DOI：10.13718/j.cnki.xdzk.2024.01.008
蒲德永，刘小红，李孟来，等. 饥饿对四川华鳊能量代谢与低氧耐受特征的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版)，2024，46(1)：87-95.

饥饿对四川华鳊能量代谢与低氧耐受特征的影响

蒲德永[1]，　刘小红[1]，　李孟来[1]，　沈静[1]，　庞旭[1,2]

1. 西南大学 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室/水产科学重庆市重点实验室，重庆 400715；
2. 西南大学 水产学院，重庆 400715

摘要： 为了研究饥饿对四川华鳊(*Sinibrama taeniaus*)能量代谢和低氧耐受特征的影响，在 25 ℃条件下分别测定经不同饥饿时间(0，3，7，14 和 28 d)实验鱼的静止代谢率(R_{MR})、运动后过量耗氧(E_{POC})和低氧耐受参数. 结果表明：随饥饿时间的延长，四川华鳊 R_{MR} 和最大代谢率(M_{MR})均下降，E_{POC} 增加($p<0.05$)；在各饥饿处理组，R_{MR} 与 M_{MR} 之间呈显著正相关($r=0.984$，$n=5$，$p=0.002$)，R_{MR} 与 E_{POC} 之间呈显著负相关($r=-0.906$，$n=5$，$p=0.034$)，表明四川华鳊经饥饿后，由于维持能量下降，会伴随有氧代谢能力减弱. 四川华鳊临界氧压(P_{crit})下降($p<0.05$)，失去平衡点(L_{OE})也有所下降，但差异无统计学意义；在各饥饿处理组中，R_{MR} 与 P_{crit} 之间呈显著正相关($r=0.950$，$n=5$，$p=0.013$)，R_{MR} 与 L_{OE} 之间具有正的趋势，但相关性无统计学意义，表明经饥饿后，四川华鳊低氧耐受能力有所增加. 研究提示，饥饿后四川华鳊最大功率遭致削弱，将影响其他生理功能，但在低氧耐受能力方面具有一定的补偿作用，这可能是其应对资源匮乏的适应，是经长期自然选择的结果.

关　键　词： 四川华鳊；饥饿；能量代谢；低氧耐受
中图分类号： Q955　　**文献标志码：** A
文 章 编 号： 1673-9868(2024)01-0087-09　　开放科学(资源服务)标识码(OSID)：

Effects of Fasting on Energy Metabolism and Hypoxia Tolerance of *Sinibrama taeniatus*

PU Deyong[1]，　LIU Xiaohong[1]，　LI Menglai[1]，
SHEN Jing[1]，　PANG Xu[1,2]

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 Fisheries, Southwest University, Chongqing, 400715, China*

收稿日期：2022-07-04
基金项目：国家自然科学基金项目(31702020)；重庆市自然科学基金项目(cstc2020jcyj-msxmX0479)；西南大学博士启动基金项目(SWU119006).
作者简介：蒲德永，硕士，高级实验师，主要从事鱼类生理生态学研究.
通信作者：庞旭，博士，副教授.

Abstract: In order to investigate effects of fasting on energy metabolism and hypoxia resistance of Sinibrama taeniaus, the resting metabolic rate (R_{MR}), excess post-exercise oxygen consumption (E_{POC}) and indexes of hypoxia were tested at different fasting time (0, 3, 7, 14 and 28 days) under 25 ℃. As the increase of treatment time, the R_{MR} and the maximum metabolic rate (M_{MR}) decreased significantly, while E_{POC} increased significantly ($p<0.05$). Among different testing groups, R_{MR} and M_{MR} were significantly positively correlated ($r=0.984$, $n=5$, $p=0.002$), while R_{MR} and E_{POC} were negative correlated ($r=-0.906$, $n=5$, $p=0.034$). This indicated that after fasting, capacity of aerobic metabolism of *S. taeniaus* decreased due to the reduced energy maintenance. As the increase of fasting time, the critical oxygen tension (P_{crit}) of *S. taeniaus* decreased significantly ($p<0.05$), the loss of equilibrium (L_{OE}) also decreased but not significant. However. R_{MR} and P_{crit} were significantly positively correlated ($r=0.950$, $n=5$, $p=0.013$), while the correlation between R_{MR} and L_{OE} were not significant , which suggested that after fasting, the capacity of hypoxia resistance increased. Taking all these data together, the present study indicated that the maximal power decreased in *S. taeniaus* after fasting, therefore, affecting the other physiological functions, but it had a certain compensation effect on hypoxia resistance. This may be caused by the adaptation to lack of resource and long term natural selection.

Key words: *Sinibrama taeniatus*; fasting; energy metabolism; hypoxia tolerance

由于水体特殊的理化性质，诸如食物、溶解氧等资源存在巨大的时空异质性，因此生活在水体中的鱼类经常会面临饥饿、低氧等环境胁迫，进而影响其生理功能[1-2]. 能量代谢是一切有机体正常生理功能得以实现的根本保证. 就鱼类而言，静止代谢率(Resting metabolic rate，以 R_{MR} 表示)和最大代谢率(Maximum metabolic rate，以 M_{MR} 表示)是其最为重要的能量代谢特征参数，前者反映鱼类维持能量的消耗，后者反映最大有氧功率输出[3-4]. 此外，运动后过量耗氧(Excess post-exercise oxygen consumption，以 E_{POC} 表示)在一定程度上代表鱼类的无氧代谢能力[5-6]. 已有研究表明，在种内和种间两个水平，鱼类 R_{MR} 的高低直接决定有氧代谢的输出能力[4, 6-8]. 鱼类遭受饥饿后，由于生理机能的下调，其 R_{MR} 和 M_{MR} 均有不同程度的下降[5, 9]，而 E_{POC} 对鱼类饥饿的响应尚存争论[5].

