

长爪沙鼠褐色脂肪组织和肝脏产热特征的季节性变化*

张志强^{1,2,3} 刘全生^{1,3} 李纪元^{1,3} 王德华^{1**}

1. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080

2. 安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036

3. 中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要 长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 是一种栖息于典型草原和荒漠草原非冬眠群居性的小型哺乳动物。为研究其产热功能的季节变化, 我们分别在 2003 年秋季 (9 月下旬)、冬季 (11 月下旬)、2004 年春季 (3 月底–4 月下旬) 和夏季 (7 月下旬), 分别测定了其体重、褐色脂肪组织和肝脏的重量、线粒体总蛋白含量和细胞色素 c 氧化酶活力, 以及褐色脂肪组织中解偶联蛋白 1 (Uncoupling protein 1, UCP1) 的含量等。结果显示: 除雄鼠的体重显著高于雌鼠外, 其它各项指标均无性别差异。体重和褐色脂肪组织的重量都在冬季较高, 显著高于夏季, 而肝脏的重量在夏季显著高于其它季节。褐色脂肪组织和肝脏的线粒体蛋白含量和细胞色素 c 氧化酶活力以及 UCP1 含量, 都在冬季较高, 夏季较低。这些结果表明: 在野外条件下, 褐色脂肪组织和肝脏在细胞水平上产热能力的提高和 UCP1 含量的增加, 是长爪沙鼠抵御寒冷的重要方式 [动物学报 52 (6): 1034–1041, 2006]。

关键词 长爪沙鼠 褐色脂肪组织 细胞色素 c 氧化酶 季节变化 解偶联蛋白 1

Seasonal changes in thermogenic properties of brown adipose tissue and liver in Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus**

ZHANG Zhi-Qiang^{1,2,3}, LIU Quan-Sheng^{1,3}, LI Ji-Yuan^{1,3},
WANG De-Hua^{1**}

1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

2. College of Animal Science and Technology, Anhui Agriculture University, Hefei 230036, Anhui, China

3. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Mongolian gerbils are non-hibernating small mammals that inhabit the deserts and typical steppe areas of the Inner Mongolian grasslands in China. In order to understand seasonal changes in cellular and molecular thermogenic properties in male and female gerbils, we measured body mass, brown adipose tissue (BAT) and liver mass, mitochondrial protein (MP) contents and cytochrome c oxidase (COX) activity in BAT and liver, as well as uncoupling protein 1 (UCP1) contents in BAT in the fall (late September) and winter (late November), and spring (late March and April) and summer (late July). No significant sexual differences were found for the above mentioned parameters except that the body mass of male gerbils was higher than that of females. Both body mass and BAT mass were higher in winter than in summer, while liver mass was higher in summer than during other seasons. MP contents, COX activity in whole BAT and liver, and BAT UCP1 contents all showed the highest levels in winter and lowest in summer. These data indicate that increases in thermogenic capacity at both cellular and molecular levels in BAT and liver are important physiological adjust-

2006-04-28 收稿, 2006-08-29 接受

* 国家自然科学基金项目资助 (No.30570230 和 30430140) [This research was funded by grants from the National Natural Science Foundation of China (No.30570230 and 30430140)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: wangdh@ioz.ac.cn

© 2006 动物学报 Acta Zoologica Sinica

ments to cope with the cold stress in wild Mongolian gerbils [Acta Zoologica Sinica 52 (6): 1034–1041, 2006].

Key words Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, Brown adipose tissue, BAT, Cytochrome c oxidase, Seasonal change, Uncoupling protein 1

在季节性环境中, 褐色脂肪组织 (Brown adipose tissue, BAT) 是温带小型哺乳动物适应性产热的主要器官 (Cannon and Nedergaard, 2004)。静止状态下, 肝脏代谢产热可达产热总量的 25% (Schmidt-Nielsen, 1997)。线粒体蛋白含量和细胞色素 c 氧化酶 (Cytochrome c oxidase, COX) 活力代表了细胞水平上的氧化产热能力 (李庆芬等, 1995)。解偶联蛋白 1 (Uncoupling protein 1, UCP1) 是一种仅在哺乳动物 BAT 线粒体内膜上存在的产热蛋白, 它通过增加内膜的质子通透性, 降低由呼吸链所产生的质子梯度, 使氧化磷酸化过程解偶联 (Cannon and Nedergaard, 2004)。

尽管从细胞和分子角度对实验啮齿类 (Sundin and Cannon, 1980; Rial and Nicholls, 1984; Abelenda et al., 2003) 和室内驯化动物, 如黑线毛足鼠 (*Phodopus sungorus*) (Klingenspor et al., 1996; Praun et al., 2001) 等的适应性产热机理进行了较多的研究, 但对野生动物的研究则相对较少, 且主要集中于冷驯化 (Wang et al., 2000; 李庆芬等, 2001) 和光周期 (Kronfeld-Schor et al., 2000; Zhao and Wang, 2005, 2006a, b) 的影响方面。迄今为止, 在野外条件下, 关于小型哺乳动物产热能力季节性变化的细胞和分子机理, 已有一些研究 (Klaus et al., 1988; Kronfeld-Schor et al., 2000; Li and Wang, 2005a; Wang et al., 2006a, b), 但结论尚不一致。例如, Klaus et al. (1988) 发现欧 (*Clethrionomys glareolus*) BAT 线粒体蛋白和 UCP1 表达在冬季分别比夏季增加了 70% 和 300%, 而在室外气候驯化条件下, 布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) BAT 中的 UCP1 含量并没有表现出季节性差异 (Li and Wang, 2005a); 短光照能促进布氏田鼠 (Zhao and Wang, 2005) 和非洲刺毛鼠 (*Acomys cahirinus*) BAT 中 UCP1 含量的增加, 但对长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) (Zhao and Wang, 2006a) 和金黄刺毛鼠 (*Acomys russatus*) (Kronfeld-Schor et al., 2000) 则无影响。

