

饥饿对中华倒刺鲃幼鱼最大代谢和运动能力的影响*

唐金玉, 曾令清, 彭姜岚, 王 蕾, 张 婧, 付世建
(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室, 重庆 401331)

摘要:【目的】考查饥饿对中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼最大代谢、运动能力及两者相关性的影响。【方法】在20℃条件下,分别测定饥饿组($n=55$,饥饿14 d)和对照组($n=58$,维持日粮水平)实验鱼的最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)和匀加速最大游泳速度(Constant acceleration test speed, U_{cat})。【结果】饥饿组和对照组的MMR和 U_{cat} 在实验前均无统计学意义上的差异;与同期对照组相比,14 d饥饿处理导致饥饿组MMR和 U_{cat} 均有所下降,两者MMR和 U_{cat} 的差异具有统计学意义($p<0.05$)。饥饿组或对照组的MMR和 U_{cat} 之间在实验前后均不存在统计学意义上的相关性;饥饿组或对照组实验前后的 U_{cat} 之间存在统计学意义上的正相关关系($p<0.05$),饥饿组实验前后的MMR之间也存在统计学意义上的正相关关系($p<0.05$)。【结论】中华倒刺鲃幼鱼在遭受饥饿胁迫时运动能力下降,原因可能与饥饿状态下机体下调生理功能以及身体内能量底物的缺乏有关。在实验处理前后对照组或饥饿组的MMR和 U_{cat} 之间均无统计学意义上的相关性,则是因为 U_{cat} 与鱼类的无氧代谢能力密切相关,而MMR反映的是鱼类的最大有氧代谢能力。

关键词:饥饿;最大代谢;匀加速游泳能力;中华倒刺鲃

中图分类号:Q175

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2018)03-0064-05

水体环境具有较强空间异质性并存在季节变化,由此常导致食物资源分布不均匀并出现阶段性短缺,进而使鱼类遭受不同程度的饥饿胁迫^[1]。在饥饿胁迫下,由于体内贮藏的能量物质不断被消耗,鱼类因此会降低日常能量消耗,自身的生理功能也会受到影响^[2-3]。游泳运动在大多数鱼类的生活史中起着十分重要的作用,并决定了鱼类的适合度^[4]。匀加速最大游泳速度(Constant acceleration test speed, U_{cat})是水体中鱼类在以恒定的加速度所能达到的最大游泳速度,主要反映鱼类的无氧游泳运动能力。 U_{cat} 是评判鱼类游泳运动能力的指标之一,具有重要的生态学意义^[5-6]。动物在短时间内能量消耗的最大速率被称为最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR),是动物代谢的生理极限,一般反映鱼类的最大有氧运动能力。目前对MMR制约因子的相关研究存在较大争议,有学者认为MMR受氧运输的限制^[7-8],但也有学者认为MMR主要受骨骼肌和心肌的制约^[9]。最近的研究发现, U_{cat} 随水体溶氧含量的下降而下降,提示 U_{cat} 可能与机体呼吸能力即MMR存在关联^[10]。然而,有关MMR与 U_{cat} 关系的研究却鲜有报道。

中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)是主要以水生植物为主的杂食性鲤科(Cyprinidae)鱼类;营底栖生活,喜栖于水流较急而底质多乱石或沙质的天然水体中^[11],栖息地环境的食物资源变动较大。为考察饥饿对中华倒刺鲃最大代谢和游泳运动能力的影响并探究二者之间的相关性及其对饥饿响应,本研究设定饥饿14 d的饥饿组和维持相同天数日粮的对照组,在实验前后各测定1次中华倒刺鲃幼鱼的MMR和 U_{cat} 。本研究结果将为鱼类生理生态研究和渔业资源管理提供重要的参考资料。

1 材料和方法

1.1 实验鱼及驯养条件

实验用中华倒刺鲃幼鱼购于四川省水产学校,放置在自净化循环控温水槽(250 L)内驯养14 d。驯养期间,每天9:00和15:00以商业颗粒饲料各饱足投喂1次,残饵和粪便于投喂1 h后清理,水槽用水为充分曝气的自来水,日换水量约为水槽体积的10%,水温控制在 (20.0 ± 1.0) ℃,为保证水体溶氧质量浓度大于 $7\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 以充气泵不断充入空气,光照周期为12 h光照:12 h黑暗。

* 收稿日期:2017-06-28 修回日期:2018-04-04 网络出版时间:2018-05-22 10:02

资助项目:国家自然科学基金(No. 31670418)

