

温度对中华倒刺鲃静止代谢及低氧耐受的影响*

何伟, 曹振东, 付世建

(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室 重庆市动物生物学重点实验室, 重庆 401331)

摘要:为考查温度对鱼类静止代谢率及低氧耐受能力的影响,本研究以中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为对象,分别在10、20和30℃条件下驯化2周,随后将实验鱼置于密闭呼吸室中测定静止代谢率,并通过“双线法”推出临界氧压(P_{crit})等相关参数。实验结果显示:随着温度的上升,中华倒刺鲃幼鱼静止代谢率($M_{O_{2rest}}$)、 P_{crit} 点所对应代谢率($M_{O_{2pcrit}}$)以及临界代谢范围(MMS)均显著上升($p < 0.05$); $M_{O_{2rest}}$ 的温度系数(Q_{10})在10~20℃和20~30℃间分别为2.54和1.27。而中华倒刺鲃幼鱼 P_{crit} 却不受温度变化的显著影响,表现出一定的保守性。研究表明,中华倒刺鲃幼鱼 P_{crit} 随温度的变化趋势并不与 $M_{O_{2rest}}$ 的变化趋势相吻合,这提示随温度的改变中华倒刺鲃可能还启用了其他生理、生化(和)行为学机制。

关键词:温度;静止代谢率;低氧耐受;中华倒刺鲃

中图分类号:Q594.1

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2013)06-0046-05

近些年来,全球气候变暖、水体污染和富营养化、水利工程的建设等因素导致许多水生生态系统频繁出现低氧现象^[1],鱼类的生存与繁衍面临水体缺氧的严峻挑战^[2]。当环境溶氧下降时,鱼类通常采用以下策略来应对低氧环境:降低代谢水平以降低能量需求,暂停或关闭部分生理活动,如运动、摄食等^[3];通过提高鳃部的摄氧能力,如增强鳃盖呼吸频率,改变鳃部形态等^[4];较多的开启无氧代谢以提供能量^[5]。

静止代谢率是鱼类静止状态下的能量消耗水平,反映其运行基本生理功能的维持能量消耗,通常以静止耗氧率($M_{O_{2rest}}$)表示。而临界氧压(Critical oxygen tension, P_{crit})为随着水中氧压的下降,鱼类静止代谢水平由相对稳定而转向下降过程的转折点所对应的环境氧压^[4],即鱼类能够维持基本生理功能的最低环境氧压。 P_{crit} 长期被认为是评价鱼类低氧耐受能力可靠的指标^[6]。 P_{crit} 值越低,表明鱼类低氧耐受能力越强^[5]。

自然环境具有很大的时空差异,温度、溶氧等水环境因子的变化必然影响鱼类的生理过程和行为方式。温度作为重要的生态因子,对鱼类的生长、摄食、代谢和运动等生理功能有着显著的影响^[7];另一方面,由于水体的理化性质,温度对水体饱和溶氧水平影响显著。因此,温度可能对鱼类的生存与低氧耐受能力产生重要的影响^[2]。

目前对不同鱼类的相关研究显示,温度对 P_{crit} 的影响并不尽相同^[8-10]。为了考查不同驯化温度对鲤科鱼类的低氧耐受能力的影响,本研究选择栖居于水体下层的广温性鲤科(Cyprinidae)鱼类——中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)为实验对象。该物种主要分布于长江流域,为中国主要淡水养殖鱼类^[11],分别测定不同驯化温度(10、20和30℃)下中华倒刺鲃幼鱼的静止代谢率,并推导出 P_{crit} 等相关参数,旨在揭示鲤科鱼类应对温度变化与低氧环境的适应性机制,为相关研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源与驯养

将购自重庆当地渔民的中华倒刺鲃幼鱼置于实验室自净化循环控温水槽中适应性驯养1周。驯养用水为曝气后自来水,水温为(20±1)℃,溶氧水平不低于8 mg·L⁻¹,每日以人工商业颗粒饲料饱足投喂1次,日换水量约为驯养水体的10%,光制为12 h光照:12 h黑暗。挑选驯养1周后身体健康的100尾中华倒刺鲃幼鱼作为实验对象。

