

切除肩胛间褐色脂肪组织对雌性黑线仓鼠免疫功能的影响

徐德立^{1*} 王逸¹ 张学英² 王德华^{2,3*}

(1 曲阜师范大学生命科学学院, 曲阜 273165) (2 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 100101) (3 山东大学生命科学学院, 青岛 266237)

摘要: 为了解产热对动物免疫能力的影响, 通过肩胛间褐色脂肪组织 (interscapular brown adipose tissue, IBAT) 切除术和低温处理, 将雌性黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) 随机分为常温假切组 (warm BAT sham-removed group, WS, $n = 5$)、低温假切组 (cold BAT sham-removed group, CS, $n = 7$) 和低温切除组 (cold BAT removed group, CR, $n = 8$), 比较了产热和免疫器官大小及血液指标和免疫功能的差异。结果发现, 切除 IBAT 或逐渐降温均不影响雌性黑线仓鼠的体质量和身体成分, 但低温导致总脂肪质量下降。切除 IBAT 不影响肝脏、脾脏和胸腺等器官的鲜质量, 提示器官水平产热和免疫之间无权衡关系, 但逐渐降温增加了小肠鲜质量及长度、结肠鲜质量、总消化道长, 暗示为满足低温下的高能量需求, 其加工食物的能力和消化能力均有所增强。切除 IBAT 或逐渐降温不影响植物血球凝集素反应峰值, 以及白细胞、淋巴细胞、中间粒细胞和中性粒细胞的数量。低温或切除 IBAT 不影响雌性黑线仓鼠的免疫功能。

关键词: 黑线仓鼠; 褐色脂肪组织切除; 免疫功能; 血液学; 逐渐降温

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2025) 04-0457-11

Effect of interscapular brown adipose tissue removal on immune function in female striped hamsters

XU Deli^{1*}, WANG Yi¹, ZHANG Xueying², WANG Dehua^{2,3*}

(1 School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu 273165, China)

(2 State Key Laboratory of Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(3 School of Life Sciences, Shandong University, Qingdao 266237, China)

Abstract: In order to understand the effect of thermogenic capacity on immune function in animals, female striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) were randomly assigned into the warm interscapular brown adipose tissue (IBAT) sham-removed group (WS, $n = 5$), the cold IBAT sham-removed group (CS, $n = 7$), and the cold IBAT removed group (CR, $n = 8$). IBAT removal or gradually decreased temperature had no effect on body mass and body composition. However, low temperature reduced total body fat mass. IBAT removal did not affect organ wet masses including liver, thymus, and spleen, indicating there was no trade-off between thermogenesis and immunity at organ size levels. However, gradually decreased temperature increased the wet mass of small intestine and colon, the length of small intestine and total digestive tract, indicating the increase of the food processing and digestive capacities to satisfy the enhancement of energy requirements under the condition of low temperature. IBAT removal or gradually decreased temperature had no influence on the wet mass of thymus and spleen, the maximal phytohemagglutinin (PHA) response, as well as the number of white blood cells, lymphocytes, intermediate granulocytes, and neutrophil granulocytes, suggesting that no trade-offs relationship might occur between immune function and thermogenic capacity. In summary, IBAT removal or gradually decreased temperature had no effect on immune function in striped hamsters.

Key words: Striped hamsters (*Cricetulus barabensis*); Brown adipose tissue removal; Immune function; Hematology; Gradually decreased temperature

基金项目: 国家自然科学基金 (32171496, 31770444); 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开放研究基金 (IPM2104)

作者简介: 徐德立 (1975–), 男, 博士, 教授, 主要从事生态免疫学研究。

收稿日期: 2024-07-31; **接受日期:** 2024-11-26

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: xudl1975@163.com; dehuawang@sdu.edu.cn

温带地区的动物面临着环境条件的季节性波动,如冬季低温等(Nelson and Demas, 1996; Nelson, 2004)。为了在这些严酷环境中生存,大多数动物常通过增强有利于其存活的生理功能,如产热能力和免疫等,以应对冬季的低温胁迫(张志强和王德华, 2006; Martin *et al.*, 2007; 徐德立和王德华, 2012; Schwenke *et al.*, 2016)。但关于动物产热能力与免疫能力的关系,仍不清楚。

褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)是哺乳动物非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)的重要器官(cannon and Nedergaard, 2004; Sakers *et al.*, 2022; Keipert *et al.*, 2024)。因此,可采用部分切除BAT或阻断BAT血流的方法来降低动物的NST能力,以探讨产热能力降低如何影响其生理功能,这种方法已应用于新生穴兔(*Oryctolagus cuniculus*) (Hull and Segall, 1965)、大鼠(*Rattus norvegicus*) (Horwitz *et al.*, 1972)、小鼠(*Mus musculus*) (Hayward and Davie, 1972)和黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*) (Heldmaier and Buchberger, 1985)等物种。

黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)是广泛分布于我国华北和东北地区的重要害鼠,在俄罗斯、蒙古国和朝鲜也有分布,杂食性,昼伏夜出,不冬眠。其生活环境,夏季炎热而干燥,极端最高温达42℃左右;冬季严寒,气温可达-20℃以下,该物种经历了环境条件如光周期、温度、食物等的显著季节变化(卢浩泉等, 1987; 张知彬和王祖望, 1998)。研究发现,黑线仓鼠的产热能力季节变化明显,在冬季最高(Zhao *et al.*, 2010);其免疫功能也存在季节变化(Xu *et al.*, 2018; Xu and Hu, 2020; 徐德立等, 2021)。该物种的免疫功能同样受光周期、温度、食物、繁殖状态等因素的影响,例如短光照降低雌性黑线仓鼠的细胞免疫力和免疫球蛋白IgM的水平,但不影响胸腺、脾脏和白细胞数(Xu and Hu, 2017);低温降低雌性和雄性黑线仓鼠的体液免疫力和白细胞总数,但不影响其胸腺和脾脏鲜质量以及细胞免疫功能(Xu and Hu, 2017; Xu *et al.*, 2017);限食能抑制雄性黑线仓鼠的体液免疫力,但不影响细胞免疫(徐德立和徐来祥, 2015; Xu *et al.*, 2017),正常饲料中添加花生,能增强黑线仓鼠的细胞免疫力(于玮等, 2022)。雌性黑线仓鼠非繁殖期、妊娠期和断乳期的细胞免疫反应不存在差异,暗示其细胞免疫力

不受繁殖状态的影响(张志强等, 2015a; Zhang and Zhao, 2015);切除部分白色脂肪组织(white adipose tissue, WAT)能降低黑线仓鼠的细胞和体液免疫,而补充瘦素后细胞和体液免疫恢复到对照组水平,表明WAT对动物免疫的影响可能通过其分泌的瘦素来发挥作用(Xu and Zhao, 2022)。黑线仓鼠体液免疫激活后,其能量代价很小(张志强等, 2015b)。本研究拟通过切除部分BAT的方法,探讨低温下雌性黑线仓鼠免疫功能的变化,加深对产热与免疫之间关系的理解。

