

中缅树鼩 *UCP2* cDNA 核心片段的序列分析

余婷婷 张 麟 高文荣 黄春梅 杨盛昌 朱万龙 王政昆*

云南师范大学生命科学学院 昆明 650500

摘要: 解偶联蛋白 2 (UCP2) 是近年新发现的一种解偶联蛋白, 具有多种生物学活性, 相关研究表明, UCP2 可以抑制某些细胞 (如免疫细胞等) 线粒体活性氧的过量生成。本研究通过设计简并引物进行 RT-PCR 从中缅树鼩 (*Tupaia belangeri*) 肝中获得 *UCP2* 基因 cDNA 核心序列。该片段长 745 bp, 推测氨基酸序列为 248 个氨基酸。结构功能分析发现, 此段氨基酸序列具有 2 个线粒体内膜载体蛋白特征结构、5 个跨膜 α -螺旋结构域、1 个嘌呤结合区域 (PNBD) 以及 3 个解耦联蛋白质的特征序列。中缅树鼩 *UCP2* 氨基酸序列与普氏野马 (*Equus caballus*)、小家鼠 (*Mus musculus*)、家犬 (*Canis lupus familiaris*)、人 (*Homo sapiens*)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、豚鼠 (*Cavia porcellus*)、苏门达腊猩猩 (*Pongo abelii*)、加卡利安鼠 (*Phodopus sungorus*) 和马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) *UCP2* 进行比较, 氨基酸同源性均在 90% 以上。同时, 本研究通过 MEGA5 构建系统树, 对 *UCP2* 分子进化特征进行了一定的探讨。

关键词: 中缅树鼩; 解偶联蛋白 2; 序列分析; 分子进化

中图分类号: Q754 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2013) 03-480-07

Analysis of the Partial cDNA Sequence of *UCP2* Gene in *Tupaia belangeri*

YU Ting-Ting ZHANG Lin GAO Wen-Rong HUANG Chun-Mei

YANG Sheng-Chang ZHU Wan-Long WANG Zheng-Kun*

School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China

Abstract: Uncoupling protein 2 (UCP2) is a recently discovered uncoupling protein, which possesses various biological activities. For example, UCP2 has the ability to inhibit the excessive generation of mitochondrial reactive oxygen species in certain cells, such as immune cells. In our research, we designed primers for RT-PCR, and obtained the core sequence in the cDNA of *UCP2* from *Tupaia belangeri*. This core sequence was 750 bp, encoding 248 amino acids. After structure-function analysis, we found that the fragment composed of these amino acids possessed two mitochondrial carrier protein motifs, five potential transmembrane α -helix domains, one purine-nucleotide binding domain (PNBD) and three UCP-specific sequences. When comparing the amino acid sequence of *UCP2* from *T. belangeri* with that from *Equus caballus*, *Mus musculus*, *Canis lupus familiaris*, *Homo sapiens*, *Rattus norvegicus*, *Cavia porcellus*, *Pongo abelii*, *Phodopus sungorus*, or *Rhinolophus ferrumequinum*, we founded that it shared over 90% identity with others. At the same time, we built the phylogenetic tree of *UCP2* through MEGA5 to explore its characteristics of molecular evolution.

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31071925, 31260097), 云南省教育厅科研基金重大专项项目 (No. ZD2009007), 云南省应用基础研究面上项目 (No. 2011FZ082);

* 通讯作者, E-mail: wz_k_930@yahoo.com.cn;

第一作者介绍 余婷婷, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生理生态学; E-mail: ytt8904@163.com。

收稿日期: 2012-10-07, 修回日期: 2013-01-11

Key words: *Tupaia belangeri*; Uncoupling protein 2; Sequence analysis; Phylogenetic analysis

解偶联蛋白(uncoupling proteins, UCPs)家族位于线粒体内膜上,是线粒体阴离子转运体超家族中的一个亚家族,在调节能量分配中发挥着重要作用。UCPs 作为质子运载体,可将呼吸链与 ATP 产生过程解偶联,使跨线粒体内膜的质子电化学梯度消失,形成质子漏(Hughes et al. 2009),由呼吸链驱动的质子泵出和质子回漏的无效循环通路,使能量以热的形式释放(宋志刚等 2001)。UCPs 的存在提供了动物在冷环境中的适应性产热和食物诱导产热所需要的能量,由此可见,UCPs 在产热调节中起到关键作用(Lentes et al. 1999, Cannon et al. 2004)。

