

# 横断山不同海拔地区大绒鼠面对高糖食物变化的生理和行为响应

龚雪娜<sup>①</sup> 贾婷<sup>②</sup> 张浩<sup>①</sup> 王政昆<sup>①</sup> 朱万龙<sup>①\*</sup>

① 云南省高校西南山地生态系统动植物生态适应进化及保护重点实验室, 云南师范大学生命科学学院, 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心, 云南省生物质能与环境生物技术重点实验室 昆明 650500; ② 云南经济管理学院 昆明 650106

**摘要:** 野外小型哺乳动物通常会表现出生理和行为的变化以应对环境条件的季节性变化, 如食物、温度、光照等。为了研究横断山不同地区大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 面对不同含糖量食物时的生理和行为适应策略, 选取云南剑川和香格里拉地区大绒鼠各 26 只, 喂高糖食物 28 d 后重喂标准食物 28 d, 实验共 56 d。测定大绒鼠的体重、摄食量、静止代谢率和活动行为, 并在 0 d、28 d、56 d 测定大绒鼠的血清瘦素水平、下丘脑神经肽表达量和身体组成等指标。采用食物平衡法测定摄食量, 实时荧光定量 PCR 测定下丘脑神经肽表达量。数据采用双因素方差分析或双因素协方差分析方法分析, 相关性采用 Pearson 相关分析。结果显示, 高糖食物能显著增加两地区大绒鼠的体重 ( $F_{1,907} = 8.11, P < 0.01$ ) 和摄食量 ( $F_{1,907} = 1034.94, P < 0.01$ ), 但对静止代谢率和活动行为无显著影响。重喂标准食物后, 香格里拉大绒鼠体重能恢复至标准食物组水平, 剑川大绒鼠体重仍然较高。瘦素和体重呈正相关 ( $r = 0.80, P < 0.01$ ), 和神经肽表达量不相关 ( $P > 0.05$ )。此外, 两个地区大绒鼠生理特征也表现出地区差异, 香格里拉大绒鼠较剑川地区大绒鼠有较小的体重 ( $F_{1,907} = 842.02, P < 0.01$ ), 但静止代谢率 ( $F_{1,907} = 6779.51, P < 0.01$ ) 和活动行为 ( $F_{1,907} = 79.89, P < 0.01$ ) 均高于后者。香格里拉大绒鼠较高的摄食量 ( $F_{1,907} = 49.96, P < 0.01$ ) 可能和其较高的神经肽 Y 表达量有关 ( $F_{1,36} = 4.672, P < 0.05$ )。以上结果表明, 在面对高糖食物时两地区的大绒鼠体重均增加, 重喂标准食物后两个地区大绒鼠的体重变化差异显著, 表现出了较大的地区间差异。瘦素和神经肽 Y 表达量可能在上述两个地区大绒鼠的体重调节和能量平衡中占有重要地位。地理位置决定的环境因素 (食物资源、温度、海拔) 可能是决定生物地区间表型差异和其应对极端环境适应性的核心要素。

**关键词:** 大绒鼠; 高糖食物; 瘦素; 下丘脑神经肽; 活动行为

**中图分类号:** Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 04-569-13

## Physiological and Behavioral Responses of *Eothenomys miletus* in Different Elevations of Hengduan Mountain to High-sugar Diet

GONG Xue-Na<sup>①</sup> JIA Ting<sup>②</sup> ZHANG Hao<sup>①</sup> WANG Zheng-Kun<sup>①</sup> ZHU Wang-Long<sup>①\*</sup>

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31760118), 云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目 (No. 2019HB013), 云南医药健康学院科学研究项目 (No. 2020Y002), 云南省教育厅科学研究基金项目 (No. 2019Y0047);

\* 通讯作者, E-mail: zwl\_8307@163.com;

**第一作者简介** 龚雪娜, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生理生态; E-mail: gongxuena1996@163.com。

收稿日期: 2020-11-24, 修回日期: 2021-03-30 DOI: 10.13859/j.cjz.202104009

① *Key Laboratory of Ecological Adaptive Evolution and Conservation on Animals-Plants in Southwest Mountain Ecosystem of Yunnan Province Higher Institutes College, School of Life Sciences, Yunnan Normal University; Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy Ministry of Education; Key Laboratory of Yunnan Province for Biomass Energy and Environment Biotechnology, Kunming 650500;* ② *Yunnan College of Business Management, Kunming 650106, China*

**Abstract:** Small mammals in the wild often show physiological and behavioral changes in response to seasonal environmental variations, such as food, temperature, and photoperiod. To investigate the physiological and behavioral adaptation strategies of *Eothenomys miletus* in different regions of Hengduan Mountain regions in response to different sugar foods, *E. miletus* in Jianchuan and Xianggelila were fed a high-sugar diet for 28 d and returned to a standard food for another 28 d, and then their body masses, food intake, resting metabolic rates (RMR) and activity behaviors were measured. Moreover, serum leptin levels, hypothalamic neuropeptide gene expressions and body compositions were measured on day 0, 28 and 56. Food intake was measured by food balance method, hypothalamic neuropeptide gene expression was measured by real-time fluorescence quantitative polymerase chain reaction (RT-PCR). Data were analyzed by two-way ANOVA or two-way ANCOVA, and associations were judged by Pearson-correlation analysis. The results showed that high-sugar diet could significantly increase the body mass ( $F_{1,907} = 8.11, P < 0.01$ ) (Fig. 1) and food intake ( $F_{1,907} = 1034.94, P < 0.01$ ) (Fig. 2) of the *E. miletus* in the two regions, but had no significant effect on RMR and activity behavior. After refeeding standard food, the body mass of Xianggelila *E. miletus* could be restored to the level of standard diet group, while the body mass of Jianchuan *E. miletus* was still higher. Leptin was positively correlated with body mass ( $r = 0.80, P < 0.01$ ) (Fig. 5), but not with neuropeptide expression ( $P > 0.05$ ). In addition, the physiological characteristics of the *E. miletus* in the two regions also showed regional differences: The *E. miletus* in Xianggelila had lower body mass ( $F_{1,907} = 842.02, P < 0.01$ ) (Fig. 1) than those in Jianchuan region, but RMR ( $F_{1,907} = 6779.51, P < 0.01$ ) (Fig. 3) and activity behavior ( $F_{1,907} = 79.89, P < 0.01$ ) (Fig. 4) were higher than in Jianchuan area, the higher food intake ( $F_{1,907} = 49.96, P < 0.01$ ) (Fig. 2) may be related to the higher expression of neuropeptide Y ( $F_{1,36} = 4.672, P < 0.05$ ) (Table 3). All of the results showed that body mass of *E. miletus* in two regions increased when they were exposed to the high-sugar food, but change of body mass in the two regions was significantly different after refeeding, showing a great difference between *E. miletus* in the two regions. Leptin and NPY expression levels may play an important role in body mass regulation and energy balance in *E. miletus*. Location-determined environmental factors (food resources, temperature, and altitude) may be critical for determining phenotypic differences between biological regions and their adaptation to extreme environmental conditions.

