

冷驯化对中缅树鼩褐色脂肪组织适应性产热的影响

高文荣^{1,2△}, 曹能¹, 朱万龙¹, 张浩¹, 王政昆^{1*}, 陈金龙^{3△}

(1. 云南省高校西南山地生态系统动植物生态适应进化及保护重点实验室, 云南师范大学生命科学学院, 昆明 650500;
2. 云南师范大学能源与环境科学学院, 昆明 650500; 3. 昆明市海口林场, 昆明 650114)

【摘要】 目的 探讨环境温度对中缅树鼩体重、褐色脂肪组织 (BAT) 产热活性及解偶联蛋白 1 含量的影响, 为建立树鼩肥胖模型提供理论依据。**方法** 将 40 只体重相似的成年中缅树鼩随机分为 5 组 (每组 8 只): 对照组 (0 d), 置于 (25 ± 1) °C, 12 L/12 D 条件下饲养; 以及置于 (5 ± 1) °C, 12 L/12 D 条件下分别驯化 7、14、21 d 和 28 d 组。驯化结束后测定动物的体重、非颤抖性产热 (NST)、褐色脂肪组织重量以及解偶联蛋白 1 (UCP1) 的含量。**结果** 与对照组 (0 d) 相比, 冷驯化组中缅树鼩的体重、NST、BAT 重量以及 UCP1 含量都显著增加, BAT 颜色也明显加深, 冷驯化 28 d 后, 体重增加了 26.32%, NST 增加了 20.65%, BAT 重量增加了 53.85%, UCP1 含量增加了 43%。UCP1 含量与 BAT 重量和 NST 显著正相关。**结论** 中缅树鼩可能通过冷驯化诱导 BAT 组织增生和 UCP1 表达上调, 从而增强 BAT 产热活力以增加能量支出, 推测 BAT 可能作为以能量学途径治疗肥胖的靶器官。

【关键词】 中缅树鼩; 冷驯化; 非颤抖性产热; 褐色脂肪组织; 解偶联蛋白 1; 肥胖; 产热

【中图分类号】 Q95-33 **【文献标识码】** A **【文章编号】** 1005-4847(2015)06-0567-06

Doi:10.3969/j.issn.1005-4847.2015.06.004

Adaptive thermogenesis of the brown adipose tissue in tree shrews (*Tupaia belangeri*) during cold acclimation

GAO Wen-rong^{1,2△}, CAO Neng¹, ZHU Wan-long¹, ZHANG Hao¹, WANG Zheng-kun^{1*}, CHEN Jin-long^{3△}

(1. Key Laboratory of Ecological Adaptive Evolution and Conservation of Animals-Plants in Southwest Mountain Ecosystem of University in Yunnan Province, School of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China;
2. School of Energy and Environmental Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500;
3. Haikou Forest Farm of Kunming, Kunming 650114)

【Abstract】 Objective To investigate the effect of ambient temperature on body mass, thermogenic activity and uncoupling protein-1 (UCP1) content of brown adipose tissue (BAT) in tree shrews (*Tupaia belangeri*), and to provide theoretical basis for establishing tree shrews model of obesity. **Methods** Forty healthy adult tree shrews with similar body mass were used in our experiment. The tree shrews were divided into five groups (n = 8): control group (0 d), the animals were maintained under 25 ± 1 °C and 12L:12D (light : dark, lights on 08:00) photoperiod; and the animals were maintained under 5 ± 1 °C and 12L:12D photoperiod for 7 d, 14 d, 21 d and 28 d groups, respectively. At the end of experiment, the changes of body mass, nonshivering thermogenesis (NST), BAT mass and uncoupling protein 1 (UCP1) content were determined. **Results** Compared with the control group (0 d), the body mass, NST, BAT mass and UCP1 content of the cold acclimation groups were improved significantly, the BAT color also obviously deepened, and after cold acclimation for 28 d, the body mass, NST, BAT mass and UCP1 content were increased by 26.32%, 20.65%, 53.85% and 43%, respectively. Apparently, the UCP1 content was significantly positively correlated with BAT mass and NST. **Conclusions** BAT proliferation may be induced and UCP1 expression upregulated by cold acclimation in *Tupaia belangeri*, therefore, en-

