

Oriental Endemic Species—Progress and Prospect of Studies on Physiological Ecology in Tree Shrews, *Tupaia belangeri*

Wenrong Gao^{1,2*}, Wanlong Zhu^{2#}

¹School of Energy and Environmental Science, Yunnan Normal University, Kunming

²Key Laboratory of Ecological Adaptive Evolution and Conservation on Animals-Plants in Southwest Mountain

Ecosystem of Yunnan Province Higher Institutes College, School of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming

Email: gaowenrong2012@163.com, ZWL_8307@163.com

Received: Aug. 27th, 2014; revised: Sep. 15th, 2014; accepted: Oct. 3rd, 2014

Copyright © 2014 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Tree shrew (*Tupaia belangeri*) is a small mammal in Oriental endemic with special evolution status, and it has been widely used in biomedicine as experimental animal. In this paper, we used *T. belangeri* as the research object, thermogenesis and energy metabolism were measured in system of *T. belangeri* from individual, organization and molecular levels. The following results were obtained: for the first time to support the “island origin” hypothesis that *T. belangeri* diffused from south to north from the physiological ecology angle, and temperature is the major factor which limited *T. belangeri* continued northward diffusion; thermal characteristics and energy metabolism in *T. belangeri* with seasonal and diurnal variation; temperature and photoperiod had significant effects on its thermal characteristics and energy metabolism. Research results provide a theoretical basis of physiological ecological adaptation model and countermeasures for Oriental small mammals.

Keywords

Oriental Realm, *Tupaia belangeri*, Thermal Characteristics, Energy Metabolism

东洋界特有种——中缅树鼯生理生态学研究进展及其展望

高文荣^{1,2*}, 朱万龙^{2#}

*第一作者。

#通讯作者。

¹云南师范大学能源与环境科学学院, 昆明

²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, 昆明

Email: gaowenrong2012@163.com, ZWL_8307@163.com

收稿日期: 2014年8月27日; 修回日期: 2014年9月15日; 录用日期: 2014年10月3日

摘要

中缅树鼩为东洋界特有的小型哺乳动物, 具有特殊的进化地位, 在生物医学上被广泛采用为实验动物。本论文以中缅树鼩(*Tupaia belangeri*)为研究对象, 从个体、组织及分子水平对中缅树鼩的产热特征及能量代谢进行了系统的研究。得到以下成果: 首次从生理生态学角度支持了树鼩由南向北扩散的“岛屿起源”假说, 温度是限制中缅树鼩继续向北扩散的主要因素; 中缅树鼩的产热特征及能量代谢具有季节性和日节律变化, 温度和光周期对产热特征及能量代谢具有显著影响。研究成果为东洋界小型哺乳动物的生理生态适应模式与对策提供了理论依据。

关键词

东洋界, 中缅树鼩, 产热特征, 能量代谢

1. 引言

动物的能量平衡和调节机制是生理生态学的一个重要问题。自然环境中食物的质量和数量、环境温度、光周期等因素的季节行变化对动物的生存、繁殖和能量代谢等各方面都有重要影响[1] [2]。20世纪80年代对褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)的研究促进了对体重调节机制的理解, Trier 提出了食物诱导产热的概念[3]。肥胖基因及其产物瘦素的研究, 将体重调节机制的研究有推向了一个新的进展[4]。Speakman 等[5]人提出了热散失限制理论, 认为热量散失是能量稳态的主要限制因素。解偶联蛋白 1 (uncoupling protein1, UCP1)是分布于线粒体内膜上的一种阴离子载体蛋白及产热蛋白[6], 分子量为约 32 KD, UCP1 在产热调节中起关键作用[7]。瘦素主要是由白色脂肪细胞分泌的、肥胖基因编码的、分子量为 16 KD 的蛋白类激素, 在动物体重调节、发育于生殖、免疫等方面有重要作用[4]。

中缅树鼩(*Tupaia belangeri*) 属于攀鼩目(Scandentia)树鼩科(Tupauidae), 是一类分布于南亚和东南亚、东洋界特有的小型哺乳动物, 其主要分布与云南、广西、贵州、四川及海南岛等地, 并且我国的云南、四川西南部和贵州很可能是树鼩分布的北限[8]。树鼩由于具有特殊的进化地位, 因此在生物医学上被广泛采用为实验动物。