第一作者简介:唐金玉,男,研究方向为鱼类生理生态及行为, E-mail: 852817504@qq.com; 通信作者:付世建,男,教授,博士生导师, E-mail: shijianfu9@cqu.edu.cn

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20180522.1001.030.html>

1.2 实验设计

驯养结束后,随机在驯化水槽中挑选出 120 尾鱼体健康且大小相近的实验鱼(表 1),随机平均分为对照组和饥饿组,在禁食 1 d 后对两个处理组进行 MMR 和 U_{cat} 测定。随后进行 14 d 的实验处理,具体操作为:将对照组和饥饿组的实验鱼各自再分别平均分为 3 组,然后放入 6 个大小相同分隔网箱中,此时每个网箱包括 20 尾鱼;对照组每天以由预备实验测得的约为实验鱼体质量 0.4% 的饵料作为维持日粮水平进行投喂;饥饿组实验鱼在 14 d 实验处理期间无任何食物供给。实验处理期间,所有养殖条件如水温、溶氧、光周期等与驯养期间保持一致,14 d 后再次对两个处理组进行 MMR 和 U_{cat} 的测定。在实验期间,饥饿组 and 对照组分别有 5 尾和 2 尾实验鱼测定过程出现故障,因此两组的样本量最终分别为 55 和 58 尾。

1.3 实验方法与参数计算

1.3.1 MMR 的测定 在本研究中,采用“人工追赶法”诱导实验鱼的 MMR。首先将实验鱼置于鱼类游泳力竭运动装置中(该装置中高速环形水流流速为 $62\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$),然后用手追赶实验鱼至失去平衡,达到完全力竭状态,此时实验鱼不再有明显应激反应。整个过程一般在 10 min 之内完成^[12-15];随后在 10 s 内将实验鱼转移至密闭呼吸室(0.52 L)内,内含有可以使呼吸室内水体实现内循环的微型水泵(最大流量 $230\text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$),以保证密闭呼吸室水体的溶氧充分均质分布;用溶氧仪(HQ_{30d},美国哈希公司)每 10 s 测定 1 次呼吸室水中的溶氧质量浓度,连续测定 6 min。记录每 10 s 密闭呼吸室内水中的溶氧质量浓度,然后通过溶氧质量浓度和测定时间进行线性方程拟合,并求出斜率(S ,单位: $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)。MMR 的计算公式^[16]为 $R=(3\ 600\times S\times V)/m$,式中 R 为 MMR (单位: $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$), V 为密闭呼吸室的体积(单位:L), m 为实验鱼的体质量(单位:kg)。

1.3.2 U_{cat} 的测定 U_{cat} 测定仪的主要原理和结构详见文献[17],通过电脑控制水泵转速而获取目标流速。测定前 1 h 将实验鱼放入测定仪中在约 $6\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ 的低流速状态下驯化适应;驯化结束后,以 $0.167\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 的加速度持续至实验鱼达到运动力竭状态^[10],此时的水流速度即为 U_{cat} 的测定值^[5]。

1.4 数据处理与统计分析

用 Excel 2007 软件对实验数据作常规计算,随后用 SPSS 17.0 软件进行统计分析,数据以“平均值±标准误”表示。饥饿处理和测定时间(禁食 1 d 后和实验处理的第 14 d)对 MMR 和 U_{cat} 的影响采用线性混合模型检验(以鱼的编号为随机因子),具体结果参见表 2。如差异具有统计学意义($p<0.05$),则对照组与饥饿组之间的数据用独立样本 t 检验进行分析,而对实验前后同一处理组的数据用配对 t 检验进行分析。MMR 和 U_{cat} 重复性即实验初始值和结束值的相关性以及 MMR 和 U_{cat} 之间的相关性采用 Pearson 相关分析。当 $p<0.05$ 时,上述统计分析的结果具有统计学意义。

表 2 饥饿胁迫对中华倒刺鲃 MMR 和 U_{cat} 的影响
Tab. 2 Effects of fasting on MMR and U_{cat} of *S. sinensis*

指标	测定时间	饥饿胁迫	交互作用
MMR	$F_{1,111}=3.087, p=0.082$	$F_{1,111}=6.767, p=0.011$	$F_{1,111}=43.926, p<0.001$
U_{cat}	$F_{1,111}=10.718, p<0.01$	$F_{1,111}=1.898, p=0.171$	$F_{1,111}=4.117, p=0.045$

