2000, 170(1): 37 - 43.
- [ 7 ] Rousseau K, Aetha Z, Loudon A S I. Leptin and seasonal mammals. *Journal of Neuroendocrinology*, 2003, 15(4): 409 - 414.
- [ 8 ] Friedman J M, Halaas J L. Leptin and the regulation of body weight in mammals. *Nature*, 1998, 395(6704): 763 - 770.
- [ 9 ] 李兴升, 王德华, 杨明. 冷驯化条件下长爪沙鼠血清瘦素浓度的变化及其与能量收支和产热的关系. *动物学报*, 2004, 50(3): 334 - 340.
- [ 10 ] 冯祚建, 蔡桂全, 郑昌琳. 西藏哺乳类. 北京: 科学出版社, 1986.
- [ 11 ] 吴征镒, 王荷生. 中国自然地理: 植物地理. 北京: 科学出版社, 1985: 118 - 121.
- [ 12 ] 韩联宪. 丰富的生物多样性. *科技文萃*, 2004, (4): 38 - 47.
- [ 13 ] 郑少华. 川黔地区第四纪啮齿动物化石. 北京: 科学出版社, 1993.
- [ 14 ] 王政昆, 刘璐, 梁子卿, 等. 大绒鼠体温调节和产热特征. *兽类学报*, 1999, 19(4): 276 - 286.
- [ 15 ] 王海, 杨晓密, 刘春燕, 等. 大绒鼠和高山姬鼠的体温调节和产热特征. *兽类学报*, 2006, 26(2): 144 - 151.
- [ 16 ] 朱万龙, 杨永宏, 贾婷, 等. 横断山两种小型哺乳动物的蒸发失水与体温调节. *兽类学报*, 2008, 28(1): 65 - 74.
- [ 17 ] Zhu W L, Jia T, Wang Z K, et al. 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*, 2010, 35(1): 41 - 46.
- [ 18 ] 罗谦, 王政昆, 朱万龙, 等. 云南下关地区大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 体温调节和产热特征日节律的初步研究. *生物学杂志*, 2011, 28(4): 14 - 17.
- [ 19 ] Rosenmann M, Morrison P. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O<sub>2</sub>. *Am J Physiol*, 1974, 226(3): 490 - 495.
- [ 20 ] Hill R W. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. *J Applied Physiology*, 1972, 33(2): 261 - 263.
- [ 21 ] 柳劲松, 李庆芬. 高原鼠兔冷驯化和脱冷驯化中的产热变化. *动物学报*, 1996, 42(4): 377 - 385.
- [ 22 ] 王玉山, 王祖望, 王德华. 温度和光周期对高原鼠兔和根田鼠最大代谢率的影响. *动物学研究*, 2001, 22(3): 200 - 204.
- [ 23 ] Nagy T R, Negus N C. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality. *Physiological Zoology*, 1993, 66(4): 537 - 560.
- [ 24 ] Klaus S, Heldmaier G, Ricquier D. Seasonal acclimation of bank voles and wood mice: nonshivering thermogenesis

- and thermogenic properties of brown adipose tissue mitochondria. *J Comp Physiol: B*, 1988, 158(2): 157 - 164.
- [25] Khokhlova I S, Krasnov B R, Shenbrot G I, et al. Body mass and environment; a study in Negev rodents. *Israel J Zool*, 2000, 46(47): 1 - 13.
- [26] Iverson S L, Turner B N. Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology*, 1974, 55(5): 1030 - 1041.
- [27] 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. *兽类学报*, 1990, 10(1): 40 - 53.
- [28] 王蓓, 徐伟江, 姜文秀, 等. 高山姬鼠冷驯化过程中的能量收支. *兽类学报*, 2007, 27(4): 395 - 402.
- [29] 朱万龙, 贾婷, 王睿, 等. 大绒鼠消化道形态的季节变化. *动物学杂志*, 2009, 44(2): 121 - 126.