【基金项目】 国家科技支撑计划项目子课题 (编号:2014BAI01B01-06); 国家国际科技合作专项项目 (编号:2014DFR31040); 国家自然科学基金项目 (编号:No.31360096); 云南省博士研究生学术新人奖资助。

【作者简介】 高文荣 (1987-), 男, 博士研究生, 研究方向: 动物生理生态学。E-mail: gaowenrong2012@163.com。△陈金龙为并列第一作者。

【通讯作者】 王政昆 (1959-), 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 动物生理生态学。E-mail: wang_123@163.com。

hancing the thermogenic activity of brown adipose tissue to increase energy expenditure. We would speculate that BAT might be used as a target organ for treatment of obesity by energetic approach in the future.

[Key words] *Tupaia belangeri chinensis*; Cold acclimation; Nonshivering thermogenesis (NST); Brown adipose tissue (BAT); Uncoupling protein 1 (UCP1); Obesity; Thermogenesis

肥胖是当今世界人类身体健康所面临的严重威胁,可导致一些危害人类身体健康的主要疾病风险显著增加,包括心血管疾病、II 型糖尿病、非酒精性脂肪肝、胆结石和某些癌症^[1]。肥胖主要是由于能量摄入与消耗之间不协调而出现大量白色脂肪组织 (white adipose tissue, WAT) 堆积的结果^[2,3]。在人体中,由于过度饮食和很少锻炼,出现肥胖是不可避免的。最近,美国 FDA 又取缔了利莫那班和西布曲明,使得药物治疗受到很大的限制。因此,急需寻找治疗肥胖的新方法^[2,3]。以能量消耗,即生物能量学途径治疗肥胖是极富吸引力、也可能是最有效的途径^[4-6]。首先,就目前使用的各种药物来看,几乎没有一种药物能有效而无副作用地治疗肥胖。第二,最近的研究结果证明了成年人体内确实存在具有活性的褐色脂肪组织 (brown adipose tissue, BAT),从而使得这种高能耗组织有可能成为治疗肥胖的靶器官。第三,现在已经证明增加能量消耗能够非常有效地降低体重。例如,具有线粒体氧化作用的非特异性解偶联剂 2,4-二硝基苯酚 (DNP) 确实能在不产生耐药性的情况下,显著持续增加能量消耗,达到降低体重的目的^[7]。但是, DNP 会产生强烈的副作用,已经被 FDA 禁止在临床上使用。

哺乳动物的脂肪组织主要分为两种类型:白色脂肪组织 (WAT) 和褐色脂肪组织 (BAT)^[8,9]。WAT 的主要功能是以甘油三酯的形式储存多余的能量及分泌一些激素和细胞因子来调节动物的能量代谢。而 BAT 是非常特化的产热组织,其主要功能是参与非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 和食物诱导性产热 (diet-induced thermogenesis, DIT), 主要通过冷暴露或食物诱导而大量产热消耗能量^[10,11]。其产热的机制是通过线粒体内膜上的解偶联蛋白-1 (uncoupling protein-1, UCP1) 将脂肪酸氧化与 ATP 产生解偶联,把能量直接以热量的形式散失而不生成 ATP,即通过解偶联作用消耗脂肪产生的热量。长期以来,尽管 BAT 在啮齿动物中终生存在,而一直认为在人类中 BAT 只存在于新生儿中,并在 1 岁时就基本消失,在成人体中不存在或数量甚微而没有明显的生理意义^[8]。然而最近采用监测癌症及癌症转移的氟化脱氧葡萄糖-正电子发射计算机断层显像技术

(¹⁸F-fluorodeoxyglucose-positron emission tomography-computed tomography, ¹⁸F-FDG-PET/CT) 并结合定位组织取样进行分子鉴定发现在成年人体内的确存在有功能活性的 BAT^[12-14],而且人体 BAT 的活性随肥胖症症状加重而显著降低^[12]。最近,研究证明了人体 BAT 确实具有 NST 能力^[13,15]。从临床内分泌学的角度来看,如果能找出让人体内 BAT 大量增生的方法或显著增强其活性,就很可能成为治疗肥胖症的有效途径^[4-6,16]。

