

斑马鱼对无氧运动训练的适应性变化

刘明镜¹, 王志坚^{2,*}

1. 重庆医科大学 附属儿童医院, 认知发育与学习记忆障碍转化医学重庆市市级重点实验室, 重庆 400014;

2. 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室, 生命科学学院, 重庆 400715

摘要: 该研究以斑马鱼为 (*Danio rerio*) 对象, 研究了四周无氧运动训练对斑马鱼行为、形态、生长、肌肉生化组分及代谢酶活性的影响。旨在探索斑马鱼对无氧运动训练的适应性变化, 为进一步了解鱼类适应无氧运动训练的分子机制提供基础数据。结果发现: 斑马鱼的日常活跃程度经四周无氧运动训练后显著降低, 群聚程度增加; 训练组个体体重和体长增长减缓, 更利于运动; 肌糖原含量显著增加, 运动持久能力加强; 肌肉乳酸脱氢酶 (LDH) 活性显著增高, 柠檬酸合成酶 (CS) 活性显著降低, 无氧代谢能力加强。即, 斑马鱼无氧运动能力和无氧代谢能力在训练后得以明显提升。

关键词: 无氧运动训练; 斑马鱼; 形态; 酶; 适应

中图分类号: Q955; Q959.468 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2013)03-0190-06

Adaptive changes of Zebrafish (*Danio rerio*) to anaerobic exercise training

Ming-jing LIU¹, Zhi-jian WANG^{2,*}

1. Chongqing Key Laboratory of Translational Medical Research in Cognitive Development and Learning and Memory Disorders, Children's Hospital of Chongqing Medical University, Chongqing 400014, China;

2. Key Laboratory of Fresh Water Fish Reproduction and Development, Education of Ministry, Key Laboratory of Aquatic Science of Chongqing, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: To explore adaptive changes of the Zebrafish (*Danio rerio*) to anaerobic exercise training as well as to collect basic data of molecular mechanisms of adaption to anaerobic exercise training among this fish, we investigated the influences of 4 weeks of anaerobic exercise training on the behavior, morphology, growth, muscle biochemical components and metabolic enzyme activities of the Zebrafish. Our results indicated that individual's daily activity level declined after 4 weeks training and they preferred to swim together more frequently. Both body length and weight gain decreased, allowing the fish to adapt to the increased locomotion. Similarly, glycogen in muscles increased and exercise endurance also strengthened due to the enhancement of energy storage. Moreover, although the activity of lactate dehydrogenase (LDH) in muscle has increased, the activity of citrate synthase (CS) decreased. Taken together, these results suggest that both the ability of anaerobic exercise and anaerobic metabolism of Zebrafish can in fact be enhanced by training, and the tangible changes that we could measure were retained, but only for a limited time.

Keywords: Anaerobic exercise training; Zebrafish (*Danio rerio*); Morphology; Enzyme; Adaption

运动训练从代谢角度可分为有氧运动训练和无氧运动训练, 而鱼类有许多优点可以作为研究运动生理和运动训练对肌肉可塑性的极佳模型 (McClelland, 2012)。持续有氧游泳运动训练可以影

响鱼类的生长率和食物转化效率、改善鱼类肉质 (Davison, 1997; Palstra & Planas, 2011; Song et al, 2012)、增加最大耗氧量 (Gallaughier et al, 2001)、促进红肌的肥大增粗 (Johnston & Moon, 1980b)、影响

收稿日期: 2013-03-06; 接受日期: 2013-04-30

基金项目: 重庆市科委重点实验室专项经费; 重庆市自然科学基金项目(cstc2011jjA80012)

*通信作者 (Corresponding author), E-mail: wangzj1969@126.com, wangzj@swu.edu.cn

第一作者简介: 刘明镜 (1984-), 男, 汉族, 重庆人, 硕士, 研究助理, 研究方向: 鱼类生理学。E-mail: passion22@163.com

鱼类形态学参数 (Davison, 1997; Yan et al, 2011)、提高肌糖原和代谢酶活性 (Johnston & Moon, 1980a)、增加肌肉毛细血管数量和线粒体密度 (Pelster et al, 2003) 以及增强鱼类游泳能力和相关代谢能力等 (Davison, 1997; McClelland, 2012)。