长爪沙鼠是一种典型的群居性鼠种, 不冬眠。关于该鼠的野外研究, 主要包括静止代谢率 (Wang et al., 2003)、基本生态学特性 (秦长育, 1984)、社群行为 (Ågren et al., 1989a, b)、繁殖特征 (周庆强等, 1985; 刘伟等, 2004) 和种群动

态及其调节机理 (夏武平等, 1982; 周庆强等, 1985) 等方面。对其生理适应性的研究, 所用个体多为实验室内驯养繁殖的个体, 对野生鼠研究较少 (Wang et al., 2003)。室外气候驯化条件下, 长爪沙鼠冬季的整体代谢率和能量摄入水平 (Li and Wang, 2005b) 以及 BAT 线粒体蛋白的含量 (蔡理全等, 1998a) 都高于夏季。但在野外条件下, 关于其产热机理的季节性变化, 仍缺乏研究。本研究中我们测定了野外条件下长爪沙鼠 BAT 和肝脏线粒体总蛋白的含量和 COX 总活力, 以及 BAT 中的 UCP1 含量的变化, 以进一步理解其季节性生理适应策略。

1 材料和方法

1.1 自然概况

研究地点位于内蒙古锡林郭勒盟太仆寺旗头支箭镇境内 (115°17'E, 41°58'N), 海拔为 1 300–1 800 m。该地区属于温带大陆性气候。年平均温度 1.3°C, 1 月份的平均温度 -18.0°C, 7 月份平均温度 17.8°C, 极端最低温度 -34.4°C, 极端最高温度 32.7°C; 年降水量为 404.9 mm (陈佐忠, 1988)。该地区为放牧草地与农田并存的农牧交错区, 主要农作物包括小麦 (*Triticum* spp.)、莜麦 (*Avena nuda*)、荞麦 (*Fagopyrum*)、油菜 (*Brassica* spp.) 和油用亚麻 (胡麻) (*Linum usitatissimum*) 等; 相邻草地的主要种类包括大籽蒿 (*Artemisia sieversiana*)、羊草 (*Aneurolepidium chinense*)、苍耳 (*Xanthium sibiricum*)、变蒿 (*Artemisia commutata*)、猪毛菜 (*Salsola collina*) 和狗尾草 (*Setaria viridis*) 等。

1.2 实验动物

实验用长爪沙鼠分别于 2003 年秋季 (9 月下旬)、冬季 (11 月下旬)、2004 年春季 (3 月底–4 月下旬) 和夏季 (7 月下旬) 活捕于内蒙古太仆寺旗秦家营子, 各个季节分别捕获体长在 9–11 cm、体重在 34.6–59.4 g 之间的雄鼠和雌鼠 (后经解剖选择没有子宫斑的非繁殖鼠) 各 8 只。根据栖息地的食物组成, 喂以天然食物 [秋、冬和春季以小麦为食, 夏季模拟捕获地点的食物组成, 以披碱草 (*Elymus dahuricus*)、羊草和其它杂草的混合物为食, 并添加少量小麦], 动物可自由饮水。在 3 d

内, 运回太仆寺旗野外实验室。第二天处死动物, 迅速取出肩胛间 BAT 和肝脏, 剔除结缔组织后, 置于液氮中保存。每一季节, 从捕鼠到取材结束, 一般在 4 d 内完成。最后, 把样品运回北京中国科学院动物研究所, 保存于 -55°C 的低温冰箱中, 待用有关指标。

1.3 酶活力、蛋白含量和 UCP 1 含量的测定方法

BAT 线粒体的 COX 活力测定用英国 Hansatech 仪器有限公司生产的铂氧电极-溶氧仪进行测定 (Zhao and Wang, 2005)。反应杯体积为 2 ml, 包括 $10\ \mu\text{l}$ 待测样品, $10\ \mu\text{l}$ 细胞色素 c ($0.6\ \text{mg}/10\ \mu\text{l}$) 和 1.98 ml 电极基质液 ($7.5\ \text{mmol}/\text{L}$ 磷酸二氢钾, $3.75\ \text{mmol}/\text{L}$ 抗坏血酸, $0.3\ \text{mmol}/\text{L}$ 四甲基对苯二胺, $\text{pH}=7.4$)。通过循环水浴, 使反应杯内的温度保持在 25°C 。蛋白质定量按 Folin-phenol 法 (Lowry et al., 1951), 以牛血清蛋白 ($500\ \mu\text{g}/\text{ml}$) 作为标准蛋白, 将 BAT 和肝脏线粒体蛋白分别按 1:100 和 1:50 稀释后, 在可见分光光度计 (Beckman 公司, 型号 DU800) ($500\ \text{nm}$) 上测定。

