

鱼类摄食代谢和运动代谢研究进展

付世建 曹振东 谢小军

(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 400047;
西南大学生命科学学院 重庆 400715)

摘要:摄食和运动不仅是动物最主要的生理活动,同时也是机体代谢能量消耗的主要过程。相关研究表明鱼类摄食代谢主要由营养物质同化过程的耗能组成,其食物蛋白质同化耗能远低于陆生脊椎动物,而摄入营养物质不平衡可能导致摄食代谢耗能增加;鱼类摄食代谢和运动代谢上可能存在能量消耗与性能维持之间的权衡,且都可能受最大代谢能力限制。鱼类不仅在摄食和运动代谢的相对大小及其他特征上存在差异,而且在摄食和运动代谢竞争上存在不同的模式。从功率分配的角度,研究鱼类摄食和运动代谢特征及其与物种生态习性的关系将成为鱼类能量学研究的重要方向之一。

关键词: 摄食;运动;代谢;适应对策

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2008)02-150-10

Feeding Metabolism and Locomotion Metabolism in Fishes

FU Shi-Jian CAO Zhen-Dong XIE Xiao-Jun

(*Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour, The Key Laboratory of Animal Biology of Chongqing, Chongqing Normal University, Chongqing 400047; College of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China*)

Abstract: Feeding and locomotion are not only the primary physiological activities but also the main energy consumption processes in fishes. Studies related to feeding metabolism have demonstrated that the main energy expenditure in feeding is caused by assimilatory process of dietary nutrients. The energy expenditure of protein assimilation is much lower than that in terraneous vertebrate. Imbalance of dietary nutrients will increase the energy expenditure during the process of assimilation; there is trade-off between energy expending in activity of feeding and locomotion vs. maintenance in fish. The trade-off is limited by the maximum potential metabolism ability. Inter-specific differences are found in feeding and locomotion metabolism, other characteristic, as well as in competition mode. The investigation on the relationship between metabolism characteristic of feeding and locomotion with the ecological habits of fish can be taken as one important research topic in fish energetics in the further studies.

Key words: Feeding; Locomotion; Metabolism; Adaptive strategy

摄食和运动不仅是动物最主要的生理活动,同时也是机体代谢、能量消耗的主要过程。摄食是动物的基本生命特征之一,鱼类通过摄食活动获得能量和营养物质,为个体的生存、生长、发育、繁殖以及种群的增长提供物质基础。在长期的进化过程中鱼类逐渐形成了一系列与之相关的生理、行为和形态的适应特征^[1~6]。由于水体环境的特殊性,游泳运动作为鱼类逃

逸、捕食、繁殖等行为实现的主要方式为其生存、生长及繁衍提供了基本保证^[7,8]。不同鱼类所擅长的运动方式不同,运动能力的大小不同,

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30700087, 30371121),
重庆市自然科学基金项目(No. 2007BB1226);

第一作者介绍 付世建,男,博士,教授;主要研究方向:鱼类生理生态学;E-mail: shijianfu9@hotmail.com。

收稿日期:2007-07-16,修回日期:2008-01-07

运动过程中的物质、能量代谢也存在一定的差异,而这些物种间的差异可能与鱼类的生存环境、鱼类自身的生活习性有着密切的关联^[9]。尽管摄食和运动在反应的主要部位(骨骼肌或消化道)、代谢形式(分解代谢或合成代谢)、参与反应的神经系统(交感神经系统或副交感神经系统)、酸碱状况(酸化或碱化)和持续时间(分钟或小时甚至天)等方面均存在较大差异,但二者却都有赖于心肺系统功能的提升,以满足氧气及营养物质的吸收和转运,二氧化碳与代谢废物的运输和释放,因此动物的摄食代谢和运动代谢是相互关联的两个生理过程^[10,11]。作者在总结近年来相关研究工作的基础上,分别介绍了鱼类摄食和运动代谢及其与物种生态习性的关系,并提出了鱼类摄食代谢、运动代谢交互作用等将来在鱼类能量学相关领域有价值的研究方向。

1 鱼类的摄食代谢

在摄食代谢的相关研究中,通常用特殊动力作用(specific dynamic action, SDA)表示动物摄食后代谢耗能增加的生理过程,它包括所有与营养代谢有关的食物消化、吸收、转换和生长等过程的能量支出。SDA 所测得的结果往往不仅包括对食物生化处理过程的能量消耗,还包括了与摄食过程相联系的机械运动(如吞咽及消化道蠕动等)和鱼类活动代谢的能量消耗。研究者通常将其统称为表观 SDA(apparent specific dynamic action)或摄食代谢(feeding metabolism)。自 20 世纪初,摄食代谢的研究开始受到人们关注,早期的研究主要以某些高等哺乳动物为对象,很少探讨生态学适应的相关问题^[12]。鱼类摄食代谢的研究开展于 20 世纪 70 年代,研究资料相对匮乏且主要集中在冷水性鱼类,相关研究主要考察了不同实验条件下鱼类的最大摄食代谢率、摄食代谢的持续时间及能量利用效率^[13]。其中摄食代谢各组分相对比例大小的研究一直是关注热点之一,该方面的研究把摄食代谢(或表观 SDA)划分为机械和生化 SDA(mechanical and biochemical SDA)两部分^[14]。前

者主要指咀嚼、吞咽及胃肠蠕动等物理做功的能量消耗,而后者则指食物吸收后营养物质同化过程的能量消耗,包括蛋白质合成、消化酶的合成与分泌、消化功能的调节、营养物质的吸收与转运、蛋白质降解、糖异生、脂肪的代谢和存储、氨基转移、糖酵解、细胞调控、酸碱维持和 RNA 的合成等一系列生理过程耗能。不同动物种类的摄食代谢存在很大的差异,任何作用其体内消化和代谢功能的因素都可能对摄食代谢产生重要的影响。已有研究发现动物摄食代谢可能受动物种类^[1,15]、温度^[16]、饥饿时间^[4,5]、食物组成^[2,17,18]、摄食水平^[1,15]、摄食频率^[3]、摄食习性^[19]、运动水平和生理状态^[11]等等各种因素的影响。有关动物种类、个体大小、摄食频率和温度等因素的影响,本文作者也曾作过分析^[20]。下面以国际上研究较多的食物性质、日粮水平和摄食习性等三个方面因素对动物摄食代谢的影响进行较为深入的探讨。

