

DOI: 10.5846/stxb201910082090

庞旭,付世建,刘小红,蒲德永,张耀光.中华倒刺鲃能量代谢和热耐受特征的体重效应.生态学报,2020,40(16):5814-5821.

Pang X, Fu S J, Liu X H, Pu D Y, Zhang Y G. Effects of body mass on energy metabolism and thermal tolerance in Qingbo (*Spinibarbus sinensis*). Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5814-5821.

## 中华倒刺鲃能量代谢和热耐受特征的体重效应

庞旭<sup>1,2</sup>, 付世建<sup>3</sup>, 刘小红<sup>1</sup>, 蒲德永<sup>1</sup>, 张耀光<sup>1,\*</sup>

1 西南大学淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室, 水产科学重庆市市级重点实验, 重庆 400715

2 西南大学动物科技学院, 重庆三峡生态渔业产业技术研究院, 重庆 400715

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

**摘要:**为了探讨体重对中华倒刺鲃能量代谢和热耐受特征的影响,在 25℃ 条件下分别测定不同体重大小(1、10、25、>50 g 组)中华倒刺鲃的静止代谢率(Resting metabolic rate, RMR)、力竭运动后过量耗氧(Excess post-exercise oxygen consumption, EPOC)和热耐受参数。随体重的增加,中华倒刺鲃个体 RMR、最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)、代谢空间(Metabolic scope, MS)和 EPOC 均显著增加( $P < 0.05$ );单位体重 RMR、MMR 和 MS 则均显著降低,而单位体重 EPOC 随体重的增加显著增加( $P < 0.05$ )。RMR、MMR、MS 和 EPOC 的代谢尺度指数分别为 0.796、0.834、0.849 和 1.137 且显著大于 2/3,因此中华倒刺鲃的能量代谢参数均呈异速度增加的关系而变化。这些变化可能与其个体变大游泳运动能力增强导致能量代谢需求增加相关。中华倒刺鲃临界低温(Critical thermal minimum,  $CT_{min}$ )和致死低温(Lethal thermal minimum,  $LT_{min}$ )与体重之间均呈“微笑型”二次函数的关系,临界高温(Critical thermal maximum,  $CT_{max}$ )和致死高温(Lethal thermal maximum,  $LT_{max}$ )均呈“钟型”二次函数的关系,因此中等大小的中华倒刺鲃具有更强的热耐受能力。这种非线性关系可能与其生长发育阶段和温度驯化历时有关。

**关键词:**静止代谢;最大代谢;过量耗氧;临界温度;致死温度

## Effects of body mass on energy metabolism and thermal tolerance in Qingbo (*Spinibarbus sinensis*)

PANG Xu<sup>1,2</sup>, FU Shijian<sup>3</sup>, LIU Xiaohong<sup>1</sup>, PU Deyong<sup>1</sup>, ZHANG Yaoguang<sup>1,\*</sup>

1 Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development, Education of Ministry, Key Laboratory of Aquatic Science of Chongqing, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 College of Animal Science and Technology, Institute of Three Gorges Ecological Fisheries of Chongqing, Southwest University, Chongqing 400715, China

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

**Abstract:** The physiological performance of animals can be affected by many factors, of which the body mass is an important one. In order to investigate effects of body mass on energy metabolism and thermal tolerance in Qingbo (*Spinibarbus sinensis*), we firstly measured the resting metabolic rate (RMR), maximum metabolic rate (MMR), metabolic scope (MS, MMR-RMR), and excess post-exercise oxygen consumption (EPOC) of fish with different body mass (1, 10, 25, and >50g groups) at 25°C. Then the critical thermal minimum ( $CT_{min}$ ), lethal thermal minimum ( $LT_{min}$ ), critical thermal maximum ( $CT_{max}$ ), and lethal thermal maximum ( $LT_{max}$ ) of fish were measured. The RMR, MMR, MS, and EPOC increased significantly with body mass of Qingbo ( $P < 0.05$ ). The relationship between  $\ln[\text{RMR} (\text{mg h}^{-1} \text{ fish}^{-1})]$  and  $\ln[\text{body mass (g)}]$  was described as  $y = 0.796x - 1.123$  ( $R^2 = 0.983$ ,  $n = 32$ ,  $P < 0.001$ ), while  $y =$

基金项目:国家自然科学基金(31702020)

