

布氏田鼠胎后发育过程中褐色脂肪组织和肝脏的产热特征

迟庆生^{1,2} 李兴升^{1,2} 赵志军^{1,2} 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 中国科学院研究生院, 北京, 100049)

摘要: 为探讨布氏田鼠胎后恒温能力的发育过程, 本文测定了1、5、9、17、21、33和41日龄幼体的褐色脂肪组织(BAT)和肝脏的重量、线粒体蛋白含量和细胞色素c氧化酶(COX)的活性。布氏田鼠胎后发育期间BAT增补明显, 主要表现为重量的增加和单位组织重量COX活性的升高, 属典型的晚成型发育特征。布氏田鼠胎后发育过程中BAT和肝脏产热特征的变化与幼体的产热特点和恒温能力的发育是相一致的。

关键词: 布氏田鼠; 胎后发育; 褐色脂肪组织; 肝脏; 细胞色素c氧化酶

中图分类号: Q495

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2006) 03 - 0274 - 06

Changes in thermogenic properties of brown adipose tissue and liver during postnatal development in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*)

CHI Qingsheng^{1,2}, LI Xingsheng^{1,2}, ZHAO Zhijun^{1,2}, WANG Dehua^{1,*}

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

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, China)

Abstract: To understand the postnatal development of thermoregulatory ability in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*), we measured the mass as well as mitochondrial protein contents and cytochrome c oxidase (COX) activity of brown adipose tissue (BAT) and liver at day 1, 5, 9, 17, 21, 33, and 41 respectively. BAT mass and COX activity (per g tissue) during postnatal development increased markedly. On day 5, COX activity ($\text{nmolO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ tissue) in BAT (923.11 ± 45.47) and liver (728.40 ± 28.52) was significantly higher than day 1 (718.40 ± 28.8 and 651.56 ± 13.95 , respectively). Our data show that postnatal changes in thermogenic properties in BAT and liver mitochondria are consistent with their thermogenic ability in Brandt's voles.

Key words: BAT; Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*); Brown adipose tissue; Cytochrome c oxidase; Liver; Postnatal development

非颤抖性产热 (nonshivering thermogenesis, NST) 对于哺乳动物初生个体的体温调节至关重要 (Dawkins and Hull, 1964; Hull, 1973; Hull and Segal, 1965)。NST的主要产生部位是褐色脂肪组织 (brown adipose tissue, BAT) (Foster and Frydman, 1979; Heldmaier *et al.*, 1981)。不同发育类型的初生幼体, 其BAT的发育特点也不同: 早成型幼体在出生时BAT的发育已很完善, 且幼体出生后BAT的产热功能立即被激活, 如豚鼠 (*Cavia porcellus*); 晚成型幼体出生时只有少量BAT, 出生

后BAT有逐渐增补的过程, 如大鼠、小鼠、长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) (李庆芬等, 1991); 未成熟型幼体出生时BAT发育更不成熟, BAT的增补一般从第2周开始, 如仓鼠类 (Cannon and Nedergaard, 2004)。化学产热是动物体温调节的重要基础, 其热能来自于细胞内的线粒体呼吸以及氧化磷酸化作用。除BAT外, 肝脏也是重要的产热器官之一 (Steffen and Roberts, 1977)。一些研究表明肝脏也参与对冷适应的NST (Stoner, 1973; Mak *et al.*, 1983; Brustovetsky *et al.*, 1985)。

基金项目: 国家自然科学基金 (30430140, 30170151 和 30470279)