2 结果

2.1 MMR

从图 1a 可见:实验前饥饿组和对照组的 MMR 差异不具有统计学意义;经过 14 d 实验,饥饿组 MMR 较实验前的饥饿组 MMR 下降了 21.1%,而对照组 MMR 则较实验前的对照组 MMR 上升了 14.7%,上述差异均具有统计学意义($p<0.05$);此外,实验后饥饿组和对照组的 MMR 之间差异也具有统计学意义($p<0.001$)。

2.2 U_{cat}

图 1b 显示:实验前饥饿组和对照组的 U_{cat} 差异不具有统计学意义;经过 14 d 实验,饥饿组 U_{cat} 较实验前的饥饿组 U_{cat} 下降了 5%,且两者差异具有统计学意义($p<0.01$);对照组的 U_{cat} 在实验前后的差异不具有统计学意义;此外,实验后饥饿组 U_{cat} 低于对照组 U_{cat} ,两者差异具有统计学意义($p<0.01$)。

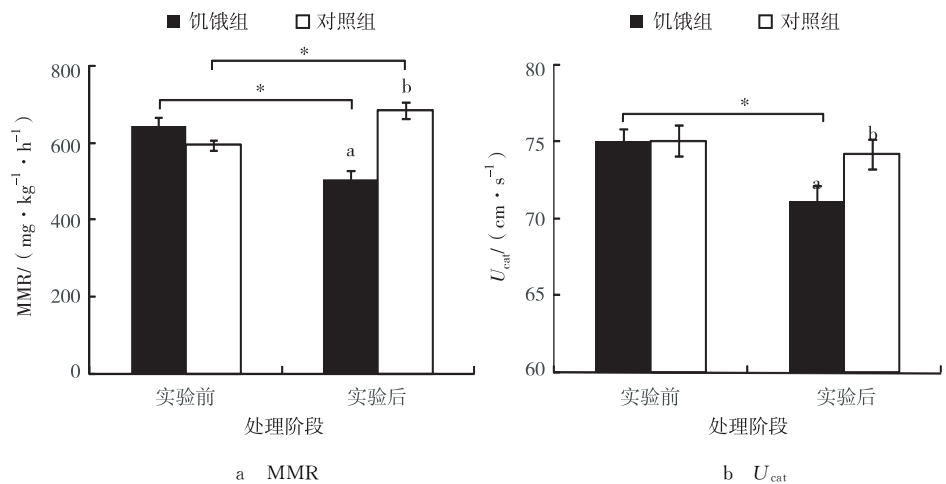
2.3 MMR 与 U_{cat} 的相关性

图 2a 显示,饥饿组或对照组的实验前后 U_{cat} 之间均存在统计学意义上的正相关关系($p<0.05$)。饥饿组的

实验前后 MMR 之间也存在统计学意义上的正相关关系(图 2b, $p < 0.01$)。另外从图 2c-d 可知,饥饿组或对照组的 MMR 与 U_{cat} 之间的相关性在实验前后均无统计学意义。

