

鳊鱼匀加速游泳能力的研究*

王健伟, 曹振东, 付世建

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

摘要:为考察鳊鱼(*Parabramis pekinensis*)幼鱼的匀加速游泳(Constant acceleration swimming)能力,将32尾实验鱼随机均分为4组,即对照组和3个处理组(每组样本量 $n=8$),驯养温度为 $(25\pm 1)^\circ\text{C}$ 。处理组分别在 0.1 、 0.2 和 $0.4\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 的加速度(a)条件下,测定实验鱼的最大匀加速游泳速度(Constant acceleration speed, U_{cat})及游泳测定过程历时(t);游泳力竭后,立即取血浆、白肌和肝脏,进行生化测定(对照组不经游泳直接取样进行生化测定)。实验结果显示:随着 a 的增大 U_{cat} 分别为 62.85 、 73.66 、 $75.62\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$,其中 $0.2\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 组及 $0.4\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 组的 U_{cat} 无显著差异,但均显著大于 $0.1\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 组($p<0.05$); t 显著下降($p<0.05$),分别为:632、349、174 s;肌乳酸含量和血乳酸浓度增大,当 a 为 $0.4\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 时,肌乳酸含量和血乳酸浓度均显著高于对照组($p<0.05$);4组之间的肝乳酸含量无显著差异;处理组的肌葡萄糖含量随着 a 的增大而显著增加($p<0.05$),但 $0.1\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 组的肌葡萄糖含量显著低于对照组($p<0.05$);4组之间的肌糖原含量无显著差异。研究表明随着 a 的增大,鳊鱼幼鱼的 U_{cat} 增加, t 缩短,肌乳酸含量增大,这应与鱼类无氧代谢参与程度的增加密切相关;血乳酸水平的提高应由“乳酸泄露”所致;而底物消耗与匀加速游泳能力及游泳路程有关。

关键词:鳊鱼(*Parabramis pekinensis*);匀加速游泳;最大匀加速游泳速度;乳酸;底物

中图分类号:Q958.118

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2015)02-0013-05

游泳运动作为鱼类逃逸、洄游、繁殖、捕食等行为实现的主要方式,对鱼类存活、生长及繁衍提供了基本保证,具有重要的生态学意义^[1-3]。依照游泳过程速度和方向的变化,可将鱼类的游泳运动分为稳定(Steady swimming)和非稳定游泳(Unsteady swimming)^[2]。稳定游泳以鱼体运动方向和速度相对恒定为主要特征,对鱼体姿势的维持、食物与配偶的搜索、适宜生境的探寻以及洄游等方面起着重要作用。临界游泳速度(Critical swimming speed, U_{crit})即最大持续游泳速度通常作为评价鱼类稳定游泳运动能力的重要指标^[4]。非稳定游泳以鱼体运动方向和速度变化较大为主要特征,更多地存在于捕食活动、逃避天敌、穿梭复杂生境等方面^[1,5-6]。其中匀加速游泳(Constant acceleration swimming)受到研究者的广泛关注^[7]。

研究者一般用最大匀加速游泳速度(Constant acceleration speed, U_{cat})来反映匀加速游泳能力。匀加速游泳运动一般历时数分钟后达到力竭状态,且测定的加速度越小,到达运动力竭的时间越长,而 U_{cat} 值越小;当加速度低于某个临界水平,到达运动力竭时间足够长时, U_{cat} 与 U_{crit} 十分接近^[8]。其中原因可能是由于匀加速游泳运动过程主要由运动早期的ATP、PCr和运动后期的糖原分解供能,且伴随着乳酸的生成和累积^[9-10];而加速度的大小决定了机体能量物质的动员程度和代谢废物的积累效应,进而影响了 U_{cat} 的大小。然而目前为止还鲜有不同加速度下 U_{cat} 的大小及其与代谢产物和底物关系的报道,有关鲤科(Cyprinidae)鱼类的匀加速游泳速度的研究也仅见于鲫鱼(*Carassius auratus*)^[7]。本研究选用鳊鱼(*Parabramis pekinensis*)为研究对象,在3个加速度水平下测定鳊鱼幼鱼的 U_{cat} 和游泳历时,考查不同加速度对鱼类匀加速游泳能力的影响。研究还测定了不同匀加速游泳力竭后实验鱼肌肉、血液、肝脏的能量代谢底物(糖原和葡萄糖)和代谢产物乳酸的含量,旨在揭示鲤科鱼类应对加速度的改变所采取的生化调节机制。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源与驯化

