

# 温度和繁殖状态对孔雀鱼快速启动游泳能力的影响\*

夏继刚, 曾曦, 蔡瑞钰, 彭姜岚, 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:**【目的】考察温度和繁殖状态对孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)快速启动游泳能力的影响。【方法】测定了不同温度下(22, 25, 28 °C)孔雀鱼繁殖前后快速启动的最大线速度( $V_{\max}$ )、最大加速度( $A_{\max}$ )、反应时滞( $t$ )以及刺激起始 120 ms 内的逃逸距离( $S_{120\text{ms}}$ ), 并分析了孔雀鱼繁殖力的温度效应以及繁殖力与繁殖前  $V_{\max}$  的关系。【结果】温度对孔雀鱼  $V_{\max}$ ,  $A_{\max}$ ,  $S_{120\text{ms}}$ ,  $t$  和产仔量的影响具有统计学意义( $p < 0.05$ ); 繁殖状态、温度和繁殖状态的交互作用对快速启动游泳能力的影响无统计学意义; 实验鱼繁殖前  $V_{\max}$  和产仔量无统计学意义上的相关性。【结论】孔雀鱼快速启动游泳能力的温度影响应被怀卵状态所掩盖; 逃逸能力与繁殖力之间不存在权衡。

**关键词:** 繁殖状态; 温度; 快速启动; 孔雀鱼

**中图分类号:** Q175; Q178.1

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1672-6693(2017)03-0028-05

游泳运动作为鱼类集群、洄游、繁殖、觅食、逃避捕食者等行为实现的主要方式, 为鱼类的生存与繁衍提供了基本保证<sup>[1]</sup>。鱼类快速启动游泳(Fast-start swimming)是以无氧代谢为主的一种高能耗爆发游泳运动, 体现了鱼体运动系统和神经系统的整体性能<sup>[2]</sup>。尽管快速启动游泳的持续时间通常少于 1 s, 但它却在鱼类捕食、逃避敌害、穿梭复杂生境等方面均具有十分重要的生态学意义, 且与鱼类的生存适合度密切相关<sup>[1,3-5]</sup>。

动物生活史进化倾向于增大当前的繁殖投入而减弱当前生存以及未来繁殖适合度, 这种权衡(Trade-off)被认为是生活史理论的核心<sup>[6-8]</sup>。由于能量配置的需要, 繁殖期动物的活动水平和运动能力往往明显下降。例如, 食蚊鱼(*Gambusia affinis*)的有氧运动能力在繁殖期明显下降, 并在繁殖后迅速恢复<sup>[9]</sup>。作为鱼类生存适合度关联的重要指标, 快速启动游泳是否以及在何种程度上受到繁殖状态的影响, 相关研究较为少见。

孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)分布广泛, 在淡水生态系统的维持与重建中发挥重要作用<sup>[10]</sup>。该物种为卵胎生, 孕期较长(约为 30 d), 一年多次繁殖, 是鱼类生活史对策、进化生物学研究理想的动物模型<sup>[11-14]</sup>。本研究旨在探究温度和繁殖状态对孔雀鱼快速启动游泳能力的影响, 并做出以下两个推测: 推测一——孔雀鱼作为卵胎生鱼类、孕期长、繁殖投入大, 在环境良好的繁殖期动物的快速启动游泳能力将明显下降; 推测二——孔雀鱼一年多次繁殖, 在非最适繁殖温度的环境下, 繁殖投入减少, 快速启动游泳能力受繁殖状态的影响不明显, 如此则温度和繁殖状态对孔雀鱼快速启动游泳能力的影响存在交互作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物

实验用孔雀鱼购于重庆棉花街花鸟鱼市, 在实验室循环控温系统中驯化适应 21 d。实验用水为充分曝气脱氯并经过活性炭过滤的自来水, 水温( $25 \pm 0.5$ ) °C, pH 范围为 6.8~7.3, 溶解氧质量浓度大于  $7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ , 饲养密度  $\rho < 0.5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ; 光照周期为 15 h 光照: 9 h 黑暗, 每日 9:00 和 18:00 投喂冰冻红虫(*Tubifex* spp.), 投喂 15 min 后, 吸去残饵并换掉 1/3 体积的水以保持水质清洁。驯养结束后, 挑选大小相近、健康活泼且性成熟的孔雀鱼用于实验测试。

