



胡一帆, 陈扬宇, 吕伟刚, 等. 不同流速对青海湖裸鲤幼鱼生长、能量代谢以及抗氧化功能的影响 [J]. 水产学报, 2026, 50(5): 059114.

Hu Y F, Chen Y Y, Lü W G, *et al.* Effects of different flow velocities on growth, energy metabolism, and antioxidant capacity in juvenile *Gymnocypris przewalskii* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2026, 50(5): 059114 (in Chinese).

不同流速对青海湖裸鲤幼鱼生长、能量代谢以及抗氧化功能的影响

胡一帆¹, 陈扬宇¹, 吕伟刚^{1,2}, 陈鹏耕¹, 邓承城¹,
刘浩¹, 赵柳兰^{1,3}, 杨 淞^{1,3*}

(1. 四川农业大学水产学院, 四川 成都 611130;

2. 青海湖裸鲤救护中心, 青海 西宁 810016;

3. 四川农业大学, 水产健康与智慧养殖四川省重点实验室, 四川 成都 611130)

摘要: 【目的】探究不同流速驯化对青海湖裸鲤幼鱼生长、骨骼肌发育及抗氧化与糖脂代谢的影响, 筛选适宜培育流速。【方法】设置 0 bl/s (bl 为体长, 静水组, C)、1.2 bl/s (低流速组, L1)、2.4 bl/s (中流速组, L2) 和 3.6 bl/s (高流速组, L3) 4 个流速组, 开展 60 d 养殖实验; 观察生长与摄食情况; 对背部骨骼肌和肝脏进行组织学观察; 检测肌肉生长与肝脏抗氧化相关酶活性及基因表达, 并测定糖脂代谢相关生化指标; 组间差异采用方差分析及多重比较。【结果】L2 组终末体重 [(6.46±0.34) g] 显著高于 L3 组 [(5.63±0.22) g], 增重率 (111%±18%) 显著高于其余各组; L3 组摄食率与特定生长率下降。组织学结果显示, L1 组肌纤维截面积显著增大, 而 L3 组肌纤维截面积显著降低。分子层面, 流速处理促进肌肉 *igf* 基因表达, 其中 L2 组相对表达量最大; L3 组 *mtor* 与 *akt* 表达量显著降低并伴随 *foxo3* 上调。抗氧化方面, 肝脏 T-SOD 与 CAT 活性在 L1 组增强, 肌肉 T-SOD 活性在 L1 和 L2 组高于 L3 组; 相关代谢指标也揭示了中高流速下底物利用具有差异。【结论】在本实验条件下, 2.4 bl/s 更有利于生长表现维持, 1.2 bl/s 更利于肌肉结构改善与抗氧化能力增强, 3.6 bl/s 可能增加代谢负荷并抑制生长相关合成信号。

关键词: 青海湖裸鲤; 流速驯化; 生长性能; 抗氧化能力; 能量代谢

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

水流是重要的外界环境因子, 广泛影响鱼类的行为、分布和生命活动^[1]。在自然环境中, 水流速度的变化可调节鱼类的游泳模式、群体动态

和洄游规律。海洋鱼类的分布常受海流驱动, 经济鱼类可能随暖流进行季节性迁移, 而仔稚鱼和幼鱼阶段的生长也与水流变化密切相关。水流条

收稿日期: 2025-11-05 修回日期: 2026-02-09

资助项目: 四川省农业农村厅淡水鱼创新团队项目 (SCCXTD-2026-15)

第一作者: 胡一帆, 从事水产动物健康养殖与鱼类生理生化研究, E-mail: h10079387102021@163.com

通信作者: 杨淞, 从事水产动物健康养殖与鱼类抗逆选育研究, E-mail: ysys210@hotmail.com



件改变会迫使鱼体通过持续游泳适应外界机械负荷与能量需求,从而触发生长内分泌与细胞防御网络的联动调节。生长方面, GH-IGFs 轴是鱼体生长与骨骼肌生长调控的核心内分泌框架,其成员(如 GHR、IGF)对营养与环境刺激具有可塑性表达特征,并参与整合生长与代谢过程^[2-3]。Johnston 等^[4]对大西洋鲑(*Salmo salar*)的研究发现,快肌纤维的直径与运动存在相关性,即运动会增加肌纤维的直径。Zhao 等^[5]发现适宜流速 1.2 bl/s 能够提高大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的抗氧化能力,同时促进其肌肉生长,这些研究表明不同鱼类的生存和生长适宜流速存在差异。持续游泳通过提高线粒体呼吸通量并改变 ROS 产生与清除的动态平衡,使得抗氧化系统发生适应性响应。Nrf2-Keap1/ARE 通路是水生动植物应对氧化应激的重要细胞内防御机制,可通过启动抗氧化相关基因转录帮助维持氧化-抗氧化平衡^[6]。

青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)是青海湖特有物种,在维持当地“鱼鸟共生”生态系统中具有关键作用^[7],近年来,相关研究集中在其耐盐碱^[8]和洄游环境及行为学研究^[9]。作为洄游型淡水鱼类,其主要通过洄游至淡水河道繁殖。游泳耐力直接决定其能否成功溯河至产卵场,应对水流阻力、河道障碍等挑战。探索水流速度对这一物种的影响,不仅是理解其生存策略的科学问题,更是指导种群恢复,生态管理和生态系统保护的关键支撑。本研究旨在通过设置不同流速梯度(0、1.2、2.4 和 3.6 bl/s, bl 代表体长,单位为 cm),系统评估流速对青海湖裸鲤幼鱼生长性能、肌肉结构、抗氧化响应及能量代谢的调控作用。研究结果将揭示适宜流速的生理效应,为优化青海湖裸鲤增殖放流及保护模式提供理论依据,同时丰富水流环境因子在鱼类生理生态学中的应用。

1 材料与方 法

1.1 养殖实验

本研究获得了四川农业大学实验动物管理和使用伦理委员会批准,实验过程中操作人员严格遵守四川农业大学实验动物管理与使用伦理规范,并按照四川农业大学实验动物管理和使用委员会制定的规章制度执行。

实验鱼来自青海湖裸鲤救护中心,初始体重

(3.0 ± 0.5) g; 初始体长 (6.3 ± 0.5) cm。于长 80 cm、宽 110 cm、高 20 cm 的实验水槽中暂养 2 周后,筛选出 180 尾体格健全、大小相仿的鱼进行实验。实验鱼随机分为 4 组(0、1.2、2.4、3.6 bl/s),每组 15 尾,3 个重复实验水槽。实验暂养和正式实验阶段投喂青海湖裸鲤市售配合饲料,采用饱食投喂,每天投喂 2 次(9:00 和 18:00),停泵 30 min 后进行投喂,投喂采取 10 min 间隔制,30 min 后残留饲料可见,即停止投喂,之后测定每组重复实验的饲料消耗量及烘干恒重残饵质量。实验过程中所有水体处理均采用 24 h 曝气后的自来水,每天常规换水时间为早间 10:00,换水体积占比为总水量的 1/4~1/3。实验装置如图 1 所示。实验持续 60 d,水温维持在 (22 ± 1) $^{\circ}\text{C}$,溶解氧 > 7.0 mg/L,氨氮浓度 < 0.2 mg/L。

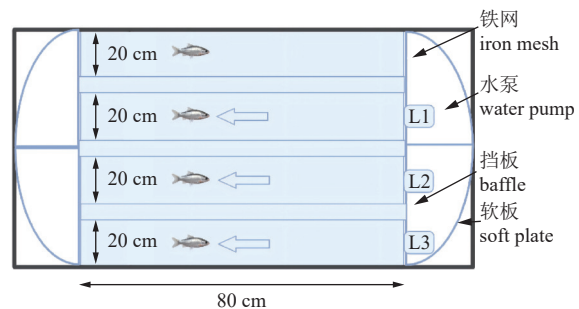


图 1 实验装置图

实验槽中箭头表示水流方向;水泵用于维持设定流速;挡板用于分区;铁网用于防逃。

Fig. 1 Experimental setup under different water flow velocities

Arrows indicate the direction of water flow; the pump was used to maintain the designed velocity; baffles were used for partitioning; the iron mesh prevented escape.