将2013年7月在重庆市合川区水产学校实习渔场购买的鳊鱼幼鱼放入重庆师范大学进化生理与行为学实

* 收稿日期:2014-05-15 修回日期:2014-10-28 网络出版时间:2015-01-22 11:59

资助项目:国家自然科学基金(No. 31172096);重庆科技创新能力建设项目(No. CSTC2010CA1010)

作者简介:王健伟,男,研究方向为鱼类生理生化,E-mail:297124902@qq.com;通讯作者:付世建,教授,E-mail:shijianfu9@hotmail.com

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.n.20150122.1159.031.html

实验室自净化循环控温水槽中驯养 2 周。驯养期间每天 8:00 采用商业颗粒饵料饱足投喂 1 次, 0.5 h 后用虹吸法排除残饵与粪便。驯养用水为曝气后的自来水, 水槽日换水量约为水体体积(200 L)的 10%, 水温控制在(25±1) °C, 以充气泵不断向水体充入空气使之溶氧量接近饱和。光照周期为光照 12 h, 黑暗 12 h。游泳测定前禁食 48 h。

1.2 实验方案

随机选取 32 尾健康的实验鱼, 体重(5.02±0.22) g, 体长(6.67±0.08) cm。将之分为对照组(非游泳组)和 3 个处理组(每组样本量 $n=8$)。处理组实验鱼分别在 0.1、0.2 和 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ 的加速度下测定 U_{cat} 。待测定结束后, 立即取实验鱼生化样并进行后续测定(对照组直接取样)。

1.3 实验方法及主要参数

1.3.1 U_{cat} 的测定 U_{cat} 采用本实验室研制的鱼类游泳能力测定装置进行测定。将处理组实验鱼放入游泳管中, 在微水流(6.0 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) 下适应 1 h, 以消除转移对实验鱼的胁迫影响。实验鱼分别在 0.1、0.2、0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ 的加速度下进行匀加速游泳直至实验鱼尾部触及筛板底部, 经尝试后不能继续游泳(即力竭)时停止实验, 得到实验鱼的 U_{cat} 和游泳历时。

1.3.2 生化指标的测定 将力竭后的幼鱼立即取出, 用丁香酚麻醉液(1 $\text{mL} \cdot \text{L}^{-1}$) 麻醉, 待实验鱼被完全麻醉后断尾, 在 1 min 之内完成取血并于 4 °C、3 400 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 条件下离心 10 min 后吸取血清; 取血后即将鱼置于冰块上, 取尾部白肌和肝组织, 与血清共同置于 -80 °C 下保存待测。对照组实验鱼取样方法与此一致。乳酸的测定采用对羟基联苯比色法, 葡萄糖和糖原的测定用蒽酮显色法^[11-12]。

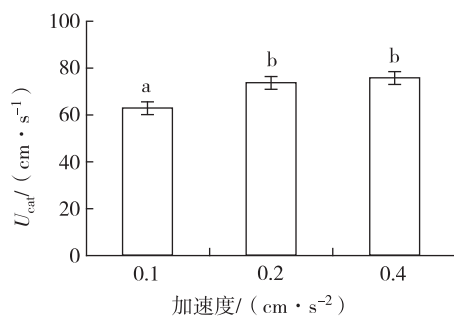
1.4 数据分析与统计

采用 Excel 2010 和 SPSS Statistics 17.0 软件对数据进行常规计算和统计处理, 采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对 U_{cat} 和相关生化指标进行分析, 如方差分析结果差异显著则采用 Duncan 法进行组间多重比较。实验数据均用“平均值±标准误”(Mean±SE)表示, 显著性水平为 $p<0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 加速度与 U_{cat} 之间的关系

当加速度分别为 0.1、0.2、0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ 时, 对应的 U_{cat} 值分别为 62.85、73.66、75.62 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 。图 1 显示, 随着加速度的增大, U_{cat} 明显增大, 但 0.2、0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ 加速度组间 U_{cat} 无显著差异。图 2 则显示游泳力竭时间随着加速度的增加而显著缩短($p<0.05$)。本研究团队前期曾对 26 °C 下鳊鱼幼鱼的 U_{crit} 进行测定, 结果为 57.62 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[13]; 而本研究结果显示, 加速度越小, 鳊鱼幼鱼的 U_{cat} 值越接近 U_{crit} 值, 在 0.1 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ 加速度下, U_{cat} 值与 U_{crit} 值没有显著差异。