UCP1 的测定采用 western blot, 每个泳道加 $10\ \mu\text{l}$ 样品 ($15\ \mu\text{g}$ 线粒体蛋白), 一抗为仓鼠 UCP1 抗体 (1:5 000 稀释, 由德国菲利普大学生物系生理研究室提供), 二抗为辣根过氧化物酶标记的羊抗兔 Ig G (1:5 000 稀释), 以超信号荧光检测试剂检测 UCP1 的蛋白表达量, 用 Scion Image for Windows (Beta 4.0.2) 软件进行分析, 以相对单位 (Relative unit, RU) 表示 UCP1 含量 (Li and

Wang, 2005a; Zhao and Wang, 2005)。

1.4 数据统计分析

用 SPSS for Windows 10.0 软件包进行统计分析。经 Kolmogorov-Smirnov 检验, 所有数据都呈正态分布。以体重为协变量用双因素协方差分析 (Two-way ANCOVA) 统计肩胛间 BAT 和肝脏重量的性别和季节差异。用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 统计体重、肩胛间 BAT 及肝脏 COX 的活力和线粒体蛋白含量, 以及 BAT 中 UCP1 含量的性别和季节差异。对无性别差异的数据进行合并处理, 进一步用以体重为协变量的单因素协方差分析 (One-way ANCOVA) 或单因素方差分析 (One-way ANOVA) 中的 LSD post hoc 检验各参数不同季节间的差异。文中数值均以平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示, $P < 0.05$ (双尾检验) 被认为差异显著。

2 结 果

除体重 (雌性: $44.4 \pm 0.8\ \text{g}$, 雄性: $46.8 \pm 0.8\ \text{g}$, $F_{1,56} = 4.826$, $P < 0.05$) 外, 其它各项指标均无性别差异。

2.1 体重

雄鼠体重在冬季最高, 雌鼠在春季和冬季最高, 但都在夏季最低 ($F_{3,56} = 4.574$, $P < 0.05$) (图 1), 且性别和季节对体重具有交互作用 ($F_{3,56} = 3.987$, $P < 0.05$)。

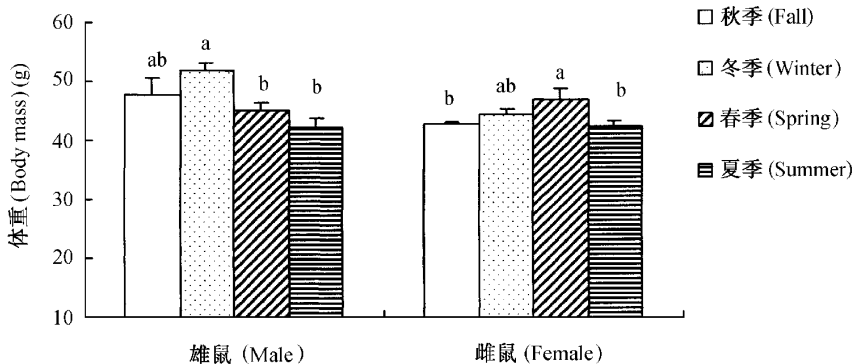


图 1 长爪沙鼠体重的季节变化

柱上的字母不同表示差异显著

Fig.1 Seasonal changes of body mass in Mongolian gerbils

Different letters means significantly different.

2.2 肩胛间 BAT 的产热特征

BAT 的重量在冬季显著高于其它季节, 夏季最低 ($F_{3,55} = 100.617$, $P < 0.05$) (图 2A), 且性

别和季节具有交互作用 ($F_{3,55} = 5.343$, $P < 0.05$)。BAT 线粒体总蛋白含量 (图 2B) 和 COX 的总活力 (图 2C) 都在冬季最高, 夏季最低 (线