本实验装置设计参考文献^[5,10]中的方法,但进行了简化。为减小水流在水箱直角处受阻,添加了软板形成半圆状,以平稳水流并减小水流受到的阻力。此外还通过在水泵处安装排阀来增强出水的均匀性,同时采用 15、30 及 60 W 等不同功率的水泵来调控水流速度大小,采用不同型号的水泵,采用分阶段调节方式,在 4 日内使流速由低到高达达到实验所需终值^[5]。使用由华东水仪器检测中心检定并通过质量认证的流速测量仪测定水流速度(型号 LS1206B, NO.L1110443, 平均方差 $m\pm 0.53\%$)。每 20 天对鱼体进行称重和体长测量,根据体长进行水流速度的调整。

1.2 样品采集

实验结束时, 从每个流速处理组的 3 个平行水槽中随机取 5 尾鱼, 立即用 100 mg/L 的 MS-222 麻醉, 以鳃盖连续扩张、但触觉丧失为麻醉标准。麻醉完成后, 立即测量体重、体长、全长等指标, 用经高压灭菌和酒精消毒的剪刀和镊子将其解剖, 迅速剖取肝脏、背部骨骼肌等组织, 一部分用锡箔纸将新鲜组织完整包埋后放入无菌无酶管中, 立即于液氮中冷冻, 然后转移至 -80°C 冰箱。另外一部分肝脏组织和肌肉组织用波恩氏液进行固定和冰冻样保存, 用于组织学观察。

1.3 肝脏和肌肉组织学观察

将波恩氏液固定好的背部骨骼肌经全自动脱水机脱水、石蜡包埋, 选取结构完整的切片进行苏木精-伊红 (H.E) 染色。采用深圳市生强科技有限公司生产的玻片扫描影像系统观察切片, 打开 ImageViewer 图像分析软件, 选择工具栏中的多边形测量工具测定肌纤维直径 (MFD)、肌纤维截面积 (FCSA) 和肌纤维周长 (FPER)。

取出存放在 -80°C 冰箱的肝脏组织, 进行油红 O 染色, 具体操作步骤: 将组织修剪成 2 mm 左右的长度, 在样品托上先涂一层 OCT 包埋胶, 放上修剪好的组织, 再涂上 OCT 使组织完全覆盖住, 之后放入恒温冰冻切片机, 待 OCT 凝固后, 在恒温冰冻切片机内进行连续切片, 厚度 5~6 μm ; 切片甲醛固定 10 min, 蒸馏水洗; 油红 O 染液 12 min, 蒸馏水洗; 苏木素复染; 酸-乙醇分化 2~3 s; 反蓝液返蓝, 水洗 3 min, 蒸馏水洗; 氨水返蓝 3~4 s, 蒸馏水洗; 稍晾干, 甘油封片。使用显微摄像系统对切片进行观察和图像采集, Image-Pro Plus 6.0 图像分析系统 (美国 Media Cybernetics 公司) 测定所采集全部图片的脂滴表达面积 (Area): 脂滴表达面积百分比=脂滴表达面积/视野面积 (像素面积)。

1.4 肝脏和肌肉生化指标测定

使用南京建成生物工程研究所的试剂盒检测肌肉和肝脏中超氧化物歧化酶 (SOD, A001-1)、过氧化氢酶 (CAT, A007-1)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH-Px, A005-1)、丙二醛 (MDA, A003-1)、总抗氧化能力 (T-AOC, A015-1) 活性, 所有实验步骤均严格遵循配套说明书中的操作规范执行。

使用上海酶联生物科技有限公司的试剂盒对

肌肉和肝脏中磷酸果糖激酶 (PFK)、乳酸脱氢酶 (LDH)、丙酮酸激酶 (PK)、线粒体柠檬酸 (MCA)、游离脂肪酸 (FFA)、总胆固醇 (TC) 的含量进行检测, 所有实验步骤均严格遵循配套说明书中的操作规范执行。

1.5 总 RNA 的提取和实时荧光定量 PCR

本实验采用商业化动物总 RNA 提取试剂盒进行提取 (Animal Total RNA Isolation Kit, Cat.No.RE-03011, FOREGENE), 具体操作严格遵循试剂盒说明书, 使用的实验器材均无菌无酶。采用赛默飞核酸检测仪器 Nano drop2000 系统进行 RNA 定量与纯度评估, 并借助凝胶紫外成像系统检测 RNA 的完整性, 用无酶无菌水稀释至同一浓度。将处理完毕的 RNA 进行反转录, 制备 cDNA, 随后进行实时荧光定量实验, 相关引物序列见表 1。实验以 β -actin 作为内参基因, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算各目的基因的相对表达量。

1.6 计算方法与统计分析

$$\text{增重率 (WGR, \%)} = (W_t - W_0) / W_0 \times 100\%$$

$$\text{特定生长率 (SGR, \% / d)} = (\ln W_t - \ln W_0) / t \times 100\%$$

$$\text{摄食率 (FI, \% / d)} = m_{\text{total}} / [(W_t + W_0) / 2] / t \times 100\%$$

$$\text{肝体比 (HSI, \%)} = W_g / W_t \times 100\%$$

$$\text{肥满度 (CF, g / cm}^3\text{)} = (W_t / L_t^3) \times 100$$

式中, W_0 为初始体重 (g), W_t 为终末体重 (g), m_{total} 为总摄食量 (g), W_g 为鱼体肝脏重 (g), t 为养殖天数 (d), L_t 为终末体长 (cm)。

使用 GraphPad Prism v 9.5.0 软件进行数据分析及图片制作, 所有数据在进行方差分析前均采用 Shapiro-Wilk 检验残差正态性和 Brown-Forsythe 的检验方差齐性。均满足参数检验前提并进一步采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA), 同时采用 Tukey 氏法进行事后多重比较及差异显著性检验, 显著性水平设为 $P < 0.05$ 。相关结果以“平均值 \pm 标准差 (mean \pm SD) 表示。

2 结果

2.1 生长性能

生长性能结果显示, L2 组终末体重和终末体长显著高于 L3 组、增重率显著高于其他组 ($P < 0.05$); L3 组摄食率和特定生长率显著低于其他组 ($P < 0.05$) (表 2)。

表 1 引物序列

Tab. 1 Primers used for quantitative Real-time PCR analysis

目的基因 target gene	正向引物 forward primer(5'-3')	反向引物 reverse primer(5'-3')	长度/bp length
<i>foxo3</i>	TGCCTTTTCTTGGCTGCAC	ACTGGAAAGAGCTCGTGGTG	20/20
<i>myod</i>	CCCAGTCTTCTCTCTCCCT	AAAAACCACCAACGCTGACC	20/20
<i>myf5</i>	TACCTTGGGAAGACGCTGAC	CCATGCGTTTGAGGCACTTC	20/20
<i>myog</i>	AGGCGGCGATAACTTCTTCC	CATGGAGCTTCGGTCCTGAT	20/20
<i>mapk</i>	ACCTCCTCACACCGAGTACA	ACACGTCCATCTTCTGCGAG	20/20
<i>mrf4</i>	CTTTGGGCAGCCTTTGGTTC	GCGTTTGACGCGCTAAAGAA	20/20
<i>igf-1</i>	ACCCTCTACTGGTGCTGT	TAAAAGCCCCTGTCTCCACAC	19/21
<i>pi3k</i>	TTCTGGGAATAGGGGACCGT	CCCCAAAAGTGCCCGAAGTC	20/20
<i>ghr</i>	TGGGTCCTCGTGGTAGAAGT	TAAAGGCATCGACCCAGAGC	20/20
<i>atroin-1</i>	AGTGCCATCAAGGACACCAG	AGTTGGGACTTGGCGATCAG	20/20
β -actin	TCTTCCCCTCCATTGTTGGC	ATGCCAACCATCACTCCCTG	20/20
<i>cat</i>	TACACCGATGAGGGCAACTG	TCCGGATCCTTCAGGTGAGT	20/20
<i>sod1</i>	GGCCTTACTCCAGGAAAGCAT	CACTGATGCAGCCGTTTGTG	21/20
<i>gpx</i>	TCGAGGGAAAGTCTCTCTGGT	TGCAGAGCCCAGTAATTCTG	21/20
<i>nrf2</i>	GGTCTAAACTCGGCTCCAC	AGAGGTGTGTCTCCCGAAT	20/20
<i>pk</i>	ATTGGTCGCTGCAACAGGAT	CCATCAAGCACGCGATTGG	20/19
<i>fabp1</i>	ACAGTAATCAGGATCATGCAGTCA	ATGGTGACCGGTGAATGTAGAG	24/22
<i>hk</i>	GCCCACCTTTGTAAGGTCCA	GAGACACTTTCACCCGCGAGA	20/20
<i>pepck</i>	GCTCAGTGCCCATCATCG	CCGAACACCAGCGCT	19/16
<i>ppara</i>	TGTCCATGTCGTGGATGACG	CTGGCCAGACAGATGCATGA	20/20

2.2 肌肉生长相关基因表达量和组织学分析

相较于其他流速处理组, L1 组的青海湖裸鲤幼鱼背部骨骼肌纤维面积及周长显著高于其他组 ($P < 0.05$) (图版 I, 图 2)。

在肌肉中, 相较于对照组, 各处理组 *ghr* 基因表达量显著降低, *igf* 基因表达量显著增加 ($P <$

0.05), 其中 L2 组的 *ghr* 基因表达量最低, *igf* 基因表达量最高 (图 3-a); L3 组 *mtor* 和 *akt* 基因表达量显著低于其他处理组 ($P < 0.05$), 其中 L2 组 *akt* 基因表达量最高 (图 3-b); L1 组的 *atroin-1* 和 *pi3k* 基因表达量显著高于其他处理组, 与对照组相比, 各处理组的 *foxo3* 基因表达量均显著增加