收稿日期:2019-10-08; 网络出版日期:2020-06-08

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangyg@swu.edu.cn

$0.834x-0.322$  ( $R^2=0.985$ ,  $n=32$ ,  $P<0.001$ ),  $y=0.849x-0.030$  ( $R^2=0.972$ ,  $n=32$ ,  $P<0.001$ ), and  $y=1.137x-2.099$  ( $R^2=0.943$ ,  $n=32$ ,  $P<0.001$ ) were adopted to illustrate the relationships between metabolic parameters including  $\ln$  [MMR ( $\text{mg h}^{-1} \text{ fish}^{-1}$ )],  $\ln$  [MS ( $\text{mg h}^{-1} \text{ fish}^{-1}$ )],  $\ln$  [EPOC ( $\text{mg fish}^{-1}$ )], and  $\ln$  [body mass (g)], respectively. These relationships indicated that all parameters of metabolic traits were following allometry models with body mass, and these scaling exponents for metabolic traits (i.e., the slope of equation) were significantly greater than  $2/3$  ( $P<0.05$ ). Moreover, the RMR, MMR, and MS of unit body mass Qingbo significantly decreased ( $P<0.05$ ), however, that of EPOC distinctly increased with body mass ( $P<0.05$ ). The results may be related to the increased metabolic demands of swimming with the increase of body mass. The relationships between  $CT_{\min}$  and  $CT_{\max}$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) and body mass (g) were described as  $y_{CT_{\min}}=0.0007x^2+0.0459x+9.191$  ( $R^2=0.685$ ,  $n=16$ ,  $P_{\text{quadratic}}<0.001$ ) and  $y_{CT_{\max}}=-0.0003x^2+0.0202x+39.198$  ( $R^2=0.293$ ,  $n=16$ ,  $P_{\text{quadratic}}=0.083$ ), respectively. While those between  $LT_{\min}$  and  $LT_{\max}$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) and body mass (g) were described as  $y_{LT_{\min}}=0.0003x^2+0.0351x+6.581$  ( $R^2=0.657$ ,  $n=16$ ,  $P_{\text{quadratic}}=0.005$ ) and  $y_{LT_{\max}}=-0.0003x^2+0.0204x+40.285$  ( $R^2=0.392$ ,  $n=16$ ,  $P_{\text{quadratic}}=0.041$ ), respectively. These relationships indicated that the thermal tolerance of the intermediate body mass Qingbo was the strongest, which was possibly related to the variant developmental stages and temperature acclimation period in the experimental fish.

**Key Words:** resting metabolism; maximum metabolism; excess post-exercise oxygen consumption; critical temperature; lethal temperature

体型大小是有机体最明显,亦是最重要的形态学特征;且具有丰富的生物学内涵,对个体的生理功能及群体的生态效应均存在深远影响<sup>[1-2]</sup>。能量代谢是维持一切生命体高度有序的前提条件和生理功能得以正常实现的根本保证<sup>[2]</sup>。静止代谢率(Resting metabolic rate, RMR)指动物在安静、禁食状态下的代谢能量消耗,在一定程度上反映其维持能量消耗和整体生理状况<sup>[3-4]</sup>;最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)指动物最大的代谢能量功率输出,反映其有氧代谢能力<sup>[4]</sup>;过量耗氧(Excess post-exercise oxygen consumption, EPOC)指动物运动后恢复期内超过 RMR 的额外耗氧量,常作为研究脊椎动物无氧代谢能力的生理学指标并被广泛关注<sup>[4-6]</sup>。已有研究发现,鱼体重对这些能量代谢参数具有明显影响且呈异速度增加的关系而变化,但增速(尺度指数)大小的限制因素和生态内涵尚存争论<sup>[5-8]</sup>。

温度作为重要的生态因子之一,当超过了环境或生态系统的阈值,生物将无法幸存。在鱼类温度耐受研究中常以临界温度(Critical temperature, CT)和致死温度(Lethal temperature, LT)衡量其热耐受能力<sup>[9]</sup>。其中临界温度上限(Critical thermal maximum,  $CT_{\max}$ )和致死温度上限(Lethal thermal maximum,  $LT_{\max}$ )反映鱼类的高温耐受能力;而临界温度下限(Critical thermal minimum,  $CT_{\min}$ )和致死温度下限(Lethal thermal minimum,  $LT_{\min}$ )反映鱼类的低温耐受能力。已有研究发现,在鱼类某些物种,体重对其热耐受热力参数有显著影响;而另外一些物种,热耐受特征的体重效应并不明显<sup>[10]</sup>。

中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)主要分布于我国长江上游及其支流,是营底栖生活,偏好流水生境,主要以水生高等植物为食的杂食性鲤科鱼类<sup>[3]</sup>。鱼类的代谢与热耐受均存在身体与环境的能量交换,不同体重大小的鱼在比表面积(表面积/体积)存在差异,进而可能同步地影响其能量代谢和热耐受特征<sup>[2,10]</sup>。本研究以不同大小(0.7—104.2 g)中华倒刺鲃为对象,测定能量代谢(RMR、MMR 和 EPOC)和热耐受( $CT_{\min}$ 、 $CT_{\max}$ 、 $LT_{\min}$  和  $LT_{\max}$ )特征参数并考察与其体重间的关系;旨在揭示不同体重的鱼类在能量代谢和热耐受方面的适应机制,并为鱼类生理生态学、功能生态学相关研究提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼的获取与驯养