1 研究方法

1.1 实验设计

实验动物为野生非繁殖期雌性黑线仓鼠,均捕获于山东省曲阜市九仙山区域(东经116°59.976', 北纬35°46.275')。实验设计与操作均遵循曲阜师范大学动物伦理委员会的规定(批准号: DW2014018, 批准日期: 2014年9月27日)。捕获的动物运送至曲阜师范大学实验动物房,单笼(30 cm × 15 cm × 20 cm)饲养于光周期为12 L : 12 D、温度为(24 ± 1)℃的环境,饲以标准大小鼠饲料块(北京科澳协力饲料有限公司),自由取食和饮水,饲养约2个月后,将雌鼠随机分为常温假切组(warm BAT sham-removed group, WS, *n* = 8)、常温切除组(warm BAT removed group, WR, *n* = 8)、低温假切组(cold BAT sham-removed group, CS, *n* = 7)和低温切除组(cold BAT removed group, CR, *n* = 8)。BAT切除的部位是肩胛间BAT(interscapular brown adipose tissue, IBAT),首先腹腔注射1.0 mL 0.5%戊巴比妥钠溶液对黑线仓鼠进行麻醉,约30 min后,动物处于麻醉状态,用棉签蘸取75%乙醇对背部肩胛处皮肤进行消毒,用无菌手术剪剖开此处皮肤,迅速用无菌镊子将肩胛骨间左右两块褐色脂肪组织取出,然后用手术缝合针将剪开部位的皮肤小心缝合(2~4针),再用碘酒对缝合处进行消毒,以避免伤口感染;假切除组动物除不切除IBAT外,其余操作与切除组动物的操作相同,IBAT切除1周后,将CS和CR组动物移至24℃人工气候箱中,每周降低3℃,7周后温度降至3℃,直至实验结束,这两组动物均维持在3℃低温环境,实验持续69 d。实验进行到第27天时发生意外,黄鼬(*Mustela sibirica*, 俗称:

黄鼠狼) 进入鼠房中, 将实验中部分黑线仓鼠吃掉或咬死, WS、WR、CS 和 CR 组分别只剩下 5 只、3 只、7 只和 8 只, 由于 WR 组样本数 ($n = 3$) 太小, 因此在后续统计学分析时只对 WS ($n = 5$)、CS ($n = 7$) 和 CR ($n = 8$) 3 个组的数据进行分析。Day 0 和 Day n 分别代表处理第 0 天和第 n 天, 每 3 d 测量 1 次体质量, 每周测量 1 次摄食量, 每只动物每 3 d 投喂 30 g 食物。另取 3 份 30 g 食物, 放于 60 °C 恒温烘箱中, 烘干至恒重, 计算食物干质量率。为消除体质量的影响, 计算每日干物质摄入 (dry matter intake, DMI)。具体计算公式分别为:

$$\text{食物干质量率} = \frac{\text{平均食物干质量}}{30} \quad (1)$$

$$\text{DMI} = \frac{(\text{投喂食物质量} - \text{剩余食物质量}) \times \text{食物干质量率}}{3 \times \text{体质量}^{0.67}} \quad (2)$$

1.2 器官和身体成分

处死动物后分别取出心脏、肺脏、胸腺、肝脏、肾脏、肾上腺、脾脏、性腺 (子宫与卵巢合在一起), 剔除器官表面的结缔组织和脂肪, 在滤纸上吸干器官表面的血液后称重 (精确到 0.001 g), 为器官鲜质量。取出消化道, 分离出胃、小肠、盲肠和结肠, 小心剔除器官肠系膜及结缔组织和脂肪。分别称量胃、小肠、盲肠、结肠及它们的内容物质量。之后, 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, 作为器官鲜质量。将取出内脏各器官和消化道后的动物胴体称重, 作为胴体鲜质量。剥离皮下脂肪、腹膜后脂肪和肠系膜脂肪并称重, 三部分脂肪的总质量被认为是体脂总质量。皮下脂肪、腹膜后脂肪、肠系膜脂肪和体脂总质量分别除以胴体鲜质量, 即为各自的百分含量 (Xu *et al.*, 2017)。

1.3 血糖的测定

血糖水平的测定采用自由式微量血糖计 (Free Style Mini Blood Meter) (Abbott Diabetes Care Inc. Alameda, USA) 进行测定 (Xu and Wang, 2010), 详细步骤参照说明书。利用这种方法所测定的血糖浓度范围为 1.1 ~ 27.8 mmol/L。批间和批内误差分别为小于 5.6% 和小于 4.1%。

1.4 植物血球凝集素 (phytohaemagglutinin, PHA) 反应的测定

在实验结束前 3 d (Day 66), 用数显电子测微

尺 (Tesa Shopcal, 瑞士) 测定黑线仓鼠左后足足垫的厚度 (精确至 ± 0.01 mm), 用蘸有 75% 乙醇的棉签小心擦拭足垫, 然后用微量注射器在足垫中心处注射 0.03 mL 含 0.1 mg PHA (PHA-P, Sigma L-8754) 的无菌 PBS 缓冲液 (pH 7.4), 6 h、12 h、24 h、48 h 和 72 h 后分别测量左后足足垫的厚度, 每只动物测量 6 次, 平均值即为足垫厚度, 为减少误差, 测量时由同一人操作。PHA 反应的计算公式为:

$$\text{PHA} = \frac{\text{注射后足垫厚度} - \text{注射前足垫厚度}}{\text{注射前足垫厚度}} \quad (3)$$

各组的 PHA 反应均在注射后 6 h 达到最大反应值, 因此用注射 PHA 后 6 h 的反应表示细胞免疫力 (Xu and Wang, 2010; Xu and Hu, 2017)。

1.5 血液学指标的测定

实验结束后, 动物用 CO₂ 麻醉颈部后取血, 迅速用移液器取 20 μ L 的血液, 溶于 4 mL 血细胞分析稀释液中, 用手指轻弹混匀, 然后在自动血液分析仪 (Hematology Analyzer, Auto Counter 910EO⁺) 上检测血液学指标, 包括白细胞数 (white blood cells count, WBC)、淋巴细胞数 (lymphocytes count, LYMF)、淋巴细胞百分含量 (lymphocyte percent, LYMF%)、中间粒细胞数 (middle leucocyte, MID)、中间粒细胞百分含量 (middle leucocyte percent, MID%)、中性粒细胞数 (neutrophil granulocytes count, GRAN) 和中性粒细胞百分含量 (neutrophil granulocytes percent, GRAN%) (Xu and Hu, 2020)。

