

# 燕雀和麻雀代谢产热及消化道形态特征比较

柳劲松<sup>①②</sup> 宋春光<sup>①</sup> 王晓恒<sup>①</sup> 陈明焕<sup>①</sup> 王英<sup>①</sup>

(<sup>①</sup>齐齐哈尔大学生命科学与工程学院 齐齐哈尔 161006; <sup>②</sup>温州师范学院生物与环境科学学院 温州 325027)

**摘要:** 于2003年4~5月在黑龙江省齐齐哈尔市地区以10只燕雀(*Fringilla montifringilla*)和9只麻雀(*Passer montanus*)的耗氧量、肝脏和肌肉的线粒体呼吸、肝脏和肌肉的细胞色素C氧化酶活性及消化道形态特征等为指标,探讨了燕雀和麻雀代谢产热及消化道形态的差异。燕雀的代谢率、肝脏和肌肉的线粒体呼吸及细胞色素C氧化酶活性均显著低于麻雀;而消化道总长度及小肠长度均明显高于麻雀。表明选择压力的不同塑造了燕雀和麻雀对环境的适应对策不同。

**关键词:** 燕雀;麻雀;代谢产热;消化道形态

**中图分类号:** Q958, Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)03-02-06

## A Comparison of Metabolic Thermogenesis and Digestive Tract Morphology between Bramblings and Tree Sparrows

LIU Jin-Song<sup>①②</sup> SONG Chun-Guang<sup>①</sup> WANG Xiao-Heng<sup>①</sup> CHEN Ming-Huan<sup>①</sup> WANG Ying<sup>①</sup>

(<sup>①</sup> College of Life Science and Technology, Qiqihar University, Qiqihar 161006;

<sup>②</sup> College of Biological and Environmental Science, Wenzhou Teachers' College, Wenzhou 325027, China)

**Abstract:** In order to study the difference of metabolic thermogenesis and digestive tract morphology in Bramblings (*Fringilla montifringilla*) and Tree Sparrows (*Passer montanus*), we measured the metabolic rate (MR), mitochondrial respiration of liver and muscle, the activity of cytochrome C oxidase of liver and muscle, and digestive tract morphology in Bramblings and Tree Sparrows. The results were as follows: ① The MR of Bramblings was  $4.19 \pm 0.05$  ml O<sub>2</sub>/(g·h), 14% lower than that of Tree Sparrows [ $4.86 \pm 0.13$  ml O<sub>2</sub>/(g·h)]. ② Mitochondrial respiration in liver of Bramblings was  $34.67 \pm 5.17$  ng O/(min·mg protein) and that in muscle were  $38.45 \pm 6.36$  ng O/(min·mg protein), which was 65% and 37% of the value in Tree Sparrows. The activities of cytochrome C oxidase in liver mitochondria and muscle of Bramblings were  $89.53 \pm 14.61$  ng O/(min·mg protein) and  $51.03 \pm 8.70$  ng O/(min·mg protein), respectively, which were evidently lower than those of Tree Sparrows [ $146.43 \pm 21.76$  ng O/(min·mg protein) and  $97.84 \pm 20.63$  ng O/(min·mg protein), respectively]. ③ The lengths in total digestive tract and small intestine of Bramblings were  $295.5 \pm 14.2$  mm and  $254.4 \pm 10.9$  mm, respectively, which were 1.69 and 1.70 times of those in Tree Sparrows ( $174.6 \pm 6.7$  mm and  $149.4 \pm 3.5$  mm, respectively). Bramblings and Tree Sparrows select different adaptive strategies to their environments because they face

different selective stresses.

