

光照和温度对大绒鼠产热特征的影响

刘春燕 徐伟江 蔡金红 练硝 王政昆*

(云南师范大学生命科学学院, 教育部生物能源持续开发利用工程研究中心, 昆明 650092)

摘要: 为了解横断山地区大绒鼠对光照和温度两个因子的适应性特征, 将大绒鼠分为4组, 分别于 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D; $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D; $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D 和 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D 4个条件下驯化28 d。分别测定了对照组(0 d)和驯化28 d后, 每一个体的体重、体温和产热能力; 并测定驯化28 d后4组大绒鼠个体的肝脏和褐色脂肪组织的产热活性变化。结果显示, 在低温诱导下大绒鼠体重下降, 体温降低, 静止代谢率升高, 非颤抖性产热能力增加, 肝脏和褐色脂肪组织的产热活性也出现相应提升; 在高温下出现与低温时相反的现象; 但光照周期对大绒鼠的体重、体温、产热能力及肝脏和褐色脂肪组织的产热活性均没有显著影响。推测由于横断山的低纬度、高海拔特征可能导致大绒鼠在季节适应过程中对温度的敏感程度高于光照。

关键词: 大绒鼠; 光周期; 温度; 适应性产热

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2008) 04–0409–08

Effects of photoperiod and temperature on thermogenesis in *Eothenomys miletus*

LIU Chunyan, XU Weijiang, CAI Jinhong, LIAN Xiao, WANG Zhengkun*

(School of Life Sciences of Yunnan Normal University, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy Ministry of Education, Kunming 650092, China)

Abstract: Four experiments were designed to investigate the influence of photoperiod and ambient temperature on body weight, body temperature, resting oxygen consumption (RMR), nonshivering thermogenesis (NSTmax) and cellular biochemistry in *Eothenomys miletus*. *Eothenomys miletus* were acclimated to the following conditions for 28 days: 1) long days and warm (30-LP) ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D), 2) long days and cold (5-LP) ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D), 3) short days and warm (30-SP) ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D), 4) short days and cold (5-SP) ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D). The results showed that temperature was the more important environmental factor for variations of thermogenesis in *Eothenomys miletus*. In both photoperiods, body weight, body temperature, RMR and NSTmax were significantly modified by ambient temperatures. Exposure to ambient temperatures at $5 \pm 1^\circ\text{C}$ was associated with a decrease in body weight, body temperature and an increase in RMR and NSTmax. Heat exposure caused an increase in body temperature and a decrease in RMR and NSTmax. The low temperature could induce an increase in Liver/BAT protein contents, mitochondrial state-3 and state-4 respiration, α -glycerophosphate oxidase of Liver/BAT mitochondria, and cytochrome C oxidase activity of Liver/BAT mitochondria. A warm ambient temperature induced opposite phenomena. But there were no significant differences between long days and short days. Thermoregulatory responses to changes in ambient temperature were not significantly altered by day length. It seemed that *Eothenomys miletus* were more sensitive to temperature.

Key words: Adaptive thermogenesis; Ambient temperature; *Eothenomys miletus*; Photoperiod

在季节性环境中, 各种生态因子如环境温度、光照长短、食物质量和数量等均对动物的能量代谢和产热能力产生影响。随着研究工作的深入, 发现光照和环境温度是影响动物产热能力比较重要的两个因素, 且可能相互作用共同诱导动物的产热调

节, 但不同地区的动物其适应特征不同 (Haim and Fourie, 1980; Heldmaier *et al.*, 1981; Haim, 1982; Zegers and Merritt, 1988; Himms, 1989; Klingenspor *et al.*, 2000; Gottreich *et al.*, 2000; Peacock *et al.*, 2004; Li and Wang, 2005; Lovegrove, 2005)。横断

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30560026); 云南省自然科学基金资助项目 (03C0032M); 云南省教育厅科学研究基金资助项目; 云南科技强省重点资助项目 (2007C000Z1)

作者简介: 刘春燕 (1982–), 女, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2008–01–21; **修回日期:** 2008–07–14

* 通讯作者, corresponding author, E-mail: wzk_930@yahoo.com.cn

山区处于两大区系交汇地区,属于青藏高原南延部分。由于横断山特殊的地质地貌和环境温度等条件的地带性和非地带性变化,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)动物,是横断山地区的固有类群(张荣祖,1999;郑少华,1993),且绒鼠属(*Eothenomys*)在形态上与鼯属(*Clethrionomys*)相似,该属各物种间形态相似,受到许多学者重视(Allen,1940;Ellerman,1941;王应祥,2003;马勇和姜建青,1996;罗泽珣等,2000;Luo *et al.*,2004;刘少英和刘洋,2005)。近年来有学者提出,对该亚科动物研究有利于对上新世——第四纪原始气候和环境的了解(Chaline *et al.*,1999;Sharon *et al.*,2006;Thomas *et al.*,2006)。王政昆等(1999a)、王海等(2006)和朱万龙等(2008)先后发现该物种在体温调节、产热特征和蒸发失水等方面均表现出对该地区的适应特征,而该物种对光照周期及温度环境变化的研究较匮乏。因此,本文以大绒鼠为实验动物,探讨该地区小型哺乳动物对光照周期和环境温度变化出现的适应性产热规律及机理,为进一步建立横断山小型哺乳动物生理生态适应模式提供实验依据。