注: 小写字母表示不同处理组之间有显著差异($p<0.05$), 下同。

图 1 鳊鱼幼鱼在匀加速游泳下的 U_{cat}

Fig. 1 The effect of different constant acceleration on U_{cat} in juvenile Chinese bream

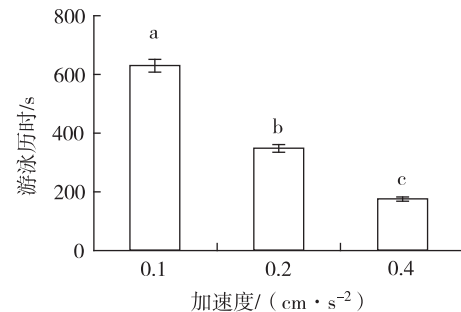


图 2 不同加速度下鳊鱼幼鱼游泳历时

Fig. 2 The effect of different constant acceleration on duration in juvenile Chinese bream

2.2 加速度对乳酸的影响

由图 3、图 4 可见, 随着加速度的增大, 肌乳酸含量和血乳酸浓度增加; 加速度为 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ 游泳组显著高于对照组($p<0.05$)。此现象的产生可能是加速度增加的同时匀加速游泳过程中无氧代谢的比例增大所致, 因此在肌肉和血液中的乳酸含量增加。然而, 肝乳酸的含量没有显著变化(图 5), 这可能是由于肌肉产生的乳酸还没有转运到肝脏的缘故。

2.3 加速度与游泳路程的关系

图 6 显示, 鳊鱼幼鱼的游泳路程随着加速度的增大而显著减小($p<0.05$)。加速度越小, 游泳时间越长, 游

泳路程也越大。研究发现随着加速度的增加,鳊鱼幼鱼的肌葡萄糖和肌糖原含量有升高的趋势(图7、图8)。当加速度为 $0.1\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 时,肌葡萄糖和肌糖原含量分别为 1.12 、 $7.40\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$;相比于对照组,鳊鱼幼鱼肌葡萄糖和肌糖原含量都出现下降的趋势,肌葡萄糖含量显著低于对照组($p<0.05$),而肌糖原含量与对照组没有显著差异。

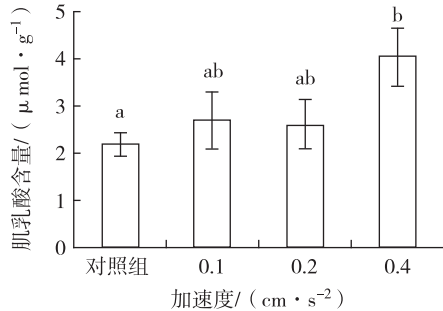


图3 不同加速度对鳊鱼幼鱼肌乳酸含量的影响

Fig. 3 The effect of different constant acceleration on white muscle [lactate] in juvenile Chinese bream

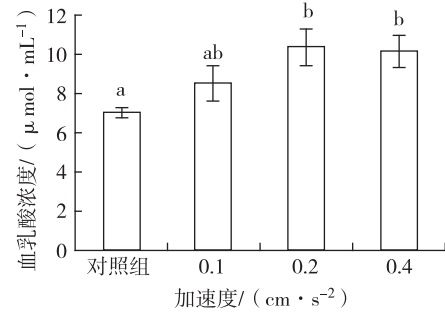


图4 不同加速度对鳊鱼幼鱼血乳酸浓度的影响

Fig. 4 The effect of different constant acceleration on plasma [lactate] in juvenile Chinese bream

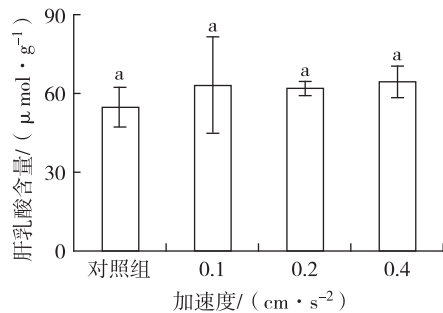


图5 不同加速度对鳊鱼幼鱼肝乳酸含量的影响

Fig. 5 The effect of different constant acceleration on liver [lactate] in juvenile Chinese bream