1.6 统计分析

采用 SPSS 27.0 软件 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 进行数据分析, 比值如 PHA 反应进行反正弦转化后进行分析。在分析前, 所有的数据利用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene tests 分别进行数据正态性和方差齐性的检验, 所有数据均符合正态分布。身体成分采用单因素方差 (One-way ANOVA) 和 Tukey's post hoc 检验进行分析, 器官鲜质量用以终体质量为协变量的多因变量线性模型方差分析 (general linear model multivariate analysis, GLM), 后用 Bonferroni post hoc 进行检验。采用重复测量 (repeated measurements) 的方差方法分析体质量和摄食量时间变化及组间差异, 每个时间点的体质量、摄食量以及所有血液指标均采用 one-way ANOVA 和 Tukey's post hoc 检验进行分析。

为了解低温条件下切除 IBAT 对血糖的影响, 采用独立样本 t 检验进行分析。采用皮尔逊相关分析 (Pearson correlation analysis) 检测能量状态即总体脂质量和血糖水平与免疫学指标之间的关系。结果用平均值 $\pm$ 标准误 (mean $\pm$ SE) 表示, $P < 0.05$ 表示统计学差异显著。

2 结果

2.1 体质量

实验前, WS、CS 和 CR 组黑线仓鼠体质量没有

显著差异 (Day 0, $F_{2,17} = 0.754$, $P = 0.485$), 3 个组仓鼠的体质量随时间变化显著 ($F_{22,374} = 3.426$, $P < 0.001$), 但低温或 IBAT 切除与处理时间之间不存在交互作用 ($F_{22,374} = 0.804$, $P = 0.811$), 具体而言, CR 组体质量不随处理时间的变化而变化 ($F_{22,154} = 1.219$, $P = 0.239$), 而 CS ($F_{22,132} = 1.219$, $P < 0.001$) 和 WS ($F_{22,88} = 2.595$, $P = 0.001$) 组的体质量均随处理时间而变化; 整个实验过程中, 3 个组体质量在每个时间点上均无显著差异 (Day 3, $F_{2,17} = 0.470$, $P = 0.633$; Day 69, $F_{2,17} = 0.365$, $P = 0.700$) (图 1)。

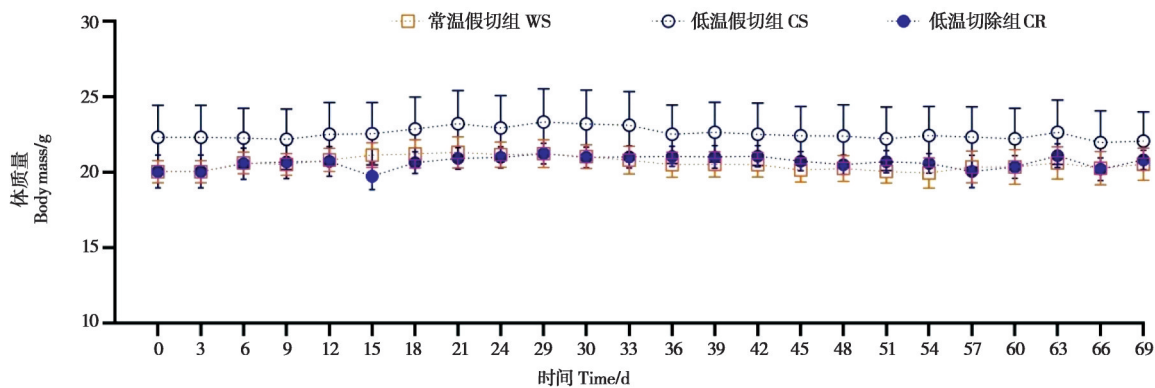


图 1 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠体质量的影响

Fig. 1 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on body mass in female striped hamsters. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group

2.2 摄食

黑线仓鼠的干物质摄入随处理时间变化显著 ($F_{4,68} = 20.821$, $P < 0.001$), 同时低温或 IBAT 切除与处理时间之间存在交互作用 ($F_{4,68} = 4.193$, $P < 0.001$), 具体而言, WS 组的 DMI 在实验期间没有显著变化 ($F_{4,16} = 0.689$, $P = 0.6101$), 而 CS ($F_{4,16} = 27.052$, $P < 0.001$) 和 CR ($F_{4,16} = 24.034$, $P < 0.001$) 组的 DMI 随低温处理时间的延长而增加 (图 2)。WS、CS 和 CR 组的 DMI 在第 1 周 ($F_{2,17} = 0.665$, $P = 0.527$)、第 2 周 ($F_{2,17} = 1.660$, $P = 0.220$)、第 3 周 ($F_{2,17} = 1.997$, $P = 0.166$) 均没有显著差异, 而在处理 4 周 ($F_{2,17} = 7.456$, $P = 0.005$) 和 8 周 ($F_{2,17} = 8.119$, $P = 0.003$) 后 DMI 组间差异显著 (图 2)。

2.3 身体成分

IBAT 切除不影响黑线仓鼠终体质量、胴体鲜质量、皮下脂肪及其含量、肠系膜脂肪及其含量、腹膜后脂肪及其含量和总脂肪含量, 但低温显著降低了总脂肪质量 (表 1)。

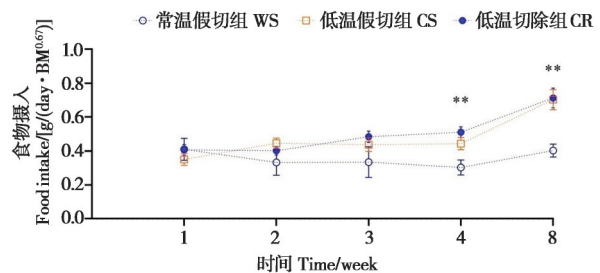


图 2 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠摄食量的影响

Fig. 2 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on food intake in striped hamsters. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group

2.4 器官鲜质量

低温显著增加了小肠及内容物质量、小肠长、盲肠及内容物质量、结肠和总消化道长, 但不影响脑、心脏、肺脏、肝脏、脾脏、胃、小肠、盲肠、肾脏、肾上腺和性腺等器官鲜质量。与 WS 组相比, CS 和 CR 组的小肠鲜质量分别增加了 53.5% 和 62.3%; 与 CS 组相比, IBAT 切除增加了小肠长度, 但对其他器官鲜质量均无显著影响 (表 2)。

表1 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠身体成分的影响

Table 1 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on body composition in female striped hamsters