实验用中华倒刺鲃幼鱼(0.5—2.1 g,  $n=400$ )购于重庆合川水产养殖场,购回后在自净化循环控温水槽

中进行驯养,水温为(25±0.5)℃。驯养期间每天以商业饵料在 9:00 饱足投喂 1 次,投喂 1 h 后用虹吸管清除残饵和粪便;驯养用水为经充分曝气控温的自来水,并用充气泵向驯养水体持续泵入空气以保证水体溶氧始终维持在 7.0 mg/L 以上,水体中氨氮浓度控制在 0.025 mg/L 以内。日换水量约为水体总量的 20%,昼夜光周期为自然光周期。同批次鱼经过为期 2、6、12、30 周的驯养处理后,获得不同体重大小的实验鱼(分为 1、10、25、>50 g 组,每组 8 尾)进行能量代谢和热耐受(每组高温耐受和低温耐受各 4 尾)参数测定。为了消除摄食消化对代谢和热耐受的影响,实验鱼在进行参数测定前禁食 24 h 以上<sup>[11]</sup>。

### 1.2 代谢率的测定

采用流水式呼吸仪<sup>[12]</sup>对实验鱼的耗氧率进行测定。测定实验鱼体重、体长后将实验鱼转移至呼吸管(容积为鱼体积的 8—20 倍),待其在呼吸室内适应 12 h 后测定以 1 h 的时间间隔测定实验鱼耗氧率 6 次,其平均值作为 RMR。RMR 测定完成后,将每尾实验鱼单独放入环形水道(内径 56 cm,外径 104 cm,最大流速 80 cm/s)并用手进行不断追赶,使其在 10 min 以内使其力竭<sup>[13]</sup>,然后立即将力竭状态的实验鱼放回呼吸室进行恢复耗氧率的测定。监测实验鱼耗氧率的时间点分别为力竭运动后的 1、2、3、4、5、6、7、8、9、10、15、20、25、30、35、40、45、50、60、90、120 min。测定时水温始终维持在(25±0.5)℃,溶氧值用溶氧仪(HQ20, Hach Company, Loveland, CO, USA)测定,实验鱼单尾耗氧率(mg h<sup>-1</sup>尾<sup>-1</sup>)或单位体重耗氧率(mg h<sup>-1</sup> kg<sup>-1</sup>)分别由以下公式进行计算:

$$MO_2(\text{mg h}^{-1}\text{尾}^{-1}) = \Delta O_2 \times v \quad (1)$$

$$MO_2(\text{mg h}^{-1}\text{kg}^{-1}) = \Delta O_2 \times v/m \quad (2)$$

式中, $MO_2(\text{mg h}^{-1}\text{尾}^{-1})$ 为单尾鱼耗氧率, $MO_2(\text{mg h}^{-1}\text{kg}^{-1})$ 为单位体重耗氧率, $\Delta O_2$ 为实验呼吸室和对照呼吸室(没有鱼)溶氧的差值(mg/L), $v$ 为呼吸室的流量(L/h),通过测定出水口在 1 min 内流出的水量,计算其水体流速, $m$ 为实验鱼体重(kg)。RMR 和运动后恢复耗氧率测定时呼吸室水流量分别为呼吸室系统体积 0.5—1 和 3—5 倍/min,经计算每分钟呼吸室内水体交换率大于 95%,但部分个体交换率尚未到达 99%,因此对恢复期的耗氧率进行相应的校正<sup>[14]</sup>。

### 1.3 热耐受的测定

代谢率参数测定完成后,下一天进行热耐受参数测定。热耐受测定采用临界温度法<sup>[9]</sup>,其中每一体重组 4 尾实验鱼进行低温耐受测定,另外 4 尾鱼进行高温耐受测定。测试时,首先将每尾实验鱼单独转移到水温相同(25℃)的热耐受测试系统中(水体约 30 L)进行高温(或低温)耐受测试。实验鱼在测试系统中适应 1 h 后,以 0.3℃/min<sup>[9]</sup>的速率降温(或升温),在整个实验过程中用充气泵不断向测试水体泵入空气以保证水体溶氧饱和度>80%,并且每隔 1 min 用精密水银温度计(有效读数为 0.01℃,绍兴市舜光仪器设备有限公司)监测水温,保证系统水体每 3 min 的升温误差范围为控制在±0.1℃。以实验鱼初始失去平衡和鳃盖停止呼吸时的温度分别作为临界温度( $CT_{\min}$ 或 $CT_{\max}$ )和致死温度( $LT_{\min}$ 或 $LT_{\max}$ )<sup>[9]</sup>。

### 1.4 参数统计与分析

MMR 指在实验鱼恢复过程中的最大耗氧率;代谢空间(MS)指 MMR 与 RMR 之间的差值;代谢恢复率(Metabolic recovery rate, MRR)指实验鱼在恢复过程中单位时间代谢率恢复比率<sup>[15]</sup>;EPOC 指实验鱼在恢复过程中超过 RMR 的额外耗氧量。

用 Excel 2003 对所有实验数据作常规计算,再用 STATISTICS 6.0 软件进行方差分析和回归分析。体重对代谢和热耐受参数的影响,用单因素方差分析;方差分析通过后,各体重组间进行“多重比较(Duncan's test)”。代谢参数与体重间的关系经取双对数后,将幂函数关系转化为线性关系,进行线性回归分析;热耐受参数与体重间的关系进行二次曲线回归分析。所有数据结果均以平均值±标准误(Mean ± SE)表示,显著水平定为  $P < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 代谢特征