无氧运动训练可显著降低虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*)、南方鲇 (*Silurus meridionalis*) 和瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus vachelli*) 的生长率 (Fu et al, 2007; Gamperl et al, 1988; Hernandez et al, 2002; Liu et al, 2009); 降低瓦氏黄颡鱼的脂含量, 增加其临界游泳速度 U_{crit} (Liu et al, 2009); 提升虹鳟加速能力 (Gamperl et al, 1991; Pearson et al, 1990), 降低其在无氧运动后的乳酸、葡萄糖及血浆可的松等的浓度扰动 (Hernandez et al, 2002), 同时加强其运动后代谢恢复 (Pearson et al, 1990); 提升南方鲇及瓦氏黄颡鱼的静止耗氧率, 并加快其运动后的过量耗氧 (EPOC) 恢复 (Cao & Fu, 2009; Liu et al, 2009)。

鱼类运动生理相关研究对小型鱼类以及热带鱼类关注极少 (Kieffer, 2010), 本研究于行为、形态、生化组成及鱼类能量相关代谢酶水平探索小型热带鱼类——斑马鱼 (*Danio rerio*) 四周无氧运动训练后的适应性变化, 旨在揭示鱼类适应无氧运动训练的生理生化特征, 为其分子机制研究提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 实验对象

成年斑马鱼购于北碚观赏鱼市场, 随机选取身体健康、无外伤个体。鱼池 (100 cm×50 cm×33 cm) 实际水容量 100 L, 充气泵持续不间断充入空气, 每日换水量为 50%, 并清除残饵和粪便。每天饱食投喂水蚯蚓两次, 光照为 12 D:12 L, 水温 (28±1) °C。实验前饲养 7 d 以适应实验室环境。

1.2 实验设计

斑马鱼个体饥饿处理 3 d 后, 测量体长和体重, 随机分为对照组 ($n=62$) 及训练组 ($n=62$)。对照组以 1.1 所述方法饲养四周。训练组参考 Wood (1991) 的方法给予运动训练, 并使用钝物连续驱赶个体, 促使其作爆发式无氧运动。使用容器为直径 67 cm 的圆形盆, 使用水容量为 20 L。四周的训练时间内, 每天上午的训练量持续不变, 即 3 min 一次; 从第 2 周开始, 每天增加下午训练 1 次, 每周增加 1 min。即第 2、3、4 周的下午训练时间分别为 1、2、3 min。

实验过程中, 每天观察个体游泳行为。第 4 周后, 对照组及训练组饥饿 3 d 后测量体长和体重, 于静止水平下分别取 8 尾用于肌糖原分析, 剩余个体取材用于酶活性、蛋白及水分含量分析。

1.3 取材和样品处理

1.3.1 取材

除静止水平取材个体使用 0.4 g/L 的 MS-222 麻醉后处死外, 其余个体用手指弹击头部致死, 去除头部、皮肤、尾及内脏等, 肌肉快速放入液氮并于 -80 °C 保存。

1.3.2 样品处理

所有肌肉样品 (红、白肌混合样品) 在液氮下研磨成粉状并由天平 (AR2140, 精确至 0.0001 g, Ohaus, 美国) 称重。粉末状样品处理过程若无特殊说明均在冰上进行。在样品中加入 3 倍重量碱液 (试剂盒购自南京建成) 沸水浴 20 min, 然后加入 16 倍样品重量的蒸馏水将样品稀释成 20 倍糖原检测液, 以备糖原分析。将粉末状样品置于 400 μ L 抽提液 (试剂盒购自上海杰美基因) 中, 冰上孵育 36 min 后每 12 min 使用漩涡震荡仪震荡 30 s, 提取粗酶液。用于柠檬酸合成酶 (CS) 和细胞色素 C 氧化酶分析的粗酶液在冰上孵育后, 离心 5 次 (35000 r/min, 每次持续 20 s, 间隔 30 s) (Fluko, 上海), 所得高速匀浆离心 10 min (4 °C, 16000 r/min), 上清液用于总蛋白含量和各种酶活性分析。

