

中华倒刺鲃幼鱼游泳运动功率曲线模型分析*

庞旭^{1,2}, 袁兴中², 曹振东¹, 彭姜岚¹, 付世建¹

(1. 重庆师范大学 进化生理与行为学实验室, 重庆 400047; 2. 重庆大学 资源及环境科学学院, 重庆 400030)

摘要:为探讨鱼类游泳运动的生理机制和功率适应对策,在25℃条件下,对中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼临界游泳速度(U_{crit})和力竭后过量耗氧值(*EPOC*)进行测定并对功率曲线进行回归分析。结果发现:随着游泳速度的增加,中华倒刺鲃的耗氧率(M_{O_2})显著上升($p < 0.05$),其幂函数和指数回归方程分别为: $M_{O_2} = 222.97 + 0.148U^{2.204}$ ($R^2 = 0.894$ $n = 61$ $p < 0.01$)和 $M_{O_2} = 167.00e^{0.036U}$ ($R^2 = 0.895$ $n = 61$ $p < 0.01$);力竭运动后耗氧率显著上升并立即达到峰值($M_{O_{2peak}}$),然后迅速回落到平稳状态($p < 0.05$),进入慢速氧债偿还期,其负指数回归方程为: $M_{O_2} = 280.99 + 984.35e^{-0.193T}$ ($R^2 = 0.907$ $n = 140$ $p < 0.01$)。研究表明中华倒刺鲃是一种有氧代谢能力较强而无氧运动能力较弱的鱼,它的活跃代谢($M_{O_{2active}}$)与*EPOC*峰值($M_{O_{2peak}}$)相当,这应与该鱼较低的营养等级、自由觅食方式及活跃的生态习性相关。

关键词: 临界游泳速度; 力竭后过量耗氧; 功率模型; 中华倒刺鲃

中图分类号: Q594.1

文献标志码: A

文章编号: 1672-6693(2012)06-0026-04

由于水环境特殊的理化性质,游泳运动作为鱼类逃逸、捕食、繁殖等行为实现的主要方式,为鱼类生存、生长及繁衍提供了基本保证^[1-2]。为了完成不同的生理功能,鱼类通过长期的进化,在游泳能力和游泳方式上存在一定的差异以适应不同环境。衡量鱼类游泳能力的指标较多,其中作为评估最大持续有氧游泳能力的临界游泳速度(Critical swimming speed, U_{crit})与觅食、洄游等生理活动联系密切,在功能生态与生理生态等研究领域被广泛应用^[3]。活跃代谢率($M_{O_{2active}}$)为鱼类在临界游泳过程中的最大代谢率,是评价鱼类有氧代谢能力的重要指标,该指标对探讨鱼类运动生理的适应机制和理解鱼类运动的进化问题有重要的理论意义。鱼类运动力竭后需要时间去恢复,在恢复期间,超过静止耗氧率($M_{O_{2rest}}$)的额外耗氧量被称为运动后过量耗氧(Excess post-exercise oxygen consumption, *EPOC*),*EPOC*值是研究动物代谢能力恢复的重要生理指标^[4]。一般认为*EPOC*值大小在一定程度上反映鱼类的无氧游泳运动能力,进而决定鱼类穿越激流、捕食饵料和逃避敌害的能力;*EPOC*的峰值即 $M_{O_{2peak}}$ 与 $M_{O_{2active}}$ 一样,可反映鱼类的最大有氧代谢能力^[4-5]。

鱼类游泳运动表现方式复杂,影响因素繁多,研

究者为了便于相关研究,将其中的变化过程抽象描述成数学模型^[4-6]。目前对 U_{crit} 功率曲线描述较为常用的有幂函数($M_{O_2} = a + bU^c$)和指数两种模型($M_{O_2} = ae^{bU}$);对*EPOC*功率曲线常用负指数模型($M_{O_2} = a + be^{-cT}$)。尽管众多研究者对鱼 U_{crit} 和*EPOC*值进行了相关模型的拟合,但这些研究很少探讨 U_{crit} 和*EPOC*值的关联和相关模型的生态学意义^[5]。本研究以广泛分布于中国南方的重要经济鱼类中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为研究对象,分别测定 $M_{O_{2rest}}$ 、 U_{crit} 和*EPOC*值等指标,分析其中的功率模型并探讨相关生理机制和功率适应对策,为相关领域的研究提供参考资料。

