

饥饿对食蚊鱼和唐鱼幼鱼能量物质消耗及游泳能力的影响

李江涛 林小涛* 周晨辉 曾鹏 许忠能 孙军

(暨南大学水生生物研究所/广东省高校水体富营养化与赤潮防治重点实验室, 广州 510632)

摘要 为探究食蚊鱼和唐鱼在遭受饥饿胁迫时其能量物质消耗利用特征以及在游泳能力上的响应,在室内(25±1)℃水温下设0(对照组)、10、20、30和40 d 5种饥饿时间,研究了饥饿对食蚊鱼和唐鱼幼鱼主要能量物质消耗以及对爆发游泳速度(U_{burst})和临界游泳速度(U_{crit})的影响,旨在从能量代谢和游泳行为角度探讨食蚊鱼和唐鱼幼鱼应对饥饿胁迫的策略及其种间差异.结果表明:饥饿前(0 d 对照组),食蚊鱼糖原和脂肪含量均显著小于唐鱼,蛋白质含量却与唐鱼无显著差异,而无论何种游泳速度,食蚊鱼均显著小于唐鱼.经历不同饥饿时间后,两种鱼糖原含量均随饥饿时间增加呈显著幂函数曲线下降趋势,并在饥饿10 d时接近于0,而脂肪和蛋白质含量均随饥饿时间呈显著线性下降.与唐鱼相比,食蚊鱼脂肪-饥饿时间线性方程斜率显著降低,但蛋白质-饥饿时间方程斜率却显著增加.饥饿40 d后,食蚊鱼和唐鱼能量物质消耗率均显示为糖原>脂肪>蛋白质;但从能量物质的绝对消耗量来看,食蚊鱼表现为蛋白质>脂肪>糖原,而唐鱼则是脂肪>蛋白质>糖原.而无论何种试验鱼,其 U_{burst} 和 U_{crit} 均随饥饿时间增加呈显著线性下降,且 U_{burst} -饥饿时间线性方程斜率均显著小于 U_{crit} -饥饿时间方程.与唐鱼相比,食蚊鱼 U_{burst} -饥饿时间线性方程斜率无显著变化,但 U_{crit} -饥饿时间线性方程斜率却显著降低.结果表明,饥饿胁迫下2种鱼的能量物质消耗利用特征与游泳能力变化密切相关.相比唐鱼,食蚊鱼虽然整体上能量储备较少,游泳能力较低,但在饥饿期间却主要利用储存量更大的蛋白质供能,饥饿后脂肪含量下降幅度小于唐鱼,其 U_{crit} 变化比唐鱼更加稳定,这从一定程度上表明其具有更强的耐饥饿潜力,为适应营养匮乏的溪流生境提供了有利条件.

关键词 糖原; 脂肪; 蛋白质; 能量代谢; 爆发游泳速度; 临界游泳速度

Effects of starvation on the consumption of energy sources and swimming performance in juvenile *Gambusia affinis* and *Tanichthys albonubes*. LI Jiang-tao, LIN Xiao-tao*, ZHOU Chen-hui, ZENG Peng, XU Zhong-neng, SUN Jun (Institute of Hydrobiology, Jinan University/Key Laboratory of Aquatic Eutrophication and Control of Harmful Algal Blooms of Guangdong Higher Education Institutes, Guangzhou 510632, China).

Abstract: To explore the consumption of energy sources and swimming performance of juvenile *Gambusia affinis* and *Tanichthys albonubes* after starvation, contents of glycogen, lipid and protein, burst swimming speeds (U_{burst}), and critical swimming speeds (U_{crit}) at different starvation times (0, 10, 20, 30 and 40 days) were evaluated. The results showed that, at 0 day, contents of glycogen and lipid were significantly lower in *G. affinis* than those in *T. albonubes*, whereas no significant difference in content of protein between two experimental fish was found. Swimming speeds in *G. affinis* were significantly lower than those in *T. albonubes* for all swimming performances. After different starvation scenarios, content of glycogen both in *G. affinis* and *T. albonubes* decreased significantly in power function trend with starvation time and were close to zero after starvation for 10 days, whereas the contents of lipid and protein were linearly significantly decreased. The slope of line regression equation between content of lipid and starvation time in *G. affinis* was significantly

lower than that in *T. albonubes*, whereas there was a significantly higher slope of line equation between content of protein and starvation time in *G. affinis*. 40 days later, the consumption rate of glycogen both in *G. affinis* and *T. albonubes* were significantly higher than that of lipid, while the consumption rate of protein was the least. Consumption amounts of glycogen in all experimental fish were the least, *G. affinis* consumed more protein than lipid, and *T. albonubes* consumed more lipid than protein. U_{burst} and U_{crit} decreased significantly linearly with starvation time for all experimental fish. Slope of linear equation between U_{burst} and starvation time was not significantly different between *G. affinis* and *T. albonubes*. However, the straight slope between U_{crit} and starvation time was significantly lower in *G. affinis* than that in *T. albonubes*. These findings indicated that there was close relationship between the consumption of energy sources and swimming performance in starvation. Although the store amounts of energy sources and swimming performance were lower in *G. affinis* than those in *T. albonubes*, *G. affinis* mainly used protein during starvation. The result of more stable lipid content and U_{crit} in *G. affinis* in starvation compared with that in *T. albonubes* indicated that *G. affinis* had a fair endurance to starvation, which helped them to adapt to the poor nutrition environment in stream habitat.

Key words: glycogen; lipid; protein; energy metabolism; burst swimming speed; critical swimming speed.