**Key words:** *Eothenomys miletus*; High-sugar diet; Serum leptin levels; Hypothalamic neuropeptide; Activity behavior

环境因素如何影响动物的分布和丰度是生态学研究的重要内容之一 (Hanya et al. 2013, Guan et al. 2018), 其中一个重要的环境因素是食物资源 (Chapman et al. 2006, Guan et al. 2018)。食物资源所提供的能量在动物能量代

谢中占有重要地位, 而野外小型啮齿类动物如何调节能量收支平衡是生理生态学研究的核心问题之一 (Veloso et al. 1993)。温带地区的动物在冬季会遭受低温、食物质量降低和数量减少等胁迫, 必须进行体温和体重调节, 以维持

能量收支平衡 (Voltura et al. 1998)。能量摄入主要包括三大营养成分，分别是糖类、脂类和蛋白质 (Hall et al. 2012)。营养假设 (nutritive hypothesis) 认为，动物的食物选择是以碳水化合物或植物蛋白质等营养成分的含量为依据 (Eshelman et al. 1989, Nolte et al. 1992)，而糖类是哺乳动物生命活动主要的能量来源。研究发现，富含碳水化合物 (糖类) 的食物资源可利用性受到环境季节性变化的显著影响 (Cui et al. 2020)。长期高蔗糖饮食能够导致大鼠 (*Rattus norvegicus*) (Pinto et al. 2016) 和野生型果蝇 (wild-type *Drosophila*) (Palanker et al. 2011) 的肥胖；高糖饮食的雄性大鼠体重、瘦素 (leptin) 水平、神经肽 Y (neuropeptide Y, NPY) 和阿片促黑色素原 (pro-opiomelanocortin, POMC) 表达量与对照组无显著差异 (Fleur et al. 2010)；长爪沙鼠 (*Mongolian gerbils*) 能增加胃肠道容积、降低基础代谢率来应对低质量的食物 (Zhao et al. 2009)。因此可以推测，野外小型哺乳动物应对食物质量变化通常具有较好的生理调节机制。

能量的摄入主要是通过食欲来调节，进食行为便是对食欲的反应 (Arora et al. 2006)。瘦素是一种连接能量代谢和食物摄入的脂肪后位信号 (Pelleymounter et al. 1995)，通过调节下丘脑弓状核内关键神经元群的活动，抑制促食类神经肽 Y、刺鼠相关蛋白 (agouti-related peptide, AgRP) 表达，刺激厌食神经肽阿片促黑色素原、可卡因-安他非明转录调节肽 (cocaine and amphetamine regulated transcript peptide, CART) 表达，从而抑制进食，控制动物的体重 (Friedman 2019)。已有研究表明，瘦素水平与体重呈正相关，同时高浓度瘦素会抑制动物进食，从而达到控制体重的作用 (Zhao et al. 2009)。静止代谢率 (resting metabolic rate, RMR) 是指动物在热中性区环境中处于休息状态时的代谢率，是评判野外小型哺乳动物面对寒冷环境时生存能力的重要生理指标 (Song et al. 2003)。动物的活动行为对

其适应生境变化具有重要意义，尤其面对极端环境，有效的行为策略尤为重要 (Vézina et al. 2003)。研究发现，当环境胁迫增加时，啮齿类动物有倾向于口感好、高能量食物的取食行为 (Ulrich-Lai et al. 2015)。

大绒鼠 (*Eothenomys miletus*) 属于田鼠亚科 (Arvicolinae) 绒鼠属，是横断山固有种，也是中国特有种 (郑绍华 1993)。该鼠多在夜间活动，以鲜嫩的浆汁植物、草的根茎为主要食物，所摄营养成分淀粉类、蔗糖居多，冬季无储食行为 (罗泽珣等 2000)。横断山脉地处古北界和东洋界两大区系交汇处，是我国特有的高山峡谷地区，是全球生物多样性热点地区之一 (龚正达等 2001)，其海拔高度变化剧烈，气候多变，植被资源季节性变化明显，不同地点的小型哺乳动物生理生态特征存在明显差异 (Zhu et al. 2010)。本研究组之前的研究发现，云南五个地区大绒鼠表型分化大致可以分为海拔相对较高、温度较低地区 (德钦和香格里拉) 和海拔相对较低、温度较高地区 (丽江、剑川和哀牢山)。冬季是野外小型啮齿类动物面临巨大生存挑战的季节，除了低温胁迫，食物资源匮乏直接影响动物的能量摄入。香格里拉地区海拔高 (3 321 m)，年平均气温低 (5.5 °C)，植被类型为亚高山草甸；冬季较长且平均温度为 -10 °C，气候寒冷，多为冰雪覆盖地，食物资源匮乏且质量较低。剑川地区海拔较低 (2 590 m)，年平均气温较高 (13.9 °C)，植被类型为小叶灌木丛；冬季平均温度为 10 °C，农作物较多，一年两熟，山区植被存活率较高，几乎无雪覆盖，食物较丰富且质量较高。对剑川和香格里拉地区大绒鼠表型差异的研究发现，食物数量是影响大绒鼠生存适应的重要因素，同时上述两个地区大绒鼠面对食物数量变化具有不同的适应机制 (Hou et al. 2020)。那么，食物质量差异，即不同地区食物资源所含糖分差异，是否也是影响大绒鼠分布的生态因子呢？本研究选取低海拔地区剑川和高海拔地区香格里拉的大绒鼠为研究对象，

探究不同海拔地区大绒鼠在冬季面对食物质量差异的生理和行为适应差异。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物

实验动物于 2019 年 11 月（冬季）捕获于横断山香格里拉（99°83'16" E, 27°90'73" N, 海拔 3 321 m）和剑川县（99°75'03" E, 26°43'95" N, 海拔 2 590 m），均为非繁殖期的成年个体。动物带回云南师范大学生命科学院（昆明）动物实验室，单笼饲养，无巢材，饲以标准的雏鸡饲料（昆明医科大学生产），自由饮水。饲养温度为（25 ± 1）℃，中等光照（白天与黑夜 12 h : 12 h）适应 3 ~ 4 d。实验过程所用的高糖食物由标准雏鸡饲料添加约 24%蔗糖配制而成，标准食物为雏鸡饲料，两种饲料的形状、大小和硬度一致，主要食物成分见表 1。

表 1 食物组成成分

**Table 1 Composition of experimental diets**

食物成分 Contents	标准食物 Standard diet	高糖食物 High-sugar diet
蔗糖 Sucrose (%)	2.5	24.0
粗蛋白 Crudeprotein (%)	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 实验方法

**1.2.1 高糖饮食对大绒鼠体重、摄食量、静止代谢率和活动行为的影响** 选取香格里拉和剑川地区大绒鼠各 8 只（3♀, 5♂），分别置于小型哺乳动物代谢笼中（PRO-MRMR-8 Sable Systems International Inc），实验驯化周期为 56 d，借助代谢笼监测系统记录体重、摄食量、静止代谢率和活动量。前 28 d 喂高糖食物，后 28 d 重喂标准食物，整个驯化期间自由进食和饮水。

体重和摄食量测定：每天 09:00 ~ 10:00 时之间完成喂食并运行监测系统，次日同一时间停止系统即获得前一天的体重。摄食量采用食物平衡法测定，收集剩余食物，并在 60 °C 恒温烘箱中干燥至恒重，具体方法见文献（Zhu et al. 2010, 朱万龙等 2016）。

