

光周期和高脂食物对布氏田鼠能量代谢和产热的影响*

赵志军^{1,2} 陈竞峰¹ 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. 聊城大学农学院, 山东 聊城 252059

摘要 为了研究光周期和高脂食物对小型哺乳动物能量代谢和产热的影响, 将成年雌性布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 分别驯化于长光照低脂、高脂食物和短光照低脂、高脂食物, 7周后测定动物的体重、能量摄入、产热、血清瘦素浓度以及褐色脂肪组织解偶联蛋白1 (BAT-UCPI) 含量等参数。结果发现: 1) 短光照抑制体重增长、降低体脂重量和血清瘦素水平, 增加非颤抖性产热 (NST) 和 UCPI 含量; 2) 高脂食物使摄入能减少和消化率提高, 但未显著影响体重、基础代谢率、NST、UCPI 含量和血清瘦素; 3) 血清瘦素与摄入能不相关, 但与体脂含量正相关。结果暗示: 短光照下瘦素作用敏感性增加和产热能力增强, 可能介导了抵抗高脂食物诱导的肥胖。在野外条件下草食性的布氏田鼠能通过能量代谢和产热的适应性调节避免体重的过度增长, 有利于降低捕食风险, 增强生存能力。同时布氏田鼠是研究食物诱导肥胖机理的一个好模型 [动物学报 54 (4): 576- 589, 2008]。

关键词 布氏田鼠 光周期 高脂食物 体重 能量平衡 产热 瘦素 解偶联蛋白1

Effects of photoperiod and high fat diet on energy intake and thermogenesis in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii**

ZHAO Zhi-Jun^{1, 2}, CHEN Jing-Feng¹, WANG De-Hua^{1**}

1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2. School of Agricultural Science, Liaocheng University, Liaocheng 252059, Shandong, China

Abstract To investigate the roles of photoperiod and high fat diet in the regulation of energy budget and thermogenesis, adult female Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii* were acclimatized to one of 4 regimens, 1) long day and low fat diet, LL; 2) long day and high fat diet, LH; 3) short day and low fat diet, SL; 4) short day and high fat diet, SH. After a 7-week acclimation period, we determined body mass, energy budget, basal metabolic rate (BMR) and nonshivering thermogenesis (NST), digestive tract morphology, serum leptin level, cytochrome c oxidase (COX) activity and uncoupling protein 1 (UCPI) content in brown adipose tissue (BAT). The results showed that short days induced decreases in body mass, body fat mass and serum leptin level, and increases in NST, COX activity and UCPI content. There were no significant effects of diets varying in fat content on body mass, BMR, NST, UCPI content and serum leptin levels. However, high-fat diet significantly reduced energy intake, mass with content and wet mass of the total digestive tract, and elevated apparent digestibility. Serum leptin levels were positively correlated with body fat mass, however, not with energy intake. Our results suggest that Brandt's voles resist high-fat diet induced obesity, which might be mediated by the increased sensitivity of leptin and enhanced thermogenesis during short photoperiods. Brandt's voles, a strict herbivore in the field, can prevent excessive obesity by adaptive regulation of energy metabolism and thermogenesis. Also Brandt's vole is a potential animal model for studying dietary-induced obesity [Acta Zoologica Sinica 54 (4): 576- 589, 2008].

2008-01-23 收稿, 2008-03-13 接受

* 本研究受到国家自然科学基金委 (No. 30625009, No. 30430140)、科技部973项目 (No. 2007BC109103) 和中国科学院 (No. KSCX2-YW-N-06) 的资助 [This research was funded by grants from the National Natural Science Foundation of China (No. 30625009, No. 30430140), 973 Program of the Ministry of Science and Technology of China (No. 2007BC109103) and the Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-YW-N-06)]

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

© 2008 动物学报 Acta Zoologica Sinica

Key words Brandt's vole, *Lasiopodomys brandtii*, Photoperiod, High fat diet, Body mass, Energy balance, Thermogenesis, Leptin, Uncoupling protein 1 (UCP1)

光周期和食物质量是影响动物生存和繁殖的重要环境因子。许多小型哺乳动物体重、身体脂肪含量、能量代谢和产热的季节性波动受光周期和食物质量周期性变化的影响 (Wade and Bartness, 1984; Haim, 1996; Zhao and Wang, 2005; 张志强等, 2006)。但不同种动物的体重和能量代谢的变化对光周期的反应不同, 如短光照下黑线毛足鼠 (*Phodopus sungarus*) 的体重降低, 伴随着能量摄入的降低 (Heldmaier, 1989; Klingenspor et al., 2000); 而同样条件下环颈旅鼠 (*Dicrostonyx groenlandicus*) 的体重增加, 能量摄入则没有发生变化 (Genin and Perret, 2000; Powell et al., 2002)。能量代谢水平也受食物质量、消化率和食物可获得性的影响 (McNab, 1986; Bozinovic, 1995), 如喂自助餐式食物或者高脂肪食物的实验大鼠和小鼠, 体重和身体脂肪含量都显著增加 (Rothwell and Stock, 1979, 1988; Bartness et al., 1992)。但高脂肪食物未诱导一些野生啮齿类动物体重和身体脂肪含量的增加, 包括黑线毛足鼠、小亚细亚沙鼠 (*Meriones shawi*)、草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 和布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 等 (Wade and Bartness, 1983; McElroy et al., 1986; El-Bakry et al., 1999; 李兴升, 未发表资料)。由于这些野生啮齿类动物不仅表现出能量代谢的季节性变化, 而且短光照下体重和身体脂肪含量显著降低, 因此可以推测, 短光照诱导体重和身体脂肪含量降低的物种将抵抗高脂肪食物诱导的肥胖 (Wade and Bartness, 1983; McElroy et al., 1986; El-Bakry et al., 1999), 但抵抗策略的适应意义还不十分清楚。

基础代谢率 (BMR) 和非颤抖性产热 (NST) 是小型哺乳动物的两种重要能量消耗方式。褐色脂肪组织 (BAT) 是 NST 的主要产生器官 (Ricquier and Bouillaud, 2000), 解偶联蛋白 1 (UCP1) 主要分布于褐色脂肪细胞的线粒体内膜上, UCP1 表达上调是 BAT 产热能力增强的主要分子机制 (Lin and Klingenberg, 1980; Demas et al., 2002)。许多研究表明 NST 和 UCP1 的表达受光周期变化的影响 (Heldmaier et al., 1981, 1982; Zhao and Wang, 2005)。动物体重变化是影响能量代谢的最重要因素, 体重的变化往往是身体脂肪含量的变化所导致的。研究发现主要由白色脂肪组织 (WAT) 合成和

分泌的瘦素通过对能量平衡的调节, 影响动物的体重 (Zhang et al., 1994; Ahima and Flier, 2000)。如许多小型哺乳动物的能量摄入、体重和身体脂肪含量的季节性波动伴随着血清瘦素水平的变化 (Klingenspor et al., 1996a, 2000; 李兴升等, 2004; Li and Wang, 2005a; Wang et al., 2006a, b)。研究也发现, 短光照可使黑线毛足鼠 WAT 和 BAT 的瘦素基因表达下调, 但瘦素的敏感性增加 (Klingenspor et al., 1996a), 并伴随着能量摄入降低, 说明光周期诱导动物体重、体脂和能量代谢的变化可能与瘦素的敏感性变化有关 (Zhang et al., 1994; Klingenspor et al., 1996a, 2000)。但有关高脂肪食物对动物 NST、BAT-UCP1 表达以及血清瘦素影响的研究还相对缺乏, 尤其是野生物种。

布氏田鼠主要栖息于我国内蒙古高原、蒙古国东部及俄罗斯外贝加尔东南部地区, 是典型草原的植食性群居鼠种。关于布氏田鼠的生理生态学研究已有较多报道, 如能量代谢和产热, 体重、身体脂肪和血清瘦素水平的季节性波动 (Wang et al., 2003; Li and Wang, 2005a); 短光周期不仅降低成年布氏田鼠体重、增加能量摄入、支出和产热, 而且抑制其幼体的生长发育 (Zhao and Wang, 2005, 2006a; Lu et al., 2007)。此外, 高纤维食物增加了能量摄入, 降低了体重 (Pei et al., 2001a; 李兴升等, 2003, 2004; Song and Wang, 2006; Zhao and Wang, 2007); 饲喂高脂肪食物 6 周后的布氏田鼠体重较对照组增加了 23% (李兴升, 未发表资料)。但短光周期下, 布氏田鼠是否抵抗高脂肪食物诱导肥胖及其适应意义尚乏了解。根据上面的分析, 我们假设作为在短光照下体重和体脂降低的物种、短光照条件下饲养的布氏田鼠将抵抗高脂肪食物诱导的肥胖。据此可以预测, 高脂食物与短光照周期诱导布氏田鼠的能量摄入增加, 以及 BMR 和 NST 显著增加, 但前者不足以补偿能量支出的增强, 最终抵抗体重和身体脂肪含量的增加; BAT-UCP1 和瘦素参与产热和能量代谢的适应性调节过程。

1 材料与方法

1.1 实验动物

实验用布氏田鼠为 1999 年 5 月捕自内蒙古太仆寺旗野生个体的实验室繁殖后代。饲以标准的兔

颗粒饲料 (北京科澳协力饲料有限公司生产), 自由饮水。饲养温度为 $23\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$, 光照为 16L: 8D。选取体重相近的健康成年雌性个体 ($53.0\text{ g} \pm 0.8\text{ g}$) 32 只, 单笼适应 4 周后, 采用双因子 (光周期 \times 食物) 实验设计, 随机分为 4 组, 即长光照 (16L: 8D) 高脂、低脂食物组, 短光照 (8L: 16D) 高脂、低脂食物组 (低脂食物为标准兔饲料, 高脂食物由标准兔饲料添加约 18% 大豆食用油配制而成, 两种饲料的形状、大小和硬度一致, 主要食物成分见表 1)。驯化前测定动物的体重, 驯化开始时分别将 4 组动物置于相应的饲养条件下。每 3 天称量一次体重。驯化 7 周后测定动物的体重、能量摄入、BMR 和 NST。动物驯化在 4–6 月份进行。

表 1 食物组成成分

Table 1 Composition of experimental diets

食物成分 Contents	低脂食物	高脂食物
	Low-fat diet	High-fat diet
粗脂肪 Crude fat (%)	6.2	21.4
粗蛋白 Crude protein (%)	20.8	17.6
中性洗涤纤维 Neutral detergent fiber (%)	21.5	19.6
酸性洗涤纤维 Acid detergent fiber (%)	12.5	10.6
灰分 Ash (%)	10.0	8.5
热值 Caloric value (kJ/g)	17.5	19.7