**Key words:** *Fringilla montifringilla*; *Passer montanus*; Metabolic thermogenesis; Digestive tract morphology

动物通过机体产热量的改变来应付外界环境温度称为适应性产热 (adaptive thermogenesis), 产热量的变化明显与环境温度有关<sup>[1]</sup>。恒温动物通过改变产热和散热的比率保持能量的平衡(产热和散热相等), 而鸟类保持最适的能量平衡是其主要的生存对策之一, 它影响着鸟类的分布和丰富度。鸟类对环境的形态、生理和行为的适应与其能量利用密切相关<sup>[2,3]</sup>。基础代谢率(basal metabolic rate, BMR)是动物在静止、禁食和热中性区的代谢率, 是动物保持正常生理功能的最小产热单位<sup>[2]</sup>。BMR作为鸟类能量消耗的指数已经受到环境生理学家、生态生理学家和比较生理学家的广泛关注, 对于了解其生活史对策、生理学和进化等具有重要意义<sup>[4]</sup>。

作为食物消化吸收的场所, 动物消化道形态结构与食性、食物质量及能量需求等密切相关, 同时可以影响食物的吸收效率<sup>[5]</sup>。Karasov等<sup>[6]</sup>从进化角度比较了迁徙性鸟类消化系统形态与食性的关系, 认为食性是导致种间消化道形态差异的主要原因之一。McWillimas等<sup>[5]</sup>比较了小型鸟类的消化道与食性的关系, 发现其消化道长度和重量存在明显的种间差异的现象。以种子为食的鸟类, 消化道总长度长于杂食性的鸟类; 以昆虫为食的鸟类消化道总长度最短。

燕雀(*Fringilla montifringilla*)分布于欧亚大陆中北部, 越冬于北非及南亚, 在我国南部为冬候鸟。燕雀主要以草籽和谷物为食, 在齐齐哈尔市地区为旅鸟, 每年见于4~5月和9~10月<sup>[7]</sup>。麻雀(*Passer montanus*)分布遍及全国, 杂食性, 夏季主要以昆虫为食, 在本地区为留鸟。有关麻雀的热能代谢及繁殖期消化道形态变化已有报道<sup>[8,9]</sup>, 关于燕雀和麻雀的能量代谢与消化道形态结构的比较研究未见报道。本文从细胞水平上测定了燕雀和麻雀肝脏和肌肉在产热

中的贡献。通过比较燕雀和麻雀的代谢产热差异, 探讨动物在不同环境条件下产热调节的特征。并结合消化道的形态特点, 试图揭示不同生境中的动物在长期进化过程中形成的不同适应对策。

## 1 材料与方法

**1.1 实验动物** 燕雀和麻雀于2003年4~5月间捕自黑龙江省齐齐哈尔市地区, 标记并分笼(每笼1只)饲养于齐齐哈尔大学动物实验室。在自然光照, 室温平均为21℃(15~29℃)的环境条件下自由取食和饮水。燕雀10只(7♂, 3♀), 平均体重为(18.02±0.36)g; 麻雀9只(5♂, 4♀), 平均体重为(18.74±0.59)g。燕雀和麻雀在实验室适应一周后用于实验。

**1.2 代谢测定** 动物的代谢率以每小时单位体重的耗氧量表示[ml O<sub>2</sub>/(g·h)]。耗氧量采用封闭式流体压力呼吸测定仪测定<sup>[10]</sup>, 水浴控制呼吸室温度, 温度控制在±0.5℃以内。呼吸室体积为3.6 L, 用KOH和硅胶吸收呼吸室内的CO<sub>2</sub>和水分。实验温度为25℃。代谢率(MR)的测定每天在14:00~20:00时进行。动物实验前禁食4 h, 放入呼吸室内适应1 h, 每隔5 min记录一次, 选择两个连续的、稳定的最低值计算MR, 共测定1 h的耗氧量。

**1.3 线粒体的制备及酶活力的测定** 肝脏及肌肉的线粒体制备, 线粒体状态4呼吸及细胞色素C氧化酶活力测定在次日进行, 其方法参阅李庆芬等<sup>[11]</sup>和Sundin等<sup>[12]</sup>。蛋白质质量按Folin-Phenol试剂法测定<sup>[13]</sup>, 以牛血清蛋白为标准。