中缅树鼩 (*Tupaia belangeri*) 属于攀鼩目 (Scandentia) 树鼩科 (Tupauidae) 动物,主要分布于南亚和东南亚,为东洋界特有的小型哺乳动物,现生攀鼩目只有一个科,即树鼩科,国内仅有一种,即中缅树鼩,主要分布于云南、广西、贵州、四川及海南岛等地,其中云南是其主要分布区^[17]。树鼩由于具有特殊的进化地位,可以作为人类代谢性疾病动物模型,因此在生物医学上被广泛采用为实验动物。本文以中缅树鼩为研究对象,测定了冷驯化条件下中缅树鼩体重、NST、BAT 重量以及 UCP1 含量的变化,并对 UCP1 含量与 BAT 重量和 NST 的关系进行了研究。希望有助于深入理解动物对环境温度的适应对策,同时也为基于 BAT 的生物能学途径治疗肥胖症提供一些理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验动物

选用人工繁育的 F1 代成年树鼩 40 只,均为中缅树鼩滇西亚种 (*Tupaia belangeri* Chineses),雄 20 只,雌 20 只,体重 90 ~ 110 g,来自中国医学科学院医学生物学研究所医学灵长类中心【SCXK (滇) 2010-0003】,动物饲养于不锈钢笼具内,自由摄食饮水,光照条件 12L/12D,实验在中国医学科学院医学生物学研究所内进行【SYXK (滇) 2010-0007】。按实验动物使用的 3R 原则给予人道的关怀。

将 40 只中缅树鼩随机分成 5 组 (每组 8 只):对照组 (0 d),置于 (25 ± 1) °C, 12L/12D 条件下饲养;以及置于 (5 ± 1) °C, 12L/12D 条件下分别驯化 7、14、21、28 d 组。驯化结束后测定动物的体重和 NST,之后断颈处死实验动物,分离 BAT,测定其重量及 UCP1

含量。实验动物均为成年非繁殖期个体。

1.2 NST

采用皮下注射去甲肾上腺素 (norepinephrine, NE) 的方法诱导 NST, 并采用澳大利亚生产的 ADML870 型开放式呼吸仪测定 NST, 用 ADML206 型气体分析仪进行气体分析, 用上海博迅医疗设备厂生产的 SPX-300 型人工气候箱控制呼吸室温度为热中性区, 温差控制在 $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 以内。呼吸室容积为 760 mL, 进入呼吸室的气体流量为 200 mL/min。NE 注射剂量的确定用浓度梯度法进行预备实验, 最终 NE 注射剂量经预备实验确定为 0.8 mg/kg BW。NST 测定 30 min, 选取最大持续耗氧量作为动物的 NST^[18]。

1.3 BAT 重量及 UCP1 含量

将实验动物断颈处死, 迅速分离肩胛间及颈部两侧的 BAT, 称重。UCP1 含量采用 Western blot 技术测定, 聚丙烯酰胺凝胶电泳中浓缩胶和分离胶的浓度分别为 3% 和 12.5%。上样量 10 μL (包含 20 μg 线粒体蛋白)。电泳结束后将蛋白转移到硝酸纤维素膜上, 将丽春红检测后的膜用封闭液 1 封闭 (4°C 过夜), 加入一抗 (兔抗仓鼠 UCP1, 稀释 5000 倍), 室温 2 h, 加入辣根过氧化酶标记的二抗 (羊抗兔 IgG, 稀释 5000 倍), 室温 1 h, 采用 ECL 荧光检测试剂盒检测 UCP1 蛋白的荧光带^[19]。

