综 述

DOI: 10.3724/SP.J.1035.2012.00532

鱼类适应环境温度的代谢补偿及其线粒体水平的调节机制

闫玉莲 谢小军

(西南大学生命科学学院, 水生生物及水环境研究所, 重庆 400715)

METABOLIC COMPENSATION BASED ON REGULATING MECHANISM IN MITOCHONDRION OF FISH IN RESPONSE TO ENVIRONMENTAL TEMPERATURE

YAN Yu-Lian and XIE Xiao-Jun

(*Institute of Hydrobiology and Water Environment*, *School of Life Sciences*, *Southwest University*, *Chongqing* 400715, China)

关键词: 温度驯化; 代谢补偿; 线粒体; 鱼类

Key words: Thermal Acclimatization; Metabolic Compensation; Mitochondrion; Fish

中图分类号: Q142; Q251 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2012)03-0532-09

由于水体环境所处的纬度及水体的深度、盐度、流动状态的不同, 其温度状态在地球上的空间分布格局千变万化, 水生生动物在进化过程中形成了一系列适应不同环境温度的生理生态学机制, 尤其是进化出可生存于极端温度条件下的多个物种, 扩大了动物的分布范围, 提高了生物对地球环境资源的可利用度。因此, 研究极端温度条件下动物代谢的适应调节机制具有重要的进化生态学意义。另一方面, 脊椎动物出现于数亿年前的中生代, 从那时至今地球上的气候环境发生了一系列的剧烈变化, 温暖期与冰冻期以数百万年为周期交替出现。同时, 在这样的长周期更替的基础上, 同一地域小环境气候以年为周期呈规律性的季节变化。脊椎动物在这样多变的环境中进化, 气候的变异性就成了其进化过程中最大的自然选择压力之一, 各个现存物种由此而演化出一系列抵消或缓冲季节温度波动的适应调节机制[1, 2]。动物适应环境温度变化所进行代谢机制调整的作用, 被称为"代谢补偿(Metabolic Compensation)"效应。

将食物转化为细胞可利用的能量是动物最基本的功能。为了维持细胞功能, ATP 的生产必须要与能量消耗过程中 ATP 的利用相匹配, 才能维持机体的生存[3]。线粒体为细胞内利用氧并产生能量的主要场所, 机体生命活动所需能量的 80%以上来自线粒体[4, 5]。已有大量的研究资料表明, 动物的各个组织结构水平(个体、器官、组织、细胞、细胞器等)的代谢能力均可能调整以补偿环境温度改变所产生的影响, 而其中线粒体代谢机制的调整对整体动物补偿效应的形成至关重要[4−6]。代谢补偿对于动物适应环境温度变化具有明显的生态学意义, 是环境资源与动物适合度(Fitness)相联系的极其重要的环节[2]。因此, 探讨动物体线粒体水平的代谢补偿调控机制也就成了极其重要的研究课题。变温动物的体温随环境温度的变化而发生改变, 温度因此成为影响变温动物生理过程的十分重要的环境生态因子。脊椎动物门中鱼类是最原始的, 也是种类最多的一个纲, 它是生存于水体的典型的变温动物类群。Guderley[7]提出, 鱼类是研究脊椎动物线粒体基本特性以及形成这一特征的进化过程的模式类群。本文综述了有关鱼类适应季节温度变化的代谢补偿的文献资料, 并着重探讨了对线粒体平的调节机制的研究进展。

1 线粒体代谢对温度急性变化的反应

1.1 反映线粒体代谢水平的主要实验指标

动物组织细胞代谢耗氧可分为非线粒体呼吸耗氧和线粒体呼吸耗氧, 后者又可进一步分为 ATP 合成和质子

收稿日期: 2011-09-21; 修订日期: 2012-02-27

基金项目: 西南大学博士基金项目(SWU111070); 重庆市自然科学基金重点项目(编号: 2007BA7029)资助

作者简介: 闫玉莲(1983—), 女, 安徽砀山人; 博士; 主要从事鱼类生理生态学研究。E-mail: yanyul@swu.edu.cn

通讯作者: 谢小军, E-mail: xjxie@swu.edu.cn

漏(Proton leak)两部分[8]。非线粒体呼吸耗氧所产生的热量占标准代谢率(BMR)的 10%左右, 线粒体呼吸耗氧合成 ATP 和质子漏所产生的能量则分别占标准代谢率(BMR)的 60%—70%和 20%—30%[8]。在目前的实验研究工作中, 只能对离体线粒体进行能量代谢水平的测定, 将所得的数据作为表征其在活体功能的间接指标。当前实验检测线粒体代谢水平通常所采用的呼吸状态的定义是依据 Estabrook[9]测定线粒体呼吸控制率和磷氧比的实验资料总结出来的。他将实验测定的过程分为 4 个状态, 各个状态的反应条件及耗氧率有不同。其中, 状态 1 是线粒体在基质液(呼吸缓冲液)的呼吸状态; 当加入呼吸底物(例如琥珀酸、丙酮酸等)后, 状态 1 就向状态 2 转变, 表示线粒体的基础耗氧水平; 当再加入 ADP 时, 状态 2 又向状态 3 转变, 状态 3 的耗氧速率反映氧化底物获得能量, 从而将 ADP 转化为 ATP 的速率, 它受线粒体内膜底物通透性、呼吸链、ATP 合成酶和腺苷酸转移体的功能状况的影响, 状态 3 通常也具有线粒体的最高代谢水平; 而当 ADP 消耗完全时, 状态 3 又向状态 4 转变, 状态 4 的耗氧速率反映线粒体内膜的天然质子传导性即内膜通透性的大小。通常把状态 3 与状态 4 或状态 3 与状态 2 的耗氧率的比值定义为呼吸控制率(Respiration Control Rate, *RCR*), 是评价线粒体结构完整性和氧化磷酸化偶联程度的灵敏指标[10, 11]。P/O 比值是指每消耗 1 摩尔氧原子所需消耗的无机磷的摩尔数。在氧化磷酸化过程中, 无机磷酸是用于 ADP 磷酸化生成 ATP 的, 所以消耗无机磷的摩尔系数可反映生成 ATP 的摩尔数。即 P/O 比值反映线粒体利用氧化释放的能量转化为 ATP 的效率[11]。

此外, 细胞色素氧化酶(CCO)、柠檬酸合成酶(CS)、异柠檬酸脱氢酶(IDH)、棕榈酰肉碱转移酶(CPT)等是线粒体中氧化磷酸化过程的关键酶, 它们的活性也通常作为线粒体氧化能力的重要指标。