作者简介: 迟庆生 (1976 -), 男, 硕士, 主要从事动物生理生态学研究。现工作单位: 沈阳师范大学化学与生命科学学院。

收稿日期: 2005 - 11 - 17; 修回日期: 2006 - 04 - 02

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: wangdh@ioz.ac.cn

布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 是一种典型的温带草原鼠种, 营群居生活, 属仓鼠科 (Cricetidae)、鼠亚科 (Arvicolinae)、毛足田鼠属 (*Lasiopodomys*); 主要分布于我国内蒙古草原、蒙古以及俄罗斯的外贝加尔东南部地区。尽管对布氏田鼠的生态生理学已有较多的研究, 涉及消化策略 (Pei *et al.*, 2001)、产热机理 (杨明等, 2003; 宋志刚和王德华, 2003)、能量代谢和体重调节 (李庆芬和黄晨西, 1994, 1995; 宋志刚和王德华, 2001; Li and Wang, 2005a, 2005b; Liu *et al.*, 2003; Zhao and Wang, 2005, 2006) 等, 但关于体温调节能力的生长发育研究尚缺乏。迟庆生和王德华 (2005) 的研究表明, 布氏田鼠是典型的晚成型发育类型, 初生幼体皮肤裸露, 单独的个体在温度较低时 (如 23℃) 不能维持恒定的体温; 在胎后发育过程中, 幼体的产热能力不断加强并逐渐获得成熟的恒温能力。我们预测布氏田鼠幼体产热特征的变化应与 BAT 和肝脏等器官的产热能力一致。本文通过测定布氏田鼠胎后发育过程中 BAT 和肝脏的重量、线粒体蛋白含量以及细胞色素 c 氧化酶 (cytochrome c oxidase, COX) 活性等, 以了解布氏田鼠体温调节能力的发育机制。

1 材料和方法

1.1 实验动物

实验用布氏田鼠是 1999 年 5 月捕自内蒙古锡林郭勒盟太仆寺旗的室内繁殖种群。动物用塑料鼠盒 (30 cm × 15 cm × 20 cm) 饲养于中国科学院动物研究所饲养房 (温度为 23 ± 1℃, 光周期为 12L:12D), 每盒 3~5 只, 鼠盒中加锯末和棉絮作为巢材。动物饲以标准兔颗粒饲料块 (北京科澳协力饲料有限公司), 自由取食和饮水。本实验在 2004 年 4~6 月间进行, 取体重 40~60 g 的健康成年布氏田鼠, 雌雄配对饲养, 温度和光周期维持不变, 在雌鼠分娩前 1 周内分离雄鼠。为使取样具有代表性, BAT 和肝脏的取材从同一窝中 (胎仔数范围为 6~10) 随机选取 1~3 只动物, 所用幼体雌雄各半, 共 70 只。

1.2 BAT 和肝脏

不同日龄的幼体称重后处死, 迅速摘取完整的肝脏及肩胛间和肩胛下的 BAT。仔细剔除 BAT 周围的白色脂肪组织, 用滤纸吸干肝脏组织的血液后称重 (精确到 1 mg), 即组织的绝对重量 (mg)。相对重量 (mg/g) 为组织绝对重量与动物体重之

比值。1~9 日龄的个体 BAT 量较少, 可将相同日龄 2~3 只幼体的 BAT 合并。取材后样品立即放入液氮速冻, 然后转移至 -20℃ 冰箱中保存。

1.3 BAT 和肝脏线粒体的提取

把约 0.1 g BAT 或 0.5 g 肝脏剪碎, 加入 0.5 ml 提取液 A (250 mM sucrose, 10 mM TES, 1 mM EDTA, 64 μM BSA, pH 7.2) 匀浆, 倒入 1.5 ml 离心管中, 再用 1 ml 提取液 A 分 2 次冲洗; 12 096 g 离心 10 min, 弃上清, 用 1 ml 提取液 B (250 mM sucrose, 10 mM TES, 1 mM EGTA, 64 μM BSA, pH 7.2) 悬浮, 950 g 离心 10 min 弃沉淀, 吸上清于另一离心管, 8 740 g 离心 10 min, 弃上清, 用 1 ml 提取液 B 悬浮, 8 740 g 离心 10 min; 弃上清, 按与组织重量 1:1 的比例用提取液 C (100 mM KCl, 20 mM TES, 1 mM EGTA, pH 7.2) 悬浮 (Sundin *et al.*, 1987; Zhao and Wang, 2005; Li and Wang, 2005)。

1.4 BAT 和肝脏的线粒体蛋白浓度及细胞色素 c 氧化酶活性测定

BAT 和肝脏线粒体蛋白含量用福林酚法 (Lowry *et al.*, 1951) 测定, 以牛血清蛋白做标准, 用分光光度计 (Beckman 公司, 型号 DU 800) 在 500 nm 波长读取数值。