2. 主要研究成果

本研究组自 1990 年以来, 一直进行中缅树鼩的生理生态学研究, 已经在中缅树鼩产热特征能量代谢各方面取得一系列研究成果:

2.1. 季节变化

限制能量消耗有三种假说, 第一种是“中央限制”假说: 限制能量消耗主要是中央能量消耗结构, 当肠道的容纳和吸收能力最大时, 动物的能量摄入受到限制; 第二种是“外周限制”假说: 当外周器官

比如肌肉、褐色脂肪组织、乳腺等功能达到最大时，摄入能量后无法再利用，因此而受到限制；第三种假说是“热散失限制”假说：认为当热量散失达到最大时，为了防止身体过热，能量摄入受到限制[5] [9]。

动物获得能量的多少决定了动物生长、繁殖和脂肪储存的能量，但是动物获得能量的速率和效率受到环境的限制，两个重要的环境因子是食物的供应和气候条件可能对动物能量收支的结构有直接的影响，因此，可以预测栖息地和季节的变化可能对野外的能量收支有重要的影响[10]。动物对外部条件的变化做出回应的一种方式就是改变它们的消化特性，消化效率的可塑性被认为是对外部或是内部条件改变做出的最重要的生理适应[11]，消化道作为能量摄入和能量分配之间的功能纽带，在生物进化过程中经历了许多选择压力[11] [12]。消化道的形态学和生理学等可以决定动物对营养物质和能量摄入的吸收效率以及吸收速率[13]。

从细胞、组织、器官以及整体等不同层次水平，整合分析了东洋界特有种中缅树鼩在季节环境中的产热能力、能量代谢以及消化道研究发现：中缅树鼩在冬季来临时，靠增加体重、增加 BMR 和 NST、增加能量摄入、消化能和可代谢能来对冬季环境变化做出回应，其代谢率和能量收支存在季节可塑性，并通过调节消化道长度和重量来满足能量需求的增加[14]；同时，BAT 总蛋白含量、线粒体蛋白含量以及细胞色素 C 氧化酶、 α -磷酸甘油氧化酶活性，冬季也显著高于夏季，但增加的比例较温带物种低；而肝脏细胞总蛋白含量、线粒体蛋白含量以及细胞色素 C 氧化酶、 α -磷酸甘油氧化酶活性以及线粒体呼吸状态 3、状态 4 等，冬夏季节均无显著差异，因此，中缅树鼩产热能力介于热带和温带类群之间，显示出向温带类型过渡的趋势[15]。

中缅树鼩的体重变化特征显著与北方高纬度地区小型啮齿动物不同，冬季体重显著高于夏季，很可能与中缅树鼩特殊分布区相关，中缅树鼩分布于与中南半岛相邻近的热带亚热带及其高原地区，与高纬度地区相比，冬季受低温胁迫要弱，即便是在冬季，食物资源仍然比较高纬度地区充足，因此，可以通过增加食物摄取来增加能量消耗，这可能是导致冬季体重高于夏季的原因之一，中缅树鼩冬季体重增加也可能导致体表面积相对减少，从而降低热丧失，有利于降低能量消耗，这一结果与热散失假说[16]预计的结果相一致。中缅树鼩是热带亚热带种类，冷耐受能力相对较差，为了保持体温的恒定，中缅树鼩通过增加 BMR 来增加产热，从而能在气温较热带低的云南高原存活。中缅树鼩消化道长度和重量发生了变化，冬季较夏季增加，特别是小肠变化较大，这一结果与中央限制假说相一致，冬季摄入量的增加使得消化道增加容纳量，而夏季摄入量减少使得消化道容纳量增加受到限制[17]。

2.2. 日节律变化

体温的日节律变化来源于两个方面，产热和散热，热的产生又来源于肌肉活动和非颤抖性生热作用[18] [19]。经常讨论的一个因素就是活动性，在日节律中活动性的变化与体温节律有联系[20] [21]，例如，金色仓鼠(*Mesocricetus auratus*)体温的变化有 70% 来源于活动性的变化[22]。许多学者也研究发现动物体温和活动性的关系，发现活动性影响体温[23]，例如，中缅树鼩的体温下午较高，清晨较低，表现出明显的日节律变化，且变化趋势与代谢率变化不同步，说明中缅树鼩体温的日节律变化可能与其下午活动性较高，而晚上和清晨活动性减少有关[24]。中缅树鼩的 BMR 和 NST 也表现出日节律变化，它们的变化趋势与热中性区以下的代谢率变化趋势是同步的，在环境温度较低时代谢率较大，环境温度高时代谢率较小，说明中缅树鼩 BMR 和 NST 的日节律变化与环境温度的日节律变化有光[24]。