1.1 食物性质与摄食代谢

1.1.1 物理性质与摄食代谢 目前有关不同食物类型对摄食代谢影响的报道较少,一些研究发现食物类型对摄食代谢有显著的影响^[21],这种影响可能来自食物物理性质(如硬度、表皮坚韧性等等)和生化组成(蛋白质、脂肪和碳水化合物含量,氨基酸平衡性,是否有抗营养物质等等)上的差异。有关食物物理性质的研究发现,食物的体积可能对机械 SDA 有一定的影响^[14]。我们曾研究食物体积和水分对南方鲇(*Silurus meridionalis*)摄食代谢的影响,发现食物水分含量对摄食代谢无显著影响,而饲料体积对摄食代谢有一定影响,但南方鲇摄食代谢的主要成分是生化 SDA,体积造成的机械 SDA 仅占摄食代谢总耗能量的很少一部分^[22]。

1.1.2 生化组成与摄食代谢 早在 20 世纪初,人们就开始关注饲料生化组成对摄食代谢的影响,当时的研究对象主要是高等哺乳动物。这些研究发现,蛋白质对摄食代谢的影响最大,其次是脂肪和碳水化合物;随后有关鱼类摄食代谢的研究也发现,饲料蛋白质水平的增加会导致摄食代谢峰值(消化过程耗氧率的最大值)

的增加^[2,23]。而摄食的脂肪和碳水化合物对摄食代谢的作用相对较小^[11,17]。这一现象表明,蛋白质的体内分解与合成等中间代谢的生化过程耗能远高于脂肪和碳水化合物的代谢耗能。但鱼类的氮代谢产物以氨为主(高等脊椎动物主要为尿素),蛋白质中间代谢能量消耗较低。因此蛋白质摄食代谢反应与脂肪的差异显著小于陆生脊椎动物^[2],甚至有些研究未发现明显的差异。另外,鱼类的糖代谢机制远比陆生脊椎动物复杂^[24],如南方鲇摄入生淀粉时,由于缺乏淀粉酶不能很好地消化吸收,基本上不引起明显的摄食代谢反应,但将生淀粉糊化后,消化率明显上升^[25],此时的摄食代谢反应甚至与蛋白质相当^[2],这些摄食代谢耗能不仅包括淀粉本身的生化过程耗能,淀粉对蛋白质及酶类的吸附也导致与蛋白质消化吸收相关的摄食代谢耗能增加^[18]。更为有趣的是,当南方鲇摄食葡萄糖后,虽然消化吸收率较高,但其摄食代谢水平反而下降^[17]。一方面,可能由于快速吸收葡萄糖超过肾糖阈而泄出体外,另一方面,也可能由于快速吸收的葡萄糖造成生理胁迫和代谢的紊乱所致^[7,24,26]。

1.1.3 营养平衡和非必需 SDA (facultative SDA) 维持营养平衡是生物基本功能之一,包括动物摄食行为的调节和相应的生理反应。动物的营养需求可以看作是蛋白质、脂肪、碳水化合物等多维营养生态位的一个位点,当饲料营养不平衡时,某种营养物质的摄入可能会超过生长和其他生理需求,而另一些营养物质则可能摄入不足^[27]。蛋白质、脂肪和碳水化合物作为动物的三大营养物质具有不同的生理功能。脂肪和碳水化合物的主要作用是提供能量,动物摄入的多余能量物质则以脂肪或糖原的形式储存以备使用。而蛋白质则是身体的主要结构物质,尽管它也可以为机体代谢提供能量。一定程度上,脂肪、碳水化合物和蛋白质在能量提供方面能够互相取代,然而以蛋白质作为能量物质无论从生化反应的能量效率上,还是代谢产物的清除上,对机体都会造成不利的影 响,因此过多摄入蛋白质可能对机体不利;同样,过多

的非蛋白质能量物质的摄入可能造成身体过于肥胖,使活动能力下降,而且还可能对蛋白质的摄入起限制作用,有碍身体的生长^[6]。

动物在摄食行为上可分为泛食者和专食者 (generalist and specialist feeder)。泛食者往往能够通过食物的选择来维持摄入营养物质的平衡,而专食者的营养成分往往取决于某一时刻摄入食物的营养组成^[27]。从这个意义上来说,专食者往往更容易出现摄入营养物质不平衡的现象。动物如果不能摄食营养平衡的食物,那么可能在消化吸收或体内代谢上存在某些适应性的调节机制。陆生动物的研究发现,消化吸收后机体存在着对不同营养物质的选择性利用、储存及排出的适应性机制^[28]。最近我们对南方鲇的研究发现,鱼类也可能存在着类似陆生动物的选择性代谢的现象,由此产生非必需 SDA^[26]。这种代谢消耗主要出现在糖类摄食过多的情况下,其能量主要以热量的方式消耗,因此又称为无效呼吸 (wastage respiration)。分析大量相关的研究^[2,24,29-31],我们认为南方鲇天然食物中缺乏糖类,其体内代谢不依赖外源糖类,当其摄食糖类过多时,糖类既不能有效地作为能量利用,又不能很好地储存或转化,而是通过某种途径消耗掉,这些途径可能包括糖原合成与分解,糖酵解和糖异生途径的酶同时活跃所形成的底物循环 (substrate cycling),因此造成摄食代谢反应的上升^[2,20,26]。