1 材料和方法

1.1 实验鱼的来源与驯化

实验幼鱼购于重庆当地市场,实验前于实验室自净化循环控温水槽中驯化2周。每天饱足投喂商业饲料1次。实验用水为曝气后的自来水,驯化及实验过程中实验水温均为(25±0.5)℃。溶氧水平不低于每升7mg,每日换水量约为驯化水体体积的

* 收稿日期 2012-02-11 修回日期 2012-03-10 网络出版时间 2012-11-12 16:42:01

资助项目 国家自然科学基金(No. 31172096),重庆市自然科学基金(No. 2010BB1089)

作者简介 庞旭,男,博士研究生,研究方向为河流生态学,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.20121112.1642.201206.26_006.html

10% 光照制度为自然光周期。驯养 2 周后挑选身体健康、体重接近的中华倒刺鲃幼鱼作为实验对象。

1.2 实验方案与操作方法

1.2.1 静止及力竭后耗氧率(M_{O_2})的测定 将选出的 7 尾体重为(8.76 ± 0.65) g、体长为(7.84 ± 0.22) cm 的实验鱼每尾分别单独放入流水式呼吸仪,在(25 ± 0.5) °C 温度下禁食驯化 2 d,呼吸仪结构和用法详见文献[7]。随后连续 3 次测定 M_{O_2} 取平均值作为实验鱼的 $M_{O_{2rest}}$ 。再将实验鱼放入外径、内径分别为 52、28 cm,容量为 150 L 的环形水道内,采用国际通用的方法用手不断追逐使鱼被迫持续 5 min 的力竭性运动[8];然后立即将力竭性状态的实验鱼放回呼吸室内进行力竭恢复 M_{O_2} 的测定。在进行恢复耗氧的测定时,实验鱼所使用的呼吸室体积为 100 mL,水流速度约为 $250 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$,测定实验鱼 M_{O_2} 的数据采集时间分别设定为 1、2、3、4、5、6、7、8、9、10、15、20、25、30、40、50 和 60 min。每尾鱼单位体重的 M_{O_2} (单位 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)计算方法如下

$$M_{O_2} = \Delta O_2 \times v/m$$

式中 ΔO_2 为实验呼吸仪和无鱼时对照呼吸仪溶氧的差值(单位 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) v 为呼吸仪的流量(单位: $\text{L} \cdot \text{h}^{-1}$) 通过测定出水口在 1 min 内流出的水量,计算其中水体流速。 m 为每尾实验鱼的体重(单位: kg)。通过积差法计算实验鱼的 EPOC 值(单位 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。

1.2.2 U_{crit} 的测定 实验鱼的 U_{crit} 测定设备为内循环鱼类游泳代谢测定仪,该装置的呼吸仪结构和用法详见文献[1]。将 8 尾体重为(7.24 ± 0.24) g、体长为(7.01 ± 0.12) cm 的实验鱼禁食 2 d 后转入鱼类游泳代谢测定仪中驯化 1 h,驯化过程水流速度为 $3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 。驯化结束后,将水流速度提升到 $18 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 进行 U_{crit} 的测定,该测定采用逐步提速法(Ramp- U_{crit}) 每档的流速增量为 $6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$,直致实验鱼力竭。力竭的判断标准为实验鱼拒绝游泳,其停留在游泳代谢仪尾部筛板 20 s 以上[3]。每尾鱼 U_{crit} (单位 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) 采取文献[9]中有关公式进行计算,即

$$U_{crit} = U_i + (T_i/T_{ii})U_{ii}$$

式中 U_i 为游泳所具有的最大速度(鱼力竭前一档速度,单位 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$), U_{ii} 是各速度梯度的速度增量,本研究中为 $6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, T_{ii} 是完成设定时间,本研究中为 20 min, T_i 是在最大速度下未能完成设定历时的实际持续时间,一般情况下 T_i 小于 20 min。

1.2.3 游泳 M_{O_2} 的测定 在测定上述实验鱼 U_{crit} 的同时也测定它们的游泳 M_{O_2} 。在鱼类游泳代谢仪系统上还附带有一个外循环系统,流量约为 $500 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$,该系统封闭时可进行水体取样,开放时可用于置换管内的代谢水。当游泳管的流速调到设定值后每 2 min 测定溶氧值。实验鱼单位体重游泳 M_{O_2} 的计算公式为

$$M_{O_2} = Slope \times 60 \times Vol/m$$

式中 $Slope$ (单位 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) 为测定时间(单位 min)与溶氧值之间经 Excel2003 软件直线拟合后方程的斜率的绝对值, Vol 为扣除实验鱼体积后的系统总体积,本研究中为 3.50 L, m 为实验鱼体重。在做 $Slope$ 分析时,当相关性指数 $r^2 > 0.95$ 数值才被分析,用作计算 M_{O_2} 。