参数 Parameters	常温假切组 WS (<i>n</i> = 5)	低温假切组 CS (<i>n</i> = 7)	低温切除组 CR (<i>n</i> = 8)	$F_{2,17}$	<i>P</i>
初始体质量 Initial body mass/g	20.0 ± 0.7	22.3 ± 2.1	20.1 ± 1.1	0.754	0.485
终体质量 Final body mass/g	20.4 ± 1.0	21.8 ± 1.5	20.9 ± 0.7	0.334	0.721
胴体鲜质量 Wet carcass mass/g	13.7 ± 0.6	13.2 ± 1.0	12.7 ± 0.5	0.351	0.709
皮下脂肪 Subcutaneous fat/g	0.231 ± 0.086	0.072 ± 0.015	0.110 ± 0.026	2.400	0.130
皮下脂肪含量 Subcutaneous fat content/%	1.45 ± 0.48	0.49 ± 0.09	0.78 ± 0.21	2.250	0.145
肠系膜脂肪 Mesenteric fat/g	0.211 ± 0.022	0.187 ± 0.013	0.196 ± 0.024	0.296	0.748
肠系膜脂肪含量 Mesenteric fat content/%	1.38 ± 0.12	1.22 ± 0.11	1.36 ± 0.19	0.250	0.783
腹膜后脂肪 Retroperitoneal fat/g	0.061 ± 0.024	0.038 ± 0.032	0.027 ± 0.011	0.571	0.589
腹膜后脂肪含量 Retroperitoneal fat content/%	0.39 ± 0.14	0.24 ± 0.19	0.20 ± 0.08	0.518	0.617
总体脂 Total body fat/g	0.504 ± 0.130 ^a	0.239 ± 0.027 ^b	0.302 ± 0.045 ^{ab}	3.772	0.044
总体脂含量 Total body fat content/%	3.22 ± 0.70	1.83 ± 0.22	2.23 ± 0.37	1.945	0.182

表中数据为平均值 ± 标准误. 同一行不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

Data are mean ± SE. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group. Different letters in the same line indicated statistical significant differences ($P < 0.05$)

表2 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠器官鲜质量的影响

Table 2 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on wet organ mass in female striped hamsters

参数 Parameters	常温假切组 WS (<i>n</i> = 5)	低温假切组 CS (<i>n</i> = 7)	低温切除组 CR (<i>n</i> = 8)	$F_{2,16}$	<i>P</i>
脑 Brain/mg	437 ± 14	446 ± 20	455 ± 17	0.231	0.797
心脏 Heart/mg	134 ± 9	160 ± 14	160 ± 8	1.879	0.187
肺脏 Lung/mg	164 ± 14	200 ± 35	193 ± 7	0.554	0.586
胸腺 Thymus/mg	8 ± 2	6 ± 1	5 ± 1	0.896	0.428
肝脏 Liver/mg	919 ± 54	970 ± 64	986 ± 41	0.909	0.423
脾脏 Spleen/mg	33 ± 3	43 ± 9	50 ± 7	1.171	0.335
肾脏 Kidneys/mg	282 ± 15	340 ± 29	318 ± 15	2.507	0.113
肾上腺 Adrenal gland/mg	7 ± 1	7 ± 2	6 ± 1	0.428	0.659
性腺 Gonad/mg	70 ± 17	106 ± 34	85 ± 20	0.135	0.875
胃及内容物 Stomach with contents/mg	750 ± 50	805 ± 133	884 ± 91	0.384	0.687
胃 Stomach/mg	291 ± 17	358 ± 36	332 ± 22	0.913	0.421
小肠及内容物 Small intestine with contents/mg	1 016 ± 82 ^b	1 220 ± 117 ^{ab}	1 544 ± 91 ^a	6.478	0.009
小肠 Small intestine/mg	385 ± 47	591 ± 87	625 ± 107	1.432	0.268
小肠长 Length of small intestine/cm	29.4 ± 0.8 ^b	29.6 ± 1.3 ^b	33.9 ± 0.5 ^a	13.143	< 0.001
盲肠及内容物 Caecum with contents/mg	697 ± 73	1 135 ± 165	1 091 ± 77	5.086	0.020
盲肠 Caecum/mg	226 ± 40	326 ± 42	296 ± 50	0.729	0.498
盲肠长 Length of caecum/cm	5.3 ± 0.5	5.7 ± 0.7	5.9 ± 0.5	0.256	0.777
结肠及内容物 Colon with contents/mg	500 ± 43	512 ± 60	520 ± 49	0.209	0.814
结肠 Colon/mg	151 ± 21 ^b	235 ± 20 ^{ab}	255 ± 25 ^a	4.853	0.023
结肠长 Length of colon/cm	11.9 ± 0.8	12.3 ± 1.1	12.9 ± 0.9	0.334	0.721
总消化道 Total digestive tract/mg	762 ± 80	1 152 ± 126	1 176 ± 174	1.803	0.197
总消化道长 Length of total digestive tract/cm	46.5 ± 1.2	47.5 ± 2.5	52.7 ± 0.9	6.335	0.009

表中数据为平均值 ± 标准误. 同一行不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

Data are mean ± SE. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group. Different letters in the same line indicated statistical significant differences ($P < 0.05$)

2.5 血糖

低温或 IBAT 切除均不影响血糖水平 ($F_{2,17} = 0.742$, $P = 0.491$) (图 3)。血糖水平与胸腺、脾脏鲜质量无显著相关性 (表 3)。

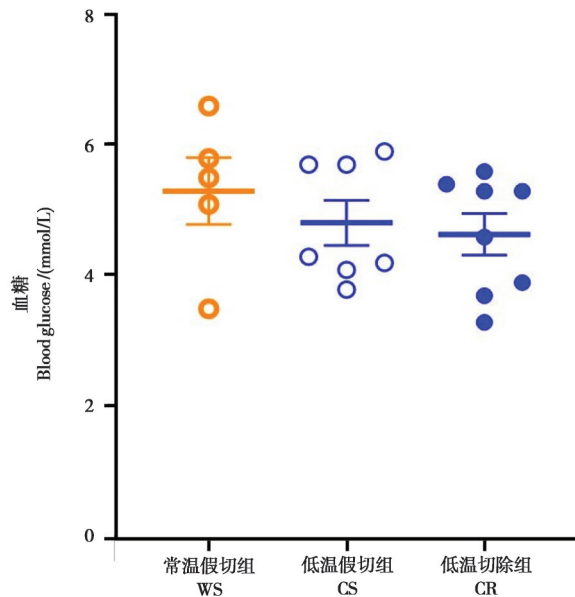


图 3 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠血糖水平的影响

Fig. 3 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on blood glucose levels in female striped hamsters. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group

2.6 细胞免疫

黑线仓鼠 PHA 反应峰值出现在注射 PHA 后 6 h ($F_{4,68} = 47.167$, $P < 0.001$), 在 WS、CS 和 CR 3 个组间无显著差异 (图 4), 并且与总体脂质量和血糖水平无显著相关性 (表 3)。