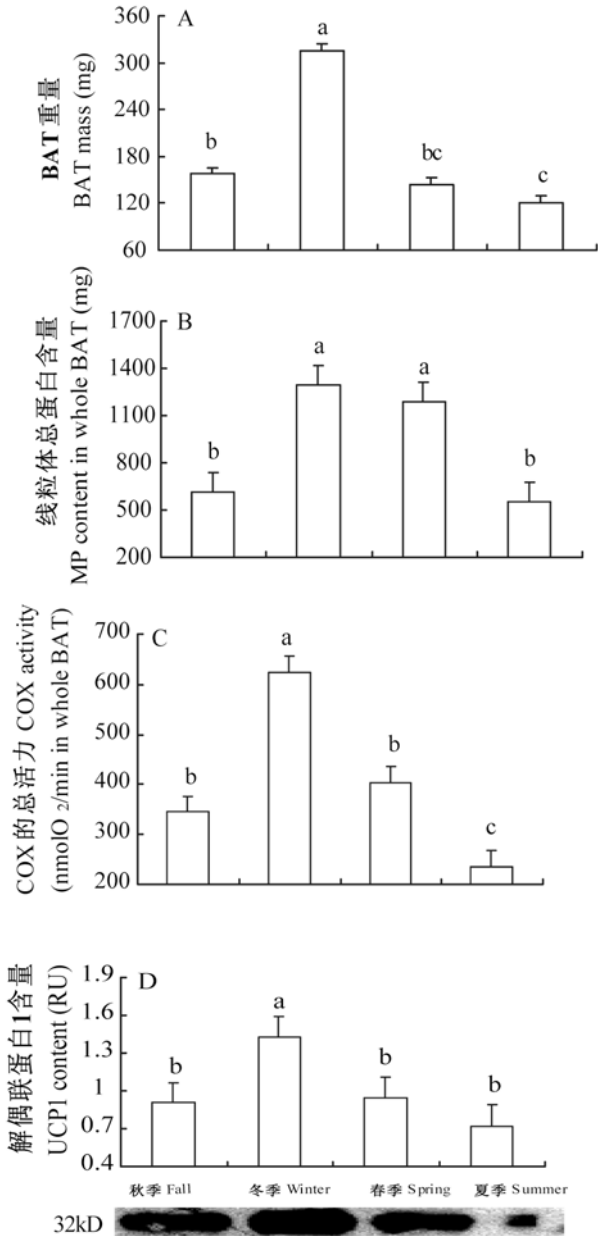


图2 长爪沙鼠褐色脂肪组织的重量(A)、线粒体总蛋白含量(B)、细胞色素c氧化酶的总活力(C)和解偶联蛋白1含量(D)的季节变化

BAT的重量在冬季最高,夏季最低($F_{3,55} = 100.617, P < 0.05$),与线粒体总蛋白含量($F_{3,55} = 8.375, P < 0.05$)、细胞色素c氧化酶的总活力($F_{3,55} = 23.456, P < 0.05$)和解偶联蛋白1($F_{3,23} = 3.502, P < 0.05$)含量的季节变化趋势相同。数值以平均值 \pm 标准误差表示($n = 16$; UCP1含量: $n = 8$)。柱上的字母不同表示差异显著。BAT:褐色脂肪组织。MP:线粒体蛋白。COX:细胞色素c氧化酶。UCP1:解偶联蛋白1。

Fig.2 Seasonal changes of brown adipose tissue (BAT) mass (A), mitochondrial protein (MP) content (B) and cytochrome c oxidase (COX) activity (C) in whole BAT, and BAT uncoupling protein 1 (UCP1) content (D) in Mongolian gerbils

BAT mass showed significant seasonal variations with the highest value in winter, lowest in summer ($F_{3,55} = 100.617, P < 0.05$). Similar variations were also found in MP contents ($F_{3,55} = 8.375, P < 0.05$) and COX activity ($F_{3,55} = 23.456, P < 0.05$) in whole BAT, as well as UCP1 contents ($F_{3,23} = 3.502, P < 0.05$). Values are expressed as Mean \pm SEM. Sample size is 16 and for UCP1 detection is 8. Different letters means significantly different.

粒体总蛋白含量: $F_{3,55} = 8.375, P < 0.05$; COX的总活力: $F_{3,55} = 23.456, P < 0.05$),且性别和季节对两者都具有交互作用(线粒体总蛋白含量: $F_{3,55} = 5.245, P < 0.05$; COX的总活力: $F_{3,55} = 9.664, P < 0.05$)。UCP1含量在冬季最高,夏季最低($F_{3,23} = 3.502, P < 0.05$) (图2D),但性别和季节无交互作用($F_{3,23} = 0.703, P > 0.05$)。

2.3 肝脏的产热特征

肝脏重量在夏季显著高于其它三个季节($F_{3,55} = 26.722, P < 0.05$) (图3A),但性别和季节间无交互作用($F_{3,55} = 1.622, P > 0.05$)。肝脏线粒体总蛋白含量(图3B)和COX的总活力(图3C)都在冬季最高,秋季其次,夏季最低(线粒体总蛋白含量: $F_{3,55} = 4.314, P < 0.05$; COX的总活力: $F_{3,55} = 6.058, P < 0.05$),性别和季节对线粒体总蛋白含量无交互作用($F_{3,55} = 0.183, P > 0.05$),但对COX的总活力具有交互作用($F_{3,55} = 3.308, P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 体重的季节性变化

长爪沙鼠的体重在冬季较高,夏季较低,这与大多数小型哺乳动物体重的季节性变化趋势不同。许多小型哺乳动物在面临食物短缺和寒冷的双重压力时,一般表现为体重降低以减少总能量消耗,如欧、加氏(*Clethrionomys gapperi*)和金色中仓鼠(*Mesocricetus auratus*) (Klaus et al., 1988; Merritt and Zegers, 1991; Concannon et al., 2001)等。但也有一些动物,如环颈旅鼠(*Dicrostonyx groenlandicus*),体重非但不降低,反而继续升高,这可能与其冬季繁殖有关(Nagy, 1993)。还有一些动物,体重并不随着季节的变化而改变,如大林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*) (Klaus et al., 1988)等。我们认为,长爪沙鼠体重的季节动态可能与3个因素有关:一是与长爪沙鼠的秋季集群贮食行为和主要依靠秋季所贮藏的作物种子或草籽来越冬有关。有研究表明,长爪沙鼠每一洞系贮粮可达几千克至几十千克不等,贮存的食物足够越冬所需,甚至在夏季仍可发现它们向洞外抛弃发霉的冬贮粮食(王梦军等, 1998)。我们在野外也观察到了同样的现象。二是与其不冬眠和群居性的生活习性有关。尽管冬季的外界环境条件变化非常剧烈,但长爪沙鼠洞内的环境温度较为稳定,且外出活动频率明显减弱,大部分个体集聚在洞道内,这种集群生活的