生态入侵已经成为当今一个重要的生态及经济问题^[1-3]. 食蚊鱼 (*Gambusia affinis*) 是一种原产于北美的鲮形目小型鱼类^[4], 曾作为灭蚊的生物工具被世界多个国家引进, 由于具有强大的生态适应和繁殖能力, 目前已成为世界范围内的广布种. 唐鱼 (*Tanichthys albonubes*) 是一种主要分布在华南地区溪流中的小型鲤科鱼类, 由于环境变化以及栖息地破坏等, 导致其种群数量不断减少, 现已被列为国家Ⅱ级重点保护水生野生动物^[5]. 目前已有学者调查发现, 食蚊鱼已入侵唐鱼栖息的溪流下游生境, 在两者共同分布的区域, 其种间关系已引起关注^[6].

游泳运动对鱼类的生存至关重要, 不仅是鱼类获取食物、寻找合适生境、繁衍后代、逃避敌害等生命活动的重要实现方式, 也是鱼类适合度的重要决定因素^[7]. 根据对氧气的需求程度, 鱼类游泳速度可分为爆发游泳速度 (U_{burst}) 和临界游泳速度 (U_{crit}), 前者通常与捕食、逃逸、穿越急流等剧烈而短时间运动有关, 后者与鱼类日常活动如洄游、巡游等有持久性运动有关^[8-9]. 鱼类游泳运动主要依靠三磷酸腺苷 (ATP) 分解供能^[8,10].

溪流生态系统具有极高的空间异质性与显著的季节性周期波动等特点^[11], 尤其是华南地区森林溪流, 因受亚热带季风影响, 经常受到周期性暴雨和山洪冲刷, 其流速波动更加明显, 因而稳定的游泳能力对生存在该区域的动物显得更为重要. 此外, 相比于静水水体, 溪流中浮游动物等饵料动物数量不多, 且其丰度季节性变化明显^[12], 故生存在该区域的鱼类往往受到不同程度的饥饿胁迫. 食物不足情况下, 鱼

类只能依靠消耗自身储存的糖原、脂肪和蛋白质等能量物质以维持必要的生命活动^[13], 而鱼类游泳活动所需的 ATP 主要来源于能量物质的一系列分解^[9,14], 因此饥饿状态下鱼类体内各类能量物质储备状况以及能量代谢特点与游泳能力变化之间应该具有密切的关系, 而这种关系可在一定程度上反映鱼类的抗饥饿潜力及对环境的适应性. 已有研究显示, 饥饿状态下鱼类对体内各类能量物质的消耗和利用特点存在明显种间差异^[15]. 但食蚊鱼和唐鱼在遭受不同程度饥饿胁迫时其能量物质消耗利用特征是否存在差异以及在游泳能力上如何响应, 目前尚不得而知. 本文比较研究了食蚊鱼和唐鱼在不同饥饿时间内其糖原、脂肪和蛋白质的消耗特征及其对爆发游泳速度和临界游泳速度的影响, 旨在从能量代谢和游泳行为角度探讨食蚊鱼和唐鱼幼鱼应对饥饿胁迫的生理、生态策略及其种间差异, 为食蚊鱼生态入侵风险评估和唐鱼保护策略研究提供基础数据.

1 材料与方法

1.1 试验用鱼

用手抄网从广东省从化市的溪流中捕获怀胎食蚊鱼雌鱼, 挑选体长约 35 mm、腹部饱满、胎斑明显的个体暂养于暨南大学水生生物实验室内, 至多尾食蚊鱼同天产出仔鱼. 收集同一天产出的仔鱼放入水族箱中饲养. 每天投喂足量饵料, 其中 0 日龄至 19 日龄的食蚊鱼投喂从暨南大学明湖捞取的浮游动物, 19 日龄后开始投喂冰鲜红虫 (*Chironomus* sp.). 试验用水为经脱脂棉滤过后曝气 48 h 的自来水, 每

天在吸取残饵后更换 1/3 水量,温度控制在 (25 ± 1) °C,光照强度为 580 lx,光照周期为 14 D : 10 L,连续充气使溶解氧水平 $>6 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$.另挑选实验室饲养的野生唐鱼作繁殖亲本,选择腹部膨大、体色变浅的雌鱼及体型健壮、体色鲜艳的雄鱼各 300 尾,按雌雄比例 1 : 1 放入产卵缸.待多尾雌鱼产卵时,收集受精卵放在孵化器中孵化,同天孵出的仔鱼放入水族箱中饲养.唐鱼仔鱼饲养条件和方法与食蚊鱼仔鱼相同.待食蚊鱼和唐鱼体长达到 1.7 cm 左右后,各挑选 1200 尾体长相近、生长状况良好的幼鱼作为试验材料.

1.2 试验设计

试验在暨南大学水生生物研究所动物培养室中进行.预备试验结果显示,饥饿 40 d 时唐鱼幼鱼已开始出现死亡个体,因此本次试验最长饥饿时间设为 40 d.试验开始前断食 1 d,空腹处理.食蚊鱼和唐鱼的饥饿时间均设为 0 (对照组)、10、20、30 和 40 d.每种饥饿时间均设 3 个平行分组,每个平行各从试验材料中随机取 80 尾试验鱼,置于 $60 \text{ cm} \times 50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ 的可自动控温循环过滤水槽中.循环水流量为 $2 \text{ L} \cdot \text{h}^{-1}$,水槽内流速 $<0.1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$,温度保持在 (25 ± 1) °C,光照强度 580 lx.饥饿试验结束后,把试验鱼分成两份,一份用作饥饿后鱼体能量物质含量测定的样本,另一份用作后续游泳能力测定的试验材料.

1.3 鱼体能量物质含量测定

从饥饿后每个平行分组的试验鱼中各随机取 27 尾,测量其体长和干体质量.其中,体长测量采用电子数显游标卡尺,干体质量于湿体在 60 °C 烘箱中烘干至恒量后用微量电子天平 (德国产, Sartorius) 称量.然后,将 27 尾试验鱼样本均分为 3 份各 9 尾,分别用于测全鱼的糖原、脂肪和蛋白质含量,每个指标各测 3 次,每次均用 3 尾鱼样本.脂肪含量测定采用氯仿-甲醇法,蛋白质含量测定采用自动凯氏定氮仪 (丹麦产, FOSS Kjeltac 2300),糖原含量测定采用浓硫酸-蒽酮法.