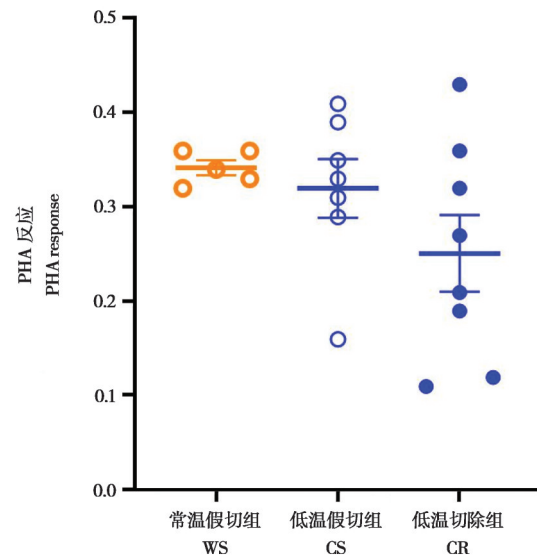


图 4 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠 PHA 反应的影响

Fig. 4 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on PHA response in female striped hamsters. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group

表 3 雌性黑线仓鼠血糖水平、总体脂质量与免疫学指标的相关性系数

Table 3 The correlation coefficient between the levels of blood glucose, total body fat mass and immunological indices in female striped hamsters

指标 Index	胸腺 Thymus	脾脏 Spleen	PHA	WBC	LYMF	LYMF%	MID	MID%	GRAN	GRAN%	Glc	Fat
胸腺 Thymus	1											
脾脏 Spleen	0.120	1										
PHA	0.128	0.073	1									
WBC	0.096	0.079	0.325	1								
LYMF	0.016	0.004	0.409	0.902***	1							
LYMF%	-0.121	-0.259	0.039	-0.423	-0.001	1						
MID	0.212	0.208	-0.009	0.759***	0.433	-0.822***	1					
MID%	0.158	0.304	-0.304	0.410	0.029	-0.874***	0.888***	1				
GRAN	0.156	0.134	0.128	0.768***	0.423	-0.885***	0.911***	0.757**	1			
GRAN%	0.068	0.215	-0.123	0.344	-0.116	-0.980***	0.724**	0.779***	0.870***	1		
Glc	-0.112	0.185	0.339	0.325	0.183	-0.446	0.342	0.294	0.436	0.501*	1	
Fat	0.528*	-0.059	0.153	0.137	0.129	-0.026	0.051	-0.066	0.119	-0.014	-0.083	1

Glc: 血糖水平; Fat: 总体脂质量. PHA: 植物血球凝集素; WBC: 白细胞数; LYMF: 淋巴细胞数; LYMF%: 淋巴细胞百分含量; MID: 中间粒细胞数; MID%: 中间粒细胞百分含量; GRAN: 中性粒细胞数; GRAN%: 中性粒细胞百分含量. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Glc: Blood glucose level; Fat: Total body fat mass; PHA: Phytohaemagglutinin; WBC: White blood cells count; LYMF: Lymphocytes count; LYMF%: Lymphocyte percent; MID: Middle leucocyte count; MID%: Middle leucocyte percent; GRAN: Neutrophil granulocytes count; GRAN%: Neutrophil granulocytes percent. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

2.7 血液学指标

WBC、LYMF、LYMF%、MID、MID%、GRAN 和 GRAN% 均不受切除 IBAT 或低温的影响 (表 4)。血糖水平与 GRAN% 呈正相关, 但与

WBC、LYMF、MID 等无显著相关性。总体脂质量与胸腺呈正相关, 但与 WBC、LYMF、MID 无显著相关性 (表 3)。

表 4 肩胛间褐色脂肪组织 (IBAT) 切除对雌性黑线仓鼠血液学指标的影响

Table 4 Effect of interscapular brown adipose tissue (IBAT) removal on hematological parameters in female striped hamsters

参数 Parameters	常温假切组 WS ($n=4$)	低温假切组 CS ($n=7$)	低温切除组 CR ($n=5$)	$F_{2,13}$	P
白细胞数 White blood cells count (WBC)/($10^9/L$)	6.22 ± 0.98	6.53 ± 0.89	6.17 ± 0.69	0.056	0.946
淋巴细胞数 Lymphocytes count (LYMF)/($10^9/L$)	4.72 ± 0.69	4.93 ± 0.63	4.33 ± 0.43	0.278	0.761
淋巴细胞百分含量 Lymphocyte percent (LYMF%)/%	76.9 ± 2.7	76.6 ± 1.9	72.2 ± 5.1	0.563	0.581
中间粒细胞数 Middle leucocyte count (MID)/($10^9/L$)	0.46 ± 0.10	0.49 ± 0.09	0.65 ± 0.17	0.632	0.545
中间粒细胞百分含量 Middle leucocyte percent (MID%)/%	6.38 ± 0.74	6.31 ± 0.52	9.08 ± 1.40	2.766	0.095
中性粒细胞数 Neutrophil granulocytes count (GRAN)/($10^9/L$)	1.04 ± 0.26	1.11 ± 0.21	1.18 ± 0.38	0.056	0.945
中性粒细胞百分含量 Neutrophil granulocytes percent (GRAN%)/%	16.7 ± 2.1	17.7 ± 1.7	19.9 ± 4.5	0.310	0.739

表中数据为平均值 $\pm$ 标准误

Data are mean $\pm$ SE. WS: Warm BAT sham-removed group; CS: Cold BAT sham-removed group; CR: Cold BAT removed group

3 讨论

环境温度是影响动物生理功能的重要环境因子, 本研究发现逐渐降温和切除 IBAT 对黑线仓鼠免疫器官 (胸腺和脾脏)、细胞免疫力、血液学指标包括白细胞数、淋巴细胞数等均没有显著影响, 这与之之前研究中逐渐降温不影响黑线仓鼠上述免疫学指标和血液学指标的结果相同 (Xu and Wang, 2023), 表明低温条件下黑线仓鼠的免疫能力可以保持稳定。

3.1 体质量、身体成分和器官

本研究发现逐渐降温对黑线仓鼠体质量没有显著影响, 这与低温条件下食物供给充足有关; 并且低温下黑线仓鼠的食物摄入增加, 弥补了低温下的高能量消耗, 这与之之前在该物种中的研究结果一致 (Zhao, 2011; Xu and Hu, 2017; Xu *et al.*, 2017)。低温下布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (Zhang and Wang, 2007; Xu *et al.*, 2019a) 和长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) (Xu *et al.*, 2019b) 等动物的摄食量同样会增加。黑线仓鼠体质量不受 IBAT 切除的影响, 长爪沙鼠 (Yang *et al.*, 2012) 和布氏田鼠 (Liu *et al.*, 2023) 的体质量也不受 IBAT 切除的影响, 可见切除 IBAT 对动物的体质量影响很小。随着气温下降, 黑线仓鼠除增加摄食外, 还动用身体的脂肪来满足低温下的高能量需求, 可见无论雌性还是雄性黑线仓鼠, 即使食物供给