1 材料和方法

试验动物捕自云南省剑川县石龙村海拔2 590 m的农田中,单笼驯养于云南师范大学生命科学学院动物饲养房内的透明塑料盒中,无巢材,自然温度及光照;每日喂以浸泡过夜的玉米,用塑料瓶供水。动物饲养1周后选择体重相近的个体分为4组(各组体重差异不显著)进行驯化实验,驯化条件为:低温短光照(5-SP):室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光周期6L:18D;低温长光照(5-LP):室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光周期18L:6D;高温短光照(30-SP): $30 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光周期6L:18D;高温长光照(30-LP):室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光周期18L:6D。驯化时间为28 d,驯化前(0 d)和结束(28 d)时,用Kalabukhov-Skvrtsov(1959)封闭式流体压力呼吸仪测定动物在 $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 时静止状态下的耗氧量(Górecki,1975),即静止代谢率(Resting metabolic rate, RMR),每次测定时间为1 h,每隔5 min记录1次,选取连续稳定的最低值来计算RMR,所得气体体积均校正到标准状态(0°C ,1个大气压)。非颤抖性产热,即NSTmax,用皮下注射去甲肾上腺素诱导,注射剂量为0.8 mg/kg体重(王政昆等,1999a),

用封闭式流体压力呼吸仪测定动物最大耗氧量作为NSTmax指标,达到高峰值15 min后结束实验。

驯化28 d后,断颈处死动物,迅速取出肝脏、褐色脂肪组织(Brown adipose tissue, BAT),采用王政昆等(1999a)方法制备线粒体及测定线粒体呼吸能力、细胞色素C氧化酶和 α -磷酸甘油氧化酶活性。实验于3~4月间进行。

蛋白质定量采用Folin-phenol法,以牛血清蛋白(Sigma公司)为标准。

数据处理采用SPSS13.0软件包进行,对实验驯化前后体重、体温、静止代谢率和非颤抖性产热采用配对样本 T 检验;驯化后大绒鼠体重、体温、基础代谢率、非颤抖性产热和肝脏、BAT组织能量代谢变化,分别采用光照和温度两个因子做单因子和双因子方差分析。结果均以平均数 \pm SE表示, $P < 0.05$ 差异显著, $P < 0.01$ 差异极显著。

2 结果

2.1 光周期和环境温度对个体代谢产热的影响

光照周期对大绒鼠的体重影响不显著($F = 0.380$, $P > 0.05$),其方差仅占总方差的4.3%。在低温条件下,长光照和短光照驯化后,大绒鼠体重与0 d相比均出现减低,5-SP组到28 d时降低了13.6%($P < 0.01$);5-LP组的体重到28 d时降低了15.3%($P < 0.01$);在高温条件下,长光照和短光照驯化后,大绒鼠体重与0 d相比均出现了减低,30-SP组的体重降低了3.3%,30-LP组体重仅降低了0.9%($P > 0.05$)(图1)。

光照周期对大绒鼠体温影响不显著($F = 2.554$, $P = 0.112$, $P > 0.05$),但低温导致大绒鼠体温显著降低($F = 40.5$, $P < 0.01$),高温导致其体温显著升高($F = 39.9$, $P < 0.01$)。5-SP组和5-LP组驯化28 d后与0 d相比,5-SP组体温平均降低 0.59°C ,5-LP组体温平均降低 0.55°C ;30-SP组驯化28 d后平均体温与0 d相比升高 0.75°C ;30-LP组驯化28 d后与0 d相比平均体温升高 0.88°C (图2)。

温度对大绒鼠的RMR影响极显著($F = 12.451$, $P < 0.001$),占总方差的94.8%;而光照周期对RMR影响不显著($F = 0.678$, $P > 0.05$),仅占总方差的5.2%;5-SP组和5-LP组驯化28 d后RMR分别增加了29.1%和29.8%,而30-SP和30-LP组则在驯化28 d时RMR显著降低,两组分别降低了25.8%和24%(图3)。

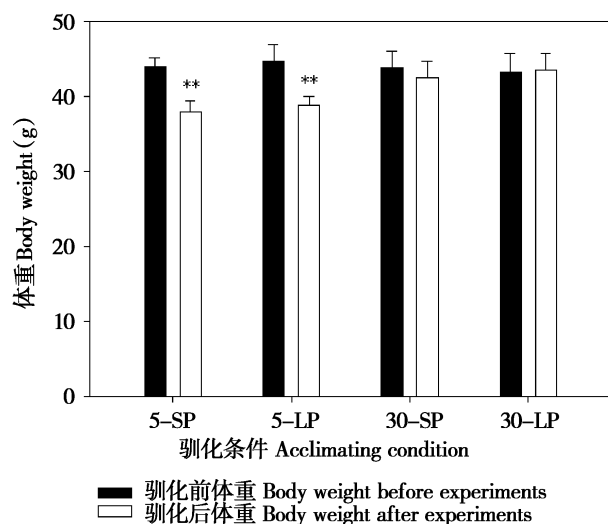


图1 光周期和温度对大绒鼠体重的影响. 5-SP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:18D; 5-LP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D; 30-SP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:18D; 30-LP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (与对照组 0 d 比较)

Fig. 1 The effects of photoperiod and temperature on the body weight in *Eothenomys miletus*. 5-SP: short days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 5-LP: long days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D); 30-SP: short days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 30-LP: long days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (compared with 0 day)

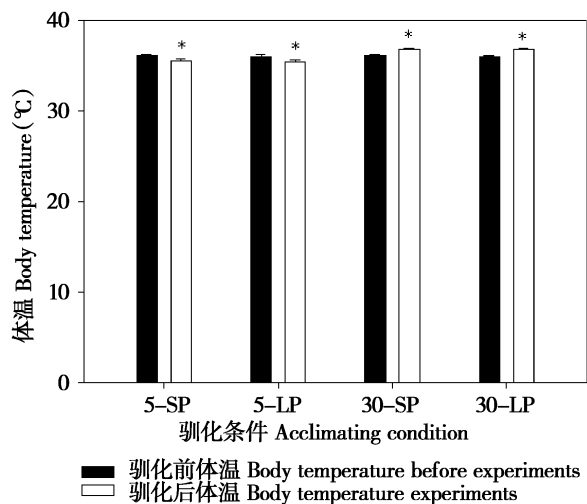


图2 光周期和温度对大绒鼠体温的影响. 5-SP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:18D; 5-LP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D; 30-SP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:18D; 30-LP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (与对照组 0 d 比较)

