

锦鲤的摄食代谢与运动代谢及其相互影响

崔玉良 夏继刚 付世建*

重庆师范大学进化生理与行为学实验室 重庆市动物生物学重点实验室 重庆 401331

摘要: 为了探讨锦鲤 (*Carassius auratus*) 幼鱼摄食后特殊动力作用 (SDA) 的变化特征及运动代谢与摄食代谢之间的相互影响, 实验首先灌喂锦鲤 4% 体重的饲料和等体积的纤维素 (湿重), 测定灌喂前后的耗氧率; 另设灌喂饲料、灌喂纤维素、空腹组 (对照组) 3 个组, 测定 3 组的临界游泳速度 (U_{crit}) 和运动耗氧率 (MO_2); 然后在 70%、0% 临界游泳速度下, 分别测定饱足摄食组和空腹组的耗氧率。结果显示: ① 灌喂饲料后代谢率快速上升, 达到峰值后又迅速下降, 代谢时间较短, 没有一个相对稳定的平台期, 灌喂纤维素后代谢率没有显著性变化 ($P > 0.05$)。提示锦鲤幼鱼的特殊动力作用功率曲线为一个典型的“三角型”模型, 且在特殊动力作用总耗能中, 生化特殊动力作用占特殊动力作用总耗能的绝大部分, 而机械特殊动力作用只占特殊动力作用的极少部分。② 锦鲤幼鱼在摄食后临界游泳速度显著下降 ($P < 0.05$), 代谢率显著升高 ($P < 0.05$)。摄食后的运动过程中, 代谢率从摄食开始到代谢率回落至空腹组代谢的标准误范围内的首个数据所对应的时间长度均为 6.5 h, 且摄食代谢无显著性差异。提示, 对锦鲤幼鱼来说, 摄食代谢降低了其运动能力, 而运动代谢并没有影响摄食代谢。

关键词: 消化; 运动; 锦鲤

中图分类号: Q965.128 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 06-913-09

The Interaction between Feeding and Locomotive Metabolism in Goldfish (*Carassius auratus*)

CUI Yu-Liang XIA Ji-Gang FU Shi-Jian*

Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Goldfish (*Carassius auratus*) was force-fed with 4% body mass of either compound feed or cellulose and the pre-feeding and postprandial oxygen consumption rate (VO_2) were measured to identify the characteristic of specific dynamic action (SDA). Then, the critical swimming speed (U_{crit}) and swimming metabolic rate (MO_2) at different swimming speed of fasting and fed fish were measured to identify the effect of digestion on locomotive metabolism. Finally, the postprandial metabolisms of fasting or digesting fish swum under either 70% or 0% U_{crit} were measured with the aim of identifying the effect of swimming on

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31172096, 31300340);

* 通讯作者, E-mail: shijianfu9@cqnu.edu.cn;

第一作者介绍 崔玉良, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鱼类生理生态学; E-mail: 361014132@qq.com.

收稿日期: 2015-04-13, 修回日期: 2015-07-01 DOI: 10.13859/j.cjz.201506010

feeding metabolism. The effect of locomotive on feeding metabolism and the effect of force-feeding with compound feed or cellulose on SDA were determined under the treatment by paired t-test and the difference of swimming speed and (or) sample time on U_{crit} or MO_2 were determined by a analysis of variance (ANOVA) which followed by Duncan multiple-comparison posthoc test if it was necessary. The results showed that the SDA increase shortly after force-feeding of compound feed which lasted about 7 h while force-feeding of cellulose elicited did not show any significant change in MO_2 (Fig. 1) that suggested the mechanical SDA contributing little to SDA magnitude and biochemical SDA is the main components of SDA in gold fish. U_{crit} decreased significantly (Fig. 2) while swimming MO_2 increased significantly (Fig. 3) at any given swimming speed in fed fish compared with those of fasting fish. However, neither duration nor increment of SDA showed any significant difference between resting and swimming fish (70% U_{crit}). The time duration from feeding to the metabolic rate returned to the standard error range of the resting metabolic rate for a given fish were both 6.5 h, and the feeding metabolism at any given sample time showed no significant difference (Fig. 4). The present study demonstrates clearly that digestion shows profound negative effect in goldfish on locomotive metabolism while locomotion shows little effect on feeding metabolism.