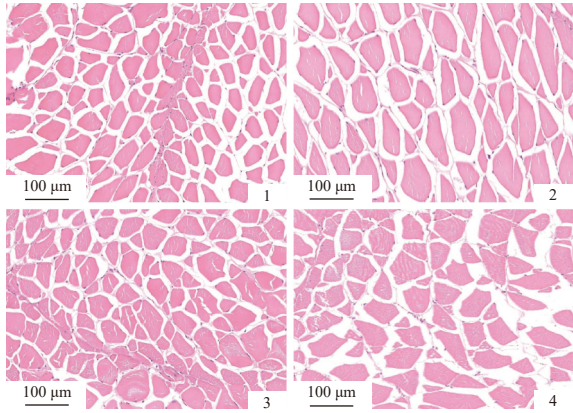
表 2 不同流速下青海湖裸鲤的生长性能

Tab. 2 Growth performance of *G. przewalskii* under different water flow velocities

项目 item	组别 group			
	对照组(C) control	低流速组(L1) low-flow group	中流速组(L2) medium-flow group	高流速组(L3) high-flow group
初始体重/g W_0	2.83±0.20 ^a	2.96±0.32 ^a	3.06±0.15 ^a	3.01±0.34 ^a
终末体重/g W_t	5.87±0.64 ^{ab}	6.23±0.83 ^a	6.46±0.34 ^a	5.63±0.22 ^b
初始体长/cm L_0	6.30±0.20 ^a	6.30±0.20 ^a	6.33±0.10 ^a	6.28±0.10 ^a
终末体长/cm L_t	7.96±0.18 ^{ab}	7.95±0.19 ^{ab}	8.21±0.15 ^a	7.72±0.09 ^b
摄食率/% FI	6.00±0.20 ^b	6.60±0.10 ^a	6.70±0.10 ^a	4.30±0.20 ^c
增重率/% WGR	80.00±13.00 ^a	75.00±10.00 ^a	111.00±18.00 ^b	85.00±13.00 ^a
特定增长率/(%/d) SGR	1.00±0.20 ^a	1.00±0.40 ^a	1.00±0.40 ^a	0.70±0.30 ^b
肝体比/% HSI	1.50±0.80 ^a	1.50±0.90 ^a	1.80±0.80 ^a	1.50±0.50 ^a
肥满度/(g/cm ³) CF	1.10±0.14 ^a	1.20±0.10 ^a	1.10±0.10 ^a	1.10±0.22 ^a

注: 不同小写字母表示各组间有显著性差异 ($P < 0.05$), 下同。

Notes: Values with different letters mean significant differences between groups ($P < 0.05$), C. 0 bl/s, L1. 1.2 bl/s, L2. 2.4 bl/s, L3. 3.6 bl/s, the same below.



图版 I 不同水流速度处理下青海湖裸鲤幼鱼背部肌肉组织切片 (H.E 染色, 200×)

1. 对照组, 2. 低流速组, 3. 中流速组, 4. 高流速组, 图版 II 同。

Plate I Histological sections of dorsal muscle tissue of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocity treatments (H.E staining, 200×)

1. C, 2. L1, 2. L2, 4. L3, the same as Plate II.

($P < 0.05$), 且呈现逐步上升趋势, L3 组表达量达到最高 (图 3-c); 与对照组相比, 各处理组的 *myf5*、*myog*、*mapk* 基因表达量显著增加, 其中 L1 组的 *myf5*、*mapk* 基因表达量最高, 且与其他组存在显著性差异 ($P < 0.05$), L1 组的 *myf5*、*myod*、*mapk* 基因表达量显著性高于其他组 ($P < 0.05$), L3 组 *mrf4* 基因表达量显著高于其他组 ($P < 0.05$), 其他各组表达量无显著性差异 (图 3-d)。

2.3 肌肉和肝脏抗氧化能力分析

肌肉和肝脏抗氧化指标的变化 肌肉中 L1 和 L3 组 MDA 含量显著高于其他组; L3 组的 T-SOD 活性显著低于其他组; L2 组的 T-AOC 活性显著高于其他组; 与对照组相比, 各处理组 GSH-Px 活性均显著升高 ($P < 0.05$) (图 4)。在肝脏中, L3 组 MDA 含量显著高于对照组; L1 组和 L2 组 T-SOD 活性显著高于其他组, 且各处理组间总体呈现先上升后下降趋势; 与对照组相比, L3 组和 L2 组 T-AOC 活性显著增加, 各处理组 GSH-Px 活性显著增加; L1 组和 L2 组 CAT 活性显著高于其他组 ($P < 0.05$) (图 5)。

肌肉和肝脏抗氧化相关基因表达水平的变化 在肌肉中, 与对照组相比, 各处理组抗氧化相关基因 *cat*、*sod1* 表达量均显著增加 ($P < 0.05$); L2 组 *cat*、*nrf2* 基因表达量显著高于其他组, L3 组的 *gpx* 基因表达量显著高于其他组, L1 和 L3 组的 *sod1* 基因表达量显著高于其他组 ($P < 0.05$); 在肝脏中, L1 组的 *cat*、*nrf2*、*sod1* 基因表达量显著高于其他组, L1 组和 L3 组的 *gpx* 基因表达量显著高于其他组, 与对照组相比, 各处理组 *sod1* 基因表达量均显著增加 ($P < 0.05$) (图 6)。

2.4 肝脏脂质代谢和糖代谢

流速对青海湖裸鲤幼鱼脂质合成的影响 与对照组相比, 各处理组肝脏组织油红 O 阳性

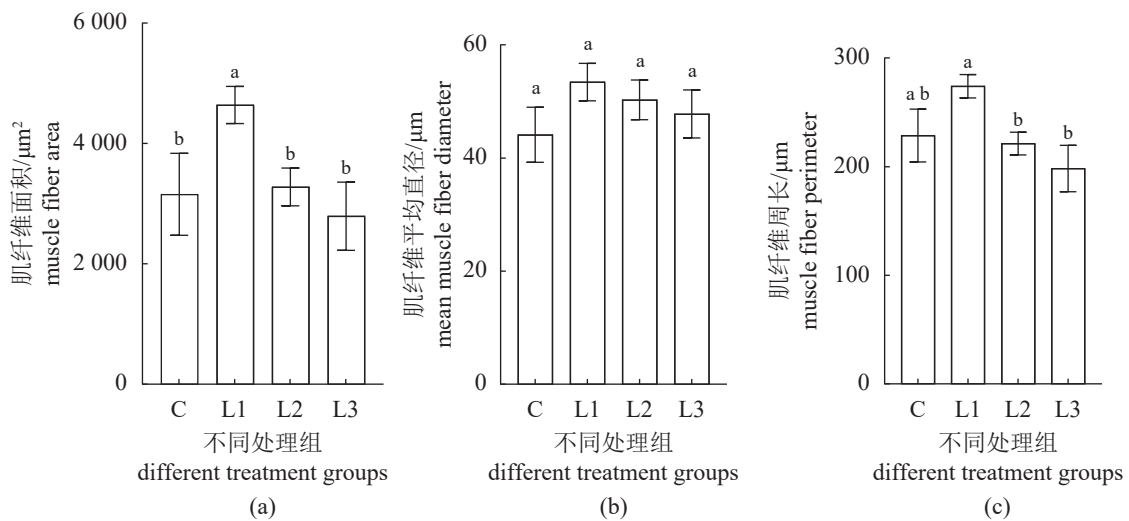


图 2 不同水流速度处理下对青海湖裸鲤幼鱼肌纤维结构参数的影响

不同字母表示有显著性差异, $P < 0.05$, 下同。

Fig. 2 Effects of different water flow velocities on muscle fiber structure of juvenile *G. przewalskii*

Different letters indicate significant difference, $P < 0.05$, the same below.