1.2 BMR 和 NST

代谢水平的测定采用封闭式流体压力呼吸计, 水浴控制温度 ($\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$)。呼吸室容积为 3.6 L, 以 KOH 吸收所产生的 CO_2 , 以干燥硅胶吸收水分 (Gorecki, 1975; Wang et al., 2000; Wang and Wang, 2002)。BMR 测定温度为 $30\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (热中性温度区 $27.5\text{ }^{\circ}\text{C} - 32.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Wang et al., 2003)。测定前动物饥饿 3 h, 放入呼吸室适应 1 h, 待动物稳定后开始记录, 每隔 5 min 记录 1 次, 连续测定 60 min。选取 2 个连续稳定的最低值计算 BMR (Wang et al., 2000)。

NST 采用皮下注射与动物体重相应剂量的去甲肾上腺素 (Norepinephrine, NE) 诱导 (Heldmaier et al., 1982), NE 剂量根据公式 $\text{NE (mg/Kg)} = 6.6 \times \text{Mb}^{-0.458}$ (g) (Heldmaier, 1971) 计算, 这个剂量可以诱导最大 NST 能力 (王建梅、王德华, 2005)。测定温度为 $25\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。先将动物放入呼吸室中, 适应 30 min, 皮下注射 NE 后迅速放回呼吸室中, 开始记录耗氧量。每隔 5 min 记录 1 次, 连续测定 60 min, 选取 2 个连续稳定的最高值计算 NST (Wang and Wang, 1996; Wang et al., 2000)。所有耗

氧量结果均校正为标准状态下的体积 (1 个大气压, $0\text{ }^{\circ}\text{C}$)。为了降低昼夜节律的影响, 所有测定在 10: 00–17: 00 之间进行。

1.3 能量收支的测定

能量摄入采用饲养笼测定法 (王德华等, 1996; 宋志刚、王德华, 2001)。测定前, 将饲养笼清理干净, 并在底部垫两层卫生纸和一层报纸, 再放上带网的不锈钢垫片。然后放入定量 (60–80 g) 饲料, 动物自由取食和饮水。3 天后收集剩余食物和粪便, 置于恒温干燥箱 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘至恒重。手工分离食物残渣及粪便。用 Parr 1281 氧弹热量计 (美国 Parr 公司生产) 测定食物和粪便的热值。摄入量 (Gross energy intake, GEI)、消化能 (Digestible energy intake, DEI) 和表观消化效率等有关参数计算如下 (Grodzinski and Wunder, 1975; Liu et al., 2003):

摄入量 (GEI, $\text{kJ} \cdot \text{d}^{-1}$) = 干物质摄入 (DMI, $\text{g} \cdot \text{d}^{-1}$) \times 食物能值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$);

消化能 (DEI, $\text{kJ} \cdot \text{d}^{-1}$) = GEI – 粪便重量 ($\text{g} \cdot \text{d}^{-1}$) \times 粪便能值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$);

消化率 (%) = (DEI/GEI) \times 100%。

1.4 血清瘦素的测定

驯化 7 周后各组动物分别于上午 8: 00–11: 00 断颈处死, 取血, 自然凝集 2 h, 离心 (3500 r/min) 30 min, 吸血清于 1.5 ml 离心管中, 置于冰箱中 ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) 贮存, 备用。待所有样品收集完毕, 用放射性免疫试剂盒测定血清瘦素含量。测定药盒为多物种瘦素放免测定试剂盒 (LINCO Research, St. Charles, Missouri, 63304, USA)。试剂盒测定的瘦素浓度范围为 1–50 ng/ml, 批内和批间测定的变异系数分别小于 8.7% 和 3.6%。放射免疫测定采用 γ 计数器, 根据标准曲线计算所测样品的血清瘦素浓度 (ng/ml) (Li and Wang, 2005a; Zhao and Wang, 2006a)。

1.5 身体组成和体脂含量的测定

处死动物后, 快速分离肩胛部 BAT 置于液氮中, 然后转移至超低温冰箱 ($-75\text{ }^{\circ}\text{C}$) 中贮存备用。分离心、肺、肝、肾、脾, 剔除附着的结缔组织和脂肪, 在滤纸上吸干器官表面的血液后称重, 即鲜重 (精确至 1 mg)。取出动物的消化道, 分离胃、小肠、大肠和盲肠, 小心剔除肠系膜及结缔组织和脂肪, 滴上生理盐水, 使其保持自然状态, 伸直但不要拉伸, 用直尺测定其长度 (精确至 0.1 cm)。然后将其纵向剖开, 用生理盐水洗去内容物, 置滤纸上吸干表面水分后, 称重, 即为鲜重。将称

重后各器官分别用锡箔纸包上, 置入烘箱中, 在 60℃ 烘干至恒重, 称重 (精确至 1 mg), 样品烘干前后的差值为器官含水量, 根据含水量计算干重。

去除内脏各器官和消化道后记录动物胴体鲜重, 然后置于烘箱中, 60℃ 烘至恒重, 记录胴体干重。以索式抽提法测定胴体的体脂重量, 样品抽提前后的重量差即为样品的脂肪含量。体脂含量以体脂重量占胴体湿重的百分比表示 (Li and Wang, 2005a; Zhao and Wang, 2006a)。

1.6 BAT 线粒体蛋白浓度、COX 活性和 UCP1 含量的测定

全部样品收集完毕后, 提取 BAT 线粒体蛋白 (Wiesinger et al., 1989; Zhao and Wang, 2005)。用分光光度计测定线粒体蛋白浓度, 以牛血清蛋白作为标准蛋白。COX 活性采用氧电极法 (Oxygraph Electrode System, Hansatech 公司) 测定 (Sundin et al., 1978)。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 (Li and Wang, 2005a)。

UCP1 采用 Western Blotting 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℃ 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 (Klingenspor et al., 1996b; Li and Wang, 2005a)。

1.7 统计分析

数据处理采用 SPSS 10.0 软件包。BMR 和 NST、摄入干物质、摄入能和消化能、以及身体组成采用双因素方差或协方差分析 (体重为协变量)。采用重复测量法分析驯化过程中的体重变化。体重、消化率、BAT 线粒体蛋白浓度、COX 活性、BAT-UCP1、以及体脂含量的组间差异采用双因素 (光周期 × 食物质量) 方差分析。血清瘦素与摄入能和体脂的关系采用 Pearson 相关分析。数据全部表示为平均值 ± 标准误 (Mean ± SE), $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著 (双尾检验)。

2 结果

2.1 体重

驯化前不同组间布氏田鼠体重无显著差异

(day 0, 光周期, $F_{1,28} = 0.411$, $P > 0.05$; 食物, $F_{1,28} = 0.027$, $P > 0.05$; 光周期 × 食物, $F_{1,28} = 0.004$, $P > 0.05$, 图 1)。随驯化时间的延长, 体重表现出显著变化 ($F_{17,476} = 6.173$, $P < 0.001$), 长光照高脂食物组体重稳定增长; 而短光照高脂和低脂食物组均呈降低趋势, 第 24 天降至最低, 并持续维持在较低的水平, 但第 39 天后呈明显增长趋势。此外, 体重变化受时间与光周期 ($F_{17,476} = 11.407$, $P < 0.001$)、时间与食物 ($F_{17,476} = 1.877$, $P < 0.05$)、以及三者间交互作用 ($F_{17,476} = 2.305$, $P < 0.01$) 的显著影响。在整个驯化过程中, 体重在光周期组间差异显著 ($F_{1,28} = 10.006$, $P < 0.01$), 但未受食物以及光周期与食物交互作用的影响 (食物, $F_{1,28} = 0.604$, $P > 0.05$; 光周期 × 食物, $F_{1,28} = 3.334$, $P > 0.05$)。

2.2 BMR 和 NST

驯化结束后, BMR (mlO₂/h) 没有受到光周期和食物质量的影响 (光周期, $F_{1,27} = 0.748$, $P > 0.05$; 食物, $F_{1,27} = 1.669$, $P > 0.05$; 光周期 × 食物, $F_{1,27} = 0.015$, $P > 0.05$, 图 2)。短光照下布氏田鼠的 NST (mlO₂/h) 显著高于长光照 ($F_{1,27} = 4.498$, $P < 0.05$), 但 NST 不受食物质量 ($F_{1,27} = 0.384$, $P > 0.05$) 以及光周期与食物质量交互作用的影响 ($F_{1,27} = 0.201$, $P > 0.05$)。

2.3 能量摄入和消化率

驯化结束后, 光周期和食物质量显著影响 DMI (光周期, $F_{1,27} = 7.467$, $P < 0.05$; 食物质量, $F_{1,27} = 49.645$, $P < 0.01$, 表 2) 和 GEI (光周期, $F_{1,27} = 7.693$, $P < 0.01$; 食物质量, $F_{1,27} = 38.793$, $P < 0.01$, 表 2), LL 和 SL 组的 DMI 和 GEI 均显著高于 LH 和 SH 组 (组间多重比较, DMI, $F_{3,28} = 13.829$, $P < 0.001$; GEI, $F_{3,28} = 10.996$, $P < 0.001$), 但光周期和食物质量无交互影响。DEI 受光周期 ($F_{1,27} = 10.475$, $P < 0.01$) 和食物质量 ($F_{1,27} = 20.806$, $P < 0.01$), 以及二者交互作用 ($F_{1,27} = 4.440$, $P < 0.05$) 的显著影响。LL 和 SL 组的 DEI 均显著高于 LH 组 (组间多重比较, $F_{3,28} = 7.198$, $P < 0.001$)。喂高脂食物的动物的消化率显著高于低脂食物组 ($F_{1,28} = 182.684$, $P < 0.001$), 消化率亦受光周期 ($F_{1,28} = 6.094$, $P < 0.05$) 以及光周期和食物的交互影响 ($F_{1,28} = 16.051$, $P < 0.001$), LH 和 SH 组显著高于 LL 和 SL 组 (组间多

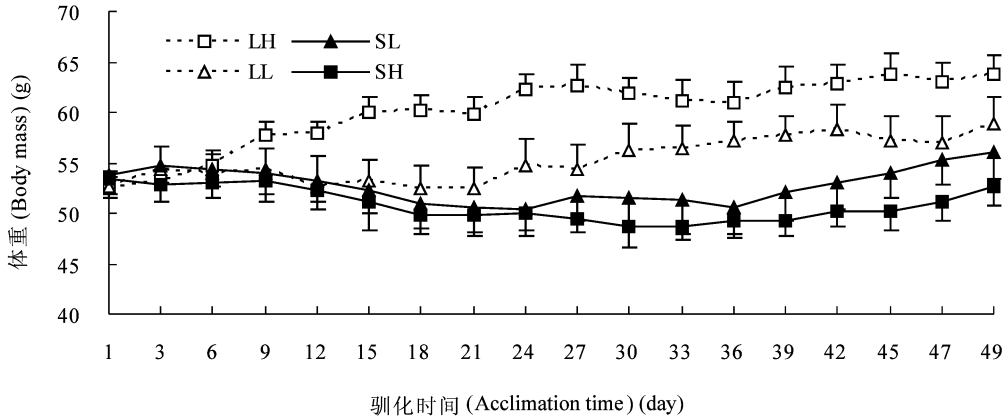


图 1 光周期和高脂食物对雌性布氏田鼠体重的影响

LL: 长光照低脂食物组。LH: 长光照高脂食物组。SL: 短光照低脂食物组。SH: 短光照高脂食物组。体重受光周期的显著影响, 但未受食物, 以及光周期与食物交互作用的影响, 长光照高脂食物组体重稳定增长; 而短光照组体重呈现了降低-稳定-增长的时段性变化 (光周期, $F_{1,28} = 10.006$, $P < 0.01$; 食物, $F_{1,28} = 0.604$, $P > 0.05$; 光周期 \times 食物, $F_{1,28} = 3.334$, $P > 0.05$; 重复测量的双因素方差分析, 光周期 \times 食物质量)。

Fig 1 The effects of high-fat diet and short photoperiod on body mass in female Brandt's voles

LL: Long day and low-fat diet. LH: Long day and high-fat diet. SL: Short day and low-fat diet. SH: Short day and high-fat diet. Changes of BM were significantly affected by photoperiod, but not by diet or the interaction of photoperiod and diet, by which LH voles increased BM, the SD voles, however, showed increasing, stable and declining stages of body mass (photoperiod, $F_{1,28} = 10.006$, $P < 0.01$; diet, $F_{1,28} = 0.604$, $P > 0.05$; photoperiod \times diet, $F_{1,28} = 3.334$, $P > 0.05$; Two-Way ANOVA with repeated measures, photoperiod \times diet).