### 1.2 研究设计

适应性驯养结束后, 将实验鱼随机平均分为 3 组分别移养至 3 个相同的自净化循环控温水槽。之后, 将各

\* 收稿日期: 2016-10-30 修回日期: 2016-11-23 网络出版时间: 2017-05-02 17:25

资助项目: 国家自然科学基金(No.31300340)

第一作者简介: 夏继刚, 男, 副教授, 博士, 研究方向为鱼类环境生理与保护生态学, E-mail: jiggangxia@163.com

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20170502.1725.034.html>

组水温从(25±0.5)℃开始以1℃·d<sup>-1</sup>的速率升温或降温至设定的3个驯化温度即22,25,28℃,让3组实验鱼在不同驯化温度下驯养繁殖。为了标准化孔雀鱼的繁殖投入,受试个体均为在所设定的驯化温度下成功繁殖一代后的实验鱼。

雌鱼再次表现出明显的临产征兆(腹部出现明显黑色胎斑)时,对实验鱼快速启动游泳能力进行测定。待测定结束后,将实验鱼编号并分别单养于若干个圆形循环控温水槽(容积约为6L)中,其中水温与该实验鱼的驯化温度一致。待母鱼生产后,及时捞出仔鱼并统计产仔量。产仔结束48h后,再次对母鱼的快速启动游泳能力进行测定。为保证实验操作的一致性,以48h内母鱼是否产仔为准,若48h内母鱼未产仔则该样本舍去不用。各温度处理组的测试样本个数均为8。实验鱼繁殖前后的体型参数见表1。

表1 不同温度下孔雀鱼繁殖前后的体型参数

Tab. 1 The morphological parameters of guppy before and after parturition at different temperatures

体型参数	繁殖状态	温度/℃		
		22	25	28
体长(L)/cm		4.49±0.13	4.34±0.09	4.31±0.07
体质量(W)/g	繁殖前	2.29±0.24	2.37±0.10	2.39±0.14
	繁殖后	1.97±0.22*	1.95±0.08*	2.01±0.10*
肥满度(K)/(g·cm <sup>-3</sup> )	繁殖前	2.49±0.16	2.94±0.20	2.97±0.10
	繁殖后	2.12±0.12*	2.42±0.15*	2.51±0.09*

注:肥满度 $K=W/L^3 \times 100$ 。星号表示有关参数值在繁殖前后的差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )。

### 1.3 快速启动游泳能力测定

测试前,将实验鱼禁食24h,并对实验鱼

进行质心标定。标定方法为:将直径约为1mm的白色塑料圆球固定于实验鱼背鳍基部的中央皮肤表层作为质心标记<sup>[5]</sup>。快速启动能力测定系统主要包括方形实验缸(长×宽×高为40cm×40cm×15cm)、LED矩阵光源、直流电源、刺激电极、LED电脉冲指示灯、高速摄像机(500帧·s<sup>-1</sup>,BASLER A504K,德国)等<sup>[5]</sup>。将单尾实验鱼放入鱼类快速启动游泳能力测定装置并使之适应30min。实验缸中水深5cm,水温与该实验鱼的驯化温度一致,溶解氧质量浓度大于7mg·L<sup>-1</sup>。通过发送电脉冲刺激诱发孔雀鱼的快速启动游泳,刺激场强为0.8v·cm<sup>-1</sup>,刺激时长为50ms。发送电脉冲刺激时,同时采用高速摄影机拍摄记录实验鱼的全部逃逸运动过程,整个拍摄历时2s。采用nEO iMAGING和ACDsee 12两个图像处理软件对所拍摄记录的图像进行处理,之后采用TpsUtil和TpsDig两个软件(<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>)对图像进行数字化处理并测定实验鱼的质心移动位移,进而分析计算出快速启动的最大线速度(Maximum linear velocity)、最大加速度(Maximum linear acceleration)、从电脉冲刺激发出至实验鱼表现出可观测的行为反应的历时即反应时滞(Latency time)以及刺激起始120ms内的逃逸距离(Escape distance during the first 120 ms after the stimulus),下文分别用 $V_{max}$ , $A_{max}$ , $t$ 和 $S_{120ms}$ 表示。