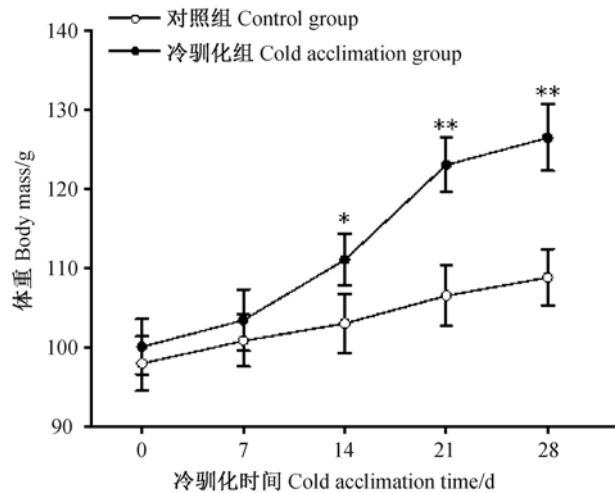
1.4 统计学分析

利用 SPSS 16.0 统计软件包进行相关统计处理。体重和 BAT 重量采用独立样本 T 检验或单因素方差 (One-way ANOVA) 分析; NST 和 UCP1 含量采用单因素协方差 (One-way ANCOVA) 分析 (体重为协变量); 组间差异性用多组比较 (Duncan) 分析; UCP1 含量与 BAT 重量和 NST 的关系采用 Pearson 相关分析。结果均以平均值 $\pm$ 标准误差表示 ($\bar{x} \pm s$), $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 体重

如图 1 所示, 实验前两组动物体重差异无显著性 ($t = -4.33$, $P > 0.05$), 随着冷驯化时间的延长, 中缅树鼩体重逐渐增加, 与对照组 (0 d) 相比, 冷驯化 14 d 时体重变化达到显著水平 ($P < 0.05$), 21 d 时差异有显著性 ($F = 12.414$, $P < 0.01$), 28 d 时, 体重增加了 26.32%; 对照组体重没有显著的变化 ($P > 0.05$)。



注: 与对照组 (0 天) 相比, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

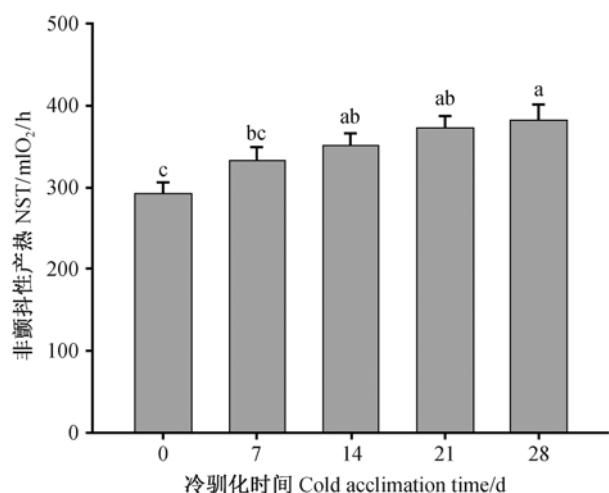
图 1 中缅树鼩冷驯化过程中体重的变化

Note. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, compared with the control group (0 d).

Fig. 1 Changes of body mass in the *Tupaia belangeri* during cold acclimation

2.2 非颤抖性产热 (NST)

实验前两组动物的 NST 差异无显著性 ($t = 0.356$, $P > 0.05$), 随着冷驯化时间的延长, 中缅树鼩的 NST 逐渐增加, 与对照组 (0 d) 相比差异有显著性 ($F = 5.248$, $P < 0.01$), 14 d 时达到显著水平 ($P < 0.05$), 21 d 时达到极显著水平 ($P < 0.01$), 28 d 时, NST 比对照组 (0 d) 增加了 20.65% (图 2)。



注: 柱上不同字母表示组间差异有显著性 ($P < 0.05$)。

图 2 冷驯化对中缅树鼩非颤抖性产热 (NST) 的影响

Note. Different letters indicate significant differences among the five groups ($P < 0.05$).