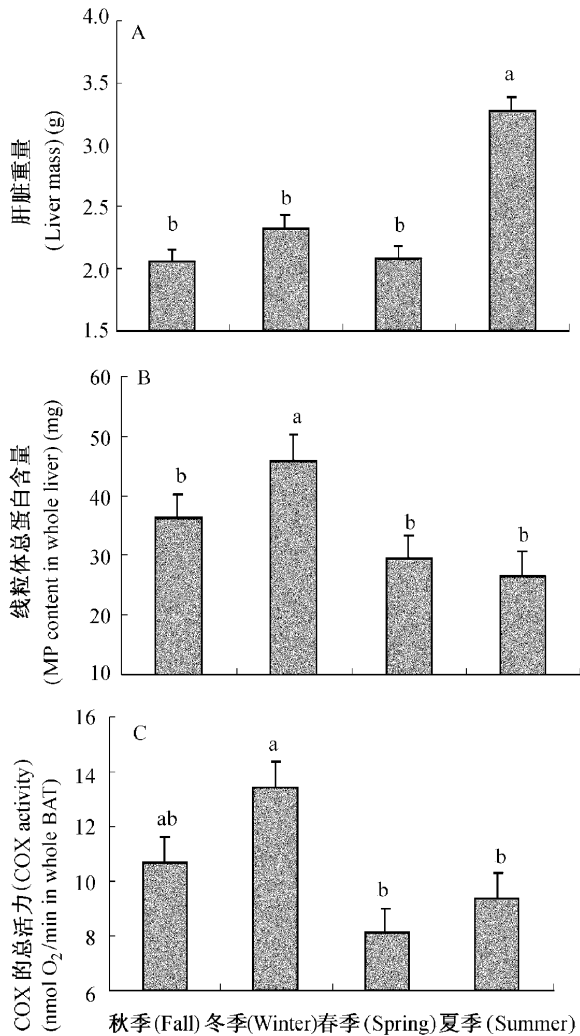


图3 长爪沙鼠肝脏重量(A)、线粒体总蛋白含量(B)和细胞色素c氧化酶的总活力(C)的季节变化

肝脏的重量 ($F_{3,55} = 26.722, P < 0.05$) 夏季最高, 显著高于其它季节。线粒体总蛋白含量 ($F_{3,55} = 4.314, P < 0.05$) 和COX的总活力 ($F_{3,55} = 6.058, P < 0.05$) 在冬季最高, 夏季最低。数值以平均值 \pm 标准误表示 ($n = 16$)。柱上的字母不同表示差异显著。MP: 线粒体蛋白。COX: 细胞色素c氧化酶。

Fig. 3 Seasonal changes of liver mass (A), mitochondrial protein (MP) content (B) and cytochrome c oxidase (COX) activity (C) in whole liver in Mongolian gerbils

Liver mass showed significant seasonal variations with the highest value in summer ($F_{3,55} = 26.722, P < 0.05$). MP ($F_{3,55} = 4.314, P < 0.05$) and COX activity ($F_{3,55} = 6.058, P < 0.05$) in whole liver showed significant seasonal changes with the highest in winter and lowest in summer. Values are expressed as Mean \pm SEM. Sample size is 16. Different letters means significantly different.

方式会减少热量损失, 少数长爪沙鼠甚至仍能参与繁殖活动(王梦军等, 1998)。三是冬季出洞活动的绝大多数个体均为越冬鼠(成年或老年个体),

很少能捕获亚成体或幼体, 这也可能是造成其冬季体重偏高的原因之一。

室内实验表明, 冷驯化(李兴升等, 2004)或短光照(Zhao and Wang, 2006a)条件下, 长爪沙鼠的体重都不发生显著性改变, 但在室外季节驯化条件下长爪沙鼠的体重在冬季严寒季节趋于降低(Li and Wang, 2005b), 这与我们的研究结果不同。这可能与实验条件不同有关, 在驯化条件下追踪的是同一批动物的全年体重变化动态, 而野外是随机取样; 驯化的动物为单笼室外饲养, 尽管鼠盒内有棉花作为巢垫物, 但在严冬季节动物面临的温度胁迫比野外条件下更为严酷, 野外条件下洞道的温度则比较稳定。此外, 由于我们的样本数相对较少, 关于自然条件下长爪沙鼠体重的季节性变化规律, 仍需要进一步的研究来确定(如用标志重捕法等)。本实验为了排除繁殖状态对产热能力的影响, 所选择的雄鼠均为性成熟个体, 雌鼠均为成年非繁殖鼠, 导致雄鼠的体重高于雌鼠, 这并不能代表动物体重之间存在性别差异。

3.2 肩胛间BAT产热特征的季节性变化

长爪沙鼠BAT的重量在冬季显著增加, 是其它季节的2-3倍, 这与其它小型哺乳动物的研究结果相同, 如草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*) (Didow and Hayward, 1969; Prieto-Anderson and Rauch, 1984)、白足鼠(*Peromyscus leucopus*) (Lynch, 1973)、黄喉姬鼠(*Apodemus flavicollis*) 和欧 (Klaus et al., 1988)、高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*) 和根田鼠(*Microtus oeconomus*) (王德华、王祖望, 1989; Wang et al., 2006a, b) 等。