* 收稿日期:2013-09-02 网络出版时间:2013-11-20 14:46

资助项目:国家自然科学基金(No. 31172096);重庆市自然科学基金重点项目(No. 2013jjB20003);重庆市教委科研项目(No. KJ130624)

作者简介:何伟,女,硕士研究生,研究方向为鱼类生理生化,E-mail:victoria0830@126.com;通讯作者:付世建,E-mail:shijianfu9@hotmail.com

网络出版地址: http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20131120.1446.201306.46_036.html

1.2 实验方案与操作方法

1.2.1 温度驯化 将挑选的中华倒刺鲃幼鱼随机分为 10 °C、20 °C 和 30 °C 实验组(每组样本量 $n=11$),分别置于 250 L 自净化循环控温水槽中,以每天 2 °C 的速度上升或维持至目标温度后持续 2 周。驯化期间实验鱼饲喂、水质维护及光周期均与适应性驯养时条件一致。实验前禁食 48 h。

1.2.2 静止代谢率测定 本实验根据不同驯化温度下静止代谢率大小,采用不同体积的密闭呼吸室,即 10、20 和 30 °C 组的呼吸室体积大小分别为 142、220 和 330 mL,进而对中华倒刺鲃幼鱼的静止代谢率进行测定,并且在各温度组起始溶氧值(约为 $8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)基本一致时开始记录数据,以确保不同温度下测定的时间尽可能一致^[2]。测定前测得 10、20、30 °C 组鱼的体质量分别为 (6.22 ± 0.42) 、 (4.52 ± 0.29) 、 $(6.33 \pm 0.44) \text{ g}$;体长分别为 (6.96 ± 0.14) 、 (6.59 ± 0.14) 、 $(7.05 \pm 0.17) \text{ cm}$ 。测定的具体操作为:将实验鱼转移至避光的呼吸室内适应 24 h,期间各呼吸室开启以实现呼吸室内外水体交换。开始测定时,呼吸室关闭并使用溶氧仪(HQ30, Hach Company, Loveland, Colorado, USA)每 2 min 连续监测溶氧变化,直到实验鱼失去平衡结束实验。所有实验鱼均在 90~180 min 内完成测定。若测定过程中实验鱼出现剧烈活动,所测数据不予统计,各温度组实际测定采用的样本数为 8^[4]。

1.3 参数计算

1.3.1 $M_{O_{2\text{rest}}}$ 和温度系数(Q_{10}) 根据溶氧变化和实验鱼体重大小计算实验鱼的 $M_{O_{2\text{rest}}}$ 变化,为

$$M_{O_{2\text{rest}}} = ([O_2]_k - [O_2]_{k+1})V / (t \times m)$$

式中, $M_{O_{2\text{rest}}}$ 为时间点 $k+1$ 的单位体重代谢率(单位为 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$,其中 mg 为鱼体耗氧质量单位); $[O_2]_k$ 为取样时间点 k 时的溶氧含量(单位: $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); $[O_2]_{k+1}$ 为下一个时间点的溶氧含量(单位: $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); V 为呼吸室的总体积扣除实验鱼体积(鱼的体积可根据其体重折算得到)后的体积(单位:L); t 为时间点 k 和 $k+1$ 间的间隔(单位:h); m 鱼的体重(单位:g)。

Q_{10} 值用于表征温度对动物体内生理过程快慢的影响,计算公式为

$$Q_{10} = (R_2 / R_1)^{10 / (t_2 - t_1)}$$

式中 t_1 、 t_2 为驯化温度, R_1 、 R_2 为该驯化温度下实验鱼的静止代谢率。

1.3.2 P_{crit} 和临界代谢范围(Marginal metabolic scope, MMS) 根据溶氧水平与静止代谢率之间的关系,采用“双线法”(Two-segmented straight lines)求出 $M_{O_{2\text{rest}}}$ 随溶氧下降而出现显著下降拐点,即为 P_{crit} (单位: $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)^[12]。