在哺乳动物中,已发现 UCP1、UCP2、UCP3、UCP4 和 UCP5 这 5 个 UCPs 成员。20 世纪 70 年代,由 David Nicholls 等发现的 UCP1 是最早发现的解偶联蛋白家族成员,在褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)中特异表达(Nicholls et al. 1999)。解偶联蛋白 2(UCP2)是 1997 年 Fleury 等发现并克隆的解偶联蛋白,广泛分布于各种动物组织中(Fleury et al. 1997)。UCP3 是骨骼肌线粒体内膜的重要转运蛋白,在骨骼肌中具有高效、专一性表达的特点(Ricquier et al. 2000)。但除骨骼肌外,UCP3 在脂肪及心肌中也有表达。UCP4 和 UCP5 主要在脑和神经组织中表达。UCP1、UCP2、UCP3 是决定哺乳动物线粒体解偶联过程的主要蛋白质,在哺乳动物产热和能量代谢调节中具有重要的作用。UCP4 和 UCP5 对脂肪代谢、活性氧自由基(reactive oxygen species, ROS)产生和维持能量平衡具有重要的调控作用(Sánchez-Blanco et al. 2006, Guevara et al. 2009)。对 UCPs 的研究有助于揭示动物的分布情况及对能量的利用问题,阐明动物的生存机制和进化对策,也可为肥胖症、糖尿病的治疗提供依据。

在这 5 种解偶联蛋白中,UCP2 在组织中的分布最广,如白色脂肪组织(white adipose

tissue, WAT)、BAT、肌肉、心、肺、肝、肾和淋巴细胞等均有表达(Simoneau et al. 1999)。UCP2 与 UCP1 和 UCP3 分别有 59% 和 73% 的序列同源性,其基因定位于人(*Homo sapiens*)的第 11 号染色体(11q13),小鼠(*Mus musculus*)的第 7 号染色体上(贾晓丽 2011)。人的 *UCP2* 基因包含 8 个外显子和 7 个内含子,全长 8.7 kb,编码 308 个氨基酸(丁晓东等 2002)。UCP2 蛋白包括 3 个相似的结构域,每个结构域约含 100 个氨基酸,分别形成两条横跨线粒体内膜的双分子层疏水 α -螺旋结构,由一个 N 末端和 C 末端具有胞液定向的基质环相连(崔郁敏等 2006)。

中缅树鼩(*Tupaia belangeri*)属于攀鼩目(Scandentia)树鼩科(Tupaiidae),是东南亚树鼩中分布最北的一个种,主要分布于东南亚、印度、锡金、尼泊尔、缅甸,我国广西南部及海南岛等。树鼩与灵长类动物进化关系较近,因此逐渐成为生物医学中重要的实验动物。例如,树鼩现已广泛用于研究肝炎(Bremer et al. 2011),尤其是研究丙肝病毒的感染机制(Tong et al. 2011)。目前,对 UCP 的研究主要集中在人和鼠上,本研究首次从中缅树鼩肝成功获得了 *UCP2* 基因 cDNA 核心序列,这将为脊椎动物 *UCP2* 基因结构与功能研究提供新信息。

1 材料与方法

1.1 实验动物 中缅树鼩捕自昆明禄劝县屏山镇灌丛中,北纬 25°26′~26°22′,东经 102°13′~102°57′,海拔 1 679 m。禄劝县位于滇中高原北部,地质地貌复杂,地表起伏较大,气候属于典型的北亚热带气候。年平均温度为 15.6℃,最热月(7 月)平均气温 19.8℃,最冷月(1 月)平均气温为 7.8℃(王政昆等 1994);气温垂直变化明显,年温差较小,但日温差较大。

1.2 方法

1.2.1 中缅树鼩总 RNA 提取和第一链 cDNA

的合成 6 只中缅树鼩麻醉后断颈处死,分离肝。总 RNA 的提取与纯化按照 RNApure 高纯总 RNA 快速抽提试剂盒 (BioTeke Co.) 进行。第一链 cDNA 的合成以肝总 RNA 为模板,oligo (dT) 18 为反转录引物,按照 M-MLV Frist Strand Kit 试剂盒 (Invitrogen Co.) 推荐方法进行。