Fig. 2 The effects of photoperiod and temperature on the body temperature in *Eothenomys miletus*. 5-SP: short days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 5-LP: long days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D); 30-SP: short days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 30-LP: long days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (compared with 0 day)

光照周期对大绒鼠 NSTmax 影响不显著 ($F = 0.184$, $P = 0.869$), 但温度对大绒鼠的 NSTmax 影响显著 ($F = 31.098$, $P < 0.001$)。5-SP 和 5-LP 组

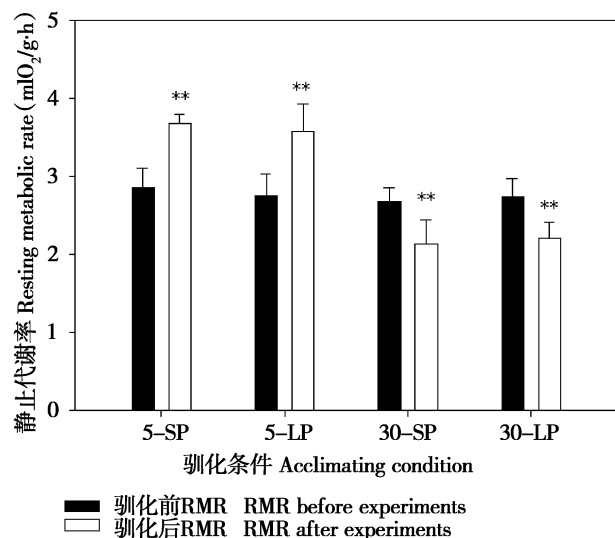


图3 光周期和温度对大绒鼠 25°C 下 RMR 的影响. 5-S: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:1 D; 5-LP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D; 3-S: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:1 D; 30-LP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (与对照组 0 d 比较)

Fig. 3 The effects of photoperiod and temperature on RMR at 25°C in *Eothenomys miletus*. 5-SP: short days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 5-LP: long days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D); 30-SP: short days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 30-LP: long days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (compared with 0 day)

28 d 时 NSTmax 分别增加了 64.7% 和 60.4%; 30-SP 和 30-LP 组在驯化 28 d 时 NSTmax 分别降低了 88.8% 和 81.3% (图4)。

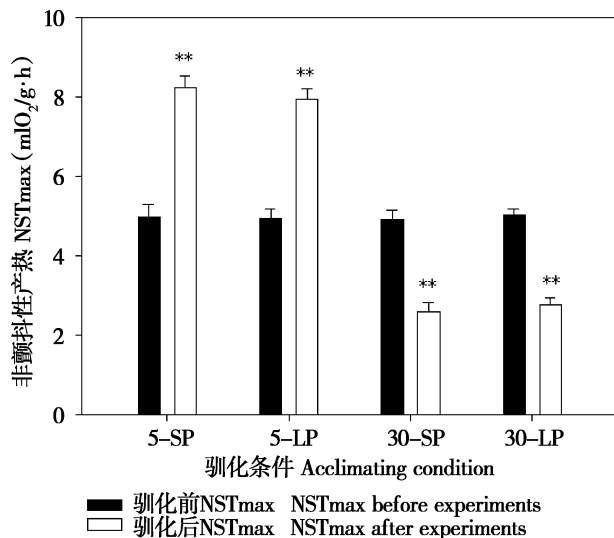


图4 光周期和温度对大绒鼠 25°C 下 NSTmax 的影响. 5-SP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:18D; 5-LP: 室温 $5 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D; 30-SP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 6L:18D; 30-LP: 室温 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 18L:6D. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (与对照组 0 d 比较)

Fig. 4 The effects of photoperiod and temperature on NSTmax at 25°C in *Eothenomys miletus*. 5-SP: short days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 5-LP: long days and cold ($5 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D); 30-SP: short days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 6L:18D); 30-LP: long days and warm ($30 \pm 1^\circ\text{C}$, 18L:6D). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (compared with 0 day)

2.2 肝脏组织能量代谢的变化

光照周期对大绒鼠肝脏重量的影响不显著 ($F = 0.316$, $P = 0.499$), 对肝脏线粒体呼吸状态Ⅳ和状态Ⅲ的影响均不显著 (状态Ⅳ: $F = 0.871$, $P = 0.51$; 状态Ⅲ: $F = 0.928$, $P = 0.401$), 对肝脏细胞色素 C 氧化酶活性的影响不显著 ($F = 0.874$, $P = 0.674$), 并且对 α -磷酸甘油氧化酶活性的影响也不显著 ($F = 0.361$, $P = 0.891$)。

温度对肝脏重量影响显著 ($F = 8.238$, $P < 0.01$), 低温刺激肝脏重量显著增加 (表 1), 温度也显著影响肝脏线粒体呼吸 ($P < 0.01$), 低温组 (5-SP 和 5-LP) 比高温组 (30-SP 和 30-LP) 线粒体呼吸状态Ⅳ高 116%、状态Ⅲ高 91.7% (表 1)。温度对肝脏细胞色素 C 氧化酶活性影响极显著 ($F = 8.973$, $P < 0.01$), 肝脏细胞色素 C 氧化酶活性低温组 (5-SP 和 5-LP) 比高温组 (30-SP 和 30-LP) 高 346.9%。温度对大绒鼠 α -磷酸甘油氧化酶活性