Fig. 2 The effects of cold acclimation on NST in the *Tupaia belangeri*

2.3 BAT 重量

中缅树鼩 BAT 重量随着冷驯化时间的延长而显著增加,14 d 时达到显著水平 ($P < 0.05$),21 d 时达到极显著水平 ($P < 0.01$),28 d 时,BAT 重量

比对照组 (0 d)增加了 53.85% (表 1);同时其颜色明显加深 (图 3);冷驯化过程中 BAT 相对重量无显著变化 ($P > 0.05$) (表 1)。

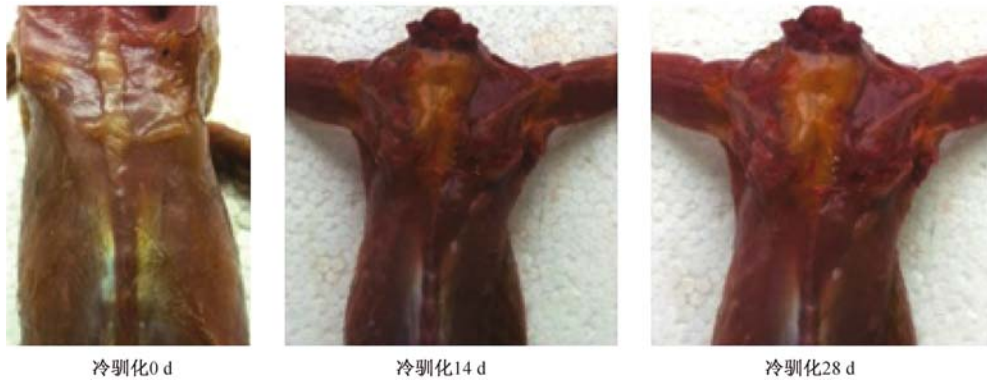


图 3 冷驯化对中缅树鼩褐色脂肪组织 (BAT)形态的影响
Fig.3 Effects of cold acclimation on the morphology of BAT in the *Tupaia belangeri*

表 1 冷驯化时间对中缅树鼩褐色脂肪组织 (BAT)重量的影响
Tab.1 Effects of cold acclimation on body mass of BAT in the *Tupaia belangeri*

褐色脂肪组织 Brown adipose tissue (BAT)	0	7 d	14 d	21 d	28 d	P
重量 Mass/g	0.52 ± 0.03 ^c	0.62 ± 0.03 ^{bc}	0.67 ± 0.04 ^{ab}	0.73 ± 0.04 ^{ab}	0.80 ± 0.04 ^a	$P < 0.01$
相对重量/% body mass	0.52 ± 0.05	0.60 ± 0.07	0.60 ± 0.06	0.59 ± 0.03	0.63 ± 0.04	ns

注:数据为平均值 ± 标准误差,ns:差异无显著性 ($P > 0.05$),同一行中不同字母表示组间差异有显著性 ($P < 0.05$)。
Note. Data are $\bar{x} \pm s$, ns:non-significant ($P > 0.05$); significant differences between groups are indicated by different superscript letters in the same line ($P < 0.05$).

2.4 解偶联蛋白 1 (UCP1) 含量

冷驯化极显著影响中缅树鼩 BAT 中 UCP1 的含量 ($F = 6.705, P < 0.01$),随着冷驯化时间的延长,UCP1 含量逐渐增加,14 d 时达到显著水平 ($P < 0.05$),21 d 时达到极显著水平 ($P < 0.01$),28 d 时比对照组 (0 d)增加了 43% (图 4)。

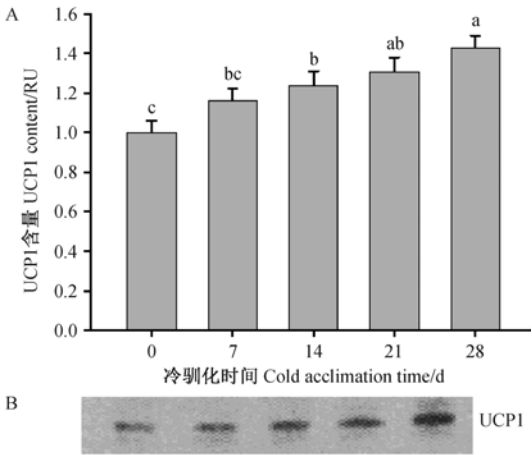
2.5 UCP1 含量与 BAT 重量和 NST 的关系

UCP1 含量与 BAT 重量 (图 5A) 和 NST (图 5B)显著正相关 (BAT: $r = 0.518, P < 0.001$;NST: $r = 0.564, P < 0.001$)。