肥满度 (CF, %) 公式:

$$CF = W_g / L^3 \times 100\%$$

能量物质消耗量 (CA, $\text{mg} \cdot \text{ind}^{-1}$) 公式:

$$CA = W_0 - W_1$$

能量物质消耗率 (CR, %) 公式:

$$CR = (W_0 - W_1) / W_0 \times 100\%$$

式中: W_g 为干体质量 (mg); L 为体长 (mm); W_0 、 W_1 分别为饥饿前对照组 (0 d) 和饥饿后鱼体能量物质

含量 ($\text{mg} \cdot \text{ind}^{-1}$).

1.4 游泳能力测定

鱼类游泳能力测定装置参考 McIntire 等^[16] 的设计并作了改进,主体为长 100 cm、宽 30 cm、高 20 cm 的长方形玻璃水槽,试验装置实际水深为 16 cm,游泳能力测试区域长 40 cm、宽 15 cm.水流速度采用精密水位流速测定仪 (澳大利亚产, Starflow 6526) 测定.

从饥饿后每个平行分组的试验鱼中各随机取 50 尾,其中 25 尾试验鱼用于测量爆发游泳速度 (U_{burst}),另 25 尾试验鱼用于测量临界游泳速度 (U_{crit}).研究发现, >20 的样本量即可获得动物种群运动能力的最大均值^[17],因此本研究的样本量 ($n = 25$) 足以获得食蚊鱼和唐鱼幼鱼游泳能力的最大均值.游泳能力测量结束后测量每尾鱼的体长.

1.4.1 U_{burst} 测定 该指标测定步骤参照 Reidy 等^[8].将 1 尾试验鱼放入测量装置中,在 $1 \text{ bl} \cdot \text{s}^{-1}$ 的水流速度下适应 1 h,然后以加速度 $3.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 增加流速,直至受试鱼游泳力竭.力竭标准:受试鱼因不能抵抗水流被冲至测试区下游拦网,静止时间超过 20 s,此时的水流速度即为受测鱼的 U_{burst} .

1.4.2 U_{crit} 测定 U_{crit} 测定采用流速逐步提高法,将 1 尾试验鱼放入测量装置中,在 $1.7 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 的水流速度下适应 1 h,起始流速为 $1.7 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$,流速增量 (ΔV) 为 $1.7 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$,游泳历时 (ΔT) 为 10 min ^[9],直至试验鱼力竭.力竭标准与 U_{burst} 相同.由于所有试验鱼横截面积未超过水体横截面积的 10%,无需进行水阻校正^[18]. U_{crit} 计算公式如下:

$$U_{\text{crit}} = V + (t / \Delta T) \times \Delta V$$

式中: V ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) 是鱼能够完成完整 10 min 游泳历时的最大水流速度; ΔV 是速度增量 ($1.7 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$),即每次增加的水流速度; ΔT 为游泳历时 (10 min),即每隔 10 min 使水流速度增加一个梯度; t (min) 为鱼在达到力竭状态时在 10 min 游泳历时长内所经历的实际游泳时间.

一般情况下,即使同种鱼在相同的试验条件下采用不同的加速度、 ΔV 和 ΔT ,其临界游泳速度测定结果也可能不尽相同,因此鉴于本次试验食蚊鱼和唐鱼的体长等形态特征相近,故两者均采用相同的加速度、 ΔV 和 ΔT .测量得到的游泳能力也许不能完全代表其实际游泳能力,但两者之间却可以进行对比^[19].

1.5 数据处理

各组数据均用平均值 \pm 标准差表示,采用 SPSS

17 和 Excel 2003 软件对试验数据进行处理和作图。同种鱼在不同饥饿时间下的数据以及能量物质消耗之间的差异均采用单因素方差分析 (ANOVA) 和 LSD 法多重比较, 其中分析游泳能力差异时以体长为协变量进行方差分析。线性方程相关性检验均采用协方差分析 (ANCOVA), 相同饥饿时间下同一指标两种鱼数据之间对比以及回归方程斜率之间对比均采用 t 检验进行分析 ($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 形体指标

表 1 显示, 随着饥饿时间延长, 食蚊鱼和唐鱼体长均无显著变化, 而干体质量和肥满度却发生显著变化, 皆随饥饿时间的增加而减小。无论经历何种饥饿时间, 食蚊鱼体长与唐鱼相比均无显著差异。饥饿前对照组 (0 d) 食蚊鱼干体质量或肥满度与唐鱼相比均差异不显著, 但随着饥饿时间的增加, 食蚊鱼干体质量和肥满度均显著小于唐鱼。

2.2 能量物质消耗

由表 2 可以看出, 随着饥饿时间的增加, 食蚊鱼或唐鱼的糖原、脂肪和蛋白质含量均发生显著变化。试验鱼糖原含量均随着饥饿时间增加迅速减少, 脂肪和蛋白质含量则逐渐下降。饥饿前对照组, 食蚊鱼糖原含量显著小于唐鱼, 饥饿 10 d 后, 食蚊鱼和唐

鱼的糖原含量无显著差异, 均接近于 0。饥饿 0~30 d, 食蚊鱼脂肪含量均显著小于唐鱼; 饥饿 40 d 时, 食蚊鱼的脂肪含量与唐鱼相比无显著差异。饥饿 0~10 d, 食蚊鱼蛋白质含量与唐鱼相比无显著差异; 但饥饿 20 d 之后, 食蚊鱼蛋白质含量显著小于唐鱼。

图 1 显示, 食蚊鱼和唐鱼糖原含量均随饥饿时间增加呈显著幂函数曲线下降趋势; 而无论何种试验鱼, 其脂肪和蛋白质含量均随饥饿时间呈显著线性下降。相比唐鱼, 食蚊鱼脂肪-饥饿时间线性方程斜率显著降低, 但其蛋白质-饥饿时间斜率却显著增加。