1.2　温度变化对线粒体的氧化能力的影响

线粒体内的能量代谢是一系列复杂的酶促反应过程, 温度的升高会促使相关反应速率加快, 造成其代谢强度的升高。鱼类的体温与周围水体温度处在相应的动态平衡, 水温的变化极大的影响了其体内的各种生理功能[7]。当温度从 1℃升至 37℃时, 南极鱼肝脏线粒体状态 3 呼吸率从 4.5 nmol O_2/(min·mg) 增至 21.5 nmol O_2/(min·mg) [12], 其组织线粒体呼吸率均表现出随温度的升高而上升的趋势。南方鲇(*Silurus meridionalis* Chen)肝脏线粒体呼吸率随温度的升高而增加, 与温度之间呈显著的双对数直线相关[13]。

低温限制胞质与线粒体之间的物质交流。Sidell 和 Hazel[14] 在 5℃、 25℃下测定小分子扩散系数时发现, 5℃下胞质黏滞度显著高于 25℃, 这可能为 D-乳酸、2-脱氧葡萄糖、Ca^{2+}的等小分子通过线粒体膜的扩散系数降低的主要原因。

温度变化可以改变线粒体对一些生物活性分子的敏感度。ADP 既是底物又对氧化磷酸化有重要的调节作用[15], 已有报道发现虹鳟肌肉线粒体的 ADP 亲和力具有很强的温度敏感性[16]。

1.3　线粒体代谢对温度的耐受上限

当环境温度超过动物生存可耐受温度的上限时, 温度对线粒体代谢功能的影响会发生质的改变。实验研究表明, 在一定的检测温度范围内, 线粒体的代谢率或代谢相关酶(如 CCO、CS 等)的活力会随着温度的升高而升高, 但当温度超过某一特定值时, 线粒体的代谢指标与温度的关系则发生转折性的改变, 即随温度的上升呈急剧下降的趋势[17, 18], 这一特定温度值被称作为"阿列纽斯折点温度(Arrhenius Break Temperature, ABT)。Nickerson, *et al*.[19]对此类现象的实验数据进行了数理统计分析后提出, 在动物生理学参数与温度的相关关系中若出现转折性变化点, 此点则通常表征该生理功能耐受温度的阈值, 从统计学的角度看, 阈值是该相关曲线的拐点。研究者们普遍把线粒体代谢参数的 *ABT* 值作为其可耐受的上限温度[18, 20]。

2　进化适应型的代谢补偿机制—不同纬度近缘种的比较研究

对极地、温带和热带生态系统的研究表明, 环境的温度条件影响了水生生物的分布和数量[21, 22]。动物通过自身代谢活动的调节来补偿环境温度变化所产生的影响, 从而使其内环境可以处在一个相对稳定的状态[2] 。Krogh[23]、Scholander, *et al*.[24]提出, 长期生活在低温环境下的极地鱼具有相对较高的代谢率, 即形成了进化过程中存在"代谢冷适应(Metabolic Cold Adaptation, MCA)"的理论假说。由于暖水性鱼的代谢率不能在极地温度下直接测定, 故一直不能通过直接的实验手段对 MCA 理论进行验证, 因此该理论长期以来在生理生态学上颇受争议[25−27]。为解决这一问题, 从线粒体水平的代谢上来比较温带、热带鱼与极地鱼代谢的差异, 成为实验室研究的重要技术路线。大量的研究资料表明, 生活在不同环境条件下的鱼类种群在线粒体代谢机制上进化形成了不可逆的补偿机制以适应其生存环境[28, 29]。控制线粒体代谢率的几个关键参数为: 组织中线粒体的数量、线粒体代谢能力、线粒体代谢酶的活力、线粒体膜的构成及其流动性等, 对低温环境的适应性进化有可能改变了其中一个或几个参数, 增强了组织的氧化代谢能力[30]。

2.1　线粒体含量的改变

生活在低温环境下的鱼类肌肉组织较高温生活环境下的鱼类具有较高的线粒体含量。线粒体数量的增殖在细胞内形成相对较大的网络体系, 有利于 O_2 在细胞内沿其浓度梯度扩散[31]。生活在不同气候带的鳉鱼组织线粒体含量出现了差异, 北方亚种(*F. h. macrolepidotus*)肝脏和肌肉组织内的线粒体数量都要高于南方亚种(*F. h. heteroclitus*)[32]。在 1℃下测定南极鱼的单位重量肌肉组织中

的 CS 活性(CS 活性可表征线粒体含量), 所得指标比温带鱼高 1.5—5 倍[33]。Johnston, *et al*.[34]发现南极鱼肌肉中线粒体体积密度高于温带鱼, 有的甚至高出 60%。他们还对生活类型相似鱼类进行了比较研究, 结果发现: 底栖或中度活动的鱼的氧化肌内线粒体的体积密度与其栖息环境温度成显著负相关关系, 根据回归关系可计算出在 0℃生活环境下的鱼类肌肉线粒体的体积密度为 39.7%, 在 15℃下生活的鱼类其肌肉线粒体体积密度则仅为 21.7%[29]。

2.2 线粒体氧化能力的改变

生活在不同温度环境下的同科鱼类红肌线粒体的氧化能力(单位线粒体蛋白重量的耗氧率)与温度之间的关系差异不明显, 表明经过长期进化冷适应的鱼体对底物的最大氧化率并没有表现出显著的补偿效应[28, 29], 生活在不同温度环境下鱼体组织的线粒体最大呼吸率(状态 3 呼吸率)的差异并不明显。例如, 在–1℃条件下测得的南极鱼和喜温性鱼的红肌线粒体状态 3 呼吸率的值相似[7, 29]。生活在低温地区的北方鲟鱼和生活在高温地区的南方鲟鱼, 其肝脏线粒体氧化能力也没有显著性差异[32]。以上表明生活在不同环境温度条件下的鱼体在长期的进化过程中, 其组织线粒体在代谢能力上并没有产生明显的补偿效应。

2.3 线粒体膜的组成及性质的改变

已有研究发现, 在涉及进化适应型的代谢补偿调节中, 线粒体膜磷脂的改变多表现为长链多不饱和脂肪酸的不饱和度及其所占比例的增高, 以及磷脂头部基团的改变[30]。在不同温度环境下栖息鱼类的线粒体膜磷脂组分的改变可使膜物理动态特征维持相对稳定, 生活在暖水中的鱼类线粒体膜流动性低于冷水性鱼[35]。在低温下膜磷脂多不饱和度的增加, 有利于 O_2 在胞质与线粒体之间的转运[36]。