低氧耐受是鱼类最为重要的生存适合度特征之一[6, 10]. 临界氧压(Critical oxygen tension，以 P_{crit} 表示)是指维持鱼类正常 R_{MR} 的最低溶氧水平，失去平衡点(Loss of equilibrium，以 L_{OE} 表示)指维持鱼类正常身体姿势的最低溶氧水平，它们常作为鱼类低氧耐受能力的指标[10]. 已有研究表明，R_{MR} 相对较低的个体或物种具有更强的低氧耐受能力[10-11]，而因饥饿导致鱼类 R_{MR} 的下降能否提升其低氧耐受能力的相关研究值得关注.

四川华鳊(*Sinibrama taeniatus*)俗称墨线鱼，隶属鲤形目、鲤科、华鳊属；主要分布于长江上游岷江、大渡河等水域，是我国长江上游特有的小型经济鱼类[12]. 该物种偏好激流生境，是食性较为广泛的杂食性鱼类. 本研究以四川华鳊为对象，经不同时间(0，3，7，14 和 28 d)的饥饿处理，测定能量代谢(R_{MR}，M_{MR} 和 E_{POC})和低氧耐受(P_{crit} 和 L_{OE})特征参数，考察饥饿对其能量代谢和低氧耐受的影响并揭示其生理生态适应对策，旨在为鱼类比较生理学、功能生态学相关领域提供基础资料.

1 材料与方法

1.1 实验鱼的获取与驯养

实验用四川华鳊采集于岷江眉山市段，在实验室自净化循环控温水槽中驯养 6 周，水温为 25±0.5 ℃. 驯养期间每天以商业饵料(四川斯特佳饲料有限公司)饱足投喂 1 次，投喂前清除粪便，投喂后 1 h 左右清除残饵. 实验用水为曝气控温后的自来水，并用充气泵不断向驯化水体泵入空气以保证水体溶氧在

7.0 mg/L 以上，pH 值维持在 6.5～7.3 之间，氨氮保持在 0.025 mg/L 以内. 日换水量约为水体总量的 10%，光周期为 12 h 光照 12 h 黑暗. 驯养完成后，对实验鱼进行不同饥饿时间(0，3，7，14 和 28 d)的处理. 为了消除摄食代谢的影响，对照组(0 d)实验鱼在实验参数测定以前，进行 2 d 的禁食处理，饥饿组实验鱼分别增加 2 d 的禁食，其他处理条件与驯养时环境条件保持一致.

1.2　代谢率的测定

实验饥饿处理时间完成后，测定实验鱼体质量、体长并计算其肥满度(体质量与体长立方的比值)，再将实验鱼转移至呼吸室(容积 120 mL)，待其适应 12 h 后，以 1 h 间隔测定每尾实验鱼耗氧率 6 次，取平均值作为 R_{MR}，采用流水式呼吸仪[13]对实验鱼的耗氧率进行测定. 测定完成后，将每尾实验鱼单独放入环形水道并用手进行不断追赶，使其在 10 min 内力竭[3,6](有氧和无氧代谢均会涉及)；然后立即将力竭状态的实验鱼放回呼吸室，在不同时间点(1～10 min，每 1 min 测 1 次；11～60 min，每 5 min 测 1 次；61～120 min，每 30 min 测 1 次)测定力竭运动后代谢恢复时的耗氧率[3,6]. 测定时水温始终保持在 25±0.5 ℃，使用溶氧仪(HQ30，Hach Company，Loveland，CO，USA)测定溶氧值，实验鱼耗氧率计算公式为

$$M_{O2} = \Delta O_2 \times v / m \tag{1}$$

式中，M_{O2} 为耗氧率[mg/(h·kg)]，ΔO_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)，m 为实验鱼体质量(kg). 经计算每分钟呼吸室内水体交换率大于 98%，因此不需对恢复期的耗氧率进行相应的校正[14]. E_{POC}(mg/kg)为实验鱼在恢复过程中超过 R_{MR} 的额外耗氧量，通过极差法对每尾实验鱼的 E_{POC} 进行计算.