1.2.2 中缅树鼩 *UCP2* 基因 cDNA 核心序列的扩增 根据人 (登录号: NM003355.2)、小鼠 (登录号: NM 011671.4) 等已知脊椎动物 *UCP2* 基因氨基酸序列保守区域设计 1 对简并引物 (UCP201F: 5'-TCACCTTCCACTGGA CACCGCACAAGAGT-3'; UCP202R: 5'-ATAG GTGACAAACATACACCTACAGTTCCA-3')。以上述第一链 cDNA 为模板进行 PCR,扩增条件为:94℃ 预变性 5 min;94℃ 变性 1 min,53 ~ 58℃ 退火 1 min,72℃ 延伸 1.5 min,共 32 个循环;72℃ 延伸 10 min。扩增体系为:1 μl DNA 模板 (10 ng/μl),5 μl 10 × PCR Buffer,2 μl MgCl₂ (25 mmol/L),1 μl dNTP Mixture (10 mmol/L,pH 8.0),1 μl 上游引物 (10 pmol/μl),1 μl 下游引物 (10 pmol/μl),0.5 μl *Taq* 酶 (4 U/μl),38.5 μl ddH₂O。RT-PCR 扩增产物送昆明硕阳科技有限公司进行正反向测序。

1.2.3 生物信息学分析 用 ORF 软件 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gorf/>) 对序列进行在线分析,推导编码蛋白的氨基酸序列,并对此氨基酸序列进行结构功能分析。采用 vector NTI suite 11.0 软件,将测序后获得的中缅树鼩 *UCP2* cDNA 序列与 GenBank 数据库中已公布的脊椎动物的 *UCP2* cDNA 序列进行同源性比对。用 ClustalX1.81 软件进行 *UCP2* cDNA 序列的对位排列,再经过 MEGA5 软件以 NJ 法运算 1 000 次建立 *UCP2* 系统进化树。

2 结果与分析

2.1 中缅树鼩肝总 RNA 提取 根据 Biotek 公司的 Total RNA Isolation Kit 试剂盒说明书提取中缅树鼩肝总 RNA,并以 0.8% 琼脂糖凝胶电泳检测 (图 1A),所提 RNA 按照 M-MLV Frist

Strand Kit 试剂盒 (Invitrogen Co.) 推荐方法建立 cDNA 文库,电泳检测显示 250 ~ 2 000 bp 位置有连续弥散状,可作为模板用于后续实验。

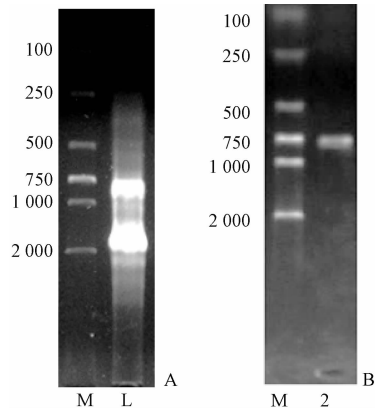


图 1 中缅树鼩肝总 RNA (A) 和 *UCP2* RT-PCR 产物 (B) 电泳图

Fig.1 Electrophoretogram of liver total RNA (A) and *UCP2* RT-PCR products (B) in *Tupaia belangeri*

M. BM 2000 DNA 分子量标准; L. 肝; 2. *UCP2* RT-PCR 产物。
M. BM 2000 DNA marker; L. Liver; 2. *UCP2* RT-PCR products.

2.2 *UCP2* RT-PCR 产物的测序及分析 RT-PCR 所得产物为长 745 bp 的中缅树鼩肝 *UCP2* cDNA 核心片段 (图 1B),推测其氨基酸序列为 248 个氨基酸。经结构功能分析发现,此段氨基酸序列具有 5 个跨膜 α-螺旋结构域,1 个嘌呤结合区域 (purine-nucleotide binding domain, PNBD),且 II、IV 跨膜 α-螺旋结构域中及 III、IV 跨膜 α-螺旋结构域间均存在解偶联蛋白的特征序列,进一步分析发现,此段氨基酸序列具有线粒体内膜载体蛋白 3 个特征结构中的 2 个,特征结构 PTDVVKVRF 和 PVDVVKTRY 分别位于中缅树鼩 *UCP2* cDNA 核心序列第 92 位氨基酸到第 100 位氨基酸、第 190 位氨基酸到第 198 位氨基酸 (图 2)。