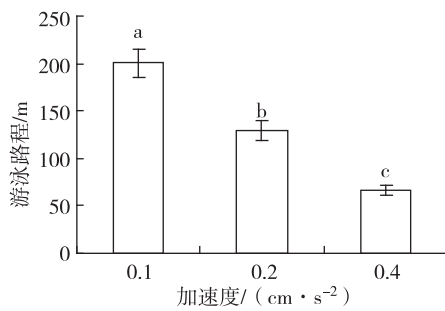


图6 不同加速度下鳊鱼幼鱼游泳路程

Fig. 6 The effect of different constant acceleration on distance in juvenile Chinese bream

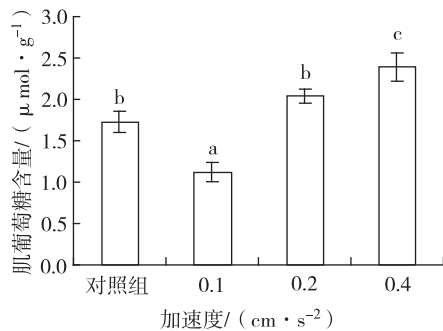


图7 不同加速度对鳊鱼幼鱼肌葡萄糖含量的影响

Fig. 7 The effect of different constant acceleration on white muscle [glucose] in juvenile Chinese bream

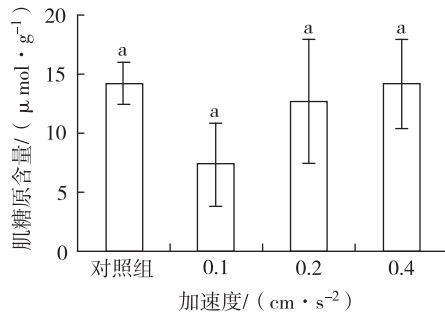


图8 不同加速度对鳊鱼幼鱼肌糖原含量的影响

Fig. 8 The effect of different constant acceleration on white muscle [glycogen] in juvenile Chinese bream

3 讨论

3.1 加速度与 U_{cat} 之间的关系

有研究测定了虹鳊鱼(*Oncorhynchus mykiss*)在不同匀加速游泳下的 U_{cat} ,并将之与该鱼的 U_{crit} 进行比较,发现随着加速度的增大, U_{cat} 呈现先增加后接近稳定的趋势,而 U_{cat} 均显著高于 U_{crit} ($p<0.05$)^[8]。本研究发现作为鲤科鱼类的鳊鱼幼鱼在 0.1 、 0.2 、 $0.4\text{ cm}\cdot\text{s}^{-2}$ 的匀加速游泳下,也呈现出 U_{cat} 逐渐增大的现象,分别相当于 U_{crit} 值的 108% 、 127% 、 130% 。这与上述研究相一致。但本研究还发现,加速度越小, U_{cat} 值越接近 U_{crit} 值,并且与 U_{crit} 值没有显著差异(图2)。这可能是由于加速度较小时,鳊鱼幼鱼进行有氧运动的比例很大,而 U_{crit} 可以在很大程度上反应有氧运动能力,低匀加速游泳可以被认为是一种非常接近有氧运动的活动,因而低加速度下 U_{cat} 值

接近 U_{crit} 值。

此外, Farrell 的加速度设定是每分钟提升速度^[8], 本研究中加速度设定每秒提升速度。后一种设定对鱼的影响更小, 游泳过程更为连贯, 没有台阶感, 更能体现匀加速游泳; 但是, 速度频繁的变化也会使得鱼不能达到一个相对稳定的游泳状态, 而鱼体内的有氧无氧比例也处于不断变化中。

3.2 加速度对乳酸的影响

随着加速度的增大, 鳊鱼幼鱼的肌乳酸含量和血乳酸浓度增加了。由于匀加速游泳是一种非稳定游泳, 加速度越大, 无氧代谢比例就会越大, 而无氧代谢会产生大量的乳酸。然而, 乳酸在肌肉中的大量积累会限制鱼类游泳运动, 有研究者发现某些鱼类如短吻鲟(*Acipenser brevirostrum*)^[14]、鲇鱼(*Silurus asotus*)^[15] 运动力竭后血乳酸水平上升, 表明这些鱼类存在“乳酸泄露”(Lactate release)现象。本研究也发现有乳酸从肌肉向血液泄露的现象, 证明鳊鱼也是一种乳酸释放型鱼。肌乳酸向血液泄露可有效缓解肌肉组织的酸中毒, 加快乳酸清除速率。匀加速运动下鳊鱼幼鱼的肝乳酸水平没有显著变化, 这可能与实验鱼在很短的时间就达到力竭状态而乳酸还没有足够的时间转移到肝脏有关。