充足, 也会动用体内的能量贮存以适应低温环境, 这是该物种适应低温的一种能量策略 (Xu and Hu, 2017; Xu *et al.*, 2017)。小肠鲜质量及长度、结肠鲜质量、总消化道长低温下均显著增加, 暗示黑线仓鼠加工食物的能力和消化能力增强。低温条件下小肠鲜质量及长度的增加是对低温或冬季能量需求增加的适应 (Daan *et al.*, 1990; Hammond and Wunder, 1995)。在其他物种中也发现相似现象, 如长爪沙鼠的胃鲜质量、小肠鲜质量及其长度、盲肠鲜质量及其长度, 小毛足鼠 (*Phodopus roborovskii*) 小肠鲜质量及其长度、盲肠鲜质量及其长度、大肠鲜质量及其长度 (Chi and Wang, 2011), 布氏田鼠的小肠长度 (Zhang and Wang, 2006; Xu *et al.*, 2019a) 在低温条件下均显著增加。黑线仓鼠的代谢活性器官如心脏、肝脏、肾脏的鲜质量不受低温影响, 这与其他物种在低温环境中代谢活性器官质量增加的结果存在差异 (Zhang and Wang, 2006; Chi and Wang, 2011; Yang *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2019a, 2019b)。本研究发现, 切除 IBAT 不影响黑线仓鼠的身体成分, 如胴体鲜质量, 皮下脂肪、肠系膜脂肪、腹膜后脂肪和总脂肪质量, 器官鲜质量和消化道长等, 切除 IBAT 后长爪沙鼠的身体成分和器官鲜质量同样没有变化 (Yang *et al.*, 2012), 表明切除 IBAT 不影响动物的身体成分和器官质量。

3.2 免疫和能量状态

PHA 反应是将 PHA 注射入皮下, 可诱导 T 细胞和天然免疫细胞的活化和增殖而导致肿胀, 可以反映哺乳动物的细胞免疫力和天然免疫能力 (Smits *et al.*, 1999; Bellocq *et al.*, 2006; Zhang and Zhao, 2015)。本研究发现 PHA 反应不受逐渐降温的影响, 直接低温处理 (Xu *et al.*, 2017; Xu and Hu 2017) 或逐渐降温 (Xu and Wang, 2023) 均不影响其 PHA 反应, 暗示黑线仓鼠的细胞免疫力和天然免疫能力在低温环境仍能保持稳定。拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) (Demas and Nelson, 1998) 和长爪沙鼠的细胞免疫力和天然免疫能力同样不受低温的影响 (Yang *et al.*, 2012), 这对动物在低温环境中的存活很重要。免疫器官如胸腺和脾脏, 能间接地反映动物的免疫功能, 相同条件下免疫器官越大, 免疫功能越强 (Calder and Kew, 2002; Smith and Hunt, 2004)。血液中细胞种类和数量同样可以反映动物的健康状况 (Kim and Kang, 2016; Xu and Hu, 2020), 如白细胞、淋巴细胞、中间粒细胞和中性粒细胞能直接参与机体的免疫反应, 可反映动物适应性免疫和天然免疫能力 (Calder and Kew, 2002; Xu and Hu, 2020)。本研究发现, 黑线仓鼠的免疫器官 (胸腺与脾脏)、白细胞、淋巴细胞、中间粒细胞和中性粒细胞等免疫学指标不受逐渐降温的影响, 这些结果表明低温条件下黑线仓鼠免疫能力保持稳定可能是该物种分布于中国北方地区的原因之一。黑线仓鼠的细胞免疫力和天然免疫能力、胸腺与脾脏、白细胞、淋巴细胞、中间粒细胞和中性粒细胞等免疫学指标同样不受 IBAT 切除的影响, 低温下切除 IBAT 也不影响长爪沙鼠的免疫功能 (Yang *et al.*, 2012), 但切除部分 IBAT 却能增强大鼠细胞免疫力 (Janković *et al.*, 1975), 表明切除 IBAT 对免疫能力的影响存在物种差异。切除 IBAT 不影响黑线仓鼠免疫的原因之一可能在于实验过程中食物资源供应充足, 因此机体均能为免疫功能和产热过程提供充足的能量; 另外, 低温会增加动物的 NST (Heldmaier *et al.*, 1982)。本研究不足之处在于没有检测黑线仓鼠的 NST, 但黑线仓鼠的产热能力在低温时增加 (Zhao, 2011), 并且低温下 IBAT 切除不影响长爪沙鼠的 NST (Yang *et al.*, 2012)。综上, 这些结果暗示黑线仓鼠免疫能力与产热能力之间可能

不存在权衡。至于食物资源短缺时这两个生理过程是否存在权衡, 还需要进一步研究。

黑线仓鼠免疫功能不受低温影响的原因可能与机体的能量状态 (体脂和血糖) 有关。WAT 除作为能量贮存场所外, 还是重要的内分泌和免疫器官, 在免疫反应中起重要作用 (Ahima and Flier, 2000; Trayhurn, 2005; Schäffler *et al.*, 2007)。WAT 可为动物的生理功能包括免疫反应提供能量 (Demas *et al.*, 1997; Moret and Schmid-Hempel, 2000), 与体脂含量较高的动物相比, 体脂含量较低的动物分配给免疫反应的能量会较少 (Houston *et al.*, 2007), 因此体脂的降低会抑制免疫 (Demas *et al.*, 2003; Demas, 2004; Xu and Zhao, 2022)。本研究发现切除 IBAT 不影响体脂质量, 但逐渐降温降低了总体脂质量, 并且体脂与 PHA 反应、WBC、LYMP、MID、GRAN 等免疫学指标的相关性均不显著, 暗示黑线仓鼠的免疫功能不受低温或 IBAT 切除的影响可能与体脂含量的变化无关。

葡萄糖可为免疫细胞的正常存活、增殖和正常功能的发挥提供能量, 因此在免疫反应中发挥重要作用 (Kaminogawa and Nanno, 2004; Matarese and Cava, 2004; Maciver *et al.*, 2008)。限食 (Hadri *et al.*, 2004)、禁食 (Xu and Wang, 2011) 或 2-脱氧葡萄糖处理等引起的葡萄糖可利用性降低 (Zysling and Demas, 2007; Martin *et al.*, 2008) 均会抑制动物的免疫功能。本研究发现黑线仓鼠的血糖水平不受 IBAT 切除或低温的影响, 并且血糖水平与 PHA 反应、WBC、LYMP、MID、GRAN 等免疫学指标的相关性不显著, 表明血糖水平的稳定可能是免疫功能不受 IBAT 切除或低温影响的另一原因。