膜在进化冷适应中产生的不饱和度的增加会致使其易受到活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)的过氧化作用[37], 生活在不同环境下的鱼体在进化过程中会有亦会产生相应的适应机制。例如, 南极鱼血浆中 α-维生素 E(最有效的脂溶性抗氧化剂)的含量比温带鱼高 5 倍[38]。由于 ROS 的形成在 O_2 水平升高和内膜质子动力势最大时最高[39], 长期进化冷适应中鱼类线粒体在最大氧化能力上的补偿效应相对较弱, 这在一定程度上避免了 ROS 的形成, 其适应程度相应更大。

2.4 质子漏速率的改变

恒温动物线粒体质子漏速率高于变温动物, 这与其膜不饱和度的区别一致[40, 41]。冷适应鱼类线粒体膜不饱和度增加可使其底物氧化过程中质子漏的速率也相应增加, 如南极鱼(*Lepidonotothen nudifrons*)肝脏线粒体状态 4 呼吸率和质子漏速率的热敏感度要高于其氧化磷酸化的热敏感度[42], 在相同温度条件下会降低能量效率。不过南极鱼类生存的环境温度极低, 氧化磷酸化与质子漏速率的比值增大, 线粒体膜不饱和度的增加不会对其能量代谢效率产生明显的负面效应。

2.5 酶活力的改变

某些长期生活在低温环境下鱼类特定组织中一些与线粒体代谢相关的酶活性相对较高。Crockett 和 Sidell[33]研究了不同纬度的温带和极地鱼类红肌中有氧代谢酶的活性, 发现在 1℃条件下测定, 南极地区鱼类的单位肌肉组织重量的 CS 和 CCO 的活性是温带鱼类的 1.5—5 倍。Kawall, *et al*.[43]发现, 在 10℃条件下, 南极鱼脑组织中 CS 的活性为热带/亚热带鱼的 1.9 倍; 在其各自的正常的生活温度条件下(南极鱼: 0℃; 热带/亚热带鱼: 25℃)测定时, 南极鱼脑组织中的 CS 活性为热带/亚热带鱼类的 48%, 表现出对冷环境的部分代谢补偿。

值得特别提出的是, 鱼体组织线粒体代谢的功能特征多受其生态习性的影响[27, 44], 由于在极地和热带两个不同纬度水环境的鱼类群落中很难找到生态习性相似, 并在系统发生上近缘的物种, 这对于开展代谢补偿效应的比较研究中是一个困难因素, 因此有关进化适应型代谢补偿研究资料的报道还不够充分。Kawall, *et al*.[43]在对多种南极鱼和热带及亚热带鱼类组织代谢研究中发现, 鱼类脑组织线粒体的代谢能力在种间的变异较小, 提出脑可以作为此类研究的一个较为理想组织。

3 表型适应型的代谢补偿机制——季节温度驯化效应

在广大温带地区, 自然水体以年为周期的季节温度变化是一个长期的渐进过程, 生活在其间的鱼类受到了季节水温渐变的影响, 或伴随水温渐变而发生变化的环境生态因子的刺激, 体内多个代谢途径的运转速率会紧随这些因子的渐变进行调节而产生补偿性的改变, 对组织线粒体的能量代谢机制进行逆向调整, 以抵消由于体温随环境温度改变对体内生理生化过程的热动力学效应, 缓冲环境温度改变对于机体的负面冲击, 从而尽可能地维持其生理功能原有的活性[16, 45, 46], 增强对环境的适应性[4]。即在季节驯化过程中, 鱼类个体以相同的遗传学结构应对不同季节的环境温度, 对其体内组织线粒体的结构、数量及性质进行适应性调整, 产生了表型适应型的代谢补偿作用。线粒体功能具有极大的可塑性: 其数量和氧化能力在同一个体不同组织之间可以相差几倍[46, 47]。季节气候变化对动物生理状况的修饰作用被研究者们称为“季节驯化 (Seasonal Acclimatization)”; 而在在实验研究中, 为了明确温度因子的作用, 在控制其他随环境空间或季节时间而变化的因子(如: 盐度、光周期等)保持恒定的条件下, 仅由温度因子的渐变而诱导的代谢机制的调整则被直接称为“温度驯化(Thermal Acclimation)”作用。

3.1 线粒体数量的调整

一些鱼类经过低温驯化后其线粒体的体积密度会增加, 从而为底物和腺苷酸的扩散及氧的交换提供更大的

面积。在冷驯化条件下, 肌肉线粒体体积密度的增加主要出现于线粒体体积密度相对较低的白肌中[48]。在 5℃下驯化的斑鲈(*Morone saxatilis*)肌肉组织中线粒体密度增加了 50%[49], 经过冷驯化的欧洲鲫鱼肌肉线粒体的量也明显增加[50]。而鱼体的红肌组织经冷驯化后, 往往会增强其线粒体的氧化能力或线粒体脊的表面积, 而不是线粒体的体积密度。因为较大的线粒体体积密度会降低肌原纤维的体积密度, 就会减弱肌肉的收缩能力, 而线粒体脊表面积的增加或线粒体氧化能力的提高会避免这种负面影响[7]。例如, 冷驯化的虹鳟(Oncorhynchus mykiss)红肌增加了线粒体脊密度而无线粒体体积密度的改变[45]。Johnston, *et al*.[29]和 Fangue, *et al*.[32]发现同种鱼生活在暖气候带的群体具有较低的线粒体体积密度。

3.2　线粒体结构及组成的调整

一些鱼类在经历季节驯化或实验室温度驯化后, 其组织线粒体结构也会发生适应性的调整。已有大量研究揭示经过低温驯化的鱼类肌肉组织内的脂质含量的增加, 促进了 O_2 在胞质与线粒体之间的转运[49, 51]。Guderley, *et al*.发现冬季虹鳟红肌组织线粒体氧化能力的改变与线粒体膜脂肪酸组分的改变有关, 冷驯化使膜的总体不饱和度和特殊不饱和脂肪酸的水平提高[11]。此外, 鱼体可以通过增加脂肪酸结合蛋白的浓度抵消低温条件下 O_2 扩散系数的降低[52]。

此外, 一些鱼类还会通过增加自身脂质储备量和增强脂质氧化能力来补偿低温环境的影响。在 5℃下驯化的斑鲈(*Morone saxatilis*)肌肉纤维脂质滴的体积密度及其脂质氧化能力均高于在 25℃下驯化的值[49]; 虹鳟肌肉脂质储备能力及脂质氧化能力在实验室冷驯化和季节冷驯化中均得到提高[53]。