Key words: Digestion; Locomotion; Goldfish

摄食和运动既是鱼类重要的生理活动，也是机体代谢和能量消耗的主要过程（付世建等 2008）。摄食作为鱼类获取能量的方式，为其生存、生长提供了物质基础（Pang et al. 2011）。游泳运动作为鱼类实现食物获取、逃逸敌害以及繁殖求偶的主要方式，对其生存和繁衍至关重要（Kieffer 2000, Plaut 2001, Zeng et al. 2009）。

鱼体在摄食后表现出代谢率上升、身体耗能增加的现象，即“特殊动力作用”（specific dynamic action, SDA），该过程包括食物的摄入、消化、吸收和同化以及蛋白质的合成和转换等（Jobling 1981, Brown et al. 1991, Lyndon et al. 1992）。有学者将特殊动力作用（SDA）划分为机械特殊动力作用（mechanical SDA）和生化特殊动力作用（biochemical SDA）两部分（Tandler et al. 1980）。前者一般与咀嚼、吞咽及胃肠蠕动等物理做功的能量消耗有关，而后者则主要与食物吸收后营养物质同化过程的能量消耗有关（Brown et al. 1991, Lyndon et al. 1992）。现有研究表明，生化特殊动力作用与食物的组成成分关系紧密，机械特殊动力作用与食物的物理性状有关（Carefoot 1990）。那么，

鱼体在摄食后特殊动力作用会表现出怎样的变化特征？其中，机械特殊动力作用又是否会导致动物代谢水平的显著增加？本研究的目的之一是考察鱼体摄食后特殊动力作用（SDA）（包括总特殊动力作用和机械特殊动力作用）的变化特征。

在自然界，鱼类的摄食消化和游泳运动这两种生理活动往往同时进行（Thorarensen et al. 2006, Zhang et al. 2010）。然而，鱼类的代谢能力又是有限的。由于摄食和运动对能量代谢空间的共同需求，鱼类在摄食代谢和运动代谢上可能存在代谢消耗与性能维持之间的权衡，并且受到最大代谢能力的限制（Fu et al. 2013）。目前，摄食代谢对运动代谢的影响已被研究者所关注（张伟等 2012），但运动代谢对摄食代谢的影响却鲜有研究报道（Fu et al. 2013）。鱼体的运动能力将在何种程度上受摄食的影响，运动又会对鱼体的摄食代谢产生什么生物学效应呢？本文的另一研究目的，考察鱼体摄食代谢与运动代谢的相互影响。

锦鲤（*Carassius auratus*）是一种被广泛人工饲养的杂食性鱼类。其相关研究涉及生物学的多个领域（徐伟等 2007, Fu et al. 2009b）。

本研究以锦鲤为对象, 分别通过灌喂纤维素和人工饲料的方法, 考察其摄食代谢特征, 并通过对其临界游泳速度 (critical swimming speed, U_{crit}) 的测定以及运动状态下摄食代谢特征的检测, 探讨摄食代谢与运动代谢的相互影响。

1 材料与方法

1.1 实验鱼

本研究所用的锦鲤幼鱼购于四川省水产学校。将实验鱼置于实验室自制的循环控温水槽 (1.2 m × 0.55 m × 0.55 m, 水容量约为 250 L) 中驯化 2 周, 以使其适应实验室环境, 驯化用水为经过曝气 48 h 以上的自来水。驯化期间, 水温 (25 ± 1) °C, 用充气泵不断向水体充气, 光照周期为 12 L : 12 D, 每日饱足投喂 1 次并在实验鱼摄食 0.5 h 后清除残饵和粪便, 实验前 24 h 停止投喂。选取 80 尾健康、大小接近 [体重 (8.84 ± 0.15) g] 的个体开展实验。

1.2 实验方案

实验 (一), 首先将 16 尾实验鱼转移到呼吸室体积为 100 ml 的自制流水式呼吸代谢测定仪 (Fu et al. 2005) 中驯化 1 周, 测定静止代谢率 (resting metabolic rate, RMR)。然后, 将实验鱼均分为两组 ($n = 8$), 分别通过采用灌喂饲料和纤维素的方法检测实验鱼摄食后特殊动力作用及机械特殊动力作用的变化特征。灌喂前将饲料或纤维素充分研磨后与水按质量比 1 : 1.5 配比后充分混匀, 灌喂量为实验鱼体重的 4%。灌喂时首先用麻醉剂, 即经氢氧化钠中和的间氨基苯甲酸乙酯甲磺酸盐 (tricaine methanesulfonate, MS-222) 将实验鱼麻醉, 麻醉剂量为 120 mg/L, 预实验结果表明该浓度的麻醉剂量对实验鱼的静止代谢无显著影响; 使实验鱼在 1.5 min 左右被麻醉至失去平衡、保持微弱呼吸为止; 灌喂过程在 1 min 内完成。

实验 (二), 选取实验鱼 24 尾, 驯化适应后均分为灌喂饲料组、灌喂纤维素组和空腹组, 采用本实验室自行研制的游泳代谢测定仪 (杨阳等 2013) 测定临界游泳速度, 并用溶氧仪