的影响极显著 ($F = 9.514$, $P < 0.001$), 低温组 (5-SP 和 5-LP) 比高温组 (30-SP 和 30-LP) 高 56.0%。

2.3 BAT 能量代谢的变化

光照周期对大绒鼠 BAT 重量、蛋白质含量的影响均不显著 ($P > 0.05$), 但显著受到温度的影响 ($P < 0.001$)。BAT 线粒体状态Ⅳ呼吸也不受光照周期影响 ($F = 0.786$, $P < 0.654$), 但温度对其影响极显著 ($F = 33.457$, $P < 0.001$), 其中 5-SP 组比 5-LP 组 BAT 状态Ⅳ呼吸高 30.9%, 30-SP 组比 30-LP 组 BAT 状态Ⅳ呼吸高 26.9%。大绒鼠 BAT 细胞色素 C 氧化酶活性不受光照周期的影响 ($F = 1.718$, $P = 0.812$), 而受温度显著影响 ($F = 18.741$, $P < 0.001$), 低温组 (5-SP 和 5-LP) 比高温组 (30-SP 和 30-LP) BAT 细胞色素 C 氧化酶活性高 8.6 倍 (表 2)。

表 1 光周期和温度对大绒鼠肝脏产热活性的影响

Table 1 The effects of photoperiod and temperature on liver thermogenesis in *Eothenomys miletus*. (Mean \pm SE)

	5-SP	5-LP	30-SP	30-LP
样本数 (N)	8	8	6	8
肝脏重量 Liver weight (g)	2.54 \pm 0.22	2.42 \pm 0.13	2.16 \pm 0.11	2.09 \pm 0.09
肝脏/体重 Liver/Body mass (%)	6.68 \pm 0.44	6.24 \pm 0.45	5.08 \pm 0.37	4.79 \pm 0.23
总蛋白 Total protein (mg/g)	107.5 \pm 10.2	103.5 \pm 5.5	47.4 \pm 3.3	45.8 \pm 2.9
线粒体蛋白 Mitochondrial protein (mg/mg)	32.4 \pm 2.8	29.6 \pm 1.8	16.8 \pm 1.3	17.9 \pm 1.4
状态Ⅳ呼吸 State IV respiration *	57.3 \pm 5.1	51.8 \pm 4.2	26.4 \pm 1.9	24.1 \pm 1.8
状态Ⅲ呼吸 State III respiration *	83.4 \pm 7.1	88.9 \pm 3.6	44.1 \pm 3.6	45.8 \pm 2.5
磷氧比 P/O ratio	1.87 \pm 0.11	1.96 \pm 0.08	2.01 \pm 0.1	1.94 \pm 0.12
呼吸控制率 Respiratory control ratio	3.18 \pm 0.26	3.28 \pm 0.27	2.8 \pm 0.19	2.98 \pm 0.21
细胞色素 C 氧化酶活性 Activity of cytochrome C oxidase	154.8 \pm 12.7	153.1 \pm 9.8	36.4 \pm 2.8	32.5 \pm 2.9
α -磷酸甘油氧化酶活性 Activity of α -glyceriphosphate oxidase *	55.2 \pm 3.2	49.5 \pm 3.9	32.9 \pm 1.9	34.2 \pm 2.6

* 单位 The unit: ngO/min. mg protein

表 2 光周期和温度对大绒鼠 BAT 产热活性的影响

Table 2 The effects of photoperiod and temperature on BAT thermogenesis in *Eothenomys miletus*. (Mean \pm SE)

	5-SP	5-LP	30-SP	30-LP
样本数 (N)	8	9	6	7
BAT 重量 (g) BAT weight (g)	0.46 \pm 0.05	0.44 \pm 0.03	0.26 \pm 0.05	0.24 \pm 0.04
BAT/体重 BAT /Body mass (%)	1.18 \pm 0.08	1.13 \pm 0.10	0.61 \pm 0.02	0.55 \pm 0.01
总蛋白 (mg/g) Total protein (mg/g)	39.3 \pm 2.6	38.0 \pm 1.67	13.4 \pm 1.0	11.8 \pm 0.9
线粒体蛋白 (mg/g) Mitochondrial protein (mg/mg)	26.4 \pm 1.8	25.6 \pm 0.9	8.6 \pm 0.6	7.4 \pm 0.5
状态Ⅳ呼吸 State IV respiration *	85.9 \pm 4.6	81.27 \pm 3.3	18.4 \pm 1.5	14.5 \pm 0.9
细胞色素 C 氧化酶活性 Activity of cytochrome C oxidase	5780 \pm 410	5674 \pm 381	610 \pm 41	580 \pm 128
α -磷酸甘油氧化酶活性 Activity of α -glyceriphosphate oxidase *	531 \pm 38	482 \pm 29	128 \pm 7.1	114 \pm 8.8

* 单位 The unit: ngO/min. mg protein

3 讨论

3.1 光周期和温度对大绒鼠体重和体温的影响

温度和光照的变化在一定程度上会影响动物摄食, 最终使其体重发生相应变化 (Wunder *et al.*, 1977; McNab, 1983; Lovegrove, 2005; Li and