MMS 值可用来表示实验鱼的呼吸能力^[13],计算公式为

$$MMS = (M_{O_{2\text{pcrit}}} / P_{\text{crit}}) \times 1 \text{ DO}$$

式中, MMS 为临界代谢范围, DO 为溶氧水平(单位: $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$), $M_{O_{2\text{pcrit}}}$ 为在 P_{crit} 点时实验鱼的代谢率(MMS 、 $M_{O_{2\text{pcrit}}}$ 单位同 $M_{O_{2\text{rest}}}$)。

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 和 SPSS 17.0 对数据进行常规计算及统计处理,采用单因素方差分析对温度与静止代谢率和低氧耐受能力的相关指标进行分析,如方差分析差异显著则采用 Duncan 法进行组间多重比较。实验数据均以“平均值±标准误”(Mean±SE)表示,显著性水平为 $p < 0.05$ 。

2 结果

2.1 温度对中华倒刺鲃幼鱼静止代谢率及 Q_{10} 的影响

由表 1 可知,在 10、20、30 °C 驯化温度下,中华倒刺鲃幼鱼静止代谢率分呈现显著上升趋势($p < 0.05$); Q_{10} 值经计算在 10~20 °C 和 20~30 °C 分别为 2.54 和 1.27。

2.2 温度对中华倒刺鲃幼鱼 P_{crit} 、MMS 的影响

中华倒刺鲃幼鱼在 10、20 和 30 °C 驯化温度下, P_{crit} 值分别为 (1.18 ± 0.12) 、 (1.23 ± 0.08) 和 $(1.10 \pm 0.05) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,无显著差异(图 1),表 1 显示该点所对应的代谢率随温度升高显著上升($p < 0.05$)。同样表 1 还显示,在 10、20 和 30 °C 驯化温度下,中华倒刺鲃幼鱼 MMS 随温度的上升而显著增加($p < 0.05$)。

表 1 温度对中华倒刺鲃幼鱼静止代谢率及 P_{crit} 参数的影响Tab. 1 The effect of temperature on $M_{O_{2rest}}$ and P_{crit} parameters in juvenile *Spinibarbus sinensis*

温度/℃	$M_{O_{2rest}} / (\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$	$M_{O_{2pcrit}} / (\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$	MMS/ $(\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$
10	89.28 ± 12.04 ^a	75.40 ± 8.34 ^a	64.28 ± 4.10 ^a
20	226.53 ± 13.36 ^b	214.18 ± 11.89 ^b	175.38 ± 8.79 ^b
30	288.36 ± 12.01 ^c	278.09 ± 12.02 ^c	254.05 ± 13.00 ^c

