

甲状腺激素对白头鹀基础产热的影响

彭丽洁¹, 唐小丽¹, 柳劲松^{1,*}, 孟海涛²

(1 温州大学生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035; 2 黑龙江省齐齐哈尔市实验中学, 黑龙江 齐齐哈尔 161006)

摘要: 甲状腺激素对动物的基础产热有调节作用, 甲状腺活性的增加往往与基础代谢的增加相伴行。通过每日饲喂甲状腺素(T_4)研究了甲状腺机能亢进对白头鹀(*Pycnonotus sinensis*)代谢产热的影响。代谢率的测定采用封闭式流体压力呼吸计测定, 细胞色素 C 氧化酶(COX)采用铂氧电极-溶氧仪测定, 反应温度为 30℃, 肝脏和肌肉的线粒体状态 4 呼吸采用铂氧电极-溶氧仪测定, 反应温度为 30℃, 线粒体蛋白的测定以牛血清蛋白作为标准, 采用 Folin-phenol 方法, 测定肝脏和肌肉组织的蛋白质含量。与对照组相比, 甲亢组的基础代谢率(BMR)明显升高; 肝脏及肌肉组织状态 4 呼吸增加; 肝脏和肌肉线粒体的 COX 活力升高。
关键词: 白头鹀; 甲状腺机能亢进; 基础代谢率; 产热调节

The effects of thyroid hormone on basal thermogenesis in (*Pycnonotus sinensis*)

PENG Lijie¹, TANG Xiaoli¹, LIU Jinsong^{1,*}, MENG Haitao²

1 School of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, Zhejiang, China

2 The Qiqihar Experimental High School, Qiqihar, 161006, Heilongjiang, China

Abstract: Thyroid hormones (thyroxine T_4 and triiodothyronine T_3) are unique in their ability to stimulate basal thermogenesis for small birds. The present study aims to examine the effect of thyroid hormones on thermogenesis in hyperthyroid Chinese bulbuls (*Pycnonotus sinensis*) that was fed T_4 laced poultry food for 3 weeks. Birds were housed at room temperature (18—26℃). The rate of oxygen consumption was measured using the closed-circuit respirometer. The mitochondrial protein contents were determined by the Folin phenol method with bovine serum albumin as a standard. Respiration of liver and muscle mitochondria were measured polarographically at 30℃ in the presence of succinate using an oxygen electrode units (Hansatech Instruments Ltd., English). The activity of cytochrome C oxidase (COX) was also determined polarographically at 30℃. Chinese bulbuls fed on T_4 -laced poultry food showed increases in basal metabolic rate (BMR) during 3-week acclimation. Finally, these bulbuls had higher levels of mitochondrial protein contents in muscle, state 4 respiration and COX activity in liver and muscle and serum T_4 and T_3 contents than that of control bulbuls. These results provide support for the hypothesis that thyroid hormones play an important role in the regulation of thermogenic ability by stimulating mitochondrial respiration and enzyme activities associated with aerobic metabolism.

Key Words: *Pycnonotus sinensis*; hyperthyroidism; basal metabolic rate; thermoregulation

内温动物通过增加产热和保持热量来维持正常的体温与能量平衡^[1-2]。动物的产热包括两大类: 专性产热和选择性产热。专性产热是指动物在热中性温度区的产热, 产生于全身各个器官。主要包括基础代谢产热^[3]。选择性产热是指动物对环境胁迫、季节信号等生态因子做出的有别于专性产热的代谢反应, 又称为兼性产热、调节性产热或适应性产热。主要包括非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis, NST)、颤抖性产热(shivering thermogenesis, ST)以及食物诱导的产热(diet induced thermogenesis, DIT)^[4]。

基础代谢率(Basal metabolic rate, BMR)是动物为了维持正常的生理功能而进行的最小产热速率, 是动物

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30670324, 30870377); 浙江省自然科学基金资助项目(Y506089); 浙江省新苗人才计划资助项目

收稿日期: 2009-06-23; **修订日期:** 2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljs@wzu.edu.cn

在清醒时维持身体各项基本功能所需的最小能量值^[5-6]。除了特殊情况下的无氧代谢,动物产生的热量与消耗的氧气成正比。基础代谢产热是生理生态学中的重要指标,已经成为种间和种内能量代谢水平比较的重要参数,它能反映不同物种不同个体的能量消耗水平,并且受到环境生理学家、生态生理学家和比较生理学家等的重视^[7]。对基础代谢机理的分析,有助于理解基础代谢产热在适应中的作用,从而进一步阐述动物对环境的特殊适应性^[8-9]。尽管动物在自然状态下极少处于基础的能量消耗水平,基础产热作为生理指标衡量产热调节及在野外由于活动而增加的能量消耗是非常有用的^[10]。近年来研究表明,鸟类的肌肉中含有解偶联蛋白,称鸟类解偶联蛋白(avian uncoupling protein, avUCP)与小型哺乳动物褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)中的解偶联蛋白1(uncoupling protein, 1 UCP1)相似,在鸟类的适应性产热、ST产热和最大代谢过程中有重要的作用^[18]。