Wang, 2007)。不同动物对短光照和低温的适应机制可能不同 (Wang *et al.*, 1999; Klingenspor *et al.*, 2000; Peacock *et al.*, 2004; Zhao and Wang, 2006)。如对南美松田鼠 (*Microtus pinetorum*) (Derting and Cranford, 1989) 和布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (Zhao and Wang, 2005) 的研究发现短光照会导致其体重增加; 而坎氏毛足鼠 (*Phodopus campbelli*)、黑线毛足鼠 (*Phodopus sungorus*) 和蓬尾沙鼠 (*Sekeetamys calurus*) 在冬季或短光照的影响下, 体重降低 (Heldmaier *et al.*, 1989; Ebling, 1994; Mercer *et al.*, 1997; Mercer *et al.*, 2000; Klingenspor *et al.*, 2000; Mercer *et al.*, 2001; Rousseau *et al.*, 2002)。Zhao 和 Wang (2006) 发现光照周期对长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 体重没有显著影响。光照周期对大绒鼠的体温影响也不显著, 但低温导致其体温显著下降, 高温导致其体温显著升高。可能由于在低温和短光照的自然环境中, 食物匮乏, 降低体重有利于降低整体维持能消耗 (Wunder *et al.*, 1977; McNab, 1983; Merritt, 1986; Heldmaier *et al.*, 1989; Concannon *et al.*, 2001; Bartness *et al.*, 2002; Lovegrove, 2005), 且体温的显著降低对其抵抗夜间低温具有重要的适应意义 (Refinetti *et al.*, 1996)。

新生代地球岩石圈构造演化过程中, 印度板块与亚洲板块的碰撞导致青藏高原的急剧抬升, 使得气候由温暖湿润向干旱寒冷转变, 最终导致横断山地区昼夜温差较大, 而年温差小 (An *et al.*, 2001), 因此在低温和短光照情况下, 大绒鼠通过降低体温和体重来维持能量消耗有利于其对该地区环境的适应。

3.2 静止代谢率与肝脏产热活性

低温和短光照可以在不同程度上诱导基础代谢率改变, 但可能存在有种间差异 (Tomasi and Horton, 1992; Genin and Perret, 2000)。单一光照因子对布氏田鼠和长爪沙鼠的 RMR 没有显著影响 (王煜等, 2000; 李兴升等, 2003; Zhao and Wang, 2006), 而根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 则能在短光照条件下诱导其 RMR 明显升高 (Wang *et al.*, 1999)。Wang 等 (1999) 对高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 的研究发现光照对其 BMR 没有显著影响, 但低温可使 RMR 显著升高。低温和短光照均能刺激布氏田鼠和中缅树鼩 (*Tupaia belangeri*) RMR 升高, 二者的协同作用可进一步增强其产热能力 (李庆芬等, 1995; 王政昆等, 1999b)。大绒

鼠对光照和温度的适应特征与分类地位相近的阿拉斯加红背鼯 (*Clethrionomys rutilus*) (Feist and Feist, 1986) 一致, 其 RMR 也不受光照周期的影响。因此, 根据 Grland (2005) 研究发现, 物种的进化及分类地位与其适应性特征有重要关联, 推测大绒鼠对光照和温度的适应特征可能与其分类地位有关。

小型哺乳动物会在面临可利用性食物减少和温度降低 (能量需求增加) 等环境压力时, 增加 RMR 和肝脏代谢活性等来增加其对低温环境的适应 (Couture and Hulbert, 1995; Klingenspor, 2003; Lovegrove, 2003)。Li 等 (2001) 研究表明我国不同分布区的小型哺乳动物在冷驯化环境中会出现区域性特征。我国北方的一些物种, 如布氏田鼠和高原鼠兔在短光照和低温的胁迫下, RMR 的增长大于大绒鼠 (王德华等, 1999; Zhang and Wang, 2006)。同一地区分布的中缅树鼩在短光照和低温的胁迫下 RMR 增长也大于大绒鼠 (王政昆等, 1999b)。横断山地区纬度低、海拔高, 年温差小而日温差大, 大绒鼠在适应的过程中出现基础代谢率高于高寒地区的物种 (王政昆等, 1999a; 王海等, 2006), 因此推测大绒鼠在季节适应过程中可能不需要大幅度调节 RMR。

大绒鼠的 RMR 和肝脏代谢活性在高温条件下显著降低, 与产热关系较为密切的线粒体呼吸状态及细胞色素 C 氧化酶活性也显著降低, 体温出现显著升高。在高温条件下降低 RMR 及调节相关产热器官代谢活性, 升高体温对其抵抗高温胁迫有重要的作用 (McNab, 1970)。中缅树鼩也有此现象, 但大绒鼠分布海拔高于中缅树鼩, 因此中缅树鼩的抗热能力可能高于大绒鼠, 所以大绒鼠体温升高的幅度低于中缅树鼩 (王政昆等, 1999b) 是可以理解的。

3.3 非颤抖产热和褐色脂肪组织

NSTmax 在小型哺乳动物抵抗低温胁迫、提高在低温下生存能力上具有重要意义 (Carrey *et al.*, 1979; Heldmaier *et al.*, 1990), BAT 是 NSTmax 的主要产热场所 (Foster and Frydman, 1978; Heldmaier and Bochberger, 1985), 在冬季低温短光照下均能刺激 BAT 及其产热活性的增加 (Lynch, 1970; Klaus *et al.*, 1988; Kronfeld-Schor *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2006)。Lynch (1970) 首先报道短光照可刺激白足鼠 (*Peromyscus leucopus*) NSTmax 增加, 此后在许多啮齿动物中也发现

相似现象, 如布氏田鼠 (Karakas and Gunduz, 2002; Zhao and Wang, 2005) 等。随着研究深入, 发现不同动物对光照周期和温度的反应不同。有些动物光照是影响其 NSTmax 的主要因子, 低温进一步提高其冷耐受力, 如黑线毛足鼠 (Heldmaier *et al.*, 1981), 布氏田鼠 (Zhao and Wang, 2005) 等; Haim (1982, 1996) 研究发现沙漠地区小型哺乳动物的 NSTmax 不受温度影响, 光照是主要因子。实验中大绒鼠及与其同纬度分布的中缅树鼯均出现了以温度为 NSTmax 的主要信号, 且随着温度的降低, BAT 产热能力显著增强, 在一定程度上使 NSTmax 增加, 以此来抵抗低温胁迫。