注: a, b, c 表示同一列数据上标字母不同的数据之间差异显著 ($p < 0.05$)。

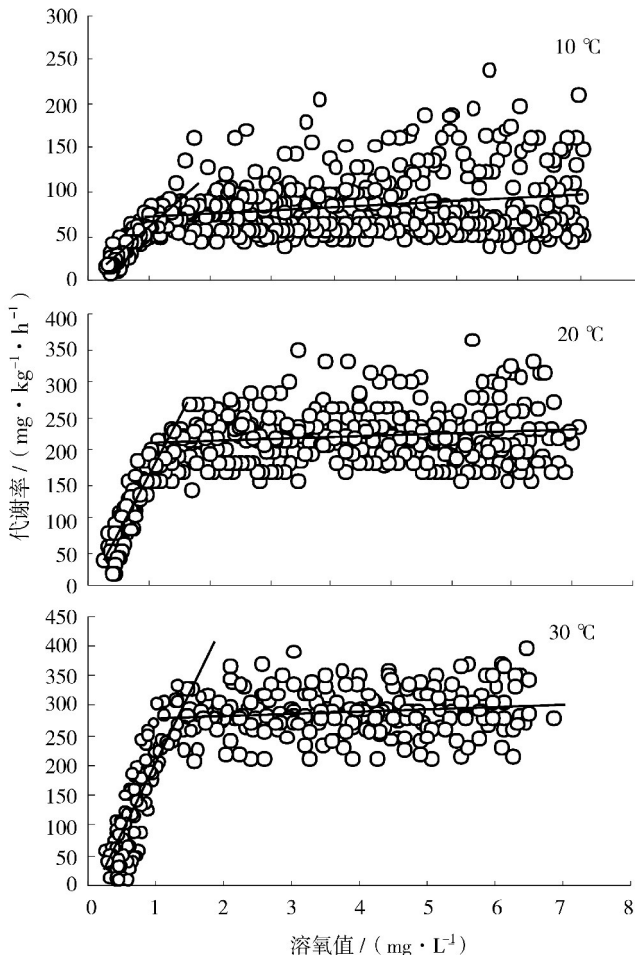


图 1 温度和溶氧水平对中华倒刺鲃幼鱼代谢率的影响

Fig. 1 The effect of temperature and dissolved oxygen level on M_{O_2} in juvenile *Spinibarbus sinensis*

3 讨论

3.1 温度对中华倒刺鲃幼鱼静止代谢率的影响

温度对鱼类能量代谢有着显著的影响。大量的研究表明,鱼类的代谢率及能量需求在一定的温度范围内均随着温度的升高而上升^[2]。已有报道显示,鲤鱼(*Cyprinus carpio*)幼鱼在 25 °C 的静止代谢率比 15 °C 时高出 83%^[14];瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachelli*)随着温度由 15 °C 上升至 30 °C,其静止代谢率提高了 86%^[15];相同的温度变化导致鳊鱼(*Parabramis pekinensis*)幼鱼静止代谢率提高了 1.25 倍^[2]。本研究中,中华倒刺鲃幼鱼在温度从 10 °C 上升到 20 °C 时,静止代谢率提高了 1.54 倍;当温度上升至 30 °C,静止代谢率较 20 °C 时提高了 0.27 倍。静止代谢率所对应的 Q_{10} 值分别为 2.54 和 1.27。 Q_{10} 值作为衡量温度变化对外温动物代谢过程影响的参数,在温度研究中被广泛采用。与本研究结果类似,鳊鱼的 Q_{10} 值在 15~20 °C、20~25 °C 和 25~30 °C 分别为 1.91、1.87 和 1.43^[2],表明低温对暖水性鲤科鱼类鳊鱼与中华倒刺鲃的代谢影响较高温更显著。另外不同的鱼类对温度的敏感性不同,冷水性鱼类如红大马哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)、切喉鲢(*Oncorhynchus clarki*)和太平洋鲑鱼(*Oncorhynchus* spp.)等最适的代谢温区为 15~20 °C^[16-18] 低于暖水性鲤科鱼类的最适代谢温区(20~30 °C)。

3.2 温度对中华倒刺鲃幼鱼 P_{crit} 的影响

P_{crit} 作为评价鱼类从环境中持续获取氧气的的能力,因此成为衡量鱼类低氧耐受能力的重要指标^[19],被研究者广泛采用。先前关于温度对鱼类 P_{crit} 影响的研究表明,不同的鱼类的 P_{crit} 对与温度变化的反应不尽相同,鳕鱼(*Gadus morhua*)、虹鳟(*Salmo gairdneri*)的 P_{crit} 值随温度的上升而上升^[8,10];红线鲃(*Etheostoma rufilineatum*)及鳊鱼的 P_{crit} 值随着温度的升高而降低^[2,20];而本研究结果显示,在 10、20 和 30 °C 下中华倒刺鲃幼鱼 P_{crit} 值没有显著差异,表现出一定的保守性,这与先前关于鲤鱼研究结果类似^[8]。