2.3 *UCP2* 氨基酸序列的同源性分析 中缅树鼩 *UCP2* 与多种哺乳动物 *UCP2* 的氨基酸序列比较 (图 3),由此可见,中缅树鼩 *UCP2* 与多种哺乳动物 *UCP2* 氨基酸序列的同源性高达 90% 以上 (表 1)。

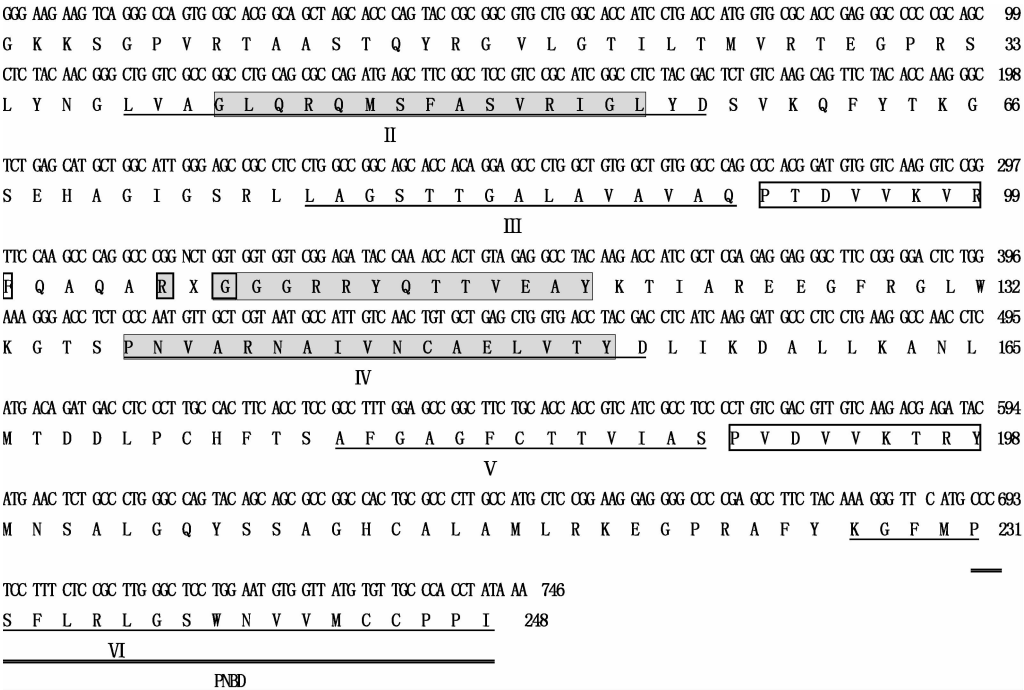


图 2 中緬树鼯 *UCP2* 基因 cDNA 部分序列及其推导的氨基酸序列

Fig. 2 The partial nucleotide sequence of *UCP2* cDNA and putative amino acid sequence in *Tupaia belangeri*

方框表示线粒体内膜载体蛋白特征结构域; II ~ VI. 5 个跨膜 α-螺旋结构域; 双下划线表示嘌呤结合区域(PNBD); 阴影部分表示解偶联蛋白的特征序列; 阴影框表示脊椎动物 *UCP2* 区别于 *UCP1* 的最重要结构特征。

The two mitochondrial carrier protein motifs are boxed. The five potential transmembrane α-helix domains are single-underlined and labeled by II ~ VI. The purine-nucleotide binding domain (PNBD) is double-underlined. The UCP-specific sequences are darkened. The box of darkened areas of amino acid sequence are the most important differences between *UCP2* and *UCP1* in vertebrates.