1.3　低氧耐受的测定

低氧耐受实验鱼 R_{MR} 测定与 E_{POC} 实验鱼 R_{MR} 测定一致，采用内循环密闭式呼吸仪[15-16]对实验鱼的耗氧率进行测定，进而判定实验鱼的 P_{crit} 和 L_{OE}. R_{MR} 测定完成后，再将实验鱼转移至低氧耐受测定的呼吸室(容积 217 mL)，适应 1 h 后，以 3 min 的间隔测定呼吸室内的溶氧值直至实验鱼身体失去平衡(侧翻 20 s)，该点溶氧值为实验鱼的 L_{OE}(mg/L)[6,17]. 在低氧耐受测定前，呼吸室内水体与外部饱和溶氧水体保持交换(约 250 mL/min)，以维持呼吸室内正常溶氧水平. 测定时水温维持在 25±0.5 ℃，实验鱼耗氧率计算公式为

$$M_{O2} = \Delta O_2 \times V / (m \times t) \tag{2}$$

式中，M_{O2} 为耗氧率[mg/(h·kg)]，ΔO_2 为相邻两次测定溶氧值的差值(mg/L)，V 为呼吸室循环系统扣除鱼体积后的体积(L)，m 为实验鱼的体质量(kg)，t 为相邻两次测定的间隔时间(3 min，即 0.05 h). 每尾鱼耗氧率数据收集完成后，采用“双线法”对实验鱼的 P_{crit} 进行判定[18].

1.4　参数统计与分析

用 Excel 2003 对实验数据进行常规计算，用 SPSS 17.0 软件进行方差分析和回归分析. 饥饿时间对代谢和低氧耐受参数的影响，用单因素方差分析；方差分析通过后，各处理组间进行多重比较. 在能量代谢(R_{MR}，M_{MR} 和 E_{POC})和低氧耐受(P_{crit} 和 L_{OE})参数内部以每个处理组的平均值作为一个样本，它们之间的关系用一元线性回归分析. 所有数据结果均以 $\bar{x} \pm s$ 表示，当 $p<0.05$ 时，表明差异有统计学意义.

2　结果与分析

2.1　代谢特征

经过力竭运动后，各饥饿处理组实验鱼代谢率均立即增加至最高水平，经恢复后回落至静止代谢率(R_{MR})水平(图 1)，差异有统计学意义($p<0.05$). 表 1 显示，饥饿对实验鱼 R_{MR}，最大代谢率(M_{MR})和运动后过量耗氧(E_{POC})均有影响. 随饥饿时间延长，实验鱼 R_{MR} 和 M_{MR} 均下降，3 d 饥饿组 R_{MR} 与对照组间差异无统计学意义；7，14，28 d 饥饿组实验鱼 M_{MR} 低于对照组，差异有统计学意义($p<0.05$). 随饥饿时间的延长，实验鱼 E_{POC} 增加，14 和 28 d 饥饿组实验鱼 E_{POC} 高于对照组，差异有统计学意义($p<0.05$).