**1.4 消化道长度、重量** 剖腹取出消化道各器官, 剔除肠系膜并平展为最大长度后以游标卡尺测量胃、小肠和直肠的长度(±1 mm); 用BS210S型电子天平分别称量各器官鲜重及干重(±0.1 g), 其中鲜重为各器官纵剖并经生理

盐水充分冲洗内容物再用滤纸吸收表面水分后的重量,干重为 60℃烘箱烘至恒重后的重量。

**1.5 统计分析** 利用 SPSS 统计软件包进行方差分析和 *t*-检验等有关统计处理,文中数据以平均值 ± 标准误 (mean ± SE) 表示, *P* < 0.05 即认为差异显著。

## 2 结果

**2.1 代谢产热** 在 25℃ 环境温度下,燕雀的代谢率为 (4.19 ± 0.05) ml O<sub>2</sub>/(g·h),是体重预期值的 135%<sup>[14]</sup>;在此温度下,麻雀的代谢率是

(4.86 ± 0.13) ml O<sub>2</sub>/(g·h),是 Ashoff 等<sup>[14]</sup> 预期值的 152%。二者之间的代谢率存在显著差异 (*t* = 4.46, *df* = 12.88, *P* = 0.001)(表 1)。

**2.2 线粒体蛋白含量** 燕雀肝脏和肌肉的线粒体蛋白含量分别是 (32.78 ± 5.62) mg/g 和 (6.31 ± 0.39) mg/g;麻雀肝脏和肌肉的线粒体蛋白含量分别是 (20.79 ± 1.79) mg/g 和 (6.05 ± 0.43) mg/g。两者的肝脏和肌肉的线粒体蛋白均无显著差异(分别为 *t* = 2.03, *df* = 10.79, *P* = 0.067 和 *t* = 0.45, *df* = 17, *P* = 0.661)(表 1)。

表 1 燕雀和麻雀代谢产热特征及组织蛋白含量比较

项目	燕雀 ( <i>F. montifringilla</i> )	麻雀 ( <i>P. montanus</i> )	差异显著性
样本数	10	9	
体重(g)	18.02 ± 0.36	18.74 ± 0.59	<i>t</i> = 1.05, <i>df</i> = 13.14, <i>P</i> = 0.314
代谢率(MR)			
ml O <sub>2</sub> /(g·h)	4.19 ± 0.05	4.86 ± 0.13	<i>t</i> = 4.46, <i>df</i> = 12.88, <i>P</i> = 0.001
ml O <sub>2</sub> /h	75.50 ± 0.91	91.08 ± 2.43	<i>t</i> = 5.95, <i>df</i> = 10.57, <i>P</i> = 0.000
肝脏重量(g)	0.45 ± 0.02	0.54 ± 0.02	<i>t</i> = 2.91, <i>df</i> = 17, <i>P</i> = 0.010
占体重%	2.50 ± 0.05	2.88 ± 0.04	<i>t</i> = 5.31, <i>df</i> = 17, <i>P</i> = 0.000
肝脏线粒体蛋白(mg/g)	32.78 ± 5.62	20.79 ± 1.79	<i>t</i> = 2.03, <i>df</i> = 10.79, <i>P</i> = 0.067
肌肉线粒体蛋白(mg/g)	6.31 ± 0.39	6.05 ± 0.43	<i>t</i> = 0.45, <i>df</i> = 17, <i>P</i> = 0.661

**2.3 线粒体呼吸** 燕雀肝脏和肌肉的线粒体状态4呼吸分别是 (34.67 ± 5.17) 毫微克原子氧/分·毫克蛋白和 (38.45 ± 6.36) 毫微克原子氧/分·毫克蛋白,明显低于麻雀肝脏和肌肉的线粒体呼吸[分别为 (53.24 ± 6.66) 毫微克原子氧/分·毫克蛋白和 (102.60 ± 21.39) 毫微克原子氧/分·

毫克蛋白](分别为 *t* = 2.23, *df* = 17, *P* = 0.04 和 *t* = 2.88, *df* = 9.41, *P* = 0.02),分别是麻雀线粒体呼吸的 65% 和 37%(图 1)。