3.3　线粒体氧化能力的调整

单个线粒体氧化能力的提高是组织增加 ATP 生产能力的重要途径。长期的温度驯化引起的能量需求的变动可以改变组织的氧化能力, 其中线粒体的氧化能力通常也就随温度驯化而改变。Guderley 和 Johnston [54]采用短角杜父鱼(*Myoxocephalus scorpius*)为实验对象, 分别在 5℃和 15℃两个实验温度条件下驯化 2 个月后, 在 2.5、7.5、12.5 和 20℃下测定线粒体呼吸率, 结果发现: 经 5℃驯化的实验鱼红肌线粒体呼吸率在各个测定温度下均显著高于 15℃驯化组。多个研究者的结果也表明, 通过季节驯化的鱼体也有相同补偿作用发生, 冬季虹鳟的红肌线粒体氧化能力明显高于夏季鱼体[11, 16, 45]。虹鳟在冬季(环境温度为 5℃左右)经过 8 周 15℃的热驯化, 其红肌线粒体的代谢耗氧率显著降低[55]。经过低温驯化的北海绵鳚(*Zoarces viviparous*)的肝脏线粒体代谢耗氧率显著提高, 表现出了代谢补偿效应[56]。低温驯化可增强线粒体氧化能力的现象在温带鱼类也有较多的报道[11, 55]。一些研究发现线粒体氧化能力的改变一般会与膜磷脂中不饱和脂肪酸组分的改变伴随发生[2, 7, 11, 55]。

但是, 在此类实验中还是观察到一些例外现象, 如 Trigari, *et al*.[57]发现 12 周冷驯化(7℃)的海鲈(*Dicentrarchus labrax*)肝脏和心脏线粒体对谷氨酸的氧化率与 22℃下驯化的实验鱼相比, 并没有得到显著提高, 表明在温度驯化中, 线粒体的代谢能力并非总是会产生补偿作用的。

3.4　线粒体氧化酶活性的调整

氧化能力的增强通常与线粒体一些代谢酶活性的改变有关。一些广温性鱼类在经过一定时期的冷驯化后会提高一些代谢关键酶的活性来增强其代谢能力, 以适应低温环境。Lannig, *et al*.将南极粘鱼(Pachycara brachycephalum)分别在 0℃和 5℃两个温度条件下驯化 10 个月后, 测定其各自肝脏中 CS 和 IDH 的活性, 结果发现两种酶在高温驯化条件下都要显著低于低温驯化组[56]。Lucassen, *et al*.[47]发现鳕鱼(*Gadus morhua*)经过冷驯化后, 其肝脏和白肌线粒体的 CS 和 CCO 活性均增强, 存在代谢补偿效应。在低于 6℃下驯化的一些温带鱼, 其肌肉线粒体酶活性升高[58, 59]。冬季虹鳟的红肌组织中的 CPT、CCO 和 CS 的活性要高于夏季组[45]。Kraffe, *et al*.[55]发现经过长期热驯化的虹鳟红肌线粒体 CCO 活性显著降低。虹鳟在夏季逐步升高的水温环境中, 其红肌线粒体氧化丙酮酸和棕榈酰肉毒碱的能力降低, 并且伴随着酶活力的降低(CS、CCO 及 CPT)。

3.5　***ABT*** 值的变化

经过温度驯化的广温性变温动物通常会对其线粒体的 *ABT* 值进行修饰, 在高温下驯化的个体的 *ABT* 值比在低温下驯化的个体要升高 5—7℃[17, 28]。但在对狭温性鱼类的温度驯化实验中, 却没有观察到这些种类具有对其 *ABT* 值进行修饰的能力[17, 60]。Weinstein 和 Somero [18]认为, *ABT* 值与鱼类生存环境的最高温度紧密相关, 而与其环境的平均温度无关。他们提出, 广温动物在进化中形成了耐受高于环境平均温度的能力, 即线粒体具有了与环境温度波动相适应的一定幅度的温度耐受范围; 而狭温性动物生存环境的平均温度接近或等于(对于极端狭温性动物而言)的最高温度, 不需要对温度耐受进行一定幅度的调整来适应环境。无进化选择的压力, 也就没有(也无须)发展出该补偿性的机制。Dahlhoff 和 Somero[17]发现广温性变温动物在温度驯化中可修饰其线粒体 *ABT* 值的现象伴随着线粒体膜结构的变化发生。实验检测结果表明, 膜的可流动性与驯化温度呈显著的负相关, 而驯化温度越高, 则膜的饱和脂肪酸组成越高, 其 *ABT* 值也相应升高。

4　个体水平的代谢补偿与线粒体水平代谢调节的关系

鱼类的体温与周围水体时刻处在动态平衡中, 线粒体可及时调节氧化磷酸化的速率以适应机体对 ATP 需求的急性变化[61], 而当环境因子或生理状态发生持续性的

渐进变化时，机体还可以逐步对多个组织线粒体生产ATP 的能量代谢过程进行调整，改变这些组织的代谢速率，以适应这类持续性的长期变化[7, 62]。多个研究者提出，机体在各个组织结构水平都可能进化出一系列适应环境温度波动的调节机制[4, 63, 64]。在进化或季节驯化过程中，鱼体内细胞、组织和器官以至个体各结构水平的代谢机制都可能发生适应性的调整，而最终整合形成了动物个体水平的代谢补偿效应 [65]]。个体代谢水平的温度补偿效应已在多种鱼类的实验研究中被发现。

鱼类经历了一定时间的温度驯化后，在相同的温度条件下，其代谢率将高于(当温度长期下降后再复原至该温度时)或低于(当温度长期上升后再复原至该温度时)原来水平 [63]。在 10℃下驯化的金鱼 (*Carassius carassius*)静止代谢率较 30℃驯化的提高 25%[66]，5℃驯化的鲫鱼静止代谢率比在 20℃下驯化提高 60%—70%，太阳鱼的也表现出了类似的代谢补偿效应[67]。Evans[68]对虹鳟代谢补偿的研究结果表明，分别在 10 和 20℃进行驯化，热驯化使静止代谢率降低 53%，而冷驯化则使静止代谢率升高 35%。罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)分别在 20.5℃和 26.5℃条件下驯化 3 个月后，低温驯化组的鱼个体在 20、25、30℃下测定的静止代谢率均显著高于高温驯化组[69]。许多研究还表明生活于不同温度带的鱼类在静止代谢上已产生了适应性的调整。有关此类代谢补偿现象的研究热点集中于南极鱼类和温带、热带鱼类之间代谢率资料的比较。在相同的低温条件下，南极鱼类日常代谢率相对高于温带和热带鱼类，即出现了代谢补偿效应[70]。热带鱼在其生活的底限温度(12—15℃)条件下的静止代谢率值接近于南极鱼在–1℃条件下的静止代谢率[71]。这些研究结果从进化的角度揭示了个体水平代谢补偿效应的存在。