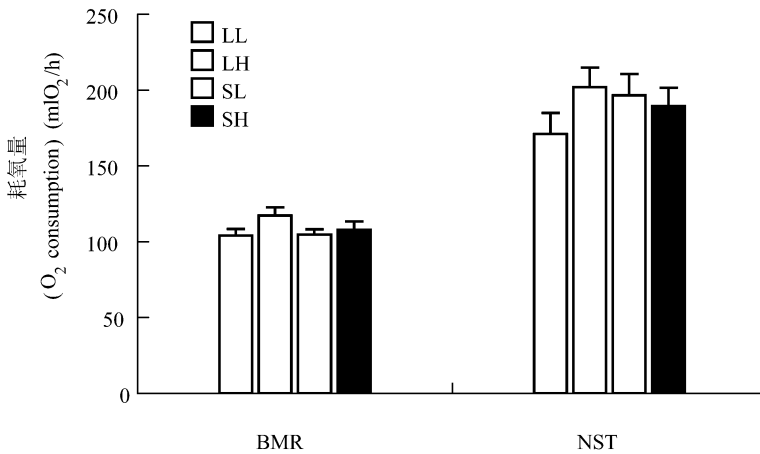


图 2 光周期和高脂食物对雌性布氏田鼠 BMR 和 NST 的影响

LL: 长光照低脂食物组。LH: 长光照高脂食物组。SL: 短光照低脂食物组。SH: 短光照高脂食物组。BMR 和 NST 均不受食物质量的影响, 光周期未影响 BMR, 但显著影响 NST (BMR: 光周期, $F_{1,27} = 0.748$, $P > 0.05$, 食物, $F_{1,27} = 1.669$, $P > 0.05$; NST: 光周期, $F_{1,27} = 4.498$, $P < 0.05$, 食物, $F_{1,27} = 0.384$, $P > 0.05$; 双因素协方差分析, 光周期 \times 食物质量, 以体重为协变量)。

Fig 2 The effects of high-fat diet and short photoperiod on BMR and NST in female Brandt's voles

LL: Long day and low-fat diet. LH: Long day and high-fat diet. SL: Short day and low-fat diet. SH: Short day and high-fat diet. Both BMR and NST were not affected by diet. Photoperiod significantly influenced NST, but not BMR (BMR, photoperiod, $F_{1,27} = 0.748$, $P > 0.05$, diet, $F_{1,27} = 1.669$, $P > 0.05$; NST, photoperiod, $F_{1,27} = 4.498$, $P < 0.05$, diet, $F_{1,27} = 0.384$, $P > 0.05$; Two-Way ANCOVA with body mass as a covariate, photoperiod \times diet).

表 2 光周期和高脂食物对雌性布氏田鼠能量摄入和消化率的影响

Table 2 Energy intake and digestibility in female Brandt's voles acclimatized to short day and high-fat diet

能量摄入 Energy intake	长光照 Long day		短光照 Short day		P
	低脂食物	高脂食物	低脂食物	高脂食物	
	Low-fat diet	High-fat diet	Low-fat diet	High-fat diet	
干物质摄入 Dry matter intake, DMI (g/d)	9.08 ± 0.80 ^a	5.13 ± 0.39 ^b	9.66 ± 0.69 ^a	6.29 ± 0.31 ^b	P* ; D*
摄入能 Gross energy intake, GEI (kJ/d)	167.82 ± 14.85 ^a	101.43 ± 7.68 ^b	178.52 ± 12.76 ^a	124.21 ± 6.16 ^b	P* ; D*
消化能 Digestive energy intake, DEI (kJ/d)	95.21 ± 7.76 ^a	63.78 ± 5.80 ^b	100.64 ± 6.00 ^a	83.27 ± 4.27 ^{ab}	P** ; D** ; P × D*
消化率 Digestibility (%)	55.78 ± 0.27 ^c	62.46 ± 1.22 ^b	54.70 ± 0.34 ^c	67.02 ± 0.54 ^a	P* ; D** ; P × D**

数值为平均值 ± 标准误。同一行中不同字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$)。P 表示光周期影响; D 表示食物的影响; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。光周期和食物显著影响 DMI (光周期, $F_{1,27} = 7.467$, $P < 0.05$; 食物, $F_{1,27} = 49.645$, $P < 0.01$) 和 GEI (光周期, $F_{1,27} = 7.693$, $P < 0.01$; 食物, $F_{1,27} = 38.793$, $P < 0.01$)。DEI 受光周期 ($F_{1,27} = 10.475$, $P < 0.01$) 和食物 ($F_{1,27} = 20.806$, $P < 0.01$), 以及二者交互作用 ($F_{1,27} = 4.440$, $P < 0.05$) 的显著影响, LL 和 SL 组较高。食物显著影响消化率 ($F_{1,28} = 182.684$, $P < 0.001$), 消化率亦受光周期 ($F_{1,28} = 6.094$, $P < 0.05$) 以及光周期和食物的交互影响 ($F_{1,28} = 16.051$, $P < 0.001$), LH 和 SH 组显著高于 LL 和 SL 组。双因素方差分析或协方差分析, 光周期 × 食物质量, 以体重为协变量。

Values are expressed as absolute Mean ± SE. P, photoperiod; D, diet. Different superscripts in each row mean significant difference ($P < 0.05$). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Both DMI and GEI were affected significantly by photoperiod and diet (DMI, photoperiod, $F_{1,27} = 7.467$, $P < 0.05$, diet, $F_{1,27} = 49.645$, $P < 0.01$; GEI, photoperiod, $F_{1,27} = 7.693$, $P < 0.01$, diet, $F_{1,27} = 38.793$, $P < 0.01$). Similarly, DEI was affected by photoperiod, diet and the interaction of photoperiod and diet, by which the LL and SL were higher than LH (photoperiod, $F_{1,27} = 10.475$, $P < 0.01$; diet, $F_{1,27} = 20.806$, $P < 0.01$; photoperiod × diet, $F_{1,27} = 4.440$, $P < 0.05$). Finally, digestibility was also affected by photoperiod, diet and the interaction of photoperiod and diet, by which the LH and SH were higher than LL and SL (photoperiod, $F_{1,28} = 6.094$, $P < 0.05$; diet, $F_{1,28} = 182.684$, $P < 0.001$; photoperiod × diet, $F_{1,28} = 16.051$, $P < 0.001$). Two-Way ANOVA or ANCOVA, photoperiod × diet, with body mass as a covariate.

重比较, $F_{3,28} = 68.276$, $P < 0.001$, 表 2)。

2.4 血清瘦素含量

血清瘦素水平受光周期的影响显著, 长光照下喂高脂食物的动物显著高于短光照下饲养的动物, 食物质量的变化未显著影响血清瘦素水平。相关分析表明, 体脂与血清瘦素显著正相关 ($r = 0.74$, $P < 0.01$), 但与摄入能不相关 ($r = 0.26$, $P > 0.05$) (表 3)。

2.5 身体组成

胴体鲜重、干重、体脂重量和含量未受食物质量的影响 (表 3), 但受光周期的显著影响, 长光照下喂高脂食物的动物显著高于短光照下饲养的动物; 胴体鲜重受光周期和食物质量交互作用的显著影响。光周期显著影响肝、肺、脾鲜重, 以及肝、肾干重。肝鲜重还受光周期和食物交互作用的显著影响 (表 3)。以上各内脏器官的重量均不受食物质量的显著影响 (表 3)。

胃鲜重受食物质量的显著影响 (表 4), 喂低脂食物的动物显著高于喂高脂食物的动物。小肠干重受光周期显著影响。大肠长度和含内容物重受食物质量的显著影响, LL 组较高; 大肠鲜重和干重分别受光周期和食物的显著影响, 但不受二者交互作用的影响。盲肠长度、含内容物重和鲜重受食物

质量的显著影响, 其中含内容物重和鲜重在 SL 组较高; 此外, 含内容物重还受光周期的显著影响。总消化道含内容物重和鲜重既受光周期的显著影响, 又受食物的显著影响, SL 组较高; 总消化道干重受光周期的显著影响 (表 4)。

2.6 BAT 线粒体蛋白浓度、COX 活性和 UCP1 含量

布氏田鼠驯化 7 周后, BAT 重量在光周期和食物质量组间无显著差异 (表 5)。BAT 线粒体蛋白浓度受光周期、食物质量, 以及光周期和食物质量交互作用的显著影响, SL 组显著高于 LL 和 SH 组。BAT 线粒体总蛋白含量受食物质量, 以及光周期和食物质量交互作用的显著影响, SL 组较高。单位线粒体蛋白浓度的 COX 活性未受光周期和食物的显著影响, 但单位 BAT 组织的 COX 活性受光周期以及光周期与食物的交互影响; SL 组显著高于其他各组; BAT 总 COX 活性受光周期和食物交互作用的显著影响。BAT-UCP1 含量受光周期的显著影响, SL 组较高, 但各组间无显著差异 (表 5)。

3 讨论

光周期和食物质量是影响小型哺乳动物体重和能量代谢的重要环境因子 (Wade and Bartness, 1984; Heldmaier et al., 1989; Veloso and Bozinovic,

表3 光周期和高脂食物对雌性布氏田鼠身体组成和瘦素的影响

Table 3 Body compositions, body fat content, serum leptin levels in female Brandt's voles acclimatized to short day and high-fat diet