代谢率测定：通过流通呼吸法测定耗氧量及二氧化碳产量，用单位时间内的耗氧量（ $V_{O_2}$ ）与体重之比，作为代谢率（Sprenger et al. 2019）。计算公式如下：

$$V_{O_2} = f_R \left\{ F_{iO_2} - \frac{(1 - F_{iO_2} - F_{iCO_2})}{(1 - F_{eO_2} - F_{eCO_2})} (F_{eO_2}) \right\},$$

式中， $V_{O_2}$  为单位时间内氧气消耗量（单位：ml/min）， $f_R$  为流入气体的流量（单位：ml/min）， $F_{iO_2}$  为初始时流入的氧气分数（%）； $F_{iCO_2}$  为初始时流入的二氧化碳分数（%）， $F_{eO_2}$  为动物拿出后流出的氧气分数（%）， $F_{eCO_2}$  为动物拿出后流出的二氧化碳分数（%）。静止代谢率即上述耗氧量与动物体重之比，最后将单位 ml/(g·min) 换算成 ml/(g·h)（Zhu et al. 2011）。

活动行为测定：以东间距为 1 cm 的 XY 光束阵列（BXY-R, Sable Systems）监测动态活动。用 Ped Meters 值作为总活动量。Ped Meters 表示在束断系统内所有定向距离移动的总和，单位 m。为了定义定向移动，使用 1 cm/s 的速度截断。如果动物以这种速度或更快的速度移动，就被认为是有方向性的移动，即发生了活动。

**1.2.2 高糖食物对大绒鼠血清瘦素含量、下丘脑神经肽表达量和身体组成的影响** 选取香格里拉大绒鼠 18 只（7♀, 11♂）和剑川地区大绒鼠 18 只（8♀, 10♂），两地区大绒鼠均分为标准食物组（56 d 标准食物）、高糖组（提供高糖食物 28 d）和恢复食物组（提供高糖食物 28 d 后恢复标准食物 28 d）。实验开始前同一地区各组间动物体重差异不显著，整个驯化周期为 56 d。分别在实验进行的 0 d 和 56 d 处死标准食物组个体，28 d 处死高糖组个体，56 d

处死恢复食物组个体。取血置于 4 °C 冰箱静置 30 min 待离心。取完整下丘脑于 -80 °C 超低温冰箱保存。最后解剖尸体进行身体组成和消化道形态各项指标的测定。

瘦素含量的测定：动物处死取血，4 °C 静置 1 h，于 4 °C 4 000 r/min 离心 30 min，吸取上层血清置于 -80 °C 低温冰箱内保存。参照 Zhu 等（2015）采用 <sup>125</sup>I 多物种试剂盒（Millipore）放射免疫分析法测定血清瘦素水平，试剂盒由美国 Linco 公司生产。

下丘脑神经肽表达量的测定：麻醉后断颈切除大脑，剥离皮毛、脑盖骨，取出完整下丘脑，并迅速装进冻存管置于 -80 °C 低温冰箱内保存。大绒鼠的下丘脑总 RNA 按照高纯总 RNA 快速抽提试剂盒（Bio Teke Co. 生产）提供的方法进行提取与纯化。采用琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的纯度与完整性。*NPY*、*AgRP*、*POMC*、*CART* 基因 cDNA 核心序列的扩增引物参照扩增布氏田鼠（*Microtus brandti*）相关基因的引物（Tang et al. 2009）（表 2）。采用 ABI-7000TM 实时荧光定量 PCR（fluorescence quantitative polymerase chain reaction, RT-PCR）仪扩增模板 cDNA，并检测荧光信号。按 SYBR Green realmastermix Mix 试剂盒说明配置 PCR 反应体系，并进行测定，详见文献（Hou et al. 2020）。

身体组成和消化道形态测定：将心、肺、肝、脾、肾完整取出，仔细剔除粘连的结缔组织，在滤纸上蘸干后，称量鲜量（精度为 0.01 g）。分离出胃、小肠、大肠及盲肠，小心

剔除肠系膜及其他结缔组织，平展为最大长度，不要拉伸，然后测量各部分长度（精度为 1 mm）。消化道每个器官在滤纸上干燥后，放于铝箔纸上，称量其含内容物重；然后用解剖剪将器官纵切，用生理盐水充分冲洗干净内容物，用滤纸干燥，称量其去内容物重（张海姬等 2018）。

### 1.3 数据分析

数据采用 SPSS 22.0 软件分析包进行分析，所有数据均符合正态分布。采用双因素方差分析（Two-way ANOVA）分析体重差异；采用双因素协方差分析（Two-way ANCOVA），以体重作为协变量分析摄食量、活动行为、静止代谢率、血清瘦素含量、下丘脑神经肽表达量和身体组成差异。体重、下丘脑神经肽表达量和瘦素用 Pearson 相关分析。结果以平均值 ± 标准误（Mean ± SE）表示， $P < 0.05$  为差异显著， $P < 0.01$  为差异极显著。

## 2 结果

### 2.1 体重、摄食量、静止代谢率和活动行为

两地区大绒鼠的体重差异极显著（ $F_{1,907} = 842.02$ ,  $P < 0.01$ ），高糖食物对大绒鼠体重影响差异极显著（ $F_{1,907} = 8.11$ ,  $P < 0.01$ ），两者的交互作用极显著（ $F_{1,907} = 67.67$ ,  $P < 0.01$ ）（图 1）。剑川大绒鼠的初始体重及整个实验过程中均大于香格里拉大绒鼠，且高糖食物均可以增加两地大绒鼠的体重，但恢复标准食物后香格里拉大绒鼠体重能很快恢复到标准食物

表 2 用于实时荧光定量 PCR 的基因特异性引物

Table 2 Gene-specific primers used for real-time fluorescence quantitative PCR

引物 Primers	引物序列 Oligonucleotide Sequence 5'-3'	产物大小 Product size (bp)
神经肽 Y 前引物 <i>NPY</i> , forward	TCG CTC TGT CCC TGC TCG TGT G	116
神经肽 Y 后引物 <i>NPY</i> , reverse	TCT CTT GCC GTA TCT CTG CCT GGT G	
刺鼠相关蛋白前引物 <i>AgRP</i> , forward	GCC CTG TTC CCA GAG TTC CC	114
刺鼠相关蛋白后引物 <i>AgRP</i> , reverse	ATC TAG GAC CTC CGC CAA AGC	
阿片促黑色素原前引物 <i>POMC</i> , forward	AAG ATG GGC TCT ACG GGA TG	134
阿片促黑色素原后引物 <i>POMC</i> , reverse	GTT CTT GAC GAT GGC GTT CT	
可卡因-安他非明转录调节肽前引物 <i>CART</i> , forward	TGG AAC CTG GCT TTA GCA AC	145
可卡因-安他非明转录调节肽后引物 <i>CART</i> , reverse	TAC TCT GCA CAT GCC GAC AC	

组水平, 剑川大绒鼠体重逐渐下降, 但与标准食物组水平相比仍然较高。地区对大绒鼠摄食量的影响差异极显著 ( $F_{1, 907} = 49.96, P < 0.01$ ), 高糖食物对大绒鼠摄食量的影响差异极显著 ( $F_{1, 907} = 1034.94, P < 0.01$ ), 两者的交互作用极显著 ( $F_{1, 907} = 103.29, P < 0.01$ )