(HQ30d, Hach Company, Loveland, Colorado, USA) 测定运动耗氧率 (swimming metabolic rate, MO_2), 用以考察摄食对运动代谢的影响。

实验 (三), 选取实验鱼 40 尾, 驯化适应后均分为 4 组, 分别是 0% 临界游泳速度 (U_{crit}) 空腹组 ($n = 8$)、0% 临界游泳速度 (U_{crit}) 摄食组 ($n = 8$)、70% 临界游泳速度 (U_{crit}) 空腹组 ($n = 8$)、70% 临界游泳速度 (U_{crit}) 摄食组 ($n = 16$), 测定不同运动状态下动物摄食后代谢率的变化, 用以考察运动对摄食代谢的影响。

1.3 测定方法

1.3.1 静止代谢率、特殊动力作用的测定 静止代谢率和特殊动力作用的测定均在流水式呼吸代谢测定仪 (Fu et al. 2005) 中进行。首先使用溶氧仪 (HQ30d, Hach Company, Loveland, Colorado, USA) 测定每尾实验鱼的静止代谢率, 并重复测定 3 次。根据预实验结果, 灌喂饲料或纤维素后, 对实验鱼的耗氧率每 1 h 测定 1 次, 连续检测 9 h。

耗氧率 (VO_2) [mg / (kg · h)] 的计算公式为: $VO_2 = \Delta O_2 \times v / m$, 式中, ΔO_2 是空白呼吸室与实验鱼呼吸室溶氧值之差 (mg/L), v 是装有实验鱼的呼吸室出水口的水流速度 (L/h), m 为实验鱼的体重 (kg)。

1.3.2 临界游泳速度、运动耗氧率的测定 采用鱼类游泳代谢测定仪 (杨阳等 2013) 测定临界游泳速度。首先, 将实验鱼放入设备中适应 1 h, 适应期间水流速度为 6.0 cm/s (约为 1 倍实验鱼体长); 随后, 将水流速度提升至 24 cm/s, 并以 6.0 cm/s 速度增量 (ΔV) 增加水流速度至实验鱼力竭。其中, 每一档水流速度下实验鱼游泳的持续时间设定为 20 min (T), 每 20 min 换水 1 次, 以确保游泳管内的水体溶氧不低于初始水平的 75%。力竭状态的判断标准为实验鱼被水流冲至游泳管末端、鱼体卷曲且持续时间 ≥ 20 s。我们将实验鱼能够完成设定时间的最大游泳速度记为 V (cm/s), 将未能完成设定历时的实际持续游泳时间记为 t (min)。临界游泳速度 U_{crit} (cm/s) 的计算公式为: U_{crit}

$= V + (t/T) \Delta V$ 。在临界游泳速度测定过程中，使用溶氧仪对游泳代谢测定仪中水体的溶氧值进行测定，每 2 min 测定 1 次，得出实验鱼运动耗氧率 $[mg / (kg \cdot h)]$ ，此单位表示鱼单位体重每小时的耗氧量。运动耗氧率 (M_{O_2}) 的计算公式为： $M_{O_2} = (S_t - S_b) \times 60 \times V_1 / m$ ，式中， S_t 、 S_b 分别为游泳管中的水体在有实验鱼和无鱼状况下溶氧随时间变化的斜率的绝对值， V_1 是游泳管水体系统总体积减去实验鱼所占的体积 (L)， m 为实验鱼的体重 (kg)。

1.3.3 运动状态下特殊动力作用的测定 采用鱼类游泳代谢仪测定运动状态下实验鱼摄食后的特殊动力作用。预实验结果表明，摄食 10 min 后已达到饱足摄食状态。将主动摄食 10 min 后的实验鱼，或空腹的实验鱼装入游泳管中，并分别给予 0% 临界游泳速度和 70% 临界游泳速度 (30 cm/s) 的水流速度。在给予 70% 临界游泳速度的水流速度中初始速度为 0，随后将流速在 5 min 之内提速到 70% 临界游泳速度 (Jain et al. 1997)。同时每 2 min 检测溶氧浓度的变化，连续测定 20 min 后换水 10 min，用

溶氧随时间变化的斜率 (10 个点求得) 的绝对值来计算代谢率。检测运动对实验鱼摄食代谢的影响。运动状态下耗氧率的测定计算方法同上一节中运动耗氧率 (M_{O_2}) 的计算公式。

1.4 数据处理

实验数据用 Excel 2007 进行常规计算后，用 SPSS17 软件进行方差分析和多重比较，运动诱导的最大耗氧率的数据采用 t -检验，灌喂前后实验鱼摄食代谢变化及运动对摄食代谢影响的数据采用配对 t -检验。数值均用平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示，显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 静止代谢率、特殊动力作用