结果显示,各体重组实验鱼运动后单尾和单位体重代谢率均立即增加到最大值,然后缓慢恢复到运动前

水平(图 1)。随体重的增加,实验鱼单尾 RMR、MMR、MS 显著增加,各体重组间差异均显著(表 1,  $P < 0.05$ );单尾 MRR 显著降低, >50 g 体重组显著低于其他体重组(表 1,  $P < 0.05$ );单尾 EPOC 显著增加,10 g 体重组与 1 g 和 25 g 体重组间差异不显著,其余实验组间差异显著(表 1,  $P < 0.05$ )。

单尾实验鱼代谢率特征参数(RMR、MMR、MS、EPOC)和体重经取双对数后,  $\ln(\text{RMR})$ 、 $\ln(\text{MMR})$ 、 $\ln(\text{MS})$ 、 $\ln(\text{EPOC})$ 与  $\ln(\text{体重})$ 间均呈显著正相关(图 2,  $P < 0.001$ ),代谢尺度因子,即方程斜率(括号内为在 95%置信区间的数值范围)分别为 0.796(0.757—0.836)、0.834(0.794—0.872)、0.849(0.795—0.904)、1.137(1.033—1.241)。

随体重的增加,单位体重 RMR、MMR、MS 显著降低(表 1,  $P < 0.05$ );1 g 体重组单位体重 RMR 显著高于其余实验组(表 1,  $P < 0.05$ );单位体重 MMR 和 MS 在 10 g 体重组与 25 g 体重组间差异(分别)均不显著,其余实验组间差异(分别)均显著(表 1,  $P < 0.05$ );随体重的增加,单位体重 EPOC 显著增加,仅 1g 与 >50 g 体重组间差异显著(表 1,  $P < 0.05$ )。

表 1 体重对中华倒刺鲃力竭运动后过量耗氧的影响(平均值±标准误,样本数=8)

Table 1 Effect of body mass on excess post-exercise oxygen consumption (EPOC) in Qingbo (Mean ± SE, n=8)

参数 Parameters	分组 Groups			
	1 g	10 g	25 g	> 50 g
体重 Body mass/g	1.06±0.11	11.03±0.19	25.60±0.99	79.06±5.26
体长 Body length/cm	3.76±0.11	8.45±0.06	10.98±0.15	15.54±0.34
静止代谢率 Resting metabolic rate/(mg h <sup>-1</sup> 尾 <sup>-1</sup> )	0.37±0.04 d	2.11±0.09 c	3.83±0.18 b	11.90±0.77 a
静止代谢率 Resting metabolic rate/(mg h <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	348.28±26.50 a	191.43±8.77 b	149.63±4.06 b	152.21±9.34 b
最大代谢率 Maximum metabolic rate/(mg h <sup>-1</sup> 尾 <sup>-1</sup> )	1.42±0.17 d	11.01±0.27 c	22.15±1.18 b	48.46±3.21 a
最大代谢率 Maximum metabolic rate/(mg h <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	1348.49±125.41 a	1000.23±26.42 b	863.98±25.34 b	618.41±31.41 c
代谢空间 Metabolic scope/(mg h <sup>-1</sup> 尾 <sup>-1</sup> )	1.05±0.14 d	8.91±0.27 c	18.32±1.06 b	36.56±2.91 a
代谢空间 Metabolic scope/(mg h <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	1000.21±120.60 a	808.80±25.70 b	714.35±25.80 b	466.19±33.04 c
代谢恢复率 Metabolic recovery rate/(%/min)	14.11±1.66 a	14.15±1.20 a	12.03±4.25 a	6.58±2.46 b
过量耗氧 Excess post-exercise oxygen consumption/(mg/尾)	0.14±0.02 c	2.10±0.28 bc	4.90±0.30 b	19.54±3.05 a
过量耗氧 Excess post-exercise oxygen consumption/(mg/kg)	137.28±24.23 bc	189.99±25.59 ab	195.22±16.27 ab	246.57±34.25 a

a, b, c, d 表示不同体重组间差异显著( $P < 0.05$ )

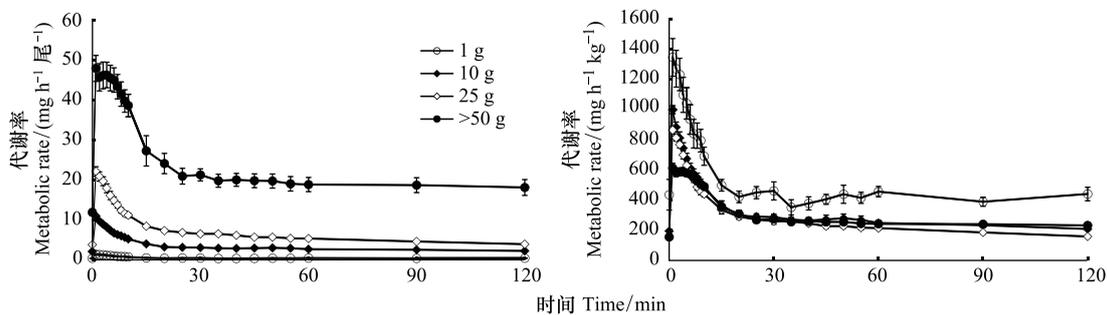


图 1 不同体重中华倒刺鲃力竭运动后代代谢率恢复曲线(平均值±标准误,样本数=8)