在高温下, 大绒鼠 NSTmax 和 BAT 产热能力显著减低, 这对高温环境的适应具有重要意义 (Chaffee and Roberts, 1971; Himms, 1990; Gordon, 1993), 且其减低比率高于中缅树鼯 (王政昆等, 1999b)。这一变化与大绒鼠在低温下的产热能力和活性正好相反, 由此可见, 温度对大绒鼠的产热调节起重要作用, 且其抗高温能力低于中缅树鼯。

综上所述, 大绒鼠是横断山地区的固有类群 (郑少华, 1993; 张荣祖, 1999), 随着新生代地球岩石圈构造演化过程中, 印度板块与亚洲板块的碰撞导致青藏高原急剧抬升, 使得气候由温暖湿润向干旱寒冷转变, 最终导致横断山地区昼夜温差较大, 而年温差小 (An *et al.*, 2001), 因此在长期的适应过程中, 其对光周期变化不敏感而显著受到温度的影响, 大绒鼠虽然基础代谢率高于高寒地区的根田鼠 (王海等, 2006), 但低温短光照下产热能力却低于根田鼠 (Foster and Frydman, 1978; Heldmaier and Bochberger, 1985; Wang *et al.*, 1999); 抗高温能力低于主要分布于东洋界的中缅树鼯 (王政昆等, 1999b), 因此推测, 这种调节模式可能反映了横断山地区小型啮齿动物的适应特征。

参考文献:

- An Z S, John E K, Warren L P, Stephen C P. 2001. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya Tibetan plateau since Late Miocene times. *Nature*, **411**: 62 – 66.
- Allen G M. 1940. The mammals of China and Mongolia. Pt. 2. New York: Amer Mus Nat Hist, 804 – 840.
- Bartness T J, Demas G E, Song C K. 2002. Seasonal changes in adiposity: the roles of the photoperiod, melatonin and other hormones, and sympathetic nervous system. *Experimental Biology and Medicine* (Maywood), **227**: 363 – 376.
- Carrey C, Florant G L, Wunder B A, Horwitz B. 1979. Life in the Cold: Ecological, Physiological and Mechanisms. Boulder: Westview Press, 65 – 78.
- Chaline J, Brunet-Lecomte P, Montuire S, Viriot L, Courant F. 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Ann Zool Fennici*, **36**: 239 – 267.
- Chaffee R R J, Roberts J C. 1971. Temperature acclimation in birds and mammals. *Annu Rev Physiol*, **33**: 155 – 202.
- Concannon P, Levac K, Rawson R, Tennant B, Bensadoun A. 2001. Seasonal changes in serum leptin, food intake, and body weight in photoentrained woodchucks. *Am J Physiol*, **281**: R951 – R959.
- Couture P, Hulbert A J. 1995. Relationship between body mass, tissue metabolic rate, and sodium pump activity in mammalian liver and kidney. *Am J Physiol*, **268**: R641 – R650.
- Derting D L, Cranford J A. 1989. Influence of photoperiod on postnatal growth, sexual development, and reproduction in a semifossorial microtine, *Microtus pinetorum*. *Can J Zool*, **67**: 937 – 941.
- Ebling F J P. 1994. Photoperiodic differences during development in the dwarf hamsters *Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*. *Gen Comp Endocrinol*, **95**: 475 – 482.
- Ellerman J R. 1941. The Families and Genera of Living Rodents. Vol. II. Family Muridae. London: British Museum (Natural History).
- Feist D D, Feist C F. 1986. Effect of cold, short day and melatonin on thermogenesis, body weight and reproductive organs in Alaskan red-backed voles. *J Comp Physiol B*, **156**: 741 – 746.
- Foster D O, Frydman M L. 1978. Nonshivering thermogenesis of the rat. II. Measurements of blood flow with microsphere point to brown adipose tissue as the dominant site of the calorogenesis induced by norepinephrine. *Can J Physiol Pharmacol*, **56**: 110 – 122.
- Graland T J, Bennett A F, Rezende E L. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *J Exp Biol*, **208**: 3015 – 3035.
- Genin F, Perret M. 2000. Photoperiod-induced changes in energy balance in gray mouse lemurs. *Physiol Behav*, **71**: 315 – 321.
- Gordon C J. 1993. Temperature Regulation in Laboratory Rodents. Cambridge: Cambridge University Press, 1 – 276.
- Gottreich A, Hammel I, Yagel L, Terkel J. 2000. Effect of photoperiod variation on testes and accessory sex organs in the male blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *Life Sci*, **67**: 521 – 529.
- Górecki A. 1975. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodzinski W ed. International Biological Programme Handbook 24. Methods for Ecological Bioenergetics. Oxford: Blackwell Scientific, 309 – 313.
- Haim A. 1982. Effects of long scotophase and cold acclimation on heat production in two diurnal rodent. *Journal of Comparative physiology*, **148**: 77 – 81.
- Haim A, Fourie F R. 1980. Heat production in cold and long scotophase acclimated and winter acclimatized rodents. *International Journal Biometeorology*, **24**: 231 – 236.
- Haim A. 1996. Food and energy intake, non-shivering thermogenesis and daily rhythm of body temperature in the bushy-tailed gerbil *Sekeetamys calurus*: the role of photoperiod manipulations. *J Therm Biol*, **21**: 37 – 42.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J. 1981. Seasonal control of ther-