3 讨论

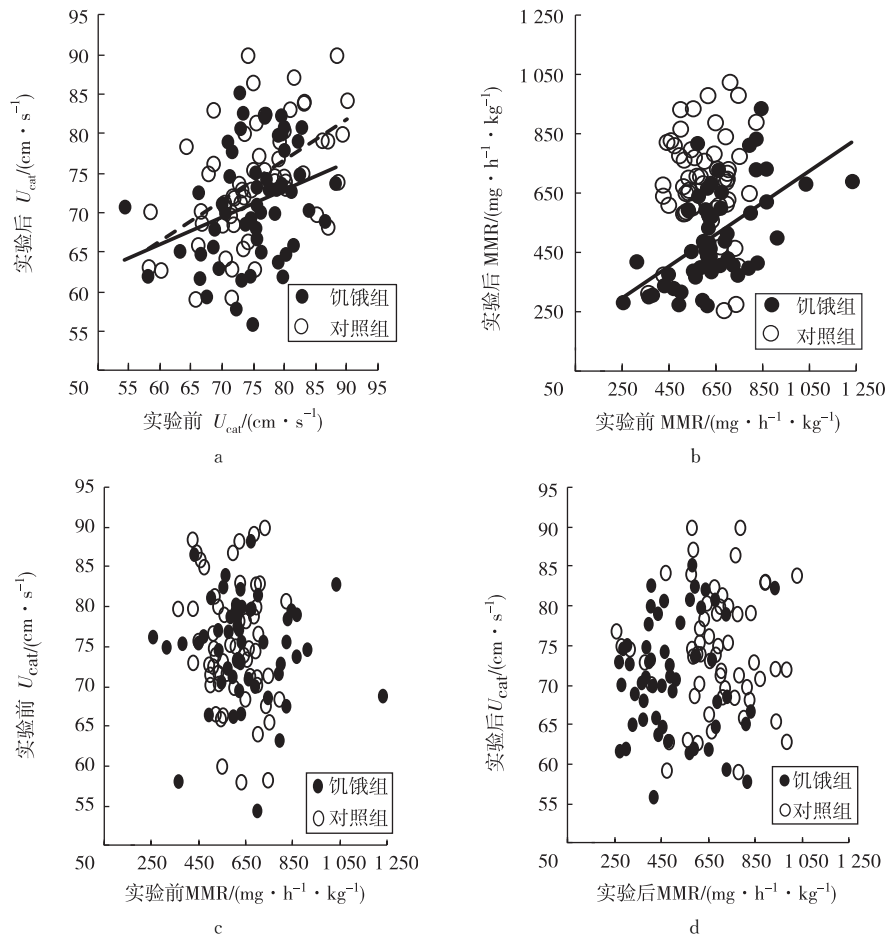
本研究结果显示,在实验处理前后,对照组或饥饿组的 MMR 和 U_{cat} 之间无任何统计学意义上的相关性。造成这一现象的原因可能是: U_{cat} 能量来源主要为白肌的 3 种内源能量物质——糖原、三磷酸腺苷(ATP)和磷酸肌酸(PCr),而其中初期能量主要来自 ATP 和 PCr 的分解^[6,18],后期主要由糖酵解产生的 ATP 供能^[18-19],故 U_{cat} 可能与鱼类的无氧代谢能力密切相关;MMR 则反映的是某些鱼类的最大有氧代谢能力。已有研究发现,鲫(*Carassius auratus*)幼鱼在 20 °C 条件下经过 14 d 饥饿处理后的 MMR 与对照组的 MMR 无明显差异^[20];而本研究在 20 °C 条件下,14 d 饥饿会导致中华倒刺鲃幼鱼的 MMR 明显下降。这可能是因为饥饿期间中华倒刺鲃下调了生理功能,导致心鳃功能出现一定程度的减弱;另外,鱼类在遭受饥饿胁迫后会导致血液中红细胞数和红细胞压积下降使血液输氧能力下降^[21-22],这也可能是中华倒刺鲃幼鱼 MMR 下降的一个原因。对照组幼鱼 MMR 在 14 d 实验处理后上升,则可能与中华倒刺鲃幼鱼个体的发育从而使自身各项生理机能进一步



注: * 表示同一处理组在处理前后的指标差异具有统计学意义($p < 0.001$); a, b 表示同一处理阶段不同处理组间指标差异具有统计学意义($p < 0.05$)

图 1 饥饿对中华倒刺鲃最大代谢率和匀加速最大游泳速度的影响

Fig. 1 Effect of starvation on maximum metabolic rate and constant acceleration test speed in *S. sinensis*



注: 小图 a 中饥饿组与对照组拟合曲线方程分别为 $y = 0.3485x + 45.042$ ($R^2 = 0.0972$, $p < 0.05$) (实线) 和 $y = 0.5123x + 35.738$ ($R^2 = 0.274$, $p < 0.01$) (虚线); 小图 b 中饥饿组的拟合曲线方程为 $y = 0.5339x + 160.89$ ($R^2 = 0.3102$, $p < 0.01$) (实线)。

图 2 饥饿对中华倒刺鲃最大代谢率和匀加速最大游泳速度相关性的影响

Fig. 2 Effects and correlation analyses of starvation between MMR and U_{cat} in *S. sinensis*

完善和成熟有关。

游泳能力与鱼类的生存之间存在密切关系且易受多种环境因素影响。已有研究发现:鲫在 20 ℃ 条件下经历 14 d 饥饿后 U_{cat} 下降了 14%^[20];南方鲇(*Silurus meridionalis*)幼鱼在 25 ℃ 条件下经历 14 d 饥饿后 U_{cat} 下降了 13.7%^[23]。本研究结果显示,在 20 ℃ 条件下,经历 14 d 饥饿中华倒刺鲃幼鱼的 U_{cat} 仅下降 5%, U_{cat} 下降程度明显小于上述研究结果。遭受饥饿胁迫后,鱼类会降低维持能量消耗,下调生理功能从而导致鱼类的运动能力明显下降^[2-3];同时,作为主要贮能物质的脂肪和蛋白质在饥饿过程中均会被消耗^[24-26];此外在遭受饥饿后,鱼类组织细胞膜稳定性也会减弱,线粒体数量和酶活性均会下降,肌肉纤维发生萎缩^[1,27]——这些都可能是造成饥饿后鱼类运动能力下降的原因。