1.2 摄食水平对摄食代谢的影响 由于动物体呼吸、消化、循环和运动等系统在结构和功能上对氧气和氧化底物的同化吸收、运输、活化和利用等种种限制,在一定条件下动物在理论上具有一个最大代谢率。最大代谢率和动物维持基本功能的代谢水平即标准代谢率 (standard metabolic rate, SMR) 的差值,为代谢范围 (metabolic scope),是动物各种生理功能可能占用的潜在代谢空间。有关动物最大代谢率的进化和适应问题,相关文献曾作过详尽的阐述^[32],本文不再叙述。关于代谢功率的限制问题,研究者分别从酶、细胞器、细胞、器官、系统乃至生物个体多层面进行了研究。目前有关动

物代谢功能的限制存在以下 3 个假说,(1)外周限制假说(peripheral limitation hypothesis):动物的代谢主要受到外周耗能器官能量转化的限制;(2)中心限制假说(central limitation hypothesis):代谢率主要受到“中心系统”获得、处理和分配能量的限制;(3)对称性形态构成假说(symmorphosis hypothesis):动物外周和中心组织的结构和功能是协同进化的,代谢率并非简单的受外周或中心单独的限制。如果动物在摄食过程中同样存在最大代谢功率对生理功能的限制问题,那么随摄食水平的增加,摄食代谢峰值不会无限增加,这在我们有关南方鲇的研究中得到证实。我们通过对南方鲇不同摄食水平下摄食代谢峰值的观测发现,随摄食水平增加摄食代谢峰值的上升出现一个从大到小最后相对稳定的变化过程。然而这种摄食水平和摄食代谢峰值的“S”型曲线关系并非出现在所有摄食代谢研究中,有关鲇鱼(*S. asotus*)的研究发现,摄食代谢峰值与摄食水平呈线性正相关^[15]。通过查阅大量资料,将动物摄食代谢特征与生态习性结合起来发现,动物摄食后代谢功率水平随摄食水平的变化所表现出来的特征,不仅与环境中食物资源的类型和分布有关,而且与动物在特定环境中所形成的生态习性也有着密切的联系:(1)极地动物的相关研究表明,即使在较低的摄食水平下摄食代谢率也会达到最大值^[33],这种现象很可能是由于低温条件下该种动物代谢范围十分有限所致;(2)一些鱼类与南方鲇十分相似,均表现出潜在代谢空间的下降对最大摄食代谢率的抑制效应^[38];(3)某些动物的摄食代谢率随摄食水平的增加几乎呈线性增加^[15],这可能是受到实验动物消化道体积的限制,或与实验设计的最大摄食水平较低有关。

在自然界复杂生存环境的选择压力下,动物的各种生态对策总是以提高适合度为自然选择的最终方向。我们对南方鲇的研究发现:随着摄食水平由低、中到高的不断变化,摄食代谢总耗能的功率曲线依次呈现为“三角型”、“钟型”和“梯型”。这可以反映南方鲇对食物资源

适应的代谢功率分配特征。鱼类摄食后代谢率的反应及其在时间上的配置与其生活史对策有着密切的关联。南方鲇饱食后处于静息隐匿消化状态,没有捕食压力造成的生存威胁^[1],其消化食物不仅可以占用全部代谢功率范围,而且在最大功率水平上可持续较长时间(20 h 以上)。作为伏击取食的鱼类,南方鲇在高摄食水平情况下摄食代谢功率曲线形状表现为“梯型”的摄食代谢功率对策,有利于尽快完成摄食代谢过程,最大程度的利用食物资源和快速生长。拟庸蝶(*Pleuronectes platessa*)和海蟾蜍(*Bufo marinus*)在最大摄食水平下,其摄食代谢功率水平的最大值也出现明显的持续现象^[34]。南方鲇在较低的摄食水平下,摄食代谢功率曲线形状则表现为“三角型”,整体代谢功率水平较低,存在着较大的剩余代谢空间,这将有利于它继续捕食和进行其他生命活动。类似这种“三角型”的摄食代谢功率反应曲线在其他相关研究资料中也有较多的报道^[33]。自然界中多数动物均处于相对较低的营养等级,足够的剩余代谢空间对于这类动物的避敌、索饵等生命活动是十分必要的,这种在代谢功率上相对保守的对策有利于提高这类物种的适合度。

1.3 摄食习性和营养状况对摄食代谢的影响

动物因摄食习性的不同可分为积极摄食(active or frequently forager)和伏击取食(sit-and-wait or infrequently forager)两大类,二者在消化生理和对饥饿的生理反应上都存在显著的差异^[1,35]。鱼类同样也可能存在着摄食习性类型和代谢生理反应特征上的关联^[4,5,36]。研究发现,与积极摄食的动物相比,伏击取食动物饥饿期间的标准代谢率水平和消化器官的质量均较低,而摄食后这类动物的标准代谢率、消化器官质量及营养物质的吸收速率的增加幅度均大于积极摄食的动物^[19,37]。伏击取食动物的摄食频率低、饱足摄食机会少、饥饿时间长,在饥饿状态下降低消化功能和代谢率显然有利于能量的节约,但当重新摄食时动物必然要进行消化系统结构和功能的恢复与调整,导致这类动物的摄食代谢耗能增加。动物在环境食物资源变动

情况下,消化道功能的调整是一个普遍存在的现象,不同类型动物的功能调整在节约维持能量和恢复功能的能量消耗方面可能会有较大的差异。Secor 曾形象地把这种出现在摄食消化以前,消化道恢复过程中的能量消耗称为“pay-before-pumping”。一般来说,动物在饥饿过程中消化道结构萎缩的程度越高,这种“pay-before-pumping”耗能就越多。研究者认为动物在饥饿过程中是否下调生理机能取决于恢复功能的启动消耗能量与饥饿过程节约能量的比较^[37]。身体储备的能量对于动物的生存和繁衍具有重要的意义,该理论可以在一定程度上有助于理解动物饥饿过程的代谢变化。根据这一理论的解释,对于伏击取食的动物,在饥饿时采取下调生理机能的方式可能更为有利。

