

中缅树鼩的非颤抖性产热及细胞呼吸特征*

王政昆 李庆芬 孙儒泳

(北京师范大学生物学系 北京 100875)

摘要 中缅树鼩(*Tupaia belangeri chinensis*)是东南亚树鼩中分布最北的一个种。在热中性区内的非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis NST)分别为 2.57 ± 0.21 (冬)和 2.21 ± 0.12 (夏) $\text{mlO}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$; 分别为体重预期值的 75.9%和 61.2%, 两者不仅冬季显著高于夏季, 而且亦高于典型的热带种类, 但低于温带类群。褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)的重量冬季为 $0.622 \pm 0.015 \text{ g}$, 夏季 $0.532 \pm 0.80 \text{ g}$, 冬季也显著高于夏季; 同时, BAT 总蛋白含量、线粒体蛋白含量以及细胞 α -磷酸甘油氧化酶和细胞色素 C 氧化酶活性, 冬季也显著高于夏季, 但增加的比例较温带种类低; 而肝脏细胞的上述指标及线粒体状态 III、状态 IV 呼吸等, 冬夏两季均无显著差异。因此, 中缅树鼩的 NST 和细胞产热能力介于热带与温带类群之间, 显示出向温带类型过渡的趋势。

关键词 中缅树鼩, 非颤抖性产热, 褐色脂肪组织, 细胞呼吸

非颤抖性产热(nonshivering thermogenesis NST)是哺乳动物受低温刺激时在短时间内迅速增加产热的一种有效途径, 对提高其低温耐受能力具有重要的生态适应意义; 从而引起国内外学者的极大兴趣, 并已从不同组织层次对 NST 的机制、调节因子、进化适应意义进行了比较深入的研究, 同时将这些研究成果运用到自然种群, 以阐明小型哺乳动物生理适应的多样性与进化适应的关系(Cannon 等, 1993; Heldmaier 等, 1990)。

关于热带、亚热带小型哺乳动物 NST 及细胞产热特征的研究并不多见, 一些学者认为热带种类的 NST 除受温度、光照等因素影响外, 可能还与其他因素有关(Haim 等, 1993)。因此, 对热带小型哺乳动物的研究不仅对深入探讨生理适应的多样性及其进化具有重要意义, 而且亦有利于产热理论的丰富与完善。

树鼩科(Tupaiidae)是一类仅分布于亚洲热带和亚热带, 并在系统进化上十分特殊的小型哺乳动物, 历年来都受到生物学和医学各分支学科的广泛重视, 并进行了大量而深入的研究。但对其 NST 能力的研究迄今尚未见报道。为了探讨热带亚热带小型哺乳动物 NST 及其细胞产热特征, 并进一步研究其进化适应意义, 我们在研究了中缅树鼩(*Tupaia belangeri chinensis*)的 RMR 和体温调节(王政昆等, 1994)的基础上, 进一步研究了它的 NST、BAT 和肝脏细胞的产热活性及其季节性变化。

* 国家自然科学基金; 云南省基础与应用科学研究基金资助项目

本文 1994 年 6 月 9 日收到, 同年 10 月 17 日修回

1 材料与方法

1.1 动物来源与饲养

中缅树鼩捕自云南省昆明市禄劝县屏山镇(海拔 1879 m)附近的灌丛中; 冬季 20 只(8 ♀, 12 ♂), 平均体重 123.90 ± 5.29 g; 夏季 21 只(10 ♀, 11 ♂), 平均体重 117.92 ± 3.2 g。动物捕回后, 分笼单只饲养, 饲养条件及捕捉地自然概况与《中缅树鼩静止代谢率的研究》(王政昆等, 1994)一文相同。

1.2 实验方法

1.2.1 NST 测定 由于去甲肾上腺素(NE)诱导的非颤抖性产热与冷诱导的产热是等价的, 机制亦相同(Jansky, 1973); 所以, 我们采用皮下注射 NE 诱导动物产热来测定动物的 NST。在热中性区内(30°C)(王政昆等, 1994), 动物先在呼吸室内适应 30 min 左右, 迅速取出动物, 在肩胛间注射与体重相应剂量(1 mg/kg BW)的 NE(剂量由预备实验决定, 作者另文报道), 再放回呼吸室内连续测定 30—40 min, 并以 5 min 内出现的最大持续耗氧量作为 $\text{NST}_{\max}$, 为了避免药物的影响每只动物只注射一次 NE。耗氧量测定见王政昆等(1994)。