- mogenesis by photoperiod and ambient temperature in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *Acta Univ Carolinae-Biologica*, 1979: 323 - 326.
- Heldmaier G, Bochberger A. 1985. Sources of heat during nonshivering thermogenesis in Djungarian hamsters: a dominant role of brown adipose tissue during cold acclimation. *Journal of Comparative Physiology*, **156**: 237 - 245.
- Heldmaier G, Klaus S, Wiesenberger R. 1990. Seasonal adaptation of thermoregulatory heat production in small mammals. In: Bligh J, Voigt K eds. *Thermoreceptor and Temperature Regulation*. Berlin Springer Press, 235 - 243.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Rafeal J, Latteier B. 1989. Photoperiod and thermoregulation in vertebrates: body temperature rhythm and thermogenesis acclimation. *J Comp Physiol B*, **149**: 1 - 9.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Rafeal J, Vaianky P. 1981. Photoperiod control and effects of melatonin on nonshivering thermogenesis and brown adipose tissue. *Science*, **212**: 917 - 919.
- Himms H J. 1990. Brown adipose tissue thermogenesis; role in thermogenesis, energy regulation and obesity. In: Schonbaum E, Lomax P eds. *Physiology and Biochemistry*. Pergamon Press Inc, USA. 327 - 414.
- Himms H J. 1989. Brown adipose tissue thermogenesis and obesity. *Progress in Lipid Research*, **28**: 67 - 15.
- Karakas A, Gunduz B. 2002. Effect of different photoperiods on gonadal maintenance and development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Zool Sci*, **19**: 233 - 239.
- Klaus S, Heldmaier G, Ricquier D. 1988. Seasonal acclimation of bank voles and wood mice: nonshivering thermogenesis and thermogenic properties of brown adipose tissue mitochondria. *Journal of Comparative Physiology B*, **158**: 157 - 164.
- Klingenspor M. 2003. Cold-induced recruitment of brown adipose tissue thermogenesis. *Exp Physiol*, **88**: 41 - 148.
- Klingenspor M, Niggemann H, Heldmaier G. 2000. Modulation of leptin sensitivity by short photoperiod acclimation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *J Comp Physiol B*, **170**: 37 - 43.
- Kronfeld-Schor N, Zhao J, Silvia B A, Mathews P T, Zimmerman S, Widmaier E P, Kunz T H. 2000. Steroids-dependent up-regulation of adipose leptin secretion in vitro during pregnancy in mice. *Biology of Reproduction*, **63**: 274 - 280.
- Li Q F, Huang C X, Liu X T. 1995. Effects of photoperiod and temperature on thermogenesis in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Zool Sin*, **41** (4): 362 - 369. (in Chinese)
- Li Q F, Sun R Y, Huang C X, Wang Z K, Liu X T, Hou J J, Liu J S, Cai L Q, Li N, Zhang S Z, Wang Y. 2001. Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comp Biochem Physiol*, **129A**: 949 - 961.
- Li X S, Wang D H. 2005. Seasonal adjustments in body mass and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): the roles of short photoperiod and cold. *J Comp Physiol B*, **175**: 593 - 600.
- Li X S, Wang D H. 2007. 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*, **80** (3): 326 - 334.
- Li X S, Wang D H, Yang J C. 2003. Effect of photoperiod on body weight and energy metabolism Brandt's voles (*Microtus brandti*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica Sinica*, **23** (4): 304 - 311. (in Chinese)
- Liu S Y, Liu Y. 2005. Summary of systematic study on *Eothenomys*. *Sichuan Journal of Zoology*, **24** (1): 98 - 103. (in Chinese)
- Lovegrove B G. 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *J Comp Physiol B*, **173**: 87 - 112.
- Lovegrove B G. 2005. Seasonal thermoregulatory responses in mammals. *Journal of Comparative Physiology B*, **175**: 231 - 247.
- Luo J, Yang D G, Suzuki H, Wang Y X, Chen W J, Campbell K L, Zhang Y P. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of Oriental voles: genus *Eothenomys* (Muridae, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 349 - 362.
- Lynch G R. 1970. Effect of photoperiod and cold acclimation of nonshivering thermogenesis. *American Zoologist*, **10**: 308.
- Ma Y, Jiang J Q. 1996. The reinstatement of the status of Genus *Caryomys* (Thomads, 1911) (Rodentia: Microtinae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, **21** (4): 493 - 496 (in Chinese)
- McNab B K. 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation. *J Biol*, **53**: 329 - 348.
- McNab B K. 1983. Energetics, body size and the limits to endotherms. *J Zool Lond*, **199**: 1 - 29.
- Mercer J G, Lawrence C B, Moar K M, Atkinson T, Barrett P. 1997. Short-day weight loss and effect of food deprivation on hypothalamic NPY and CRF mRNA in Djungarian hamsters. *American Journal of Physiology*, **273**: R768 - R776.
- Mercer J G, Moar K M, Ross A W, Hoggard N, Morgan P J. 2000. Photoperiod regulates arcuate nucleus POMC, AGRP, and leptin receptor mRNA in Siberian hamster hypothalamus. *American Journal of Physiology*, **278**: R271 - R281.
- Mercer J G, Moar K M, Logie T J, Findlay P A, Adam C L, Morgan P J. 2001. Seasonally-inappropriate body weight induced by food restriction; effect on hypothalamic gene expression in male Siberian hamsters. *Endocrinology*, **142**: 4173 - 4181.
- Merritt J. 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in an Appalachian montane forest. *J Mammal*, **67**: 450 - 464.
- Peacock W L, Kril E, Moar K M, McLaren J S, Mercer J G, Speakman J R. 2004. Photoperiodic effects on body mass, energy balance and hypothalamic gene expression in the bank vole. *Journal of Experimental Biology*, **207**: 165 - 177.
- Refinetti R. 1996. Comparison of the body temperature rhythms of diurnal and nocturnal rodents. *J Exp Zool*, **275**: 67 - 70.
- Rousseau K, Atcha Z, Cagampang F R, Le Rouzic P, Stirland J A, Ivanov T R, Ebbling F J, Klingenspor M, Loudon A S. 2002. Photoperiodic regulation of leptin resistance in the seasonally breeding Siberian hamster (*Phodopus sungorus*). *Endocrinology*, **143**: 3083 - 3095.