BAT增生的一个重要特征是线粒体蛋白含量的增加(Wang et al., 1996; Li et al., 2001a)。冷驯化条件下, 中缅树鼯(*Tupaia belangeri*)、大绒鼠(*Ethennomys miletus*)、长爪沙鼠、布氏田鼠和达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*) (Li et al., 2001) BAT线粒体蛋白含量明显增加, COX活力也显著增强, 同样的现象在青藏高原的根田鼠和高原鼠兔(王德华等, 1996)中也有过报道。冷暴露能使大鼠和豚鼠(Sundin and Cannon, 1980; Rial and Nicholls, 1984)、黑线毛足鼠(Klingenspor et al., 1996; Praun et al., 2001)、布氏田鼠和长爪沙鼠BAT中的UCP1和/或UCP mRNA含量明显升高(Wang et al., 2000; 李庆芬等, 2001)。在短光照条件下, 黑线毛足鼠(Heldmaier et al., 1985; Rafael and Vsiansky, 1985)、布氏田鼠(Zhao and

Wang, 2005) 和非洲刺毛鼠 (Kronfeld-Schor et al., 2000) BAT 中的 UCP1 含量显著提高, 但长爪沙鼠 (Zhao and Wang, 2006a) 和金黄刺毛鼠 (Kronfeld-Schor et al., 2000) BAT 中的 UCP1 含量对短光照并不敏感。Wang et al (1999) 对高原鼠兔和根田鼠的研究认为, 低温和短光照能增强 BAT 线粒体蛋白含量和 COX 活力, 但两者对温度和光周期的敏感性不同, 高原鼠兔对寒冷更为敏感, 而根田鼠则对短光照更为敏感。

在野外条件下, 对小型哺乳动物产热能力的季节性变化研究, 大多数集中在整体水平, 对细胞和分子水平的变化研究较少。我们的研究发现长爪沙鼠 BAT 线粒体总蛋白含量和 COX 总活力, 以及 UCP1 含量在冬季约为夏季的 2-3 倍, 这与欧、黄喉姬鼠和大林姬鼠 (Klaus et al., 1988), 以及高原鼠兔和根田鼠 (Wang et al., 2006a, b) BAT 产热特征的季节变化相一致。我们认为, 长爪沙鼠 BAT 细胞和分子水平产热特征的适应性改变可能与其栖息生境和生活习性有关。长爪沙鼠喜栖荒漠和半荒漠草原地带, 以及各种类型的农田、田埂和农田间荒地等生境, 夏季炎热干燥, 冬季寒冷漫长 (超过 6 个月) (王梦军等, 1998), 冬季产热能力的增强有助于提高对环境的抵抗能力。同时, 长爪沙鼠的群居性特点和贮食习性对其生存也具有重要意义。在实验室条件下, 冷驯化能显著提高长爪沙鼠的整体代谢率 (Robinson, 1959; Steffen and Roberts, 1977; Luebbert et al., 1979; 蔡理全等, 1998b)、BAT 中线粒体蛋白的含量、 T_45' -脱碘酶和 COX 的活力、UCP1 含量和 UCP1 mRNA 的表达量 (Wang et al., 2000; 李庆芬等, 2001), 但光周期对其体重和能量代谢水平无明显影响 (李兴生等, 2003)。后来的研究也发现, 短光周期不影响长爪沙鼠的产热能力, 但可以作为环境信号提高其能量摄入水平 (Zhao and Wang, 2006a)。我们推测, 在食物充足和活动量明显减少的严冬季节, 温度可能是影响长爪沙鼠产热能力的主要因素。在细胞和分子水平上, 雌雄长爪沙鼠采用相同的生理调节策略, 即主要通过调整线粒体总蛋白含量和 COX 总活力, 以及 UCP1 的含量来提高产热能力以应对寒冷胁迫。

3.3 肝脏产热特征的季节性变化

长爪沙鼠肝脏的重量在夏季显著高于其它季节, 但冬季线粒体总蛋白含量和 COX 的总活力比夏季高约 1.5 倍左右。我们的结果与 Wang et al.

(2006 a, b) 对野生高原鼠兔和根田鼠的研究相一致。Li et al. (2001) 的研究表明, 在冷驯化条件下, 中缅树鹳和大绒鼠肝脏占体重的百分比上升, 线粒体蛋白含量和 COX 活力也增强; 尽管布氏田鼠和达乌尔黄鼠肝脏占体重的百分比不增加, 但线粒体蛋白含量和 COX 活力显著增加。然而, 无论是在冷驯化还是在室外季节驯化条件下, 长爪沙鼠的肝脏重量和线粒体蛋白含量均无明显变化 (李庆芬等, 2001; 蔡理全等, 1998a)。我们的结果不同于室内条件下对长爪沙鼠的研究, 说明在野外条件下, 肝脏也参与了产热能力的季节性调节过程, 这种变化可能与温度、光周期和食物质量等多种环境因素的协同作用有关。

总之, 在季节性环境中, 温度是影响长爪沙鼠 BAT 产热特征产生改变的主要环境因素之一。在严冬季节, 雌雄长爪沙鼠由于面对相同的环境压力, 采取相似的生理适应策略, 即通过增加 BAT 和肝脏中 COX 活力, 以及 BAT UCP1 含量来提高产热能力, 以适应严酷的环境条件。

致谢 本项研究得到中国科学院动物研究所钟文勤研究员, 太仆寺旗植保站刘文东站长的支持和帮助, 特此致谢! 感谢中国科学院动物研究所动物生理生态学研究组全体成员对论文初稿所提出的建议和修改。

参考文献 (References)