1.3 数据处理与数理统计

用 Excel 2003 软件对所有实验数据作常规计算,采用 Statistics(6.0) 软件进行回归和方差分析(ANOVA),显著水平定为 $p < 0.05$ 。

2 结果

2.1 测定值

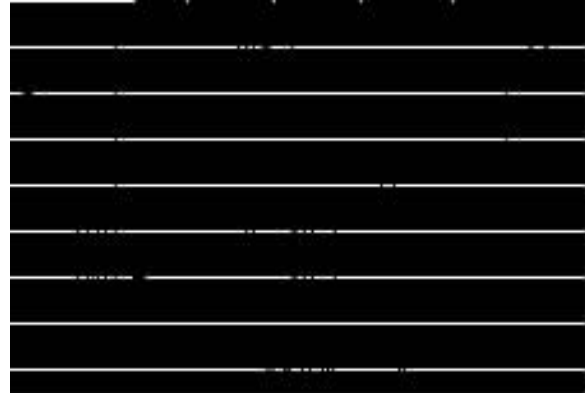
实验测定结果显示,中华倒刺鲃幼鱼 $M_{O_{2rest}}$ 、活跃代谢率 $M_{O_{2active}}$ 和 $M_{O_{2peak}}$ 分别为 168.42、1 215.51 和 1 068.82 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 绝对 U_{crit} 和相对 U_{crit} 分别为 $56.98 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $8.12 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ 力竭运动后过量耗氧为 $185.94 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。该鱼游泳 M_{O_2} 随游泳速度的提升而显著增加, $M_{O_{2active}}$ 均出现在最高游泳速度下($p < 0.05$) (图 1);力竭运动后 M_{O_2} 显著增加, $M_{O_{2peak}}$ 均出现在力竭后 1 min,随后 M_{O_2} 显著下降($p < 0.05$) (图 2)。恢复 10 min 后, M_{O_2} 不再有显著变化,但直至力竭恢复 60 min 后,仍然显著高于 $M_{O_{2rest}}$ ($p < 0.05$) (图 2)。

2.2 回归值

分别采用幂函数和指数方程对游泳耗氧功率进行拟合,得到回归方程分别为 $M_{O_2} = 222.97 + 0.148U^{2.204}$ ($R^2 = 0.894$ $n = 61$ $p < 0.01$) 和 $M_{O_2} = 167.00e^{0.036U}$ ($R^2 = 0.895$ $n = 61$ $p < 0.01$),其中 U 为游泳速度(图 1);采用负指数方程对力竭运动后过量耗氧功率进行拟合,得到回归方程为 $M_{O_2} = 280.99 + 984.35e^{-0.193T}$ ($R^2 = 0.907$ $n = 140$ $p < 0.01$),其中 T 为恢复时间(图 2)。

将 U 设为 $0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 分别代入以上方程,外推得 $M_{O_{2rest}}$ 分别为 222.97、167.00 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$,将

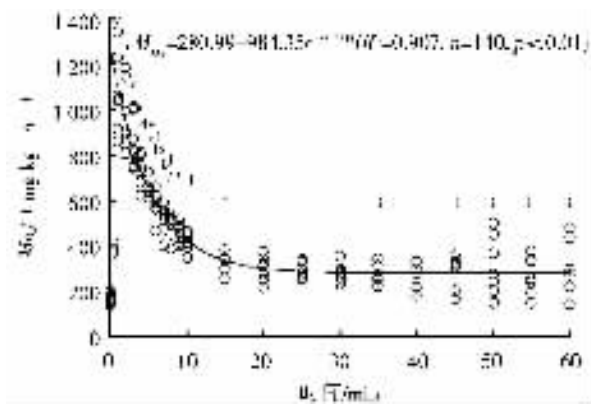
U 定为 U_{crit} 即 $56.98 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 代入以上方程,得活跃 $M_{O_{2active}}$ 分别为 $1\ 361.14$ 、 $1\ 298.86 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。在方程 $M_{O_2} = a + e^{-ct}$ 中,当 T 趋于无穷大以及为 0 min 时,外推得到 $M_{O_{2rest}}$ 和 $M_{O_{2peak}}$ 分别为 280.99 、 $1\ 265.38 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$;对方程 $M_{O_2} = a + e^{-ct}$ 在时间区间 $[0, +\infty)$ 进行定积分得 $EPOC$ 为 $84.87 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。