(图 2)。在整个实验过程中, 香格里拉大绒鼠较剑川大绒鼠有较高的摄食量, 且高糖食物能显著增加大绒鼠的摄食量, 重喂标准食物后摄食量均逐渐下降, 而香格里拉大绒鼠能很快恢复至标准食物组水平。

地区对静止代谢率的影响差异极显著 ( $F_{1, 907} = 6779.51, P < 0.01$ ), 食物对静止代谢率影响不显著 ( $F_{1, 907} = 2.07, P > 0.05$ ), 同时两者的交互作用差异不显著 ( $F_{1, 907} = 1.09, P > 0.05$ ) (图 3), 其中香格里拉大绒鼠较剑川地区大绒鼠有较高的静止代谢率。地区对活动行为影响极显著 ( $F_{1, 907} = 79.89, P < 0.01$ ), 食物对活动行为影响不显著 ( $F_{1, 907} = 0.965, P > 0.05$ ), 同时两者的交互作用差异不显著 ( $F_{1, 907} = 0.98, P > 0.05$ ) (图 4), 其中香格里拉大绒鼠较剑川大绒鼠有较高的活动水平。

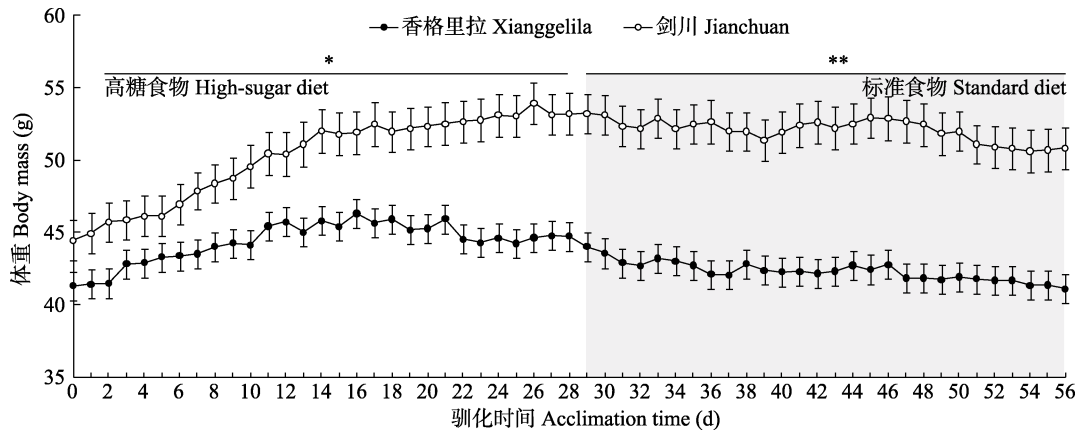


图 1 食物变化对大绒鼠体重的影响

Fig. 1 Effects of food quality changes on body mass in *Eothenomys miletus*

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

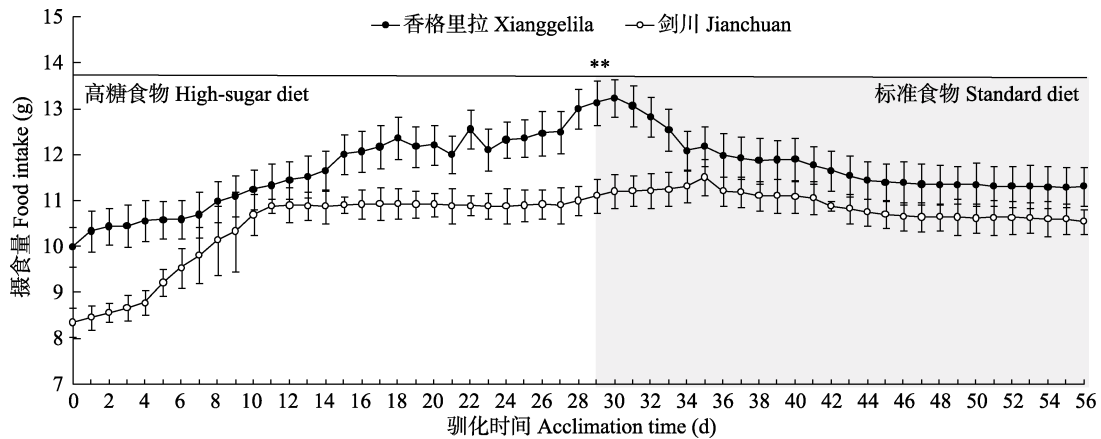


图 2 食物变化对大绒鼠摄食量的影响

Fig. 2 Effects of food quality changes on food intake of *Eothenomys miletus*

\*\*  $P < 0.01$

## 2.2 血清瘦素含量、下丘脑神经肽表达量和身体组成

地区对大绒鼠的血清瘦素含量影响差异显著 ( $F_{1,36} = 5.749, P < 0.05$ )，高糖食物对大绒鼠的血清瘦素含量影响差异极显著 ( $F_{2,36} = 33.122, P < 0.01$ )，但是两者的交互效应差异不显著 ( $F_{2,36} = 0.796, P > 0.05$ )。高糖食物喂养的大绒鼠瘦素水平增加，同时剑川大绒鼠较香格里拉大绒鼠瘦素水平更高。地区对大绒鼠的神经肽 Y 表达量影响差异显著 ( $F_{1,36} =$

4.672,  $P < 0.05$ )，高糖食物对大绒鼠的神经肽 Y 影响差异不显著 ( $F_{2,36} = 0.507, P > 0.05$ )，但是两者的交互效应差异不显著 ( $F_{2,36} = 2.891, P > 0.05$ )。香格里拉大绒鼠较剑川大绒鼠神经肽 Y 表达较高。而地区和食物对其他三种下丘脑神经肽表达量没有影响 ( $P > 0.05$ ) (表 3)。血清瘦素含量和体重极显著的正相关 ( $r = 0.80, P < 0.01$ ) (图 5)，和四种下丘脑神经肽表达量不相关 ( $P > 0.05$ )。

身体组成中，地区对大绒鼠小肠长度影响

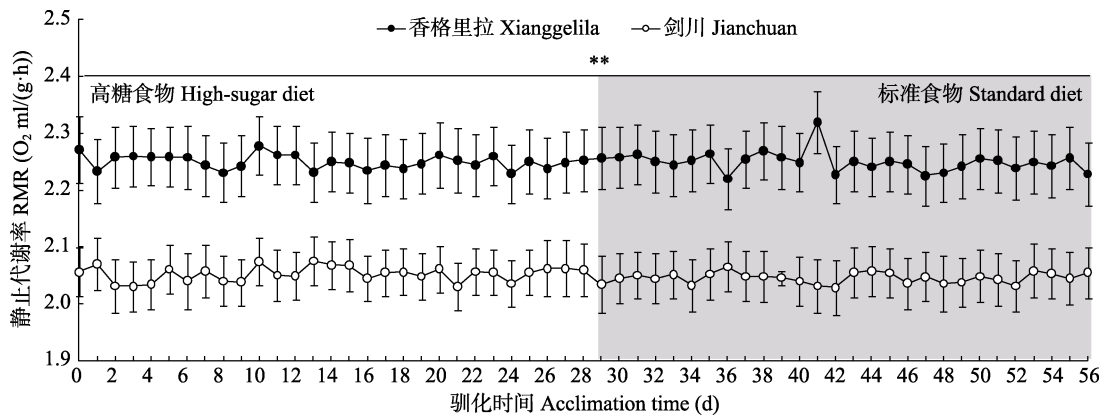


图 3 食物变化对大绒鼠静止代谢率的影响

Fig. 3 Effects of food quality changes on resting metabolic rate of *Eothenomys miletus*