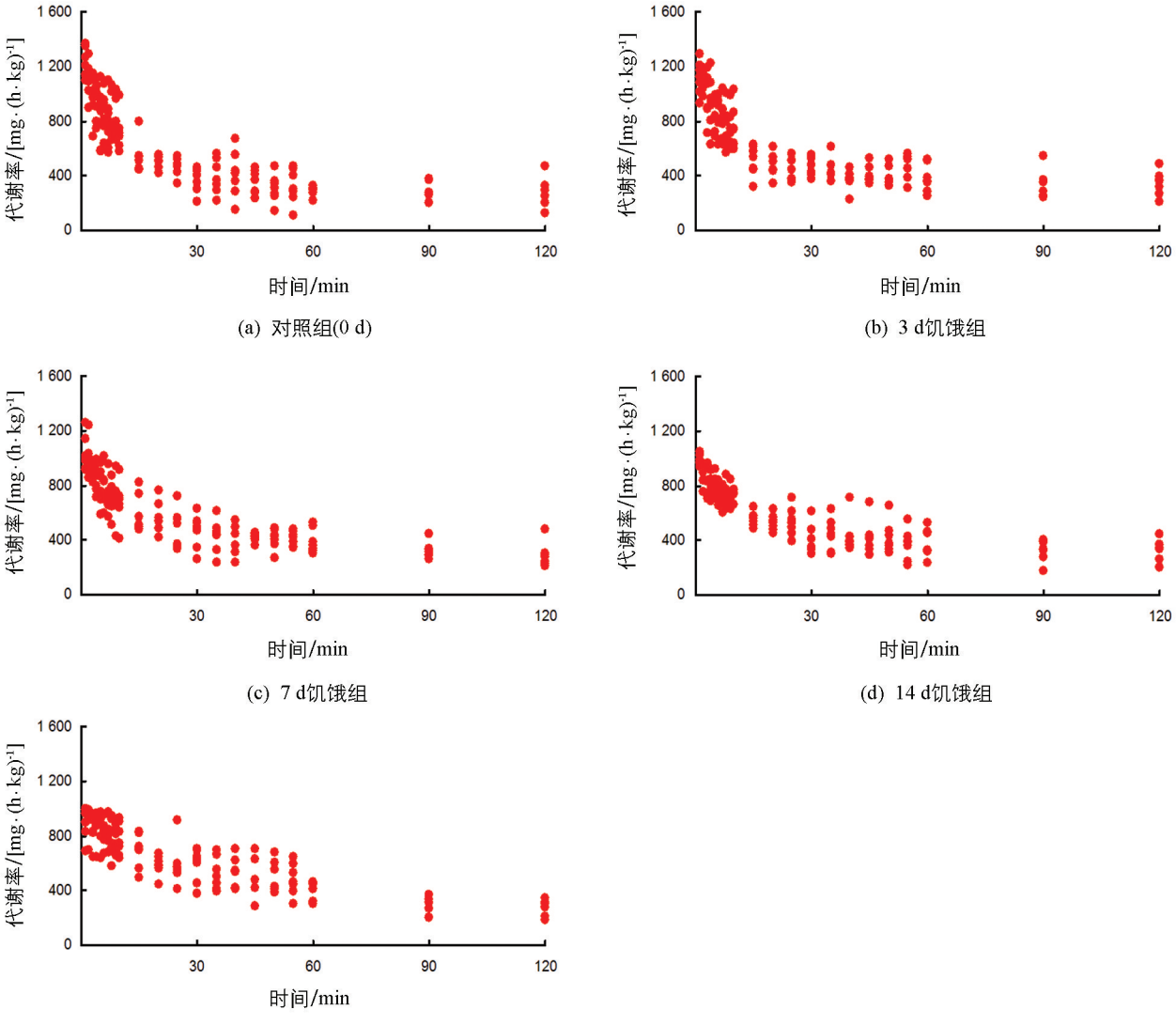


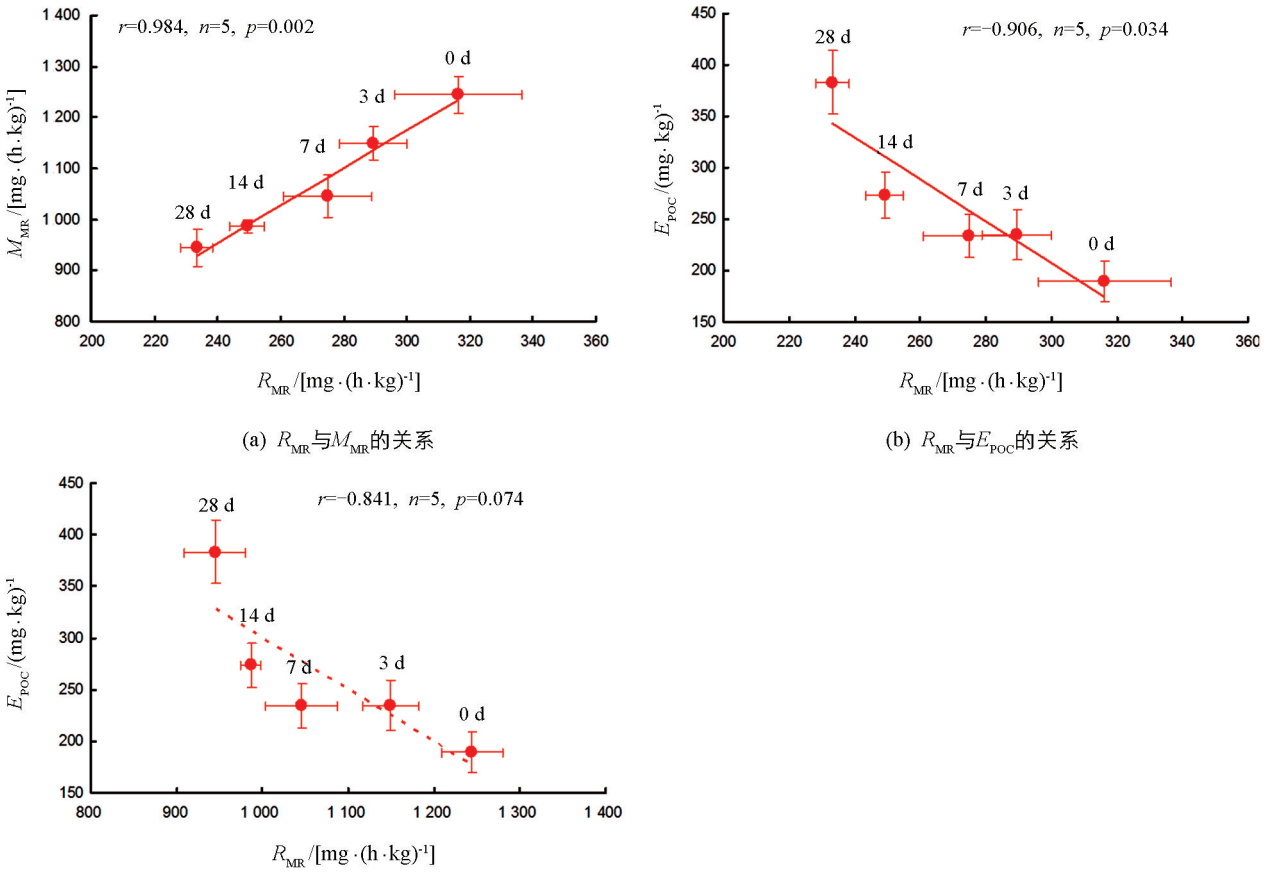
图1 不同饥饿时间四川华鳊力竭运动后代谢率恢复情况($n=8$)

表1 饥饿对四川华鳊力竭运动后过量耗氧的影响($n=8$)

参数	饥饿时间/d				
	0	3	7	14	28
体质量/g	9.34±0.76	8.60±0.61	7.23±0.34	5.85±0.25	4.65±0.20
体长/cm	7.84±0.20	7.95±0.18	7.62±0.09	7.20±0.09	7.15±0.08
肥满度/(g·cm^{-3}‰)	19.12±0.71a	17.01±0.73b	16.27±0.30b	15.69±0.57b	12.68±0.35c
R_{MR}/[mg·(h·kg)$^{-1}$]	316.33±20.25a	289.42±10.66ab	274.87±13.95bc	249.24±5.60cd	233.31±5.22d
M_{MR}/[mg·(h·kg)$^{-1}$]	1 244.33±36.01a	1 148.96±32.86a	1 045.07±42.05b	986.47±12.08b	944.63±35.88b
E_{POC}/(mg·kg^{-1})	189.71±19.75c	234.96±24.21bc	234.08±21.14bc	273.39±21.77b	382.92±30.75a

注:小写字母不同表示 $p<0.05$,差异有统计学意义.