3 讨论

3.1 体重的变化

在冷驯化过程中,中缅树鼩的体重不能维持恒定:随着驯化时间的延长,中缅树鼩的体重呈现逐渐增加的趋势 (图 1)。冷驯化 14 d 时,与对照组 (0 d)相比差异显著,28 d 后体重比对照组增加了 26.32%。这种变化趋势与同地区的啮齿类动物大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 和高山姬鼠 (*Apodemus chevrieri*) 不同,后两种啮齿类动物在冷驯化 28 d 后体重比对照组 (0 d) 分别减少 16.05% 和



注:(A)与对照组 (0 天)相比,冷驯化 21 d 后解偶联蛋白 1 (UCP1) 含量增加达极显著水平;(B)解偶联蛋白 1 (UCP1) 电泳图,从左到右与 A 图相对应;柱上不同字母表示组间差异有显著性 ($P < 0.05$)。

图 4 冷驯化对中缅树鼩褐色脂肪组织 (BAT) 中解偶联蛋白 1 (UCP1) 含量的影响

Note. (A) UCP1 content of cold acclimation (21 d) group was significantly higher than that of the control (0 d) group. (B) UCP1 electrophoregram, the blots from the left to right matched those in A. Different letters indicate significant differences among the five groups ($P < 0.05$).

Fig.4 Effects of cold acclimation on UCP1 content of BAT in the *Tupaia belangeri*

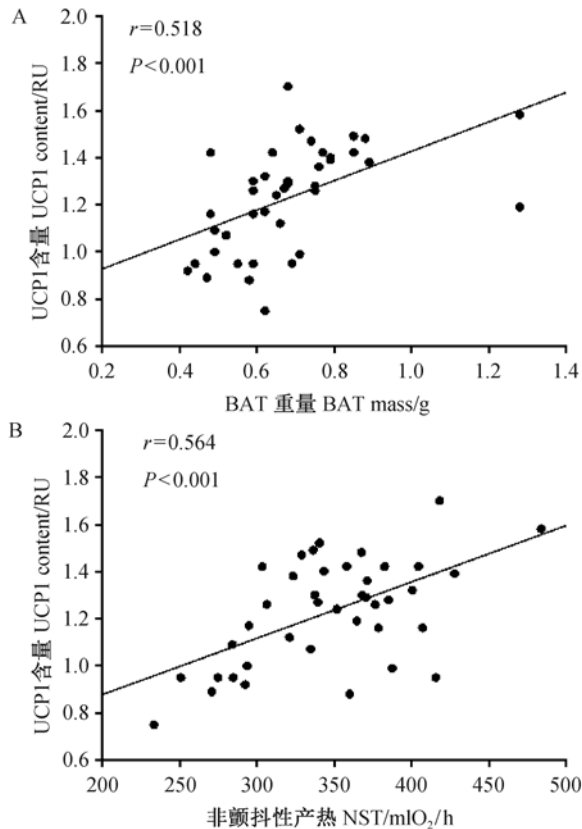


图 5 冷驯化过程中中缅树鼩 UCP1 含量与 BAT 重量 (A) 和 NST (B) 的关系

Fig. 5 The relationship between UCP1 content and BAT mass (A) and NST (B) in the *Tupaia belangeri* during cold acclimation

11.01%^[20],而且与黑线毛足鼠 (*Phodopus sungorus*)、鼯鼠属 (*Sorex*) 的大多数种类等典型北方小型哺乳动物在冬季或冷驯化条件下体重降低^[21]的趋势也不同,但与环颈旅鼠 (*Dicrostonyx groenlandicus*) 和金色仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 在低温胁迫下体重的变化一致^[22]。

在低温胁迫下,中缅树鼩体重增加可减少相对体表面积,降低热传导,进一步增强低温适应能力。由于中缅树鼩散热能力比产热能力强^[23],通过增加体重、使其在增加产热相对不多的条件下,减少散热,这对其生存具有重要的适应意义。体重变化取决于能量摄入和能量消耗的平衡^[24],动物体重的增加与摄食量的增加也密切相关。