灌喂饲料组的特殊动力作用峰值，即摄食后每 1 h 测定一次，连续测定的代谢率中的最大值，显著高于静止代谢率 ($P < 0.05$)，灌喂后代谢率开始上升，在 2 h 达到特殊动力作用峰值 (图 1)，摄食代谢峰值与静止代谢率的比值约为 2.13；灌喂纤维素组的特殊动力作用最

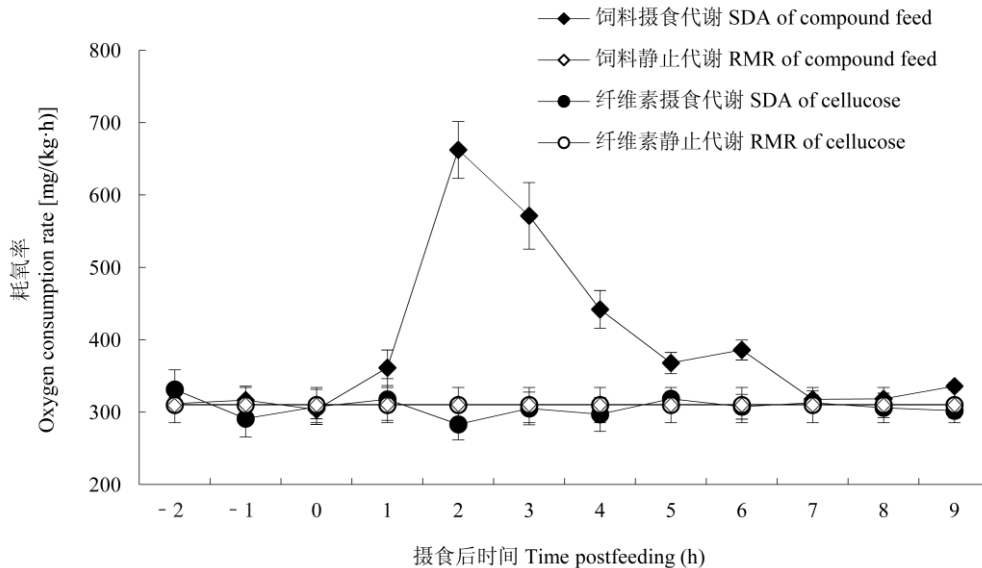


图 1 灌喂饲料和纤维素对锦鲤幼鱼特殊动力作用的影响

Fig. 1 The effect of force-feeding with compound feed or cellulose on the specific dynamic action in goldfish

- 1 h、- 2 h 所测定的数据表示锦鲤幼鱼在灌喂之前测得的静止代谢。

The value measured at - 1 h and - 2 h mean the resting metabolic rate of goldfish before force-fed.

大值与静止代谢率没有显著性差异 ($P > 0.05$), 灌喂后代谢率基本没有变化, 代谢最大值与静止代谢率的比值约为 1.03。表明摄食后代谢率的上升主要是由生化特殊动力作用而并非是机械特殊动力作用引起的。从灌喂饲料开始到代谢率回落至静止代谢率的 1 倍标准差范围内的首个数据所对应的时间长度, 即特殊动力作用时间为 7 h (图 1)。

2.2 临界游泳速度及运动耗氧率

灌喂饲料组的临界游泳速度显著低于空腹组和纤维素组 ($P < 0.05$), 灌喂纤维素组的临界游泳速度与空腹组相比无显著性差异 ($P > 0.05$) (图 2)。

流速和处理对锦鲤幼鱼运动代谢率均有显著性影响 ($P < 0.05$), 但不存在交互作用 ($P > 0.05$)。流速由 24 cm/s 增加至 42 cm/s, 灌喂饲料组和纤维素组的运动耗氧率分别上升了 59%、和 73% (图 3)。同一流速下的运动耗氧率灌喂饲料组显著高于空腹组和纤维素组 ($P < 0.05$), 灌喂纤维素组的运动耗氧率与空腹组相

比无显著性差异 ($P > 0.05$), 灌喂饲料组和空腹组运动诱导的最大耗氧率没有显著性差异 ($P > 0.05$) (图 3)。

2.3 运动对摄食代谢的影响

70% 临界游泳速度 (30 cm/s)、0% 临界游泳速度摄食组从摄食开始到代谢率回落至空腹组代谢率的标准误差范围内的首个数据所对应的时间长度为均为 6.5 h (图 4), 即消化所用的时间, 且没有显著性差异 ($P > 0.05$)。70% 临界游泳速度、0% 临界游泳速度摄食组与空腹组在各个时间点的代谢率差值, 即该时间点摄食代谢率, 分别为 (93.01 ± 16.86) mg / (kg · h) 和 (87.39 ± 17.90) mg / (kg · h) (图 4) 没有显著性差异 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 灌喂饲料或纤维素对锦鲤幼鱼的代谢及运动能力的影响