Fig.1 The post-exercise metabolic rate curve of Qingbo with different body mass (Mean±SE, n=8)

## 2.2 热耐受特征

结果显示,体重对  $CT_{min}$ 、 $LT_{min}$  均有显著影响,25 g 体重实验组的  $CT_{min}$  显著低于 1 g 和 >50 g 体重实验组的  $CT_{min}$ , 10 g 体重实验组的  $CT_{min}$  显著低于 >50 g 体重实验组的  $CT_{min}$ (表 2,  $P < 0.05$ ),其余实验组间差异不显著;25 g 体重实验组的  $LT_{min}$  显著低于 1 g 和 10 g 体重实验组的  $LT_{min}$ , >50 g 体重实验组的  $LT_{min}$  显著低于 1 g

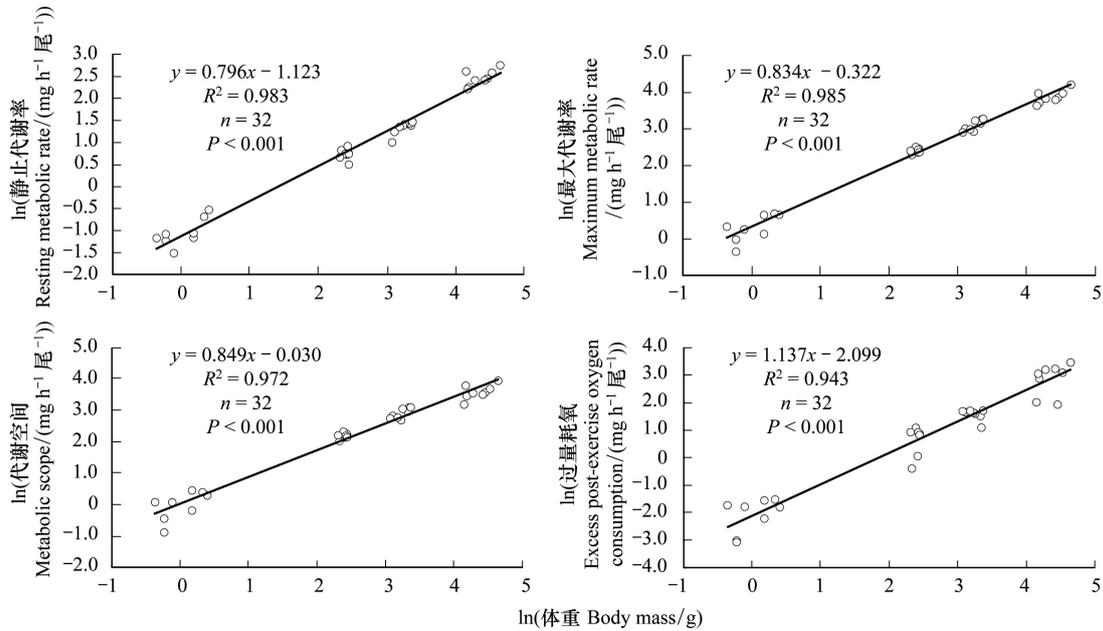


图2 中华倒刺鲃代谢特征与体重的关系

Fig.2 The relationships between metabolic traits and body mass in Qingbo

体重实验组的  $LT_{\min}$  (表2,  $P < 0.05$ ), 其余实验组间差异不显著。体重对  $CT_{\max}$ 、 $LT_{\max}$  均有显著影响, 10 g 体重实验组的  $CT_{\max}$  显著高于 >50 g 体重实验组的  $CT_{\max}$ , 25 g 体重实验组的  $CT_{\max}$  显著高于 1 g 和 >50 g 体重实验组的  $CT_{\max}$  (表2,  $P < 0.05$ ), 其余实验组间差异不显著; 25 g 体重实验组的  $LT_{\max}$  显著高于 >50 g 体重实验组的  $LT_{\max}$  (表2,  $P < 0.05$ ), 其余实验组间差异不显著。

$CT_{\min}$  和  $LT_{\min}$  与体重间的关系经二次方程拟合均为“下凹”型曲线, 其非线性成分(即二次相系数)显著性分别为:  $P_{\text{quadratic}} < 0.001$  和  $P_{\text{quadratic}} = 0.005$  (图3)。  $CT_{\max}$  和  $LT_{\max}$  与体重间的关系经二次方程拟合均为“上凸”型曲线, 其非线性成分显著性分别为:  $P_{\text{quadratic}} = 0.083$  和  $P_{\text{quadratic}} = 0.041$  (图3)。

表2 体重对中华倒刺鲃热耐受的影响(平均值±标准误, 样本数=4)

Table 2 Effect of body mass on thermal tolerance in Qingbo (Mean ± SE, n=4)