1.4 实验分析及数据处理

糖原 (蒽酮显色法) 及总蛋白含量 (改进 Bradford 法) 分析试剂盒购于南京建成, 己糖激酶 (HK)、磷酸果糖激酶 (PFK)、丙酮酸激酶 (PK)、乳酸脱氢酶 (LDH)、柠檬酸合成酶 (CS) 及细胞色素 C 氧化酶 (COX) 活性分析试剂盒购于上海杰美基因。糖原由分光光度计 (岛津, 日本) 测定、酶活性在 28 °C 下由酶标仪 (Thermo Multiskan Spectrum, 芬兰) 测定、蛋白含量由酶标仪上测定。具体步骤和方法参照试剂盒说明书。

将 1.3.2 处理所得肌肉粉末加入干燥离心管中称重得到肌肉湿重, 然后置于 80 °C 烘箱烘至恒重后称量得到干重, 水分含量=(湿重-干重)/湿重。

根据 1.2 中所得的体长和体重数据计算绝对生长率及饱满度 k 值 ($k>1.4$: 个体处于极好营养状况 (McClelland et al, 2006))。

体长绝对生长率 (cm/week)=[训练前体长均值 (cm)-训练后体长均值 (cm)] / 4 (week) (1)

体重绝对生长率(g/week)=[训练前体重均值(g)-
训练后体重均值(g)] /4 (week) (2)

肥满度(g·cm⁻³) *k* 值=[体重(g)/体长³(cm)]×100 (3)

所有实验数据使用 Excel 2003 和 SPSS 13.0 处理, 以 mean±SE 呈现, 使用 *t*-检验和单因素方差分析 (LSD) 显著性, 显著性水平为 *P*<0.05。

2 结 果

2.1 游泳行为

对照组和训练组斑马鱼在分别经历 4 周饲养和无氧运动训练后, 个体数量分别由 62 降至 57 及 55, 死亡率分别为 8.1%和 11.3%。训练组在每次 3 min 训练过程中, 初始 1 min 游动迅速, 呈爆发式游动, 之后 2 min 游动速度显著下降, 但仍可作爆发式游动, 在训练结束时无明显乏力现象。在 4 周的训练过程中, 训练组在鱼缸中饲养时集群程度较对照组高, 更喜集群游动, 同时, 游动活跃程度低于对照组。

2.2 形态与生长

4 周后对照组斑马鱼体长及体重显著增加 (*P*<0.05), 绝对生长率分别为 0.0325 cm/week 和 0.0325 g/week。训练组体长及体重无显著增加 (*P*>0.05), 且体长绝对生长率为 0.0075 cm/week, 仅为对照组的 23.07%, 体重呈负增长。4 周后对照组肥满度显著增 (*P*<0.05), 训练组则显著下降 (*P*<0.05)(仍处在极好营养状况下(*k*=1.70>1.4))(表 1)。

表 1 无氧运动训练对斑马鱼体长、体重和肥满度的影响
Table 1 Effect of anaerobic exercise training on body length, weight and condition factor of Zebrafish

组别 Group	个体数 量 <i>n</i>	体长 Length (cm)	体重 Weight (g)	肥满度 Condition factor, <i>k</i>
对照组 4 周前 Pre-control	62	3.23±0.02	0.58±0.02	1.70±0.03
对照组 Control	57	3.36±0.03*	0.71±0.02*	1.84±0.04*
训练组 4 周前 Pre-trained	62	3.29±0.03	0.66±0.02	1.81±0.03
训练组 Trained	55	3.32±0.02	0.64±0.02	1.70±0.02*

**P*<0.05。

2.3 肌肉组分

四周无氧运动训练显著增加成年斑马鱼肌肉糖原含量 (*P*<0.05), 对照组肌肉糖原含量仅为训练

组的 61.60%, 且肌肉内总蛋白和水分含量两组间无显著差异 (*P*>0.05)(表 2)。

2.4 酶活性

2.4.1 糖酵解酶活性

斑马鱼肌肉糖酵解相关酶活性均在 28 °C 下测定。4 周训练后, 己糖激酶 (HK)、磷酸果糖激酶 (PFK)及丙酮酸激酶 (PK)在对照组和训练组间无显著性差异 (*P*>0.05), 而训练组乳酸脱氢酶(LDH)活性提高 38.07%, 显著高于对照组(*P*<0.05)(表 3)。