已有研究发现伏击取食动物饥饿后恢复摄食,其消化道组织的修复、消化酶分泌的增加、肠道物质转运速率的提高均较为明显^[19]。然而有研究者却认为消化道功能的调整可能与动物摄食习性无关,因为相似的研究结果在积极摄食的爬行动物中也有报道,主要涉及细胞和组织形态的变化,很少涉及组织的再生,其耗能量只占摄食代谢的很少部分,因此不会对摄食代谢构成显著的影响^[35]。因此用短期能量收益来过于简单地理解消化道功能调整很可能是不全面的。我们对于南方鲇的研究发现,饥饿过程中消化道萎缩^[36]、静止代谢率下降,此时重新摄食后代谢峰值不但不增加,反而下降,但消化时间延长^[4,5];继续连续投喂导致日常代谢率、摄食代谢峰值均增加,而消化时间缩短。这些研究一方面说明,饥饿恢复摄食后所谓的“pay-before pumping”现象在伏击取食的南方鲇上并不明显。据此我们提出,动物在摄食代谢方面可能存在由生理功能调节引起的在能量消耗与占有食物资源能力之间的消耗-获益的一个权衡^[4,5]。

2 鱼类的运动

2.1 运动方式和游泳速度 鱼类种类繁多,生活史复杂,为实现不同生理活动所采用的运动方

式也不同。衡量鱼类运动能力的指标主要有耐力(endurance)、临界游泳速度(critical swimming speed)和爆发游泳速度(burst swimming speed)等,分别反映鱼类的持续和加速运动能力。鱼类的的生活习性不同,其持续和加速运动能力也可能不同。一般认为与加速运动相关的爆发式游泳速度可能决定了鱼类逃逸、穿越激流和伏击捕食等行为的成功概率;而对于滤食性鱼类或海洋洄游鱼类则需要有较强的持续游泳能力。已有的研究发现,由于形态学和生理学特征的差异不仅导致鱼类所擅长的游泳方式不同,而且使鱼类在持续运动能力和爆发运动能力之间存在着权衡(trade-off),即当某种鱼的持续运动能力表现突出时,其爆发运动能力可能会较弱。因此有关鱼类游泳能力的研究对探讨鱼类运动生理的适应机制和理解鱼类运动的进化问题有重要的理论意义。另外,鱼类游泳能力的研究对鱼类资源的保护和利用还有重要的现实意义。一些水利设施常常导致鱼类传统迁徙路径发生巨大的改变,进而使鱼类无法完成迁徙过程;尽管国外大部分水利工程设计建造了造价高昂的过鱼设施,但由于设计单位缺乏相关的基础资料或不能科学地运用这些资料,仍会导致鱼类无法通过“过鱼道”,造成巨大的浪费和鱼类种群数量的下降甚至绝灭^[38]。我国水利资源极为丰富,水利工程的整体建设规模宏大,因此对土著鱼类和重要经济鱼类游泳能力的研究也就显现得更为迫切,然而目前尚未见该方面的正式报道。我们曾对不同投喂制度对南方鲇出膜仔鱼临界游泳速度的影响进行了研究,发现早期食物资源的短缺会导致南方鲇仔鱼体重、身体所含能量产生明显变化,体长生长速度的变化则相对较小,而短期饥饿不会显著降低南方鲇仔鱼的游泳能力^[18,39]。

2.2 运动能量学 鱼类运动对生活环境的适应不仅体现在游泳方式和能力上,还表现在游泳运动的能量利用效率方面。有关鱼类运动能量学研究,国外开展得十分活跃,取得了较为丰硕的研究成果。这些研究发现,鱼类在长期的进化过程中形成了最适游泳速度。以能量学效

率衡量的最适速度可能受到环境条件(水温、流速、落差、天敌)和遗传背景等各方面的影响。由于该方面国际上已有很多优秀的综述,本文不再重复。值得一提的是,最近有关红大麻哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)的研究表明,该鱼在不进食的情况下完成整个生殖洄游过程,必须于身体储存能量消耗殆尽之前成功达到繁殖地点,能量利用效率的高低则成为成功繁殖的关键。另外,长途跋涉的大麻哈鱼还应具有穿越激流险滩的爆发游泳速度,而爆发游泳速度的提高往往导致能量利用效率的降低。由此可见,大麻哈鱼的生殖洄游是一个精细而又脆弱的进化结果,任何人为的改变都可能使鱼类无法完成生殖洄游,进而导致物种的绝灭^[40]。因此将鱼类的不同游泳方式、表观运动能力和运动代谢特征相结合的研究,才能进一步揭示和理解鱼类的游泳运动在复杂生活史中的作用。

2.3 力竭性运动及运动后过量氧耗 运动后过量氧耗(excess post-exercise oxygen consumption, EPOC)指动物运动后恢复期内超过静止状态耗氧水平的额外耗氧量,自被 Gaeser 和 Brooks 首次提出以来,作为研究人类和陆生脊椎动物无氧代谢能力的生理学指标一直广受关注^[41]。鱼类 EPOC 的研究直到最近几年才受到关注,该方面的研究多以鲑鳟鱼类为对象,发现水体温度、运动方式等因素均可能对 EPOC 产生重要影响^[42]。一般认为 EPOC 的大小在一定程度上影响鱼类的爆发游泳速度和力竭性运动能力,与鱼类洄游时穿越激流、逃避敌害和有效捕食等生命活动密切相关。另外, EPOC 恢复时间的长短很大程度影响和限制着鱼类短期内的重复运动能力,对鱼类的生存适合度也同样具有重要作用^[42]。动物力竭运动后耗氧率的上升一般包括以下几个组分:运动后体内的生理生化过程和状态,如 ATP 和 PCr 更新、血红蛋白的氧化^[43]、乳酸的代谢和糖原的合成^[44]可能会使代谢率升高;运动过程中与肌肉收缩不直接相关的一些因素,如体温的上升、心血管功能的提高、儿茶酚胺类激素的释放也会造成代谢在一段时间内持续在静止水平之上^[45];运动过程