### 1.4 数据处理

实验中的各组数据均以“平均值±标准误”表示,运用软件SPSS for Windows 16.0对数据进行统计分析。首先对实验数据进行正态性和方差齐性检验,然后采用双因素协方差分析(Two-way ANCOVA,以肥满度为协变量)检验相关统计结果是否具有统计学意义,如果具有统计学意义,则用Tukey's HSD法和配对 $t$ -检验分别检测“温度效应”和“繁殖状态效应”;用线性回归分析检测繁殖前 $V_{max}$ 与产仔量的关系。以上统计分析中判断结果是否具有统计学意义的标准为 $p < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 繁殖状态对快速启动游泳能力的影响

实验结果显示,繁殖状态对孔雀鱼的快速启动游泳能力相关参数如 $V_{max}$ , $A_{max}$ , $t$ , $S_{120ms}$ 等均无统计学意义上的影响(表2、图1)。

### 2.2 温度对繁殖和快速启动游泳能力的影响

从表2可见,温度对孔雀鱼 $V_{max}$ , $A_{max}$ , $t$ , $S_{120ms}$ 等参数的影响具有统计学意义( $p < 0.05$ )。对不同温度下繁殖后实验鱼快速启动游泳能力的分析发现, $V_{max}$ , $A_{max}$ 和 $S_{120ms}$ 随驯化温度升高而升高,28℃时与22℃时相比,数据差异具有统计学意义( $p < 0.05$ ); $t$ 随驯化温度升高而下降,28℃时与22℃时相比,数据差异具有统计学意义( $p < 0.05$ );然而这种快速启动游泳能力的温度响应被怀卵状态所掩盖,即不同温度下繁殖前实验鱼的快速启动游泳能力无统计学意义上的差异(图1)。温度对孔雀鱼产仔量的影响具有统计学意义( $F=6.35$ , $p=0.007$ )。在25℃下的实验鱼产仔量最高,与其他两个驯化温度下的实验鱼产仔量相比差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )(图2)。