分组 Groups	体重 Body mass/g	体长 Body length/cm	临界温度 Critical temperature/°C	致死温度 Lethal temperature/°C
低温耐受 Cold tolerance				
1 g	1.03 ± 0.10	3.70 ± 0.12	9.20 ± 0.12 ab	6.58 ± 0.08 a
10 g	11.10 ± 0.27	8.55 ± 0.07	8.73 ± 0.10 bc	6.23 ± 0.14 ab
25 g	26.18 ± 1.37	11.18 ± 0.11	8.38 ± 0.06 c	5.83 ± 0.11 c
>50 g	72.30 ± 4.91	15.18 ± 0.33	9.50 ± 0.32 a	5.90 ± 0.13 bc
高温耐受 Heat tolerance				
1 g	1.10 ± 0.20	3.83 ± 0.20	39.03 ± 0.24 bc	40.25 ± 0.23 ab
10 g	10.95 ± 0.31	8.35 ± 0.09	39.45 ± 0.12 ab	40.43 ± 0.13 ab
25 g	25.03 ± 1.56	10.78 ± 0.27	39.83 ± 0.15 a	40.80 ± 0.11 a
>50 g	85.83 ± 8.62	15.9 ± 0.60	38.90 ± 0.08 c	40.03 ± 0.22 b

a, b, c 表示不同体重组间差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

#### 3.1 代谢特征的体重效应

体重是影响动物代谢率的重要因素之一, 两者之间存在一定的定量关系。代谢率与其体重的依赖一般为

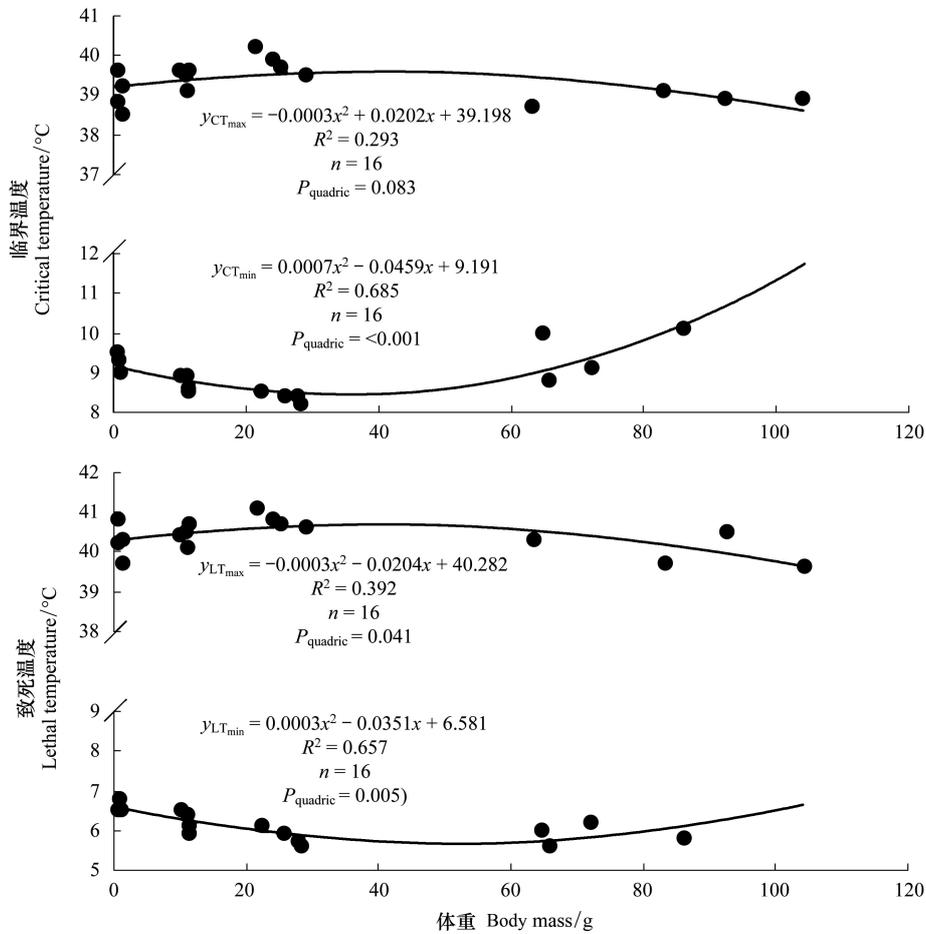


图3 中华倒刺鲃热耐受特征与体重的关系

Fig.3 The relationships between thermal tolerance traits and body mass in Qingbo

CT<sub>max</sub>:临界温度上限 Critical thermal maximum; CT<sub>min</sub>:临界温度下限 Critical thermal minimum; LT<sub>max</sub>:致死温度上限 Lethal thermal maximum; LT<sub>min</sub>:致死温度下限 Lethal thermal minimum