2.3. 光照和温度对中缅树鼩能量代谢的影响

低温短光诱导中缅树鼩体重增加、体温降低、产热能力增强，静止代谢率增加的速率和比例高于非颤抖性产热，低温短光照刺激肝脏线粒体蛋白质量、线粒体氧化能力和细胞色素 C 氧化酶活性显著增加[25]；短光照也刺激褐色脂肪组织总蛋白和线粒体蛋白量、线粒体状态 4 呼吸、细胞色素 C 氧化酶、 α -

磷酸甘油氧化酶及 T_4 5'-脱碘酶活性显著提高[26]。低温和短光照促使血清 T_3 浓度增加、 T_4 浓度不变。中缅树鼩在低温短光照下体重增加, 高温长光照下体重降低, 与体重的季节性变化一致[27]-[29]。短光照刺激中缅树鼩基础代谢率显著增加, 与如欧鼠平[30]、地中海田鼠[31]等研究结果一致。

2.4. 冷暴露对褐色脂肪组织解偶联蛋白 1、血清瘦素含量的影响

本课题组自备抗血清采用酶联免疫法测定了中缅树鼩在 $(5 \pm 1)^\circ\text{C}$ 冷暴露 0 d、7 d、14 d、21 d、28 d 时, 褐色脂肪组织(BAT)中解偶联蛋白 1 (UCP1)的含量。结果表明, 随着冷暴露时间的延长, 中缅树鼩的体重、褐色脂肪组织重量均表现出了增加的趋势, BAT 线粒体总蛋白和 UCP1 的含量也呈增加的趋势, 其中 UCP1 的含量在 28 d 时达到极显著水平, 比对照组增加了 55.9%。说明冷暴露能够诱导中缅树鼩 UCP1 表达增加, 从而使其适应性产热增加[32]。

中缅树鼩的血清瘦素水平随着低温短光照时间的延长而显著降低, 与体重呈显著负相关, 其体重的调节方式与典型的北方小型兽类显著不同, 表现出了一定的特异性, 可能存在着瘦素抵抗的体重调节模式; 胰岛素水平与瘦素水平呈显著的正相关, 说明在中缅树鼩中, 胰岛素能够正向的调节和刺激瘦素的分泌; 低温短光照显著刺激了甲状腺素 T_3 的增加, 从而增强了产热能力, 而高温长光照对其影响不大, 但呈现出降低的趋势, 在一定程度上减弱了产热的增加[25]。冷暴露过程中肝脏线粒体蛋白含量对低温的反应比总蛋白的反应剧烈, 心脏的线粒体蛋白含量也随着冷驯化时间的延长而显著增加, 但腓肠肌的反应较为温和; 各组织线粒体的状态 IV 呼吸能力均显著增强, 除腓肠肌外其它各组织细胞色素 C 氧化酶活性也随冷暴露时间的延长而急剧增加[33]。

2.5. 能量稳态的其他方面研究

注射外源性褪黑激素后, 中缅树鼩体温明显降低, 静止代谢率和非颤抖性产热显著增加, 并随注射时间的延长增加的越多; 注射褪黑激素不影响肝脏和褐色脂肪组织的重量, 但两者线粒体蛋白含量显著增加、线粒体呼吸和细胞色素 C 氧化酶活性增加; 褐色脂肪组织的 α -磷酸甘油氧化酶和 T_4 5'-脱碘酶活性显著增强; 血清 T_3 浓度显著上升, T_4 浓度显著降低。结果表明, 松果体褪黑激素参与了中缅树鼩的适应性产热调节[34]。

中缅树鼩在夏季体温相对较高, 受环境温度的影响较大; 蒸发失水与环境温度显著正相关, 在热中性区内基本维持相对稳定的水平, 蒸发失水在体温调节中起着重要作用。结合同域分布的其他物种的生理生态学特征, 提出中缅树鼩在热能代谢、体温调节及蒸发失水方面具有热带小型哺乳动物的特征, 同时, 又显示出某些适应于亚热带高原气候的特点[35]。