甲状腺激素(甲状腺素 T_4 和三碘甲状腺原氨酸 T_3)在内温动物的生长发育和代谢方面起着重要的作用^[11]。甲状腺激素可以调节细胞代谢和刺激机体产热。甲状腺激素对机体各组织细胞的作用主要有两个方面:一方面使许多组织的分解代谢增强,增加产热;另一方面又促使许多组织细胞内的蛋白质、RNA 及 DNA 的合成增多,这两方面是密切相关的^[12]。许多研究表明,甲状腺活性的增加往往与基础代谢的增加相伴行^[13]。甲状腺激素可以通过以下几种途径来提高动物的专性产热:(1)它可以刺激线粒体的增殖,刺激肌肉和肝脏线粒体蛋白质合成的增加及酶合成的增加,使这些组织的代谢活性增加,导致基础代谢提高;(2)改变线粒体的结构组成,加速底物的氧化;(3)提高 $Na^+ - K^+ - ATP$ 酶的活性和细胞的能量需要,促进线粒体底物的氧化,从而提高产热^[1,12]。血清中增加甲状腺激素的含量可以明显提高鸟类的专性产热如北美金翅(*Carduelis tristis*)、主红雀(*Cardinalis cardinalis*)、大山雀(*Parus major*)和褐头山雀(*P. montanus*)^[14-16]。血清中缺乏甲状腺激素鸟类的基础或静止代谢率(resting metabolic rate, RMR)降低 30% 或更多,明显降低对寒冷的耐受性,表明鸟类的专性产热至少 30% 依赖于甲状腺激素^[17]。

甲状腺激素对选择性产热也有非常重要的作用,骨骼肌是 ST 产热的主要部位,也是动物 BMR 产热的主要场所之一,甲状腺激素可以提高骨骼肌的产热能力^[18-19]。鸟类提高选择性产热的潜在机制是增加骨骼肌的重量来提高 ST 产热、提高肌肉组织的细胞色素 C 氧化酶的活力和线粒体呼吸^[20]。缺乏甲状腺激素,肌肉的产热能力明显降低^[21]。此外,甲状腺激素还可以通过底物循环、离子循环和线粒体质子漏(mitochondrial proton leakage)等其他途径影响鸟类的选择性产热^[11]。

白头鹀(*Pycnonotus sinensis*)分布于欧亚大陆及非洲北部、中南半岛和中国的东南沿海地区、太平洋诸岛屿。在我国,白头鹀是一种常见的留鸟,分布于长江流域及以南的广大地区,包括海南和台湾;南及广西西南等地。白头鹀栖息于平原或丘陵的灌丛、竹林、针叶林、村落附近。食性很杂,随着季节的变化而不同,春夏季以动物性食物为主,秋冬两季主要吃植物性食物^[22]。白头鹀具有较高的体温,热传导和上临界温度,较宽的热中性区和较低的代谢率,符合南方小型鸟类的代谢特征^[23]。代谢产热有明显的季节性变化,内脏器官及肌肉重量都与 BMR 的大小呈正相关^[24-25]。伴随全球气候的变暖,白头鹀有向北方扩散的趋势,目前发现白头鹀以扩散至东北等地^[26],由于白头鹀数量大,是具有代表性的良好材料,对于白头鹀的基础产热研究有助于了解白头鹀对环境的适应机制和进化对策。本文通过喂以甲状腺激素造成动物甲状腺机能亢进,以探讨甲状腺激素在动物适应性产热过程中所起的作用。

1 材料与方法

1.1 实验动物

实验所用的白头鹀成体于 2006 年 10 月捕自温州地区(27°29'N, 120°51'E),标记并分笼饲养于温州大学动物实验房内,每笼(50cm × 50cm × 60cm)一只,自由饮水。实验室平均温度为 21.3℃(18—26℃),自然光照。温州地区年平均温度为 18℃,变化范围从 2℃到 40.7℃,其中最热月(7 月份)和最冷月(1 月份)的平均气温分别是 39℃和 7℃。