图 2 显示, 从饥饿时间最长的 40 d 后的数据看, 无论何种试验鱼, 糖原消耗率均最高, 脂肪其次, 蛋白质消耗率最低; 而从绝对消耗量看, 无论食蚊鱼或唐鱼, 糖原消耗量均最低, 但食蚊鱼蛋白质消耗量最高, 而唐鱼脂肪消耗量却最高。与唐鱼相比, 食蚊鱼糖原和脂肪消耗率均无显著差异, 而蛋白质消耗率却显著高于唐鱼; 与唐鱼相比, 食蚊鱼糖原和脂肪的绝对消耗量均显著小于前者, 而蛋白质消耗量却显著大于前者。

2.3 游泳能力与能量物质关系

表 3 显示, 随着饥饿时间的增加, 饥饿后食蚊鱼或唐鱼的 U_{burst} 和 U_{crit} 均发生显著变化, 其 U_{burst} 和 U_{crit} 均随着饥饿时间的增加逐渐减小。

表 1 经历不同饥饿时间试验鱼体长、干体质量和肥满度

Table 1 Body length, dry mass and condition factor in experimental fish after different starvation time

| 饥饿时间 Starvation time (d) | 体长 | | 干体质量 | | 肥满度 | |
|-----------------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|---|---------------------------|
| | Body length (cm) | | Dry mass (mg) | | Condition factor ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) | |
| | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> |
| 0 | 1.67±0.14aA | 1.79±0.13aA | 23.07±4.63aA | 25.69±4.24aA | 0.44±0.05aA | 0.44±0.05aA |
| 10 | 1.74±0.11aA | 1.77±0.21aA | 19.61±4.87bA | 24.01±4.53aB | 0.36±0.04bA | 0.43±0.06aB |
| 20 | 1.74±0.16aA | 1.86±0.11aA | 15.26±4.38cA | 24.08±5.20aB | 0.28±0.05cA | 0.42±0.08aB |
| 30 | 1.75±0.13aA | 1.77±0.13aA | 14.54±3.77cA | 20.80±4.66bB | 0.27±0.04cA | 0.37±0.09bB |
| 40 | 1.74±0.18aA | 1.75±0.23aA | 14.72±4.19cA | 17.97±4.41bA | 0.26±0.05cA | 0.35±0.09bB |

同列不同小写字母表示同种试验鱼在不同饥饿时间之间差异显著, 同行不同大写字母表示同一饥饿时间在不同试验鱼之间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in same column meant significant difference among different starvation time for the same species, and different capital letters in same row meant significant difference among different species at the same starvation time at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 饥饿结束后试验鱼糖原、脂肪和蛋白质含量

Table 2 Contents of glycogen, lipid and protein in experimental fish after different starvation time ($\text{mg} \cdot \text{ind}^{-1}$)

| 饥饿时间 Starvation time (d) | 糖原 Glycogen | | 脂肪 Lipid | | 蛋白质 Protein | |
|--------------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> |
| | 0 | 0.52±0.13aA | 1.10±0.18aB | 5.56±0.80aA | 9.02±0.86aB | 15.19±0.71aA |
| 10 | 0.13±0.03bA | 0.22±0.02bA | 3.55±0.31bA | 7.68±0.96bB | 13.14±0.45bA | 14.02±0.54aA |
| 20 | 0.11±0.01bA | 0.18±0.01bA | 2.52±0.21cA | 7.07±0.29bB | 10.52±0.45cA | 13.56±0.13abB |
| 30 | 0.08±0.01bA | 0.11±0.01bA | 2.07±0.39cdA | 4.10±0.20cB | 9.65±0.62cA | 12.20±0.79bB |
| 40 | 0.08±0.02bA | 0.10±0.03bA | 1.92±0.35dA | 2.49±0.25dA | 7.67±0.31dA | 9.70±0.58cB |

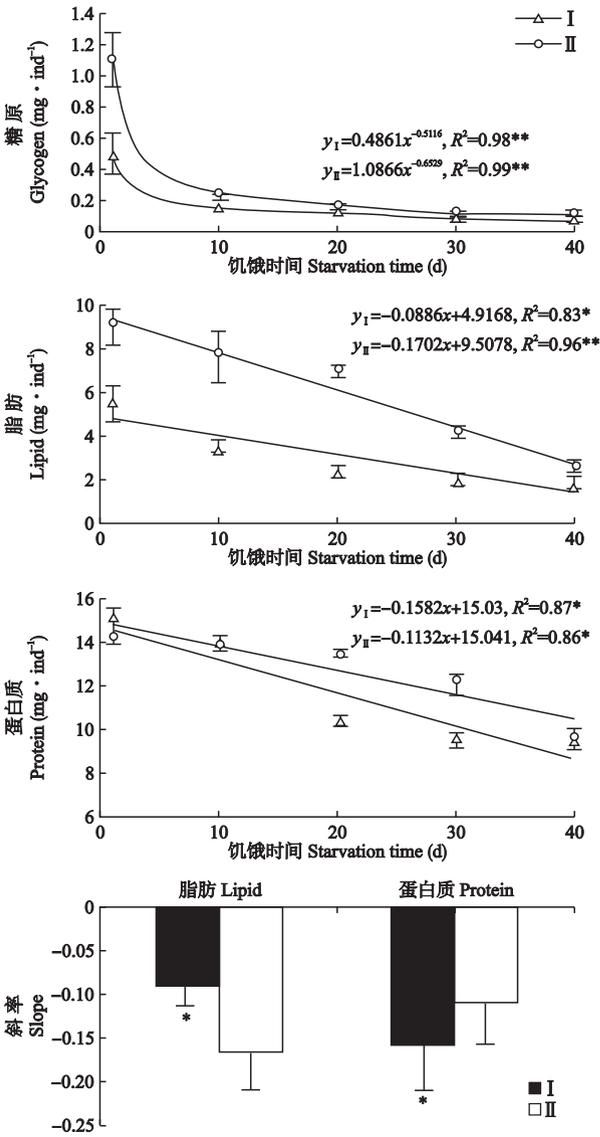


图 1 试验鱼能量物质含量与饥饿时间的回归方程及线性回归方程斜率

Fig.1 Regression equations between contents of energy sources and starvation time, and slopes of line equations in experimental fish.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. I: 食蚊鱼 *G. affinis*; II: 唐鱼 *T. albonubes*. 下同 The same below.