但也有研究发现一些鱼类经过温度驯化后并无个体代谢率的明显变化。南极粘鱼经温度驯化后其整体水平并无代谢补偿效应出现[56, 72]，生活在热带海洋的条纹斑竹鲨(*Chiloscyllium plagiosum*)幼鱼经过低温驯化后也没表现出个体静止代谢率的增加[73]。此类“例外”现象是因为季节气候或温度变化对于这些相关类群的有氧代谢功能不能产生适应性的“驯化作用”，还是另有代谢补偿机制而尚未找到适当的实验方法予以有效地检测？

当对同一动物的线粒体代谢补偿与个体水平的代谢补偿同时进行检测时发现，在一些种类，温度驯化可以使个体水平和器官线粒体水平同时产生代谢补偿的能力[74]。相反，在另一些种类，即使线粒体水平出现了代谢补偿，但其整体水平并不发生代谢补偿，或者产生的补偿甚微[32, 56, 73, 75]。因此 Yan 和 Xie[75]提出，既然机体个体水平的代谢补偿为体内各种组织器官共同作用的结果，那么，上述的后一类现象只能理解为鱼体内其他相当部分的器官组织在季节驯化中产生的代谢机制的调整作用甚微或没有进行调整。因此，值得观测季节驯化中同种鱼体内不同组织器官间线粒体代谢补偿效应的差异，通过比较研究，以验证各器官组织在驯化中是否存在代谢补偿效应的不同步性或组织特异性。

5 器官水平的代谢补偿与线粒体水平代谢调节的关系

在同一机体内各种器官和组织具有不同的功能，其代谢途径的类型及功能应当各有特征，季节驯化或者温度驯化使生物体进行能量代谢机制的调整应当与自身能量需求所发生的变化相适应[76]。某些鱼类在季节驯化中对酶活力及线粒体代谢机制进行的补偿性调整相当显著，但其整体动物水平的代谢补偿效应并不明显[73, 77]，表明在动物的某一结构水平观察到的结果并不总是能够反映整体动物的状况。由于体内不同器官组织具有其独特的功能、能量需求及底物类型的差异，在个体面临环境的变化或受到生理限制时，各器官组织所承担的抗逆性压力不同，其线粒体功能的适应性调节机制不同[78, 79]。因而，由季节驯化所诱导的各个器官代谢补偿效应的强度则可能不尽相同。已有的研究发现，线粒体代谢在冷驯化过程中的适应性调整存在着组织特异性[6, 80−82]。不同组织之间线粒体代谢能力在季节或者温度驯化后所表现出的补偿效应强度存在差异，经冷驯化后的鳕鱼的肌肉组织线粒体 CS 和 CCO 活性均得到提高，在肝脏中仅有 CS 活性显著增强，CCO 活性并无改变[47]。不仅如此，一些鱼类的不同组织之间不仅代谢补偿的强度不同，出现代谢补偿的所必需的温度驯化时间也存在差异。三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)经温度驯化后其肝脏线粒体代谢的补偿效应出现在温度处理后 1 周之内，而在红肌中则延迟至 4—9 周后才出现该效应[82]。

在对恒温动物的研究中发现，动物的基础代谢率(BMR)存在着明显的季节性变化，在冬季和秋季较高，其内部器官质量的变化也有明显相关的季节性，冬季和秋季动物的心脏、肝脏、肾脏、小肠和总消化道的相对质量都显著高于春夏季节[83]。在鱼类中也存在着类似的现象，一些鱼体在经过温度驯化或季节驯化过程中，会对某些器官组织的相对质量进行调整来适应不同温度环境下能量代谢的需求[22, 28, 77]。长期生活在低温条件下的极地鱼类通过增加红肌相对重量来提高鱼体的有氧代谢能力[28]，经过低温驯化的温带广温性鱼类的红肌相对重量也有所增加，例如鲤鱼(Cyprinus carpio)、斑鲆、暗色狗鱼(*Esox niger*)和三刺鱼等[71, 84, 85]。Lanning, *et al*.[56]为检测狭温性的极地鱼和广温性的北海鱼对温度驯化所表现出的代谢补偿效应，对南极粘鱼和北海绵鳚进行了为期 10 个月如下的驯化处理：南极粘鱼则分别在 0℃(对照组)和 5℃温度条件下驯化，而北海绵鳚分别在 5℃和 10℃(对照组)温度条件下驯化。结果发现两种鱼的肝指数在低温驯化条件下均显著增大，而单位重量组织中的线粒体蛋白含量并

无改变。Jankowsky, *et al*.[86]也发现，冷驯化对鳗鲡(*Anguilla anguilla*)肝脏单位质量组织的耗氧率没有影响，但其肝器官指数显著增加，表明肝脏在低温条件下通过肝细胞的增殖来进行功能的维持。以上现象在一定程度上表明肝脏组织的氧化能力的冷补偿效应跟器官重量增加有关。同时，一些研究也发现，同种鱼类不同组织的线粒体在数量和结构等方面经温度驯化后亦存在差异[32, 82]。

综上所述，从已有的研究结果可以归纳出以下几个要点：(1)温度驯化对同一个体的各种器官组织的作用有可能不一致，有的产生了代谢补偿效应，有的没有产生补偿效应或产生补偿效应的强度甚微。(2)器官水平的代谢补偿效应的形成主要有 3 条途径，一是该器官组织中单个线粒体代谢能力的改变，二是单位质量组织的线粒体含量(即组织单位体积线粒体密度)的改变，三是器官组织总质量的改变；而后者可以看作是器官组织所含线粒体总量的改变。(3)在对驯化中可产生补偿效应的某一特定器官，这 3 条途径可能同时发生作用，也可能只是对其中的一条或两条途径进行了调整。如南方鲇经季节驯化后，其冬季鱼体肝器官组织的单位体积线粒体密度没检测到变化，但肝组织的单位线粒体蛋白(作为单个线粒体的间接指标)的氧化代谢能力与肝器官指数(肝器官质量与鱼体总质量之比)均有明显上升[75]。因此，季节驯化对肝器官的总效应产生于单个线粒体代谢能力的提升和肝器官线粒体总含量的增加，二者效应叠加，其补偿作用的强度就大大高于单个线粒体所反映的季节驯化效应的强度。