采用氧电极 (Oxygen electrode system, Hansatech 公司) 测定 COX 活性 (Sundin *et al.*, 1987)。反应杯温度 25℃, 反应液体积 2 ml, 其中包括 10 μl 样品、30 μl 细胞色素 C 和 1.96 ml 基质液 (75 mM KH₂PO₄, 3.75 mM 抗坏血酸, 0.3 mM TMPD, pH 7.2) (Sundin *et al.*, 1987; Li and Wang, 2005b; Zhao and Wang, 2006)。

COX 活性采取 3 种方法表示: 1) 单位组织重量 COX 活性 (nmolO₂ · min⁻¹ · g⁻¹ tissue); 2) 单位线粒体蛋白重量 COX 活性 (nmolO₂ · min⁻¹ · mg⁻¹ mitochondrian protein); 3) BAT 或肝脏总 COX 活性 (nmolO₂ · min⁻¹)。

1.5 统计方法

数据统计用 SPSS 统计软件包进行。肝脏和 BAT 绝对重量在不同日龄间的差异, 以体重为协变量进行协方差分析 (One-way ANCOVA)。体重、肝脏和 BAT 的相对重量、肝脏及 BAT 线粒体蛋白含量和 COX 活性在不同日龄间的差异, 数据经正态分布检验后采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和多重比较 LSD 检验, 如果方差不具齐次性, 则多重比较选用 Tamhane 方法。全文数据以平

均值 \pm 标准误 (mean \pm SE) 表示, 差异显著性全部为双尾检验, $P < 0.05$ 为差异显著。

2 结果

2.1 BAT 和肝脏重量的变化

布氏田鼠幼体在 1~41 日龄之间体重随发育而逐渐增加 (表 1)。协方差分析表明, BAT 重量在不同日龄间差异极显著 ($F_{(6,48)} = 4.522$, $P = 0.001$), 随幼体的发育逐渐增加 (表 1)。不同日龄幼体 BAT 的相对重量也有类似的变化 ($F_{(6,49)} = 9.729$, $P < 0.001$), 出生后趋于增加, 但 9 日龄后

无显著变化 (表 1)。

不同日龄幼体肝脏的绝对重量差异极显著 ($F_{(6,48)} = 4.742$, $P = 0.001$)。1~17 日龄之间及 21~44 日龄之间动物肝脏的绝对重量差异不显著; 21、33 和 44 日龄之间也无显著差异; 表明肝脏绝对重量的变化可分为断乳前 (17 日龄前) 和断乳后两个阶段, 断乳后肝脏的绝对重量显著高于断乳前 (表 1)。不同日龄幼体肝脏的相对重量差异显著 ($F_{(6,49)} = 6.621$, $P < 0.001$), 变化趋势无明显特点 (表 1)。

表 1 布氏田鼠胎后发育过程中 BAT 和肝脏重量的变化 (n = 8, mean \pm SE)

Table 1 Changes of BAT and liver mass during postnatal development in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*)

日龄 Age (days)	体重 Body mass (g)	BAT		肝脏 Liver	
		绝对重量 Absolute mass (mg)	相对重量 Relative mass (mg/g)	绝对重量 Absolute mass (mg)	相对重量 Relative mass (mg/g)
1	2.87 \pm 0.06 ^f	17 \pm 1 ^f	5.84 \pm 0.44 ^c	124 \pm 5 ^b	43.29 \pm 2.05 ^{ac}
5	5.77 \pm 0.29 ^e	36 \pm 1 ^f	6.30 \pm 0.50 ^c	217 \pm 21 ^b	37.12 \pm 2.22 ^c
9	8.16 \pm 0.39 ^d	88 \pm 4 ^e	10.97 \pm 0.85 ^{ab}	331 \pm 15 ^b	40.62 \pm 0.70 ^{bc}
17	12.05 \pm 0.45 ^c	128 \pm 8 ^d	10.77 \pm 0.78 ^a	483 \pm 45 ^b	41.05 \pm 4.74 ^{abc}
21	13.4 \pm 0.54 ^c	183 \pm 16 ^c	13.64 \pm 1.00 ^b	806 \pm 78 ^a	59.29 \pm 4.33 ^{ab}
33	29.15 \pm 0.43 ^b	366 \pm 19 ^b	12.54 \pm 0.62 ^{ab}	1489 \pm 59 ^a	51.15 \pm 2.14 ^a
41	33.92 \pm 1.37 ^a	421 \pm 54 ^a	12.80 \pm 1.98 ^{ab}	1582 \pm 67 ^a	46.94 \pm 2.2 ^{abc}