- Abelenda M, Ledesma A, Rial E, Puerta M, 2003. Leptin administration to cold-acclimated rats reduces both food intake and brown adipose tissue thermogenesis. *J. Therm. Biol.* 28: 525-530.
- Ågren G, Zhou QQ, Zhong WQ, 1989a. Ecology and social behavior of Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus* at Xinlinhot, Inner Mongolian, China. *Anim. Behav.* 40: 417-427.
- Ågren G, Zhou QQ, Zhong WQ, 1989b. Territoriality, cooperation and resource priority: hoarding in the Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Anim. Behav.* 37: 28-32.
- Cai LQ, Huang CX, Li QF, 1998a. Seasonal character of thermogenesis in Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriol. Sinica* 18: 215-218 (In Chinese).
- Cai LQ, Huang CX, Li QF, 1998b. The adaptive thermogenesis of the brown adipose tissue of the Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Acta Zool. Sinica* 44: 391-397 (In Chinese).
- Cannon B, Nedergaard J, 2004. Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiol. Rev.* 84: 277-359.
- Chen ZZ, 1988. Topography and climate of Xilin River basin. In: Research on grassland ecosystem. Inner Mongolian Grassland Ecosystem Research Station of Academia Sinica ed. Beijing: Science Press, 13-22 (In Chinese).
- 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.
- Didow LA, Hayward JS, 1969. Seasonal variations in the mass and composition of brown adipose tissue in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.* 47: 547-555.

- Heldmaier G, B6Chler H, Buchberger A, Lynch GR, Puchalski W, Steinlechner S, Wiesinger H, 1985. Seasonal acclimation and thermogenesis. In: Gilles R ed. Circulation, Respiration and Metabolism. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer, 431–501.
- Klaus S, Heidmaier G, Ricquier D, 1988. Seasonal acclimation of bank voles and wood mice: nonshivering thermogenesis and thermogenic properties of brown adipose tissue mitochondria. *J. Comp. Physiol. B* 158: 157–164.
- Klingenspor M, Dickopp A, Heldmaier G, Klaus S, 1996. Short photoperiod reduces leptin gene expression in white and brown adipose tissue of Djungarian hamsters. *FEBS Letters* 399: 290–294
- Kronfeld-Schor N, Haim A, Dayan T, Zisapel N, Klingenspor, M, Heldmaier G, 2000. Seasonal thermogenic acclimation of diurnally and nocturnally active desert spiny mice. *Physiol. Biochem. Zool.* 73: 37–44.
- Li QF, Huang CX, Liu XT, 1995. Effects of photoperiod and temperature on thermogenesis in Brandt's voles *Microtus brandti*. *Acta Zool. Sinica* 41: 362–369 (In Chinese).
- Li QF, Liu XT, Huang CX, Sun RY, 2001. Thermogenic capacity and expression of uncoupling protein gene of brown adipose tissue from Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus* during cold acclimation. *Acta Zool. Sinica* 47: 388–393 (In Chinese).
- Li QF, Sun RY, Huang CX, Wang ZK, Liu XT, Hou JJ, 2001. Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comp. Biochem. Physiol. A* 129: 949–961.
- Li XS, Wang DH, 2005a. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles *Microtus brandti*. *Horm. Behav.* 48: 321–328.
- Li XS, Wang DH, 2005b. 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 XS, Wang DH, Yang JC, 2003. Effects of photoperiod on body weights and energy metabolism in Brandt's voles and Mongolian gerbils. *Acta Theriol. Sinica* 23: 304–311 (In Chinese).
- Li XS, Wang DH, Yang JC, 2004. Effects of cold acclimation on body weight, serum leptin level, energy metabolism and thermogenesis in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Acta Zool. Sinica* 50: 334–340 (In Chinese).
- Liu W, Wan XR, Wang GH, Liu WD, Zhong WQ, 2004. Reproductive pattern of cohort and its adaptation in life history of Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriol. Sinica* 24: 229–234 (In Chinese).
- Lowry, OH, Rosbrough, NJ, Farr, AL, Randall, RJ, 1951. Protein measurement with the folin-phenol reagents. *J. Biol. Chem.* 193: 265.
- Luebbert SJ, McGregor LE, Roberts JC, 1979. Temperature acclimation in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*: changes in metabolic rate and the response to norepinephrine. *Comp. Biochem. Physiol. A* 63: 169–175.
- Lynch GR, 1973. Seasonal changes in thermogenesis, organ weights, and body composition in the white-footed mouse *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 13: 363–376.
- Merritt JF, Zegerts DA, 1991. Seasonal thermogenesis and body-mass dynamics of *Clethrionomys gapperi*. *Can. J. Zool.* 69: 2 771–2 777.
- Nagy TR, 1993. Effects of photoperiod history and temperature on male collared lemmings *Dicrostonyx groenlandicus*. *J. Mammal.* 74: 990–998.
- Praun CV, Burkert M, Gessner M, Klingenspor M, 2001. Tissue-specific expression and cold-induced mRNA levels of uncoupling proteins in the Djungarian hamster. *Physiol. Biochem. Zool.* 74 (2): 203–211.
- Prieto-Anderson MJ, Rauch JC, 1984. Seasonal changes in white and brown adipose tissue in *Clethrionomys gapperi* (red backed vole) and in *Microtus pennsylvanicus* (meadow vole). *Comp. Biochem. Physiol. A* 79: 305–310.
- Qin CY, 1984. An investigation of ecology of gerbil. *Acta Theriol. Sinica* 4: 43–51 (In Chinese).
- Rafael J, Vsiansky P, 1985. Photoperiodic control of the thermogenic capacity in brown adipose tissue of the Djungarian hamster. *J. Therm. Biol.* 10: 167–170.
- Rial E, Nicholls G, 1984. The mitochondrial uncoupling protein from Guinea pig brown adipose tissue. *Biochem. J.* 222: 685–693.
- Robinson PF, 1959. Metabolism of the gerbil *Meriones unguiculatus*. *Science* 130: 502–503.
- Schmidt-Nielsen K, 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 5th edn. Cambridge: Cambridge University Press.
- Steffen JM, Roberts JC, 1977. Temperature acclimation in the Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*: biochemical and organ weight changes. *Comp. Biochem. Physiol. B* 58: 237–243.
- Sundin U, Cannon B, 1980. GDP-binding to brown fat mitochondria of developing and cold adapted rats. *Comp. Biochem. Physiol. B* 65: 463–471.
- Wang DH, Sun RY, Wang ZW, Liu JS, 1999. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in plateau pikas *Ochotona curzoniae* and root voles *Microtus oeconomus*. *J. Comp. Physiol. B* 169 (1): 77–83.
- Wang DH, Sun RY, Wang ZW, Liu JS, Chen Z, 1996. Adaptive thermogenic properties during cold exposure in root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Zool. Sinica* 42: 368–376 (In Chinese).
- Wang DH, Wang YS, Wang ZW, 2000. Metabolism and thermoregulation of Mongolian gerbils. *Acta Theriol. (Poland)* 45: 183–192.
- Wang DH, Wang ZW, 1989. Strategies for survival of small mammals in a cold environment I. Seasonal variations in the weight and structure of brown adipose tissue in *Ochotona curzoniae* and *Microtus oeconomus*. *Acta Theriol. Sinica* 9: 176–185 (In Chinese).
- Wang DH, Wang ZW, Wang YS, Yang JC, 2003. Seasonal changes of thermogenesis in Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus* and Brandt's voles *Microtus brandti*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 134 (Suppl. 1, Abstract): S96.
- Wang JM, Zhang YM, Wang DH, 2006a. Seasonal thermogenesis and body mass regulation in plateau pikas *Ochotona curzoniae*. *Oecologia* 149: 373–382.
- Wang JM, Zhang YM, Wang DH, 2006b. 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* 176: 663–671.
- Wang MJ, Zhong WQ, Wan XR, 1998. Ecology and management of Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. In: Zhang ZB, Wang ZW ed. *Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture*. Beijing: China Ocean Press, 209–238 (In Chinese).
- Xia WP, Liao CH, Zhong WQ, Sun CL, Tian Y, 1982. On the population dynamics and regulation of *Meriones unguiculatus* in agricultural region north to Yin mountains, Inner Mongolia. *Acta Theriol. Sinica* 2: 51–71 (In Chinese).
- Zhao ZJ, Wang DH, 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiol. Behav.* 85 (2): 143–149.
- Zhao ZJ, Wang DH, 2006a. Effects of photoperiod on energy budgets and thermogenesis in Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *J. Therm. Biol.* 31: 323–331.
- Zhao ZJ, Wang DH, 2006b. Short photoperiod influences energy intake and serum leptin level in Brandt's voles *Microtus brandtii*. *Horm. Behav.* 49: 463–469.
- Zhou QQ, Zhong WQ, Sun CL, 1985. Comparison of population characteristics of *Meriones unguiculatus* adapting farmland and grassland. *Acta Theriol. Sinica* 5: 25–33 (In Chinese).
- 蔡理全, 黄晨西, 李庆芬, 1998a. 长爪沙鼠季节性产热特征比较. *兽类学报* 18: 215–218.
- 蔡理全, 黄晨西, 李庆芬, 1998b. 长爪沙鼠褐色脂肪组织的适应性产热. *动物学报* 44: 391–397.
- 陈佐忠, 1988. 锡林河流域地形与气候概况. 见: 中国科学院内蒙古草原生态系统定位站编. *草原生态系统研究* (第三辑). 北