将白头鹀标记并分笼饲养于温州大学生态学重点实验室鸟类饲养房中,每笼(50cm × 50cm × 60cm)一

只,在自然光照的环境条件下自由取食和饮水,白头鹎的饲养采用无锡通威有限公司生产的标准鸟类颗粒饲料(型号为 T822),实验室平均温度为 20.8℃(17—25℃)。动物捕获后在实验室适应 2 周后用于实验。选取 16 只成年健康的个体进行实验。对照组 7 只,平均体重为 32.4g,实验组 9 只,平均体重为 33.6g。

1.2 甲状腺机能亢进实验

将动物分为 2 组:(1)对照组,动物饲养在自然环境室内温度中。(2)甲状腺机能亢进组,动物饲养在自然环境室内温度中,每天将甲状腺素添加到食物中饲喂(T_4 ,0.5mg/kg,美国 Sigma 公司产品),处理 3 周,使动物处于甲状腺机能亢进状态^[27]。

1.3 代谢测定

代谢率的测定采用封闭式流体压力呼吸计在近热中性区(25 ± 0.5)℃测定,水浴控温。呼吸室体积为 3.6L。用干燥硅胶和 KOH 吸收呼吸室内的水分和 CO_2 。实验前动物饥饿 3h,放入呼吸室内适应 60min,待动物稳定后,开始记录。每隔 5min 记录 1 次,选择 2 个连续的,稳定的最低值计算代谢率,共测定 60min^[23]。

1.4 线粒体制备、线粒体的呼吸和细胞色素 C 氧化酶(COX)活力的测定

线粒体的制备、线粒体的呼吸及 COX 活力的测定于次日进行。肝脏线粒体的制备按照 Sundin 等^[28]介绍的方法;肌肉线粒体的制备参考 Oufara 等^[29]的方法进行。COX 按改良的 Sundin 等^[30]的方法,采用铂氧电极-溶氧仪(英国 Hansatech, DW-1)测定,反应温度为 30℃,反应杯总体积为 2 ml,加入 1.99 ml 基质液(100mmol/L KCl, 20mmol/L TES, 1mmol/L EGTA, 2mmol/L $MgCl_2$, 4mmol/L KH_2PO_4 , 60mmol/L BSA, pH 7.2)和 0.01 ml 线粒体提取液,以细胞色素 C 作底物。肝脏和肌肉的线粒体状态 4 呼吸采用铂氧电极-溶氧仪测定,反应温度为 30℃,反应杯总体积为 2 ml,加入 1.98 ml 基质液(225 mmol/L sucrose, 50 mmol/L Tris/HCl, 5 mmol/L $MgCl_2$, 1 mmol/L EDTA, 5 mmol/L KH_2PO_4 , pH 7.2)和 0.02 ml 线粒体提取液,以琥珀酸作底物。

1.5 蛋白质含量测定

线粒体蛋白的测定以牛血清蛋白作为标准,采用 Lowry 等^[31]的方法,测定肝脏和肌肉组织的蛋白质含量。

1.6 血清 T_3 和 T_4 浓度测定

采用中国原子能研究院生产的 T_3 和 T_4 放射免疫药盒进行测定。

1.7 统计分析

利用 SPSS 统计软件包进行统计处理,两组之间的差异性采用 t -检验。文中数据以平均值 $\pm$ 标准误(mean $\pm$ SE)表示, $P < 0.05$ 即认为差异显著。

2 结果

2.1 甲状腺素处理后白头鹎血清 T_3 和 T_4 的变化

与对照组相比, T_4 处理 3 周后的白头鹎血清 T_4 的浓度明显升高,是其对照组的 2.0 倍($t = 4.373$, $df = 14$, $P = 0.000$)(图 1)。 T_4 处理后白头鹎血清 T_3 的浓度也显著上升,是其对照组的 3.1 倍($t = 5.302$, $df = 14$, $P = 0.000$)。表明 T_4 的处理,确实使动物处于甲状腺机能亢进状态(图 1)。

2.2 甲状腺机能亢进(简称甲亢)对白头鹎体重和 BMR 的影响

T_4 对白头鹎体重没有显著影响,在饲喂初期体重均略有下降,在适应环境后则持续在一个平稳状态上,无显著差异(图 2)。

甲亢组白头鹎的代谢率比对照组白头鹎的代谢率明显升高,甲亢组的单位体重 BMR($J/g \cdot h$)是对照组的 1.29 倍($t = 2.683$, $df = 14$, $P = 0.018$),而整体代谢率(kJ/h)是对照组的 1.32% 倍($t = 3.019$, $df = 14$, $P = 0.009$)(图 3)。