器官若具有代谢补偿效应，其生理活动对于环境温度的波动则具有一定程度的独立性，增强了对环境适应的能力。那么，同一个体内各器官组织受季节温度驯化所诱导而产生的代谢补偿效应的强度不一致的生物学意义是什么？ Lannig, *et al*.[6]提出，季节驯化使机体产生代谢补偿效应的机制调整的过程中需要消耗额外的能量，其个体的能量分配模式因此而发生改变，即对生长及繁殖的能量投入比例会相应减小。这样，在物种增强对环境胁强的耐受能力，从而扩大种群可利用生境范围，与增强种群繁殖能力的两向适应策略之间存在能量资源配置的权衡(Trade-off)作用。Guderley[7]综述了大量相关的研究资料提出，当鱼体适应低温环境时，其线粒体膜的脂肪酸的多不饱和度将升高以提高其呼吸率，但这同时会加速活化氧(ROS)的形成，使质子漏及膜的过氧化作用加快。因此他认为，线粒体代谢补偿机制的调整是“双刃剑(Double-edged sword)”，在增强对环境胁迫的抗逆性的同时，也会自身产生损害性作用。那么，对鱼体线粒体的耗氧代谢能力的调整范围或强度尽可能减小，就会使有害作用降至最低。鱼体内某些器官整体的代谢补偿作用十分明显，可能这些器官对于鱼体生存于极端温度环境具有十分重要的适应意义，因此而消耗的能量也是必要而有意义的代价；而另一些器官组织在季节驯化过程中没有产生或只是小幅度地产生了代谢补偿的调整，这些器官虽然不能通过补偿作用较好地抵消环境变化产生的不利影响，但不至于危及鱼体维持生存的基本生命活动，而同时又尽可能减少了对自身代谢机制进行修饰多消耗的能量及其他相依的负面效应，这应当是有利于个体及种群的总适合度最大化的能量资源配置模式及代谢适应对策。

6　小结

文献资料反映，有关鱼类适应季节温度变化的代谢补偿调节机制的研究已经涉及分子、细胞、个体以至种群等各个水平，本文侧重于对线粒体水平的调控机制已有研究结果的综述，旨在为该方向具体研究工作提供初步的参考。但自然界季节驯化现象还可能有其他多种因素的效应，并且存在各水平多种调控机制之间的联系及整合作用。因此，在探讨具体科学问题时，应从系统及整体的角度，对所得实验观测资料可以验证的观点和理论予以适当的界定；同时学科的发展也期待对季节驯化现象进行多个层次水平的整合性研究，为我们深入地理解动物对环境季节波动的适应机制提供更系统的实验资料。

参考文献:

[1] Hybers P, Curry W. Links between annual, Milankovitch, and continuum temperature variability [J]. *Nature*, 2006, **441** (7091): 329—332

[2] Seebacher F, Brand M D, Else P L, *et al*. Plasticity of oxidative metabolism in variable climates: molecular mechanisms [J]. *Physiological Biochemistry and Zoology*, 2010, **83**(5): 721—732

[3] Hulbert A J, Else P L. Membranes as possible pacemakers of metabolism [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2000, **199**: 257—274

[4] Guderley H, St-Pierre J. Going with the flow or life in the fast lane: contrasting mitochondrial responses to thermal change [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, **205**: 2237—2249

[5] Moyes C D, Hood D A. Origins and consequences of mitochondrial variation [J]. *Annual Review of Physiology*, 2003, **65**: 177—201

[6] Lannig G, Eckerle L G, Serendero I, *et al*. Temperature adaptation in eurythermal cod: a comparison of mitochondrial enzyme capacities in boreal and Arctic populations [J]. *Marine Biology*, 2003, **142**: 589—599

[7] Guderley H. Metabolic responses to low temperature in fish muscle [J]. *Biological Reviews*, 2004, **79**: 409—427

[8] Brand M D, Chien L F, Ainscow E K, *et al*. The causes and functions of mitochondrial proton leak [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1994, **1187**: 132—139

[9] Estabrook R W. Mitochondrial respiratory control and the polarographic measurement of ADP: O ratios [J]. *Methods of*

Enzymology, 1967, **10**: 41—47

[10] Nicholls D G, Ferguson S J. Bioenergetics 2 [M]. London: Academic Press. 1992

[11] Guderley H, St-Pierre J, Couture P, *et al*. Plasticity of the properties of mitochondria from rainbow trout red muscle with seasonal acclimatization [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1997, **16**: 531—541

[12] Sugizaki M, Lucchiari P H, Malucelli M I C, *et al*. Respiration and oxidative phosphorylation of mitochondria from tissues and organs of Antarctic fish [J]. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 1997, **10**: 145—152

[13] Yan Y L, Xie X J, Yuan L Q. Effects of temperature on oxygen consumption rate in metabolism of mitochondria isolated from liver of the Southern Catfish, *Silurus meridionalis* Chen [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, **32**(2): 237—243 [闫玉莲, 谢小军, 袁伦强. 温度对南方鲇肝组织离体线粒体代谢耗氧率的影响. 水生生物学报, 2008, **32**(2): 237—243]

[14] Sidell B D, Hazel J R. Temperature affects the diffusion of small molecules through cytosol of fish muscle [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1987, **129**: 191—203

[15] Brand M D, Murphy M P. Control of electron flux through cytochrome oxidase [J]. *Biochemical Journal*, 1987, **243**: 499—505

[16] Guderley H, St-Pierre J. Seasonal cycles of mitochondrial ADP sensitivity and oxidative capacities [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1999, **169**: 474—480

[17] Dahlhoff E, Somero G N. Effects of temperature on mitochondria from abalone (Genus *Haliotis*): adaptive plasticity and its limits [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1993, **185**: 151—168

[18] Weinstein R B, Somero G N. Effects of temperature on mitochondrial function in the Antarctic fish *Trematomus bernacchii* [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1998, **168**: 190—196

[19] Nickerson D M, Facey D E, Grossman G D. Estimating physiological thresholds with continuous two-phase regression [J]. *Physiological Zoology*, 1989, **62**: 866—887

[20] Dahlhoff E, O'Brien J, Somero G N, *et al*. Temperature effects on mitochondria from hydrothermal vent invertebrates: evidence for adaptation to elevated and variable habitat temperature [J]. *Physiological Zoology*, 1991, **64**: 1490—1508

[21] Parmesan C. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, **37**: 637—669

[22] Pörtner H O, Knust R. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance [J]. *Science*, 2007, **315**: 95—97