2.6. 树鼩起源

目前关于现生树鼩的起源与分布, 现在仍然尚不完全清楚, 主要存在两种假说, 即岛屿起源假说和大陆起源假说[36]。从现生攀鼩目如印度树鼩(*Anathana ellioti*)、中缅树鼩、细尾树鼩(*Dendrogale murina*)和笔尾树鼩(*Ptilocercus lowii*)分布特征, 强有力地支持树鼩起源于婆罗洲及其附近岛屿, 即岛屿起源假说。除上述几种树鼩外, 目前已经在泰国[37]、印度[38] [39]、巴基斯坦[40] (Jacobs, 1980)和中国[41]等大陆的中新统地层和中国南部的始新世地层[42]中发现几种树鼩的化石记录。值得注意的, 最近在中国的元谋发现了细尾树鼩(或原细尾树鼩 *Prodendrogale*)和笔尾树鼩的近亲[41], 仅仅发现牙齿, 并没有给出详细的描述和图片, 若确实在中国南部中新世地层中存在树鼩这两种近亲[43], 也将为大陆起源假说提供了支持。

如果树鼩起源于大陆, 那么 NSTmax 对冷驯化中缅树鼩肝线粒体产热的贡献的变化趋势, 应该与北方小型哺乳动物趋势相同, 但中缅树鼩 NST 在冷适应产热中的比率逐渐降低, 并且下降程度明显高于横

断山固有种大绒鼠和由古北界迁移并现居于横断山地区的高山姬鼠，而横断山固有种大绒鼠下降程度明显高于由古北界迁移并现居于横断山地区的高山姬鼠，但本研究结果却刚好相反，NST 在冷适应产热中的比率逐渐降低，因此中缅树鼩很可能是从热带迁移到现在的分布区，即由南向北扩散，这从生理生态方面为树鼩岛屿起源学说提供了一个依据[29]。

经过我们实验室的多年研究发现，温度是限制中缅树鼩继续向北扩散的主要因素[29]；中缅树鼩表现出不同于北方典型小型哺乳动物的产热特征：相对较为狭窄的热中性区，较高体温，代谢率较低；在冷驯化条件下，中缅树鼩体重增加，基础代谢率在总产热所占比例高于非颤抖性产热，血清瘦素含量与体重呈负相关，UCP 1 增加的程度相对较低。

3. 研究展望

关于小型哺乳动物能量代谢和稳态调节可能是表型及其可塑性研究最多的领域之一，也是研究表型及其可塑性变化对生存适应和自然选择最适合的领域[44]。动物的生存必须获取和同化能量，并且将同化的能量按需要分配到维持生存[9] [45]、生长和繁殖[46]等各方面，而且通过个体的生理过程与种群的生态模式紧密地联系起来[47] (图 1)。

近几年来，关于脂肪组织的研究取得了突破性进展，其中最重要的突破是发现决定 BAT 细胞形成肌源性起源机制，从而改变了过去许多关于 BAT 细胞形成及其功能的认识：如重新发现并证实了健康成年人人体内依然存在具有功能的 BAT 细胞[48]-[50]，并且人体和实验小鼠体内的 BAT 细胞与 WAT 细胞相混合[51] [52]，冷暴露[49]季节变化[53]有显著的适应性反应。在实验室小鼠体内也证实了这一现象[54]。确定了 BAT 细胞的分化起源主要为肌源性起源[55]。从而为深入研究能量稳态维持、能量平衡及其表型可塑性变化提供了新思路[56] [57]。目前认为 BAT 细胞肌源性起源主要包括两条途径(图 2)，即 PRDM16 和骨骼形成蛋白 7 (BMP7)途径。