各饥饿处理组,实验鱼 R_{MR} 与 M_{MR} 间呈显著正相关($r=0.984$, $n=5$, $p=0.002$),R_{MR} 与 E_{POC} 间呈显著负相关($r=-0.906$, $n=5$, $p=0.034$);M_{MR} 与 E_{POC} 间相关性无统计学意义($r=-0.841$, $n=5$, $p=0.074$)(图2).



(a) R_{MR}与M_{MR}的关系　　(b) R_{MR}与E_{POC}的关系

(c) M_{MR}与E_{POC}的关系

0 d，3 d，7 d，14 d，28 d 表示饥饿时间.

图 2　四川华鳊静止代谢率(R_{MR})与最大代谢率(M_{MR})和运动后过量耗氧(E_{POC})的关系

2.2　低氧耐受

随溶氧水平降低，各饥饿处理组实验鱼代谢率先保持基本不变至临界氧压(P_{crit})水平，溶氧进一步被消耗，实验鱼代谢率下降至失去平衡点(L_{OE})水平(图 3)，下降幅度有统计学意义($p<0.05$). 表 2 显示，饥饿对实验鱼 R_{MR} 和 P_{crit} 均有影响，部分差异有统计学意义($p<0.05$)，对 L_{OE} 影响无统计学意义. 随饥饿时间延长，实验鱼 R_{MR} 和 P_{crit} 均下降. 3 d 饥饿组 R_{MR} 与对照组间差异无统计学意义，其余饥饿组 R_{MR} 低于对照组 R_{MR}，差异有统计学意义($p<0.05$)；28 d 饥饿组实验鱼 P_{crit} 低于对照组、3 d 和 7 d 饥饿组，差异有统计学意义($p<0.05$).

各饥饿处理组，实验鱼 R_{MR} 与 P_{crit} 间呈显著正相关($r=0.950$，$n=5$，$p=0.013$)；R_{MR} 与 L_{OE}($r=0.848$，$n=5$，$p=0.069$)和 P_{crit} 与 L_{OE}($r=0.872$，$n=5$，$p=0.054$)间相关性无统计学意义(图 4).

表 2　饥饿对四川华鳊低氧耐受的影响($n=8$)

参数	饥饿时间/d				
	0	3	7	14	28
体质量/g	8.05±0.63	8.44±0.64	6.89±0.15	5.55±0.21	4.58±0.21
体长/cm	7.44±0.11	7.76±0.21	7.55±0.02	7.21±0.11	6.96±0.08
肥满度/(g·cm^{-3}‰)	19.55±1.26a	17.90±0.41ab	16.04±0.38bc	14.78±0.30cd	13.60±0.58d
R_{MR}/[mg·(h·kg)$^{-1}$]	317.98±21.30a	300.86±10.23ab	273.65±8.25bc	261.15±5.91cd	236.75±5.86d
P_{crit}/(mg·L^{-1})	1.52±0.12a	1.33±0.12a	1.26±0.15a	1.19±0.08ab	0.83±0.03b
L_{OE}/(mg·L^{-1})	0.47±0.03	0.48±0.04	0.47±0.03	0.42±0.03	0.37±0.04

注：小写字母不同表示 $p<0.05$，差异有统计学意义.