3.2 NST、BAT 重量和 UCP1 含量的变化

冷胁迫情况下,NST 在提高小型哺乳动物产热能力方面具有重要作用^[25]。许多小型哺乳动物受到低温刺激时,NST 都迅速增加^[26]。如根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 在 5℃ 驯化 21 d 后,NST 比对照组

(23℃) 增加 32%^[25]。在冷驯化过程中,中缅树鼩 NST 随着冷驯化时间的延长也显著增加,14 d 达到显著水平,21 d 达到极显著水平,驯化 28 d 后,NST 比对照组增加 20.65%,比根田鼠冷驯化下增加的 NST 要小。我们发现,中缅树鼩 BAT 重量和 UCP1 含量均受冷驯化的影响。与对照组 (0 d) 相比,冷驯化 28 d 后,BAT 重量增加了 53.85%,UCP1 含量增加了 43%。BAT 是 NST 的主要发生部位,产热能力的增加,伴随着 BAT 结构的改变和氧化能力的增强^[27]。而 BAT 的产热能力主要依赖于其线粒体内膜上的 UCP1,UCP1 表达增加是 BAT 产热能力增强的主要分子机制^[10,28]。UCP1 基因水平的调节在 UCP1 含量和 BAT 产热调节中起着决定作用,是 BAT 产热生理调节的中心^[29]。此外,UCP1 含量与 BAT 重量和 NST 的能力存在着显著的正相关,说明 UCP1 是中缅树鼩 NST 能力的分子基础,故 UCP1 在产热过程中很可能经历正向选择,抵抗肥胖。

综上所述,BAT 是消耗能量的组织,激活 BAT 可增加能量支出,具有潜在抵抗肥胖的作用。且近年来,树鼩因它在生理生化及解剖学等生物学特性方面与人类有着相似之处,正日益受到国内外的关注,成为一种新型实验动物^[30,31]。从临床内分泌学的角度来看,如果能找出让人体内 BAT 大量增生的方法或显著增强其活性,就很可能成为治疗肥胖症的有效途径,因此 BAT 可能作为能量学途径治疗肥胖的靶器官。

参 考 文 献

- [1] Jia H, Lubetkin EI. Trends in quality-adjusted life-years lost contributed by smoking and obesity [J]. Am J Prev Med, 2010, 38(2): 138–144.
- [2] Tseng YH, Cypess AM, Kahn CR. Cellular bioenergetics as a target for obesity therapy [J]. Nat Rev Drug Discov, 2010, 9(6): 465–482.
- [3] Vickers SP, Jackson HC, Cheetham SC. The utility of animal models to evaluate novel anti-obesity agents [J]. Br J Pharmacol, 2011, 164(4): 1248–1262.
- [4] Cawthorn WP, Scheller EL, MacDougald OA. Adipose tissue stem cells meet preadipocyte commitment: going back to the future [J]. J Lipid Res, 2012, 53(2): 227–246.
- [5] Tan DX, Manchester L, Fuentes-Broto L, et al. Significance and application of melatonin in the regulation of brown adipose tissue metabolism: relation to human obesity [J]. Obesity Rev, 2011, 12(3): 167–188.
- [6] Whittle AJ, Miguel L, Antonio VG. Using brown adipose tissue to treat obesity — the central issue [J]. Trends Mol Med, 2011, 17(8): 405–411.