表 3 不同饥饿时间后食蚊鱼和唐鱼游泳能力

Table 3 Swimming performance in experimental fish after different starvation time (cm · s⁻¹)

| 饥饿时间 Starvation time (d) | 爆发游泳速度 U_{burst} | | 临界游泳速度 U_{crit} | |
|--------------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> | 食蚊鱼 <i>G. affinis</i> | 唐鱼 <i>T. albonubes</i> |
| 0 | 21.39±2.16aA | 28.03±1.42aB | 19.14±2.40aA | 22.80±2.08aB |
| 10 | 18.32±1.80bA | 27.31±1.74aB | 15.88±1.71bA | 22.12±1.43aB |
| 20 | 16.42±2.28cA | 23.13±1.29bB | 14.43±1.69bA | 19.37±2.33bB |
| 30 | 14.42±1.87dA | 22.10±1.63bcB | 11.35±1.80cA | 15.02±1.52cB |
| 40 | 13.36±2.54dA | 20.76±1.35cB | 9.19±1.81dA | 10.40±1.60dA |

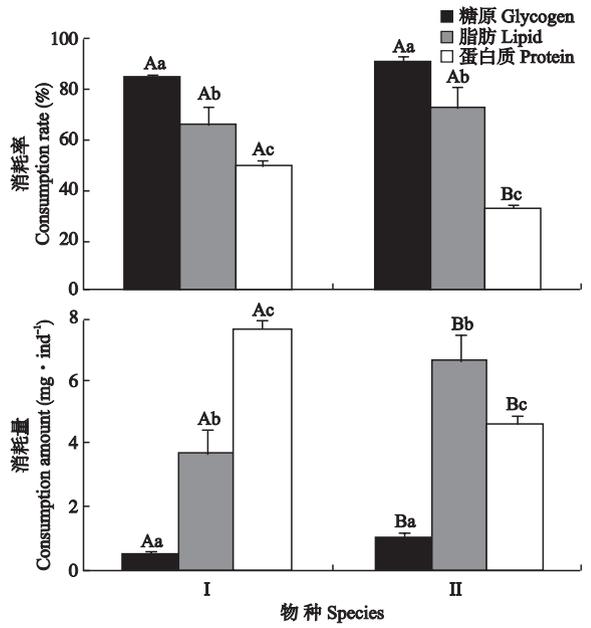


图 2 试验鱼在饥饿 40 d 后能量物质消耗率和消耗量

Fig.2 Consumption rate and amount of energy sources in experimental fish after 40 days of starvation.

不同小写字母表示同种试验鱼不同能量物质之间差异显著, 不同大写字母表示相同能量物质不同试验鱼之间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference among different energy substances at same experimental fish, and different capital letters meant significant difference among different experimental fish at same energy source at 0.05 level.

将试验鱼 U_{crit} 以及脂肪和蛋白质含量进行对数 (lg) 转换后, 无论食蚊鱼或唐鱼, U_{crit} 与脂肪和蛋白质含量均呈显著线性正相关 (图 3)。

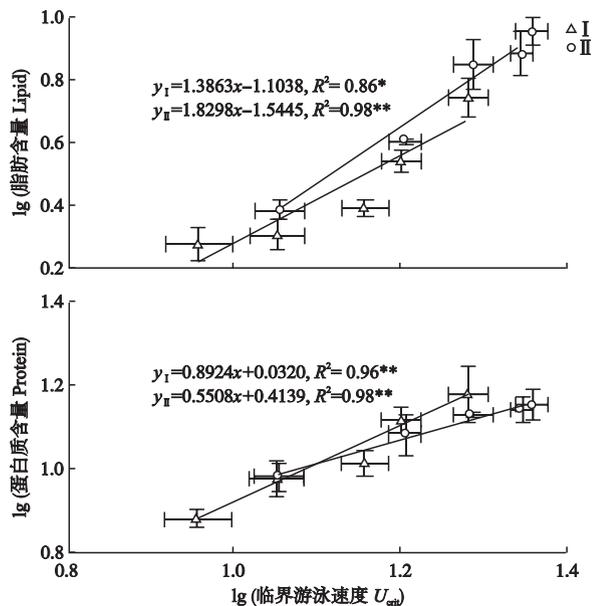


图 3 试验鱼 U_{crit} 与脂肪或蛋白质含量关系

Fig.3 Relationships between U_{crit} and contents of lipid, protein in experimental fish.

2.4 游泳能力随饥饿时间的变化趋势

图 4 显示,食蚊鱼或唐鱼的 U_{burst} 和 U_{crit} 均随着饥饿时间的增加呈显著的线性下降趋势。无论食蚊鱼或唐鱼,其 U_{burst} -饥饿时间线性回归方程斜率均显著小于 U_{crit} -饥饿时间方程;与唐鱼相比,食蚊鱼的 U_{burst} -饥饿时间线性回归方程斜率无显著差异,而 U_{crit} -饥饿时间线性回归方程斜率却显著降低(图 5)。