每季实验结束后, 断颈处死动物, 仔细取出肩胛下 BAT, 在分析天平上称重(精确到 0.001 g)。

1.2.2 肝脏和 BAT 线粒体酶活力测定 ①线粒体的制备: 断颈处死动物, 迅速取出肝脏和肩胛 BAT, 分别置于含 0.25 M 蔗糖的提取液清洗、剪碎、匀浆, 匀浆液经 800 r/min 离心 7 min, 弃去沉淀上清液经 10000 r/min 离心 10 min, 沉淀出线粒体, 用提取液冲洗一次, 再经 10000 r/min 离心 10 min, 将所得的线粒体用提取液悬浮, 使每毫升悬浮液中含 2 g 肝脏线粒体或 1 g BAT 的线粒体。

②肝脏线粒体氧化磷酸化测定: 用铂氧电极-溶氧仪(中国科学院上海植物生理研究所研制生产)测定。反应温度 30°C , 反应杯总体积 3 ml(Estabrook, 1987)。测定 ADP/O 时, 以琥珀酸作底物, 加入 $0.5 \mu\text{mol ADP}$ 。

③酶活力测定: 细胞色素 C 氧化酶按照改良的 Sundin 等(1987)的方法测定; α -磷酸甘油氧化酶活力按照 Steffen(1977)法进行。

蛋白质测定按照 Lowry 等(1951)法、以牛血清白蛋白作标准。

2 结果

2.1 $\text{NST}_{\max}$ 和预期比

中缅树鼩在 30°C (热中性区内)时, 其 $\text{NST}_{\max}$ 冬季为 $2.57 \pm 0.21(n=15) \text{ ml/O}_2(\text{g} \cdot \text{h})$ 显著高于夏季 $2.21 \pm 0.12(n=14)(t=5.418, P<0.001)$; 两季的 $\text{NST}_{\max}$ 值分别为体重预期值($\text{NST}_{\max} - 30 \text{ W}^{-0.45}$, Heldmaier, 1971)的 75.9% 和 61.2%(表 1)。由此可见, 中缅树鼩的 NST 在其季节驯化过程中具有重要的作用。

2.2 BAT 和肝脏重量

中缅树鼩的 BAT 主要分布于肩胛下, 颈部两侧仅有少量分布, 与马来树鼩(*Tupaia glis*)(Chaffee, 1969, 1971)的结果相同, 而与啮齿类和食虫类不同。中缅树鼩肩胛下 BAT 重量冬夏两季分别为 $0.623 \pm 0.015 \text{ g}$ ($n=20$)和 $0.530 \pm 0.080(n=21)$, 冬季显著高于

夏季; 相对重量(冬: 0.51%; 夏: 0.43%, $t=5.096$, $P<0.001$)及用体重的 0.73 次方校正体重后的相对重量(冬: 1.847 ± 0.142 ; 夏: 1.497 ± 0.166 , $t=2.992$, $P<0.01$), 冬季均高于夏季。

表 1 中緬树鼯冬夏两季非颤抖性产热特征的比较

Tab. 1 The comparison of characteristics of NST of *Tupaia belangeri chinensis* in winter and summer ($\bar{X} \pm S.E$)

	冬季	夏季	T-test
体重(g)	123.9 ± 5.29	117.9 ± 3.20	$t=4.309$
NST _{max} (30℃)[mLO ₂ (g·h)]	2.57 ± 0.21	2.21 ± 0.12	$P<0.01$
NST _{max} /NST'	75.9	61.2	$t=5.418$
			$P<0.001$

NST' = $30 W^{-0.45}$, Heldmaier (1971)

表 2 中緬树鼯冬夏两季 BAT 细胞产热活性的比较

Tab. 2 The comparison of thermogenical activities of BAT cells in the tree shrew between winter and summer ($\bar{X} \pm S.E$)