表 2 无氧运动训练对斑马鱼肌肉水分、蛋白和糖原含量的影响

Table 2 Effect of anaerobic exercise training on moisture, protein and glycogen in Zebrafish muscle

组别 Group	水分 (<i>n</i> =10) Moisture (%)	总蛋白 (<i>n</i> =10) Protein (mg/g wet wt)	糖原 (<i>n</i> =8) Glycogen (μmol/g wet wt)
对照组 Control	79.39±0.54	28.13±4.37	13.12±1.24
训练组 Trained	78.61±0.38	25.90±2.29	21.30±1.52*

**P*<0.05。

表 3 斑马鱼肌肉糖酵解酶活性

Table 3 Skeletal muscle enzyme activities for glycolysis of Zebrafish

组别 Group	己糖激酶 HK (U/g wet wt)	磷酸果糖激酶 PFK (U/g wet wt)	丙酮酸激酶 PK(U/g wet wt)	乳酸脱氢酶 LDH (U/g wet wt)
对照组 Control	1.86±0.35	12.66±0.86	43.85±5.03	81.25±9.13
训练组 Trained	2.30±0.36	11.64±0.90	36.18±2.30	112.18±9.57*

除 LDH 对照组 *n*=9 外, 所有组 *n*=10。

All groups *n*=10 except LDH control *n*=9, U: μmol/min; **P*<0.05。

2.4.2 线粒体酶活性

4 周训练后, 在 28 °C 下训练组斑马鱼肌肉线粒体标志酶柠檬酸合成酶 (CS)活性显著降低 (*P*<0.05), 仅为对照组的 33.71%, 而细胞色素 C 氧化酶 (COX)活性在两组间无显著性差异 (*P*>0.05)(表 4)。

表 4 斑马鱼肌肉线粒体酶活性

Table 4 Skeletal muscle mitochondrion enzyme activities of Zebrafish

组别 Group	柠檬酸合成酶 CS	细胞色素 C 氧化酶 COX
对照组 Control	0.89±0.12	1.37±0.20
训练组 Trained	0.30±00.09*	1.00±0.22

除 COX 对照组 *n*=9 外, 所有组 *n*=10。

All groups *n*=10 except COX control *n*=9, U: μmol/min; **P*<0.05。

3 讨 论

3.1 无氧运动训练对斑马鱼死亡率和游泳行为的影响

斑马鱼有氧运动训练后训练组死亡率 (30%) 高于对照组 (15%)(McClelland et al, 2006)。本研究数据表明训练组死亡率略高于对照组, 提示相对较长时的有氧运动训练, 短时的无氧运动训练对鱼类的胁迫性可能较低。

许多研究表明鲑、鳟鱼类在饲养时个体之间存在等级差异 (Davison, 1997), 尤其在静水中饲养时, 鱼类个体攻击性变强, 等级度明显增加, 从而导致处于低等级地位的个体获取食物变少 (Adam et al, 1995), 而运动训练可显著降低个体攻击性 (Davison, 1997)。本研究对照组出现个体被攻击致死的现象, 而训练组个体的活跃程度明显低于对照组, 说明训练降低其侵略性。经过训练的个体更喜集群游动, 提示无氧运动训练后的运动性疲劳等原因, 使得斑马鱼侵略性降低。同时, 由于该运动方式所包含的个体被强迫运动和“被捕食”的双重胁迫, 可能会促使斑马鱼个体聚集游动。目前关于运动训练所带来的鱼类行为改变还未开展广泛研究, 尤其是无氧运动对鱼类个体在生态和行为的效应研究匮乏, 未来需要使用更有效的观察和统计方法研究鱼类游泳行为。