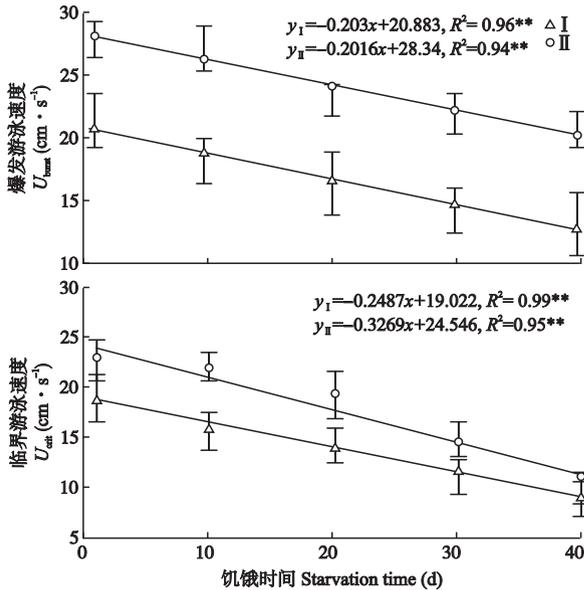


图 4 试验鱼游泳能力与饥饿时间的关系

Fig.4 Relationships between swimming performance and starvation time in experimental fish.

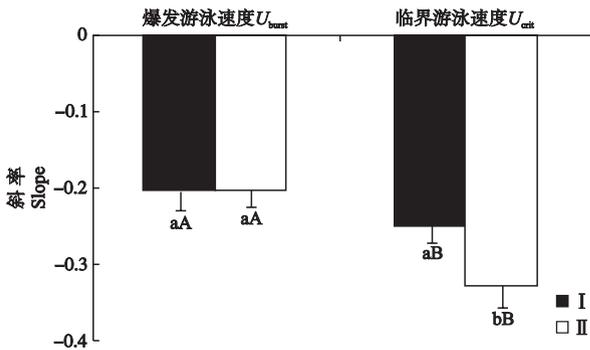


图 5 试验鱼游泳能力与饥饿时间线性回归方程斜率

Fig.5 Slope of linear equations between swimming performance and starvation time in experimental fish.

不同小写字母表示相同游泳速度不同试验鱼之间差异显著,不同大写字母表示同种试验鱼不同游泳速度之间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference among different species at the same swimming speed, and different capital letters meant significant difference among different swimming speeds for the same species at 0.05 level.

3 讨 论

3.1 饥饿前能量物质储备和游泳能力

在长期进化过程中,动物形态、行为、生理、生化

等方面均受环境制约并通过不断改变以适应不同环境。如大眼金枪鱼 (*Thunnus obesus*) 体型呈纺锤形,尾鳍呈新月形,鳞退化为小圆鳞,从而具有快速游泳能力,以适应索饵等洄游过程中的印度洋海流^[20]。南极鱼类 (*Antarctic notothenioids*) 细胞中具有抗冻基因和较少的血红蛋白以适应南极大洋的低温环境^[21]。虽然食蚊鱼和唐鱼均属杂食性小型鱼类,生态位相似,但所处生境却有较大差异。食蚊鱼通常生存在水体流动较小且食物丰富的湖泊、沟渠、池塘等静水区域^[22],而唐鱼则长期栖息于流动性较大且营养匮乏的溪流环境。因此,这两种鱼类应该具有不同的应对环境变化的生理、生态和行为策略。本研究显示,饥饿 0 d 对照组的食蚊鱼蛋白质含量与唐鱼无显著差异,但糖原和脂肪含量却显著小于唐鱼。而比较两者游泳能力,无论是爆发游泳速度还是临界游泳速度,食蚊鱼均显著小于唐鱼。表明食蚊鱼和唐鱼的生理生态和行为习性与其栖息环境密切相关。目前,虽然发现食蚊鱼已入侵溪流生境,但仍主要分布于流速缓慢营养较为丰富的下流区域。与唐鱼相比,食蚊鱼不需储存较多脂肪和糖原等营养和能量物质来应对食物短缺,也无需经常逆流游泳以应对流水环境。而唐鱼主要分布于流速较高的溪流上中游区域,相比食蚊鱼,唐鱼需具备较强的游泳能力以适应溪流的流动水体,同时,其体内足够的营养能量物质的储备有利于应对溪流生境时空变化明显的食物条件^[11]。

3.2 饥饿状态下能量代谢特征

饥饿状态下,鱼类没有食物来源的能量收入,其能量代谢机制发生变化,并动用自身主要储能物质如糖原、脂肪和蛋白质等为生命活动供能^[23]。但不同鱼类在饥饿胁迫期间能源物质的消耗和利用有一定差异。在多数鱼类中,糖原和脂肪是主要的储能物质,饥饿状态下主要消耗这两种物质,而对蛋白质的利用较少,且一般发生在脂肪被大量消耗之后^[24]。而有些鱼类如狼鲈 (*Dicentrarchus labrax*)、鳎 (*Pleuronectes plastessa*) 等优先利用脂肪,其次为糖原和蛋白质^[25-26]。由于饥饿后鱼体干物质质量也会随之发生变化,故能量物质的相对含量(单位体质量含量)和绝对含量(单位个体含量)在饥饿期间变化规律可能不同,而与相对含量相比,绝对含量更能准确地确定具体消耗量^[27]。因此本研究中能量物质采用单位个体绝对含量、绝对消耗量和消耗率等进行分析。结果显示,食蚊鱼和唐鱼的糖原在饥饿 10 d 时绝对含量已接近于 0,脂肪和蛋白质绝对含量则随饥饿时

间延长逐渐下降,但食蚊鱼脂肪含量下降幅度小于唐鱼.饥饿 40 d 后,食蚊鱼和唐鱼能量物质消耗率均显示为糖原>脂肪>蛋白质,但从绝对消耗量看,食蚊鱼对蛋白质消耗量最大,唐鱼则是脂肪.表明在 40 d 饥饿期间,糖原、脂肪和蛋白质均为食蚊鱼和唐鱼生命活动供能.尽管从消耗率看食蚊鱼和唐鱼均优先利用糖原和脂肪,其次是蛋白质,而糖原在饥饿早期几乎已被消耗殆尽,但从绝对消耗量看,持续饥饿期间维持食蚊鱼生理功能的能量供应主要来自蛋白质,而唐鱼则是脂肪.而这两种鱼类在饥饿期间能量代谢特征的差异还反映在饥饿后游泳能力的变化上.