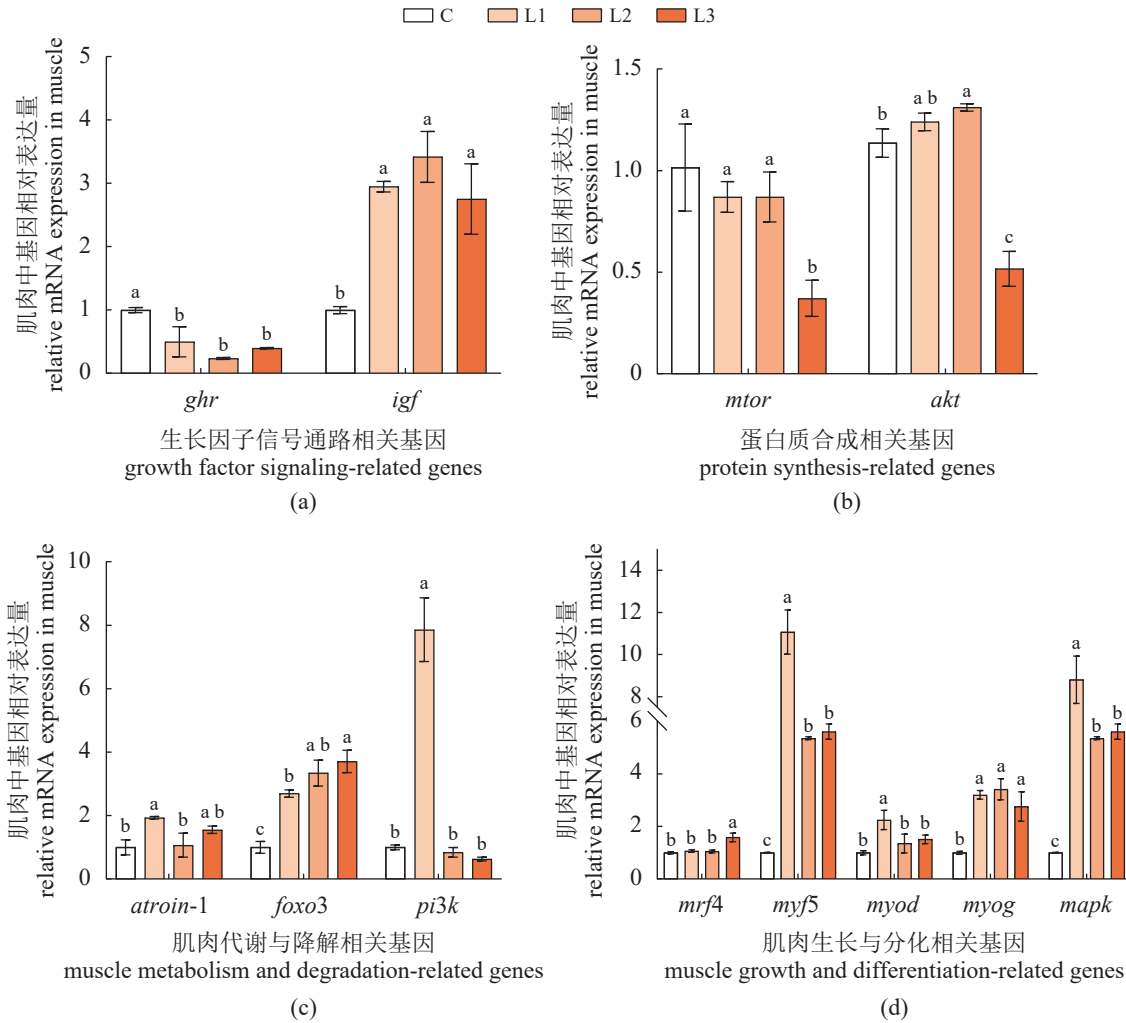


图 3 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肌肉生长相关基因表达变化

Fig. 3 Relative expression levels of muscle growth-related genes in juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

面积百分率均显著降低 ($P < 0.05$), 整体趋势呈现先下降后上升, L2 组肝脏组织油红 O 阳性面积百分率显著低于其他组 ($P < 0.05$)(图版 II, 图 7)。

青海湖裸鲤幼鱼肝脏和肌肉脂质合成相关酶活性的变化 肝脏中, 相较于对照组, L2 组和 L3 组 MCA 含量显著升高, TC、FFA 含量显著降低 ($P < 0.05$)。肌肉中, 相较于对照组, MCA 含量在 L1 组中显著降低, 在 L2 和 L3 组中显著升高, TC 含量在 L3 组中显著降低 ($P < 0.05$), FFA 含量在各实验组间无显著性差异 (图 8)。

肝脏和肌肉脂质代谢相关基因表达变化

在肝脏中, 相较对照组, 所有处理组脂质代谢相关基因表达量均显著增加, 其中 L2 组显著高于其他处理组 ($P < 0.05$)。在肌肉中, 相较于对照组, L2 和 L3 组 *ppara* 基因表达量显著增加, *fabp1* 基

因表达量仅在 L2 组中显著增加 ($P < 0.05$)(图 9)。

肝脏和肌肉糖代谢相关酶含量的变化

肝脏中, 与对照组相比, 各处理组 LDH 含量均显著降低, L2 组显著低于其他组 ($P < 0.05$)。L3 组的 PFK 含量显著高于其他组 ($P < 0.05$)。所有组的 PK 含量无显著性差异。肌肉中, 与对照组相比, L1 和 L3 组的 LDH 含量显著升高 ($P < 0.05$); L2 组的 PFK 含量显著低于其他组 ($P < 0.05$); 所有组之间 PK 含量无显著性差异 (图 10)。

肝脏和肌肉糖代谢相关基因表达量的变化

在肝脏中, 与对照组相比, *hk*、*pepck* 和 *pk* 这 3 个基因表达量均显著增加, 且具有先上升后下降趋势, 在 L2 组中表达量最高 ($P < 0.05$)。在肌肉中, 与对照组相比, L2 和 L3 组的 *hk* 基因表达量显著增加, *pepck* 在所有处理组中的表达量均显著增加;

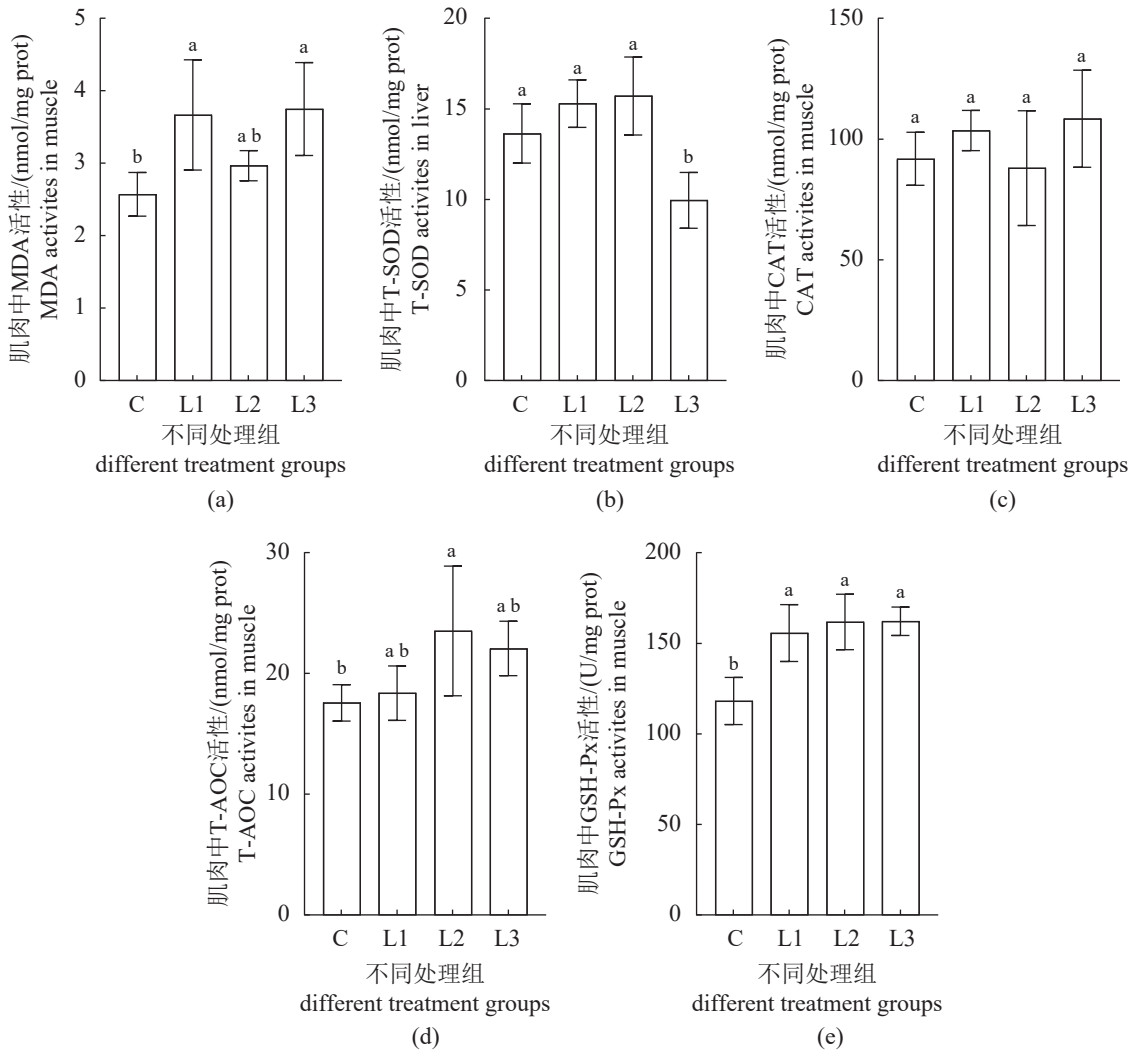


图 4 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肌肉中抗氧化指标变化

Fig. 4 Changes in antioxidant index in the muscle of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

L2 组的 *pk* 基因表达量显著高于其他组 ($P < 0.05$) (图 11)。

3 讨论

3.1 肌肉生长信号调控

在鱼类骨骼肌中, GH/IGF 轴被认为是连接营养与外界刺激、驱动肌肉质量累积的核心内分泌框架, 且其下游的 PI3K/AKT/mTOR 与 MAPK 等通路共同构成促合成与促生长的关键部分^[11]。鱼类肌肉生长对环境刺激高度敏感, 外界条件往往通过促进合成信号强度、提高蛋白周转速率来影响肌肉生长^[11]。本实验中, L2 组作为中等流速, 其生长性能展现出优势的同时, *igf*、*akt* 基因表达量最高, 意味着在适宜流速区间, IGF 信号增强