\*\*  $P < 0.01$

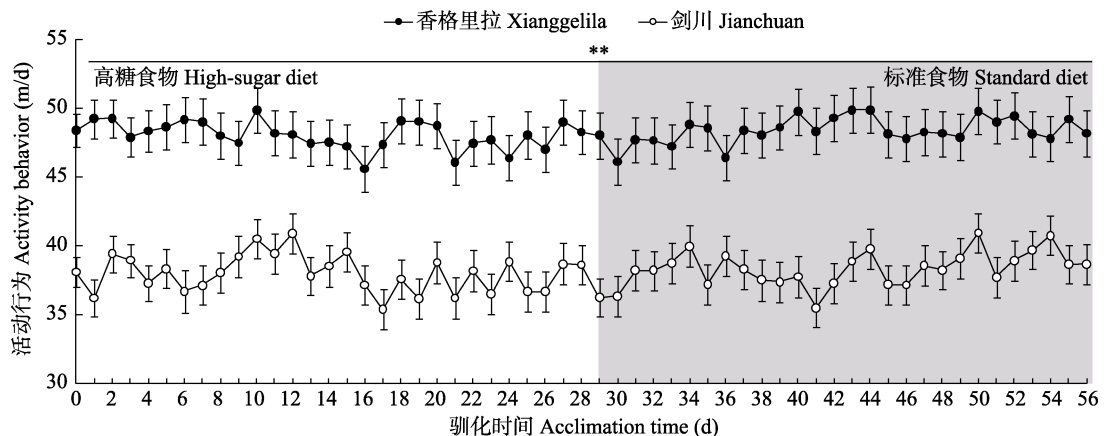


图 4 食物变化对大绒鼠活动行为的影响

Fig. 4 Effects of food quality changes on activity behavior of *Eothenomys miletus*

\*\*  $P < 0.01$

表 3 高糖食物对不同地区大绒鼠的体重、血清瘦素含量、下丘脑神经肽表达量的影响  
**Table 3 Effects of high-sugar food on body mass, serum leptin level, hypothalamic neuropeptide expression of *Eothenomys miletus* in different regions**

参数 Parameters	香格里拉 Xianggelila				剑川 Jianchuan				统计结果 Result	
	标准食物组 Standard diet (n = 6 ♀3♂3)	高糖食物组 High-sugar diet (n = 6 ♀2♂4)	恢复标准食物组 Recovery standard food (n = 6 ♀2♂4)	标准食物组 Standard diet (n = 6 ♀3♂3)	高食物糖组 High-sugar diet (n = 6 ♀3♂3)	恢复标准食物组 Recovery standard food (n = 6 ♀2♂4)	地区 Area	食物 Diet	交互作用 Interaction	
体重 Body mass (g)	41.84 ± 1.88	42.48 ± 0.66	41.93 ± 0.98	43.91 ± 1.30	49.12 ± 0.87	52.88 ± 1.01	$F_{1,908} = 842.02$ $P < 0.01$	$F_{1,908} = 8.11$ $P < 0.01$	$F_{1,908} = 67.67$ $P < 0.01$	
血清瘦素含量 Serum leptin levels (µg/L)	1.08 ± 0.04	1.41 ± 0.04	1.09 ± 0.03	1.23 ± 0.05	1.46 ± 0.04	1.22 ± 0.03	$F_{1,36} = 5.749$ $P < 0.05$	$F_{2,36} = 33.122$ $P < 0.01$	$F_{2,36} = 0.796$ $P > 0.05$	
神经肽 Y Neuropeptide Y, NPY (RU)	1.12 ± 0.04	1.14 ± 0.03	1.07 ± 0.04	1.00 ± 0.04	1.07 ± 0.04	1.01 ± 0.04	$F_{1,36} = 4.672$ $P < 0.05$	$F_{2,36} = 0.507$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 2.891$ $P > 0.05$	
刺鼠相关蛋白 Agouti-related peptide, AgRP (RU)	1.17 ± 0.05	1.10 ± 0.05	1.10 ± 0.04	1.00 ± 0.02	1.07 ± 0.02	1.08 ± 0.03	$F_{1,36} = 2.686$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 0.003$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 2.987$ $P > 0.05$	
可卡因-安他非明转录调节肽 Cocaine and amphetamine regulated transcript peptide, CART (RU)	0.96 ± 0.02	0.98 ± 0.05	1.00 ± 0.04	1.00 ± 0.03	1.01 ± 0.03	1.03 ± 0.02	$F_{1,36} = 0.672$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 0.453$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 0.065$ $P > 0.05$	
阿片促黑色素原 Pro-opiomelanocortin, POMC (RU)	0.95 ± 0.05	0.96 ± 0.06	1.02 ± 0.08	1.00 ± 0.01	1.00 ± 0.02	1.01 ± 0.06	$F_{1,36} = 0.000$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 0.367$ $P > 0.05$	$F_{2,36} = 0.487$ $P > 0.05$	

数据以平均值 ± 标准误差表示; F 值和 P 值分别表示方差分析结果及显著性差异。RU. 相对单位

Data are expressed as Mean ± SE and range; F value and P value represent variance analysis results and significant differences, respectively. RU. Relative unit



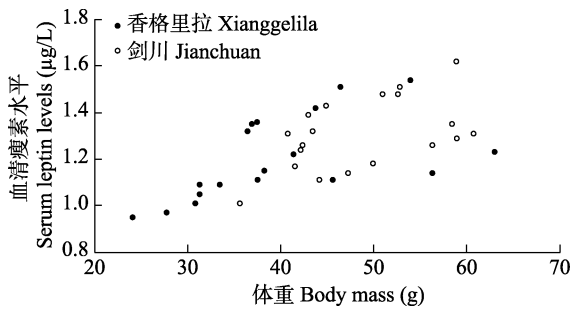


图5 大绒鼠瘦素含量和体重的相关图

Fig. 5 Correlation between leptin level and body mass of *Eothenomys miletus*

差异显著 ( $F_{1,36} = 4.589, P < 0.05$ ), 地区对大绒鼠小肠含内容物影响差异显著 ( $F_{1,36} = 9.318, P < 0.05$ ), 地区对大绒鼠小肠去内容物重影响差异显著 ( $F_{1,36} = 12.817, P < 0.05$ ), 地区对大绒鼠胃含内容物重影响差异显著 ( $F_{1,36} = 5.100, P < 0.05$ ), 地区对大绒鼠胃去内容物重影响差异显著 ( $F_{1,36} = 0.527, P < 0.05$ ), 地区对大绒鼠大肠去内容物影响差异显著 ( $F_{1,36} = 12.645, P < 0.05$ )。食物质量变化未显著影响大绒鼠的身体组成和消化道形态, 但地区差异显著, 剑川大绒鼠较香格里拉大绒鼠有更大的消化道及内容物重, 这和其较大的体重相一致。地区和食物对其余指标没有影响 ( $P > 0.05$ ) (表4)。