3.2 无氧运动训练对斑马鱼形态生长和肌肉组分的影响

无氧运动训练使得虹鳟食物消耗率、利用率、生长率及肥满度等均显著下降 (Gamperl et al, 1988; Hernandez et al, 2002), 南方鲇及瓦氏黄颡鱼生长减缓 (Fu et al, 2007; Liu et al, 2009)。本研究表明无氧运动训练极大限制了成年斑马鱼个体生长。说明无氧运动训练对于不同种类和生态习性的鱼类具有较强的形态塑造性和一定程度上的生长抑制性, 但不同鱼类对不同的训练强度和时长反应各异。

研究表明训练对虹鳟的蛋白、脂和含水量百分比无影响 (Gamperl et al, 1988; Hernandez et al, 2002), 而瓦氏黄颡鱼的脂含量在力竭性无氧运动训练后显著降低 (Liu et al, 2009)。本研究表明无氧运动训练后斑马鱼肌糖原含量水平显著升高, 说明训练促使肌肉对能源物质需求增加进而产生适应性变化, 特别是糖酵解的供能物质——糖原, 而蛋白

和肌肉含水量无显著变化。这些研究表明, 鱼类在无氧运动训练的适应过程中, 对糖原的需求最大, 在糖原物质无法满足时, 才会动用脂、蛋白等能源物质。尤其是在繁殖洄游过程中的鱼类, 脂、蛋白等为其运动过程中的重要能量来源 (Guderley, 2004)。这提示由于鱼类仅能作短时间无氧运动, 一般无需增加肌肉内脂类和蛋白含量以适应长时间游动。

3.3 无氧运动训练对斑马鱼肌肉主要代谢酶活性的影响

有氧运动训练可提高许多能量代谢相关酶的活性, 如青鳉 (*Pollachius virens*) 有氧运动训练后红、白肌肌酸激酶活性均显著增加, 红肌柠檬酸合成酶 (CS) 和 β -羟脂酰辅酶 A 脱氢酶活性均显著提高。即, 训练可增强个体有氧氧化代谢能力 (Johnston et al, 1980a)。虹鳟有氧运动训练后, 其红肌和白肌内柠檬酸合成酶 (CS) 及 β -羟脂酰辅酶 A 脱氢酶活性均增加 (Farrell et al, 1991)。成年斑马鱼在经历 4 周有氧运动训练之后, 肌肉内柠檬酸合成酶 (CS)、乳酸脱氢酶 (LDH) 及细胞色素 C 氧化酶 (COX) 活性均显著提高 (McClelland et al, 2006)。以上有氧运动训练所导致的酶活性变化差异与鱼的种类以及具体训练方法、强度及持续时间有关。

无氧运动训练诱导的鱼类肌肉酶活性研究极少, 无氧运动训练可增加虹鳟肌肉糖酵解酶活性, 如磷酸果糖激酶 (PFK) 及丙酮酸激酶 (PK) (Pearson et al, 1990)。本研究在经 4 周无氧运动训练后, 检测了斑马鱼肌肉中的 4 个糖酵解酶及两个线粒体酶。其中, 糖酵解酶己糖激酶 (HK)、磷酸果糖激酶 (PFK) 及丙酮酸激酶 (PK) 均为无氧糖酵解过程中的限速酶和调控酶, 而乳酸脱氢酶 (LDH) 为衡量无氧酵解能力的重要指标, 是无氧代谢终产物乳酸的直接催化酶。线粒体酶柠檬酸合成酶 (CS) 是细胞内有氧氧化三羧酸循环过程的首要限速酶, 是重要的线粒体密度的衡量指标, 细胞色素 C 氧化酶 (COX) 可表征细胞呼吸电子传递链的氧化磷酸化能力 (Wang et al, 2002)。本研究结果显示, 无氧运动训练并不显著作用于糖酵解过程中的三个关键限速酶, 但诱导乳酸脱氢酶活性显著增加, 说明其糖酵解速度加快, 酵解能力, 尤其是乳酸生成能力, 在训练后得到加强, 而限速酶活性并未得到显著提高说明训练强度或时长可能未达到足够强度, 尚不足以诱导 3 个糖酵解调控酶产生适应性变化。