对内环境的影响可能造成糖异生-糖酵解,甘油三酯-脂肪酸底物循环增加,进而导致能量消耗的增大^[46];蛋白质周转率的提高^[47]、内环境离子的重新分布也需要额外的能量支出^[48]。上述导致代谢率升高的大部分因素,如 ATP 和 PCr 的更新均可在较短时间内完全恢复,但有些因素,如乳酸的代谢和糖原的合成则需要更长的恢复时间,如鲑鱼乳酸恢复时间就长达 8 h 之久^[49]。因此尽管目前监测鱼类力竭运动后耗氧率的时间多为 30~45 min,此时鱼体耗氧率不再有显著的变化,然而运动后代谢率完全恢复至静止状态可能需要更长的时间。我们曾对 EPOC 进行了一些研究,发现体重、追赶时间、温度、饥饿和摄食、运动驯化等因素都可能对 EPOC 有很大的影响^[44~52]。另外,由于一般认为力竭性运动后的 EPOC 反映了物种的最大无氧代谢能力,包含运动氧债及相关的逆境反应,因此,力竭性运动代谢与空气暴露、急性变温胁迫等的比较也有重要的理论意义^[50]。

3 鱼类能量学的发展——从能量收支到功率分配

鱼类能量学是鱼类生态学和鱼类生理学交叉的新兴学科,它联系机体在各种环境条件下和各个生活周期中的生理学特点,采用现代生物学实验技术,从能量学的角度探讨机体的生态对策及进化机制等生命过程的本质问题。国内该方面的研究主要集中在鱼类能量收支方面^[53]。鱼类能量收支主要探讨鱼类获取能量的方式以及所获取的能量在个体及种群中的利用规律。以此推论,单位摄入能量用于生长的越多,能量利用效率越高,似乎越有利于机体的生存和种群的繁衍。然而无论纵观自然界长期的进化历程还是考察动物生活史周期的个体发育过程都还不能充分证明上述观点的普适性。Priede 曾提出,相对于能量的利用效率,动物的代谢功率大小及其分配方式更容易受到进化压力的选择,即动物随时都有一个潜在的最大代谢功率,必需通过调节不同生理活动的代谢需求,使代谢总功率维持在该最大代谢功率的范

围以内,并确保必要生理活动的实现^[54]。动物最大功率可能会受到氧气的摄入、运输以及呼吸代谢底物的动员、活化、运输、利用等两个方面在各个环节所表现出来的结构和生理方面的限制。陆生高等脊椎动物的最大代谢功率更容易受到代谢底物的影响,而鱼类由于水生生活环境特点,氧气则可能对最大代谢功率的限制起着重要的作用,然而实际研究发现的事实远比人们想象的复杂^[54]。但有一点是可以肯定的,如果动物要具有更高的潜在最大功率,则需要更复杂的组织结构、更高的代谢酶活性,这就意味着更多的能量消耗和能量利用效率的降低。因此,动物(包括鱼类)的长期进化过程或个体生活史周期均可能存在着提高能量利用效率和维持更高潜在最大功率上的权衡。尽管进化的总体方向是以牺牲能量效率换取潜在最大功率的提高。然而,不同动物可能在进化方向上偏重不同,自然界生存的动物可能时刻处于这两种选择压力的矛盾之下的“消耗-获利的权衡”。

我们对南方鲇摄食代谢的研究发现:南方鲇在饥饿条件下静止代谢率下降,恢复摄食后摄食代谢下降,但摄食代谢时间延长。而重复摄食导致摄食代谢增加,功率上升速率增加,摄食代谢时间有缩短的趋势。可见南方鲇在这两种选择压力下也存在一个“消耗-获利的权衡”:当食物资源短缺,能量效率的压力更大,南方鲇更倾向于采取保存能量的对策,代谢能力下降以减少能量的消耗;而当食物资源丰富时,南方鲇提高生理功能,维持能量消耗增加;尽管能量效率可能有所降低,然而却有利于最大限度的利用食物资源、快速生长并保持高度的应激能力,即采取了快速周转(run fast)的能量适应对策^[55]。更为有趣的是我们发现,在遭遇同样饥饿的条件下,南方鲇表现出明显的个体差异。一部分个体饥饿过程中代谢率迅速下降,节约了维持能量消耗,另一部分个体代谢率下降相对缓慢。当重新摄食时,前者摄食代谢峰值和摄食代谢水平较低,但消化时间更长。这表明南方鲇即使在完全相同的食物资源变动条件下

种内也存在着不同的能量适应对策^[5]。

4 摄食代谢和运动代谢的功率分配

在运动和食物消化状态下,由于代谢率的提升,所有脊椎动物都会产生补偿性的心输出量的增加和血流分布改变的适应性变化,同时呼吸系统的功能也会提高。虽然运动和消化均需要心肺系统功能的增强,以满足氧气和营养物质的吸收与运输、二氧化碳和代谢废物的运输及释放,但二者也存在着较大的差异。相关研究发现,运动和摄食引起的相同代谢需求在循环和呼吸系统上存在一定的差异。有关蜥蜴(*Varanus exanthematicus*)的研究发现:同样使代谢率上升三倍,摄食和运动引起的心脏反应(包括心跳频率、每博输出量等)相似,但与运动相比,消化活动引起的呼吸频率和肺气交换量增加的幅度则相对较小^[56]。本实验室研究发现南方鲇在运动和摄食过程中呼吸频率的变化规律与爬行动物的研究结果相同^[11]。即运动时动物通常会呼吸过度(hyperventilated),消化时则呼吸不足(hypoventilated)。在相关机制的探讨中,有的研究者认为可能是因为消化时胃内食物造成呼吸受阻,抑制了呼吸系统的反应;但越来越多的证据表明运动时无氧代谢导致酸化,而消化时代谢导致碱化,运动和消化时酸碱状况的差异则可能是导致不同的呼吸反应的真正原因^[56]。