### 3 讨论

动物的体重变化受到其能量摄入和消耗的影响 (Hall et al. 2012)。动物的体重调节及其消化道形态的变化是野外小型啮齿类动物适应生存环境的生活史对策之一 (王德华等 2009)。消化道为能量摄入和分配提供了场所 (Mai et al. 2019), 而食物质量会影响消化道的形态, 最终影响动物对外界环境的适应能力 (陈文文等 2012)。食物中的糖分与脂肪、蛋白质不同的是其能为机体快速补充能量以应对生存胁迫 (Cui et al. 2020)。有研究证明, 长期的麦芽糖溶液喂养显著增加了小鼠 (*Mus musculus*)

(Blancas-Velazquez et al. 2017) 和雌性大鼠 (*Rattus norvegicus*) (Wald et al. 2015) 的摄食量和体重。而长爪沙鼠在食用低质量食物时, 脾重量明显下降 (Liu et al. 2007)。安氏白腹鼠 (*Niviventer andersoni*) 较高的心、肺、肾重量是对高海拔、寒冷气候的适应 (陈文文等 2014)。本研究中, 剑川地区的大绒鼠初始体重大于香格里拉的, 且具有较大的消化道质量, 而香格里拉大绒鼠消化道较小, 这和其较小的体重一致, 保持较小的消化道有助于减轻身体负担、便于远距离觅食或躲避天敌。在饲喂高糖饲料时, 两地区大绒鼠体重均有增加, 这可能是高糖食物的适口性刺激了进食 (Slomp et al. 2019); 重喂标准食物后, 香格里拉大绒鼠体重下降并恢复到标准食物组水平, 而剑川大绒鼠体重有下降趋势, 但仍然较高, 这可能和其重喂标准食后仍然较高的摄食量有关。以上结果说明, 相对于剑川的大绒鼠, 香格里拉的大绒鼠在冬季食物资源较差时, 对食物质量变化的敏锐性更强, 体重调节能力更好, 进一步说明其对环境变化的适应能力更强。

活动行为和代谢率的差异能反映动物对不同环境条件的适应 (赵志军等 2009)。而食物质量差异可能导致动物的活动行为存在地区或种属差异。研究发现, 食物剥夺增加了长爪沙鼠的食物囤积行为, 但也存在个体差异 (Yang et al. 2011); 大鼠面对蔗糖饮食增加了取食行为和体重 (Robinson et al. 2015)。本研究中, 香格里拉的大绒鼠活动行为高于剑川地区个体, 这主要与各地区大绒鼠长期生存的环境有关。剑川地区食物条件好, 无需增加过多觅食行为; 香格里拉地区冬季气温低, 食物条件较差, 较高的活动行为有助于其觅食, 或寻找温暖巢穴。静止代谢率是机体应对产热环境的一个重要生理指标 (Hagmayer et al. 2020)。如布氏田鼠较高的静止代谢率是对内蒙古大草原半干旱和寒冷环境的适应 (李庆芬等 1994); 阿尔卑斯山雪田鼠 (*Chionomys nivalis*) 的静止代谢率比普通田鼠高, 是其对高海拔岩石环境

表 4 高糖食物对不同地区大绒鼠身体组成和消化道形态的影响

Table 4 Effects of high-sugar food on body compositions and alimentary tract morphology of *Eothenomys miletus* in different regions

参数 Parameters	香格里拉 Xianggelila				剑川 Jianchuan				统计结果 Result	
	标准食物组 Standard diet (n = 6)	高糖食物组 High-sugar diet (n = 6)	恢复标准食物组 Recovery standard food (n = 6)	标准食物组 Standard diet (n = 6)	高糖食物组 High-sugar diet (n = 6)	恢复标准食物组 Recovery standard food (n = 6)	地区 Area	食物 Diet	交互作用 Interaction	
心重 Heart weight (g)	0.21 ± 0.02	0.28 ± 0.02	0.21 ± 0.01	0.25 ± 0.02	0.23 ± 0.02	0.23 ± 0.01	$F_{1,36} = 1.713$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.978$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.888$ $P > 0.05$	
肝重 Liver weight (g)	2.36 ± 0.61	2.41 ± 0.38	1.72 ± 0.15	3.20 ± 0.18	2.93 ± 0.32	2.71 ± 0.42	$F_{1,36} = 0.441$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 2.333$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 1.296$ $P > 0.05$	
脾重 Spleen weight (g)	0.08 ± 0.011	0.09 ± 0.012	0.06 ± 0.007	0.10 ± 0.012	0.11 ± 0.017	0.11 ± 0.013	$F_{1,36} = 0.770$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.378$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.181$ $P > 0.05$	
肺重 Lung weight (g)	0.33 ± 0.03	0.41 ± 0.03	0.23 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.36 ± 0.03	0.33 ± 0.03	$F_{1,36} = 3.143$ $P = 0.086$	$F_{1,36} = 5.003$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 1.875$ $P > 0.05$	
肾重 Kidney weight (g)	0.46 ± 0.33	0.44 ± 0.04	0.31 ± 0.02	0.44 ± 0.03	0.43 ± 0.04	0.42 ± 0.04	$F_{1,36} = 0.335$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 4.099$ $P = 0.067$	$F_{1,36} = 0.978$ $P > 0.05$	
胃长 Stomach length (cm)	2.24 ± 0.26	2.63 ± 0.16	2.75 ± 0.25	2.75 ± 0.09	2.71 ± 0.22	2.52 ± 0.16	$F_{1,36} = 3.154$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.840$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.631$ $P = 0.539$	
小肠长 Small intestine length (cm)	32.48 ± 1.76	34.84 ± 1.81	35.92 ± 2.48	38.30 ± 1.08	36.93 ± 0.96	34.97 ± 1.60	$F_{1,36} = 4.589$ $P < 0.05$	$F_{1,36} = 0.008$ $P = 0.992$	$F_{1,36} = 2.495$ $P = 0.099$	
大肠长 Large intestine length (cm)	17.19 ± 1.31	16.35 ± 1.98	19.08 ± 1.29	18.15 ± 0.66	20.81 ± 1.37	19.42 ± 1.44	$F_{1,36} = 1.825$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.598$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 1.292$ $P > 0.05$	
盲肠长 Cecum length (cm)	10.18 ± 0.69	10.20 ± 1.11	10.27 ± 0.63	11.75 ± 0.45	12.29 ± 0.66	11.73 ± 0.80	$F_{1,36} = 6.927$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 6.621$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 4.150$ $P > 0.05$	
胃舍内容物重 Stomach weight with contents (g)	0.64 ± 0.06	0.82 ± 0.12	0.83 ± 0.30	1.49 ± 0.13	0.79 ± 0.13	0.92 ± 0.11	$F_{1,36} = 5.100$ $P < 0.05$	$F_{1,36} = 1.277$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.025$ $P > 0.05$	
小肠舍内容物重 Small intestine weight with contents (g)	1.45 ± 0.11	1.56 ± 0.18	1.46 ± 0.17	2.13 ± 0.16	2.04 ± 0.07	1.65 ± 0.11	$F_{1,36} = 9.318$ $P < 0.05$	$F_{1,36} = 1.927$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 1.903$ $P > 0.05$	
大肠舍内容物重 Large intestine weight with contents (g)	0.42 ± 0.07	0.46 ± 0.03	0.51 ± 0.12	0.66 ± 0.11	0.77 ± 0.10	0.71 ± 0.16	$F_{1,36} = 4.035$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.198$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 2.366$ $P > 0.05$	
盲肠舍内容物重 Cecum weight with contents (g)	1.27 ± 0.13	1.58 ± 0.15	1.83 ± 0.33	2.02 ± 0.27	1.55 ± 0.15	1.69 ± 0.32	$F_{1,36} = 0.625$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 0.344$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.472$ $P > 0.05$	
胃去内容物重 Stomach weight without contents (g)	0.26 ± 0.02	0.31 ± 0.02	0.24 ± 0.04	0.49 ± 0.05	0.36 ± 0.02	0.36 ± 0.03	$F_{1,36} = 0.527$ $P < 0.05$	$F_{1,36} = 4.227$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.093$ $P > 0.05$	
小肠去内容物重 Small intestine weight without contents (g)	0.51 ± 0.07	0.57 ± 0.09	0.52 ± 0.05	1.06 ± 0.19	0.99 ± 0.03	0.96 ± 0.10	$F_{1,36} = 12.817$ $P < 0.01$	$F_{1,36} = 5.151$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.620$ $P > 0.05$	
大肠去内容物重 Large intestine weight without contents (g)	0.21 ± 0.02	0.25 ± 0.01	0.25 ± 0.03	0.44 ± 0.05	0.35 ± 0.03	0.34 ± 0.05	$F_{1,36} = 12.645$ $P < 0.01$	$F_{1,36} = 0.636$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.025$ $P > 0.05$	
盲肠去内容物重 Cecum weight without contents (g)	0.34 ± 0.05	0.36 ± 0.08	0.37 ± 0.05	0.40 ± 0.08	0.34 ± 0.02	0.44 ± 0.08	$F_{1,36} = 1.221$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 3.735$ $P > 0.05$	$F_{1,36} = 5.329$ $P > 0.05$	