	冬季	夏季
BAT(g)	0.623 ± 0.015	$0.530 \pm 0.080^*$
总蛋白[mg/(g·BAT)]	24.10 ± 1.01	$14.98 \pm 0.79^{**}$
线粒体蛋白[mg/(g·BAT)]	13.73 ± 1.35	$7.08 \pm 0.91^{**}$
α -磷酸甘油氧化酶[ng atoms O/(min·mg protein)]	63.28 ± 4.03	$19.09 \pm 1.05^{***}$
细胞色素 C 氧化酶[ng atoms O/(min·mg protein)]	1110.40 ± 111.3	$524.03 \pm 43.76^{**}$

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$ vs the group of winter

表 3 中緬树鼯冬夏两季肝脏产热活性的比较

Tab. 3 The comparison of thermogenical activities of liver of the tree shrew in winter and summer ($\bar{X} \pm S.E$)

	冬季	夏季
总蛋白[mg/(g·liver)]	93.92 ± 4.03	98.75 ± 4.35
线粒体蛋白[mg/(g·liver)]	38.82 ± 2.43	31.79 ± 1.80
α -磷酸甘油氧化酶[ng atoms O/(min·mg protein)]	57.32 ± 5.61	46.36 ± 5.74
细胞色素 C 氧化酶[ng atoms O/(min·mg protein)]	80.89 ± 5.56	$95.74 \pm 2.94^*$
状态 III 呼吸[ng atoms O/(min·mg protein)]	65.13 ± 3.24	64.70 ± 6.79
状态 IV 呼吸[ng atoms O/(min·mg protein)]	30.48 ± 1.93	28.50 ± 4.36
磷/氧	1.87 ± 0.14	1.96 ± 0.16

* $P<0.05$ vs the group of winter.

中緬树鼯肝脏重量冬季为 5.73 ± 0.45 g ($n=20$), 夏季为 5.332 ± 0.43 g ($n=21$), 两季之间差异不显著; 另外, 肝脏的相对重量(冬: $4.75 \pm 0.986\%$; 夏: $4.514 \pm 0.324\%$)及

校正体重后的相对重量(冬: 14.71 ± 1.10 ; 夏: 14.24 ± 0.88)亦无显著差异。

2.3 BAT和肝脏的生化特征

①BAT 由表2可见, 中缅树鼩BAT细胞的总蛋白含量、线粒体蛋白含量冬季显著高于夏季, 冬季比夏季增加了61%和94%; 酶活力亦显示出类似的趋势, α -磷酸甘油氧化酶活力增加了234.5%, 细胞色素C氧化酶活力增加了111.9%。由此可见, 中缅树鼩BAT细胞的产热活性具有明显的季节驯化特征。

②肝脏 结果见表3, 除细胞色素C氧化酶活力夏季显著($t=2.36 > t_{0.05}=2.11$)高于冬季外, 其余指标冬夏两季均无显著差异。

3 讨论

3.1 NST和产热调节

NST对于生活在寒冷地区的小型哺乳动物来说, 其重要性在于能在短时间内产生大量的热量, 维持体温、增强抵御寒冷的能力。另外, 动物还可根据其在野外所遇到的实际热环境状况, 通过调节NST, 增强适应环境变化的能力, 所以被认为是动物最有效的产热途径。许多温带小型哺乳动物具有很强的NST, 这对其渡过漫长而严寒的冬季、提高存活率, 具有极为重要的适应意义(Heldmaier等, 1990)。因此, NST已成为衡量动物对低温适应能力大小的重要指标。从我们的结果来看, 中缅树鼩的NST_{max}值不高, 仅为2.57(冬)和2.21(夏), 比典型的温带种类低得多, 如生活在北美的*Clethrionomys rutilus*其NST_{max}分别为10.3(Feist等, 1981)和6.8(Feist等, 1976), 广泛分布于北方的*C. glarolus*为7.0—7.8(Heldmaier, 1971)、*Peromyscus leucopus*为6.5(Lynch, 1973), 而高寒种类*Ochotona curzoniae*(3.4)、*Microtus oeconomus*(7.0)(王德华等, 1990)。但却比典型热带种类高, 如生活在北非热带的*Gerbillus allenbyi*其NST_{max}为1.5(Haim, 1984)、*Spalax ehrenbergi*(热带穴居)为1.1(Nevo等, 1974)。