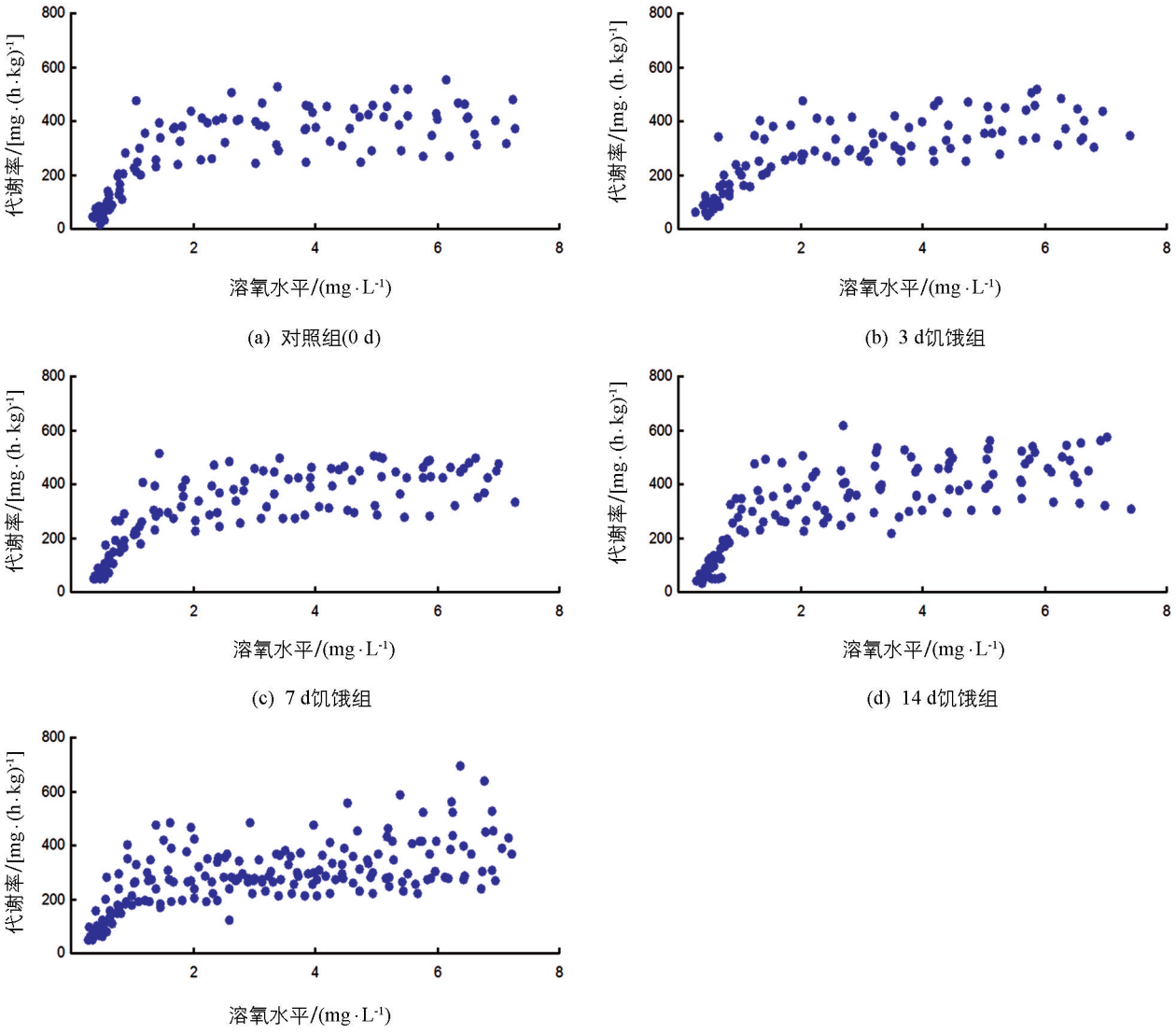
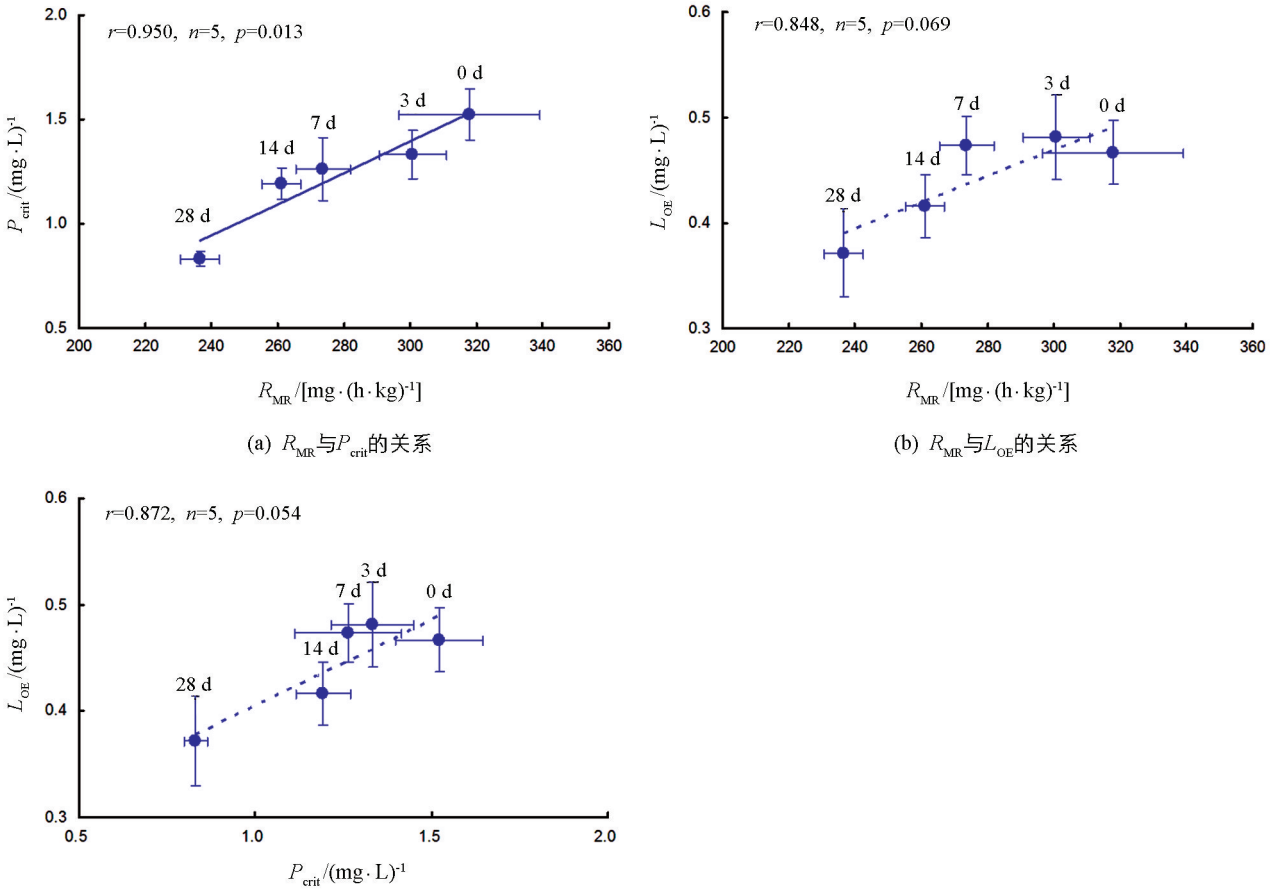