身体组成 Body compositions	长光照 Long day		短光照 Short day		P
	低脂食物	高脂食物	低脂食物	高脂食物	
	Low-fat diet	High-fat diet	Low-fat diet	High-fat diet	
体重 Body mass (g)	58.8 ± 2.4 ^{ab}	65.3 ± 2.6 ^a	55.1 ± 2.3 ^b	52.1 ± 2.1 ^b	P*
胴体鲜重 Wet carcass mass (g)	42.91 ± 1.84 ^b	50.48 ± 2.19 ^a	39.19 ± 1.95 ^b	46.58 ± 3.72 ^b	P* ; P × D*
胴体干重 Dry carcass mass (g)	22.63 ± 1.58 ^{ab}	27.91 ± 1.88 ^a	19.32 ± 1.48 ^b	19.35 ± 1.36 ^b	P**
体脂重量 Body fat mass (g)	13.9 ± 1.3 ^{ab}	19.1 ± 1.7 ^a	11.0 ± 1.3 ^b	11.2 ± 1.1 ^b	P**
体脂含量 Body fat content (%)	32.1 ± 2.2 ^{ab}	37.6 ± 2.5 ^a	27.7 ± 2.2 ^b	28.8 ± 1.7 ^b	P**
血清瘦素 Serum leptin levels (ng/ml)	7.3 ± 0.3 ^{ab}	8.6 ± 0.7 ^a	6.4 ± 0.4 ^b	6.3 ± 0.4 ^b	P**
鲜重 Wet mass (mg)					
肝 Liver	2126.6 ± 78.9	2337.1 ± 149.2	1975.4 ± 120.5	2242.3 ± 85.8	P* ; P × D*
心脏 Heart	248.8 ± 6.7	265.3 ± 11.3	247.9 ± 13.9	241.9 ± 6.2	
肺 Lung	499.0 ± 34.4 ^a	422.5 ± 39.5 ^{ab}	400.8 ± 20.8 ^b	360.4 ± 20.2 ^b	P*
脾 Spleen	38.0 ± 3.9	49.8 ± 4.0	43.3 ± 3.1	50.1 ± 4.5	P*
肾脏 Kidneys	477.9 ± 14.1	523.0 ± 20.6	495.5 ± 20.2	518.0 ± 14.9	
干重 Dry mass (mg)					
肝 Liver	589.5 ± 32.2	595.4 ± 38.2	581.9 ± 38.1	631.5 ± 25.7	P*
心脏 Heart	60.8 ± 2.2	75.3 ± 9.6	70.6 ± 6.2	54.5 ± 3.1	
肺 Lung	126.1 ± 13.1	116.9 ± 11.3	103.0 ± 5.8	86.9 ± 4.0	
脾 Spleen	17.9 ± 4.1	21.9 ± 3.8	17.9 ± 2.9	21.0 ± 2.2	
肾脏 Kidneys	128.5 ± 5.3	144.6 ± 4.6	133.4 ± 5.2	140.4 ± 4.7	P*

数值为平均值 ± 标准误。同一行中不同字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$)。P 表示光周期影响; D 表示食物的影响, P × D 表示光周期与食物的交互影响; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。身体组成和内脏各器官的重量不受食物质量的影响, 但胴体鲜重、干重、体脂重量和含量与血清瘦素浓度受光周期的影响显著, 长光照高脂食物组较高 (胴体鲜重, $F_{1, 28} = 16.544$, $P < 0.01$; 胴体干重, $F_{1, 28} = 13.949$, $P < 0.01$; 体脂重量, $F_{1, 28} = 15.887$, $P < 0.01$; 体脂含量, $F_{1, 28} = 14.153$, $P < 0.01$; 血清瘦素, $F_{1, 28} = 11.630$, $P < 0.01$; 双因素方差分析, 光周期 × 食物质量)。此外, 光周期显著影响肝、肺、脾鲜重, 以及肝、肾干重 (肝鲜重, $F_{1, 27} = 5.176$, $P < 0.05$; 肺鲜重, $F_{1, 27} = 7.444$, $P < 0.05$; 脾鲜重, $F_{1, 27} = 4.881$, $P < 0.05$; 肝干重, $F_{1, 27} = 5.324$, $P < 0.05$; 肾干重 $F_{1, 27} = 5.164$, $P < 0.05$) 双因素协方差分析, 光周期 × 食物质量, 以体重为协变量。

Values are expressed as absolute Mean ± SE. P, photoperiod; D, diet; P × D, the interaction of photoperiod and diet. Different superscripts in each row mean significant difference ($P < 0.05$). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Body compositions and inner organs mass were not affected by diet. Carcass wet and dry mass, body fat mass and content and serum leptin levels, however, were influenced significantly by photoperiod, and were higher in LH voles (carcass wet mass, $F_{1, 28} = 16.544$, $P < 0.01$; carcass dry mass, $F_{1, 28} = 13.949$, $P < 0.01$; body fat mass, $F_{1, 28} = 15.887$, $P < 0.01$; body fat mass and content, $F_{1, 28} = 14.153$, $P < 0.01$; serum leptin levels, $F_{1, 28} = 11.630$, $P < 0.01$; Two-Way ANOVA, photoperiod × diet). In addition, photoperiod showed significant effect on wet mass of liver, lungs and spleen, and liver and kidneys dry mass (liver wet mass, $F_{1, 27} = 5.176$, $P < 0.05$; lungs wet mass, $F_{1, 27} = 7.444$, $P < 0.05$; spleen wet mass, $F_{1, 27} = 4.881$, $P < 0.05$; liver dry mass, $F_{1, 27} = 5.324$, $P < 0.05$; kidney dry mass, $F_{1, 27} = 5.164$, $P < 0.05$). Two-Way ANCOVA, photoperiod × diet, with body mass as a covariate.

1993; Cork, 1994)。我们的研究发现, 光周期影响布氏田鼠的能量代谢和产热能力, 短光周期显著提高了能量摄入、NST、BAT-COX 活性和 UCP1 含量; 食物脂肪含量并未显著影响动物的产热能力, 但高脂食物显著降低了能量摄入、提高了消化率。

3.1 能量摄入和消化道形态

许多动物的能量摄入受光周期变化的影响, 但不同的啮齿类动物的能量摄入对光周期变化的反应不尽相同, 具有种属差异, 如短光照使南斯拉夫小

家鼠 (*Mus macedonicus*) (Haim et al., 1999)、金色刺毛鼠 (*Acomys russatus*) (Haim et al., 1994)、地中海田鼠 (*Microtus guentheri*) (Banin et al., 1994) 和蓬尾沙鼠 (Haim, 1996) 能量摄入增加; 而使黑线毛足鼠能量摄入降低 (Heldmaier, 1989; Klingenspor et al., 2000); 对环颈旅鼠的能量摄入无影响 (Powell et al., 2002)。本研究发现布氏田鼠的能量摄入和消化能受光周期的显著影响, 与 Zhao and Wang (2006a) 的研究结果相似, 但与李

表 4 光周期和高脂食物对雌性布氏田鼠消化道形态的影响

Table 4 Digestive tract morphology in female Brandt's voles acclimatized to short day and high-fat diet

消化道形态 Digestive tract morphology	长光照 Long day		短光照 Short day		P
	低脂食物	高脂食物	低脂食物	高脂食物	
	Low-fat diet	High-fat diet	Low-fat diet	High-fat diet	
胃 Stomach					
长度 Size (cm)	1.9 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.1	
含内容物重 mass with content (mg)	965.4 ± 70.0	884.3 ± 45.3	1123.5 ± 147.3	1152.9 ± 130.5	
鲜重 Wet mass (mg)	455.4 ± 15.7 ^a	389.3 ± 30.0 ^{ab}	461.9 ± 36.1 ^a	354.6 ± 11.6 ^b	D ^{**}
干重 Dry mass (mg)	95.6 ± 2.4	84.0 ± 11.4	95.9 ± 6.4	97.6 ± 11.7	
小肠 Small intestine					
长度 Size (cm)	27.9 ± 0.4	28.3 ± 1.1	27.5 ± 0.8	27.4 ± 0.8	
含内容物重 mass with content (mg)	1925.3 ± 85.9	2049.4 ± 158.4	1803.6 ± 116.3	2094.0 ± 109.5	
鲜重 Wet mass (mg)	619.3 ± 31.2	715.5 ± 49.6	653.1 ± 54.3	663.4 ± 29.3	
干重 Dry mass (mg)	120.6 ± 8.5	135.7 ± 13.8	135.3 ± 11.5	148.5 ± 10.2	P [*]
大肠 Large intestine					
长度 Size (cm)	27.2 ± 0.6 ^a	24.6 ± 1.0 ^{ab}	24.2 ± 0.5 ^{ab}	23.9 ± 0.9 ^b	D [*]
含内容物重 mass with content (mg)	1203.4 ± 127.7 ^a	882.1 ± 44.3 ^b	1081.9 ± 53.0 ^{ab}	929.9 ± 54.7 ^{ab}	D ^{**}
鲜重 Wet mass (mg)	519.4 ± 35.6 ^a	397.1 ± 18.5 ^b	553.0 ± 30.2 ^a	346.5 ± 16.3 ^b	P [*] ; D ^{**}
干重 Dry mass (mg)	106.6 ± 14.2	106.4 ± 11.6	108.5 ± 9.6	88.5 ± 5.3	P [*] ; D [*]
盲肠 Caecum					
长度 Size (cm)	13.8 ± 0.7	12.9 ± 0.7	13.9 ± 0.3	12.4 ± 0.6	D [*]
含内容物重 mass with content (mg)	3784.9 ± 296.0 ^{ab}	2471.8 ± 252.1 ^c	4107.2 ± 278.6 ^a	2889.0 ± 168.0 ^b	P [*] ; D ^{**}
鲜重 Wet mass (mg)	525.9 ± 29.9 ^{ab}	464.5 ± 21.8 ^b	623.5 ± 69.1 ^a	390.3 ± 21.1 ^b	D ^{**}
干重 Dry mass (mg)	106.6 ± 14.2	106.4 ± 11.6	108.5 ± 9.6	88.5 ± 5.3	
总消化道 Total digestive tract					
长度 Size (cm)	70.8 ± 1.5	67.9 ± 2.0	67.5 ± 1.3	65.6 ± 2.0	
含内容物重 mass with content (mg)	7878.8 ± 504.6 ^{ab}	6288.8 ± 420.6 ^b	8116.2 ± 496.9 ^a	7066.2 ± 389.0 ^{ab}	P [*] ; D ^{**}
鲜重 Wet mass (mg)	2121.3 ± 97.9 ^{ab}	1965.0 ± 97.1 ^{ab}	2291.2 ± 169.4 ^a	1755.0 ± 66.5 ^b	P [*] ; D ^{**}
干重 Dry mass (mg)	422.5 ± 24.8	415.0 ± 24.9	447.5 ± 33.9	425.0 ± 24.7	P [*]