更可能推动 AKT/mTOR 促进合成, 并与 MAPK 及肌生成因子共同促进肌细胞更新与肌纤维结构优化。鱼类肌肉应激通过两条主路径诱导肌肉萎缩: 一是激活泛素-蛋白酶体介导的蛋白降解, 二是通过负向调控 IGF1-Akt-mTOR 抑制蛋白合成; 并且在鱼类体系中已观察到 *foxo3b*、*murfl* 等萎缩相关基因对胁迫信号的敏感响应^[12]。本实验中, L3 组作为最高流速, 其 *fox3* 基因表达量最高, 同时生长发育受到抑制。这表明当流速过高可能会引发更强的能量压力与应激负荷, 肌肉生长的分子网络会倾向于将资源优先分配给稳态维持, 表现为促合成通路受到抑制而 FoxO 介导的蛋白分解和更新过程发挥作用。对斑马鱼 (*Danio rerio*) 的研究表明, 持续游泳可诱导快肌纤维肥大与周长增加, 并可能主要作用于维持长期训练下正常的

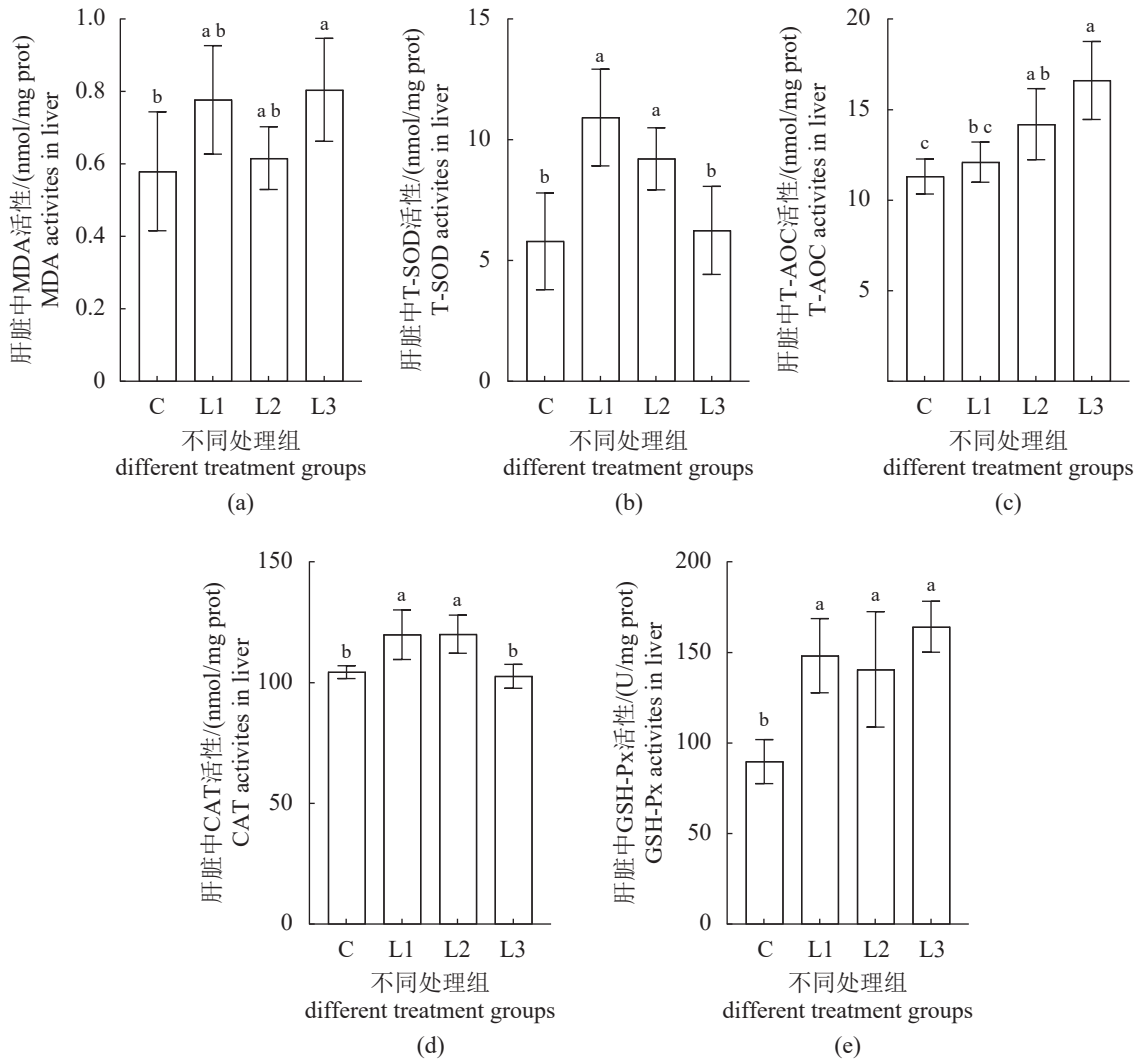


图 5 不同水流速度处理下青海湖裸鲤幼鱼肝脏中抗氧化指标变化

Fig. 5 Changes in antioxidant index in the liver of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

蛋白周转与结构重塑，而非简单的蛋白质分解增强^[13]。本实验中，*pi3k* 在 L1 组上调更为突出，并与肌纤维面积、周长增加及 *myf5*、*myod*、*mapk* 等肌发生相关基因的增强相伴，这提示低流速更可能通过 PI3K 相关信号提高对生长因子的敏感性与应答能力，配合 MAPK 与肌发生程序促进肌细胞更新与肌纤维肥大，以此来促进骨骼肌进入结构重塑的状态。而在金头鲷 (*Sparus aurata*) 等鱼类中，持续的中等流速下游泳，能同时调节肌发生调控因子与蛋白水解相关分子，提示运动刺激往往以生长与蛋白质周转并行的方式驱动肌肉适应^[14]。相比之下，L2 组 *pi3k* 基因表达水平较低，但其生长表型最优，说明中等流速条件下决定生长表型的关键在于下游 AKT/mTOR 促合成过程的

持续稳定，从而使运动刺激更有效地转化为体增重。因此，流速诱导的肌肉适应存在着不同的方式：低流速主要是 PI3K-MAPK 驱动的局部结构适配与肌发生响应，而中等流速重点在于合成端稳定输出与整体生长优化。

3.2 不同组织抗氧化差异响应

水动力条件改变会直接影响鱼体游泳代谢负荷与线粒体呼吸通量，进而改变活性氧 (ROS) 产生速率与抗氧化系统的响应。在养殖鱼类中，持续游泳已被证实能够改变机体氧化的相关机制平衡，但这种效应往往呈现显著的组织特异性，同一运动刺激在肝脏和骨骼肌的酶活性响应幅度与方向并不一致，且受营养状态与运动强度共同调节^[15]。在本实验中，肝脏与肌肉的抗氧化响应既

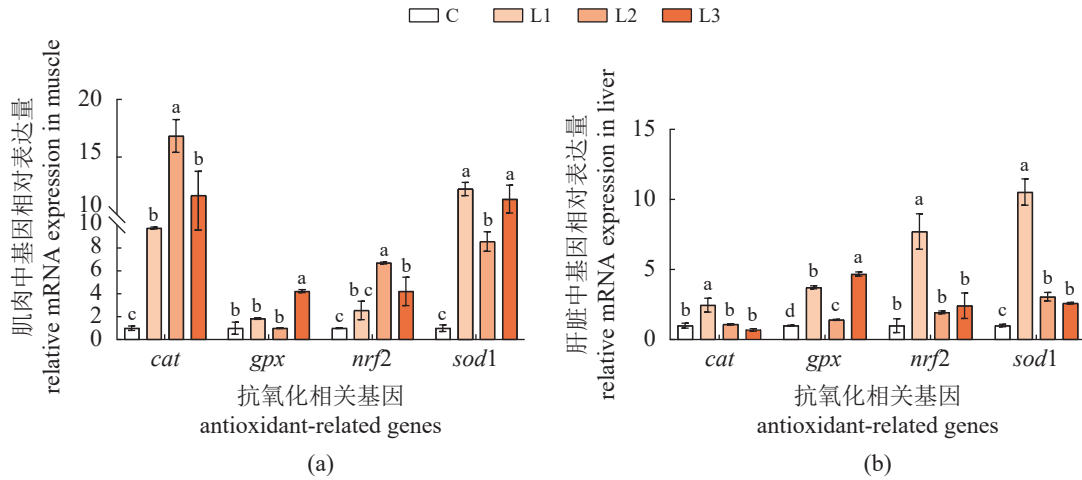
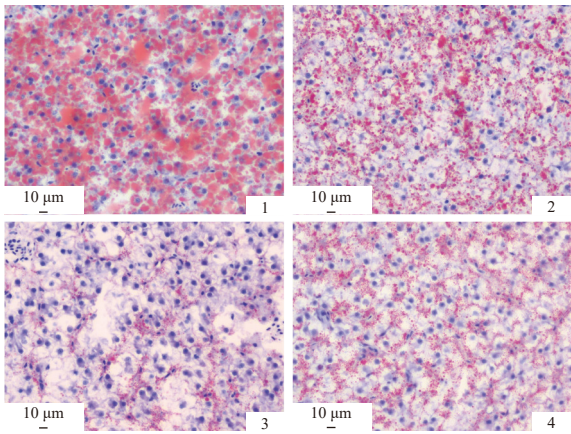


图 6 不同水流速度处理下青海湖裸鲤幼鱼肌肉与肝脏中抗氧化相关基因表达量变化

Fig. 6 Expression levels of antioxidant-related genes in muscle and liver of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities



图版 II 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肝脏脂质沉积变化 (油红 O 染色, 200×)

红色区域表示脂质沉积, 静水组 (0 bl/s) 脂质沉积显著高于其他组。

Plate II Lipid deposition in the liver of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities (oil red O staining, 200×)

Red regions indicate lipid deposition. The static water group (0 bl/s) showed significantly higher lipid accumulation than other groups.