数据统计方法为协方差分析; 同一列指标上标中不含相同字母的为差异显著

Data analysis uses one-way ANCOVA. Different superscript letters represent significant differences among the values in the same row

2.2 BAT 线粒体蛋白含量及 COX 活性的变化

不同日龄之间 BAT 线粒体蛋白含量差异极显著 ($F_{(6,49)} = 21.322$, $P < 0.001$)。幼体出生后 BAT 线粒体蛋白含量迅速增加, 于 5~17 日龄达到最高水平, 5 日龄和 9 日龄约为 1 日龄的 3.5 倍 ($P < 0.001$), 此后逐渐降低 (表 2)。

不同日龄之间 BAT 单位线粒体蛋白重量 COX 活性差异显著 ($F_{(6,49)} = 20.683$, $P < 0.001$)。单

位线粒体蛋白重量 COX 活性除 1 日龄较高外, 此后随幼体的发育而逐渐升高, 并在 33 日龄达到最高值 ($P < 0.01$; 表 2)。

单位 BAT 重量 COX 活性在不同日龄之间差异也显著 ($F_{(6,49)} = 5.183$, $P < 0.001$)。在 1 日龄时最低, 5 日龄迅速升高 ($P < 0.01$), 且 5 日龄与以后日龄组之间没有显著变化, 表明 5 日龄后幼体单位 BAT 重量 COX 活性即达较高的水平 (表 2)。

表 2 布氏田鼠胎后发育过程中 BAT 线粒体蛋白含量和 COX 活性的变化 (n = 8, mean \pm SE)

Table 2 Changes of protein content and activity of COX in BAT mitochondria during postnatal development in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*)

日龄 Age (days)	线粒体蛋白含量 Mitochondrial protein content (mg · g ⁻¹ tissue)	COX 活性 Activity of COX	
		单位线粒体蛋白重量 COX 活性 (nmolO ₂ · min ⁻¹ · mg ⁻¹ mitochondrial protein)	单位组织重量 COX 活性 (nmolO ₂ · min ⁻¹ · g ⁻¹ tissue)
1	5.1 \pm 0.5 ^c	147.35 \pm 9.86 ^c	718.40 \pm 28.85 ^c
5	18.7 \pm 1.2 ^b	50.34 \pm 2.84 ^b	923.11 \pm 45.47 ^{ab}
9	18.7 \pm 1.8 ^b	56.59 \pm 5.61 ^b	1008.26 \pm 73.06 ^{ab}
17	16.1 \pm 2.8 ^{ab}	70.89 \pm 14.63 ^b	942.17 \pm 34.62 ^{ab}
21	9.8 \pm 2.0 ^{ac}	125.44 \pm 20.92 ^c	1019.15 \pm 36.87 ^b
33	4.6 \pm 0.2 ^c	198.16 \pm 16.83 ^a	885.29 \pm 41.92 ^a
41	6.9 \pm 0.6 ^{ac}	149.41 \pm 12.60 ^c	989.09 \pm 62.66 ^{ab}

数据统计方法为单因子方差分析; 同一列指标上标中不含相同字母的为差异显著

Data analysis uses one-way ANOVA. Different superscript letters represent significant differences among the values in the same row

布氏田鼠幼体 BAT 总 COX 活性在不同日龄之间差异极显著 (ANOVA, $F_{(6,47)} = 34.174$, $P < 0.001$, 因方差不具齐次性, 使用 Tamhane 多重比较), 从 1 到 33 日龄 BAT 总 COX 活性随着生长发育而逐渐升高, 但 21、33、41 日龄之间差异不显著 (图 1)。