表 1 中緬树鼯与其他哺乳动物 *UCP2* 氨基酸序列同源性比较结果

Table 1 The result of alignment of the deduced amino acid sequences of *UCP2* from *Tupaia belangeri* with the sequences of other mammals

哺乳动物 Mammals	登录号 Accession	氨基酸同源性(%) Identity
普氏野马 <i>Equus caballus</i>	XP_001498530.1	95.88
小家鼠 <i>Mus musculus</i>	BAA32532.1	95.88
家犬 <i>Canis lupus familiaris</i>	BAK55679.1	95.06
人 <i>Homo sapiens</i>	NP_003346.2	94.65
褐家鼠 <i>Rattus norvegicus</i>	BAA28832.1	94.65
豚鼠 <i>Cavia porcellus</i>	XP_003463493.1	94.24
苏门达腊猩猩 <i>Pongo abelii</i>	NP_001126811.1	94.24
加卡利安鼠 <i>Phodopus sungorus</i>	AAG33984.1	93.82
马铁菊头蝠 <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	ACL36297.1	93.82

2.4 *UCP2* 基因系统进化树的构建 将中緬树鼯 (登录号: NM003355.2)、猕猴 (*Macaca mulatta*, 登录号: NM001133339.1)、人 (登录号: NM001195393.1)、牛 (*Bos taurus*, 登录号:



图 3 中緬樹鼯与其他哺乳动物 UCP2 氨基酸序列同源性比较

Fig. 3 Alignment of the deduced amino acid sequences of UCP2 from *Tupaia belangeri* with the sequences of other mammals

* 表示相同氨基酸;黑背景表示 100% 同源性;灰背景表示 80% 同源性;无背景表示变异位点。01. 中緬樹鼯; 02. 普氏野馬; 03. 家犬; 04. 豚鼠; 05. 小家鼠; 06. 人; 07. 马铁菊头蝠; 08. 苏门达腊猩猩; 09. 加卡利安鼠; 10. 褐家鼠。

* indicated acid residues identical among all the sequences. The black shadow represents 100% identity. The gray shadow represents 80% identity. Without the shadow represents variable sites. 01. *Tupaia belangeri*; 02. *Equus caballus*; 03. *Canis lupus familiaris*; 04. *Cavia porcellus*; 05. *Mus musculus*; 06. *Homo sapiens*; 07. *Rhinolophus ferrumequinum*; 08. *Pongo abelii*; 09. *Phodopus sungorus*; 10. *Rattus norvegicus*.

NM001033611.1)、山羊 (*Capra hircus*, 登录号: JN986832.1)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*, 登录号: NM019354.2)、小家鼠 (*Mus musculus*, 登录号: NM011671.4)、鲇鱼 (*Denio rerio*, 登录号: NM131176.1)、非洲爪蟾 (*Xenopus tropicalis*, 登录号: BC063352.1) UCP2 基因建立系统进化树发现,中緬樹鼯 UCP2 与灵长类、啮齿类动物聚为一支(图4)。

3 讨论

解偶联蛋白基因与人类多种疾病相关,如糖尿病、肝病、神经系统疾病等(贾晓丽 2011),且在生物体内广泛表达,其研究的重要性日益

凸显。在解偶联蛋白基因的系统进化分析研究中,Jastroch 等(2004)对有袋类的解偶联蛋白基因的研究,以及 Sokolova 等(2005)对无脊椎动物线粒体解偶联蛋白基因的研究结果均表明,UCP4 是解偶联蛋白基因的早期形式,与 UCP1、UCP2 和 UCP3 处于不同进化枝。UCP3 在基因序列中,与 UCP2 毗邻,与 UCP1 相距较远(Boss et al. 1997)。UCP2 和 UCP3 的核苷酸序列的相似性暗示 UCP2 和 UCP3 基因的形成可能与细胞减数分裂过程中由删除、复制或基因转换等不等交换产生的某些等位基因相关。

UCP2 作为解偶联蛋白家族的一员,介导线粒体质子泄露,将质子驱动中的能量以热量

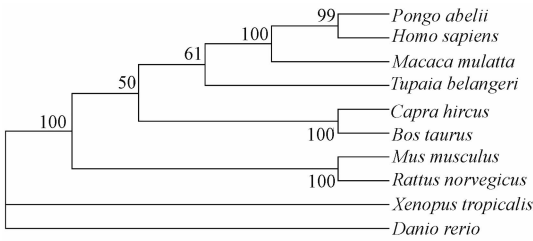


图 4 *UCP2* 基因系统进化树

Fig. 4 Phylogenetic tree of *UCP2* gene

ClustalX1. 81 软件进行序列对齐排列,MEGA5 软件中的 NJ 法建树,枝上数值表示 1 000 次重复抽样的支持率。Phylogenetic tree of *UCP2* gene obtained using MEGA5 software by NJ method. The value at the nodes presents the bootstrap value using 1 000 bootstrap replications.