有共同的应激反应, 也有反应过程的差异。肌肉作为直接承受持续收缩与能量周转的运动器官, 在高流速处理的条件下肌肉 T-SOD 下降并伴随 MDA 升高, 说明当 ROS 清除能力不足时, 膜脂过氧化会首先在肌肉中累积; 而中等流速处理的条件下肌肉 T-AOC 提高并伴随 *nrf2/cat* 表达水平升高, 说明骨骼肌使机体在可承受负荷区间通过 Nrf2-Keap1 轴增强抗氧化能力, 从而维持运动刺激下机体的稳态。相比之下, 肝脏作为代谢与解

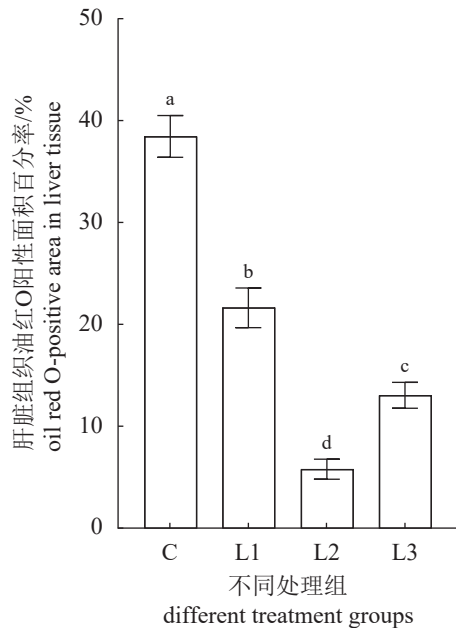


图 7 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肝脏油红 O 阳性面积百分率

Fig. 7 Percentage of oil red O-positive area in the liver of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

毒中枢, 主要用于维持系统性代谢稳态与氧化平衡, 因此在低等和中等流速下肝脏通过提升 SOD 与 CAT 等关键酶的活性来增强清除与转化 ROS 的潜力, 以减少氧化损伤对代谢中枢功能的干扰; 在高流速时肝脏 MDA 含量升高, 同时 T-AOC 和 GSH-Px 仍被动员, 反映出在过强压力下虽启动代偿, 但仍可能出现脂质过氧化的累积^[16-17]。由此

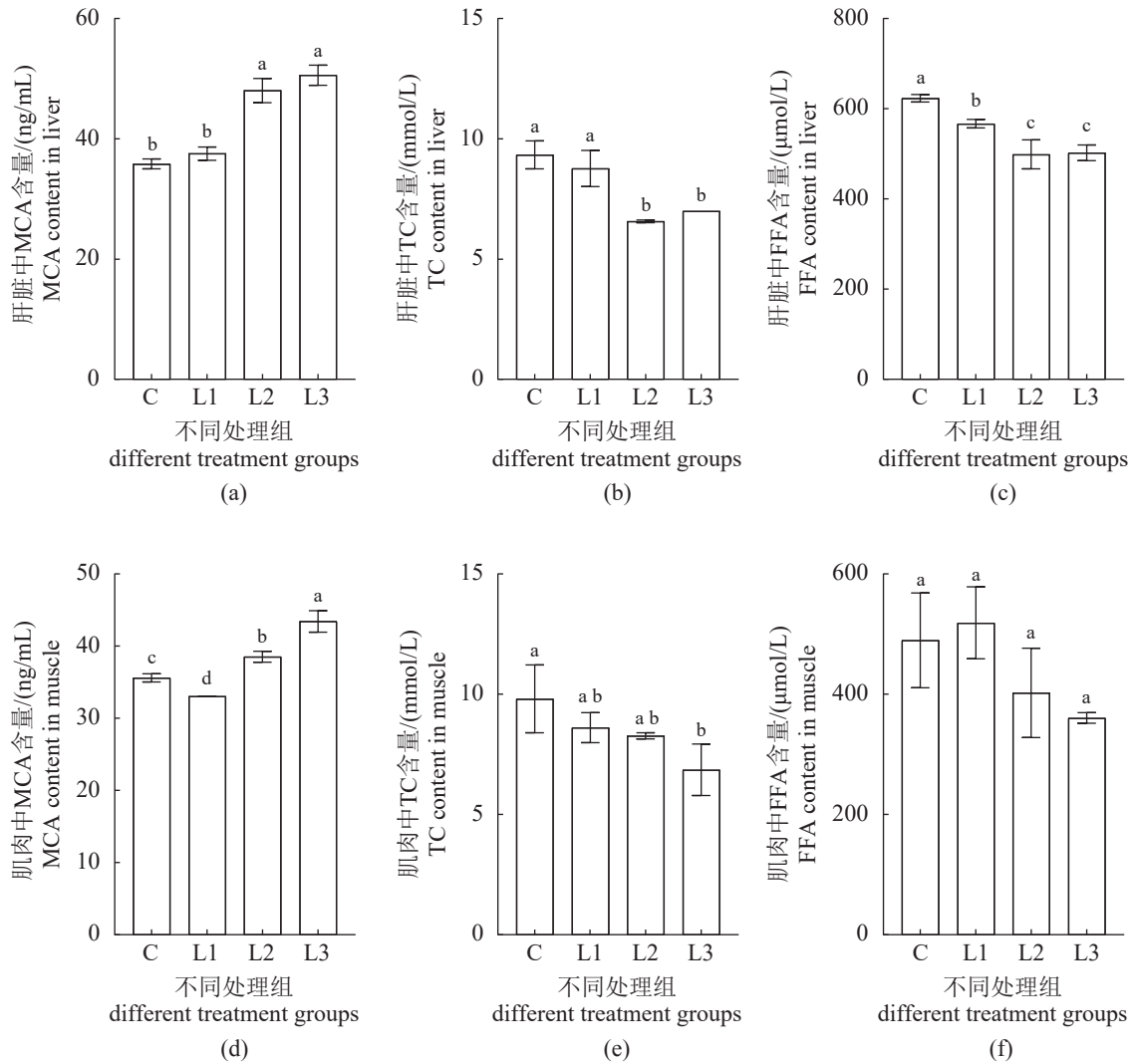


图 8 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肝脏和肌肉脂质代谢相关酶活性变化

Fig. 8 Changes in lipid metabolism-related substances in liver and muscle of juvenile *G. przewalskii*

可知，中等流速更可能通过提高肌肉抗氧化能力来对抗应激，维持损伤较低的状态，而高流速更容易应激过度，肌肉难以对抗，致使其损伤程度较高，带动肝脏进入更强的代偿。

3.3 不同组织糖脂代谢平衡

PEPCK 作为肝脏糖异生限速关键环节，其表达增强通常意味着肝糖输出调节被强化，从而为持续游泳所需的碳源供给提供支持^[18]。L2 组肝脏 *hk*、*pepck*、*pk* 整体上调且达到峰值，同时肝脏 LDH 下降，表明肝脏通过增强葡萄糖磷酸化能力并促进糖异生过程来维持全身葡萄糖稳态与底物供给；L2 组肌肉 PFK 的下降可能预示着持续游泳过程中主要依赖骨骼肌的有氧供能，而不是持续升高的糖酵解过程，在鱼类骨骼肌中的糖酵解

型纤维支持爆发或高速游泳，而氧化型纤维为主并支持持续游泳的观点能够支撑这个现象^[19-20]。因此在可持续的中等流速区间，肌肉端出现对糖酵解限速环节可被理解为对糖类能量底物的节约，为合成代谢等过程提供支撑。相比之下，L3 组出现肝脏 PFK 升高、肌肉 LDH 升高并伴随生长受抑与氧化压力加重，提示当流速压力过大时，机体更可能增加对糖酵解供能的依赖以满足即时 ATP 需求。这与经典游泳生理一致：较高速度会更明显招募糖酵解型肌纤维参与，而糖酵解型肌纤维以无氧途径供能并伴随乳酸代谢负担上升，长期维持会显著降低耐力并挤占生长所需能量。