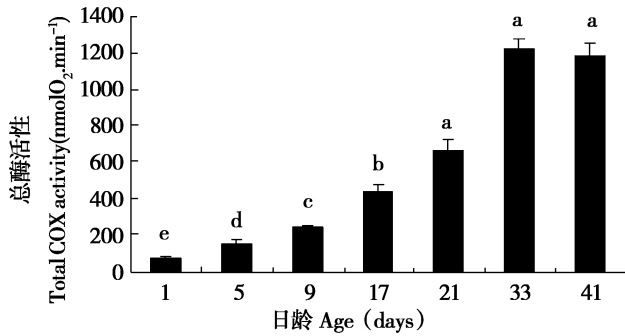


图 1 布氏田鼠胎后发育期间 BAT 总 COX 活性的变化

($n = 8$, mean \pm SE); 上标中不含相同字母为差异显著

Fig. 1 Changes of COX activity in total BAT during postnatal development in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). Different superscript letters represent significant differences

2.3 肝脏线粒体蛋白含量和 COX 活性的变化

不同日龄幼体肝脏线粒体蛋白含量差异显著 ($F_{(6,49)} = 26.819$, $P < 0.001$)。肝脏的线粒体蛋白含量在 1 日龄时最低, 然后逐渐升高, 21 日龄后达到较高而稳定的水平 (表 3)。

肝脏单位线粒体蛋白重量 COX 活性在不同日龄之间差异显著 ($F_{(6,49)} = 21.768$, $P < 0.001$)。幼体肝脏单位线粒体蛋白重量 COX 活性 1 日龄最高 ($P < 0.01$), 随着幼体的发育表现出缓慢下降的趋势 (表 3)。

不同日龄布氏田鼠单位肝脏组织重量 COX 活性差异显著 ($F_{(6,49)} = 11.695$, $P < 0.001$)。1 日龄时最低, 随幼体的发育逐渐升高, 并在 17 日龄达到最高值, 然后略有下降 (表 3)。

不同日龄幼体肝脏总 COX 活性差异显著 ($F_{(6,49)} = 119.143$, $P < 0.001$)。1 ~ 33 日龄幼体肝脏器官总 COX 活性逐渐升高, 33 和 41 日龄之间差异不显著, 幼体 33 日龄后肝脏器官总 COX 活性达到较高而恒定的水平 (图 2)。

表 3 布氏田鼠胎后发育过程中肝脏线粒体蛋白和 COX 活性的变化 ($n = 8$, mean \pm SE)

Table 3 Changes of protein content and the activity of COX in liver mitochondria during postnatal development in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*)

日龄 Age (days)	线粒体蛋白含量 Mitochondrial protein content (mg · g ⁻¹ tissue)	COX 活性 Activity of COX	
		单位线粒体蛋白重量 COX 活性 (nmolO ₂ · min ⁻¹ · mg ⁻¹ mitochondrial protein)	单位组织重量 COX 活性 (nmolO ₂ · min ⁻¹ · g ⁻¹ tissue)
1	7.07 \pm 0.41 ^d	94.06 \pm 4.95 ^f	651.56 \pm 13.95 ^d
5	9.68 \pm 0.31 ^c	75.68 \pm 3.41 ^e	728.40 \pm 28.52 ^c
9	12.43 \pm 0.55 ^b	61.73 \pm 3.40 ^{cd}	758.94 \pm 35.08 ^{bc}
17	12.84 \pm 0.53 ^b	71.88 \pm 3.44 ^{de}	910.77 \pm 23.40 ^a
21	15.68 \pm 1.27 ^a	56.08 \pm 4.77 ^{bc}	840.06 \pm 27.62 ^b
33	16.52 \pm 0.70 ^a	50.28 \pm 2.82 ^{ab}	817.50 \pm 15.53 ^b
41	16.69 \pm 0.73 ^a	44.97 \pm 1.28 ^a	745.70 \pm 25.01 ^c

数据统计方法为单因素方差分析; 同一列指标上标中不含相同字母的为差异显著

Data analysis uses one-way ANOVA. Different superscript letters represent significant differences among the values in the same row