数值为平均值 ± 标准误。同一行中不同字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$)。P 表示光周期影响; D 表示食物的影响; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。食物影响胃鲜重, 低脂食物组较高 ($F_{1, 27} = 23.708$, $P < 0.01$)。小肠干重受光周期的影响 ($F_{1, 27} = 5.470$, $P < 0.05$); 食物显著影响大肠长度、含内容物重、鲜重和干重 (大肠长度, $F_{1, 27} = 4.725$, $P < 0.05$; 含内容物重, $F_{1, 27} = 9.309$, $P < 0.01$; 鲜重, $F_{1, 27} = 83.847$, $P < 0.01$ 和干重, $F_{1, 27} = 5.912$, $P < 0.05$); 此外, 大肠鲜重和干重还受光周期的影响 (大肠鲜重, $F_{1, 27} = 6.02$, $P < 0.05$ 和干重, $F_{1, 27} = 5.714$, $P < 0.05$)。盲肠长度、含内容物重和鲜重受食物质量的显著影响, SL 组较高 (盲肠长度, $F_{1, 27} = 7.27$, $P < 0.05$; 含内容物重, $F_{1, 27} = 33.517$, $P < 0.01$ 和鲜重, $F_{1, 27} = 18.096$, $P < 0.01$); 含内容物重还受光周期的影响 ($F_{1, 27} = 7.752$, $P < 0.01$)。总消化道含内容物重和鲜重受光周期和食物的显著影响, SL 组较高 (总消化道含内容物重, 光周期, $F_{1, 27} = 5.639$, $P < 0.05$, 食物, $F_{1, 27} = 11.919$, $P < 0.01$; 鲜重, 光周期, $F_{1, 27} = 4.393$, $P < 0.05$, 食物, $F_{1, 27} = 18.586$, $P < 0.01$); 光周期还影响总消化道干重 ($F_{1, 27} = 6.189$, $P < 0.05$)。双因素协方差分析, 光周期 × 食物质量, 以体重为协变量。

Values are expressed as absolute Mean ± SE. P, photoperiod; D, diet. Different superscripts in each row mean significant difference ($P < 0.05$). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Stomach wet mass was significantly affected by diet, which was higher in voles fed low-fat diet ($F_{1, 27} = 23.708$, $P < 0.01$). Photoperiod influenced significantly small intestine dry mass ($F_{1, 27} = 5.470$, $P < 0.05$). For large intestine, size, mass with content, wet mass and dry mass were affected significantly by diet (size, $F_{1, 27} = 4.725$, $P < 0.05$; mass with content, $F_{1, 27} = 9.309$, $P < 0.01$; wet mass, $F_{1, 27} = 83.847$, $P < 0.01$ and dry mass, $F_{1, 27} = 5.912$; $P < 0.05$). In addition, wet mass and dry mass were affected significantly by photoperiod (wet mass, $F_{1, 27} = 6.02$, $P < 0.05$ and dry mass, $F_{1, 27} = 5.714$, $P < 0.05$). Diet showed significant effect on size, mass with content and wet mass (size, $F_{1, 27} = 7.27$, $P < 0.05$; mass with content, $F_{1, 27} = 33.517$, $P < 0.01$ and wet mass, $F_{1, 27} = 18.096$, $P < 0.01$). Simultaneously, mass with content of large intestine were affected by photoperiod ($F_{1, 27} = 7.752$, $P < 0.01$). For total digestive tract, both mass with content and wet mass were affected by photoperiod and diet, which were higher in SL voles (mass with content, photoperiod, $F_{1, 27} = 5.639$, $P < 0.05$, diet, $F_{1, 27} = 11.919$, $P < 0.01$; wet mass, photoperiod, $F_{1, 27} = 4.393$, $P < 0.05$, diet, $F_{1, 27} = 18.586$, $P < 0.01$). Dry mass of total digestive tract was also affected by photoperiod ($F_{1, 27} = 6.189$, $P < 0.05$). Two-Way ANCOVA, photoperiod × diet, with body mass as a covariate.

表5 光周期和高脂食物对雌性布氏田鼠 BAT 线粒体蛋白浓度、COX 活性和 UCP1 含量的影响

Table 5 The effects of photoperiod and diet on BAT mt protein content, COX activity and UCP1 content in Brandt's voles

成分含量 Composition content	长光照 Long day		短光照 Short day		P
	低脂食物	高脂食物	低脂食物	高脂食物	
	Low-fat diet	High-fat diet	Low-fat diet	High-fat diet	
BAT 重量 mass (g)	0.198 ± 0.017	0.226 ± 0.022	0.229 ± 0.035	0.182 ± 0.015	
线粒体蛋白浓度 mt protein content					
(mg/g tissue)	6.98 ± 0.27 ^b	7.21 ± 0.39 ^{ab}	11.14 ± 0.34 ^a	6.86 ± 0.47 ^b	P* ; D** ; P × D**
(mg in whole tissue)	1.41 ± 0.18 ^b	1.65 ± 0.23 ^{ab}	2.49 ± 0.32 ^a	1.22 ± 0.08 ^b	D* ; P × D**
细胞色素 c 氧化酶活性 COX activity					
(nmol O ₂ /min/mg mt protein)	49.43 ± 2.54	59.49 ± 3.04	52.07 ± 4.75	51.60 ± 3.13	
(nmol O ₂ /min/g tissue)	346.54 ± 24.97 ^b	424.31 ± 21.49 ^b	588.14 ± 66.81 ^a	355.50 ± 34.93 ^b	P* ; P × D**
(nmol O ₂ /min in whole tissue)	70.83 ± 10.31 ^b	95.78 ± 11.45 ^{ab}	125.02 ± 13.99 ^a	61.94 ± 3.77 ^b	P × D**
BAT-UCP1 含量 BAF UCP1 content	1.00 ± 0.17	1.17 ± 0.17	1.56 ± 0.07	1.24 ± 0.16	P*

数值为平均值 ± 标准误。同一行中不同字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$)。P 表示光周期影响; D 表示食物的影响, P × D 表示光周期与食物的交互影响; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。BAT 线粒体蛋白浓度和总蛋白含量受食物质量, 以及光周期和食物的交互影响, SL 组较高 (线粒体蛋白浓度, 食物, $F_{1,28} = 29.292$, $P < 0.01$, 光周期 × 食物, $F_{1,28} = 36.150$, $P < 0.01$; 总蛋白含量, 食物, $F_{1,28} = 5.665$, $P < 0.05$, 光周期 × 食物, $F_{1,28} = 12.278$, $P < 0.01$); 此外, 线粒体蛋白浓度还受光周期的显著影响 ($F_{1,28} = 25.830$, $P < 0.01$)。单位 BAT 组织 COX 活性受光周期, 以及光周期与食物的交互影响; SL 组较高 (光周期, $F_{1,28} = 4.411$, $P < 0.05$; 光周期 × 食物, $F_{1,28} = 14.236$, $P < 0.01$)。BAT 总 COX 活性受光周期和食物的交互影响 ($F_{1,28} = 17.319$, $P < 0.01$)。BAT UCP1 含量受光周期的显著影响, SL 组较高 ($F_{1,28} = 4.706$, $P < 0.05$)。双因素方差分析, 光周期 × 食物质量。

Values are expressed as absolute Mean ± SE. P, photoperiod; D, diet; P × D, the interaction of photoperiod and diet. Different superscripts in each row mean significant difference ($P < 0.05$). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Both mt protein content per gram tissue and of whole tissue were affected significantly by diet and interaction of photoperiod and diet, which were higher in SL voles (mg/g tissue, diet, $F_{1,28} = 29.292$, $P < 0.01$, photoperiod × diet, $F_{1,28} = 36.150$, $P < 0.01$; mg in whole tissue, diet, $F_{1,28} = 5.665$, $P < 0.05$, photoperiod × diet, $F_{1,28} = 12.278$, $P < 0.01$). In addition, mt protein content per gram tissue was also affected by photoperiod ($F_{1,28} = 25.830$, $P < 0.01$). BAT-COX activity (present as nmol O₂/min × g tissue) was affected significantly by photoperiod and interaction of photoperiod and diet, which was higher in SL voles (photoperiod, $F_{1,28} = 4.411$, $P < 0.05$; photoperiod × diet, $F_{1,28} = 14.236$, $P < 0.01$). BAF-COX activity of whole tissue was affected by interaction of photoperiod and diet ($F_{1,28} = 17.319$, $P < 0.01$). Finally, BAT-UCP1 content was affected significantly by photoperiod, which was notably higher in SL voles ($F_{1,28} = 4.706$, $P < 0.05$). Two-Way ANOVA, photoperiod × diet.

兴升等 (2003) 对雄性布氏田鼠的研究结果不完全一致。分析原因 1) 布氏田鼠对短光照的反应可能存在性别差异, 通过比较发现雌性比雄性对短光周期变化敏感; 2) 驯化时间不同, 并且该鼠对短光照的反应存在时段性; 3) 实验鼠的年龄不同, 暗示其对短光照的反应与动物的年龄有关。布氏田鼠为非冬眠物种, 必须面临寒冷的冬季, 野外捕获的以及室外饲养的布氏田鼠表现出了季节性产热的变化, 暗示短光照诱导布氏田鼠能量摄入增加, 可能用于补偿冬季产热增加 (Wang et al., 2003; Li and Wang, 2005a)。

食物质量也是影响动物能量摄入和消化率, 进而影响能量代谢平衡的主要因素。布氏田鼠摄入干物质、摄入能、消化能和消化率均受食物脂肪含量的显著影响。出乎预料的是, 高脂食物使干物质摄入、能量摄入和消化能降低, 消化率显著增加, 这

与高纤维食物驯化布氏田鼠的结果恰恰相反, 高纤维食物使摄入干物质、摄入能和消化能极显著增加, 消化率极显著降低 (Zhao and Wang, 2007)。布氏田鼠对高纤维低质量食物的反应类似于其他啮齿类动物, 如高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)、社鼠 (*Niviventer confucianus*) 和褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、八齿鼠 (*Octodon degus*)、环颈旅鼠、橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) (Gross et al., 1985; McNab, 1986, 1988; Hammond and Wunder, 1991; Nagy and Negus, 1993; Lovegrove, 2000; 王德华和王祖望, 2001; McNab, 2002)。Voltura and Wunder (1998) 认为当面对低质量食物, 田鼠属动物一般通过增加食物摄入, 以适应低质量食物, 补偿低的消化率; 通过增加消化率, 提高食物的利用效率, 来适应高质量食物。