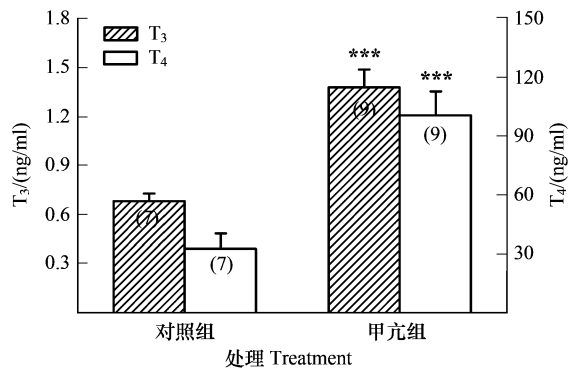
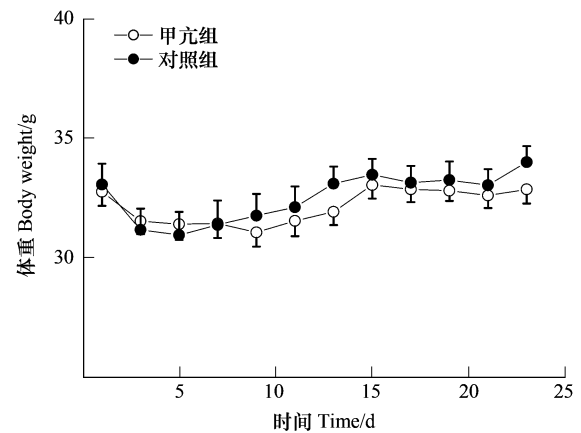
图1 白头鹇血清中 T_3 和 T_4 含量Fig. 1 Serum T_3 and T_4 of Chinese bulbuls*** $P < 0.0001$, 对照组 = 7 只, 甲亢组 = 9 只

图2 甲状腺激素对白头鹇体重的影响

Fig. 2 Effects of thyroid hormone on body weight in Chinese bulbuls

对照组 = 7 只, 甲亢组 = 9 只

2.3 甲亢对白头鹇肝脏产热的影响

甲亢对白头鹇肝脏重量及线粒体蛋白含量也没有显著影响,但甲亢使肝脏的线粒体状态4呼吸明显升高,单位线粒体呼吸($\text{nmolO}_2/(\text{min} \cdot \text{mg protein})$)是对照组的1.53倍($t = 3.713$, $df = 14$, $P = 0.002$),每克组织线粒体呼吸($\mu\text{molO}_2/(\text{min} \cdot \text{g tissue})$)是对照组的1.64倍($t = 3.409$, $df = 14$, $P = 0.004$) (表1)。甲亢组细胞色素C氧化酶活力明显高于对照组,单位酶活力($\text{nmolO}_2/(\text{min} \cdot \text{mg protein})$)增加了41% ($t = 2.798$, $df = 14$, $P = 0.014$),每克组织酶活力($\mu\text{molO}_2/(\text{min} \cdot \text{g tissue})$)增加了50% ($t = 2.406$, $df = 14$, $P = 0.031$) (图4)。

2.4 甲亢对白头鹇肌肉产热的影响

与对照组相比,甲亢组的肌肉线粒体蛋白明显升高,是对照组的1.8倍($t = 2.413$, $df = 14$, $P = 0.030$) (表2)。

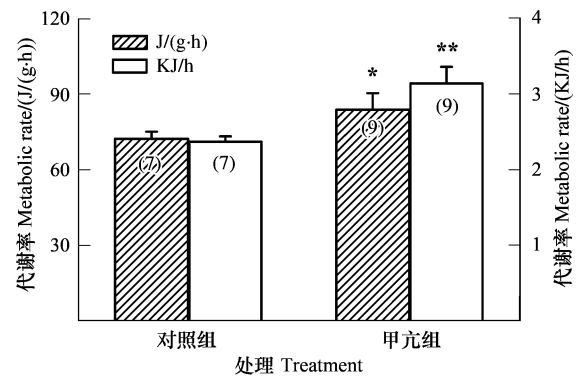


图3 甲状腺激素对白头鹇 BMR 的影响

Fig. 3 Effects of thyroid hormone on BMR in Chinese bulbuls

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

表1 甲状腺激素对白头鹇肝脏产热的影响

Table 1 Effects of thyroid hormone on liver thermogenesis in Chinese bulbuls

项目 Item	对照组 Control	甲亢组 Hyperthyroidism	差异显著性 Significance
样本数 Sample size	7	9	
体重 Body mass/g	32.4 ± 0.5	33.3 ± 0.5	$t = 1.109$, $df = 14$, $P = 0.286$
肝脏 Liver			
线粒体蛋白 Mitochondrial protein/(mg / g)	19.55 ± 1.96	20.40 ± 0.72	$t = 0.450$, $df = 14$, $P = 0.660$
线粒体状态4呼吸 State 4 respiration			
nmol/(min·mg protein)	34.83 ± 2.00	53.44 ± 4.11	$t = 3.713$, $df = 14$, $P = 0.002$
$\mu\text{mol}/(\text{min} \cdot \text{g tissue})$	0.67 ± 0.06	1.10 ± 0.10	$t = 3.409$, $df = 14$, $P = 0.004$