Richards 等人^[21] 研究发现 P_{crit} 主要受静止代谢率、鳃呼吸表面积、血红蛋白半饱和常数(P_{50})等 3 个因素影响。具有较低的 P_{crit} 值的鱼,往往具有较低的静止代谢率,较大的鳃呼吸表面积以及较高的血红蛋白氧亲和力^[5]。本实验的结果显示,尽管随着温度的升高中华倒刺鲃的代谢率显著上升($p < 0.05$),但是 P_{crit} 值却未见显著变化,这可能与该鱼在高温下能够获得氧气的的能力与运输氧气的能力的提高有关。具体生理生化和行为学机制可能涉及呼吸频率的加快、呼吸体积的增加、鳃部的可逆性改变以及血红蛋白氧亲和力的提高等方面^[5,21]。比如有研究者在对鲫鱼(*Carassius carassius*)、青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)、金鱼(*Carassius auratus*)的研究中发现,当面对低氧、运动及温度变化造成溶氧需求增加时,上述鱼类鳃部结构都会发生可逆性改变^[4,22,23]。但是,近期研究显示中华倒刺鲃鳃部结构缺乏这种适应性的变化^[24]。相关研究表明,大西洋鲑鱼

(*Acipenser oxyrinchus*) 15 °C时血红蛋白含量显著高于5 °C时的含量($p < 0.05$)^[25]。因此,其他包括血红蛋白氧亲和力的提高等因素可能是中华倒刺鲃 P_{crit} 未随温度显著变化的原因,而相关机制值得进一步深入研究。

参考文献:

- [1] Richards J G. Physiological, behavioral and biochemical adaptations of intertidal fishes to hypoxia[J]. The Journal of Experimental Biology, 2011, 214(2): 191-199.
- [2] 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.
Chen B J, CAO Z D, Fu S J, et al. Temperature effect on rest metabolic rate and hypoxia tolerance in Chinese bream (*Parabramis pekinensis*) [J]. Chinese Journal of Zoology, 2010, 45(5): 1-8.
- [3] 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 Biochemistry, 2012, 38(5): 1367-1377.
- [4] Fu S J, Brauner C J, Cao Z D, et al. The effect of acclimation to hypoxia and sustained exercise on subsequent hypoxia tolerance and swimming performance in goldfish (*Carassius auratus*) [J]. The Journal of Experimental Biology, 2011, 214(12): 2080-2088.
- [5] Henriksson P, Mandic M, Richards J G. The osmorepiratory compromise in sculpins: impaired gas exchange is associated with freshwater tolerance [J]. Physiological and Biochemical Zoology, 2008, 81(3): 310-319.
- [6] Mandic M, Lau G Y, Nijjar M, et al. Metabolic recovery in goldfish: a comparison of recovery from severe hypoxia exposure and exhaustive exercise [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 2008, 148(4): 332-338.
- [7] Guderley H. Metabolic responses to low temperature in fish muscle [J]. Biological reviews, 2004, 79(2): 409-427.
- [8] Ott M E, Heisler N, Ultsch G R. A re-evaluation of the relationship between temperature and the critical oxygen tension in freshwater fishes [J]. Comparative Biochemistry and Physiology A, 1980, 67(3): 337-340.
- [9] Fernandes M N, Rantin F T. Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal conditions [J]. Journal of Fish Biology, 1989, 35(4): 509-519.
- [10] Schurmann H, Steffensen J F. Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod [J]. Journal of Fish Biology, 1997, 50(6): 1166-1180.
- [11] 丁瑞华. 四川鱼类志 [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1994, 139- 319.
Ding R H. Sichuan ichthyography [M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Publishing House, 1994: 139-319.
- [12] Yeager D P, Ultsch G R. Physiological regulation and conformation: a basic program for the determination of critical points [J]. Physiological Zoology, 1989, 62(4): 888-907.
- [13] Neill W H, J D Bryan. Responses of fish to temperature and oxygen, and response integration through metabolic scope [C] // Brune D E, Tomasso J R. Aquaculture and Water Quality (Advances in World Aquaculture, Vol. 3). Baton Rouge, LA: The World Aquaculture Society, 1991: 30-57.
- [14] 付成,曹振东,付世建. 温度和饥饿对鲤鱼幼鱼静止代谢率及自发运动的影响 [J]. 动物学杂志, 2012, 47(2): 85-90.
Fu C, Cao Z D, Fu S J. The influence of temperature and starvation on resting metabolic rate and spontaneous activity in juvenile *cyprinus carpio* [J]. Chinese Journal of Zoology, 2012, 47(2): 85-90.
- [15] 陈锦云,曹振东,谢小军. 温度对瓦氏黄颡鱼幼鱼静止代谢的影响 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2003, 28(4): 618- 621.
Chen J Y, Cao Z D, Xie X J. Effect of temperature on resting metabolic rate of *Pelteobagrus vachelli* (Richardson) [J]. Journal of Southwest China Normal University: Natural Science, 2003, 28(4): 618-621.
- [16] Lee C G, Farrell A P, Lotto A, et al. The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks [J]. Journal of Experimental Biology, 2003, 206(18): 3239-3251.
- [17] MacNutt M J, Hinch S G, Farrell A P, et al. The effect of temperature and acclimation period on repeat swimming performance in cutthroat trout [J]. Journal of Fish Biology, 2004, 65(2): 342-353.
- [18] Brett J R, Glass N R. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature [J]. Journal of the Fisheries Board of Canada, 1973, 30(3): 379-387.
- [19] Nilsson G E, Östlund-Nilsson S. Does size matter for hypoxia tolerance in fish? [J]. Biological Reviews, 2008, 83(2): 173-189.
- [20] Ultsch G R, Boschung H, Ross M J. Metabolism, critical oxygen tension, and habitat selection in darters (*Etheostoma*) [J]. Ecology, 1978, 59(1): 99-107.
- [21] Mandic M, Todgham A E, Richards J G. Mechanisms and evolution of hypoxia tolerance in fish [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1657): 735-744.