数据以平均值 ± 标准误差表示;  $F$  值和  $P$  值分别表示方差分析结果及显著性差异。

Data are expressed as Mean ± SE and range;  $F$  value and  $P$  value represent variance analysis results and significant differences, respectively.

的适应 (Hagmayer et al. 2020)；面对低质量的食物，较高的静止代谢率有助于提高生存率 (Meghan et al. 2018)。在本研究的整个实验周期内，两个地区大绒鼠静止代谢率均波动不大，可能说明静止代谢率受短期高糖食物的影响不大。不同的是，香格里拉大绒鼠比剑川大绒鼠有较高的静止代谢率，这和其高海拔、冬季严寒的栖息地条件有关，较高的静止代谢率有助于动物在冬季维持基础产热，以应对低温胁迫。

瘦素在调节体重和能量平衡中发挥重要作用 (Pan et al. 2018, 朱万龙等 2016)。本研究中，大绒鼠的瘦素水平和体重呈正相关，支持瘦素作为一种脂类信号分子的假说 (Marta et al. 2016)。但剑川大绒鼠瘦素水平比香格里拉高，这和剑川地区大绒鼠较大的体重有关。下丘脑主要通过其两类神经肽调节能量稳态：阿片促黑色素原 (POMC) 和可卡因-安他非明转录调节肽 (CART) 两种神经肽具有很强的厌食效应，能减少食物摄入、降低体重；反之，刺鼠相关蛋白 (AgRP) 和神经肽 Y (NPY) 两种神经肽能促进摄食，诱导肥胖 (Cone et al. 2001, Varela et al. 2012)。在高脂饮食诱导肥胖的 C57BL/6J 小鼠中发现了神经肽 Y 表达量上调 (Fraulob et al. 2010)，但高果糖喂养却发现了神经肽 Y、阿片促黑色素原表达量减少 (Ruud et al. 2020)。说明除了种属差异，食物质量也可能影响下丘脑神经肽的表达。本研究中，高糖食物并未对大绒鼠下丘脑神经肽产生显著影响，这可能说明大绒鼠并未动用下丘脑神经肽来干预高糖食物摄入。仅神经肽 Y 表达量存在显著的地区差异，香格里拉大绒鼠具有较高水平的神经肽 Y 表达量，可能是其在整个实验过程中保持较高摄食量的原因之一。

综上所述，高糖饮食能显著增加大绒鼠的体重、瘦素水平，而神经肽 Y 表达量的差异可能是造成不同地区大绒鼠摄食量差异的原因之一。相对于剑川地区，香格里拉地区大绒鼠对食物质量变化更敏感，可塑性调节更好，对环

境的适应能力更强。这可能和其高海拔、气候变化明显、冬季寒冷胁迫严重的生存环境有关。总之，不同地区的大绒鼠表现出的生理指标和活动行为等生存策略的差异，是对栖息地生态因子长期适应性进化的结果。

## 参 考 文 献

- Arora S, Anubhuti. 2006. Role of neuropeptides in appetite regulation and obesity. *Neuropeptides*, 40(6): 375–401.
- Blancas-Velazquez A, la Fleur S E, Mendoza J. 2017. Effects of a free-choice high-fat high-sugar diet on brain PER2 and BMAL1 protein expression in mice. *Appetite*, 117(10): 263–269.
- Chapman C A, Wasserman M D, Gillespie T R, et al. 2006. Do food availability, parasitism, and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? *American Journal of Physical Anthropology*, 131(4): 525–534.
- Cone R D, Cowley M A, Butler A A, et al. 2001. The arcuate nucleus as a conduit for diverse signals relevant to energy homeostasis. *International Journal of Obesity*, 25(5): 63–67.
- Cui Z W, Wang Z, Zhang S, et al. 2020. Living near the limits: Effects of interannual variation in food availability on diet and reproduction in a temperate primate, the Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*). *American Journal of Primatology*, 82(1): e23080.
- Eshelman B D, Jenkins S H. 1989. Food selection by belding's ground squirrels in relation to plant nutritional features. *Journal of Mammalogy*, 70(4): 846–852.
- Fleur S E L, Rozen A J V, Luijendijk M C M, et al. 2010. A free-choice high-fat high-sugar diet induces changes in arcuate neuropeptide expression that support hyperphagia. *International Journal of Obesity*, 34(3): 537–546.
- Fraulob J C, Ogg-Diamantino R, Fernandes-Santos C, et al. 2010. A mouse model of metabolic syndrome: insulin resistance, fatty liver and Non-Alcoholic Fatty Pancreas Disease (NAFPD) in C57BL/6 mice fed a high fat diet. *Journal of Clinical Biochemistry & Nutrition*, 46(3): 212–223.
- Friedman J M. 2019. Leptin and the endocrine control of energy balance. *Nature Metabolism*, 1: 754–764.