特殊动力作用及相关的功率曲线因其在动物生理生态上的重要意义而备受研究者关注。

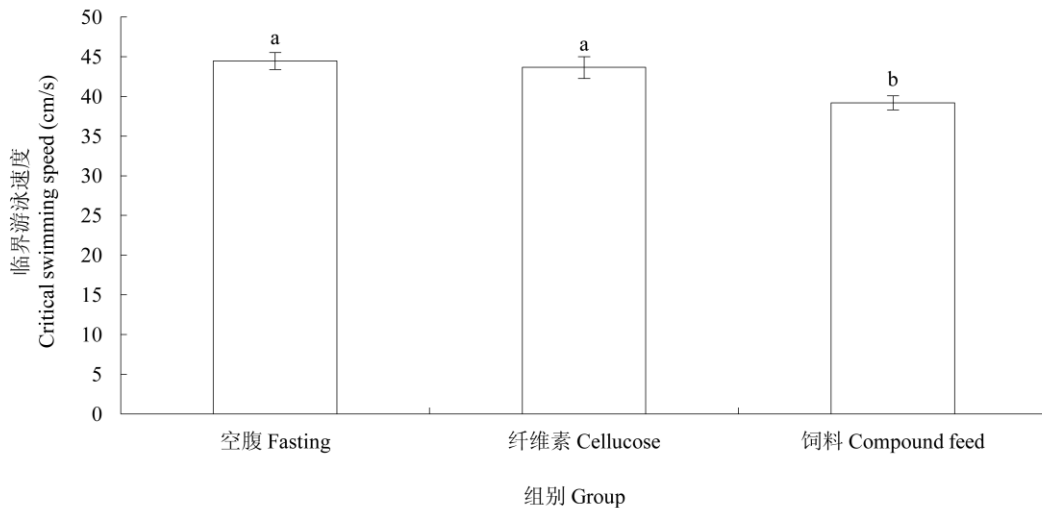


图 2 灌喂饲料、纤维素对锦鲤幼鱼临界游泳速度的影响

Fig. 2 The effect of force-feeding with compound feed or cellulose on the critical swimming speed in goldfish

a, b. 不同字母表示不同组间差异显著。

a, b represented the value in different group was significantly different.

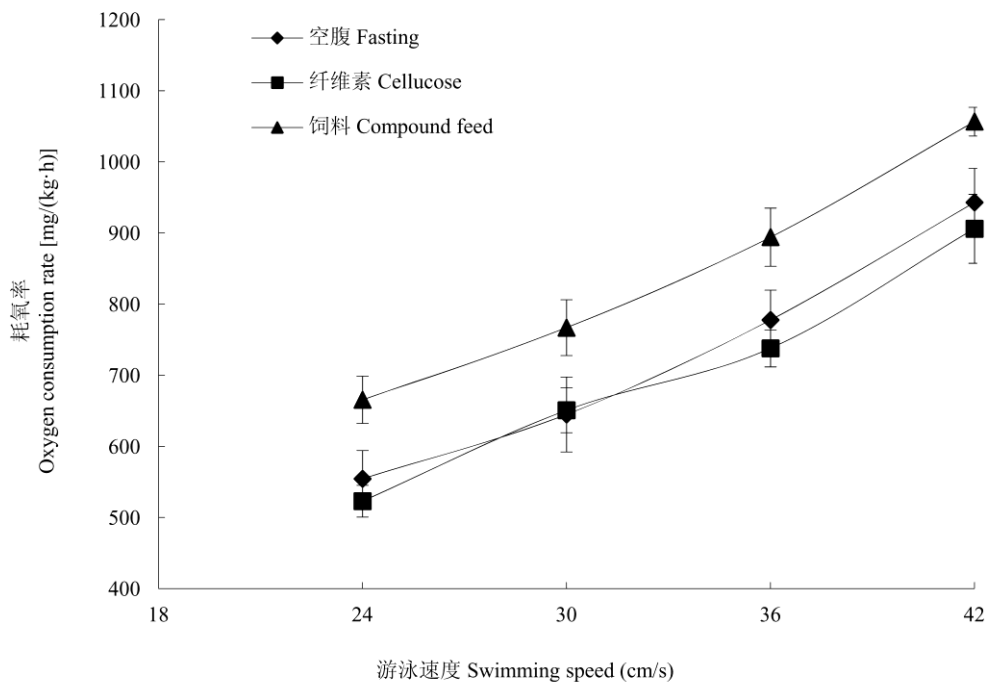


图 3 灌喂饲料、纤维素对锦鲤幼鱼不同游泳速度下代谢率的影响

Fig. 3 The effect of force-feeding with compound feed or cellulose on swimming metabolic rate (MO_2) at different speed in goldfish