从NST_{max}的体重预期比来看, 中缅树鼩的值[75.9%(冬)、61.2%(夏)], 亦低于典型的温带类群, 如*C. rutilus*为124.2%, *C. glarolus*为123.4%、*Ochotona curzoniae*为95.6%、*M. oeconomus*为100(同上)等; 但比生活在热带的种类高, 如生活在东南欧和以色列等靠近热带的*Microtus guentheri*为55.9%(Haim等, 1993), 非洲热带的*G. allenbyi*为25%(Haim等, 1984)等, 甚至比分布于北非热带的*Apodemus sylveticus*(47.3%)(Haim等, 1988)还高。

由此可见, 中缅树鼩的NST_{max}低于温带类群而高于热带种类, 处于两者之间。中缅树鼩主要分布于东南亚及我国的南部及西南部地区, 尤其是本实验所采用的滇西亚种是整个东南亚树鼩中分布最北的一个类型(彭燕章等, 1991); 其分布区内的气候条件主要为亚热带及亚热带高原型气候, 与典型的东南亚热带气候显著不同, 低温胁迫较东南地区强, 这可能是导致其NST_{max}增加的一个主要原因; 同时随纬度的增加, 气候的季节性变化趋于明显, NST亦随之出现季节性变化, 而与许多温带小型啮齿动物的变化趋势相似。

3.2 BAT重量与NST

BAT是进行NST的主要场所, 经常生活在低温环境中的小型哺乳动物, 其BAT有增大的趋势(Heldmaier等, 1990)。中缅树鼩的肩胛下BAT冬季(0.623)显著高于夏季(0.530), 这与其NST_{max}和NST_{max}/NST'变化一致; 同时也与马来树鼩在冷驯化时BAT

增加(0.24 g)、热驯化(0.16 g)减少的结果(Chaffee 等, 1969, 1971)一致。但中缅树鼩的 BAT 重量无论是冬季还是夏季都比马来树鼩大两倍以上。造成这种差异的主要原因很可能与中缅树鼩分布较北有关。详细机制尚值得进一步研究。

3.3 BAT 的酶活性与 NST

在小型哺乳动物产热能力的季节或冷驯化过程中, 导致 NST 增强的主要原因是 BAT 线粒体的非耦联呼吸作用增强, 表现在蛋白质含量增加, 尤其是非耦联蛋白(UCP)含量增加(Ricquier 等, 1991); 同时还伴随着与生物氧化作用有关的酶活性增强(Bianco 等, 1987)。这种在细胞水平上出现的生理生化适应现象, 广泛存在于温带或寒带类群。然而, 关于树鼩类 BAT 的生理生化方面的研究, 迄今仅见 Chaffee 等(1969, 1971)对马来树鼩的研究。他们发现冷驯化可导致马来树鼩 BAT 细胞的 α -磷酸甘油氧化酶和琥珀酸氧化酶的活性增强。从我们的结果来看, 中缅树鼩的 BAT 细胞在季节驯化过程中出现了许多与温带动物相似的适应性变化, 而且这些变化与 NST_{max} 一致。

中缅树鼩 BAT 总蛋白含量及线粒体蛋白含量冬季都显著高于夏季, 冬季比夏季分别增加了 61% 和 94%(表 2)。表明中缅树鼩 BAT 的产热能力冬季高于夏季, 这与许多小型哺乳动物的研究结果(Heldmaier 等, 1990)一致。但是, 中缅树鼩 BAT 蛋白含量增加的比例较温带和寒带种类低, 如黑线毛足鼠(*Phodopus sungorus*)的 BAT 线粒体蛋白质含量冬季比夏季增加 10 倍(Rafael 等, 1985), 生活在欧洲中部的林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*)冬季亦比夏季高 3 倍(Klaus 等, 1988)等。

细胞色素 C 氧化酶是电子传递链中的一个关键酶, 其活性的大小直接反映了线粒体的生物氧化能力的强弱, 是衡量组织或细胞氧化能力最常用的指标, 亦是衡量 BAT 产热能力的重要指标(Jansky, 1973)。许多小型兽类在冬季或冷驯化时, BAT 的细胞色素 C 氧化酶活性迅速增强, 如黑线毛足鼠 BAT 细胞色素 C 氧化酶活性冬季比夏季增加了 200%—700%(Rafael 等, 1985)。我们的结果亦表明中缅树鼩 BAT 的细胞色素 C 氧化酶活性冬季(1110.40)比夏季(524.0)高 111.9%, 表明 BAT 的产热活性冬季明显高于夏季。