总之, 逐渐降温不影响黑线仓鼠的体质量、大部分身体成分和大多数器官鲜质量, 但逐渐降温降低了总体脂质量, 增加了食物摄入以及小肠鲜质量及长度、结肠鲜质量、总消化道长, 暗示低温条件下黑线仓鼠加工食物的能力和消化能力增强, 除增加摄食外, 还动用能量贮存以适应低温下高能量需求。切除 IBAT 不影响黑线仓鼠的体质量、摄食、身体成分和器官鲜质量, 对免疫学指标包括免疫器官质量 (胸腺和脾脏)、细胞免疫力和天然免疫能力、白细胞数、淋巴细胞数也没有影响, 暗示免疫能力与产热能力之间可能不存在权衡。

致谢: 感谢曲阜师范大学校医院王莹老师为血常规检测提供的帮助。

参考文献:

- Ahima R S, Flier J S. 2000. Adipose tissue as an endocrine organ [J]. *Trends in Endocrinology and Metabolism*, **11**: 327–332.
- Belloq J G, Krasnov B R, Khokhlova I S, Pinshow B. 2006. Temporal dynamics of a T-cell mediated immune response in desert rodents [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **145**: 554–559.
- Calder P C, Kew S. 2002. The immune system: a target for functional foods? [J]. *British Journal of Nutrition*, **88**: S165–176.
- Cannon B, Nedergaard J A N. 2004. Brown adipose tissue: function and physiological significance [J]. *Physiological Reviews*, **84**: 277–359.
- Chi Q S, Wang D H. 2011. Thermal physiology and energetics in male desert hamsters (*Phodopus roborovskii*) during cold acclimation [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, **181**: 91–103.
- Demas G E, Chefer V, Talan M I, Nelson R J. 1997. Metabolic costs of mounting an antigen-stimulated immune response in adult and aged C57BL/6J mice [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **273**: 1631–1637.
- Demas G E, Drazen D L, Nelson R J. 2003. Reductions in total body fat decrease humoral immunity [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, **270**: 905–911.
- Demas G E, Nelson R J. 1998. Photoperiod, ambient temperature, and food availability interact to affect reproductive and immune function in adult male deer mice (*Peromyscus maniculatus*) [J]. *Journal of Biological Rhythms*, **13**: 253–262.
- Demas G E. 2004. The energetics of immunity: a neuroendocrine link between energy balance and immune function [J]. *Hormone and Behavior*, **45**: 173–180.
- Daan S, Masman D, Groenewold A. 1990. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **259**: R333–340.
- Hadri L E, Garlich J D, Qureshi M A, Ferket P R, Odetallah N H. 2004. Glucose and electrolyte supplementation of drinking water improve the immune responses of poult with inanition [J]. *Poultry Science*, **83**: 803–809.
- Hammond K A, Wunder B A. 1995. Effect of cold temperatures on the morphology of gastrointestinal tracts of two microtine rodents [J]. *Journal of Mammalogy*, **76**: 232–239.
- Hayward J, Davies P. 1972. Evidence for the mediatory role of brown adipose tissue during nonshivering thermogenesis in the cold-acclimated mouse [J]. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, **50**: 168–170.
- 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]. *Journal of Comparative Physiology B*, **156**: 237–245.
- Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J, Latteier B. 1982. Photoperiod and ambient temperature as environmental cues for seasonal thermogenic adaptation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus* [J]. *International Journal of Biometeorology*, **26**: 339–345.
- Horwitz B A, Detrick J F, Smith R E. 1972. Norepinephrine-induced thermogenesis: effect of interscapular brown fat [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **28**: 284–286.
- Houston A I, McNamara J M, Barta Z, Klasing K C. 2007. The effect of energy reserves and food availability on optimal immune defence [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**: 2835–2842.
- Hull D, Segall M. 1965. The contribution of brown adipose tissue to heat production in the new-born rabbit [J]. *The Journal of Physiology*, **181**: 449–457.
- Janković B D, Janežić A, Popesković L. 1975. Brown adipose tissue and immunity: effect of neonatal adipectomy on humoral and cellular immune reactions in the rat [J]. *Immunology*, **28**: 597–609.
- Kaminogawa S, Nanno M. 2004. Modulation of immune functions by foods [J]. *eCAM*, **1**. DOI: 10.1093/ecam/neh042.
- Keipert S, Gaudry M J, Kutschke M, Keuper M, Dela Rosa M A S, Cheng Y M, Kuhn J M M, Laterveer R, Cotrim C A, Giere P, Perocchi F, Feederle R, Crichton P G, Lutter D, Jastroch M. 2024. Two-stage evolution of mammalian adipose tissue thermogenesis [J]. *Science*, **384**: 1111–1117.
- Kim J H, Kang J C. 2016. Changes in hematological parameters, plasma cortisol, and acetylcholinesterase of juvenile rockfish, *Sebastes schlegelii* supplemented with the dietary ascorbic acid [J]. *Aquaculture Reports*, **4**: 80–85.
- Liu M, Zhang X Y, Wang C Z, Wang D H. 2023. Recruitment of muscle genes as an effect of brown adipose tissue ablation in cold-acclimated Brandt's voles (*Lasiodopomys brandtii*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, **24** (1). DOI: 10.3390/ijms24010342.
- Lu H Q, Li Y C, Zhang X D. 1987. Age determination, age structure and population dynamics of striped hamster [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **7**: 28–34. (in Chinese)
- Maciver N J, Jacobs S R, Wieman H L, Wofford J A, Colloff J L, Rathmell J C. 2008. Glucose metabolism in lymphocytes is a regulated process with significant effects on immune cell function and survival [J]. *Journal of Leukocyte Biology*, **84**: 949–957.
- Martin L B, Weil Z M, Nelson R J. 2007. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363** (1490): 321–339.
- Martin L B, Weil Z M, Bowers S L, Nelson R J. 2008. Sex-specific effects of glucose deprivation on cell-mediated immunity and reproduction in Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*) [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, **178**: 623–628.
- Matarese G, Cava A L. 2004. The intricate interface between immune system and metabolism [J]. *Trends in Immunology*, **25**: 193–200.