相对于标准代谢率,异温动物的摄食代谢一般比恒温的哺乳动物和鸟类高,摄食代谢过程的最大代谢率有时能够与运动过程相当,甚至超过最大运动代谢率的水平。如蟒蛇(*Python molurus*)摄食代谢的最大值是最大运动代谢率的六倍,其持续时间(以d计)也远远超过运动时间(以min计)^[37]。有关鱼类的研究发现,大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)摄食代谢的最大值大于活跃代谢率(最大持续有氧运动代谢率)^[57]。Priede^[54]将以鳕鱼为代表的鱼类称为内脏代谢型鱼类,并认为相当数量的鱼类属于内脏代谢鱼类。然而,早期鱼类摄食代谢的研究多采用运动能力强、在流水式呼吸仪中能

够持续稳定游泳的鱼类,因此多数相关资料中的摄食代谢峰值小于活跃代谢率。Priede^[54]将这类鱼称为“运动代谢型鱼类”。遗憾的是,至今尚未见除鳕鱼外的其他内脏代谢型鱼类的相关报道。以至后来有研究者将鳕鱼的研究资料作为特例处理,甚至对 Priede 的推测提出了质疑^[58]。近年来我们对大型暖水性鱼类南方鲇的摄食代谢进行了较为系统的研究^[2-6],发现其最大摄食代谢率达到标准代谢水平的 4~6 倍(鱼类一般为 1.5~2.5 倍),能在最大摄食代谢水平上维持 30 h 以上。并且该代谢水平与力竭运动后恢复过程的最大代谢率相当。因此,我们推测南方鲇很可能是一种除鳕鱼之外的另一种内脏代谢型鱼类。

长久以来人们习惯于单独进行某一种生理功能的研究,尽管这种方式的研究是卓有成效的,但它忽略了不同生理功能同时竞争共用系统(如循环系统、呼吸系统等)可能产生的生理问题。从理论上进行分析,不同生理功能竞争共用系统时动物可能表现为两种截然不同的方式,一种是优先保证某一种功能的实现,另一种是两种功能同时完成。研究者分别称之为优先模式(prioritization model)和添加模式(additivity model)。相关研究发现摄食代谢的存在会导致临界游泳速度的下降,即运动代谢让位于摄食代谢。这一研究结果表明,虹鳟的运动和消化在竞争循环和呼吸系统的过程中在一定程度上采取了优先模式^[59]。由于鱼类种类繁多,在内部组织结构和生理功能上存在着显著的差异,这种差异也会导致竞争模式的不同。大西洋鳕鱼的研究发现,消化和运动是两个相对独立的生理过程,任一单独的生理过程均不能完全占用代谢范围,在一定程度上表现为添加模式的特征^[57]。我们的研究发现,随着摄食水平的提高,南方鲇摄食代谢率呈上升趋势,当达到一定摄食水平后摄食代谢率不再上升,显示南方鲇的摄食代谢受到最大代谢功率的限制。而进一步观察发现,处于最大摄食功率水平的南方鲇处于静息状态,即使驱赶也几乎不再运动^[1]。这表明南方鲇的摄食代谢可能占用了几乎全部

的代谢范围,即可能为“优先模式”。鱼类可能在结构(循环、呼吸系统构造)、生理(消化酶、代谢酶活性)和行为(摄食习性和运动方式),以及在消化和运动同时进行状态下的氧气、呼吸底物的分配等方面都存在着明显的差异,而这些差异很可能是形成鱼类不同代谢功能模式的重要机制。鱼类在适应环境的进化过程中形成了复杂多样的生态习性,南方鲇处于嘉陵江食物链最高营养等级,缺乏天敌,具有静息隐匿摄食的习性,因此可能主要倾向于摄食代谢的“优先模式”,显然这种模式有利其快速消化食物和迅速生长。对于大多数缺少稳定隐匿场所或营养等级较低的鱼类而言,在自然条件下随时可能面临被捕食的风险,维持较高的潜在运动能力有利于成功逃避天敌,提高存活率,因此这类鱼在摄食代谢和运动代谢的功率竞争中,运动代谢总能占用更多的代谢范围,其代谢模式可能较为复杂,有待进一步研究。综合分析上述研究背景,我们提出鱼类摄食和运动“代谢类型和竞争机制模式偶合假说”:即鱼类在运动和摄食能量代谢方面存在摄食优先到运动优先的系列适应对策,摄食优先鱼类在代谢类型上属于内脏代谢型,从竞争机制模式上属于摄食优先模式;而运动优先鱼类在代谢类型上为运动代谢型,代谢模式上属运动优先模式。多数鱼类在代谢类型上可能介于二者之间,而在代谢模式上可能更多地表现为添加模式。

5 今后研究的热点

在自然界复杂的生存环境中,动物的各种生态对策总是以提高适合度作为自然选择的最终方向,鱼类能量代谢的功率特征对选择压力可能非常敏感,因此鱼类的运动代谢和摄食代谢的功率特征与其生活史类型可能存在着某种密切的关联。选用不同生活史类型的鱼类作为研究对象;考察这些鱼类运动能力和摄食能力、运动代谢特征和摄食代谢特征;比较并分析它们之间的差异及关联;验证“代谢类型和竞争机制模式偶合假说”。这一研究领域的研究显然可能成为具有重要科学价值的热点研究领域,