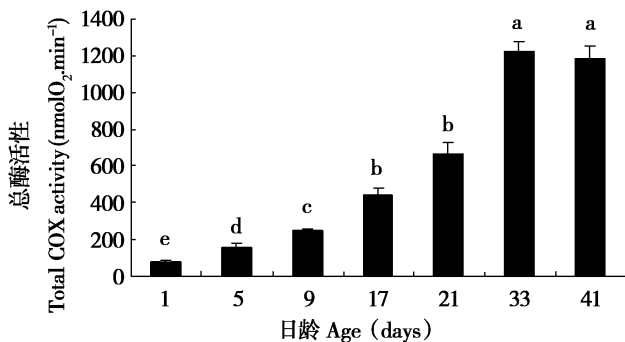


图 2 布氏田鼠胎后发育过程中肝脏总 COX 活性的变化

($n = 8$, mean \pm SE); 上标中不含相同字母为差异显著

Fig. 2 Changes of COX activity in total liver during postnatal development in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). Different superscript letters represent significant differences

3 讨论

BAT 的增补指动物在冷适应的过程中 BAT 产热能力提高的过程, 期间包括细胞的增殖分化、线粒体的生成和解偶联蛋白 (UCP) 表达的增加等 (叶祖承和蔡益鹏, 1994)。我们的研究显示: 胎后生长发育过程中, 布氏田鼠的 BAT 重量和总酶活性逐渐增加, 是晚成型发育的特征。

BAT 是产生 NST 的主要器官, BAT 的不断增补在布氏田鼠体温调节的发育过程中具有重要意义。Newkirk 等 (1995) 研究了坎氏毛足鼠 (*Phodopus campbelli*) 未成熟型幼体 BAT 的发育, 发现 11 和 12 日龄幼体 BAT 重量的快速增加和体温调节

密切相关。晚成型的长爪沙鼠在胎后发育过程中 BAT 重量不断增加, 幼体出生时 BAT 线粒体蛋白的含量较低, 然后逐渐升高, 并在 10 日龄时达到稳定水平 (李庆芬等, 1991)。大鼠幼体 BAT 重量和线粒体蛋白含量的变化也表现出类似的趋势, 线粒体蛋白含量 1 日龄到 15 日龄逐渐升高 (李庆芬等, 1992)。布氏田鼠出生时线粒体蛋白含量也较低, 在 5 日龄即达到较高而稳定的水平; 同时单位组织重量 BAT 的 COX 活性也达到很高的水平, 且此后一直保持此水平, 表明布氏田鼠的 BAT 存在胎后发育现象, 在 5 日龄左右即可成熟。在个体水平上, 当环境温度由 30℃ 降到 23℃ 时, 布氏田鼠幼体从 5 日龄即表现出产热显著增加的反应 (迟庆生和王德华, 2005), 推测这与 BAT 的胎后发育成熟相关。

单位重量 BAT 和肝脏线粒体蛋白含量在胎后发育过程中的变化趋势不同。BAT 线粒体蛋白含量 1 日龄较低, 然后迅速升高并在 5~17 日龄维持较高水平。从 21 日龄开始线粒体蛋白含量表现出下降趋势, 在 33 和 41 日龄降到最低水平。BAT 的增补和产热都需低温的诱导, 这方面幼体与成体类似 (Cannon and Nedergaard, 2004)。幼体在发育早期皮毛的隔热性能较差, 冷刺激诱导 BAT 的增补。21 日龄后布氏田鼠幼体的恒温机制已发育完善, 隔热能力和代谢产热能力都大大增强 (迟庆生和王德华, 2005)。幼体对 BAT 产热作用的依赖随动物逐渐发育成熟而降低。

布氏田鼠单位重量肝脏线粒体蛋白含量 1 日龄时最低, 然后逐渐升高并于 21、33 和 41 日龄维持在相对较高的水平。肝脏不仅是重要的产热器官, 而且还具有其它生理功能, 如能量贮存和解毒等。为满足这些生理功能的能量需求, 肝脏组织的线粒体蛋白含量在幼体发育后期一直维持在较高水平。

许多研究表明, 晚成型动物的初生幼体虽然恒温能力很差, 但仍可对冷刺激表现出具有一定的增加产热的能力 (Taylor, 1960; Hill, 1992; MacArthur and Humphries, 1999)。迟庆生和王德华 (2005) 发现布氏田鼠也具有同样的现象。