- Moret Y, Schmid-Hempel P. 2000. Survival for immunity: the price of immune system activation for bumblebee workers [J]. *Science*, **290**: 1166–1168.
- Nelson R J, Demas G E. 1996. Seasonal changes in immune function [J]. *Quarterly Review of Biology*, **71**: 511–548.
- Nelson R J. 2004. Seasonal immune function and sickness responses [J]. *Trends in Immunology*, **25**: 187–192.
- Sakers A, Siqueira M K D, Seale P, Villanueva C J. 2022. Adipose-tissue plasticity in health and disease [J]. *Cell*, **185**: 419–446.
- Schäffler A, Schölmerich J, Salzberger B. 2007. Adipose tissue as an immunological organ: Toll-like receptors, C1q/TNFs and CTRPs [J]. *Trends in Immunology*, **28**: 393–399.
- Schwenke R A, Lazzaro B P, Wolfner M F. 2016. Reproduction-immunity trade-offs in insects [J]. *Annual Review of Entomology*, **61**: 239–256.
- Smith K G, Hunt J L. 2004. On the use of spleen mass as a measure of avian immune system strength [J]. *Oecologia*, **138**: 28–31.
- Smits J E, Bortolotti G R, Tella J L. 1999. Simplifying the phytohemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence [J]. *Functional Ecology*, **13**: 567–572.
- Trayhurn P. 2005. Endocrine and signalling role of adipose tissue: new perspectives on fat [J]. *Acta Physiologica Scandinavica*, **184**: 285–293.
- Xu D L, Hu X K, Tian Y F. 2017. Effect of temperature and food restriction on immune function in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, **220**: 2187–2195.
- Xu D L, Hu X K. 2017. Photoperiod and temperature differently affect immune function in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **204**: 211–218.
- Xu D L, Hu X K, Tian Y F. 2018. Seasonal variations in cellular and humoral immunity in male striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Biology Open*, **7**: 1–8.
- Xu D L, Hu X K. 2020. Season and sex have different effects on hematology and cytokines in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, **190**: 87–100.
- Xu D L, Hu X K, Tian Y F, Wang D H. 2021. Seasonal changes in immune function in female striped hamsters [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **41** (2): 182–192. (in Chinese)
- Xu D L, Xu L X. 2015. Effect of food restriction on immune function in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **35**: 1882–1890. (in Chinese)
- Xu D L, Xu M M, Wang D H. 2019b. Effects of air temperatures on antioxidant defense and immunity in Mongolian gerbils [J]. *Journal of Thermal Biology*, **84**: 111–120.
- Xu D L, Xu M M, Wang D H. 2019a. Effect of temperature on antioxidant defense and innate immunity in Brandt's voles [J]. *Zoological Research*, **40**: 305–316.
- Xu D L, Wang D H. 2010. Fasting suppresses T cell-mediated immunity in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **155**: 25–33.
- Xu D L, Wang D H. 2011. Glucose supplement reverses the fasting-induced suppression of cellular immunity in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Zoology*, **114**: 306–312.
- Xu D L, Wang D H. 2012. Advances in ecological immunology [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **32**: 6251–6258. (in Chinese)
- Xu D L, Zhao M X. 2022. Leptin mediates the suppressive effect of partial fat removal on cellular and humoral immunity in striped hamsters [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **271**. DOI: 10.1016/j.cbpa.2022.111256.
- Xu D L, Wang Y H. 2023. Effect of gradual increase and decrease in temperature on innate, cellular and humoral immunity in striped hamsters [J]. *Mammalian Biology*, **103**: 265–276.
- Yang D B, Xu Y C, Wang D H. 2012. Partial removal of brown adipose tissue enhances humoral immunity in warm-acclimated Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *General and Comparative Endocrinology*, **175**: 144–152.
- Yu Y, Zhao M X, Wang Y H, Zhang X Y, Xu D L, Wang D H. 2022. Seasonal changes in immune function in female striped hamsters [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **42**: 286–294. (in Chinese)
- Zang Z Q, Huang S L, Zhao Z J. 2015a. Response patterns of phytohemagglutinin-induced skin swelling at different reproductive phases in female striped hamster (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **35**: 74–79. (in Chinese)
- Zang Z Q, Huang S L, Zhao Z J. 2015b. No simultaneous increase of humoral immune response and resting metabolic rate in striped hamsters followed a single KLH challenge [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **35**: 405–411. (in Chinese)
- Zhang X Y, Wang D H. 2007. Thermogenesis, food intake and serum leptin in cold-exposed lactating Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, **210**: 512–521.
- Zhang X Y, Wang D H. 2006. Energy metabolism, thermogenesis and body mass regulation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) during cold acclimation and rewarming [J]. *Hormones and Behavior*, **50**: 61–69.
- Zhang Z Q, Wang D H. 2006. Seasonal changes in immune function, body fat mass and organ mass in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **26**: 338–345. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Zhao Z J. 2015. Correlations between phytohemagglutinin response and leukocyte profile, and bactericidal capacity in a wild rodent [J]. *Integrative Zoology*, **10**: 302–310.
- Zhang Z B, Wang Z W. 1998. *Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture* [M]. Beijing: Ocean Publishing House.
- Zhao Z J, Cao J, Meng X L, Li Y B. 2010. Seasonal variations in metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*) [J]. *Journal of Thermal Biology*, **35**: 52–57.
- Zhao Z J. 2011. Serum leptin, energy budget and thermogenesis in striped hamsters exposed to consecutive decrease in ambient temperatures [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, **84**: 560–72.

- Zysling D A, Demas G E. 2007. Metabolic stress suppresses humoral immune function in long-day, but not short-day, Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*) [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, **177**: 339–347.
- 于伟, 赵明星, 王玉辉, 张学英, 徐德立, 王德华. 2022. 花生对非繁殖期雌性黑线仓鼠细胞免疫和血液指标的影响 [J]. 兽类学报, **42** (3): 286–294.
- 卢浩泉, 李玉春, 张学栋. 1987. 黑线仓鼠种群年龄组成及其数量季节消长的研究 [J]. 兽类学报, **7** (1): 28–34.
- 张志强, 王德华. 2006. 长爪沙鼠免疫功能、体脂含量和器官重量的季节变化 [J]. 兽类学报, **26** (4): 338–345.
- 张志强, 黄淑丽, 赵志军. 2015a. 不同繁殖状态雌性黑线仓鼠对植物血凝素的反应模式 [J]. 兽类学报, **35** (1): 74–79.
- 张志强, 黄淑丽, 赵志军. 2015b. KLH单独刺激不影响黑线仓鼠的静止代谢率 [J]. 兽类学报, **35** (4): 405–411.
- 张知彬, 王祖望. 1998. 农业重要害鼠的生态学及控制对策 [M]. 北京: 海洋出版社, 1–286.
- 徐德立, 王德华. 2012. 生态免疫学研究进展 [J]. 生态学报, **32** (19): 6251–6258.
- 徐德立, 胡晓凯, 田玉芬, 王德华. 2021. 雌性黑线仓鼠免疫功能季节变化 [J]. 兽类学报, **41** (2): 182–192.
- 徐德立, 徐来祥. 2015. 食物限制对黑线仓鼠免疫功能的影响 [J]. 生态学报, **35** (6): 1882–1890.