甲状腺激素使肌肉的线粒体状态4呼吸明显升高,单位线粒体呼吸升高了151% ($t = 2.832$, $df = 14$, $P =$

0.030), 每克组织线粒体呼吸升高了 368% ($t=3.189$, $df=14$, $P=0.007$) (表 2)。甲亢组的肌肉细胞色素 C 氧化酶的每克组织酶活力比对照组增加 124% ($t=3.059$, $df=14$, $P=0.008$), 单位酶活力与对照组相比, 差异不显著 ($t=1.280$, $df=14$, $P=0.221$) (图 5)。

表 2 甲状腺激素对白头鹀肌肉产热的影响

Table 2 Effects of thyroid hormone on muscle thermogenesis in Chinese bulbuls

项目 Item	对照组 Control	甲亢组 Hyperthyroidism	差异显著性 Significance
样本数 Sample size	7	9	
体重 Body mass/g	32.4 ± 0.5	33.3 ± 0.5	$t=1.109$, $df=14$, $P=0.286$
肌肉 Muscle			
线粒体蛋白 Mitochondrial protein/(mg / g)	8.68 ± 2.20	15.67 ± 1.90	$t=2.413$, $df=14$, $P=0.030$
线粒体状态 4 呼吸 State 4 respiration			
nmol/(min·mg protein)	96.18 ± 17.28	241.54 ± 42.94	$t=2.832$, $df=14$, $P=0.030$
μmol/(min·g tissue)	0.79 ± 0.17	3.70 ± 0.79	$t=3.189$, $df=14$, $P=0.007$

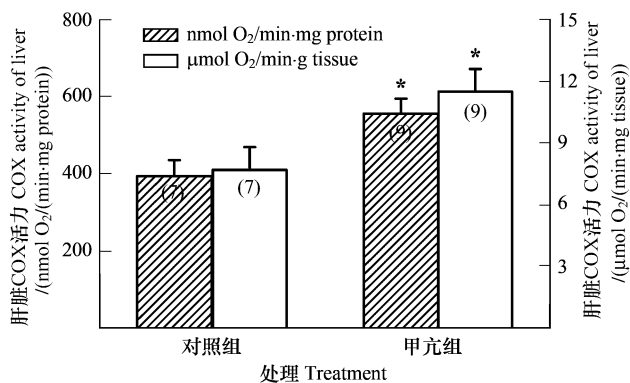


图 4 甲状腺激素对白头鹀肝脏细胞色素 C 氧化酶活力的影响
Fig. 4 Effects of thyroid hormone on mitochondrial cytochrome C oxidase activity of liver in Chinese bulbuls
* $P < 0.05$

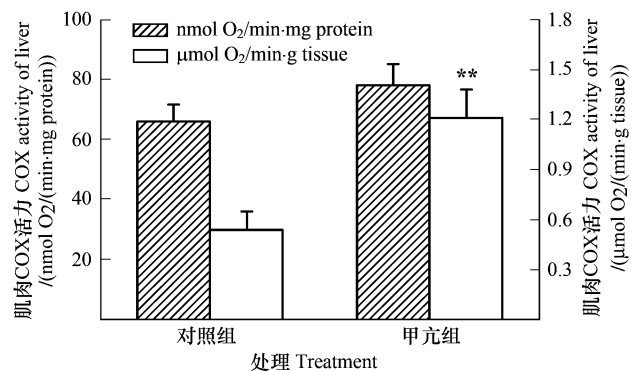


图 5 甲状腺激素对白头鹀肌肉细胞色素 C 氧化酶活力的影响
Fig. 5 Effects of thyroid hormone on mitochondrial cytochrome C oxidase activity of muscle in Chinese bulbuls
* * $P < 0.01$

3 讨论

3.1 甲状腺激素对白头鹀体重和 BMR 的影响

对于小型鸟类,体重的调整是一个非常重要的适应对策。许多环境因子如温度、食物的质和量、光照和鸟类自身的生理状态等在动物的体重调节方面有重要作用^[32]。外源甲状腺激素对鸟类体重的影响仍不确定,一些研究表明外源甲状腺激素可以降低鸟类的体重如家鸡 (*Gallus domesticus*)^[33] 和小鹀 (*Emberiza pusilla*)^[27],而一些结果表现出相反的结果^[34]。结果表明白头鹀经过 3 周 T_4 处理后甲亢组的体重较与对照组相比没有明显差异。