[23] Krogh A.The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals [J]. *Internationale Zeitschrift fiir physikalisch-chemische Biologic*, 1914, **1**: 491—508

[24] Scholander P F, Flagg W, Walter V, *et al*. Climatic adaptations in arctic and tropical poikilotherms [J]. *Physiological Zoology*, 1953, **26**: 67—92

[25] Holeton G F. Metabolic cold adation of polar fish: fact or artifact [J]? *Physiological Zoology*, 1974, **47**: 137—152

[26] Clarke A. What is cold adaptation and should we measured it [J]? *American Zoologist*, 1991, **31**: 81—92

[27] Zimmermann C, Hubold, G. Respiration and activity of Arctic and Antarctic fish with different modes of life: a multivariate analysis of experimental data [A]. In: di Prisco G, Pisano E, Clarke A (Eds.), Fishes of Antarctica. A Biological Overview [C]. Berlin: Springer-Verlag. 1998, 163—174

[28] Johnston I A, Guderley H, Franklin C E, *et al*. Are mitochondria subject to evolutionary temperature adaptation [J]? *Journal of Experimental Biology*, 1994, **195**: 293—306

[29] Johnston I A, Calvo J, Guderley H, *et al*. Latitudinal variation in the abundance and oxidative capacities of mitochondria perciform fishes [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1998, **201**: 1—12

[30] Hazel J R, Williams E E. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environment [J]. *Progress in Lipid Research*, 1990, **29**: 167—227

[31] O'Brien K M, Sidell B D. The interplay among cardiac ultrastructure, metabolism and the expression of oxygen-binding proteins in Antarctic fishes [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2000, **203**: 1287—1297

[32] Fangue N A, Richards J G, Schulte P M. Do mitochondrial properties explain intraspecific variation in thermal tolerance [J]? *Journal of Experimental Biology*, 2009, **212**: 514—522

[33] Crockett E L, Sidell B D. Some pathways of energy metabolism are cold adapted in Antarctic fishes [J]. *Physiological Zoology*, 1990, **63**: 472—488

[34] Johnston I A, Camm J P, White M. Specialisations of swimming muscles in the pelagic Antarctic fish *Pleuragramma anurcticum* [J]. *Marine Biology*, 1988, **100**: 3—12

[35] O'Brien J, Dahlhoff E, Somero G N. Thermal resistance of mitochondrial respiration: hydrophobic interactions of membrane proteins may limit thermal resistance [J]. *Physiological Zoology*, 1991, **64:** 1509—1526

[36] Sidell B D. Intracellular oxygen diffusion: the roles of myoglobin and lipid at cold body temperature [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1998, **201**: 1119—1128

[37] Pamplona R, Portero-Otín M, Ruiz C, *et al*. A low degree of fatty acid unsaturation leads to lower lipid peroxidation and lipoxidationderived protein modification in heart mitochondria of the longevous pigeon than in the short-lived rat [J]. *Mechanisms of Ageing and Development*, 1999, **106**: 283—296

[38] Gieseg S P, Cuddihy S, Jonathan V H, *et al*. A comparison of plasma vitamin C and E levels in two Antarctic and two temperate water fish species [J]. *Comparative Biochemistry*

and Physiology, 2000, **12**(B): 5371—378

[39] Abele D, Heise K, Pörtner H O, *et al*. Temperature-dependence of mitochondrial function and production of reactive oxygen species in the intertidal mud clam *Mya arenaria* [J]. J*ournal of Experimental Biology*, 2002, **205**: 1831—1841

[40] Brand M D, Couture P, Else P L, *et al*. Evolution of energy metabolism: proton permeability of the inner membrane of the liver mitochondria is greater in a mammal than in a reptile [J]. *Biochemical Journal*, 1991, **275**: 81—86

[41] Brookes P S, Buckingham J A, Tenreiro A M, *et al*. The proton permeability of the inner membrane of liver mitochondria from ectothermic and endothermic vertebrates and from obese rats: correlations with standard metabolic rate and phospholipid fatty acid composition [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1998, **119**(B): 325—334

[42] Hardewig I, Peck L S Pörtner H O. Thermal sensitivity of mitochondrial function in the Antarctic Notothenioid, *Lepidonotothen nudifrons* [J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1999, **169**: 597—604

[43] Kawall H, Torres J, Sidell B, *et al*. Metabolic cold adaptation in Antarctic fishes: evidence from enzymatic activities of brain [J]. *Marine Biology* , 2002, **140**: 279—286

[44] Morris D J, North A W. Oxygen consumption of five species of fish from South Georgia [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1984, **78**: 75—86

[45] St-Pierre J, Charest P M, Guderley H. Relative contribution of quantitative and qualitative changes in mitochondria to metabolic compensation during seasonal acclimatisation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1998, **201**: 2961—2970

[46] Seebacher F, Guderley H, Elsey R M, *et al*. Seasonal acclimatisation of muscle metabolic enzymes in a reptile (*Alligator mississippiensis*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2003, **206**: 1193—1200

[47] Lucassen M, Koschnick N, Eckerle L G, *et al*. Mitochondrial mechanisms of cold adaptation in cod (*Gadu morhua* L.) populations from different climatic zones [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2006, **209**: 2462—2471

[48] Hubley M J, Locke B R, Moerland T S. Reactiondiffusion analysis of the effects of temperature on high-energy phosphate dynamics in goldfish skeletal muscle [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1997, **200**: 975—988

[49] Egginton S, Sidell B D. Thermal acclimation induces adaptive changes in subcellular structure of fish skeletal muscle [J]. *American Journal of Physiology*, 1989, **256**: R1—R9

[50] Londraville R L, Sidell B D. Ultrastructure of aerobic muscle in Antarctic fishes may contribute to maintenance of diffusive fluxes [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1990, **150**: 205—220

[51] Desaulniers N, Moerland T S, Sidell B D. High lipid content enhances the rate of oxygen diffusion through fish skeletal muscle [J]. *American Journal of Physiology*, 1996, **271**: R42—R47

[52] Londraville R L, Sidell B D. Cold acclimation increases fatty acid binding protein concentration in aerobic muscle of striped bass, *Morone saxatilis* [J]. *Journal of Experimental Zoology*, 1996, **275**: 36—44

[53] Egginton S, Cordiner S, Skilbeck C. Thermal compensation of peripheral oxygen transport in skeletal muscle of seasonally acclimatised trout [J]. *American Journal of Physiology*, 2000, **279**: R375—R388

[54] Guderley H, Johnston I A. Plasticity of fish muscle mitochondria with thermal acclimation [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1996, **199**: 1311—1317

[55] Kraffe E, Marty Y, Guderley H. Changes in mitochondrial oxidative capacities during thermal acclimation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: roles of membrane proteins, phospholipids and their fatty acid compositions [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2007, **210**: 149—165

[56] Lannig G, Storch D, Pörtner H O. Aerobic mitochondrial capacities in Antarctic and temperate eelpout (*Zoarcidae*) subjected to warm versus cold acclimation [J]. *Polar Biology*, 2005, **28**: 575—584

[57] Trigari G, Pirini M, Ventralla V, *et al*. Lipid composition and mitochondrial respiration in warm- and cold-adapted sea bass [J]. *Lipids*, 1992, **27**: 371—377

[58] Guderley H, Foley L. Anatomic and metabolic responses to thermal acclimation in the ninespine stickleback, *Pungitius pungitius* [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1990, **8**: 465—474.