- [30] Karasov W H. Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 1986, 1(4): 101 - 104.
- [31] Hayes J P, Chappell M A. Effects of cold acclimation on maximum oxygen consumption during cold exposure and treadmill exercise in deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Physiol Zool*, 1986, 59(4): 473 - 481.
- [32] 张武先, 王政昆, 徐伟江, 等. 冷驯化对中缅树鼩能量代谢的影响. *兽类学报*, 2002, 22(2): 123 - 129.
- [33] McNab B K. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiol Zool*, 1997, 70(6): 718 - 720.
- [34] Anderson K J, Allen A P, Gillooly J F, et al. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession. *Ecology Letters*, 2006, 9(6): 673 - 682.
- [35] Jansky L. Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 1973, 48(1): 85 - 32.
- [36] Himms-Hagen J. Brown adipose tissue and cold-acclimation//Trayhurn P N D G. *Brown Adipose Tissue*. London: Edward Arnold, 1986: 214 - 268.
- [37] Heldmaier G, Steinlechner S, Ruf T, et al. Photoperiod and thermoregulation in vertebrates: body temperature rhythms and thermogenic acclimation. *J Biol Rhythms*, 1989, 4(2): 251 - 265.
- [38] Zhu W L, Wan B, Cai J H, et al. Thermogenesis, energy intake and serum leptin in *Apodemus chevrieri* in Hengduan Mountains region during cold acclimation. *Journal of Thermal Biology*, 2011, 36(3): 181 - 186.
- [39] 张麟, 王睿, 杨芳, 等. 中缅树鼩肝在冷适应条件下的产热特征. *动物学杂志*, 2009, 44(4): 47 - 57.
- [40] Li X S, Wang D H. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Hormones and Behavior*, 2005, 48(3): 321 - 328.
- [41] Campfield L A, Smith F J, Guisez Y, et al. Recombinant mouse OB protein: Evidence for a peripheral signal linking adiposity and central neural networks. *Science*, 1995, 269(5223): 546 - 549.
- [42] Wang J M, Zhang Y M, Wang D H. Seasonal regulations of energetics, serum concentrations of leptin, and uncoupling protein 1 content of brown adipose tissue in root voles (*Microtus oeconomus*) from the Qinghai-Tibetan Plateau. *J Comp Physiol: B*, 2006, 176(7): 663 - 671.
- [45] Trayhurn P. Endocrine and signalling role of adipose tissue; new perspectives on fat. *Acta Physiol Scand*, 2005, 184(4): 285 - 293.
- [46] Baskin D G, Blevins J E, Schwartz M W. How the brain regulates food intake and body weight: the role of leptin. *J Pediatr Endocrinol Metab*, 2001, 14(6): 1417 - 1429.
- [47] Pagano C, Marzolo M, Granzotto M, et al. Acute effects of exercise on circulating leptin in lean and genetically obese *fa/fa* rats. *Biochem Biophys Res Commun*, 1999, 255(3): 698 - 702.
- [48] Haynes W G, Morgan D A, Walsh S A, et al. Receptor-mediated regional sympathetic nerve activation by leptin. *J Clin Invest*, 1997, 100(2): 270 - 278.
- [49] Li X S, Wang D H. Photoperiod and temperature can regulate body mass, serum leptin concentration, and uncoupling protein 1 in brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 2007, 80(3): 326 - 334.
- [50] Kopecky J, Sigurdson L, Park I R, et al. Thyroxine 5'-deiodinase in brown adipose tissue of myopathic hamsters. *Am J Physiol*, 1986, 251(1): E8 - E13.
- [51] Oufara S, Barré B, Rouanet J L, et al. Great adaptability of brown adipose tissue mitochondria to extreme ambient temperatures in control and cold-acclimated gerbils as compared with mice. *Comp Biochem Physiol: B*, 1988, 90(1): 209 - 214.