**2.4 细胞色素 C 氧化酶活力** 燕雀肝脏和肌肉的细胞色素 C 氧化酶活力分别是 (89.53 ± 14.61) 毫微克原子氧/分·毫克蛋白和 (51.03 ±

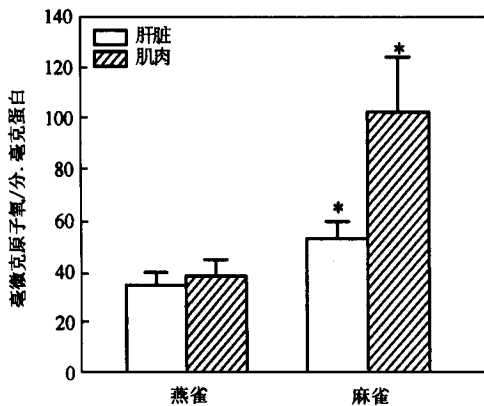


图 1 燕雀和麻雀的肝脏及肌肉线粒体呼吸

\* *P* < 0.05

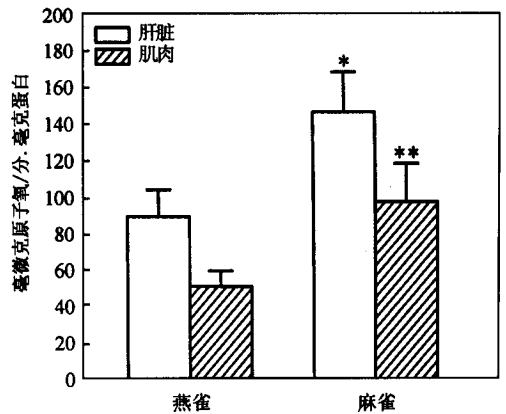


图 2 燕雀和麻雀的肝脏及肌肉细胞色素 C 氧化酶活力

\* *P* < 0.05, \*\* *P* < 0.01

8.70)毫微克原子氧/分·毫克蛋白(图2)。麻雀肝脏和肌肉的细胞色素 C 氧化酶活力分别是(146.43 ± 21.76)毫微克原子氧/分·毫克蛋白和(97.84 ± 20.63)毫微克原子氧/分·毫克蛋白,明显高于燕雀肝脏和肌肉的细胞色素 C 氧化酶活力(分别为  $t = 2.21$ ,  $df = 17$ ,  $P = 0.04$  和  $t = 3.11$ ,  $df = 17$ ,  $P = 0.006$ ),分别是燕雀的 1.64 和 1.92 倍(图2)。

**2.5 消化道长度、重量** 统计分析表明,燕雀的总消化道长度(TOL)及小肠长度(SIL)明显长于麻雀的总消化道长度和小肠长度。而燕雀的消化道总干重(TODM)、胃干重(STDM)和直肠干重(REDM)显著低于麻雀的消化道总干重、胃干重和直肠干重。除上述指标达到差异显著外,其它各项指标差异均不显著(表2)。

表2 燕雀、麻雀消化道长度和重量比较

项目	燕雀( <i>F. montifringilla</i> )	麻雀( <i>P. montanus</i> )	差异显著性
样本数	10	9	
体重(g)	18.02 ± 0.36	18.74 ± 0.59	$t = 1.05$ , $df = 13.14$ , $P = 0.314$
TOL(mm)	295.5 ± 14.2	174.6 ± 6.7	$t = 7.76$ , $df = 12.86$ , $P = 0.000$
TOWM(mg)	660.3 ± 52.8	664.9 ± 51.4	$t = 0.06$ , $df = 17$ , $P = 0.951$
TODM(mg)	145.5 ± 10.3	207.9 ± 16.7	$t = 3.25$ , $df = 17$ , $P = 0.005$
STL(mm)	11.4 ± 0.3	12.4 ± 0.5	$t = 1.92$ , $df = 17$ , $P = 0.071$
STWM(mg)	261.2 ± 14.2	330.7 ± 31.0	$t = 2.04$ , $df = 11.25$ , $P = 0.065$
STDM(mg)	84.6 ± 4.7	133.7 ± 11.6	$t = 3.91$ , $df = 10.59$ , $P = 0.003$
SIL(mm)	254.4 ± 10.9	149.4 ± 3.5	$t = 9.166$ , $df = 10.84$ , $P = 0.000$
SIWM(mg)	373.2 ± 35.8	313.6 ± 18.1	$t = 1.44$ , $df = 17$ , $P = 0.169$
SIDM(mg)	55.2 ± 5.6	69.3 ± 5.1	$t = 1.84$ , $df = 17$ , $P = 0.083$
REL(mm)	15.4 ± 1.1	12.7 ± 0.5	$t = 2.19$ , $df = 12.33$ , $P = 0.048$
REWM(mg)	25.9 ± 2.8	20.6 ± 2.3	$t = 1.44$ , $df = 17$ , $P = 0.169$
REDM(mg)	5.7 ± 0.09	4.9 ± 0.0	$t = 3.82$ , $df = 17$ , $P = 0.001$