- Guan Z H, Ma C Y, Fei H L, et al. 2018. Ecology and social system of northern gibbons living in cold seasonal forests. *Zoological Research*, 39(4): 255–265.
- Hagmayer A, Camenisch G, Canale C, et al. 2020. Limited mass-independent individual variation in resting metabolic rate in a wild population of snow voles (*Chionomys nivalis*). *Journal of Evolutionary Biology*, 33(5): 608–618.
- Hall K D, Heymsfield S B, Kemnitz J W, et al. 2012. Energy balance and its components: implications for body weight regulation. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 95(4): 989–994.
- Hanya G, Chapman C A. 2013. Linking feeding ecology and population abundance. *Ecological Research*, 28(2): 183–190.
- Hou D M, Ren X Y, Zhu W L, et al. 2020. Comparative study on phenotypic differences in *Eothenomys miletus* under food restriction and refeeding between Xianggelila and Jianchuan from Hengduan Mountain Regions. *Indian Journal of Animal Research*, 54(7): 835–840.
- Liu Q S, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 177(5): 509–518.
- Mai C L, Huang J, Liao Q, et al. 2019. Altitudinal variation in digestive tract length in *Feirana quadranus*. *Asian Herpetological Research*, 10(3): 183–189.
- Marta G, Rubén C, Francesc V. 2016. Adipokines and the endocrine role of adipose tissues. *Handbook of Experimental Pharmacology*, 233(2): 265–282.
- Meghan J C, Lisa A S, Charlotte R M, et al. 2018. Interacting effects of ambient temperature and food quality on the foraging ecology of small mammalian herbivores. *Journal of Thermal Biology*, 71(1): 83–90.
- Nolte D I, Provenza F D. 1992. Food preferences in lambs after exposure to flavors in solid foods. *Applied Animal Behavior Science*, 32(4): 337–347.
- Palanker M L, Fink J L, Narzinski K, et al. 2011. A high-sugar diet produces obesity and insulin resistance in wild-type *Drosophila*. *Disease Models & Mechanisms*, 4(6): 842–849.
- Pan W W, Myers M G J R. 2018. Leptin and the maintenance of elevated body weight. *Nature Reviews Neuroscience*, 19(2): 95–105.
- Pelley M A, Cullen M J, Baker M B, et al. 1995. Effects of the obese gene product on body weight regulation in ob/ob mice. *Science*, 269(5223): 540–543.
- Pinto B A S, Melo T M, Flister K F T et al. 2016. Early and sustained exposure to high-sucrose diet triggers hippocampal ER stress in young rats. *Metabolic Brain Disease*, 31(4): 1–11.
- Robinson M J F, Burghardt P R, Patterson C M, et al. 2015. Individual differences in cue-induced motivation and striatal systems in rats susceptible to diet-induced obesity. *Neuropsychopharmacology*, 40(9): 2113–2123.
- Ruud L E, Pereira M M A, Solis A J D, et al. 2020. NPY mediates the rapid feeding and glucose metabolism regulatory functions of AgRP neurons. *Nature Communications*, 11(1): 442–454.
- Slomp M, Belegri E, Blancas-Velazquez A S, et al. 2019. Stressing the importance of choice: Validity of a preclinical free-choice high-caloric diet paradigm to model behavioral, physiological and molecular adaptations during human diet-induced obesity and metabolic dysfunction. *Journal of Neuroendocrinology*, 31(5): 12718–12721.
- Song Z G, Wang D H. 2003. Metabolism and thermoregulation in the striped hamster *Cricetulus barabensis*. *Journal of Thermal Biology*, 28(6): 509–514.
- Sprenger R J, Kim A B, Dzal Y A, et al. 2019. Comparison of the CO<sub>2</sub> ventilatory response through development in three rodent species: effect of fossoriality. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 264(6): 19–27.
- Tang G B, Cui J G, Wang D H. 2009. Role of hypoleptinemia during cold adaptation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *American Journal of Physiology*, 297(2): 1293–1301.
- Ulrich-Lai Y M, Fulton S, Wilson M, et al. 2015. Stress exposure, food intake and emotional state. *Stress*, 18(4):381–399.
- Varela L, Horvath T L. 2012. Leptin and insulin pathways in POMC and AgRP neurons that modulate energy balance and glucose homeostasis. *EMBO Reports*, 13(12): 1079–1086.
- Veloso C, Bozinovic F. 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology*, 74(7): 2003–2010.
- Vézina F, Williams T D. 2003. Plasticity in body composition in

- breeding birds: what drives the metabolic costs of egg production? *Physiological & Biochemical Zoology*, 76(5): 716–730.
- Voltura M B, Wunder B A. 1998. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction on body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus chrogaster*. *Physiological Zoology*, 71(3): 321–328.
- Wald H S, Myers K P. 2015. Enhanced flavor-nutrient conditioning in obese rats on a high-fat, high-carbohydrate choice diet. *Physiology & Behavior*, 151(14): 102–110.
- Yang H D, Wang Q, Wang Z, et al. 2011. Food hoarding and associated neuronal activation in brain reward circuitry in *Mongolian gerbils*. *Physiology & Behavior*, 104(3): 429–436.
- Zhao Z J, Wang D H. 2009. Plasticity in the physiological energetics of *Mongolian gerbils* is associated with diet quality. *Physiological & Biochemical Zoology*, 82(5): 504–515.
- Zhu W L, Cai J H, Lian X, et al. 2010. Adaptive character of metabolism in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountains region during cold acclimation. *Journal of Thermal Biology*, 35(8): 417–421.
- Zhu W L, Cai J H, Xiao L, et al. 2011. Effects of photoperiod on energy intake, thermogenesis and body mass in *Eothenomys miletus* in Hengduan Mountain region. *Journal of Thermal Biology*, 36(7): 380–385.
- Zhu W L, Wang Z K. 2015. Seasonal changes in body mass, serum leptin levels and hypothalamic neuropeptide gene expression in male *Eothenomys olitor*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 184(1): 83–89.
- 陈文文, 钟杰, 刘三峡, 等. 2012. 不同森林类型中社鼠食性和消化道形态变化. *兽类学报*, 32(2): 168–174.
- 陈文文, 钟杰, 刘三峡, 等. 2014. 神农架地区 4 种啮齿类食性及脏器形态差异比较. *生态学报*, 34(13): 3620–3628.
- 龚正达, 吴厚永, 段兴德, 等. 2001. 云南横断山区小型兽类物种多样性与地理分布趋势. *生物多样性*, 9(1): 73–79.
- 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.
- 罗泽珣, 陈卫, 高武. 2000. 中国动物志: 兽纲 第六卷 啮齿目 下册 仓鼠科. 北京: 科学出版社, 89–95.
- 王德华, 杨明, 刘全生, 等. 2009. 小型哺乳动物生理生态学研究 与进化思想. *兽类学报*, 29(4): 343–351.
- 张海姬, 侯东敏, 梅丽, 等. 2018. 夏季横断山不同地区大绒鼠脏器和消化道形态的差异. *兽类学报*, 38(5): 499–503.
- 赵志军, 曹静, 王桂英, 等. 2009. 随机饥饿和重喂食对小鼠能量代谢和行为的影响. *兽类学报*, 29(3): 277–285.
- 郑绍华. 1993. 川黔地区第四纪啮齿动物化石. 北京: 科技出版社, 67–82.
- 朱万龙, 陈金龙, 王政昆. 2016. 高山姬鼠下丘脑神经肽表达量的季节性变化. *动物学杂志*, 51(5): 817–825.