动物消化道形态的调节对于其适应能量摄入的

变化和食物的消化效率具有重要意义 (Derting and Bogue, 1993)。我们研究发现, 驯化 7 周后雌性布氏田鼠总消化道及大肠与盲肠含内容物重、鲜重和干重受光周期和 (或) 食物脂肪含量变化的显著影响, 短光照低脂食物组较高。而 Zhao and Wang (2006a) 研究发现光周期驯化 4 周末影响成年布氏田鼠的消化道形态, 暗示消化道形态的适应性调节与驯化时间有关。动物消化道形态的调节也受食物质量变化的影响, 进而决定其消化能力和消化效率 (Karasov, 1996)。喂高脂食物的布氏田鼠总消化道含内容物重显著降低, 其主要原因是结肠、特别是盲肠内容物显著降低。低脂肪高纤维食物使盲肠显著增加 (Zhao and Wang, 2007), 说明盲肠是草食性布氏田鼠利用纤维的最主要器官, 为应对不同质量的食物, 盲肠表现出了生理适应性调节。Pei et al. (2001a) 也发现布氏田鼠暴露于低质量 (高纤维) 食物 2 周, 盲肠和结肠长度及干重显著增加, 导致总消化道长度和干重显著增加。许多小型哺乳动物的消化道对低脂食物的反应与布氏田鼠相似, 如低脂肪和 (或) 高纤维食物使草原田鼠小肠长度和含内容物重量、盲肠含内容物重、湿重和干重显著增加 (Gross et al., 1985); 使大鼠盲肠容量显著增加 (El-Harith et al., 1976); 使八齿鼠胃、小肠和盲肠内容物显著增加 (Bozinovic et al., 1997); 使长爪沙鼠盲肠长度、干重和总消化道容量显著增加 (Pei et al., 2001b)。面对不同脂肪含量的食物, 布氏田鼠消化道形态出现了可塑性变化。从理论上讲, 如果消化道容积不变, 高脂肪食物在消化道内的周转率应减慢, 食物滞留时间将延长, 从而导致消化率的增加。布氏田鼠正是通过减少食物的周转率, 以增加吸收效率, 从而适应高质量食物以维持能量平衡 (Pei et al., 2001b; Liu et al., 2007)。

3.2 BMR、NST、BAT-COX 活性和 UCP1 含量

光周期变化被认为是影响小型哺乳动物 BMR 的重要信号 (Banin et al., 1994; Haim and Zisapel, 1995; Haim et al., 1999), 如短光照诱导金色刺毛鼠 (Haim and Zisapel, 1995)、南斯拉夫小家鼠 (Haim et al., 1999) 和地中海田鼠 (Banin et al., 1994) BMR 显著增加。我们的研究发现驯化 7 周后雌性布氏田鼠的 BMR 未受光周期的显著影响, 而短光照驯化 4 周后, 布氏田鼠 BMR 较高 (Zhao and Wang, 2005), 与本研究结果不尽相同, 原因可能是光周期对 BMR 的影响与驯化时间有关, 布氏田鼠对光周期变化的反应具有时段性 (李兴升等,

2003)。食物也是影响 BMR 的主要影响因素之一。“食性假说”预测了在进化上食物和 BMR 存在相关性 (McNab, 1986; Cruz-Neto et al., 2001), 许多研究证实了, 低质量食物和食物的不可预测性, 可能使动物进化为低的 BMR (Cruz-Neto and Jones, 2004; Williams et al., 2004)。这个预测也扩展到了种内水平 (McNab, 1986, 2002)。在种内水平上, Cork (1994) 提出, 小哺乳动物可能通过降低 BMR 以适应低质量食物的假说。然而, Zhao and Wang (2007) 用低质量食物驯化布氏田鼠 10 周, BMR 未出现显著变化。本研究发现高脂食物未显著影响 BMR。这些结果表明布氏田鼠的 BMR 不受食物质量的显著影响, 不支持食性假说和 Cork (1994) 的假说。

NST 的季节性增强是许多小哺乳动物适应冬季低温环境的重要对策。布氏田鼠也表现出了 NST 的季节性变化, 冬季较高, 夏季较低 (Wang et al., 2003), 与三趾跳鼠 (*Dipus sagitta*) 和子午沙鼠 (*Meriones meridianus*)、小毛足鼠 (*Phodopus roborovskii*) 和黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) (Bao et al., 2002)、金色刺毛鼠以及非洲刺毛鼠 (*Acomys cahirinus*) (Kronfeld-Schor et al., 2000) NST 的季节性变化相似。动物的 NST 能力受环境温度和光周期的影响, 如单独短光照诱导黑线毛足鼠和蓬尾沙鼠 NST 增加 (Heldmaier et al., 1981; Haim, 1996)。我们研究发现, 短光照诱导了布氏田鼠 NST 能力增强, 再一次证实了光周期变化是诱导布氏田鼠产热能力季节性变化的重要信号 (Zhao and Wang, 2005)。本研究还发现, 布氏田鼠 NST 不受食物脂肪含量的影响; 但 Zhao and Wang (2007) 发现该鼠能通过降低 NST 以减少能量支出, 以适应低质量食物。表明布氏田鼠能通过产热能力的调节, 以适应食物质量的变化, 但 NST 对短光照的反应较高脂食物敏感。

小型哺乳动物 NST 主要来源于 BAT (Heldmaier and Buchberger, 1985; Ricquier and Bouillaud, 2000), 产热能力的增强常伴随着 BAT-COX 活性的增加 (Heldmaier and Buchberger, 1985; Wang et al., 1999)。一般认为 COX 活性增强和 UCP1 含量增加表明 BAT 产热能力的增强 (Jakus et al., 2002; Klingenspor, 2003)。我们研究发现, BAT 线粒体蛋白浓度受光周期和食物质量的影响, BAT-COX 活性受光周期以及光周期与食物的交互作用的影响。BAT-UCP1 含量不受食物质量的影响, 但不同光周

期组间存在显著差异,短光照使 BAT-UCP1 含量显著增加,与 NST 的变化相似,这与 Zhao and Wang (2005) 的研究结果一致。此外, BAT 的产热活性与食物质量和食物成分有关 (Himms-Hagen, 1984, 1989; Rothwell and Stock, 1979, 1987, 1988),如喂低蛋白食物的大鼠, BAT 重量和活性以及 UCP1 表达增加 (Himms-Hagen, 1984, 1989; Rothwell and Stock, 1979, 1987, 1988; Margareto et al., 2001); 喂高脂饲料的金色地鼠 BAT 显著增加 (Bartness and Wade, 1984)。然而,我们的研究发现不同脂肪含量的食物对雌性布氏田鼠 BAT 线粒体蛋白浓度、COX 活性以及 UCP1 含量无显著影响,表明雌性布氏田鼠 BAT 产热活性不受食物质量的影响,与 NST 的变化相同。用不同质量的食物驯化成年布氏田鼠三周后, NST 未出现显著变化 (宋志刚, 未发表资料); 驯化六周后 BAT 重量、线粒体蛋白浓度、COX 活性以及 UCP1 含量均未出现显著的变化 (李兴升, 未发表资料)。此外,同域分布的长爪沙鼠喂低质量食物三周后 NST 未出现显著变化 (宋志刚, 未发表资料),而驯化六周后 NST 显著降低 (李兴升, 未发表资料)。这些研究结果表明,食物质量对小型哺乳动物 BAT 的产热活性的影响不同,具有种属差异,且与驯化时间有关。布氏田鼠产热能力的调节对短光照较食物更敏感。

3.3 体重、身体组成和瘦素

能量摄入和支出平衡的变化最终决定体重和脂肪含量的适应性调节。光周期变化诱导许多小型哺乳动物体重调节,如黑线毛足鼠 (Bartness et al., 1989)、环颈旅鼠 (Powell et al., 2002)、草原田鼠 (Dark and Zucker, 1986)、橙腹田鼠 (Kriegsfeld and Nelson, 1996)、长爪沙鼠 (Zhao and Wang, 2006b) 和根田鼠 (*Microtus oeconomus*) (Wang et al., 1999)。根据体重的变化,这些动物对光周期的反应大致分为三种:其一,短光照抑制体重增长,如黑线毛足鼠和草原田鼠 (Dark and Zucker, 1986; Bartness et al., 1989);其二,短光照下体重增长显著增加,如环颈旅鼠 (Powell et al., 2002);其三,体重不受光周期变化的影响,如长爪沙鼠等 (Zhao and Wang, 2006b)。我们的研究发现短光照抑制了布氏田鼠的体重增长,前 5 周内体重显著降低,随后维持了相对稳定,而后略有增加,表现出明显的时段性,这与以前的研究结果相似 (李兴升等, 2003; Zhao and Wang, 2005)。同时,自然条件下的布氏田鼠体重存在季节性波动,夏季明显增加,冬

季体重显著降低 (Li and Wang, 2005a),这些研究结果充分证实了布氏田鼠属于短光周期敏感型物种,短光照抑制体重增长,属类型一,与黑线毛足鼠和草原田鼠对短光照的反应相似。此外,食物质量的变化也是影响体重波动的重要环境因子之一 (Hume et al., 1993)。然而我们研究发现,高脂食物未显著影响布氏田鼠的体重,与肥沙鼠 (*Psammomys obesus*) 相似 (Degen et al., 2000)。而喂以低脂食物的布氏田鼠体重先降低,4 周后显著低于对照组,而后略有升高并维持在相对稳定的水平,与短光照下体重的反应相似,亦表现出了时段性 (Zhao and Wang, 2005, 2007)。

与体重的变化相似,布氏田鼠胴体鲜重、干重,体脂重量和相对含量未受食物质量的显著影响,而受光周期的显著影响,长光照高脂食物组显著高于短光照组。动物的器官和身体成分在其维持能量代谢和体重的适应性调节中具有非常重要的地位。为适应环境的季节性波动,一些动物表现出了体重的适应性调节,并伴随着身体成分或者器官的变化 (Voltura and Wunder, 1998; Selman et al., 2001)。如面临环境条件的季节性波动,布氏田鼠和长爪沙鼠的身体脂肪 (Li and Wang, 2005a, 2005b),长爪沙鼠的胴体重、身体脂肪和内脏器官 (包括心脏、肝脏、肾、脾脏) 都表现出了显著的季节性变化 (张志强, 未发表资料)。当食物来源受到限制时,草原田鼠显著降低了体脂重量 (Voltura and Wunder, 1998); 小鼠 (*Mus musculus*) 显著降低了心脏重量 (Selman et al., 2001); 布氏田鼠通过降低身体成分和器官重量以适应短期和长期的饥饿 (战新梅, 未发表资料; 张丽娜, 未发表资料)。这些研究结果表明,与食物质量相比,食物资源的变化可能是影响动物身体组成变化的主要因素。光周期变短预示冬季即将来临,动物通过降低胴体重量可以节约用于自身维持的能量支出,通过动员身体的脂肪贮存,增加产热的能量支出,用于维持恒定体温,从而度过严寒的冬季 (Zhao and Wang, 2006a)。即动物在不能完全满足能量需求的情况下,可以通过动员储存的脂肪作为能量来源 (Mayes, 1988)。本研究进一步证实了光周期诱导的体重和身体成分的变化,是小型哺乳动物适应自然环境季节性变化的主要的能量学策略之一 (Li and Wang, 2005b; Zhao and Wang, 2005, 2006a, b; Lu et al., 2007)。