图3 溶氧水平和饥饿对四川华鲮代谢率的影响($n=8$)

3 讨论与结论

3.1 饥饿对四川华鲮代谢特征的影响

鱼类在遭受饥饿时，只能动用身体已贮存的能量物质以维持生命活动，同时下调维持代谢以节约能量的消耗[19]. 研究发现，四川华鲮在经过7 d饥饿后，其R_{MR}开始下降；经28 d的饥饿后，其R_{MR}下降了26%；与其他鱼类在相同温度条件(25 ℃)、遭受相同时间(28 d)饥饿后相比较，四川华鲮R_{MR}下降比率相对较低. 如鲇(*Silurus asotu*)、南方鲇(*Silurus meridionalis*)和中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)遭受饥饿后，其R_{MR}分别下降34%，48%和51%[5, 9, 20]. 鱼类遭受饥饿后，其生理功能也随之削弱. 四川华鲮遭受饥饿后，其M_{MR}也下降，与其他鱼类研究结果类似[5, 9, 20]. 这种有氧代谢功率输出的下降将削弱鱼类的游泳运动能力[9, 20-21]. 尽管如此，四川华鲮遭受饥饿后，其E_{POC}得以提升，与鲇的研究结果相似[5]. 一方面认为，鱼类遭受非长期饥饿后(4周以内)，这种无氧代谢能力的提升是对有氧代谢能力削弱的补偿[5]；另一方面认为，饥饿后再进行运动，其生理功能维持状态能量(即R_{MR})可能会增加，从而导致表观E_{POC}量的增加[22].



(a) R_{MR}与P_{crit}的关系　　(b) R_{MR}与L_{OE}的关系

(c) P_{crit}与L_{OE}的关系

图 4　四川华鳊静止代谢率(R_{MR})与临界氧压(P_{crit})和失去平衡点(L_{OE})的关系

已有研究者认为脊椎动物的最大代谢率与最小代谢率间存在某种必然的关联[7]. 在自然选择条件下，动物趋向于提高最小代谢率以支持更大有氧运动功率的输出. 已有研究发现，无论是种间还是种内水平，动物的最大代谢率与最小代谢率间均呈正相关[6, 8]. 本研究发现，四川华鳊经不同时间的饥饿(0～28 d)，各处理组实验鱼 R_{MR} 与 M_{MR} 间呈显著正相关(图 2). 鱼类遭受饥饿后，其心鳃呼吸能力、组织结构、相关代谢酶活性均有所下降[23]，因此维持能量将会降低，同时伴随最大功率输出的同步下降. 该结果与种内水平和种间水平的研究结果一致，表明鱼类 R_{MR} 的高低是其 M_{MR} 高低的重要决定因素.

3.2　饥饿对四川华鳊低氧耐受的影响

研究发现，四川华鳊遭受饥饿后，其 P_{crit}，L_{OE} 均呈下降趋势，表明饥饿后其低氧耐受能力有所增强. 结果与以往研究一致，高 R_{MR} 将有助于提升 M_{MR} 以实现其相应生理功能，低 R_{MR} 将会在环境耐受方面获利[4, 6]. 鲫(*Carassius auratus*)高 R_{MR} 个体在遭受饥饿后具有更大的体质量损失率[24]. 本研究发现，在 0～14 d 饥饿周期，四川华鳊的肥满度下降 24%，而在 14～28 d 饥饿周期，肥满度仅下降 8%，结果表明维持能量的高低与其耐受饥饿能力直接相关. 鲤科鱼类不同物种间，R_{MR} 与 P_{crit} 间呈正相关，表明低 R_{MR} 物种具有更强的低氧耐受能力[10]. 鱼类遭受饥饿后对低氧耐受能力的影响具有复杂的生理过程和机制，一方面由于维持能量的下调(即 R_{MR} 的降低)，对氧的需求减少，可能有助于低氧耐受能力的提升；另一方面，由于饥饿其生理调节(如摄氧、离子耐受等)能力下降，低氧耐受能力将随之被削弱. 本研究发现，各饥饿处理组中，R_{MR} 与 P_{crit} 间也呈显著正相关(图 4)，表明四川华鳊遭受饥饿后由于维

持能量的下调，对其低氧耐受能力有一定的补偿作用. 经28 d的饥饿处理，四川华鳊 P_{crit} 下降45%，然而 L_{OE} 仅下降21%，L_{OE} 与 R_{MR} 间相关性无统计学意义($p=0.069$). 此外，在大西洋鳕鱼(*Salmo salar*)研究中发现，温度对 R_{MR} 影响较大，而对 L_{OE} 影响微弱[25]；在30种淡水鱼类的研究中，L_{OE} 与 R_{MR} 之间的关系也不紧密[6]. 这些结果表明由于 R_{MR} 的下降，对鱼类 L_{OE} 的贡献并不明显，因此 L_{OE} 作为低氧耐受指标具有一定的保守性.