异速增长的幂函数关系( $y = ax^b$ ,  $y$  和  $x$  分别为代谢率和体重,  $a$  为常数,  $b$  为尺度因子)<sup>[2]</sup>。动物代谢率异速增长关系的核心问题在于尺度因子( $b$ )的大小,早期的研究认为动物的 RMR 的尺度因子为 2/3 或 3/4<sup>[2,16-17]</sup>。前者解释为动物与环境的能量交换近似正比于比表面积(表面积/体积);后者基于大量实验数据所提出的 1/4 幂分形理论<sup>[18]</sup>。机体的能量物质和氧通过体内分形、分级网格结构(如:血管)运输到全身各处,在进化过程中效率最大化,并认为代谢尺度因子为 3/4 普适于动物代谢率的种内和种间异速增长,据此提出“生态代谢理论(Metabolic theory of Ecology)”<sup>[19]</sup>。研究发现,中华倒刺鲃 RMR 的尺度因子为 0.796,与鲫(*Carassius auratus*)<sup>[6]</sup>、鲤(*Cyprinus carpio*)<sup>[5]</sup>、青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)<sup>[7]</sup> RMR 的尺度因子(分别为 0.776、0.814、0.833)相似;大于圆口铜鱼(*Coreius guichenoti*)<sup>[5]</sup> RMR 的尺度因子(0.728);而鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)等鱼类 RMR 的尺度因子(分别为 0.868、0.860)大于中华倒刺鲃的尺度因子<sup>[5]</sup>。然而,这些鱼类 RMR 的尺度因子均大于 2/3,表明鱼类的静止代谢的异速增长关系的代谢尺度因子并不支持 2/3 比表面积理论。此外,“动态能量预算(Dynamic energy budget)”理论认为小个体具有相对更强的同化能力,而具有相对更强的单位体重代谢率<sup>[20]</sup>;“活性器官(Organ size)”理论认为小个体具有更高的活性器官比例<sup>[21]</sup>;“细胞代谢(Cell metabolism)”理论认为细胞大小和数量共同作用于 RMR 的尺度因子<sup>[5]</sup>。这些理论在一定程度上均能解释动物 RMR 对体重依赖性的异速增长,因此中华倒刺鲃 RMR 异速增长的内在生理机制还有待进一步研究。

研究发现,中华倒刺鲃的 MMR、MS 均呈异速增长,尺度因子分别为 0.834、0.849,这些代谢率尺度因子均大于 2/3。“代谢水平界限(Metabolic-level boundaries)”理论认为动物的比表面积和体积共同限定了尺度因子(前者限定值为 2/3,后者限定值为 1)<sup>[21]</sup>。而代谢水平决定了这两个因子的相对重要性,动物运动时肌肉能量的消耗决定 MMR,而肌肉占鱼体比例较大,导致在剧烈运动时 MMR、MS 的尺度因子有所增加<sup>[21]</sup>。根据流体力学的相关原理,物体在流体中运动的功率与其表面积和速率的立方均呈正比,而表面积与其体积(体重)之间呈幂函数(幂为 2/3)的关系。中华倒刺鲃 EPOC 尺度因子为 1.137,也大于 2/3,因此鱼类功率输出的尺度因子如果大于 2/3,随体重的增加,鱼类的游泳速度也将随之增加;这些结果表明,鱼类个体变大能增强游泳能力,使其捕食、逃逸、繁殖等生理功能得以顺利实现以提高其生存适合度<sup>[22]</sup>。

研究发现,中华倒刺鲃单位体重 MMR、MS(尺度因子小于 1)随体重增加而下降,单位体重 EPOC(尺度因子大于 1)则相反;表明中华倒刺鲃在早期生活史阶段偏向于有氧代谢的功率输出,而在成熟阶段偏向于无氧代谢的功率输出。此外,研究发现随体重增加,中华倒刺鲃的 MRR 下降,表明随体重增加尽管能增强无氧代谢能力,但同时也削弱其代谢恢复能力。因此,提示鱼类的无氧代谢能力与其代谢恢复能力间可能存在权衡<sup>[23]</sup>。

### 3.2 体重对热耐受特征的影响

对于变温动物鱼类而言,在遭受温度剧烈变化时,热耐受与代谢相比较是更为直接和剧烈的能量交换,同时也是被动的能量交换。理论上分析,不同大小的鱼类归因于比表面的不同,影响能量效率和传导,因此大体重鱼将会具有更强的热耐受能力<sup>[9]</sup>。研究发现,体重对中华倒刺鲃的热耐受( $CT_{min}$ 、 $LT_{min}$ 、 $CT_{max}$ 、 $LT_{max}$ )具有显著影响,但对这些参数在不同体重间变化相对较弱, $CT_{min}$ 组间变化范围为 1.12 °C,其余组间变化范围均未超过 1.0 °C。该结果与其他鱼类物种研究结果相似,表明在种内,鱼类对极端温度承受能力变异较小,相对保守<sup>[9-10,24]</sup>。尽管如此,发现中华倒刺鲃的  $CT_{min}$  和  $LT_{min}$  与体重的关系呈非线性的“微笑型”曲线;而  $CT_{max}$  和  $LT_{max}$  与体重的关系呈非线性的“钟型”曲线(图 3)。表明中等体重中华倒刺鲃具有更宽的热耐受范围( $CT_{max}-CT_{min}$  和  $LT_{max}-LT_{min}$ ),因此具有更强的热耐受能力。中华倒刺鲃在早期生活史阶段其生理调节功能发育尚未完善,因此可能具有更为敏感的热耐受反应。已有研究发现,波动性温度驯化可以在一定程度上提高鱼类的热耐受能力<sup>[9]</sup>,而长时间稳定温度驯化并未经过相应的选择与适应<sup>[24]</sup>,其热耐受范围相对较窄;本研究 50g 以上体重的中华倒刺鲃经历了更长时间的稳定温度驯化,应对温度聚变的生理调节功能可能遭到弱化,进而引起热耐受能力削弱。