- [7] Harper ME, Green K, Brand MD. The efficiency of cellular energy transduction and its implications for obesity [J]. *Annu Rev Nutr*, 2008, 28: 13–33.
- [8] Gesta S, Tseng YH, Kahn CR. Developmental origin of fat: tracking obesity to its source [J]. *Cell*, 2007, 131: 242–256.
- [9] Cao L. White to brown fat phenotypic switch induced by genetic and environmental activation of a hypothalamic-adipocyte axis [J]. *Cell Metab*, 2011, 14(3): 324–338.
- [10] Cannon B, Nedergaard J. Brown adipose tissue: function and physiological significance [J]. *Physiol Rev*, 2004, 84: 277–359.
- [11] Klingenspor M. Cold-induced recruitment of brown adipose tissue thermogenesis [J]. *Exp Physiol*, 2003, 88(1): 141–148.
- [12] Marken WD, Vanhommerig JW, Smulders NM, et al. Cold-activated brown adipose tissue in healthy men [J]. *N Engl J Med*, 2009, 360: 1500–1508.
- [13] Virtanen KA, Lidell ME, Orava J, et al. Functional brown adipose tissue in healthy adults [J]. *N Engl J Med*, 2009, 360: 1518–1525.
- [14] Cypess AM, Lehman S, Williams G, et al. Identification and importance of brown adipose tissue in adult humans [J]. *N Engl J Med*, 2009, 360: 1509–1517.
- [15] Lee P, Zhao JT, Swarbrick MM, et al. High prevalence of brown adipose tissue in adult humans [J]. *J Clin Endocrinol Metab*, 2011, 96: 2450–2455.
- [16] Nedergaard J, Tore B, Barbara C. Three years with adult human brown adipose tissue [J]. *Ann N Y Acad Sci*, 2011, 1212: E20–E36.
- [17] 王应祥, 李崇云, 马世来. 树鼯的分类与生态. 树鼯生物学 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1991: 21–70.
- [18] 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 [J]. *兽类学报*, 2008, 26(2): 65–74.
- [19] Klingenspor M, Ivmeyer M, Wiesinger H, et al. Biogenesis of thermogenic mitochondria in brown adipose tissue of Djungarian hamsters during cold adaptation [J]. *Biochem J*, 1996, 316: 607–613.
- [20] Speakman JR. The energy cost of reproduction in small rodents [J]. *Acta Theriol Sinica*, 2007, 27(1): 1–13.
- [21] Bartness TJ, Elliott JA, Goldman BD. Control of torpor and body weight patterns by a seasonal timer in Siberian hamsters [J]. *Am J Physiol Regul, Integr Compar Physiol*, 1989, 257(1): R142–R149.
- [22] Nagy TR, Negus NC. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality [J]. *Physiol Zool*, 1993, 31: 537–560.
- [23] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬. 中缅树鼯静止代谢率的研究 [J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 1994, 30(003): 408–414.
- [24] Li XS, Wang DH. Photoperiod and temperature can regulate body mass, serum leptin concentration, and uncoupling protein 1 in Brandt's voles (*Lasiodomys brandtii*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Physiol Biochem Zool*, 2007, 80(3): 326–334.
- [25] 王德华, 孙儒泳. 根田鼠冷驯化过程中的适应性产热特征 [J]. *动物学报*, 1996, 42(4): 368–376.
- [26] Heldmaier G, Steinlechner S, Ruf T, et al. Photoperiod and thermoregulation in vertebrates: body temperature rhythms and thermogenic acclimation [J]. *J Biol Rhythms*, 1989, 4(2): 251–265.
- [27] Freaque HC, Oppenheimer JH. Thermogenesis and thyroid function [J]. *Annu Rev Nutrition*, 1995, 15(1): 263–291.
- [28] Demas GE, Bowers RR, Bartness TJ, et al. Photoperiodic regulation of gene expression in brown and white adipose tissue of Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*) [J]. *Am J Physiol-Reg I*, 2002, 282(1): 114–121.
- [29] Rehnmark S, Biabco AC, Kieffer JD, et al. Transcriptional and posttranscriptional mechanisms in uncoupling protein mRNA response to cold [J]. *Am J Physiol*, 1992, 262: E58–67.
- [30] 殷安国, 匡德宣, 李晓飞, 等. 树鼯模型在人类病毒性疾病研究中的应用进展 [J]. *中国实验动物学报*, 2014, 22(2): 86–89.
- [31] 庞义全, 冯悦员, 孙晓梅, 等. 病毒性肝炎树鼯动物模型研究与建模策略 [J]. *中国实验动物学报*, 2014, 22(2): 95–102.

[收稿日期] 2015–07–03