PPAR α 被认为可诱导线粒体脂肪酸转运与 β -氧化相关基因 (如 CPT 家族) 表达，从而推动脂氧

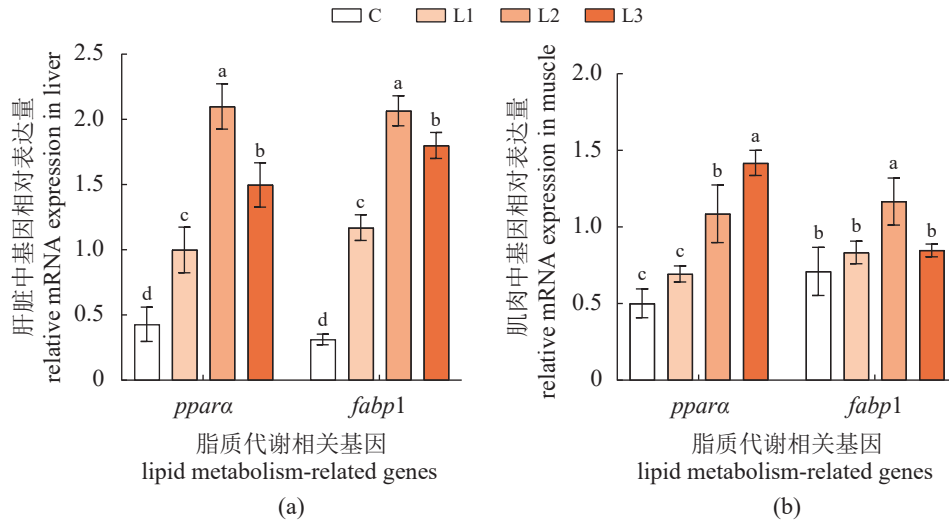


图 9 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肝脏和肌肉脂质代谢相关基因的表达

Fig. 9 Expression levels of lipid metabolism-related genes in liver and muscle of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

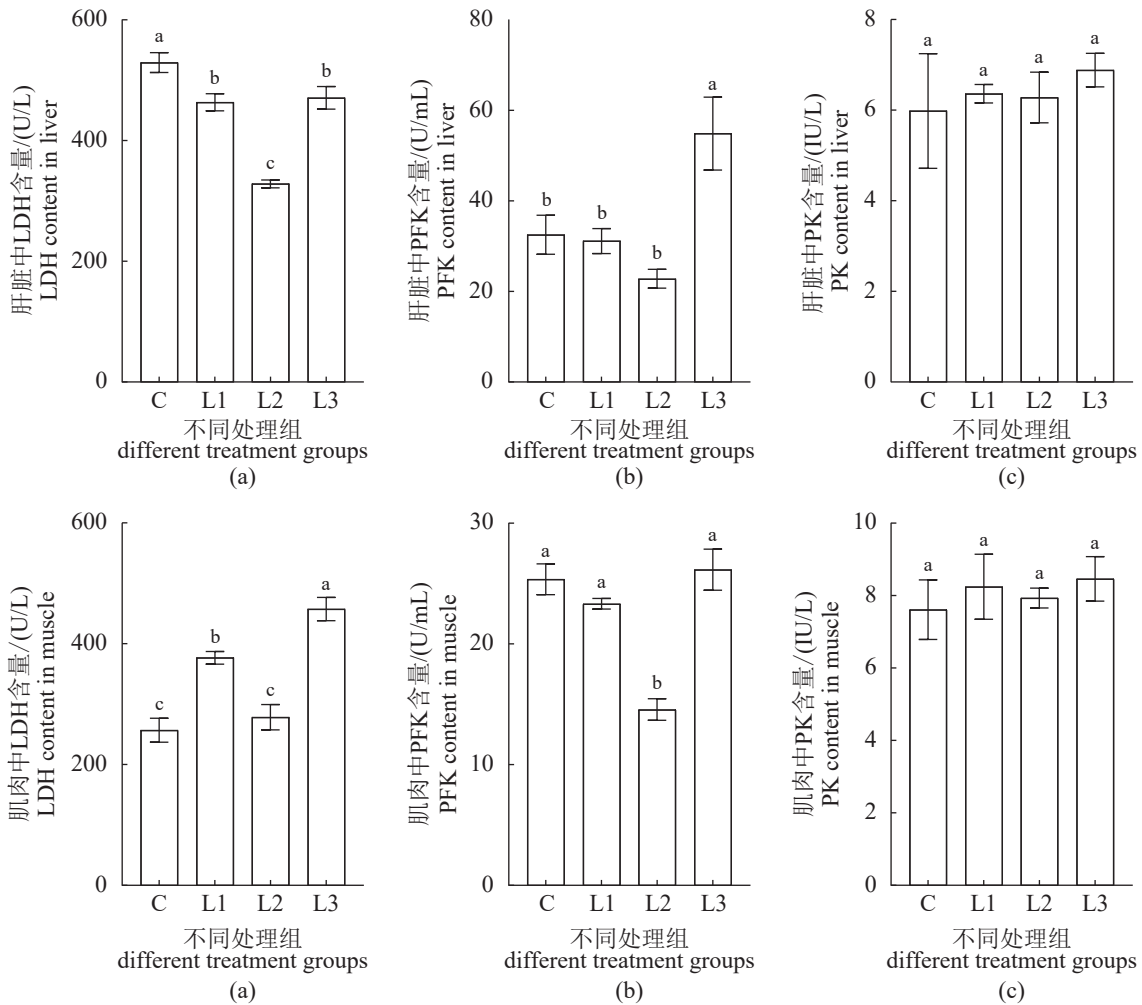


图 10 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肝脏和肌肉糖代谢相关含量变化

Fig. 10 Activities of carbohydrate metabolism-related enzymes in liver and muscle of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

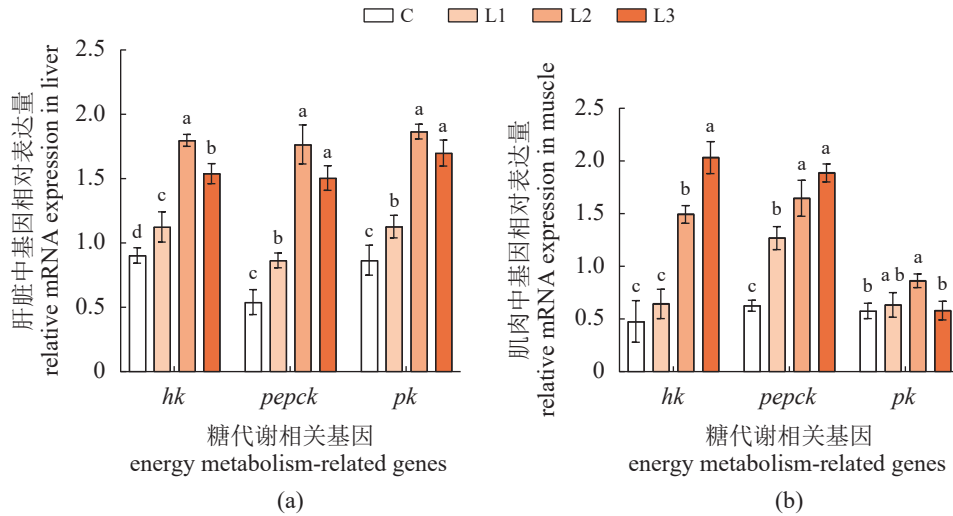


图 11 不同水流速度下青海湖裸鲤幼鱼肝脏和肌肉糖代谢相关基因表达量

Fig. 11 Expression levels of carbohydrate metabolism-related genes in liver and muscle of juvenile *G. przewalskii* under different water flow velocities

化能力提升；FABP1 则与脂肪酸摄取和细胞内转运密切相关，为脂肪酸进入氧化通路提供支撑^[21-22]。本研究中，肌肉的 L2 和 L3 组 *ppara* 上调、*fabp1* 仅 L2 组显著上调，并伴随肌肉 MCA 在 L2 和 L3 组升高，说明中高流速下肌肉脂肪酸摄取、转运与氧化利用倾向增强。L2 组 *ppara* 与 *fabp1* 表达升高并伴随肌肉 PFK 下降，提示中等流速下肌肉更倾向于通过提高脂肪酸摄取/转运与脂氧化转录程序来满足持续游泳的能量需求，这种代谢方式与 L2 组较优的生长表型及肝脂沉积最低的结果相一致。相比之下，L3 组在摄食率与特定生长率下降以及肌肉氧化损伤加重的背景下，肝脏 PFK 升高、肌肉 LDH 升高，表明高流速可能使能量供给策略由脂氧化适应转向更依赖糖酵解的应急供能。

4 结论

本研究表明，流速显著影响青海湖裸鲤幼鱼的生长与肌肉发育，中等流速 (2.4 bl/s) 生长表现最佳，高流速 (3.6 bl/s) 摄食与生长效率下降并出现生长抑制。2.4 bl/s 更有利于维持 IGF-AKT/mTOR 促合成输出并促进肌肉结构优化，3.6 bl/s 则表现为 FoxO 相关分解、更新倾向增强，提示高流速下能量压力与应激负荷加重会削弱肌肉生长性能。与此同时，肝脏与肌肉抗氧化响应呈组织特异性：2.4 bl/s 对应抗氧化能力增强且损伤较低，3.6 bl/s 更易出现脂质过氧化累积并触发代偿。