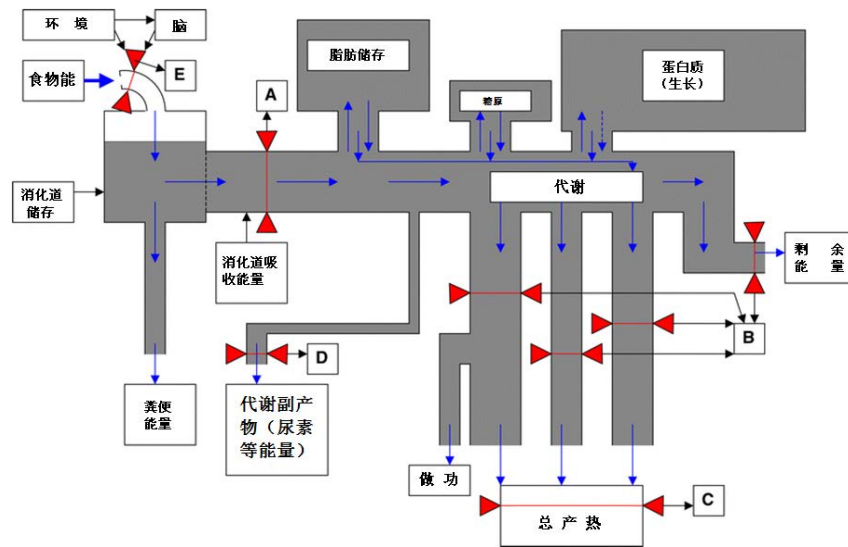


Figure 1. Schematic diagram to show energy flows in an animal and the potential points at which such energy flows may be constrained and thus control the level of the sustained energy intake. A—Central limitation hypothesis; B—Peripheral limitation hypothesis; C—Heat dissipation limit theory; D—Metabolic end products discharge limits; E—Affect food intake through adjustment mechanism of compensation in the brain. Blue arrows in figure indicated energy flow direction, red triangle indicated potential limit position.

图 1. 能量在动物体内流动以及可能限制能量流动的部位，这些限制部位很可能是限制持续摄入能水平的部位；A——“中央”限制假说；B——外周限制假说；C——热散失限制假说；D——代谢尾产物排泄的限制；E——通过脑的补偿调节机制影响摄食量。图中蓝色箭头表示能流方向，红色三角形表示可能限制部位[9]

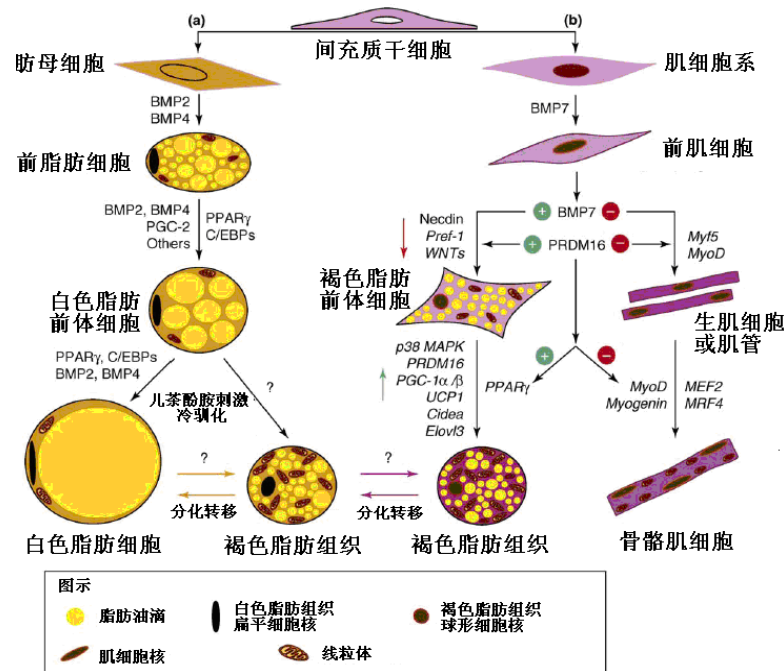


Figure 2. Mesenchymal stem cells differentiate into fat cells and muscle cells
图 2. 间质干细胞分化成脂肪细胞和肌细胞[58]

“脂肪自稳理论” (lipostatic theory)假设“体脂信号” (adiposity signal)激素决定哺乳动物能量稳态维持以来, 瘦素(Leptin)的发现起到划时代的意义。但是, Leptin 刺激厌食症、增强分解的功能并不一定完全表现出来。尽管循环血液中 Leptin 水平与体脂储存之间存在一定的关系, 但是, 不仅肥胖症患者而且在啮齿动物中与 Leptin 水平增加相联系的并不一定表现出抑制食欲增强, 这种现象称之为 Leptin 抵抗, 通常认为是扰乱有机体能量稳态维持的关键因素[4]。Leptin 抵抗主要表现出病理性, 例如食物诱导性肥胖, 或为允许体重调节点出现变化的适应性反应, 例如哺乳动物的妊娠或动物的季节性变化[5]。