- Sharon A J, Barker F K, Lawrence R H. 2006. The pattern and timing of diversification of Philippine endemic rodents: evidence from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Syst Biol*, **55** (1): 73–88.
- Thomas G, Marie-ka T, Sophie S, Pascale C, Emmanuel P, Emmanuel J D. 2006. The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies. *BMC Evolutionary Biology*, **6**: 80.
- Tomasi T E, Horton T H. 1992. Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction. Comstock Publishing Associates. Ithaca and London, 1–276.
- Wang Y, Huang C X, Li Q F. 2000. The effects of short photoperiod on thermogenesis in Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Beijing Normal University*, **36** (2): 256–259. (in Chinese)
- Wang Z K, Liu L, Liang Z Q, Li Q F, Sun R Y. 1999a. Thermogenic characteristics and body temperature regulation in the Oriental voles (*Eothenomys miletus*). *Acta Theriologica Sinica*, **19** (4): 276–286. (in Chinese)
- Wang Z K, Li Q F, Sun R Y, Liu L. 1999b. Effects of photoperiod and temperature on thermogenesis in the tree shrew (*Tupaia belangeri*). *Acta Zoologica Sinica*, **45** (3): 287–293. (in Chinese)
- Wang D H, Sun R Y, Wang Z W. 1999. Effects of photoperiod and temperature on brown adipose tissue thermogenic properties in plateau pikas. *Zoological Research*, **20** (5): 347–351. (in Chinese)
- Wang D H, Sun R Y, Wang Z W, Liu J S. 1999. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in plateau pikas (*Ochotona curzoni-ae*) and root vole (*Microtus oeconomus*). *J Com Physiol B*, **169**: 77–83.
- Wang H, Yang X M, Liu C Y, Wang Z K. 2006. Thermoregulatory and thermogenic properties in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **26** (2): 144–151. (in Chinese)
- Wunder B A, Dobkin D S, Gettinger R D. 1977. Shifts in thermogenesis in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Oecologia*, **29**: 11–26.
- Zegers D A, Merritt J F. 1988. Effect of photoperiod and ambient temperature on nonshivering thermogenesis of *Peromyscus maniculatus*. *Acta Theriologica*, **33**: 273–281.
- Zhang X Y, Wang D H. 2006. Energy metabolism, thermogenesis and body mass regulation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) during cold acclimation and rewarming. *Hormones and Behavior*, **50**: 61–69.
- Zhao Z J, Wang D H. 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiology and Behavior*, **85**: 143–149.
- Zhao Z J, Wang D H. 2006. Effects of photoperiod on energy budgets and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Thermal Biology*, **31**: 323–331.
- Zhu W L, Jia T, Lian X, Wang Z K. 2008. Evaporative water loss and body temperature regulation in *Eothenomys miletus* and *Apodemus chevrieri*. *Acta Theriologica Sinica*, **28** (1): 112–119. (in Chinese)
- 马勇, 姜建青. 1996. 绒鼯属 *Caryomys* (Thomads, 1911) 地位的恢复 (啮齿目: 仓鼠科: 田鼠亚科). *动物分类学报*, **21** (4): 493–496.
- 王应祥. 2003. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 北京: 中国林业出版社.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1999. 光照和温度对高原鼠兔褐色脂肪组织线粒体产热特征的影响. *动物学研究*, **20** (5): 347–351.
- 王政昆, 刘璐, 梁子卿, 李庆芬, 孙儒泳. 1999a. 大绒鼠体温调节和产热特征. *兽类学报*, **19** (4): 276–286.
- 王政昆, 李庆芬, 孙儒泳, 刘璐. 1999b. 光周期和温度对中缅树鼩产热能力的影响. *动物学报*, **45** (3): 287–293.
- 王煜, 黄晨西, 李庆芬. 2000. 短光照对长爪沙鼠产热的影响. *北京师范大学学报 (自然科学版)*, **36** (2): 256–259.
- 王海, 杨晓密, 刘春燕, 王政昆. 2006. 大绒鼠和高山姬鼠的体温调节和产热特征. *兽类学报*, **26** (2): 144–151.
- 刘少英, 刘洋. 2005. 绒鼠系统学研究概况. *四川动物*, **24** (1): 98–103.
- 朱万龙, 贾婷, 练硝, 王政昆. 2008. 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*, **28** (1): 112–119.
- 郑少华. 1993. 川黔地区第四纪啮齿动物化石. 北京: 科学出版社.
- 李庆芬, 黄晨西, 刘小团. 1995. 光周期和温度对布氏田鼠产热的影响. *动物学报*, **41** (4): 362–369.
- 李兴升, 王德华, 杨俊成. 2003. 光周期对布氏田鼠和长爪沙鼠体重和能量代谢的影响. *兽类学报*, **23** (4): 304–311.
- 罗泽珣, 陈卫, 高武. 2000. 中国动物志. 兽纲: 第六卷, 啮齿目 下册, 仓鼠科. 北京: 科学出版社.
- 张荣祖. 1999. 中国动物地理. 北京: 科学出版社.