反观两个来自线粒体的代谢酶: 柠檬酸合成酶 (CS) 活性显著降低说明训练后斑马鱼肌肉的有氧氧化能力下降; 同时乳酸脱氢酶活性增高, 可能是由于无氧运动训练加强糖酵解能力而促使肌纤维类型更多地向白肌转化, 或肌纤维无氧代谢能力被诱导加强, 而有氧代谢能力被削弱, 而在两种代谢能力之间存在权衡, 即有氧运动耐久力若被削弱, 则无氧运动爆发能力将被加强。

3.4 无氧运动训练对斑马鱼的综合影响

训练后的斑马鱼肥满度显著下降, 体型较对照组“苗条”, 而小的体表面积游动过程中的阻力小 (Guderley, 2004), 在游动过程中能量耗费较小。研究发现鱼类生长率和运动能力存在着权衡 (Zeng, 2008), 在生长上耗费过多会影响鱼类个体运动能力, 而运动训练能够延长生长、推迟繁殖 (Palstra &

Planas, 2011)。本研究训练组生长停滞, 而对照组体型较为肥硕, 提示对照组用于运动的能量较训练组少, 可能将更多能量用于繁殖。由于许多代谢酶活性与鱼类生长率变化正相关 (Pelletier et al, 1993; Pelletier et al, 1995), 本研究中对照组生长率较训练组高, 而训练组生长停滞, 提示即便训练增加了酶活性, 生长率降低导致的酶活性下降亦会抵消训练效应, 这可能部分解释糖酵解限速酶无显著变化的原因, 也是未来运动训练研究中值得注意的。当然也有可能体型和肌糖原含量的增加已经足够适应训练, 而无需诱导增加酶活性以适应训练。这就引出一个问题, 高生长率会增加代谢酶活性, 增强肌肉代谢能力, 但同时带来体重过重、表面积增加等对运动不利的影响。因此, 综上所述, 斑马鱼的无氧运动训练是各方面协调适应的过程。

参考文献:

- Adam CE, Huntingford FA, Kral J, Jobling M, Burnett SJ. 1995. Exercise, agonistic behaviour and food acquisition in Arctic charr. *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes*, **43**(2): 213-218.
- Cao ZD, Fu SJ. 2009. The effect of exhaustive exercise training and fasting on post-exercise oxygen consumption rate in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Acta Hydrobiologica Sinica*, **33**(5): 837-843. [曹振东, 付世建. 2009. 力竭性运动锻炼和饥饿对南方鲇运动后过量耗氧的影响. 水生生物学报, **33**(5): 837-843.]
- Davison W. 1997. The effects of exercise training on teleost fish, a review of recent literature. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **117**(1): 67-75.
- Farrell AP, Johansen JA, Suarez RK. 1991. Effects of exercise-training on cardiac performance and muscle enzymes in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Fish Physiology and Biochemistry*, **9**(4): 303-312.
- Fu SJ, Cao ZD, Peng JL. 2007. Resting metabolic rate and body mass change of *Silurus meridionalis* to exhaustive exercise training and fasting. *Chinese Journal of Zoology*, **42**(6): 103-107. [付世建, 曹振东, 彭姜岚. 2007. 力竭运动锻炼和饥饿对南方鲇静止代谢率及体重的影响. 动物学杂志, **42**(6): 103-107.]
- Gallagher PE, Thorarensen H, Kiessling A, Farrell AP. 2001. Effects of high intensity exercise training on cardiovascular function, oxygen uptake, internal oxygen transport and osmotic balance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) during critical speed swimming. *The Journal of Experimental Biology*, **204**(Pt16): 2861-2872.
- Gamperl AK, Bryant J, Stevens ED. 1988. Effect of a sprint training protocol on growth rate, conversion efficiency, food consumption and body composition of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology*, **33**(6): 861-870.
- Gamperl AK, Schnurr DL, Stevens ED. 1991. Effect of a sprint-training protocol on acceleration performance in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Canadian Journal of Zoology*, **69**(3): 578-582.
- Guderley H. 2004. Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, **139**(3): 371-382.
- Hernandez MD, Mendiola P, Costa J, Zamora S. 2002. Effects of intense exercise training on rainbow trout growth, body composition and metabolic responses. *Journal of Physiology and Biochemistry*, **58**(1): 1-7.
- Johnston IA, Moon TW. 1980a. Endurance exercise training in the fast and slow muscles of a teleost fish (*Pollachius virens*). *Journal of Comparative Physiology*, **135**(2): 147-156.
- Johnston IA, Moon TW. 1980b. Exercise training in skeletal muscle of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *The Journal of Experimental Biology*, **87**: 177-194.
- Kieffer JD. 2010. Perspective-Exercise in fish: 50+years and going strong. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology*, **156**(2): 163-168.
- Liu Y, Cao ZD, Fu SJ, Peng JL, Wang YX. 2009. The effect of exhaustive chasing training and detraining on swimming performance in juvenile darkbarbel catfish (*Pelteobagrus vachelli*). *Journal of Comparative Physiology B*, **179**(7): 847-855.
- McClelland GB. 2012. Muscle remodeling and the exercise physiology of fish. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, **40**(3): 165-173.
- McClelland GB, Craig PM, Dhekney K, Dipardo S. 2006. Temperature-and exercise-induced gene expression and metabolic enzyme changes in skeletal muscle of adult zebrafish (*Danio rerio*). *The Journal of Physiology*, **577**(2): 739-751.
- Palstra AP, Planas JV. 2011. Fish under exercise. *Fish Physiology and Biochemistry*, **37**(2): 259-272.
- Pearson MP, Spriet LL, Stevens ED. 1990. Effect of sprint training on swim performance and white muscle metabolism during exercise and recovery in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *The Journal of Experimental Biology*,