有关中緬树鼯能量稳态以及褐色脂肪组织的肌源性起源的相关研究, 我们实验室将在今后进行深入研究, 探讨。

致谢

感谢国家国际科技合作专项项目(2014DFR31040); 十二五科技支撑项目(2014BAI01B00); 国家自然科学基金项目(No.31360096; No.31260097); 云南省应用基础研究计划重点项目(No. 2013FA014)的支持。

参考文献 (References)

- [1] Gao, W.R., Zhu, W.L., Zhang, D., Sun, S.R. and Wang, Z.K. (2014) Effects of fasting and re-feeding on energy metabolism and thermogenesis in the tree shrew (*Tupaia belangeri*). *Animal Biology*, **64**, 31-47.
- [2] 高文荣, 朱万龙, 孟丽华, 曹能, 余婷婷, 王政昆 (2013) 光周期和高脂食物对雌性高山姬鼠能量代谢和产热的影响. *生态学报*, **33**, 5696-5703.
- [3] Trier, T.M. (1996) Diet-induced thermogenesis in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Physiological Zoology*, **69**, 1456-1468.
- [4] Ahima, R.S. and Flier, J.S. (2000) Leptin. *Annual Review of Physiology*, **62**, 413-437.
- [5] Speakman, J.R. (2008) The physiological cost of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **363**, 375-398.
- [6] Himms-Hagen, J. (1990) Brown adipose tissue thermogenesis: Interdisciplinary studies. *FASEB*, **4**, 2890-2898.

- [7] Cannon, B. and Nedergaard, J. (2004) Brown adipose tissue: Function and physiological significance. *Physiological Reviews*, **84**, 277-359.
- [8] 王应祥, 李崇云, 马世来 (1991) 树鼩的分类与生态. 树鼩生物学. 云南科技出版社, 昆明, 21-70.
- [9] Speakman, J.R. and Król, E. (2006) Limits to sustained energy intake IX: A review of hypotheses. *Journal of Comparative Physiology B*, **175**, 375-394.
- [10] Corp, N., Gorman, M.L. and Speakman, J.R. (1999) Daily energy expenditure of free-living male wood mice in different habitats and seasons. *Functional Ecology*, **13**, 1365-2435.
- [11] Naya, D.E., Ebensperger, L.A., Sabat, P. and Bozinovic, F. (2008) Digestive and metabolic flexibility allows female degus to cope with lactation costs. *Physiological and Biochemical Zoology*, **81**, 186-194.
- [12] Naya, D.E. and Bozinovic, F. (2004) Digestive phenotypic flexibility in post-metamorphic amphibians: Studies on a model organism. *Biological Research*, **37**, 365-370.
- [13] Corp, N., Gorman, M.L. and Speakman, J.R. (1997) Apparent absorption efficiency and gut morphometry of wood mice, *Apodemus sylvaticus*, from two distinct populations with different diets. *Physiological Zoology*, **70**, 610-614.
- [14] 李晓婷, 朱万龙, 刘鑫, 刘春燕, 王政昆 (2011) 中缅树鼩能量代谢的季节变化. *兽类学报*, **3**, 291-298.
- [15] Zhu, W.L., Zhang, H. and Wang, Z.K. (2012) Seasonal changes in body mass and thermogenesis in tree shrews (*Tupaia belangeri*) the roles of photoperiod and cold. *Journal of Thermal Biology*, **37**, 479-484.
- [16] Duarte, L.C., Vaanholt, L.M., Sinclair, R.E., Gamo, Y. and Speakman, J.R. (2010) Limits to sustained energy intake XII: Is the poor relation between resting metabolic rate and reproductive performance because resting metabolism is not a repeatable trait. *The Journal of Experimental Biology*, **213**, 278-287.