处于甲亢状态的白头鹀,代谢产热明显地高于对照组动物,单位体重 BMR 比对照组高 29%,整体 BMR 比对照组高 32%。这与生活在温带小鹀 (*Emberiza pusilla*) 的产热特征相似。小鹀经甲状腺激素处理后其整体代谢水平明显增加,当小鹀注射浓度为 4×10^{-9} mol/L 和 6×10^{-9} mol/L 的 T_4 时,其 BMR 分别比对照组高出 41% 和 58%^[27]。由此可见,白头鹀体内甲状腺激素的水平调控了机体的基础产热状态。相似的结果也发现于小型哺乳动物,如布氏田鼠 (*Microtus brandti*) 经甲状腺激素处理后其整体代谢水平明显增加,甲亢低温组的 RMR 比温暖对照组高 57%^[35]。长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 低温环境和暖温环境的甲亢组的 BMR

分别比对照组升高 26% 和 39%^[36]。

3.2 甲状腺激素对白头鹀肝脏和肌肉产热的影响

(1) 肝脏 由于机体在静止状态下 69% 的热量来自于内脏器官和肌肉,而肝脏在总代谢中占据了 20%,因此肝脏是动物能量消耗的重要器官^[37-38]。离体的肝细胞在静息状态下用于驱动质子漏的氧耗比率可以达到 20%—25%^[35]。动物肝脏氧消耗的增加是由于增加肝细胞线粒体的质子漏、ATP 的转化和非线粒体呼吸^[39]。细胞色素 C 氧化酶是线粒体内重要的呼吸酶之一,其活力的变化可以反映出组织内代谢产热的差异^[35]。Liu 等^[27]发现小鹀经甲状腺激素处理后,其肝脏线粒体呼吸和细胞色素 C 氧化酶活力明显增加,并解释高水平的细胞产热对甲亢动物具有适应意义。Liu 等^[40]在研究甲状腺激素对布氏田鼠的产热影响时得出相似的结论,并认为甲状腺激素明显参与了布氏田鼠的基础代谢调节。白头鹀经甲状腺激素处理后,肝脏的单位线粒体呼吸和每克组织线粒体呼吸分别比其对照组升高 53% 和 64%;细胞色素 C 氧化酶单位酶活力和每克组织酶活力分别增加了 41% 和 50%。这些结果表明白头鹀肝脏线粒体质子漏及细胞色素 C 氧化酶依赖于甲状腺状态。

(2) 肌肉 肌肉是鸟类 ST 的重要场所,也是鸟类 BMR 产热的主要场所之一,骨骼肌线粒体中的质子漏特征与肝脏和其他组织中的质子漏十分相似,表明肌肉质子漏也是代谢产热的重要贡献者^[41]。Collin 等^[18]通过对家鸡(*Gallus gallus*)的研究表明有以下作用:①可以上调 avUCP mRNA 水平;②提高线粒体 avUCP 的表达;③引起线粒体解偶联,增加线粒体状态 4 呼吸,降低线粒体膜的势能($\Delta\psi$)。Goglia 等^[42]认为肌肉线粒体呼吸的某些参数(如状态 4 呼吸、呼吸控制率和线粒体膜的势能)的改变和代谢率密切相关。Liu 等^[24]通过对小鹀的研究表明 T_3 可以通过增加肌肉线粒体状态 4 呼吸,降低线粒体膜的势能来增加动物的整体产热。白头鹀肌肉的单位线粒体呼吸和每克组织线粒体呼吸分别比其对照组提高了 151% 和 368%;细胞色素 C 氧化酶每克组织酶活力上升 124%,表明甲状腺激素通过刺激肌肉线粒体呼吸,提高酶活,使白头鹀的整体产热能力增加。白头鹀甲亢组肝脏和肌肉组织质子漏和细胞色素 C 氧化酶活力的升高可以部分体现出其整体代谢水平的提高。

总之,甲状腺激素通过作用于白头鹀的肝脏和肌肉等组织,使组织的线粒体的呼吸增加,细胞色素 C 氧化酶活力升高,是提高动物整体产热能力的基础。

致谢 中国科学院动物研究所王德华博士和北京师范大学生命科学院李庆芬教授提供 Kalabukhov-Skvortsov 呼吸测定仪;美国南达科塔大学 Dr. D. L. Swanson 惠赠部分文献资料,特此致谢。

References:

- [1] Lanni A, Moreno M, Lombardi A, Goglia F. Thyroid hormone and uncoupling proteins. *FEBS Letters*, 2003, 543: 5-10.
- [2] Zaninovich A A, Rebagliati I, Raíces M, Rice C, Hagmüller K. Mitochondrial respiration in muscle and liver from cold-acclimated hypothyroid rats. *Journal of Applied Physiology*, 2003, 95: 1584-1590.
- [3] Cherel Y, Durant J M, Lacroix. Plasma thyroid hormone pattern in king penguin chicks: a semi-altricial bird with an extended posthatching developmental period. *General and Comparative Endocrinology*, 2004, 136: 398-405.
- [4] Himms-Hagen J. Brown adipose tissue thermogenesis: role in the thermoregulation, energy regulation and obesity. In: Schonbaum E, Lomax P, eds. *Thermoregulation physiology and biochemistry*. New York: Pergamon Press, 1990: 327-414.
- [5] AL-Mansour M I. Seasonal variation in basal metabolic rate and body composition within individual sanderling bird *Calidris alba*. *International Journal of Biological Science*, 2004, 4: 564-567.
- [6] McKechnie A E, Wolf B O. The allometry of avian basal metabolic rate: good predictions need good data. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2004, 77: 502-521.
- [7] McNab B K. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology*, 1997, 70: 718-720.
- [8] McNamara J M, Ekman J, Houston A I. The effect of thermoregulatory substitution on optimal energy reserves of small birds in winter. *Oikos*, 2004, 105: 192-196.
- [9] Swanson D L. Are summit metabolism and thermogenic endurance correlated in winter-acclimatized passerine birds? *Journal of Comparative Physiology B*, 2001, 171: 475-481.