参考文献:

- [1] MÉNDEZ G, WIESER W. Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae) [J]. Environmental Biology of Fishes, 1993, 36(1): 73-81.
- [2] MEHNER T, WIESER W. Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*) [J]. Journal of Fish Biology, 1994, 45(2): 325-333.
- [3] FU S J, CAO Z D. Effect of dietary composition on specific dynamic action in southern catfish, *Silurus meridionalis* [J]. Aquaculture Research, 2005, 36(14): 1384-1390.
- [4] OUFIERO C E, GARLAND T. Repeatability and correlation of swimming performance and size over varying time-scales in the guppy (*Poecilia reticulata*) [J]. Functional Ecology, 2009, 23(5): 969-978.
- [5] REIDLY S P, KERR S R, NELSON J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod [J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203(2): 347-357.
- [6] MARRAS S, CLAIREAUX G, MC KENZIE D J, et al. Individual variation and repeatability in aerobic and anaerobic swimming performance of European sea bass, *Dicentrarchus labrax* [J]. Journal of Experimental Biology, 2010, 213(1): 26-32.
- [7] JANSKY L. Body organ thermogenesis of the rat during exposure to cold and at maximal metabolic rate [J]. Federation Proceedings, 1996, 25(4): 1297-1302.
- [8] GOLD A J, JOHNSON T, COSTELLO L C. Effect of altitude stress on mitochondrial function [J]. American Journal of Physiology, 1973, 224(4): 946-949.
- [9] RUBEN J A. The evolution of endothermy in mammals and birds: From physiology to fossils [J]. Annual Review of Physiology, 1995, 57: 69-95.
- [10] WANG J W, CAO Z D, FU S J. A comparison of constant acceleration swimming speeds when acceleration rates are different with critical swimming speeds in Chinese bream under two oxygen tensions [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2016, 42(5): 1-9.
- [11] 邴旭文. 中华倒刺鲃的生物学特性的研究. 经济动物学报 [J], 2004, 8(4): 221-223.
BING X W. Study on biological characters of *Barbodes (Spinibarbus) sinensis* [J]. Journal of Economic Animal, 2004, 8(4): 221-223.
- [12] FU S J, ZENG L Q, LI X M, et al. Effect of meal size on excess post-exercise oxygen consumption in fishes with different locomotive and digestive performance [J]. Journal of Comparative Physiology B, 2009, 179(4): 509-517.
- [13] 唐国伟, 曹振东, 付世建. 温度、种内标准代谢差异与鲫幼鱼力竭运动后过量耗氧的关系 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(12): 3255-3260.
TANG G W, CAO Z D, FU S J. Relationships between water temperature and intraspecific standard metabolic rate difference and juvenile *Crucian caratus* excess oxygen consumption after exhaustive exercise [J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(12): 3255-3260.
- [14] ZENG L Q, ZHANG Y G, CAO Z D, et al. Effect of temperature on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) following exhaustive exercise [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2010, 36(4): 1243-1252.
- [15] 李秀明, 袁建明, 张耀光, 等. 有氧运动训练和摄食对中华倒刺鲃幼鱼力竭运动后代代谢特征的影响 [J]. 水生生物学报, 2017, 41(2): 277-284.
LI X M, YUAN J M, ZHANG Y G, et al. The effect of aerobic exercise training and feeding on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2017, 41(2): 277-284.
- [16] ZENG L Q, FU C, FU S J. The effects of temperature and food availability on growth, flexibility in metabolic rates and their relationships in juvenile common carp [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, Part A, 2018, 217: 26-34.
- [17] 张伟, 曹振东, 付世建. 溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32(18): 5806-5812.
ZHANG W, CAO Z D, FU S J. Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 41(2): 277-284.
- [18] DOBSON G P, HOCHACHKA P W. Role of glycolysis in adenylate depletion and repletion during work and recovery in teleost white muscle [J]. Journal of Experimental Biology, 1987, 129: 125-140.
- [19] WOOD C M. Acid-base and ion balance, metabolism, and their interactions, after exhaustive exercise in fish [J].