能量代谢方面，2.4 bl/s 的肝糖稳态调节增强、肌肉脂氧化倾向上升，并限制了糖酵解过程，而 3.6 bl/s 更偏向糖酵解和乳酸代谢的应急供能，可能挤占生长所需能量。基于上述结果，建议在青海湖裸鲤苗种培育与增殖放流驯化过程中优先采用约 2.4 bl/s 的中等流速进行持续水流训练，以提升生长性能，同时保障抗氧化与底物利用稳态，避免长期维持过高流速导致的摄食下降、氧化损伤与生长受抑。本研究主要展现“流速影响生长-能量代谢-抗氧化表型”的关系，尚不能直接推断上游信号-下游通路的因果，后续可进一步通过蛋白表达、磷酸化检测及功能干预实验完善机制验证。

(作者声明本文无利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Ma Z, Wang J, Zhang J, *et al.* Effect of water flow on growth and metabolism in *Sebastes schlegelii*[J]. *Aquaculture*, 2023, 571: 739485.
- [2] Ndandala C B, Dai M S, Mustapha U F, *et al.* Current research and future perspectives of GH and IGFs family genes in somatic growth and reproduction of teleost fish[J]. *Aquaculture Reports*, 2022, 26: 101289.
- [3] Fuentes E N, Valdés J A, Molina A, *et al.* Regulation of skeletal muscle growth in fish by the growth hormone – insulin-like growth factor system[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2013, 192: 136-148.
- [4] Johnston I A, Alderson R, Sandham C, *et al.* Muscle fibre dens-

- ity in relation to the colour and texture of smoked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [J]. *Aquaculture*, 2000, 189(3-4): 335-349.
- [5] Zhao L L, Xu L, Yang Y, *et al.* Exercise training promotes growth through hypertrophy and enhances capillarization and antioxidant capacity in juvenile largemouth bass (*Micropterus salmoides*) [J]. *Aquaculture*, 2023, 562: 738850.
- [6] Bian D D, Zhang X, Zhu X R, *et al.* The Nrf2-Keap1/ARE signaling pathway in aquatic animals [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025, 308: 142595.
- [7] 史建全, 唐洪玉, 祁洪芳, 等. 青海湖裸鲤性腺发育观察 [J]. *淡水渔业*, 2004, 34(3): 7-9.
- Shi J Q, Tang H Y, Qi H F, *et al.* Observation on the gonad maturation of *Gymnocypris przewalskii* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2004, 34(3): 7-9 (in Chinese).
- [8] A L L, Zhang Y J, Xu B K, *et al.* Comprehensive analyses of annexins in naked carp (*Gymnocypris przewalskii*) unveil their roles in saline-alkaline stress [J]. *Aquaculture*, 2024, 579: 740175.
- [9] Milner A M, Brittain J E, Castella E, *et al.* Trends of macroinvertebrate community structure in glacier - fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis [J]. *Freshwater Biology*, 2001, 46(12): 1833-1847.
- [10] 李秀明. 运动训练对中华倒刺鲃幼鱼生长的影响及其机理研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- Li X M. The effect and mechanism of exercise training on growth performance in juvenile *Spinibarbus sinensis* [D]. Chongqing: Southwest University, 2013 (in Chinese).
- [11] Johnston I A, Bower N I, Macqueen D J. Growth and the regulation of myotomal muscle mass in teleost fish [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(Pt 10): 1617-1628.
- [12] Torres-Velarde J, Llera-Herrera R, García-Gasca T, *et al.* Mechanisms of stress-related muscle atrophy in fish: an *ex vivo* approach [J]. *Mechanisms of Development*, 2018, 154: 162-169.
- [13] Palstra A P, Rovira M, Rizo-Roca D, *et al.* Swimming-induced exercise promotes hypertrophy and vascularization of fast skeletal muscle fibres and activation of myogenic and angiogenic transcriptional programs in adult zebrafish [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 1136.
- [14] Vélez E J, Azizi S, Lutfi E, *et al.* Moderate and sustained exercise modulates muscle proteolytic and myogenic markers in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2017, 312(5): R643-R653.
- [15] Sánchez-Moya A, Perelló-Amorós M, Vélez E J, *et al.* Interaction between the effects of sustained swimming activity and dietary macronutrient proportions on the redox status of gilthead sea bream juveniles (*Sparus aurata* L.) [J]. *Antioxidants*, 2022, 11(2): 319.
- [16] Garcia D, Lima D, Da Silva D G H, *et al.* Decreased malondialdehyde levels in fish (*Astyanax altiparanae*) exposed to diesel: evidence of metabolism by aldehyde dehydrogenase in the liver and excretion in water [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 190: 110107.
- [17] Gawel S, Wardas M, Niedworok E, *et al.* Malondialdehyde (MDA) as a lipid peroxidation marker [J]. *Wiadomosci Lekarskie*, 2004, 57(9-10): 453-455.
- [18] Panserat S, Plagnes-Juan E, Bréque J, *et al.* Hepatic phosphoenolpyruvate carboxykinase gene expression is not repressed by dietary carbohydrates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2001, 204(Pt 2): 359-365.
- [19] Palstra A P, Planas J V. Fish under exercise [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2011, 37(2): 259-272.
- [20] Videler J J. An opinion paper: emphasis on white muscle development and growth to improve farmed fish flesh quality [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2011, 37(2): 337-343.
- [21] Wang G Q, Bonkovsky H L, De Lemos A, *et al.* Recent insights into the biological functions of liver fatty acid binding protein 1 [J]. *Journal of Lipid Research*, 2015, 56(12): 2238-2247.
- [22] Rakhshandehroo M, Knoch B, Müller M, *et al.* Peroxisome proliferator-activated receptor alpha target genes [J]. *PPAR Research*, 2010, 2010(1): 612089.

Effects of different flow velocities on growth, energy metabolism, and antioxidant capacity in juvenile *Gymnocypris przewalskii*

HU Yifan¹, CHEN Yangyu¹, LÜ Weigang^{1,2}, CHEN Penggeng¹, DENG Chengcheng¹,
LIU Hao¹, ZHAO Liulan^{1,3}, YANG Song^{1,3*}

(1. Fisheries College of Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China;

2. Rescue Center for *Gymnocypris przewalskii* of Qinghai Lake, Xining 810016, China;

3. Sichuan Agricultural University, Sichuan Provincial Key Laboratory of Aquatic Animal Health and Smart Aquaculture, Chengdu 611130, China)

Abstract: To evaluate the effects of flow-velocity acclimation on growth, skeletal muscle development, antioxidant function, and carbohydrate–lipid metabolism in juvenile *Gymnocypris przewalskii*, and to identify an appropriate rearing flow velocity. Four flow-velocity treatments were established: 0 bl/s (still water group, C), 1.2 bl/s (low-flow group, L1), 2.4 bl/s (medium-flow group, L2), and 3.6 bl/s (high-flow group, L3), followed by a 60 d rearing trial. Growth and feed intake were recorded. Histological observations were performed on dorsal skeletal muscle and liver. Enzyme activities and gene expression related to muscle growth and hepatic antioxidant capacity were determined, and biochemical indices associated with carbohydrate–lipid metabolism were measured. Differences among groups were analyzed using ANOVA followed by multiple comparisons. Final body weight in L2 [(6.46 ± 0.34) g] was significantly higher than that in L3 [(5.63 ± 0.22) g] ($P < 0.05$), and weight gain rate (111% ± 18%) was significantly higher than in the other groups ($P < 0.05$). Feed intake rate and specific growth rate were reduced in L3 ($P < 0.05$). Histological analysis showed that muscle fiber cross-sectional area was significantly increased in L1 ($P < 0.05$), whereas it was significantly decreased in L3 ($P < 0.05$). At the molecular level, flow-velocity treatments promoted muscular *igf* gene expression, with the highest relative expression observed in L2 ($P < 0.05$); in L3, *mtor* and *akt* expression levels were significantly reduced and accompanied by an upregulation of *foxo3* ($P < 0.05$). Regarding antioxidant responses, hepatic T-SOD and CAT activities were enhanced in L1 ($P < 0.05$), and muscular T-SOD activity in L1 and L2 was higher than that in L3 ($P < 0.05$). Metabolic indices further suggested differential substrate utilization under medium and high flow velocities. Under the present experimental conditions, 2.4 bl/s was more favorable for maintaining growth performance, 1.2 bl/s was more beneficial for improving muscle structure and enhancing antioxidant capacity, whereas 3.6 bl/s may increase metabolic load and suppress growth-related anabolic signaling.

Key words: *Gymnocypris przewalskii*; flow-velocity acclimation; growth performance; antioxidant capacity; energy metabolism

Corresponding author: YANG Song. E-mail: ysys210@hotmail.com

Funding projects: The Funding of Freshwater Fish Innovation of Sichuan Province (SCCXTD-2026-15)