α -磷酸甘油氧化酶虽然并不直接参与 BAT 的产热作用, 但却是 BAT 细胞内 α -磷酸甘油转运系统中的一个重要的调控酶, 其活性反映了 BAT 细胞内脂肪代谢水平和调控能力, 因此是反映 BAT 细胞脂肪氧化的良好指标(Houstek 等, 1975)。在冷驯化或新生幼体等, BAT 活性较高时期, 该酶的基因表达增强(Trayhurn, 1993), 活性增强(Bianco 等, 1987; 李庆芬等, 1992)。我们在实验中也观察到, 中缅树鼩 BAT 的 α -磷酸甘油氧化酶的活性冬季为夏季的 3.3 倍, 表明 BAT 内脂肪代谢水平冬季明显高于夏季, 与马来树鼩在冷驯化时, 该酶活性增加了 70%, 而热驯化时迅速下降(Chaffee 等, 1969)的结果一致。但是, 马来树鼩在冷驯化时, 该酶增加的比例仅为中缅树鼩的 1/3。由此可见, 中缅树鼩 BAT 的产热能力比马来树鼩强。

3.4 肝脏的产热作用

肝脏也是小型哺乳动物的一个重要的产热器官, 而且在某些种类产热能力的季节驯化或冷驯化中起着重要的作用(Clausen 等, 1991), 甚至有人认为肝脏亦参与了 NST 的季节驯化(Bourhim 等, 1990)。但是, 我们的结果并不支持这一观点。由表 3 可见, 除细胞色素 C 氧化酶活性夏季(95.74 ± 2.94)显著高于冬季(80.89 ± 5.56)外, 其余指标冬夏两季均无显著差异; 尤其是衡量肝脏产热能力的重要指标——状态 IV 呼吸, 冬夏两季差异不显著;

但是,总蛋白含量、线粒体蛋白含量以及 α -磷酸甘油氧化酶活性等,冬季略高于夏季(表3),这可能对产热有利。因此,中缅树鼩的肝脏在产热驯化中的作用尚待进一步研究。

4 小结

中缅树鼩的NST及细胞产热特征既保留了热带动物的某些特征,同时也出现了一些温带动物的特征:

4.1 NST_{max}及NST的体重预期比($\text{NST}_{\text{max}}/\text{NST}' \times 100\%$)较温带动物低,而较热带动物高;同时出现季节性变化。

4.2 BAT的含量(包括相对重量)比典型的热带树鼩的高;亦表现出明显的季节性变化。

4.3 与BAT重量、NST的变化相应,BAT细胞产热活性也出现季节性变化,表现在BAT线粒体蛋白质含量冬季增加,细胞色素C氧化酶、 α -磷酸甘油氧化酶活性增强。

4.4 肝脏的产热能力的季节驯化不明显。

因此,中缅树鼩的NST和细胞产热特征很可能代表了从热带类型向温带过渡的中间类型。

参 考 文 献

- 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.
- 王德华,毛祖望,1990.小型哺乳动物在寒环境中的生存对策. II 高原鼠兔和根田鼠非颤抖性产热(NST)的季节性变化.兽类学报,10(1):40—53.
- 李庆芬,蔡兵,黄晨西等,1992.大鼠产后体温调节的研究.动物学报,38(1):87—94.
- 彭燕章,叶智彰,邹如金等,1991.树鼩生物学.昆明:云南科学技术出版社.1—422.
- Bianco A C, Silva J E, 1987. Optimal response of key enzymes and uncoupling protein to cold in BAT depends on local T_3 generation. *Am. J. Physiol.* 253E: 255—263.
- Bourhim M, Barre H, Oufara S, *et al.*, 1990. Increase in cytochrome oxidase capacity of BAT and other tissues in acclimated gerbils. *Am. J. Physiol.* 258R: 1291—1298.
- Chaffee R R J, Kaufman W C, Kratochil C H *et al.*, 1969. Comparative chemical thermoregulation in cold- and heat-acclimated rodents, insectivores, protoprimates, and primates. *Federation Proceedings.* 28(3): 1029—1034.
- Chaffee R R J, Roberts J C, Conaway C H *et al.*, 1971. Comparative effects of temperature exposure on mass and oxidative enzyme activity of brown fat in insectivores, tupaiads, and primates. *Lipids* 5(1): 23—29.
- Clauson T, Hardeveld C V, Everts M E, 1991. Significance of cation transport in control of energy metabolism and thermogenesis. *Physiol. Rev.* 71(3): 733—774.
- Estabrook R W, 1967. Mitochondrial respiratory control and the polarographic measurement of ADP/O ratios. In: Estabrook R W, and Pullman M E, editors. *Methods in enzymology*, Vol. X, New York: Academic Press. 41—47.
- Feist D D, Morrison P R, 1981. Seasonal changes in metabolic capacity and norepinephrine thermogenesis in the Alaskan red-backed voles: environmental cues and annual difference. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 897—900.