### 2.3 温度和繁殖状态交互作用对快速启动游泳能力的影响

由表 2 可知,温度和繁殖状态交互作用对孔雀鱼快速启动游泳能力相关参数的影响均无统计学意义。

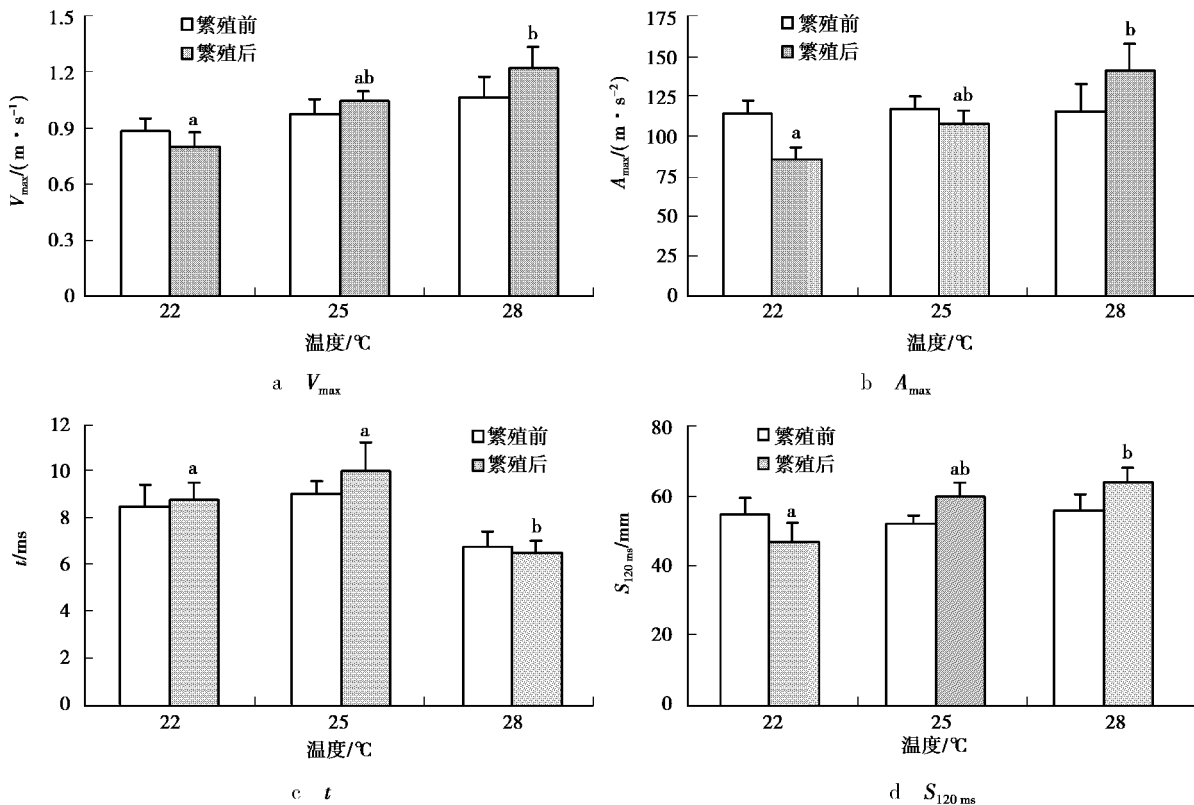
### 2.4 繁殖前 $V_{\max}$ 与产仔量的关系

图 3 显示,各温度驯化组实验鱼繁殖前  $V_{\max}$  和产仔量均无统计学意义上的相关性。

表 2 温度和繁殖状态对孔雀鱼快速启动游泳能力相关参数影响的统计结果

Tab. 2 Statistical results of effects of temperature and reproductive status on the fast-start swimming performance of guppy

参数	协变量(肥满度)	温度	繁殖状态	温度×繁殖状态
$V_{\max}/(\text{m} \cdot \text{s}^{-1})$	$F=3.04, p=0.089$	$F=7.80, p=0.001$	$F=0.11, p=0.746$	$F=0.92, p=0.407$
$A_{\max}/(\text{m} \cdot \text{s}^{-2})$	$F=3.09, p=0.086$	$F=4.28, p=0.021$	$F=1.58, p=0.216$	$F=2.50, p=0.094$
$t/\text{ms}$	$F=0.50, p=0.483$	$F=6.35, p=0.004$	$F=0.01, p=0.936$	$F=0.29, p=0.750$
$S_{120\text{ms}}/\text{mm}$	$F=3.94, p=0.054$	$F=3.96, p=0.027$	$F=0.09, p=0.762$	$F=1.99, p=0.149$



注:无共同上标字母表示数值间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )。

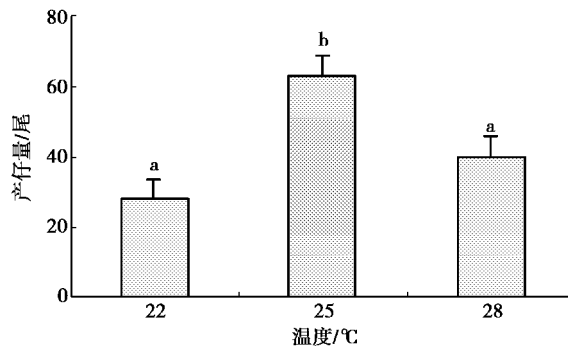
图 1 温度和繁殖状态对孔雀鱼快速启动游泳能力相关参数的影响

Fig. 1 Effects of temperature and reproductive status on the parameters of fast-start swimming performance in guppy

## 3 讨论

处于繁殖期的鱼类同时面临着生存与繁殖的选择压力,不同生理功能间存在能量的重新配置<sup>[9]</sup>。由于能量分配向繁殖活动倾斜,鱼类的运动表现可能在一定程度上受到抑制。鱼类的快速启动游泳主要由白肌内储能物质(如 ATP、磷酸肌酸、糖原等)的快速分解供能<sup>[15]</sup>。有研究显示,杜父鱼(*Myoxocephalus scorpius*)繁殖后快速启动的  $V_{\max}$  和逃逸距离与繁殖前相比分别增加了 47% 和 78%<sup>[16]</sup>。然而,也有研究发现鲫(*Carassius carassius*)在繁殖期的快速启动游泳能力与非繁殖期相比不存在统计学意义上的差异<sup>[17]</sup>。本研究中,繁殖状态对孔雀鱼雌鱼的快速启动游泳能力的影响无统计学意义,研究结果可拒绝本研究的推测一。这一现象可能与孔雀鱼的生活史对策有关。孔雀鱼体色鲜艳,繁殖期间体色更加艳丽,遭遇捕食者的风险增大——在此期间保持较高的快速启动游泳能力,有助于该物种整体适合度的提升。此外,孔雀鱼繁殖前的  $V_{\max}$  和产仔量无统计学意义上的相关性(图 3),提示该物种逃逸能力与繁殖力之间不存在权衡。繁殖状态对不同生态类型鱼类快速启动游泳能力的