- 京：科学出版社，13-22.
- 李庆芬，刘小团，黄晨西，孙儒泳，林其谁，2001. 长爪沙鼠冷驯化中褐色脂肪组织产热活性及解偶联蛋白基因表达. 动物学报 47: 388-393.
- 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: 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: 304-311.
- 刘伟，宛新荣，王广和，刘文东，钟文勤，2004. 不同季节长爪沙鼠同生群的繁殖特征及其在生活史对策中的意义. 兽类学报 24: 229-234.
- 秦长育，1984. 长爪沙鼠的一些生态资料. 兽类学报 4: 43-51.
- 王德华，孙儒泳，王祖望，柳劲松，陈志，1996. 根田鼠冷驯化过程中的适应性产热特征. 动物学报 42: 369-376.
- 王德华，王祖望，1989. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策 I. 高原鼠兔和根田鼠褐色脂肪组织 (BAT) 重量和显微结构的季节性变化. 兽类学报 9: 176-185.
- 王梦军，钟文勤，宛新荣，1998. 长爪沙鼠的生态学及控制对策. 见：张知彬，王祖望主编. 农业重要害鼠的生态学和控制对策. 北京：海洋出版社，209-238.
- 夏武平，廖崇惠，钟文勤，孙崇潞，田云，1982. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节研究. 兽类学报 2: 51-69.
- 周庆强，钟文勤，孙崇潞，1985b. 内蒙古阴山北部农牧区长爪沙鼠种群适应特征的比较研究. 兽类学报 5: 25-33.