瘦素是脂肪细胞分泌的蛋白类激素,它由肥胖

基因编码, 由 167 个氨基酸残基组成, 分子量为 16 kDa (Zhang et al., 1994)。瘦素作为重要的内分泌调节因子, 在动物能量代谢、脂肪代谢、体重调节、生殖系统发育以及免疫等多种生理过程中都发挥重要的作用 (Zhang et al., 1994; Klingenspor et al., 1996a)。血清瘦素水平也受环境条件的影响, 如环境的季节性变化、温度和光周期变化 (Klingenspor, et al., 1996a, 2000; 李兴升等, 2004; Li and Wang, 2005a)。我们的研究发现, 雌性布氏田鼠血清瘦素受光周期的显著影响, 长光照高脂食物组显著高于短光照组, 但未受食物质量的影响。光周期变化对血清瘦素的影响也具有物种特性, 如短光照诱导黑线毛足鼠能量摄入降低, 血清瘦素水平降低 (Klingenspor et al., 1996a); 而短光照未影响环颈旅鼠的能量摄入, 但使血清瘦素升高 (Johnson et al., 2004)。这些研究暗示不同环境条件的变化对血清瘦素的影响不同, 瘦素在能量代谢和体重调节中的作用可能与环境条件的变化有关 (Mercer and Tups, 2003)。本研究发现短光照抑制布氏田鼠的体重增长, 降低身体脂肪含量, 不受高脂肪食物的显著影响, 说明短光照下布氏田鼠能抵抗高脂肪食物诱导的肥胖。但李兴升 (未发表资料) 发现长光照下饲喂高脂肪食物 6 周后的布氏田鼠体重较对照组增加了 23%, 表明去除光周期影响的因素, 高脂肪食物可能诱导了布氏田鼠体重和身体脂肪增加。这些研究结果暗示, 与食物质量的变化相比, 布氏田鼠血清瘦素可能对光周期的变化较敏感。Klingenspor et al. (1996a, 2000) 也发现短光照下黑线毛足鼠瘦素的敏感性显著高于长光照组 (Klingenspor et al., 1996a, 2000)。不同光周期下瘦素的敏感性差异可能最终导致了布氏田鼠对高脂肪食物的反应不同, 长光照下高脂肪食物诱导体重和身体脂肪增加 (李兴升, 未发表资料), 而短光照下布氏田鼠抵抗高脂肪食物诱导的肥胖。这些研究结果表明, 脂肪作为重要的内分泌器官, 在光周期和食物诱导的体重调节中具有重要作用, 但作用机制尚需进一步研究。

生存在野外的布氏田鼠表现出体重、能量摄入和产热的季节性波动, 冬季产热能力显著增强以适应自然环境的季节性变化 (Wang et al., 2003; Li and Wang, 2005a)。光周期是最可预测性的环境因子, 本研究进一步验证了光周期的变化是诱导布氏田鼠体重、能量代谢和产热能力调节的重要环境信号, 瘦素参与能量摄入和身体脂肪代谢的调节

BAT-COX 活性和 UCP1 含量的变化是 BAT 产热的主要分子机制 (Zhao and Wang, 2005)。此外, 布氏田鼠是严格的草食性啮齿类动物, 食物质量和资源的可利用性都具有显著的季节性变化, 本研究发现高脂食物显著降低了摄入量, 但显著提高了消化效率, 然而食物质量的变化未影响布氏田鼠体重和产热的生理调节。与黑线毛足鼠、小亚细亚沙鼠、草原田鼠相似 (Wade and Bartness, 1983; McElroy et al., 1986; El-Bakry et al., 1999), 在短光照下布氏田鼠抵抗了高脂食物诱导的肥胖, 部分支持假设和结果预测; 但长光照下高脂食物诱导其体重和身体脂肪增加 (李兴升, 未发表资料), 表明布氏田鼠不仅适于研究高脂食物诱导肥胖与抵抗的机理, 也是研究不同光周期下瘦素作用敏感性差异和调节机制的良好动物模型。在长期的进化过程中, 植食性啮齿动物通过调节能量摄入、消化道形态和消化效率、产热能力等, 抵抗高质量食物诱导的肥胖, 具有生存适应意义。

致谢 感谢动物生理生态学研究组的全体成员对文稿提出的修改建议。感谢德国 Phillips University Marburg 动物学系生理研究室的 Martin Klingenspor 博士提供 UCP1 抗体。

参考文献 (References)

- Ahima RS, Flier JS, 2000. Leptin. *Annu. Rev. Physiol.* 62: 413–437.
- Banin D, Haim A, Arad Z, 1994. Metabolism and thermoregulation in the Levant vole *Microtus guentheri*: the role of photoperiodicity. *J. Theor. Biol.* 19: 55–62.
- Bao WD, Wang DH, Wang ZW, 2002. Nonshivering thermogenesis in four rodent species from Kubuqi desert, Inner Mongolia, China. *Folia Zool.* 51: 9–13.
- Bartness TJ, Elliott JA, Goldman BD, 1989. Control of torpor and body weight patterns by a seasonal timer in Siberian hamsters. *Am. J. Physiol.* 257: R142–149.
- Bartness TJ, Polk DR, McGriff WR, Youngstrom TG, DiGirolamo M, 1992. Reversal of high-fat diet-induced obesity in female rats. *Am. J. Physiol.* 263: R790–797.
- Bartness TJ, Wade GN, 1984. Photoperiodic control of body weight and energy metabolism in Syrian hamsters *Mesocricetus auratus*: role of pineal gland, melatonin, gonads, and diet. *Endocrinology* 114: 492–498.
- Božnović F, 1995. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent *Octodon degus* to different levels of dietary fiber. *J. Mammal.* 76: 627–637.
- Božnović F, Novoa FF, Sabat P, 1997. Feeding and digesting fiber and tannins by an herbivorous rodent *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha). *Comp. Biochem. Physiol.* 118: A625–630.
- Cork SJ, 1994. Digestive constraints on dietary scope in small and moderate-sized mammals: how much do we really understand? In: Chivers DJ, Langer P ed. *The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 337–369.
- Cruz-Neto AP, Jones KE, 2004. The evolution of basal metabolic rate in bats. In: Zuhaid A, McCracken GF, Kunz TH ed. *Functional and Evolutionary Ecology of Bats*. Oxford: Oxford University Press.

- Cruz-Neto AP, Garland T, Abe AS, 2001. Diet, phylogeny and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104: 49–58.
- Dark J, Zucker I, 1986. Photoperiodic regulation of body mass and fat reserves in the meadow vole. *Physiol. Behav.* 38: 851–854.
- Degen AA, Kam M, Khokhlova IS, Zeevi Y, 2000. Fiber digestion and energy utilization of fat sand rats *Psammomys obesus* consuming the denopod *Anabasis articalata*. *Physiol. Biochem. Zool.* 73: 574–580.
- Demas GE, Bowers RR, Bartness TJ, Gettys TW, 2002. Photoperiodic regulation of gene expression in brown and white adipose tissue of Siberian hamsters *Phodopus sungorus*. *Am. J. Physiol.* 282: R114–121.
- Derting TL, Bogue EB, 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mamm.* 74: 59–68.
- El-Bakry HA, Plunkett SS, Timothy J, Bartness TJ, 1999. Photoperiod, but not a high-fat diet, alters body fat in Shaw's jird. *Physiol. Behav.* 68: 87–91.
- El-Hariri EA, Dickerson JWT, Walker R, 1976. Potato starch and caecal hypertrophy in the rat. *Food Cosmetology Toxicol.* 14: 115–121.
- Genin F, Perret M, 2000. Photoperiod-induced changes in energy balance in gray mouse lemurs. *Physiol. Behav.* 71: 315–321.
- Gorecki A, 1975. Kalalukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodzinski W, Klekowski RK, Duncan A ed. *Methods for Ecological Energetics*. Blackwell Scientific, Oxford, 309–313.
- Grodzinski W, Wunder BA, 1975. Ecological energetics of small mammals. In: Golley FB, Petruszewicz K, Ryszkowski L ed. *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. Cambridge: Cambridge University Press, 173–204.
- Gross JE, Wang Z, Wunder BA, 1985. Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *J. Mamm.* 66: 661–667.
- 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.
- Haim A, Shaltay A, Arad Z, 1999. The thermoregulatory and metabolic responses to photoperiod manipulations of the Macedonian mouse *Mus macedonicus*, a post-fire invader. *J. Therm. Biol.* 24: 279–286.
- Haim A, Yedidia I, Haim D, Zisapel N, 1994. Photoperiodicity in daily rhythms of body temperature, food and energy intake of the golden spiny mouse *Acomys russatus*. *Isr. J. Zool.* 40: 145–150.
- Haim A, Zisapel N, 1995. Oxygen consumption and body temperature rhythms in the golden spiny mouse: responses to changes in day length. *Physiol. Behav.* 58: 775–778.
- Hammond KA, Wunder BA, 1991. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore *Microtus ochrogaster*. *Physiol. Zool.* 64: 541–567.
- Heldmaier G, 1971. Nonshivering thermogenesis and body size in mammals. *J. Comp. Physiol.* 73: 222–248.
- Heldmaier G, 1989. Seasonal acclimatization of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation. In: Wieser W, Gnaiger E ed. *Energy Transformations in Cells and Organisms*. Stuttgart: Georg Thieme, 130–139.
- Heldmaier G, Buchberger A, 1985. Sources of heat during nonshivering thermogenesis in Djungarian hamsters: a dominant role of brown adipose tissue during cold adaptation. *J. Comp. Physiol.* 156: B 237–245.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J, Lattier B, 1982. Photoperiod and ambient temperature as environmental cues for seasonal thermogenic adaptation in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus*. *Int. J. Biometeorol.* 26: 339–345.
- 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.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Ruf T, Wiesinger H, Klingenspor M, 1989. Photoperiod and thermoregulation in vertebrates: body temperature rhythms and thermogenic acclimation. *J. Biol. Rhythms.* 4: 251–265.
- Himms-Hagen J, 1984. Brown adipose tissue thermogenesis, energy balance, and obesity. *Can. J. Biochem. Cell Biol.* 62: 610–617.
- Himms-Hagen J, 1989. Brown adipose tissue thermogenesis and obesity. *Prog. Lipid Res.* 28: 67–115.
- Hume ID, Morgan KR, Kengy GJ, 1993. Digesta retention and digestive performance in sciurid and microtine rodents: effects of hindgut morphology and body size. *Physiol. Zool.* 66: 396–411.
- Jakus PB, Sipos K, Kisfal G, Sandor A, 2002. Opposite regulation of uncoupling protein 1 and uncoupling protein 3 *in vivo* in brown adipose tissue of cold-exposed rats. *FEBS Lett.* 519: 210–214.
- Johnson MS, Onorato DP, Gower BA, Nagy TR, 2004. Weight change affects serum leptin and corticosterone in the collared lemming. *Gen. Comp. Endocrinol.* 136: 30–36.
- Karasz WH, 1996. Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology. In: Carey C ed. *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. New York: Hapman and Hall, 61–84.
- Klingenspor M, 2003. Cold-induced recruitment of brown adipose tissue thermogenesis. *Exp. Physiol.* 88: 141–148.
- Klingenspor M, Dickopp A, Heldmaier G, Klaus S, 1996a. Short photoperiod reduces leptin gene expression in white and brown adipose tissue of Djungarian hamsters. *FEBS Lett.* 399: 290–294.
- Klingenspor M, Ivemeyer M, Wiesinger H, Haas K, Heldmaier G, Wiesner RJ, 1996b. Biogenesis of thermogenic mitochondria in brown adipose tissue of Djungarian hamsters during cold adaptation. *Biochem. J.* 316: 607–613.
- Klingenspor M, Niggemann H, Heldmaier G, 2000. Modulation of leptin sensitivity by short photoperiod acclimation in the Djungarian hamster *Phalopus sungorus*. *J. Comp. Physiol. B* 170: 37–43.
- Kriegsfeld LJ, Nelson RJ, 1996. Gonadal and photoperiodic influences on body mass regulation in adult male and female prairie voles. *Am. J. Physiol.* 270: 1013–1018.
- 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 XS, Wang DH, 2005a. Regulation of body weight and thermogenesis in seasonally acclimatized Brandt's voles *Microtus brandti*. *Hum. 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.* 175: B 593–600.
- Li XS, Wang DH, Yang JC, 2003. Effect of Photoperiod on Body Weight and Energy Metabolism in Brandt's voles *Microtus brandti* and Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriologica Sinica* 23: 304–312 (In Chinese).
- Li XS, Wang DH, Yang M, 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).
- Lin CS, Klingenberg M, 1980. Isolation of the uncoupling protein from brown adipose tissue mitochondria. *FEBS Lett.* 113: 299–303.
- Liu H, Wang DH, Wang ZW, 2003. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles *Microtus brandti*. *J. Mammalogy.* 84: 1410–1416.
- Liu QS, Li JY, Wang DH, 2007. Ultradian rhythms and the nutritional importance of caecotrophy in captive Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *J. Comp. Physiol.* 177: B 423–432.
- Lovegrove BG, 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *Am. Nat.* 156: 201–219.
- Lu Q, Zhong WQ, Wang DH, 2007. Effects of photoperiod history on body mass and energy metabolism in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *J. Exp. Biol.* 210: 3838–3847.
- Margareto J, Marti A, Martinez JA, 2001. Changes in UCP mRNA expression levels in brown adipose tissue and skeletal muscle after feeding a high-energy diet and relationships with leptin, glucose and PPARgamma. *J. Nutr. Biochem.* 12: 130–137.
- Mayes PA, 1988. Lipid transport and storage. In: Murray RK, Granner DK, Mayes PA, Rodwell VM ed. *Harper's Biochemistry*. 21st edn. Norwalk, Conn: Appleton & Lang, 226–240.