综上所述,中华倒刺鲃能量代谢和热耐受特征与体重间存在复杂多变的关系,能量交换的比表面积效应不是重要成因;内在的生理机制和潜在的生态内涵才是其关键。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Peters R H. The ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge University Press, 1983: 1-325.
- [ 2 ] Killen S S, Atkinson D, Glazier D S. The intraspecific scaling of metabolic rate with body mass in fishes depends on lifestyle and temperature. *Ecology Letters*, 2010, 13(2): 184-193.
- [ 3 ] 庞旭,付世建,曹振东,张耀光. 饥饿和温度驯化对中华倒刺鲃静止代谢和游泳能力的影响. *生态学报*, 2016, 36(7): 1854-1860.
- [ 4 ] Fu S J, Zeng L Q, Li X M, Pang X, Cao Z D, Peng J L, Wang Y X. Effect of meal size on excess post-exercise oxygen consumption in fishes with different locomotive and digestive performance. *Journal of Comparative Physiology B*, 2009, 179(4): 509-517.
- [ 5 ] Luo Y P, He D C, Li G, Xie H, Zhang Y R, Huang Q D. Intraspecific metabolic scaling exponent depends on red blood cell size in fishes. *Journal of Experimental Biology*, 2015, 218(10): 1496-1503.
- [ 6 ] Huang Q D, Zhang Y R, Liu S T, Wang W, Luo Y P. Intraspecific scaling of the resting and maximum metabolic rates of the crucian carp (*Carassius auratus*). *PLoS One*, 2013, 8(12): e82837.
- [ 7 ] Lv X, Xie H, Xia D Y, Shen C, Li J, Luo Y P. Mass scaling of the resting and maximum metabolic rates of the black carp. *Journal of Comparative Physiology B*, 2018, 188(6): 591-598.
- [ 8 ] Shi C C, Yao M, Lv X, Zhao Q Y, Peng Z G, Luo Y P. Body and organ metabolic rates of a cave fish, *Triplophysa rosa*: influence of light and

- ontogenetic variation. *Journal of Comparative Physiology B*, 2018, 188(6): 947-955.
- [ 9 ] Peng J, Cao Z D, Fu S J. The effects of constant and diel-fluctuating temperature acclimation on the thermal tolerance, swimming capacity, specific dynamic action and growth performance of juvenile Chinese bream. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2014, 176: 32-40.
- [ 10 ] Ospina A F, Mora C. Effect of body size on reef fish tolerance to extreme low and high temperatures. *Environmental Biology of Fishes*, 2004, 70(4): 339-343.
- [ 11 ] Pang X, Cao Z D, Fu S J. 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*, 2011, 159(3): 253-260.
- [ 12 ] Fu S J, Xie X J, Cao Z D. Effect of meal size on postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2005, 140(4): 445-451.
- [ 13 ] Pang X, Yuan X Z, Cao Z D, Zhang Y G, Fu S J. The effect of temperature on repeat swimming performance in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 2015, 41(1): 19-29.
- [ 14 ] Steffensen J F. Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1989, 6(1): 49-59.
- [ 15 ] 彭姜岚, 曹振东, 付世建. 鲇鱼力竭性运动后的过量耗氧及其体重的影响. *水生生物学报*, 2008, 32(3): 380-385.
- [ 16 ] White C R, Seymour R S. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass<sup>2/3</sup>. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(7): 4046-4049.
- [ 17 ] Farrell-Gray C C, Gotelli N J. Allometric exponents support a 3/4-power scaling law. *Ecology*, 2005, 86(8): 2083-2087.
- [ 18 ] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309): 122-126.
- [ 19 ] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [ 20 ] Maino J L, Kearney M R, Nisbet R M, Kooijman S A L M. Reconciling theories for metabolic scaling. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83(1): 20-29.
- [ 21 ] Luo Y P, Wang W, Zhang Y R, Huang Q D. Effect of body size on organ-specific mitochondrial respiration rate of the largemouth bronze gudgeon. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2013, 39(3): 513-521.
- [ 22 ] Reidy S P, Kerr S R, Nelson J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *The Journal of Experimental Biology*, 2000, 203(2): 347-357.
- [ 23 ] Pang X, Fu S J, Zhang Y G. Individual variation in metabolism and thermal tolerance in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2017, 50(5/6): 359-373.
- [ 24 ] Recsetar M S, Zeigler M P, Ward D L, Bonar S A, Caldwell C A. Relationship between fish size and upper thermal tolerance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2012, 141(6): 1433-1438.