3.3 饥饿后的能量供应与游泳能力变化趋势

动物在运动开始时主要依靠肌肉中储存的少量 ATP 供能,但由于 ATP 储存量较少,后续运动所需的 ATP 主要通过磷酸肌酸 (PCr) 分解、糖酵解和有氧代谢等 3 类能源系统合成,且 3 类能源系统并非相互独立作用而是共同参与合成 ATP^[28].但运动方式不同,主要供能模式也不同,时间较短的剧烈运动主要依靠磷酸肌酸分解和糖酵解等无氧系统合成 ATP,而长时间持续有氧运动则以糖原、脂肪和蛋白质等能量物质有氧分解为主^[10,29-30].对鱼类来说,由于不同游泳运动主要供能方式不同,因此其对饥饿胁迫的响应和变化规律也不相同.曾令清等^[31]研究发现,面对饥饿胁迫时,南方鲇 (*Silurus meridionalis*) 幼鱼的 U_{burst} 比 U_{crit} 稳定,饥饿 2 周后 U_{burst} 下降比例 (13.7%) 显著小于 U_{crit} (26.0%).本试验中,食蚊鱼和唐鱼 2 种游泳速度均随饥饿时间呈显著的线性下降,但无论食蚊鱼或唐鱼,其 U_{burst} 下降的幅度均显著小于 U_{crit} ,与曾令清等^[31]的研究结论相符合,其原因可能与供能方式有关. U_{burst} 为无氧运动,首先消耗体内储存的少量 ATP,其次依靠磷酸肌酸分解和糖酵解供能,但由于磷酸肌酸供能速度较快,相比糖酵解,动物在剧烈运动时优先利用磷酸肌酸分解供能^[9,31].而在静止非运动状态下,短期饥饿对鱼类肌肉 ATP 和磷酸肌酸储存量没有显著影响^[32],故在饥饿后 U_{burst} 并未随之发生剧烈变化.而 U_{crit} 主要属于有氧运动,能量供给主要依赖糖原、脂肪和蛋白质等能量物质的有氧分解,而饥饿后这些能量物质含量均显著下降,因此相比 U_{burst} , U_{crit} 与能量物质储存量的关系更加密切,故对饥饿更加敏感.Osachoff 等^[33]认为,对鱼类来说, U_{burst} 的重要性可能高于 U_{crit} ,在面对激烈的环境变化时鱼类通常会优先保持躲避敌害或捕获猎物等与生存直接相关的爆发游

泳能力.本研究表明,在面对饥饿胁迫时,食蚊鱼和唐鱼爆发游泳能力更加稳定,且 2 种试验鱼 U_{burst} 随饥饿时间增加其下降幅度无显著差异,可以认为这是鱼类长期经历自然选择和进化的结果,以保证其能够在食物严重匮乏时仍保持一定的应急和生存能力.

然而本研究发现,食蚊鱼 U_{crit} 随饥饿时间增加其下降幅度显著小于唐鱼.这可能与游泳运动过程中不同能量物质优先利用顺序有关.相比脂肪和蛋白质,糖原分解供能的时间效率虽然最高,动物在运动过程中优先利用肌糖原和肝糖原分解供能,然而本试验中食蚊鱼和唐鱼糖原在饥饿早期已耗尽,饥饿一定时间后主要依靠脂肪和蛋白质为 U_{crit} 供能,这从食蚊鱼和唐鱼 U_{crit} 与脂肪和蛋白质含量均呈显著线性相关的结果可以佐证.而蛋白质作为重要的结构物质,储存量虽然较大,但其热价相对较低^[30],因此两种鱼均有可能优先利用产热量更高的脂肪为游泳活动供能^[14].食蚊鱼在饥饿期间虽然优先利用脂肪供能,但是相比唐鱼,却主要消耗体内储存量最大的蛋白质以应对长时间的饥饿,而饥饿后脂肪含量下降幅度显著小于唐鱼,致使其 U_{crit} 比唐鱼更加稳定.

综上所述,食蚊鱼和唐鱼在应对饥饿胁迫的能量学策略与运动行为特征上有明显差异.唐鱼通常能量储备较多,游泳能力强,在饥饿状态下虽然 U_{crit} 下降幅度较大,但与生存直接相关的 U_{burst} 在饥饿后仍然保持较高水平,这反映了唐鱼对华南地区流速波动大而营养相对匮乏的溪流生境适应的特点.与唐鱼相比,食蚊鱼虽然整体上能量储备较少,游泳能力较低,但饥饿状态下其独特的能量代谢方式赋予其更加稳定的游泳能力,这从一定程度上说明食蚊鱼具有相对较大的抗饥饿潜力,为其适应贫营养的溪流上中游生境提供有利条件.由于食蚊鱼具有高摄食率,可捕捉唐鱼仔稚鱼^[5],且对唐鱼栖息的溪流生境有较强的生长适应能力,因此,有必要采取有效措施防止食蚊鱼对溪流生境的入侵和进一步扩散.