- Journal of Experimental Biology, 1991, 160(2): 285-308.
- [20] 彭韩柳依, 曹振东, 付世建. 饥饿对鲫幼鱼游泳能力的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2756-2760.
- PENG H L Y, CAO Z D, FU S J. Effect of starvation on swimming performance of juvenile crucian carp[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(10): 2756-2760.
- [21] 程超, 施光美. 饥饿对鲫鱼血液生理生化指标和流变学性质的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(1): 516-519.
- CHENG C, SHI G M. Effects of starvation on blood physiobiochemical indices and hemorheological properties of *Carassius auratus* [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(1): 516-519.
- [22] 张桂蓉, 严安生, 高玉芹, 等. 饥饿对异育银鲫几项血液指标的影响[J]. 水生生态学杂志, 2003, 23(1): 9-10.
- ZHANG G R, YAN A S, GAO Y Q, et al. Effects of starvation on blood physiobiochemical indices of *Carassius auratus gibelio* [J]. Journal of Hydroecology, 2003, 23(1): 9-10.
- [23] 曾令清, 彭韩柳依, 王建伟, 等. 饥饿对南方鲇游泳能力个体变异和重复性的影响[J]. 水生生物学报, 2014, 38(5): 883-890.
- ZENG L Q, PENG H L Y, WANG J W, et al. The effects of food deprivation on individual variation and repeatability in swimming performance of juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2014, 38(5): 883-890.
- [24] 李育培, 刁晓明, 阮少云, 等. 饥饿对白鲫能量物质消耗的影响[J]. 淡水渔业, 2008, 38(4): 57-62.
- LI Y P, DIAO X M, RUAN S Y, et al. The effects of starvation on energy and substance consumption in *Carassius auratus cuvieri* [J]. Freshwater Fisheries, 2008, 38(4): 57-62.
- [25] 汤洪芬, 曹振东, 付世建. 饥饿过程鲇鱼幼鱼静止代谢、身体组成及与力竭性运动后过量耗氧的关系[J]. 水生生物学报, 2010, 34(1): 190-195.
- TANG H F, CAO Z D, FU S J. The relationship among resting metabolic rate, body composition and excess post-excess oxygen consumption during fasting in *Silurus asotus* [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2010, 34(1): 190-195.
- [26] 谢小军, 邓利, 张波. 饥饿对鱼类生理生态学影响的研究进展[J]. 水生生物学报, 1998, 22(2): 181-188.
- XIE X J, DENG L B, ZHANG B. Advances and studies on ecophysiological effects of starvation on fish [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1998, 22(2): 181-188.
- [27] GUDERLEY H. Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-part B, 2004, 139(3): 371-382.

Animal Sciences

The Effects of Fasting on the Maximum Metabolism and Locomotion Performance in *Spinibarbus sinensis*

TANG Jinyu, ZENG Lingqing, PENG Jianglan, WANG Lei, ZHANG Qiang, FU Shijian

(Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: [Purposes] To investigate the effects and correlation analyses on the maximum metabolism and swimming performance in *Spinibarbus sinensis*. [Methods] The maximum metabolic rate (MMR) and constant acceleration test speed (U_{cat}) of both the fasting group ($n=55$) and control group ($n=58$) were measured before and after 14 d of fasting under $(20.0 \pm 1.0) ^\circ\text{C}$. [Findings] There were no significant difference in MMR and U_{cat} between fasting group and control group at the beginning of the experiment, however, both the MMR and U_{cat} of the fasting group decreased significantly hence were significantly lower than those in the control group after 14 days of fasting (MMR, $p < 0.01$; U_{cat} , $p < 0.05$). Neither the MMR nor the U_{cat} showed any correlation throughout the experiment in either the fasting group or the control group. [Conclusions] These impaired swimming performance of fasted *S. sinensis* might be related to the down-regulation of physiological functions and (or) the lack of energy substrate during fasting. There was no correlation between MMR and U_{cat} between the control group and the fasting group before and after the experimental treatment, which possibly due to that U_{cat} is mainly limited by the anaerobic metabolism of fish, whereas MMR mainly reflects the maximum aerobic metabolism capacity of fish.

Keywords: fasting; maximum metabolic rate; constant acceleration test speed; *Spinibarbus sinensis*

(责任编辑 方 兴)