同时还将为我国鱼类资源保护和利用提供基础数据,并有望开创鱼类生理生态学研究的新局面。

参 考 文 献

- [1] Fu S J , Xie X J , Cao Z D. Effect of meal size on specific dynamic action in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) . *Comp Biochem Physiol A* ,2005 ,**140** :445 ~ 451.
- [2] Fu S J , Xie X J , Cao Z D. Effect of dietary composition on specific dynamic action in southern catfish , *Silurus meridionalis* . *Aqua Res* ,2005 ,**36** :1 384 ~ 1 390.
- [3] Fu S J , Xie X J , Cao Z D. Effect of feeding level and feeding frequency on specific dynamic action in southern catfish *Silurus meridionalis* Chen. *J Fish Biol* ,2005 ,**67** :171 ~ 181.
- [4] Fu S J , Xie X J , Cao Z D. Effect of fasting on resting metabolic rate and postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) . *J Fish Biol* ,2005 ,**67** :279 ~ 285.
- [5] Fu S J , Xie X J , Cao Z D. Effect of fasting and repeat feeding on metabolic rate in southern catfish , *Silurus meridionalis* Chen. *Mar Fresh Behav Physiol* ,2005 ,**31** :191 ~ 198.
- [6] Fu S J , Cao Z D. Effect of dietary protein and lipid levels on feed intake and growth performance of southern catfish , *Silurus meridionalis* . *Aqua Res* ,2006 ,**37** :107 ~ 110.
- [7] Graham J B , Dewar H , Lai N C , *et al* . Aspects of shark swimming performance determined using a large water tunnel. *J Exp Biol* ,2004 ,**151** :175 ~ 192.
- [8] 张怡 ,曹振东 ,付世建. 延迟首次投喂对南方鲇 (*Silurus meridionalis* Chen) 仔鱼身体含能量、体长及游泳能力的影响. *生态学报* ,2007 ,**21** :1 161 ~ 1 167.
- [9] Katz S L , Syme D A , Shadwick R E. High-speed swimming : Enhanced power in yellowfin tuna. *Nature* ,2001 ,**410** :770 ~ 771.
- [10] Hicks J W , Bennett A F. Eat and run : prioritization of oxygen delivery during elevated metabolic states. *Res Physiol Neuro* ,2004 ,**144** :215 ~ 224
- [11] Fu S J , Cao Z D , Peng J L. Effect of feeding and fasting on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) . *Comp Biochem Physiol* ,2007 ,**146** :435 ~ 439.
- [12] Rapport D. The relative specific dynamic action of various proteins. *J Biol Chem* ,1924 ,**60** :497 ~ 511.
- [13] Jobling M. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes : a short review. *J Fish Biol* ,1981 ,**18** :385 ~ 400.
- [14] Tandler A , Beamish F W H. Specific dynamic action and diet in largemouth bass , *Micropterus salmoides* Lacepede. *J Nutri* ,1980 ,**110** :750 ~ 764.
- [15] Fu S J , Cao Z D , Peng J L. Effect of meal size on specific dynamic action in Chinese catfish. *J Comp Physiol* ,2006 ,**176** :489 ~ 495.
- [16] Wang T , Zaar M , Arvedsen S , *et al* . Effects of temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus* . *Comp Biochem Physiol* ,2003 ,**133** :519 ~ 527.
- [17] Fu S J. The specific dynamic action of southern catfish , *Silurus meridionalis* Chen fed diets with raw , pre-cooked corn starch and glucose. *Fish Physiol Biochem* ,2007 ,**33** :135 ~ 141.
- [18] Fu S J , Cao Z D , Peng J L. Effect of purified macronutrients on specific dynamic action in southern catfish. *Aqua Nutri* ,2007 ,**31** :216 ~ 221.
- [19] Secor S M. Regulation of digestive performance : a proposed adaptive response. *Comp Biochem Physiol A* ,2001 ,**128** :565 ~ 577.
- [20] 付世建. 动物特殊动力作用研究进展. *现代生物医学进展* ,2006 ,**10** :91 ~ 95.
- [21] 潘志崇 , 计翔 , 陆洪良. 食物类型对红耳滑龟幼体摄食特殊热动力作用的影响. *动物学报* ,2004 ,**50** :459 ~ 463.
- [22] 韩洪强 , 付世建. 摄食不同含量纤维素和草鱼肠后南方鲇的摄食代谢反应. *安徽农业科学* ,2008 ,**36** :11 115 ~ 11 116.
- [23] Du L , Niu C. Effects of dietary protein level on bioenergetics of the giant freshwater prawn , *Macrobrachium rosenbergii* (De Man ,1879) . *Crustaceana* ,2002 ,**75** :875 ~ 889.
- [24] 付世建. 肉食性鱼类的糖代谢——以南方鲇为例. *水利渔业* ,2007 ,**27** (5) :109 ~ 111.
- [25] 付世建 , 谢小军. 饲料碳水化合物水平对南方鲇生长的影响. *水生生物学报* ,2005 ,**29** :393 ~ 398.
- [26] Fu S J , Xie X J. Nutritional homeostasis in carnivorous southern catfish : is there a mechanism for increased energy expenditure during carbohydrate overfeeding ? *Comp Biochem Physiol A* ,2004 ,**139** :359 ~ 363.
- [27] Raubenheimer D , Simpson S J. Nutrient balancing in grasshoppers : behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *J Exp Biol* ,2003 ,**206** :1 669 ~ 1 681.
- [28] Trier T M , Mattson W J. Diet-induced thermogenesis in insects : a developing concept in nutritional ecology. *Environ Entomol* ,2003 ,**32** :1 ~ 8.
- [29] 付世建 , 谢小军 , 罗毅平. 南方鲇摄食碳水化合物后的血糖动力学方程. *西南师范大学学报* ,2006 ,**31** :133 ~ 137.
- [30] 付世建 , 谢小军 , 袁伦强. 南方鲇摄食淀粉饲料后肝脏和血液参数的动态变化. *西南师范大学学报* ,2005 ,**30** :548 ~ 551.
- [31] Fu S J. The growth performance of southern catfish fed diets