- [17] 蔡金红, 朱万龙, 谢静, 贾婷, 王睿, 练硝, 王政昆 (2010) 中缅树鼩消化道长度和重量变化. *动物学杂志*, **1**, 140-144.
- [18] McNab, B.K. (2002) The physiological ecology of vertebrates: A view from energetics. Cornell University Press, Ithaca, London.
- [19] Gebczynski, A.G. (2005) Daily variation of thermoregulatory costs in laboratory mice selected for high and low basal metabolic rate. *Journal of Thermal Biology*, **30**, 187-193.
- [20] Benstaali, C., Mailloux, A., Bogdan, A., Auzéby, A. and Touitou, Y. (2001) Circadian rhythms of body temperature and motor activity in rodents. Their relationships with the light-dark cycle. *Life Sciences*, **68**, 2645-2656.
- [21] Gebczynski, A.G. and Taylor, J.R.E. (2004) Daily variation of body temperature, locomotor activity and maximum nonshivering thermogenesis in two species of small rodents. *Journal of Thermal Biology*, **29**, 123-131.
- [22] Refinetti, R. (1994) Contribution of locomotor activity to the generation of the daily rhythm of body temperature in golden hamster. *Physiology & Behavior*, **56**, 829-831.
- [23] Refinetti, R. and Menaker, M. (1992) The circadian rhythm of body temperature. *Physiology & Behavior*, **51**, 613-637.
- [24] 黄春梅, 胡黎娅, 杨盛昌, 朱万龙, 李晓婷, 蔡金红, 王政昆 (2012) 中缅树鼩体温、代谢率和蒸发失水日节律. *动物学杂志*, **2**, 127-135.
- [25] Zhang, L., Zhu, W.L., Yang, F. and Wang, Z.K. (2014) Influence of photoperiod on cold-adapted thermogenesis and endocrine aspects in the tree shrew (*Tupaia belangeri*). *Animal Biology*, **64**, 1-17.
- [26] Zhang, L., Zhu, W.L. and Wang, Z.K. (2012) Role of photoperiod on hormone concentrations and adaptive capacity in tree shrews, *Tupaia belangeri*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **163**, 253-259.
- [27] Zhang, L., Zhang, H., Zhu, W.L., Li, X.S. and Wang, Z.K. (2012) Energy metabolism, thermogenesis and body mass regulation in tree shrew (*Tupaia belangeri*) during subsequent cold and warm acclimation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **162**, 437-442.
- [28] Zhu, W.L., Jia, T., Huang, C.M., Zhang, L. and Wang, Z.K. (2012) Changes of energy metabolism, thermogenesis and body mass in the tree shrew (*Tupaia belangeri chinensis*) during cold exposure. *Italian Journal of Zoology*, **79**, 175-181.
- [29] Zhang, L., Wang, R., Zhu, W.L. and Wang, Z.K. (2011) Adaptive thermogenesis of the liver in tree shrew (*Tupaia belangeri*) during cold acclimation. *Animal Biology*, **61**, 385-401.
- [30] Helamaier, G. and Lynch, G.R. (1986) Pineal involvement in thermoregulation and acclimatization. *Pineal Research Reviews*, **4**, 97-139.
- [31] Banin, D., Haim, A. and Arad, Z. (1994) Metabolism and thermoregulation in the Levant vole *Microtus guentheri*: The role of photoperiodicity. *Journal of Thermal Biology*, **19**, 22-62.
- [32] 谢静, 王政昆, 张武先, 朱莉萍 (2008) 冷暴露对中缅树鼩褐色脂肪组织中解偶联蛋白 1 含量的影响. *动物学杂志*, **4**, 34-40.