3.3 加速度与底物消耗

鱼类非稳定游泳的能量底物主要包括白肌的糖原、ATP 和 PCr^[10,16]。尽管鱼类非稳定游泳前期(前 10~15 s)能量来源于现有的 ATP 消耗和 PCr 的水解^[9,17-18], 但是在之后的更长运动过程中, 鱼类主要动用糖原以形成大量的 ATP 供肌肉收缩运动^[17-18]。有研究发现大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)游泳路程与底物消耗存在关联, 由研究数据可推测得知游泳路程越长, 底物消耗越多^[19]。

本研究发现鳊鱼幼鱼在低加速度($0.1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-2}$)的匀加速游泳情况下, 白肌中的糖原和葡萄糖含量分别降低了 48% 和 35%。由于低加速度下, 幼鱼游泳路程很长, 而较长的路程需要更多的能量供给, 也就会更长时间消耗底物, 糖原和葡萄糖含量因此降低。而高的匀加速游泳下, 肌糖原和肌葡萄糖含量没有降低, 这可能是因为游泳速度太快, 游泳时间太短, 在大量动用肌糖原之前, 鱼就已经力竭。然而有趣的是, 在高的匀加速游泳($0.4 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-2}$)下, 肌乳酸含量却显著上升($p < 0.05$), 其中原因可能是实验取样误差较大, 肌肉糖原和/或葡萄糖含量的少量下降未被检测到; 也有可能生产乳酸的代谢底物来源于非肌肉糖原的其他成分; 相关具体机制值得进一步研究。

综上所述, 鳊鱼幼鱼在经历匀加速游泳时, U_{cat} 和游泳历时变化显著($p < 0.05$)。游泳过程中底物的消耗和无氧代谢产物水平平均产生一定的变化, 而这种变化对与实验鱼适应非稳定游泳有着重要的意义。

参考文献:

- [1] Langerhans R B, Reznick D N. Ecology and evolution of swimming performance in fishes; predicting evolution with biomechanics[M]//Domenici P, Kapoor B G. Fish locomotion: an etho-ecological perspective. British Isles: Science Publishers, 2010: 200-248.
- [2] Fu S J, Cao Z D, Yan G J, et al. Integrating environmental variation, predation pressure, phenotypic plasticity and locomotor performance[J]. Oecologia, 2013, 173(2): 343-354.
- [3] Yan G J, He X K, Cao Z D, et al. An interspecific comparison between morphology and swimming performance in cyprinids[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2013, 26(8): 1802-1815.
- [4] Zeng L Q, Cao Z D, Fu S J, et al. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology A, 2009, 153(2): 125-130.
- [5] Domenici P. Escape responses in fish: kinematics, performance and behavior[M]//Domenici P, Kapoor B G. Fish locomotion: an etho-ecological perspective. British Isles: Science Publishers, 2010: 123-170.
- [6] Fu S J, Peng Z, Cao Z D, et al. Habitat-specific locomotor variation among Chinese hook snout carp (*Opsariichthys bidens*) along a river[J]. PLoS One, 2012, 7(7): e40791.
- [7] Penghan L Y, Cao Z D, Fu S J. The effect of temperature and dissolved oxygen on swimming performance in crucian carp[J]. Aquatic Biology, 2014, 21(1): 57-65.
- [8] Farrell A P. Comparisons of swimming performance in rainbow trout using constant acceleration and critical swimming speed tests[J]. Journal of Fish Biology, 2008, 72(3): 693-710.
- [9] Dobson G P, Hochachka P W. Role of glycolysis in adenylate depletion and repletion during work and recovery in teleost white muscle[J]. The Journal of Experimental Biology, 1987, 129(1): 125-140.
- [10] Marras S, Claireaux G, McKenzie D J, et al. Individual variation and repeatability in aerobic and anaerobic swimming performance of European sea bass, *Dicentrarchus labrax* [J]. The Journal of Experimental Biology, 2010, 213(1): 26-32.
- [11] 张龙翔, 张庭芳, 李令媛. 生化实验方法和技术[M]. 北京:

- 高等教育出版社,1997:422-427.
- Zhang L X,Zhang T F,Li L Y. Biochemistry experiments and technology[M]. Beijing: High Education Press,1997: 422-427.
- [12] 黄如彬,丁昌玉,林厚怡. 生物化学实验[M]. 北京:世界图书出版社,1995:109-110.
- Huang R B,Ding C Y,Lin H Y. Biochemistry experiments [M]. Beijing:World Publishing Co.,Ltd.,1995:109-110.
- [13] 杨阳,曹振东,付世建. 温度对鲮幼鱼临界游泳速度和代谢范围的影响[J]. 生态学杂志,2013,32(5):1260-1264.
- Yang Y,Cao Z D,Fu S J. Effects of water temperature on the critical swimming speed and metabolic scope of juvenile *Parabramis pekinensis* [J]. Chinese Journal of Ecology,2013,32(5):1260-1264.
- [14] Kieffer J D, Wakefield A M, Litvak M K. Juvenile sturgeon exhibit reduced physiological responses to exercise [J]. Journal of Fish Biology,2001,204(24):4281-4289.
- [15] 李黎,曹振东,付世建. 力竭性运动后鲮鱼幼鱼乳酸、糖原和葡萄糖水平的变动[J]. 水生生物学报,2007,31(6): 880-885.
- Li L,Cao Z D,Fu S J. Lactate, glycogen and glucose levels of juvenile Chinese catfish (*Silurus asotus* Linnaeus) [J]. Acta Hydrobiologia Sinica,2007,31(6):880-885.
- [16] Kieffer J D. Limits to exhaustive exercise in fish [J]. Comparative Biochemistry and Physiology A,2000,126(2): 161-179.
- [17] Wood C M. Acid-base and ion balance, metabolism, and their interactions, after exhaustive exercise in fish [J]. The Journal of Experimental Biology,1991,160(1):285-308.
- [18] Milligan C L. Metabolic recovery from exhaustive exercise in rainbow trout [J]. Comparative Biochemistry and Physiology A,1996,113(1):51-60.
- [19] 史航,陈勇,赵子仪,等. 许氏平鲈、大泷六线鱼临界游泳速度与爆发游泳速及其生理指标的研究[J]. 大连海洋大学学报,2010,25(5):407-412.
- Shi H,Chen Y,Zhao Z Y, et al. Critical swimming speed, burst swimming speed and related physiological index in rockfish *Sebastes schlegeli* and fat greenling *Hexagrammos otakii* [J]. Journal of Dalian Ocean University,2010, 25(5):407-412.

Animal Sciences

The Constant Acceleration Swimming Performance in Juvenile Chinese Bream (*Parabramis pekinensis*)

WANG Jianwei, CAO Zhendong, FU Shijian

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

Abstract: To investigate the constant acceleration swimming performance of juvenile Chinese bream (*Parabramis pekinensis*), 32 Chinese bream juveniles were selected and divided into 4 groups (control group, $n=8$; treatment groups, $n=3 \times 8$), and reared at $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$. Then the constant acceleration speed (U_{cat}) and the duration of measurement process (t) of experiment fish under acceleration of 0.1, 0.2, 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ were measured. Then, the plasma, white muscle and liver were sampled for biochemical indicator measurements immediately after U_{cat} tests (the fish in control group were sampled without swimming). The U_{cat} were 62.85, 73.66 and 75.62 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ in 0.1, 0.2, 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ acceleration groups. There was no significant difference in U_{cat} between 0.2 and 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ acceleration groups, but U_{cat} of both groups were significantly higher than that of 0.1 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ acceleration group ($p < 0.05$). The t decreased significantly with the increase of acceleration rate ($p < 0.05$), and the values were 632, 349 and 174 s, respectively, in 0.1, 0.2, 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ acceleration groups. The white muscle lactate content ([lactate]) and plasma [lactate] increased with the increase of acceleration. The white muscle [lactate] and plasma [lactate] were significant higher than that of control group when acceleration rate was 0.4 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$. There were no significant difference in liver [lactate] among control and three treatment groups. The white muscle [glucose] of treatment groups significantly increased with the increase of acceleration. Whereas white muscle [glucose] of 0.1 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$ was significantly lower than that of control group ($p < 0.05$). There were no significant differences in white muscle [glycogen] among control and treatment groups. The results show that the U_{cat} and white muscle [lactate] increased, but t became shorter with the increase of acceleration rate possibly due to the increased recruitment of anaerobic metabolism. The plasma [lactate] increased after U_{cat} test due to the release of muscle lactate. The acceleration swimming capacity hence swimming distance was related to the substrate consumption in Chinese bream juvenile.

Key words: Chinese bream (*Parabramis pekinensis*); constant acceleration swimming; maximum constant acceleration swimming speed; lactate; substrate

(责任编辑 方 兴)