- with raw ,precooked cornstarch and glucose at two levels. *Aqua Nutri* ,2005 ,**11** :257 ~ 261.
- [32] 王玉山,王祖望,王德华等. 哺乳动物最大代谢率的研究进展. 兽类学报,2002 ,**22** :305 ~ 317.
- [33] Peck L S, Veal R. Feeding, metabolism and growth in the Antarctic limpet, *Nacella concinna* (Strebel 1908). *Mar Biol* , 2001 ,**138** :553 ~ 560.
- [34] Jobling M, Davies P S. Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J Fish Biol* ,1980 ,**16** :629 ~ 638.
- [35] Overgaard J, Andersen J B, Wang T. The effects of fasting duration on the metabolic response to feeding in *Python molurus*: an evaluation of the energetic costs associated with gastrointestinal growth and upregulation. *Physiol Biochem Zool* ,2002 ,**75** :360 ~ 368.
- [36] 付世建,邓利,张文兵等. 南方鲇幼鱼胃和肝脏的组织结构及其在饥饿过程中的变化. 西南师范大学学报, 1999 ,**24** :336 ~ 342.
- [37] Secor S M, Diamond J. A vertebrate model of extreme physiological regulation. *Nature* ,1998 ,**395** :659 ~ 662.
- [38] Belford D A, Gould W R. An evaluation of trout passage through six highway culverts in Montana. *North Am J Fish Manag* ,1996 ,**9** :437 ~ 445.
- [39] 张怡,曹振东,付世建. 延迟首次投喂对南方鲇仔鱼早期发育的影响. 重庆师范大学学报,2005 ,**22** :45 ~ 48.
- [40] Rand P S, Hinch S G. Swim speeds and energy use of river migrating adult sockeye salmon: simulating metabolic power and assessing risk of energy depletion. *Can J Fish Aqua Sci* , 1998 ,**55** :1 832 ~ 1 841.
- [41] Gaesser G A, Brooks G A. Metabolic bases of excess post-exercise oxygen consumption: a review. *Med Sci Sports Exercise* ,1984 ,**16** :29 ~ 43.
- [42] Kieffer J D. Limits to exhaustive exercise in fish. *Comp Biochem Physiol A* ,2000 ,**126** :161 ~ 179.
- [43] Wakefield A M, Cunjak R A, Kieffer J D. Metabolic recovery in Atlantic salmon fry and parr following forced activity. *J Fish Biol* ,2004 ,**65** :920 ~ 932.
- [44] Geeson T T. Post-exercise lactate metabolism: a comparative review of sites, pathways, and regulation. *Ann Rev Physiol* , 1996 ,**58** :565 ~ 581.
- [45] Bahr R. Excess post-exercise oxygen consumption: magnitude, mechanisms, and practical implications. *Acta Physiologica Scandina* ,1992 ,**605** (Suppl) :1 ~ 70.
- [46] Bahr R, Hansson T T, Sejersted O M. Triglyceride/fatty acid cycling is increased after exercise. *Metabolism* ,1990 ,**39** :993 ~ 999.
- [47] Stainsby W N, Barclay J K. Exercise metabolism: O₂ deficit, steady level O₂ uptake and O₂ uptake for recovery. *Med Sci Sports* ,1970 ,**16** :177 ~ 181.
- [48] Hancock T V, Geeson T T. Metabolic recovery in the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) following activities of varied intensity and duration. *Func Ecol* ,2002 ,**16** :40 ~ 48.
- [49] 李黎,曹振东,付世建. 力竭性运动后鲇鱼幼鱼乳酸、糖原和葡萄糖水平的变动. 水生生物学报,2007 ,**31** :880 ~ 885.
- [50] 付世建,曹振东,彭姜岚. 不同时间追赶和空气曝露对瓦氏黄颡鱼耗氧率的影响. 动物学杂志,2007 ,**42** (2) : 111 ~ 115.
- [51] 彭姜岚,付世建. 驱赶和空气暴露对南方鲇耗氧率和呼吸频率的影响. 淡水渔业,2007 ,**37** (5) :7 ~ 10.
- [52] 付世建,曹振东,彭姜岚. 力竭运动训练和饥饿对南方鲇静止代谢率和体重的影响. 动物学杂志,2007 ,**42** (6) : 103 ~ 107.
- [53] 崔奕波,解绶启. 鱼类生长变异的生物能量学机制. 中国科学院院刊,1998 ,**13** :453 ~ 455.
- [54] Priede I G. Metabolic scope in fishes. In: Tytler P, Calow P eds. *Fish Energetics: New Perspective*. London: Croonr Helm, 1985,33 ~ 64.
- [55] Mueller P, Diamond J. Metabolic rate and environmental productivity: Well-provisioned animals evolved to run and idle fast. *PNAS* ,2001 ,**98** :12 550 ~ 12 554.
- [56] Hicks J W, Wang T, Bennett A F. Patterns of cardiovascular and ventilatory response to elevated metabolic states in the lizard *Varanus exanthematicus*. *J Exp Biol* ,2000 ,**203** :2 437 ~ 2 445.
- [57] Blaikie H B, Kerr S R. Effect of activity level on apparent heat increment in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Can J Fish Aquatic Sci* ,1996 ,**53** :2 093 ~ 2 099.
- [58] Tang Y, Nelson J A, Reidy S P, et al. A reappraisal of activity metabolism in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J Fish Biol* , 1994 ,**44** :1 ~ 10.
- [59] Alsop D H, Wood C M. The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J Exp Biol* ,1997 ,**200** :2 337 ~ 2 346.