Pongo abelii. 苏门达腊猩猩; *Homo sapiens*. 人; *Macaca mulatta*. 猕猴; *Tupaia belangeri*. 中缅树鼩; *Capra hircus*. 山羊; *Bos taurus*. 牛; *Mus musculus*. 小家鼠; *Rattus norvegicus*. 褐家鼠; *Xenopus tropicalis*. 非洲爪蟾; *Danio rerio*. 鲑鱼。

的形式释放,参与脂质代谢的调节(Klingenberg et al. 2001, Liang et al. 2003)。由于其作用机理相对简单,在进化过程中面对的选择压力较小,通过 *UCP2* 基因构建系统进化树研究亲缘关系较近物种的分子进化关系更加合理可靠(于燕等 2008)。目前,对 *UCP2* 分子进化关系的研究主要集中在鱼类、哺乳类,如大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)(于燕等 2008)、马铁菊头蝠(左学国等 2009)。本研究中,中缅树鼩 *UCP2* 基因的系统构建树先与灵长类聚为一支,再与啮齿类动物聚为一支。这与张逊(2005)对中缅树鼩 *UCP1* 基因构建的系统树的研究结果一致。但也与某些学者的研究结果有差异。Adkins 等(1991)根据线粒体细胞色素氧化酶 II 型亚单位基因(cytochromeoxidase II, *CO II*)分析,认为灵长类、树鼩和皮翼目应来源于同一祖先,从形态学数据比较来看,树鼩与灵长类的关系没有比与皮翼目更近。Pupko 等(2002)基于一些线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA)的研究表明,树鼩与兔形目亲缘关系较近,然后才是皮翼目、灵长目。这种差异的原因可能是有机体系统发育时,其基因组的起源是相当复杂的,每个基因都有自己的进化

方式,当一个特定的基因用于系统发育分析时,该基因的进化历史并不一定与另一个基因的进化历史相吻合(芒特 2003)。

中缅树鼩的个体产热能力与分子水平 *UCPs* 含量紧密相关,即与 *UCPs* 的质子漏能力密切相关(王政昆等 1994)。Klingenberg 等(2001)对 *UCP2* 的研究也表明,其在脂质代谢和产热调节中也具有重要的调节作用。本研究中,中缅树鼩氨基酸同源性分析结果表明, *UCP2* 基因编码区在哺乳动物中均具有较高保守性,揭示了 *UCP2* 在脊椎动物中扮演着重要的生理角色,其可能在产热和能量代谢调节中具有重要的作用。

参 考 文 献

- Adkins R M, Honeycutt R L. 1991. Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 88 (22): 10317 - 10321.
- Boss O, Samec S, Paoloni-Giacobino A, et al. 1997. Uncoupling protein-3: a new member of the mitochondrial carrier family with tissue-specific expression. *FEBS Letters*, 408 (1): 39 - 42.
- Bremer C M, Sominskaya I, Skrastina D, et al. 2011. N-terminal myristoylation-dependent masking of neutralizing epitopes in the preS1 attachment site of hepatitis B virus. *Journal of Hepatology*, 55 (1): 29 - 37.
- Cannon B, Nedergaard J. 2004. Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiological Reviews*, 84 (1): 277 - 359.
- Fleury C, Neverova M, Collins S, et al. 1997. Uncoupling protein-2: a novel gene linked to obesity and hyperinsulinemia. *Nature Genetics*, 15 (3): 269 - 272.
- Guevara R, Santandreu F M, Valle A, et al. 2009. Sex-dependent differences in aged rat brain mitochondrial function and oxidative stress. *Free Radical Biology and Medicine*, 46 (2): 169 - 175.
- Hughes D, Jastroch M, Stoneking M, et al. 2009. Molecular evolution of *UCP1* and the evolutionary history of mammalian non-shivering thermogenesis. *BMC Evolutionary Biology*, 9 (1): 4.
- Jastroch M, Withers K, Klingenspor M. 2004. Uncoupling protein 2 and 3 in marsupials: identification, phylogeny, and gene expression in response to cold and fasting in *Antechinus flavipes*. *Physiological Genomics*, 17 (2): 130 - 139.