综上所述，四川华鳊在饥饿后，其维持能量消耗降低，从而伴随最大功率输出的下降，而低氧耐受能力有所增强是对某些生理功能(如运动)削弱的补偿，结果显示鱼类应对资源匮乏所采用的生理生态适应对策是经长期自然选择的结果.

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] MANDIC M, SPEERS-ROESCH B, RICHARDS J G. Hypoxia Tolerance in Sculpinsis Associated with High Anaerobic Enzyme Activity in Brain but not in Liver or Muscle [J]. Physiological and Biochemical Zoology, 2013, 86(1): 92-105.

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

[4] KILLEN S S, GLAZIER D S, REZENDE E L, et al. Ecological Influences and Morphological Correlates of Resting and Maximal Metabolic Rates across Teleost Fish Species [J]. American Naturalist, 2016, 187(5): 592-606.

[5] 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.

[6] PANG X, SHAO F, DING S H, et al. Interspecific Differences and Ecological Correlations of Energy Metabolism Traits in Freshwater Fishes [J]. Functional Ecology, 2020, 34(3): 616-630.

[7] BENNETT A F, RUBEN J A. Endothermy and Activity in Vertebrates [J]. Science, 1979, 206(4419): 649-654.

[8] PANG X, FU S J, ZHANG Y G. Acclimation Temperature Alters the Relationship between Growth and Swimming Performance among Juvenile Common Carp (*Cyprinus carpio*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2016, 199: 111-119.

[9] PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The Effects of Fasting on Swimming Performance in Juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) at Two Temperatures [J]. Journal of Thermal Biology, 2014, 42: 25-32.

[10] FU S J, FU C, YAN G J, et al. Interspecific Variation in Hypoxia Tolerance, Swimming Performance and Plasticity in Cyprinids that Prefer Different Habitats [J]. Journal of Experimental Biology, 2014, 217(4): 590-597.

[11] MANDIC M, TODGHAM A E, RICHARDS J G. Mechanisms and Evolution of Hypoxia Tolerance in Fish [J]. Proceedings Biological Sciences, 2009, 276(1657): 735-744.

[12] 丁瑞华. 四川鱼类志 [M]. 成都：四川科学技术出版社，1994：199-200.

[13] FU S J, XIE X J, CAO Z D. Effect of Meal Size on Postprandial Metabolic Response in Southern Catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2005, 140(4): 445-451.

[14] STEFFENSEN J F. Some Errors in Respirometry of Aquatic Breathers: How to Avoid and Correct forthem [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 1989, 6(1): 49-59.

[15] 陈波见，曹振东，付世建，等. 温度对鳊鱼静止代谢和耐低氧能力的影响 [J]. 动物学杂志，2010，45(5)：1-8.

[16] CHEN B J, FU S J, CAO Z D, et al. Effect of Temperature on Critical Oxygen Tension (P_{crit}) and Gill Morphology in

Six Cyprinids in the Yangtze River, China [J]. Aquaculture, 2019, 508: 137-146.

[17] CRANS K D, PRANCKEVICIUS N A, SCOTT G R. Physiological Tradeoffs May Underlie the Evolution of Hypoxia Tolerance and Exercise Performance in Sunfish (Centrarchidae) [J]. Journal of Experimental Biology, 2015, 218(20): 3264-3275.

[18] YEAGER D P, ULTSCH G R. Physiological Regulation and Conformation: A Basic Program for the Determination of Critical Points [J]. Physiological Zoology, 1989, 62: 888-907.

[19] 夏媛香，邱汉勋，闫玉莲. 饥饿对南方鲇和草鱼的生长及能量代谢的影响 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2018, 43(6): 102-109.

[20] FU S J, PANG X, CAO Z D, et al. The Effects of Fasting on the Metabolic Interaction between Digestion and Locomotion in Juvenile Southern Catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2011, 158(4): 498-505.

[21] 庞旭，付世建，曹振东，等. 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 [J]. 生态学报, 2016, 36(7): 1854-1860.

[22] PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The Effect of Temperature on Repeat Swimming Performance in Juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2015, 41(1): 19-29.

[23] ZHAO W W, PANG X, PENG J L, et al. The Effects of Hypoxia Acclimation, Exercise Training and Fasting on Swimming Performance in Juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2012, 38(5): 1367-1377.

[24] ZENG L Q, ZHANG A J, KILLEN S S, et al. Standard Metabolic Rate Predicts Growth Trajectory of Juvenile Chinese Crucian Carp (*Carassius auratus*) under Changing Food Availability [J]. Biology Open, 2017, 6(9): 1305-1309.

[25] BARNES R, KING H, CARTER C G. Hypoxia Tolerance and Oxygen Regulation in Atlantic Salmon, *Salmo salar* from a Tasmanian Population [J]. Aquaculture, 2011, 318(3/4): 397-401.

责任编辑　周仁惠