参考文献

- [1] Cohen AN, Carlton JT. Accelerating invasion rate in highly invaded estuary. *Science*, 1998, **279**: 555-558
- [2] Xie Z-Q (谢宗强), Chen Z-G (陈志刚), Fan D-Y (樊大勇), et al. Global consequences and control strategies of biological invasion. *Chinese Journal of Applied*

- Ecology* (应用生态学报), 2003, **14** (10): 1795-1798 (in Chinese)
- [3] Pan Y (潘勇), Cao W-X (曹文宣), Xu L-P (徐立蒲), et al. Process, mechanism, and research method of fish invasion. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(3): 687-692 (in Chinese)
- [4] Caiola N, Sostoade A. Possible reason for the decline of two native tooth carps in the Iberian Peninsula: Evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology*, 2005, **21**: 358-363
- [5] Yi Z-S (易祖盛), Chen X-L (陈湘舜), Wu J-X (巫锦雄), et al. Rediscovering the wild population of white cloud mountain minnows (*Tanichthys allonubes*) on Guangdong Province. *Zoological Research* (动物学研究), 2004, **25**(6): 551-555 (in Chinese)
- [6] Chen G-Z (陈国柱). Interspecific Relationship between the Invasive Species *Gambusia affinis* and the Native Endangered Species *Tanichthys allonubes*. PhD Thesis. Guangzhou: Jinan University, 2010 (in Chinese)
- [7] Oufiero CE, Garland T. Repeatability and correlation of swimming performance and size over varying time-scales in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Functional Ecology*, 2009, **23**: 969-978
- [8] Reidy SP, Kerr SR, Nelson JA. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *Journal of Experimental Biology*, 2000, **203**: 347-357
- [9] Plaut I. Critical swimming speed: Its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 2001, **131**: 41-50
- [10] Marras S, Claireaux G, McKenzie DJ, et al. Individual variation and repeatability in aerobic and anaerobic swimming performance of European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Journal of Experimental Biology*, 2010, **213**: 26-32
- [11] Yan Y-Z (严云志), Yao Z-J (姚占军), Chu L (储玲), et al. Effects of stream size and spatial position on stream-dwelling fish assemblages. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2010, **34**(5): 1022-1030 (in Chinese)
- [12] Yuan X-Z (袁兴中), Luo G-Y (罗固源). A brief review for ecological studies on hyporheic zone of stream ecosystem. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2003, **23**(5): 956-964 (in Chinese)
- [13] Lin H-R (林浩然). Fish Physiology. Guangzhou: Sun Yat-sen University Press, 2011 (in Chinese)
- [14] Barton KN, Gerrits MF, Ballantyne JS. Effects of exercise on plasma nonesterified fatty acids and free amino acids in arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Journal of Experimental Zoology*, 1995, **271**: 183-189
- [15] McCue MD. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 2010, **156**: 1-18
- [16] McIntire CD, Garrison RL, Phinney HK, et al. Primary production in laboratory streams. *Limnology and Oceanography*, 1964, **9**: 92-102
- [17] Adolph S, Pickering T. Estimating maximum performance: Effects of intraindividual variation. *Journal of Experimental Biology*, 2008, **211**: 1336-1343
- [18] McFarlane WJ, Cubitt KF, Williams H, et al. Can feeding status and stress level be assessed by analyzing patterns of muscle activity in free swimming rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum)? *Aquaculture*, 2004, **239**: 467-484
- [19] Belk MC, Tuckfield RC. Changing costs of reproduction: Age-based differences in reproductive allocation and escape performance in a livebearing fish. *Oikos*, 2010, **119**: 163-169
- [20] Liu T (刘涛). Preliminary Study on the Biological Characteristics and Stock Status of Bigeye Tuna (*Thunnus obesus*) in the Indian Ocean. PhD Thesis. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014 (in Chinese)
- [21] Xu Q-H (许强华), Wu Z-C (吴智超), Chen L-B (陈良标). Biodiversity and adaptive evolution of Antarctic notothenioid fishes. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2014, **22**(1): 80-87 (in Chinese)
- [22] Yan Y-Z (严云志), Chen Y-F (陈毅峰), Tao J (陶捐). Ecological invasion of *Gambusia affinis*: A review. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2009, **28**(5): 950-958 (in Chinese)
- [23] Machado CR, Garofaloj MAR, Roselino JES, et al. Effects of starvation, refeeding, and insulin on energy-linked metabolic processes in catfish (*Rhamdia hilarii*) adapted to a carbohydrate-rich diet. *General and Comparative Endocrinology*, 1988, **71**: 429-437
- [24] Kutty MN. Ammonia quotient in Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1978, **35**: 1003-1005
- [25] Stirling HP. Effects of experimental feeding and starvation on the proximate composition of the European bass, *Dicentrarchus labrax*. *Marine Biology*, 1976, **34**: 85-91
- [26] Jobling M. Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology*, 1980, **17**: 325-334
- [27] Yu H-N (于赫男), Lin X-T (林小涛), Zhou X-Z (周小壮), et al. Utilization of energy substances during starvation in *Litopenaeus vannamei*. *Marine Sciences* (海洋科学), 2006, **30**(12): 43-47 (in Chinese)
- [28] Deng S-X (邓树勋), Chen P-J (陈佩杰), Qiao D-C

- (乔德才). Introduction to Sport Physiology. Beijing: Beijing Sport University Press, 2007 (in Chinese)
- [29] Penghan L-Y (彭韩柳依), Cao Z-D (曹振东), Fu S-J (付世建). Effect of starvation on swimming performance of juvenile crucian carp. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2014, **33**(10): 2756–2760 (in Chinese)
- [30] Wilmore JH. Trans. Wang R-Y (王瑞元), *et al.* Physiology of Sport and Exercise. Beijing: Beijing Sport University Press, 2011 (in Chinese)
- [31] Zeng L-Q (曾令清), Penghan L-Y (彭韩柳依), Wang J-W (王建伟), *et al.* The effects of food deprivation on individual variation and repeatability in swimming performance of juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2014, **38**(5): 883–890 (in Chinese)
- [32] Kieffer JD, Tufts BL. Effects of food deprivation on white muscle energy reserves in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): The relationships with body size and temperature. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1998, **19**: 239–245
- [33] Osachoff HL, Osachoff KN, Wickramaratne, *et al.* Altered burst swimming in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* exposed to natural and synthetic oestrogens. *Journal of Fish Biology*, 2014, **85**: 210–227

作者简介 李江涛, 男, 1988 年生, 硕士研究生. 主要从事鱼类生理生态学研究. E-mail: jtaoli@qq.com

责任编辑 肖红