TO:总消化道; L:长度; WM:鲜重; DM:干重; ST:胃; SI:小肠; RE:直肠

### 3 讨论

**3.1 整体代谢产热** 燕雀和麻雀的代谢率分别是体重预期值的 135% 和 152%<sup>[14]</sup>,明显高于热带地区鸟类的体重预期值(平均为 83%)<sup>[3]</sup>。生活在寒冷气候带的鸟类向着高代谢率的生理学适应进化,通过增加产热,提高对冷的耐受性<sup>[3]</sup>。北方地区鸟类自身维持的能量代价是比较高的,动物经常暴露于低温环境中,产热能力常常维持在较高水平,高水平的代谢率直接反映了动物对气候的适应<sup>[15]</sup>。燕雀和麻雀向北的分布可以扩展到俄罗斯的西伯利亚,具有北方动物代谢的特点,因此,低温寒冷可能是导致它们高代谢率的主要原因之一。Weathers<sup>[3]</sup>认为,生活在寒冷地区的小型鸟类,由于身体大小的限制使它们的毛皮隔热不能无限地增加,抵抗寒冷的主要方式可能是增加产热。高纬度地区的鸟类,通过增加机体的内源性产热(即增加

代谢产热),增强对寒冷的耐受性,具有重要的适应意义<sup>[16]</sup>。如普通朱雀(*Carpodacus erythrinus*)的期望值相应为 109%;栗鹀(*Emberiza rutila*)的期望值相应为 146%;鹁岩鹀(*Prunella rubeculoides*)的期望值相应为 115%<sup>[17-19]</sup>。然而燕雀的整体代谢产热却明显低于麻雀,这可能由于其生存环境不同及适应对策不同造成的。麻雀为留鸟,生活在城市及农村广大地区。燕雀为季节性迁徙鸟类,在欧亚大陆中北部地区繁殖,在北非、南亚及我国南部越冬,在齐齐哈尔地区为旅鸟。一般来说,在相对恶劣的条件下,自然选择应偏向于低代谢率的种类。因为代谢率低,食物需要量相对减少,有利于提高食物短缺时的存活率。麻雀是寒冷地区适应能力相对较差的种类,为伴人物种,仅分布于人们居住房屋周围的狭小地区,这种区域内具有与开阔的草原和林地不同的小气候<sup>[19]</sup>。

**3.2 细胞代谢产热** 质子漏(proton leak)是质

子返回基质时不通过 ATP 合成酶复合体进行 ATP 合成,而直接通过线粒体内膜回到基质的过程。这一过程中,贮存在质子动力势中的自由能全部以热的形式释放。质子漏在动物的基础代谢中占有重要的地位,对细胞的呼吸和整体的代谢率都有重要的贡献<sup>[20]</sup>。肝脏是动物氧气消耗的重要器官,承担了呼吸率的 15% ~ 20%,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 26%<sup>[20]</sup>。骨骼肌线粒体中的质子漏特征与肝脏和其它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。Brand 等<sup>[20]</sup>发现骨骼肌线粒体质子漏对呼吸速率和有效 P/O 比有很强的控制作用,细胞内有效 P/O 比是最大值的 34%。因此,骨骼肌的线粒体质子漏在能量代谢中的作用比肝的还要重要<sup>[21]</sup>。细胞色素 C 氧化酶是线粒体内重要的呼吸酶之一,其酶活力的变化可以反映出组织内代谢产热的差异<sup>[22]</sup>。如动物在冷驯化 (acclimation) 或季节性低温驯化 (acclimatization) 后,其组织中线粒体呼吸及细胞色素 C 氧化酶活力明显增加<sup>[22]</sup>。由图 1 和图 2 可以看出燕雀肝脏的线粒体状态 4 呼吸(质子漏)明显低于麻雀肝脏的线粒体呼吸,仅是麻雀线粒体呼吸的 65%;其肌肉线粒体呼吸也仅为麻雀线粒体呼吸的 37%。燕雀肝脏和肌肉的细胞色素 C 氧化酶活力也显著低于麻雀肝脏和肌肉的细胞色素 C 氧化酶活力,仅为后者的 61% 和 52%,表明燕雀肝脏和肌肉的代谢产热明显低于麻雀肝脏和肌肉的代谢产热。专性产热 (obligatory thermogenesis) 对动物维持稳定的体温和正常的生理机能起着非常重要的作用,因而质子漏和细胞色素氧化酶活力产热对动物维持体温和正常的生理机能有重要的作用<sup>[23]</sup>。以上可以看出,两种动物不同组织质子漏和细胞色素氧化酶活力的差异可以部分体现出两种动物整体代谢水平的差异。