影响值得进一步研究。



注:上标字母不同表示数值间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )。

图2 温度对孔雀鱼产仔量的影响

Fig. 2 Effects of temperature on the fecundity of guppy

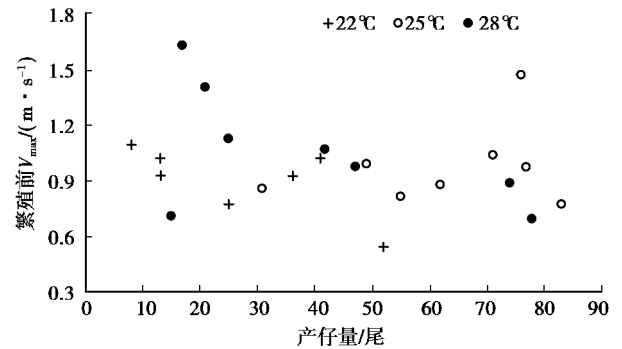


图3 孔雀鱼产仔量与繁殖前最大线速度的关系

Fig. 3 The relationships between the fecundity and maximum linear velocity before parturition in guppy

温度是影响鱼类生理活动和生态过程的关键因子<sup>[18]</sup>。由于温度影响能量供给和肌肉的收缩时间<sup>[19]</sup>,在一定范围内,鱼类的快速启动游泳能力往往随着温度的升高而提升,并且持续时间也随之增加。Beddow 等人<sup>[20]</sup>发现热驯化可以明显提高杜父鱼的快速启动游泳能力,导致  $V_{\max}$  增加,并提高该物种捕获猎物的成功率;Yan 等人<sup>[21]</sup>发现草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鲫、中华倒刺鲃 (*Spinibarbus sinensis*)、鳊 (*Parabramis pekinensis*)、鲤 (*Cyprinus carpio*)、白甲鱼 (*Onychostoma sima*) 等几种鱼类的快速启动游泳能力在 25 °C 下均比在 15 °C 下有统计学意义上的提升 ( $p < 0.05$ ),但温度对不同物种快速启动游泳能力的影响程度存在较大差异。然而,也有研究者提出了不一致的观点,例如 Muñoz 等人<sup>[13]</sup>的研究结果表明,不同驯化温度(23, 25, 28, 30 °C)和性别对孔雀鱼的最大逃逸速度无统计学意义上的影响,但实验鱼对温度驯化存在补偿响应,当测试温度与驯化温度相同时逃逸能力最佳(即偏离驯化温度的测试温度会导致运动能力下降)。鱼类快速启动游泳的温度效应很可能和物种的热敏感性、热经历以及生理状态等均有关联<sup>[5, 13, 21]</sup>。本研究中,温度对孔雀鱼产后  $V_{\max}$ ,  $A_{\max}$  等有统计学意义上的影响 ( $p < 0.05$ ),但温度和繁殖状态交互作用对孔雀鱼的快速启动游泳能力的影响无统计学意义,故研究结果可拒绝本研究的推测二。此外,孔雀鱼最大产仔量和逃逸  $V_{\max}$  温度分别为 25, 28 °C,提示该物种最适繁殖温度和最适存活温度可能存在分离现象。

#### 参考文献:

- [1] BLAKE R W. Fish functional design and swimming performance[J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65(5): 1193-1222.
- [2] 付世建,曹振东,曾令清,等.鱼类游泳运动—策略与适应性进化[M].北京:科学出版社,2014:54-80.  
FU S J, CAO Z D, ZENG L Q, et al. Fish swimming: strategies and adaptive evolution [M]. Beijing: Science Press, 2014: 54-80.
- [3] DOMENICI P, BLAKE R. The kinematics and performance of fish fast-start swimming[J]. *Journal of Experimental Biology*, 1997, 200(8): 1165-1178.
- [4] WALKER J A, GHALAMBOR C K, GRISET O L, et al. Do faster starts increase the probability of evading predators? [J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(5): 808-815.
- [5] XIA J G, MA Y J, GUO W M, et al. Temperature-dependent effects of PFOS on risk recognition and fast-start performance in juvenile *Spinibarbus sinensis*[J]. *Aquatic Biology*, 2015, 24(2): 101-108.
- [6] WILLIAMS G C. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle[J]. *American Naturalist*, 1966, 100(916): 687-690.
- [7] STEARNS S C. The Evolution of Life Histories[M]. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [8] COX R M, PARKER E U, CHENEY D M, et al. Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival[J]. *Functional Ecology*, 2010, 24(6): 1262-1269.
- [9] PLAUT I. Does pregnancy affect swimming performance of female mosquitofish, *Gambusia affinis*? [J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 290-295.
- [10] BASSAR R D, MARSHALL M C, LÓPEZ-SEPULCRE A, et al. Local adaptation in Trinidadian guppies alters ecosystem processes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(8): 3616-3621.
- [11] DZIKOWSKI R, HULATA G, HARPAZ S, et al. Inducible reproductive plasticity of the guppy *Poecilia reticulata* in response to predation cues[J]. *Journal of Experimental Zoology A*, 2004, 301(9): 776-782.