胎后发育期间, 虽然幼体肝脏单位线粒体蛋白重量 COX 活性有下降趋势, 幼体肝脏线粒体蛋白含量却逐渐升高, 于 21 日龄后达到较高而稳定的水平。由于动物胎后发育期间肝脏绝对重量不断增加, 肝脏总 COX 活性仍逐渐升高。BAT 总 COX 活性变化和肝脏相似, 在胎后发育期间也逐渐提高,

且在 33 和 41 日龄达到最高水平, 与动物的整体静止代谢率从 1 日龄逐渐提高并在 33 日龄达到最高水平的变化趋势一致^{*1}。

总之, 布氏田鼠在胎后发育过程中 BAT 增补明显, 是典型的晚成型发育特点。肝脏和 BAT 产热特征的变化与幼体的产热特点和恒温能力的发育相一致。

致谢: 甘肃农业大学蔡卓山同学在实验中给以协助, 中国科学院动物研究所生理生态学研究组全体成员对本文提出修改意见和建议, 特此致谢。

参考文献:

- Brustovetsky N N, Maevsky E I, Kolaeva S G, Danilova L S, Solomov N G. 1985. Role of the Ca^{2+} cycle in uncoupling of oxidative phosphorylation in liver mitochondria of cold-acclimated rats. *Comp Biochem Physiol B*, **82** (3): 545-547.
- Cannon B, Connolly E, Obregon M J, Nedergaard J. 1988. Perinatal activation of brown adipose tissue. In: Künzel W, Jensen A eds. *The Endocrine Control of the Fetus*. Berlin: Springer-Verlag, 306-320.
- Cannon B, Nedergaard J. 2004. Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiol Rev*, **84**: 277-359.
- Chi Q S, Wang D H. 2005. Postnatal development of thermoregulation in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *Acta Zool Sinica*, **51** (5): 780-789. (in Chinese)
- Dawkins M J, Hull D. 1964. Brown adipose tissue and the response of new-born rabbits to cold. *J Physiol*, **172**: 216-238.
- Foster D O, Frydman M L. 1979. Tissue distribution of cold-induced thermogenesis in conscious warm-or cold-acclimated rats reevaluated from changes in tissue blood flow: the dominant role of brown adipose tissue in the replacement of shivering by nonshivering thermogenesis. *Can J Physiol Pharmacol*, **57** (3): 257-270.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J, Vsiansky P. 1981. Photoperiodic control and effects of melatonin on nonshivering thermogenesis and brown adipose tissue. *Science*, **212**: 917-919.
- Hill R W. 1992. The altricial/precocial contrast in the thermal relations and energetics of mammals. In: Tomasi T E, Horton T H eds. *Mammalian energetics*. New York: Cornell Univ. Press, 122-159.
- Hull D, Segall M M. 1965. The contribution of brown adipose tissue to heat production in the new-born rabbit. *J Physiol*, **181** (3): 449-457.
- Hull D. 1973. Thermoregulation in young mammals. In: Whitrow G C ed. *Comparative physiology of thermoregulation*. 3rd ed. New York: Academic Press, 167-200.

* 迟庆生. 2005. 布氏田鼠胎后生长和体温调节能力的发育. 硕士学位论文, 中国科学院动物研究所.