[59] Guderley H, Lavoie B A, Dubois N. The interaction among age, thermal acclimation and growth rate in determining muscle metabolic capacities and tissue masses in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1994, **13**: 419—431

[60] Gonzalez-Cabrera P J, Dowd F, Pedibhotla V K, *et al*. Enhanced hypo-osmoregulation induced by warm-acclimation in Antarctic fish ismediated by increased gill and kidney Na^+/K^+-ATPase activities [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1995, **198**: 2279—2291

[61] Leary S C, Battersby B J, Moyes C D. Inter-tissue differences in mitochondrial enzyme activity, RNA and DNA in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1998, **201**: 3377—3384

[62] Martin N, Kraffe E, Guderley H. Effect of day length on oxidative capacities of mitochondria from red muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2009, **152**(A): 599—603

[63] LeMoine C M R, Genge C E, Moyes C D. Role of the PGC-1 family in the metabolic adaptation of goldfish to diet and temperature [J]. *Journal of Experimental Biolog*, 2008, **211**: 1448—1455

[64] McClelland G B, Craig P M, Dhekney K, *et al*. Temperature and exercise-induced gene expression and metabolic enzyme

changes in skeletal muscle of adult zebrafish (*Daniorerio*) [J]. *Journal of Physiology*, 2006, **577**: 307—316

[65] Johnson T P, Bennett A F. The thermal acclimation of burst escape performance in fish: an integrated study of molecular and cellular physiology and organismal performance [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1995, **198**: 2165—2175

[66] Kanungo M S, Prosser C L. Physiological and biochemical adaptation of goldfish to cold and warm temperatures I. Standard and active oxygen consumptions of cold- and warm-acclimated goldfish at various temperatures [J]. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 1959, **54**: 259—263

[67] Roberts J L. Metabolic compensation for temperature in sunfish [A]. In: Prosser C L (Ed.), Molecular Mechanisms of Temperature Adaptation [C]. Washington D C: American Association for the Advancement of Science. 1967, 245—262

[68] Evans D O. Metabolic thermal compensation by rainbow trout: effects on standard metabolic rate and potential usable power [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1990, **119**: 585—600

[69] Mwangangi D M, Mutungi G. The effects of temperature acclimation on the oxygen consumption and enzyme activity of red and white muscle fibres isolated from the tropical freshwater fish *Oreochromis niloticus* [J]. *Journal of Fish Biology*, 1994, **44**: 1033—1043

[70] Wohlsclag D E. Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica [J]. *Antarctic Research Book Series*, 1964, **1**: 33—62

[71] Johnston A, Battram J. Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments [J]. *Marine Biology*, 1993, **115**: 7—14

[72] Van Dijk P L M, Tesch C, Hardewig I, *et al*. Physiological disturbances at critically high temperatures: a comparison between stenothermal Antarctic and eurythermal temperate eelpouts (*Zoarcidae*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1999, **202**: 3611—3621

[73] Tullis A, Baillie M. The metabolic and biochemical responses of tropical whitespotted bamboo shark *Chiloscyllium plagiosum* to alterations in environmental temperature [J]. *Journal of Fish Biology*, 2005, **67**: 950—968

[74] Zheng W H, Li M, Liu J S, *et al*. Seasonal acclimatization of metabolism in Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2008, **151**(A): 519—525

[75] Yan Y L, Xie X J. Liver mitochondrial and whole-animal level metabolic compensation in a catfish during seasonal acclimatization [J]. *Current Zoology*, 2011, **57**(1): 109—115

[76] Daan S, Masman D, Groenewold A. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature [J]. *American Journal of Physiology*, 1990, **259**: R333—R340

[77] Pörtner H O. Physiological basis of temperature-dependent biogeography: trade-offs in muscle design and performance in polar ectotherms [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, **205**: 2217—2230

[78] Leverve X M, Fontaine E. Role of substrates in the regulation of mitochondrial function in situ [J]. *IUBMB Life,* 2001, **52**: 221—229

[79] Pfeiffer T, Schuster S, Bonhoeffer S. Cooperation and competition in the evolution of ATP-producing pathways [J]. *Science*, 2001, **292**: 504—507

[80] Lucassen M Schmidt A, Eckerle L G. *et al*. Mitochondrial proliferation in the permanent versus temporary cold: enzyme activities and mRNA levels in Antarctic and temperature zoarcid fish [J]. *American Journal of Physiology*, 2003, **258**: 1410—1420

[81] Rogers K, Thompson M B, Seebacher F. Beneficial acclimation: sex specific thermal acclimation of metabolic capacity in the striped marsh frog (*Limnodynastes peronii*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2007, **210**: 2932—2938

[82] Orczewska J I, Hartleben G, O'Brien K M. The molecular basis of aerobic metabolic remodeling differs between oxidative muscle and liver of threespine sticklebacks in response to cold acclimation [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 2010, **299**: R352—R364

[83] Liu J S, Li M. Phenotypic flexibility of metabolic rate and organ masses among tree sparrows Passer montanus in seasonal acclimatization [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2006, **52**(3): 469—477 [柳劲松, 李铭. 树麻雀代谢率和器官重量在季节驯化中的表型可塑性变化. 动物学报, 2006 , **52**(3): 469—477]

[84] Guderley H. Functional significance of metabolic responses to thermal acclimation in fish muscle [J]. *American Journal of Physiology*, 1990, **259**: R245—R252

[85] Sänger A M. Limits to the acclimation of fish muscle [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1993, **3**: 1—15

[86] Jankowsky D, Hotopp W, Seibert H. Influence of thermal acclimation on glucose production and ketogenesis in isolated eel hepatocytes [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 1984, **246**: R471—R478