- [12] KITHSIRI H P, SHARMA P, ZAIDI S S, et al. Growth and reproductive performance of female guppy, *Poecilia reticulata* (Peters) fed diets with different nutrient levels [J]. *Indian Journal of Fisheries*, 2010, 57(1): 65-71.
- [13] MUÑOZ N J, BRECKELS R D, NEFF B D. The metabolic, locomotor and sex-dependent effects of elevated temperature on Trinidadian guppies; limited capacity for acclimation [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(19): 3436-3441.
- [14] SHAHJAHAN R M, AHMED M J, BEGUM R A, et al. Breeding biology of guppy fish, *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) in the laboratory [J]. *Journal of the Asiatic Society of Bangladesh, Science*, 2014, 39(2): 259-267.
- [15] MOYES C D, WEST T G. Exercise metabolism of fish [M]// Hochachka P W, Mommsen T P. *Biochemistry and molecular biology of fishes*. Amsterdam: Elsevier Science, 1995: 367-392.
- [16] JAMES R S, JOHNSTON I A. Influence of spawning on swimming performance and muscle contractile properties in the short-horn sculpin [J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, 53(3): 485-501.
- [17] 杨哈, 曹振东, 付世建. 繁殖Ⅲ期不同性别鲫鱼 (*Carassius auratus*) 的运动能力及能量代谢的比较 [J]. *生态学杂志*, 2012, 31(10): 2606-2612.
- YANG H, CAO Z D, FU S J. Swimming performance and energy metabolism of male and female crucian carps (*Carassius auratus*) during their Ⅲ reproduction phase [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(10): 2606-2612.
- [18] HUEY R B, STEVENSON R D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms; a discussion of approaches [J]. *American Zoologist*, 1979, 19(1): 357-366.
- [19] GUDERLEY H. Metabolic responses to low temperature in fish muscle [J]. *Biological Reviews*, 2004, 79(2): 409-427.
- [20] BEDDOW T, LEEUWEN J, JOHNSTON I. Swimming kinematics of fast starts are altered by temperature acclimation in the marine fish *Myoxocephalus scorpius* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1995, 198(1): 203-208.
- [21] YAN G J, HE X K, CAO Z D, et al. The trade-off between steady and unsteady swimming performance in six cyprinids at two temperatures [J]. *Journal of Thermal Biology*, 2012, 37(6): 424-431.

## Animal Sciences

### Effects of Temperature and Reproductive Status on the Fast-start Swimming Performance of Guppy

XIA Jigang, ZENG Xi, CAI Ruiyu, PENG Jianglan, FU Shijian

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

**Abstract:** [Purposes] It aims to investigate the effects of temperature and reproductive status on the fast-start swimming performance of guppy. [Methods] The fast-start related kinematic variables, such as maximum linear velocity ( $V_{\max}$ ), maximum linear acceleration ( $A_{\max}$ ), latency time ( $t$ ) and escape distance ( $S_{120\text{ ms}}$ ), were measured before and after parturition at different temperatures (22, 25, and 28 °C). Additionally, the effect of temperature on the fecundity of fish and the relationships between the fecundity and the  $V_{\max}$  before parturition were taken into account. [Findings] The temperature had a significant influence on  $V_{\max}$ ,  $A_{\max}$ ,  $S_{120\text{ ms}}$ , and  $t$  ( $p < 0.05$ ). However, the fast-start swimming performance of guppy was not affected by reproductive status and the interaction effect between temperature and reproductive status. Moreover, the fecundity was not related to the  $V_{\max}$  before parturition. [Conclusions] The effect of temperature on the fast-start swimming performance of guppy was concealed by gravidity. There was no trade-off between escape ability and fecundity in guppy.

**Keywords:** reproductive status; temperature; fast-start; guppy

(责任编辑 方 兴)