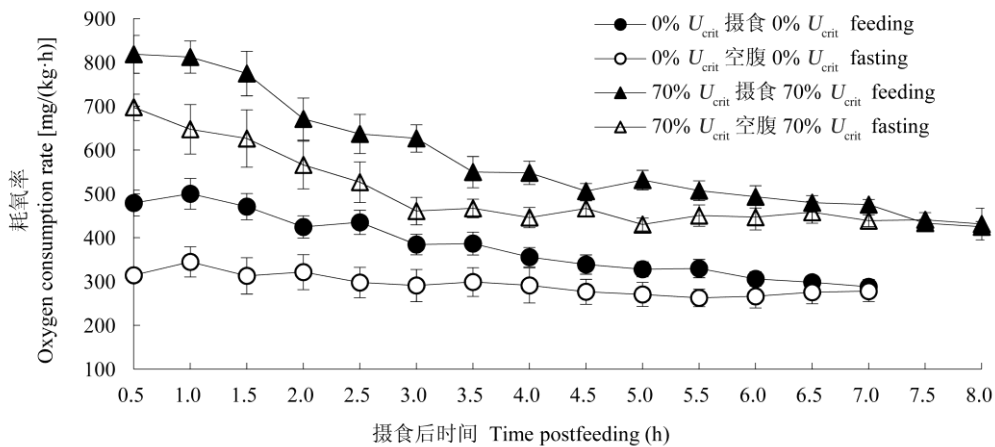


图 4 70%、0% 临界游泳速度 (U_{crit}) 下空腹和饱足摄食 (0 h) 锦鲤的摄食代谢

Fig. 4 The oxygen consumption rate of fasting or satiated fed goldfish swum under 70% or 0% critical swimming speed (U_{crit})

研究者将鱼特殊动力作用功率曲线归纳为“钟型”、“梯型”和“三角型”三种模型(Fu et al. 2005)。如南方鲇 (*Silurus meridionalis*) 在高摄食水平下特殊动力作用表现为迅速上升到最

大值,缓慢下降到基础水平,为典型的“梯型”模型(李治等 2005),中华倒刺鲃 (*Spinibarbus sinensis*) 和岩原鲤 (*Procypris rabaudi*) 在摄食后的 2 h 后代谢率显著增加,然后逐渐下降到

摄食前水平(李秀明等 2013), 拟庸鲮 (*Pleuronectes platessa*) 在最大摄食水平下, 特殊动力作用功率曲线的最大值也出现明显的持续现象 (Jobling et al. 1980)。本研究中锦鲤幼鱼灌喂饲料后代谢率快速上升, 达到峰值后又迅速下降, 代谢时间相对于鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) (Pang et al. 2011) 10 h、瓦氏黄颡鱼 (*Peltebagrus vachelli*) 20 h 和南方鲇 48 h (Fu et al. 2009a) 相对较短, 没有一个相对稳定的平台期, 构成一个典型的“三角型”的功率曲线, 说明饲料已经被消化吸收, 并且速度较快, 这与已往锦鲤的研究结果十分相似 (Fu et al. 2009a, 庞旭等 2009, Pang et al. 2011)。在其他研究资料中也有类似这种“三角型”的摄食代谢功率曲线的报道 (Peck et al. 2001)。出现这种功率曲线的原因可能是由于锦鲤是经常摄食性鱼类, 快速消化有利于再次摄食。

灌喂饲料的特殊动力作用既包括对生化处理过程的能量消耗也包括吞咽、消化道蠕动等机械运动的能量消耗, 即生化特殊动力作用和机械特殊动力作用, 而这二者的相对大小一直是研究者关注的热点之一。如就鲱鱼 (*Clupea harengus*) 仔鱼而言, 蛋白质合成占全部特殊动力作用耗能的 80% (Houlihan et al. 1995), 普通滨蟹 (*Carcinus maenas*) 的特殊动力作用中机械特殊动力作用耗能为特殊动力作用总耗能的主要部分 (Houlihan et al. 1990, Robertson et al. 2002)。研究者普遍认为, 鱼类生化特殊动力作用耗能占特殊动力作用总耗能的主要部分, 机械特殊动力作用只占 8% ~ 12% (Brown et al. 1991, Lyndon et al. 1992)。本实验的研究结果发现, 锦鲤幼鱼灌喂纤维素后代谢率没有显著性变化, 机械特殊动力作用耗能约占特殊动力作用总耗能的 2%, 低于一般鱼类所占的比例, 可能是由于饲料和纤维素都经过了充分的研磨, 本身已经降低了机械特殊动力作用, 也可能是因为锦鲤作为经常摄食性鱼类, 消化生理与其他鱼类不同。