149(1): 45-60.

Pelletier D, Guderley H, Dutil JD. 1993. Does the aerobic capacity of fish muscle change with growth rates? *Fish Physiology and Biochemistry*, **12**(2): 83-93.

Pelletier D, Blier PU, Dutil JD, Guderley H. 1995. How should enzyme activities be used in fish growth studies? *The Journal of Experimental Biology*, **198**(Pt7): 1493-1497.

Pelster B, Sanger AM, Siegele M, Schwerte T. 2003. Influence of swim training on cardiac activity, tissue capillarization, and mitochondrial density in muscle tissue of zebrafish larvae. *American Journal of Physiology Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, **285**(2): 339-347.

Song BL, Lin XT, Xu ZN. 2012. Effects of upstream exercise training on feeding efficiency, growth and nutritional components of juvenile tinfoil barbs (*Barbodes schwanenfeldi*). *Journal of Fisheries of China*, **36**(1): 106-114. [宋波澜, 林小涛, 许忠能. 2012. 逆流运动训练对多鳞四须鲃摄食、生长和体营养成分的影响. *水产学报*, **36**(1): 106-114.]

Wang JY, Zhu SG, Xu CF. 2002. *Biochemistry*. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press. [王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 2002. *生物化学*. 第三版. 北京: 高等教育出版社.]

Wood CM. 1991. Acid-base and ion balance, metabolism, and their interaction, after exhaustive exercise in fish. *The Journal of Experimental Biology*, **160**: 285-308.

Yan GJ, Cao ZD, Peng JL, Fu SJ. 2011. The effects of exercise training on the morphological parameter of juvenile common carp. *Journal of Chongqing Normal University: Natural Science Edition*, **28**(3): 18-21. [闫冠杰, 曹振东, 彭姜岚, 付世建. 2011. 运动锻炼对鲤鱼幼鱼形态参数的影响. *重庆师范大学学报 (自然科学版)*, **28**(3): 18-21.]

Zeng LQ. 2008. Effect of Temperature on Swimming Ability and Resting Metabolic Rate in Juvenile Southern Catfish (*Silurus Meridionalis* Chen). M. S. thesis, Chongqing Normal University, Chongqing. [曾令清. 2008. 温度对南方鲢幼鱼游泳能力和静止代谢率的影响. 理学硕士, 重庆师范大学, 重庆.]