- [33] 谢静, 王颖, 练销, 王政昆 (2008) 冷暴露对中缅树鼩肝脏、膈肌和心肌线粒体呼吸的影响. *兽类学报*, **2**, 157-164.
- [34] 王政昆, 孙儒泳, 李庆芬 (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*, **3**, 408-414.
- [35] Zhu, W.L., Xie, J., Lian, X. and Wang, Z.K. (2010) Thermogenic characteristics and evaporative water loss in the tree shrew (*Tupaia belangeri*). *Journal of Thermal Biology*, **6**, 290-294.
- [36] Han, K.H., Sheldon, F.H. and Stuebing, R.B. (2000) Interspecific relationships and biogeography of some Bornean tree shrews (Tupaiaidae *Tupaia*), based on DNA hybridization and morphometric comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**, 1-14.
- [37] Mein, P. and Ginsburg, L. (1997) Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long, Thaïlande: Systématique, biostratigraphie et paléoenvironnement. *Geodiversitas*, **19**, 783-844.
- [38] Chopra, S.R.K. and Vasishat, R.N. (1979) Sivalik fossil tree shrew from Haritalyangsr, India. *Nature*, **281**, 213-214.
- [39] Chopra, S.R.K., Kaul, S. and Vasishat, R.N. (1989) Miocene tree shrews from the Indian Sivaliks. *Nature*, **277**, 203-209.
- [40] Jacobs, L.L. (1980) Siwalik fossil tree shrews. In: Lockett, W.P. Ed., *Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree Shrews*, Plenum Press, New York and London, 205-216.
- [41] Ni, X.J. and Qiu, Z.D. (2002) The micromammalian fauna from the Leilao, Yuanmou hominoid locality: Implications for biochronology and paleoecology. *Journal of Human Evolution*, **42**, 535-546.
- [42] Tong, Y. (1988) Fossil tree shrews from the Eocene Hetaoyuan formation of Xichuan, Henan. *Vertebrata Palasiatica*, **26**, 214-220.
- [43] Ducrocq, S., BuVetaut, E., BuVetaut-Tong, H., Jaeger, J.J., Jongkanjanasontorn, Y. and Suteethorn, V. (1992) First fossil Xyng lemur: A dermopteran from the late Eocene of Thailand. *Palaeontology*, **35**, 373-380.
- [44] Ketola, T. and Kotiaho, J.S. (2009) Inbreeding, energy use and condition. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 770-781.
- [45] Hulbert, A.J., Pamplona, R., Buffenstein, R. and Buttemer, W.A. (2007) Life and death: Metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiological Reviews*, **87**, 1175-1213.
- [46] Król, E., Murphy, M. and Speakman, J.R. (2007) Limits to sustained energy intake. X. Effects of fur removal on reproductive performance in laboratory mice. *The Journal of Experimental Biology*, **210**, 4233-4243.
- [47] Wu, S.H., Zhang, L.N., Speakman, J.R. and Wang, D.H. (2009) Limits to sustained energy intake. XI. A test of the heat dissipation limitation hypothesis in lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Experimental Biology*, **212**, 3455-3465.
- [48] Cypess, A.M., Lehman, S., Williams, G., Tal, I., Rodman, D., Goldfine, A.B., Kuo, F.C., Palmer, E.L., Tseng, Y.H., Doria, A., Kolodny, G.M. and Kahn, C.R. (2009) Identification and importance of brown adipose tissue in adult humans. *The New England Journal of Medicine*, **360**, 1518-1525.
- [49] van Marken Lichtenbelt, W.D., Vanhommelrig, J. W., Smulders, N.M., Drossaerts, J.M.A.F.L., Kemerink, G.J., Bouvy, N.D., Schrauwen, P. and Teule, G.J.J. (2009) Cold-activated brown adipose tissue in healthy men. *The New England Journal of Medicine*, **360**, 1500-1508.
- [50] Virtanen, K.A., Lidell, M.E., Orava, J., Heglind, M., Westergren, R., Niemi, T., Taittonen, M., Laine, J., Savisto, N.J., Enerbäck, S. and Nuutila, P. (2009) Functional brown adipose tissue in healthy adults. *The New England Journal of Medicine*, **360**, 1509-1517.
- [51] Seale, P. and Lazar, M.A. (2009) Brown fat in humans: Turning up the heat on obesity. *Diabetes*, **58**, 1482-1484.
- [52] Celi, F.S. (2009) Brown adipose tissue—When it pays to be inefficient. *The New England Journal of Medicine*, **360**, 1553-1556.
- [53] Iain, T.H., Yong, A., Thorn, N., Ganatra, R., Perkins, A.C. and Symonds, M.E. (2009) Brown adipose tissue and seasonal variation in humans. *Diabetes*, **58**, 2583-2587.
- [54] Cinti, S. (2009) Transdifferentiation properties of adipocytes in the adipose organ. *American Journal of Physiology*, **297**, E977-E986.
- [55] Tseng, Y.H., Kokkotou, E., Schulz, T.J., Huang, T.L., Winnay, J.N., Taniguchi, C.M., Tran, T.T., Suzuki, R., Espinoza, D.O., Yamamoto, Y., Ahrens, M.J., Dudley, T., Norris, A.W., Kulkarni, R.N. and Kahn, C.R. (2008) New role of bone morphogenetic protein 7 in brown adipogenesis and energy expenditure. *Nature*, **454**, 1000-1006.
- [56] Lazar, M.A. (2008) How now, brown fat? *Science*, **321**, 1048-1049.
- [57] Schulz, T.J. and Tseng, Y.H. (2009) Emerging role of bone morphogenetic proteins in adipogenesis and energy metabolism. *Cytokine & Growth Factor Reviews*, **20**, 523-531.
- [58] Frühbeck, G., Sesma, P. and Burrell, M.A. (2009) PRDM16: The interconvertible adipo-myocyte switch. *Cell Biology*, **19**, 141-146.