- [10] Nagy K A, Girard I A, Brown T K. Energetics of free-ranging mammals, reptiles and birds. *Annual Review of Nutrition*, 1999, 19: 247-277.
- [11] Decuypere E, Van As P, Van der Geyten S, Darras V. Thyroid hormone availability and activity in avian species: a review. *Domestic Animal Endocrinology*, 2005, 29: 63-77.
- [12] Yen P M. Physiological and molecular basis of thyroid hormone action. *Physiological Reviews*, 2001, 81: 1097-1142.
- [13] Tomasi T E, Horwitz B A. Thyroid function and cold acclimation in the hamster, *Mesocricetus auratus*. *American Journal of Physiology*, 1987, 252: E260-E267.
- [14] Burger M F, Denver R J. Plasma thyroid hormone concentrations in a wintering passerine bird: their relationship to geographic variation, environmental factors, metabolic rate, and body fat. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2002, 75: 187-199.
- [15] Dawson W R, Carey C, Van't Hof T J. Metabolic aspects of shivering thermogenesis in passerines during winter. *Ornis Scandinavica*, 1992, 23: 381-387.
- [16] Silverin B, Viebke P A, Westin J, Scanes C G. Seasonal changes in body weight, fat depots, and plasma levels of thyroxine and growth hormone in free-living great tits (*Parus major*) and willow tits (*P. montanus*). *General and Comparative Endocrinology*, 1989, 73: 404-416.
- [17] Enrique J, Silva M D. The thermogenic effect of thyroid hormone and its clinical implications. *Annals of Internal Medicine*, 2003, 139: 205-213.
- [18] Collin A, Taouis M, Buyse J, Ifuta N B, Darras V M, Van As P, Malheiros R D, Moraes V M B, Decuypere E. Thyroid status, but not insulin status, affects expression of avian uncoupling protein mRNA in chicken. *American Journal of Physiology*, 2002, 284: E771-E777.
- [19] Rolfe D F S, Newman J M B, Buckingham J A, Clark M G, Brand M D. Contribution of mitochondrial proton leak to respiration rate in working skeletal muscle and liver and to SMR. *American Journal of Physiology*, 1999, 276: C692-C699.
- [20] Collin A, Buyse J, Van As P, Darras V M, Malheiros R D, Moraes V M B, Reyns G E, Taouis M, Decuypere E. Cold-induced enhancement of avian uncoupling protein expression, heat production and triiodothyronine concentrations in broiler chicks. *General and Comparative Endocrinology*, 2003, 130: 70-77.
- [21] Dridi S, Onagbesan O, Swennen Q, Buyse J, Decuypere E, Taouis M. Gene expression, tissue distribution and potential physiological role of uncoupling protein in avian species. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2004, 139A: 273-283.
- [22] Zheng G M, Zhang C Z. *Birds in China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002, 169-232.
- [23] Zhang Y P, Liu J S, Hu X J, Yang Y, Chen L D. Metabolism and thermoregulation in two species of passerines from south-eastern China in summer. *Acta Zoologica Sinica*, 2006, 52: 641-647.
- [24] Zhang G K, Fang Y Y, Jiang X H, Liu J S, Zhang Y P. Adaptive Plasticity in Metabolic Rate and Organ Masses among *Pycnonotus sinensis*, in Seasonal Acclimatization. *Chinese Journal of Zoology*, 2008, 43: 13-19.
- [25] Zheng W H, Liu J S, Jiang X H, Fang Y Y, Zhang G K. Seasonal variation on metabolism and thermoregulation in Chinese bulbul. *Journal of Thermal Biology*, 2008, 33: 315-319.
- [26] Song Z M. A New Bird Record in Northeast: *Pycnonotus sinensis*. *Journal of Mudanjiang Normal University*, 2006, 54: 1-2.
- [27] Liu J S, Chen Y Q, Li M. Thyroid hormones increase liver and muscle thermogenic capacity in the little buntings. *Journal of Thermal Biology*, 2006, 31: 386-393.
- [28] Sundin U, Mills I, Fain J N. Thyroid-catecholamine interactions in isolated brown adipocytes. *Metabolism*, 1984, 33: 1028-1033.
- [29] Oufara S, Barre H, Rouanet J L, Minaire Y. Great adaptability of brown adipose tissue mitochondria to extreme ambient temperature in control and cold-acclimation gerbils as compared with mice. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1988, 90B: 209-214.
- [30] Sundin U, Moore G, Nedergaard J, Cannon B. Thermogenin amount and activity in hamster brown fat mitochondria: Effect of cold acclimation. *American Journal of Physiology*, 1987, 252: R822-R832.
- [31] Lowry O H, Rosebrough N J, Farr A L, Randall R J. Protein measurement with Folin phenol reagent. *The Journal of Biological Chemistry*, 1951, 193: 265-275.
- [32] Guglielmo C G, Williams T D. Phenotypic flexibility of body composition in relation to migratory state, age, and sex in the Western sandpiper (*Calidris mauri*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 2003, 76: 84-98.
- [33] Snyder G K, Coelho J R, Jensen D R. Body temperature regulation and consumption in young chicks fed thyroid hormone. *Canadian Journal of Zoology*, 1991, 69: 1842-1847.
- [34] Singh A, Reineke E P, Binger R K. Influence of thyroid status of the chick on growth and metabolism, with observations on several parameters of thyroid function. *Poultry Science*, 1968, 47: 212-219.
- [35] Li Q F, Sun R Y, Huang C X, Wang Z K, Liu X T, Hou J J, Liu J S, Cai L Q, Li N, Zhang S Z, Wang Y. Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2001, 129A: 949-961.
- [36] Liu J S, Yang M, Huang C X, Sun R Y, Wang D H. Thyroid hormones stimulate thermogenesis in Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*) // Lovegrove B G, McKechnie A E, eds. *Hypometabolism in animals: Hibernation, torpor and cryobiology*. Pietermaritzburg: University of KwaZulu-

Natal, 2008, 187-196.

- [37] Coutre P, Hulbert A J. Relationship between body mass, tissue metabolic rate, and sodium pump activity in mammalian liver and kidney. *American Journal of Physiology*, 1995, 268: R641-R650.
- [38] Villarin J J, Schaeffer P J, Markle R A, Lindstedt S L. Chronic cold exposure increases liver oxidative capacity in the marsupial *Monodelphis domestica*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2003, 136A: 621-630.
- [39] Else P L, Brand M D, Turner N, Hulbert A J. Respiration rate of hepatocytes varies with body mass in birds. *The Journal of Experimental Biology*, 2004, 207: 2305-2311.
- [40] Liu X T, Li Q F, Huang C X, Sun R Y. Effects of thyroid status on cold-adaptive thermogenesis in Brand's vole, *Microtus brandti*. *Physiological Zoology*, 1997, 70: 352-361.
- [41] Rolfe D F S, Brand M D. The physiological significance of mitochondrial proton leak in animal cells and tissues. *Bioscience Reports*, 1997, 17: 9-16.
- [42] Goglia F, Moreno M, Lanni A. Action of thyroid hormones at the cellular level: the mitochondrial target. *FEBS Letters*, 1999, 452: 115-120.

参考文献:

- [24] 张国凯,方媛媛,姜雪华,柳劲松,张永普. 白头鹀的代谢率与器官重量在季节驯化中的可塑性变化. *动物学杂志*, 2008, 43(4): 13-19.
- [26] 宋泽明. 东北鸟类新记录——白头鹀. *牡丹江师范学院学报(自然科学版)*, 2006, 54: 1-2.