- Klingenberg M, Echay K S. 2001. Uncoupling proteins: the issues from a biochemist point of view. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA): Bioenergetics*, 1504 (1): 128 – 143.
- Lentes K U, Tu N, Chen H, et al. 1999. Genomic organization and mutational analysis of the human UCP2 gene, a prime candidate gene for human obesity. *Journal of Receptors and Signal Transduction*, 19(1/4): 229 – 244.
- Liang X F, Lin X T, Huang F, et al. 2003. The liver uncoupling protein 2 gene of the red sea bream (*Pagrus major*) with reference to its physiological function. *Acta Zoologica Sinica*, 49(1): 110 – 117.
- Nicholls D G, Rial E. 1999. A history of the first uncoupling protein, UCP1. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*, 31(5): 399 – 406.
- Pupko T, Huchon D, Cao Y, et al. 2002. Combining multiple datasets in a likelihood analysis: which models are best? *Molecular Biology and Evolution*, 19(12): 2294 – 2307.
- Ricquier D, Bouillaud F. 2000. The uncoupling protein homologues: UCP1, UCP2, UCP3, StUCP and AtUCP. *Biochemical Journal*, 345(2): 161 – 179.
- Sánchez-Blanco A, Fridell Y W C, Helfand S L. 2006. Involvement of *Drosophila* uncoupling protein 5 in metabolism and aging. *Genetics*, 172(3): 1699 – 1710.
- Simoneau J A, Kelley D E, Warden C. 1999. Obesity and increased contractile activity influence the protein content of UCP2 in human skeletal muscle. *International Journal of Obesity*, 23(6): S68 – 71.
- Sokolova I M, Sokolov E P. 2005. Evolution of mitochondrial uncoupling proteins: novel invertebrate UCP homologues suggest early evolutionary divergence of the UCP family. *FEBS Letters*, 579(2): 313 – 317.
- Tong Y M, Zhu Y Z, Xia X S, et al. 2011. *Tupaia* CD81, SR-BI, Claudin-1, and occludin support hepatitis C virus infection. *Journal of Virology*, 85(6): 2793 – 2802.
- 崔郁敏, 李贵生, 廖婉琴, 等. 2006. 斑鳢肝脏解偶联蛋白 2 cDNA 核心片断的克隆及分析. *生态科学*, 25(2): 151 – 154.
- 丁晓东, 范建高. 2002. 肥胖的候选基因-UCP2 的研究进展. *国外医学: 生理、病理科学与临床分册*, 22(4): 415 – 418.
- 贾晓丽. 2011. UCP2 的研究进展. *赤峰学院学报: 自然科学版*, 27(7): 39 – 41.
- 芒特·钟扬, 王莉, 张亮, 等译. 2003. 生物信息学. 北京: 高等教育出版社.
- 宋志刚, 王德华. 2001. 质子漏及其在基础代谢中的作用. *生物化学与生物物理进展*, 28(4): 474 – 477.
- 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬, 等. 1994. 中缅树鼩静止代谢率的研究. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 30(3): 408 – 414.
- 于燕, 梁旭方, 李诗盈, 等. 2008. 大口黑鲈脂代谢相关基因 NPY、UCP2、LPL、HL 克隆与分子进化分析. *水生生物学报*, 32(6): 900 – 907.
- 张逊. 2005. 中缅树鼩 UCPs 组织分布及系统学研究. 昆明: 云南师范大学硕士学位论文, 46.
- 左学国, 何灵江, 张俊鹏, 等. 2009. 三种蝙蝠线粒体解偶联蛋白 2 (UCP2) 基因的克隆和进化分析. *华东师范大学学报: 自然科学版*, (6): 38 – 46.