- McElroy JF, Mason PW, Hamilton JM, Wade GN, 1986. Effects of diet and photoperiod on NE turnover and GDP binding in Siberian hamster brown adipose tissue. *Am. J. Physiol.* 250: R 383–388.
- McNab BK, 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monogr.* 56: 1–19.
- McNab BK, 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *Q. Rev. Biol.* 63: 25–54.
- McNab BK, 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Ithaca and London, New York: Cornell University Press.
- Mercer JG, Tups A, 2003. Neuropeptides and anticipatory changes in behaviour and physiology: seasonal body weight regulation in the Siberian hamster. *Eur. J. Pharmacol.* 480: 43–50.
- Nagy TR, Negus NC, 1993. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings *Dicrostonyx groenlandicus*: effects of photoperiod, temperature, and diet quality. *Physiol. Zool.* 66: 537–560.
- Pei YX, Wang DH, Hume ID, 2001a. Selective digesta retention and coprophagy in Brandt's vole *Microtus brandti*. *J. Comp. Physiol.* 171: B 457–464.
- Pei YX, Wang DH, Hume ID, 2001b. Effects of dietary fibre on digesta passage, nutrient digestibility, and gastrointestinal tract morphology in the granivorous Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Physiol. Biochem. Zool.* 74: 742–749.
- Powell CS, Blaylock ML, Wang R, Hunter HL, Johanning GL, Nagy TR, 2002. Effects of energy expenditure and UCP₁ on photoperiod-induced weight gain in collared lemmings. *Obes. Res.* 10: 541–550.
- Riequier D, Bouillaud F, 2000. Mitochondrial uncoupling proteins: from mitochondria to the regulation of energy balance. *J. Physiol.* 529: 3–10.
- Rothwell NJ and Stock MJ, 1988. The cafeteria diet as a tool for studies of thermogenesis. *J. Nutr.* 118: 925–928.
- Rothwell NJ, Stock MJ, 1979. A role for brown adipose tissue in diet-induced thermogenesis. *Nature* 281: 31–35.
- Rothwell NJ, Stock MJ, 1987. Influence of carbohydrate and fat intake on diet-induced thermogenesis and brown fat activity in rats fed low protein diets. *J. Nutr.* 117: 1721–1726.
- Selman C, Lumsden S, L Berger, Hill WG, Speakman JR, 2001. Resting metabolic rate and morphology in mice *Mus musculus* selected for high and low food intake. *J. Exp. Biol.* 204: 777–784.
- Song ZG, Wang DH, 2001. Maximum energy assimilation rate in Brandt's voles *Microtus brandti* from Inner Mongolia grassland. *Acta Theriologica Sinica* 21: 271–278 (In Chinese).
- Song ZG, Wang DH, 2006. Basal metabolic rate and organ size in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*: Effects of photoperiod, temperature and diet quality. *Physiol. Behav.* 89: 704–710.
- Sundin U, Moore G, Nedergaard J, Cannon B, 1978. Thermogenin amount and activity in hamster brown fat mitochondria: effect of cold acclimation. *Am. J. Physiol.* 252: 822–832.
- Velbo C, Bozinovic F, 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology.* 74: 2003–2010.
- Voltura MB, Wunder BA, 1998. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction on body composition dynamics of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Physiol. Zool.* 71: 321–328.
- Wade GN, Bartness TJ, 1983. Dietary obesity in hamsters: effects of age, fat source and species. *Nutr. Behav.* 1: 169–177.
- Wade GN, Bartness TJ, 1984. Effects of photoperiod and gonadectomy on food intake, body weight, and body composition in Siberian hamsters. *Am. J. Physiol.* 246: R26–30.
- Wang DH, Sun RY, Wang ZW, 1996. Maximum energy assimilation rate in the root vole *Microtus oeconomus*. *Acta Zoologica Sinica* 42: 35–41 (In Chinese).
- Wang DH, Sun RY, Wang ZW, Liu JK, 1999. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in plateau pikas *Ochotona curzoniae* and root voles *Microtus oeconomus*. *J. Comp. Physiol.* 169: B 77–83.
- Wang DH, Wang YS, Wang ZW, 2000. Metabolism and thermoregulation in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. *Acta Theriologica* 45: 183–192.
- Wang DH, Wang ZW, 1996. Seasonal variations in thermogenesis and energy requirements of plateau pikas *Ochotona curzoniae* and root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica* 41: 225–236.
- Wang DH, Wang ZW, 2001. Seasonal variations in digestive tract morphology in plateau pikas *Ochotona curzoniae* on the Qinghai Tibetan Plateau. *Acta Zool. Sinica* 47: 495–501 (In Chinese).
- Wang DH, Wang ZW, 2002. Metabolic rate, thermoregulation and distribution of greater long-tail hamster *Cricetulus triton* in China. *Folia Zool.* 51: 125–131.
- Wang DH, Wang ZW, Wang YS, Yang JC, 2003. Seasonal changes of the thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) and Brandt's voles *Microtus brandti*. *Comp. Biochem. Physiol.* 134A (Supplement 1): S96 Abstract.
- Wang JM, Wang DH, 2006. Comparison of nonshivering thermogenesis induced by dosages of norepinephrine from 3 allometric equations in Brandt's voles *Lasiopodomys brandtii*. *Acta Theriologica Sinica* 26: 84–88 (In Chinese).
- Wang JM, Zhang YM, Wang DH, 2006a. 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.* 176: B 663–671.
- Wang JM, Zhang YM, Wang DH, 2006b. Seasonal thermogenesis and body mass regulation in plateau pikas *Ochotona curzoniae*. *Oecologia* 149: 373–382.
- Wiesinger H, Heldmaier G, Buchberger A, 1989. Effect of photoperiod and acclimation temperature on nonshivering thermogenesis and GDP binding of brown fat mitochondria in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus*. *Pflügers. Arch.* 413: 667–672.
- Williams JB, Muñoz-García A, Ostrowski S, Tieleman BI, 2004. A phylogenetic analysis of basal metabolism, total evaporative water loss and life-history among foxes from desert and mesic regions. *J. Comp. Physiol.* 174: B 29–39.
- Zhang Y, Proenca R, Maffei M, Barone M, Leopold L, Friedman JM, 1994. Positional cloning of the mouse obese gene and its human homologue. *Nature* 372: 425–432.
- Zhang ZQ, Liu QS, Li JY, Wang DH, 2006. Seasonal changes in thermogenic properties of brown adipose tissue and liver in Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Acta Zool. Sinica* 52: 1034–1041 (In Chinese).
- Zhao ZJ, Wang DH, 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiol. Behav.* 85: 143–149.
- Zhao ZJ, Wang DH, 2006a. Short photoperiod influences energy intake and serum leptin level in Brandt's voles *Microtus brandtii*. *Horm. Behav.* 49: 463–469.
- Zhao ZJ, Wang DH, 2006b. Effect of photoperiod on body mass, energy balance and thermogenesis in Mongolian gerbils. *J. Therm. Biol.* 31: 323–331.
- Zhao ZJ, Wang DH, 2007. Effects of diet quality on energy budgets and thermogenesis in Brandt's voles. *Comp. Biochem. Physiol.* 148: A 168–177.
- 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: 271–278.
- 李兴升, 王德华, 杨明, 2004. 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* 50: 334–340.
- 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: 304–312.
- 王建梅, 王德华, 2006. 不同去甲肾上腺素剂量下布氏田鼠非颤抖性产热比较. *兽类学报* 26: 84–88.
- 王德华, 王祖望, 2001. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态. *动物学报* 47: 495–501.
- 王德华, 孙儒泳, 王祖望, 1996. 根田鼠的最大同化能量. *动物学报* 42: 35–41.
- 张志强, 刘全生, 李纪元, 王德华, 2006. 长爪沙鼠褐色脂肪组织和肝脏产热特征的季节性变化. *动物学报* 52: 1034–1041.