3.2 摄食代谢和运动代谢的相互影响

虽然运动和摄食这两种生理活动在持续时间、代谢形式等有很大的区别, 但在生理过程中却有一定的关联性 (Hicks et al. 2004, Fu et al. 2007), 这为我们研究运动代谢和摄食代谢之间的相互影响提供了基础。摄食代谢和运动代谢同时进行时会存在竞争, 研究者将竞争上的先后次序称为代谢模式, 包括添加模式、运动优先模式、消化优先模式。鱼类代谢对策是长期进化的结果, 与动物的行为方式密切相关。如生活在缓流中的南方鲇, 摄食后运动代谢与摄食代谢产生竞争, 运动能力受到抑制, 说明摄食后运动代谢让位于摄食代谢, 使得 U_{crit} 显著下降, 为典型的消化优先模式 (Fu et al. 2009a, Li et al. 2010), 这是因为南方鲇位于食物链顶端且在摄食后会隐匿起来, 没有必要保持高的运动能力; 生活在流水中的草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*), 摄食代谢对运动能力无显著性的影响, 摄食后临界游泳速度无显著性变化, 属于运动优先模式的鱼类 (Fu et al. 2009a), 这是因为草鱼摄食水平低, 需要保持较高的运动能力来继续寻找食物, 同时有利于逃避敌害; 生活在缓流中的瓦氏黄颡鱼, 摄食代谢对运动代谢无显著性的影响, 摄食代谢对临界游泳速度的影响较小, 属于添加模式的鱼类 (Fu et al. 2009a, Li et al. 2010), 因为瓦氏黄颡鱼和草鱼相比, 摄食频率相对较低 (Fu et al. 2009a), 而且本身具有毒性等自我保护特征 (Fu et al. 2009a), 不需要动用大量能量来逃避敌害。在本实验的研究中, 实验鱼在摄食后特殊动力作用显著下降, 说明摄食代谢与运动代谢产生了竞争, 就摄食代谢对运动代谢的影响来说, 摄食代谢抑制了实验鱼的运动能力, 灌喂饲料组和空腹组运动诱导的最大耗氧率没有显著性差异, 属于消化优先型鱼类。这可能是因为锦鲤属于观赏性鱼类, 食物相对充足且没有天敌, 无需较高的运动能力逃避敌害。

本研究还设计了一个实验来探讨运动代谢对摄食代谢的影响。理论上讲, 运动代谢和摄食代谢应该是互相影响的, 但结果却发现 70%

临界游泳速度、0%临界游泳速度摄食组消化食物所用的时间均为 6.5 h, 运动代谢并没有影响摄食代谢持续时间, 而且 70%临界游泳速度、0%临界游泳速度摄食组与空腹组在各个时间点的代谢率差值即该时间点摄食代谢率没有显著性差异, 这说明运动代谢对摄食代谢没有显著性影响。这可能是锦鲤幼鱼的摄食水平较低的原因造成的。值得注意的是, 70%临界游泳速度空腹组中, 代谢率曲线并不是一条直线, 代谢率从 0.5 h 到 3 h 逐渐下降, 3 h 后代谢率逐渐稳定, 造成这种结果的原因还有待后续研究。和自然界中瓦氏黄颡鱼 (田凯等 2010)、中华倒刺鲃 (Pang et al. 2011)、鳊鱼 (*Parabramis pekinensis*) (杨晗等 2013) 等鱼类不同, 锦鲤幼鱼进入 70%临界游泳速度后受到的胁迫持续时间较长, 这可能是由于长期自然进化与人工驯化导致不同物种产生相异的适应机制。