**3.3 消化道形态与能量需求** 消化道形态结构与能量需求或能量利用之间有密切的关系,消化道大小和形态的自我调节是动物获能策略的重要组成部分。不同物种对能量需求不同,

使消化道各器官的形态结构和功能发生不同的代偿性变化以适应不同食性和食物条件<sup>[7]</sup>。在自然生境中,动物首先要发现和获得食物,并处理、消化和吸收,才能获得能量。因此,在能量利用和蛋白质合成方面,消化道是动物身体最敏感的器官之一。许多研究表明,消化道的形态与食性、食物质量及能量需求等密切相关<sup>[24]</sup>。燕雀和麻雀等雀形目鸟类盲肠退化,因此,胃和小肠对食物的消化与吸收起着至关重要的作用<sup>[25]</sup>。由于体型大小和食性的差异,不同种类鸟类小肠的种间差异大于直肠及消化道全长,与食性、生境相适应有关<sup>[26]</sup>。DeGouler 等<sup>[25]</sup>和 McWilliamas 等<sup>[5]</sup>从进化角度比较了鸟类消化道长度与食性的关系时发现草食性动物的消化道长于杂食性者及肉食性者,三者中以食昆虫者消化道长度最短。燕雀主要以草籽和谷物为食,分布于开阔的草原和林地;麻雀为伴人物种,仅分布于城市及农村的狭小地区,杂食性,夏季主要以昆虫为食。在体重相近的条件下,燕雀小肠长度比麻雀的小肠长度长 70%,体现出食物质量的不同塑造了消化道形态的差异。理论上讲,消化道长度的增加有许多益处:(1)增加食物在消化道内的滞留时间 (retention time),使食物的消化率增加或维持不变;(2)增加食物的消化和吸收率,使单位时间内消化能增加;(3)可使食物短期存储,以备在安全或温暖的环境中利用<sup>[27]</sup>。因此,以植食性为主的季节性迁徙性鸟类具有相对较长的消化道是不难理解的。

总之,由于燕雀和麻雀的生存环境和对环境的适应对策不同,塑造了它们在整体代谢、细胞代谢及消化道形态上的差异。

**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学院李庆芬教授提供 Kalabukhov-Skvortsov 呼吸测定仪,特此致谢。

## 参 考 文 献

- [1] Jessen C ed. *Temperature Regulation in Humans and Other Mammals*. Berlin: Springer-Verlag, 2001, 115 ~ 143.