- Feist D D, Rosenmann M, 1976. Norepinephrine thermogenesis in seasonally acclimated and cold acclimated red-backed voles in Alaska. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 54: 146-153.
- Haim A, 1984. Adaptive variations in heat production with gerbils (genus *Gerbillus*) from different habitats. *Oecologia* 61: 49-52.
- Haim A, Borut A, 1986. Reduced heat production in bushy tailed gerbil *Skeelamys calurus* as an adaptation to arid environments. *Mammalia* 50: 27-33.
- Haim A, Izhaki I, 1993. The ecological significance of resting metabolic rate and nonshivering thermogenesis for rodents. *J. ther. Biol.* 18(2): 71-81.
- Heldmaier G, 1971. Zitterfreie warmebildung und korper saugtieren. *Z. Vergl. Physiol.* 73: 222-248.
- Heldmaier G, Klaus S, Wiesinger H, 1990. Seasonal adaptation of thermoregulation heat production in small mammals. In: Bligh J, Voigy K, editors. *Thermoregulation and temperature regulation*, Berlin: Springer Press. 235-243.
- Houstek J, Cannon B, Lindberg O, 1975. Glycerol-3-phosphate shuttle and its function in intermediary metabolism of hamster brown adipose tissue. *Euro. J. Biochem.* 54: 11-18.
- Jansky L, 1973. Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biol. Rev.* 48: 85-132.
- Klaus S, Heldmaier G, Ricquier D, 1988. Seasonal acclimation of bank vole and wood mice: nonshivering thermogenesis and thermogenic properties of brown adipose tissue mitochondria. *J. Comp. Physiol. B*, 158: 157-164.
- Lynch R G, 1973. Seasonal changes in thermogenesis, organ weight and body composition in the whitefooted mouse, *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 13: 363-376.
- Lowary O H, Rosebrough N J, Farr A L, et al, 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265-275.
- Nevo E, Shkolnik A, 1974. Adaptive metabolic variation of chromosome form in mole rat, *Spalax*. *Experientia* 30: 724-726.
- Oufara S, Barre H, Rouanet J L, et al, 1988. Great adaptability of brown adipose tissue mitochondria to extreme ambient temperatures in control and cold-acclimated Gerbils and compared with mice. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 90: 209-214.
- Rafael J, Vsiansky P, Heldmaier G, 1985. Seasonal adaptation of brown adipose tissue in the Djungarian hamster. *J. Comp. Physiol. B*, 155: 521-528.
- Ricquier D, Casteilla L, Bouillaud F, 1991. Molecular studies of the uncoupling protein. *FASEB. J.* 5(9): 2273-2242.
- Steffen F M, Roberts J C, 1977. Temperature acclimation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*): Biochemical and organ weight changes. *Comp. Biochem. Physiol.* 58B: 237-242.
- Sundin U, Moor G, Nederaard J et al, 1987. Thermogenic amount and activity in hamster brown adipose tissue mitochondria: effect to cold acclimation. *Am. J. Physiol.* 253R: 822-823.
- Trayhurn P, 1993. Species distribution of brown adipose tissue: Characterization of adipose tissue from uncoupling protein and its mRNA. In: Carey C, Florant G L, Wunder B A, & Horwitz B editors, *Life in the cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms*. Oxford: Westview Press. 360-368.