参 考 文 献

- Brown J R, Cameron J N. 1991. The relation between specific dynamic action in and protein synthesis rates in channel catfish. *Physiological Zoology*, 64: 298–309.
- Carefoot T H. 1990. Specific dynamic action (SDA) in the supralittoral isopod, *Ligia pallasii*: Identification of components of apparent SDA and effects of dietary amino acid quality and content on SDA. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 95(3): 309–316.
- Fu C, Cao Z D, Fu S J. 2013. The effects of caudal fin amputation on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish species with different metabolic modes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 164(3): 456–465.
- Fu S J, Cao Z D, Peng J L. 2007. Effect of feeding and fasting on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 146(3): 435–439.
- Fu S J, Xie X J, Cao Z D. 2005. Effect of meal size on postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 140(4): 445–451.
- Fu S J, Zeng L Q, Li X M, et al. 2009a. The behavioral, digestive and metabolic characteristics of fishes with different foraging strategies. *The Journal of Experimental Biology*, 212(14): 2296–2302.
- Fu S J, Zeng L Q, Li X M, et al. 2009b. Effect of meal size on excess post-exercise oxygen consumption in fishes with different locomotive and digestive performance. *Journal of Comparative Physiology B*, 179(4): 509–517.
- Hicks J W, Bennett A F. 2004. Eat and run: prioritization of oxygen delivery during elevated metabolic states. *Respiratory Physiology and Neurology*, 144(2/3): 215–224.
- Houlihan D F, Pedersen B H, Steffensen J F, et al. 1995. Protein synthesis, growth and energetics in larval herring (*Clupea harengus*) at different feeding regimes. *Fish Physiology and Biochemistry*, 14(3): 195–208.
- Houlihan D F, Waring C P, Mathers E, et al. 1990. Protein synthesis and oxygen consumption of the shore crab *Carcinus maenas* after a meal. *Physiological Zoology*, 63(4): 735–756.
- Jain K E, Hamilton J C, Farrell A P. 1997. Use of a ramped velocity test to measure critical swimming speed in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 117(4): 441–444.
- Jobling M. 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *Journal of Fish Biology*, 18(4): 385–400.
- Jobling M, Davies P S. 1980. Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology*, 16(6): 629–638.
- Kieffer J D. 2000. Limits to exhaustive exercise in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 126(2): 161–179.
- Li X M, Cao Z D, Peng J L, et al. 2010. The effect of exercise

- training on the interaction of feeding and exercise in juvenile darkbarbel catfish (*Peltebagnrus vachelli*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 156(1): 67–73.
- Lyndon A R, Houlihan D F, Hall S J. 1992. The effect of short-term fasting and a single meal on protein synthesis and oxygen consumption in cod, *Gadus morhua*. *Journal of Comparative Physiology B*, 162(3): 209–215.
- Pang X, Cao Z D, Fu S J. 2011. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 159(3): 253–260.
- Peck L S, Veal R. 2001. Feeding, metabolism and growth in the Antarctic limpet, *Nacella concinna* (Strebel 1908). *Marine Biology*, 138(3): 553–560.
- Plaut I. 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1): 41–50.
- Robertson R F, Meagor J, Taylor E W. 2002. Specific dynamic action in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), in relation to acclimation temperature and to the onset of the emersion response. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(4): 350–359.
- Tandler A, Beamish F W H. 1980. Specific dynamic action and diet in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. *The Journal of Nutrition*, 110(4): 750–764.
- Thorarensen H, Farrell A P. 2006. Postprandial intestinal blood flow, metabolic rates, and exercise in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(4): 688–694.
- Zeng L Q, Cao Z D, Fu S J, et al. 2009. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 153(2): 125–130.
- Zhang W, Cao Z D, Peng J L, et al. 2010. The effects of dissolved oxygen level on the metabolic interaction between digestion and Locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 157(3): 212–219.
- 付世建, 曹振东, 谢小军. 2008. 鱼类摄食代谢和运动代谢研究进展. *动物学杂志*, 43(2): 150–159.
- 李秀明, 于丽娟, 曹振东, 等. 2013. 力竭追赶训练对两种鲤科鱼类生长和摄食代谢的影响. *淡水渔业*, 43(1): 63–68.
- 李治, 谢小军, 曹振东. 2005. 摄食对南方鲇耗氧和氨氮排泄的影响. *水生生物学报*, 29(3): 247–252.
- 庞旭, 曹振东, 付世建. 2009. 摄食水平对锦鲤幼鱼特殊动力作用的影响. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, 26(1): 1–5.
- 田凯, 曹振东, 付世建. 2010. 速度增量及持续时间对瓦氏黄颡鱼幼鱼临界游泳速度的影响. *生态学杂志*, 29(3): 534–538.
- 徐伟, 李池陶, 曹顶臣, 等. 2007. 水晶彩鲤、红鲫和锦鲤的腹膜脏层黑色素观察. *中国水产科学*, 14(1): 144–148.
- 杨晗, 曹振东, 付世建. 2013. 尾鳍缺失对鳊鱼幼鱼游泳能力、能量效率与行为的影响. *水生生物学报*, 37(1): 157–163.
- 杨阳, 曹振东, 付世建. 2013. 温度对鳊鱼幼鱼临界游泳速度和代谢范围的影响. *生态学杂志*, 32(5): 1260–1264.
- 张伟, 曹振东, 付世建. 2012. 溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响. *生态学报*, 32(18): 5806–5812.