- [ 2 ] Eduardo J, Bicudo P B, Bianco A C, *et al.* Adaptive thermogenesis in hummingbirds. *J Exp Biol*, 2002, **205**: 2 267 ~ 2 273.
- [ 3 ] Weathers W W. Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. *Oecologia* (Berl.), 1979, **42**: 81 ~ 89.
- [ 4 ] Rezende E L, Swanson D L, Novoa F F, *et al.* Passerines versus nonpasserines: so far, no statistical differences in the scaling of avian energetics. *J Exp Biol*, 2002, **205**: 101 ~ 107.
- [ 5 ] McWilliams S R, Karasov W H. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comp Biochem Physiol*, 2001, **128A**: 579 ~ 593.
- [ 6 ] Karasov W H, Cork C J. Test of a reactor-based digestion optimization model for nectar-eating rainbow lorikeets. *Physiol Zool*, 1996, **69**: 117 ~ 138.
- [ 7 ] MacKinnon J, Phillipps K eds. A field Guide to the Birds of China. Oxford: Oxford University Press, 2000, 394 ~ 414.
- [ 8 ] Caviedes E, Afik D, Martinez del Rio C, *et al.* Dietary modulation of intestinal enzymes of the house sparrow (*Passer domesticus*): testing an adaptive hypothesis. *Comp Biochem Physiol*, 2000, **125A**: 11 ~ 24.
- [ 9 ] 柳劲松, 王俊森, 杨秀芝等. 麻雀的消化道在繁殖期间的形态变化及适应意义. *野生动物*, 1995, **5**: 39 ~ 43.
- [ 10 ] Górecki A. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement. In: Grodziński W, ed. *IBP Handbook No 24. Methods for Ecological Energetics*. Oxford: Blackwell Science, 1975, 309 ~ 313.
- [ 11 ] 李庆芬, 蔡兵, 黄晨西等. 大鼠恒温能力和产热的胚后发育. *动物学报*, 1992, **38**(1): 87 ~ 94.
- [ 12 ] Sundin U, Moore G, Nedergaard J, *et al.* Thermogenin amount and activity in hamster brown fat mitochondria: effect of cold acclimation. *Am J Physiol*, 1987, **252**: R822 ~ R832.
- [ 13 ] Lowry O H, Rosebrough N J, Farr A L, *et al.* Protein measurement with Folin phenol reagent. *J Bio Chem*, 1951, **193**: 265 ~ 275.
- [ 14 ] Ashoff J, Pohl H. Der ruheumsatz von vögeln als funktion der tageszeit und der körpergröße. *J Ornithol*, 1970, **111**: 38 ~ 47.
- [ 15 ] Burton C T, Weathers W W. Energetics and thermoregulation of the gouldian finch (*Erythrura gouldiae*). *Emu*, 2003, **103**: 1 ~ 10.
- [ 16 ] Liknes E T, Swanson D L. Seasonal variation in cold tolerance, basal metabolic rate and maximal capacity for thermogenesis in white-breasted nuthatches *Sitta carolinensis* and downy woodpeckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents. *J Avian Biol*, 1996, **27**: 279 ~ 288.
- [ 17 ] 柳劲松, 王岩, 李豁然. 普通朱雀标准代谢率的初步研究. *动物学杂志*, 2001, **36**(3): 16 ~ 19.
- [ 18 ] 柳劲松, 张智研, 马红等. 小鸺和栗鸺静止代谢率的特征. *动物学报*, 2001, **47**(3): 347 ~ 350.
- [ 19 ] 邓合黎, 张晓爱. 高寒草甸几种雀形目鸟类的标准代谢 (SMR). *动物学报*, 1990, **36**(4): 377 ~ 384.
- [ 20 ] Brand M D, Chien L F, Ainscow E K, *et al.* The causes and functions of mitochondrial proton leak. *Biochem Biophys Acta*, 1994, **1187**: 132 ~ 139.
- [ 21 ] Porter R K. Mitochondrial proton leak: a role for uncoupling proteins 2 and 3? *Biochem Biophys Acta*, 2001, **1504**: 120 ~ 127.
- [ 22 ] Li Q F, Sun R Y, Huang C X, *et al.* Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comp Biochem Physiol*, 2001, **129A**: 946 ~ 961.
- [ 23 ] Lanni A, Moreno M, Lombardi, *et al.* Thyroid hormone and uncoupling proteins. *FEBS Letters*, 2003, **543**: 5 ~ 10.
- [ 24 ] McWilliams S R, Karasov W H. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comp Biochem Physiol*, 2001, **128A**: 579 ~ 593.
- [ 25 ] DeGoulier T F, Mahoney S A, Duke G E. Relationship of cecal lengths to food habits, taxonomic position, and intestinal lengths. *Condor*, 1999, **101**: 622 ~ 634.
- [ 26 ] Sibly R. Strategies in digestion and defecation. In: Townsend C R, Calow P, eds. *Physiological Ecology*. Oxford: Blackwell Science, 1981, 109 ~ 139.
- [ 27 ] Hammond K A, Wunder B A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster*. *Physiol Zool*, 1991, **64**: 541 ~ 567.