- Li Q F, Cai B, Huang C X, Sun R Y. 1992. Postnatal development of homeothermic ability and thermogenesis in the rat. *Acta Zool Sinica*, **38** (1): 87 - 94. (in Chinese)
- Li Q F, Huang C X, Liu X T. 1995. Effects of photoperiod and temperature on the thermogenesis in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Zool Sinica*, **41** (4): 362 - 369. (in Chinese)
- Li Q F, Huang C X, Sun R Y, Cai B. 1991. A study of mitochondria-produced energy during postnatal development in clawed jird, *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriologica Sinica*, **11** (1): 42 - 47. (in Chinese)
- Li Q F, Huang C X. 1994. Characteristics of the resting metabolic rate of Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Theriologica Sinica*, **14** (3): 217 - 220. (in Chinese)
- Li X S, Wang D H. 2005a. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles (*Microtus Brandti*). *Horm Behav*, **48** (3): 321 - 328.
- Li X S, Wang D H. 2005b. Suppression of thermogenic capacity during reproduction in primiparous Brandt's voles (*Microtus brandtii*). *J Therm Biol*, **30**: 431 - 436.
- Liu H, Wang D H, Wang Z W. 2003. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandti*). *J Mamm*, **84** (4): 1410 - 1416.
- Lowry O H, Rosebrough N J, Farr A L, Randall R J. 1951. Protein measurement with Folin phenol reagent. *J Biol Chem*, **193**: 265 - 275.
- MacArthur R A, Humphries M M. 1999. Postnatal development of thermoregulation in the semiaquatic muskrat (*Ondatra zibethicus*). *Can J Zool*, **77**: 1521 - 1529.
- Mak I T, Shrago E, Elson C E. 1983. Modification of liver mitochondrial lipids and of adenine nucleotide translocase and oxidative phosphorylation by cold adaptation. *Biochim Biophys Acta*, **722** (2): 302 - 309.
- Newkirk K D, Silverman D A, Wynne-Edwards K E. 1995. Ontogeny of thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus campbelli*). *Physiol Behav*, **57** (1): 117 - 24.
- Pei Y X, Wang D H, Hume I D. 2001. Selective digesta retention and coprophagy in Brandt's vole (*Microtus brandti*). *J Comp Physiol*, **171B** (6): 457 - 464.
- Song Z G, Wang D H. 2001. Maximum energy assimilation rate in Brandt's vole (*Microtus brandti*). *Acta Theriologica Sinica*, **21** (4): 271 - 278. (in Chinese)
- Song Z G, Wang D H. 2003. Relationship between metabolic rate and organ size in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Theriologica Sinica*, **23** (3): 230 - 234. (in Chinese)
- Steffen J M, Roberts J C. 1977. Temperature acclimation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*): biochemical and organ weight changes. *Comp Biochem Physiol B*, **58** (3): 237 - 242.
- Stoner H B. 1973. The role of the liver in non-shivering thermogenesis in the rat. *J Physiol*, **232** (2): 285 - 296.
- Sundin U, Moore G, Nedergaard J, Cannon B. 1987. Thermogenesis amount and activity in hamster brown fat mitochondria: effect of cold acclimation. *Am J Physiol*, **252**: 822 - 832.
- Taylor P M. 1960. Oxygen consumption in new-born rats. *J Physiol Lond*, **154**: 153 - 168.
- Yang M, Li Q F, Huang C X. 2003. Neuroendocrine regulation of thermogenesis of brown adipose tissue in the cold exposed Brandt's voles. *Acta Zool Sinica*, **49** (6): 748 - 754. (in Chinese)
- Ye Z C, Cai Y P. 1994. Thermogenesis in brown adipose tissue and its regulation. *Prog Biochem Biophys*, **21** (2): 135 - 139 (in Chinese).
- Zhao Z J, Wang D H. 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiol Behav*, **85**: 143 - 149.
- Zhao Z J, Wang D H. 2006. Short photoperiod influences energy intake and serum leptin level in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Horm Behav*, **49**: 463 - 469.
- 叶祖承, 蔡益鹏. 1994. 棕色脂肪的产热及其调控机制. 生物化学与生物物理进展, **21** (2): 135 - 139.
- 宋志刚, 王德华. 2001. 内蒙古草原布氏田鼠的最大同化能. 兽类学报, **21** (4): 271 - 278.
- 宋志刚, 王德华. 2003. 内蒙古草原布氏田鼠代谢率与身体器官的关系. 兽类学报, **23** (3): 230 - 234.
- 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.
- 李庆芬, 黄晨西, 孙儒泳, 蔡兵. 1991. 长爪沙鼠产后发育中线粒体产能. 兽类学报, **11** (1): 42 - 47.
- 李庆芬, 黄晨西. 1994. 布氏田鼠静止代谢率特征. 兽类学报, **14** (3): 217 - 220.
- 李庆芬, 蔡兵, 黄晨西, 孙儒泳. 1992. 大鼠恒温能力和产热的胎后发育. 动物学报, **38** (1): 87 - 94.
- 杨明, 李庆芬, 黄晨西. 2003. 布氏田鼠在冷暴露条件下褐色脂肪组织产热的神经内分泌调节. 动物学报, **49** (6): 748 - 754.
- 迟庆生, 王德华. 2005. 布氏田鼠体温调节能力的胎后发育. 动物学报, **51** (5): 780 - 789.