- [22] Sollid J, Weber R E, Nilsson G E. Temperature alters the respiratory surface area of crucian carp *Carassius carassius* and goldfish *Carassius auratus*[J]. Journal of Experimental Biology, 2005, 208(6): 1109-1116.
- [23] Matey V, Richards J G, Wang Y, et al. The effect of hypoxia on gill morphology and ionoregulatory status in the Lake Qinghai scaleless carp, *Gymnocypris przewalskii* [J]. Journal of Experimental Biology, 2008, 211(7): 1063-1074.
- [24] Dhillon R S, Yao L, Matey V, et al. Interspecific differences in hypoxia-induced gill remodeling in carp[J]. Physiol Biochem Zool, 2013, DOI:10.1086/673180.
- [25] Kieffer J D, Baker D W, Wood A M, et al. The effects of temperature on the physiological response to low oxygen in Atlantic sturgeon[J]. Fish physiology and biochemistry, 2011, 37(4): 809-819.

Animal Sciences

The Effect of Temperature on Rest Metabolic Rate and Hypoxia Tolerance in Qingbo (*Spinibarbus sinensis*)

HE Wei, CAO Zhen-dong, FU Shi-jian

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

Abstract: In order to investigate the effect of temperature on rest metabolic rate and hypoxia tolerance in fish, we select juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) as the experimental animal. All the fish were divided into three groups (10, 20 and 30 °C) and acclimated at respective temperature for two weeks. Then the acclimated fish of each temperature group were transferred into the closed respirometer chambers for the measurement of rest metabolic rate. The P_{crit} were calculated by “two-segmented straight lines”. The rest metabolic rate ($M_{O_{2rest}}$), the metabolic rate at P_{crit} ($M_{O_{2pcrit}}$) and the marginal metabolic scope (MMS) increased significantly with evaluated temperature in juvenile qingbo. The Q_{10} of $M_{O_{2rest}}$ values were 2.54, 1.57 at 10~20 °C, 20~30 °C, respectively. However, the value of P_{crit} remained unchangeable among different acclimation temperature groups ($p > 0.05$). The study showed that the change of the P_{crit} value among different acclimation temperature was unparalleled with that of rest metabolic rate ($M_{O_{2rest}}$). The underlying physiological, biochemical and behavioural mechanisms need further investigation.

Key words: temperature; rest metabolic rate; hypoxia tolerance; *Spinibarbus sinensis*

(责任编辑 方 兴)