注:实线为幂函数拟合,虚线为指数拟合;不同上标字母之间差异显著 $p < 0.05$ 。

图1 中华倒刺鲃游泳速度对耗氧率的影响

Fig. 1 The effect of swimming speed on M_{O_2} in qingbo



注:不同上标字母之间差异显著 ($p < 0.05$)。

图2 中华倒刺鲃力竭运动后耗氧率恢复曲线

Fig. 2 The post-exercise M_{O_2} curve in qingbo

3 讨论

3.1 有氧与无氧运动能力

在已有的研究中 U_{crit} 和 $EPOC$ 大小分别是评价鱼类有氧和无氧运动的常用指标^[4,5]。本研究发现在 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 条件下,中华倒刺鲃的相对 U_{crit} 为 $8.12 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$,与锦鲫 (*Carassius auratus*)、瓦氏黄颡鱼 (*Peltebagrus vachelli*) 及鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 等活跃性、低营养等级的鱼类相似,然而要远高于南方鲇 (*Silurus meridionalis*) 的临界游泳能力 (大约为 $3.3 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$)^[8,10-11]。中华倒刺鲃的 $EPOC$ 值为 $185.94 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,要明显低于

南方鲇的 $EPOC$ 值 $271.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。因此,中华倒刺鲃是一种有氧运动较强,而无氧运动能力相对较弱的鱼类;与中华倒刺鲃相反,南方鲇的无氧运动能力较强而有氧运动能力较弱。由于南方鲇是一种高营养等级、伏击取食的鱼类,其捕食在较短时间内完成,所以具有更强的无氧运动能力有利于提高其生存适合度。中华倒刺鲃等杂食性鱼类,在捕食过程中,经常面临同营养等级鱼类的竞争,较强的有氧运动能力可能与其捕食成功率相关。

3.2 功率模型分析

研究表明中华倒刺鲃 U_{crit} 和 $EPOC$ 均具有较好的功率曲线拟合模型。拟合回归的参数具有重要的生态学意义,就 $M_{O_{2rest}}$ 而言,通过幂函数与指数方程对 U_{crit} 功率曲线拟合所得到的静止代谢与测定值均相当,最为接近的是指数方程拟合,然而通过负指数方程对 $EPOC$ 功率曲线拟合所得到的静止代谢要远远高于测定值,与之相对应 $EPOC$ 大小要远低于测定值。在 $EPOC$ 功率曲线拟合后所得参数差与测定值差异较大的主要原因归结为:动物力竭运动后所负氧债分为快速偿还与慢速偿还过程^[13]。对于中华倒刺鲃而言,力竭运动后 60 min 内它的慢速偿还过程还没有完成,具有较高的代谢率,还没有恢复到力竭运动前水平。研究者认为快速偿还过程主要用于 ATP 和 GTP 更新、血红蛋白的氧化等;慢速偿还过程主要用于乳酸的代谢和糖原的合成等^[13]。

在一些活跃性鱼类,通过运动诱导出的最大耗氧率常反映鱼类的最大有氧代谢率^[4,5]。研究表明,通过 U_{crit} 诱导出的活跃代谢率要高于 $EPOC$ 诱导出的峰值,与以往一些鱼类相关研究结果相似^[2,12]。通过拟合回归所得 $EPOC$ 峰值与活跃代谢 (测定值和回归值) 较为接近,该现象主要归结为,力竭运动后所测定恢复耗氧率的时间在 1 min 后,其间有时间延迟。因此,就运动功率本质而言,力竭运动后代代谢峰值与活跃代谢是相同的,均能反映中华倒刺鲃最大有氧运动代谢能力。

参考文献:

- [1] 付世建,李秀明,赵文文,等. 不同溶氧水平下锦鲫的运动和代谢适应对策[J]. 重庆师范大学学报:自然科学版,2010,27(3):14-19.
- [2] Pang X, Cao Z D, Peng J L, et al. The effects of feeding on the swimming performance and metabolic response of juvenile southern catfish, *Silurus meridionalis* acclimated at different temperatures [J]. Comp Biochem Physiol A, 2010, 155: 253-258.

- [3] 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]. J Exp Biol 2003 206 3239-3251.
- [4] Lee C G ,Farrell A P ,Lotto A ,et al. Excess post-exercise oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon following critical speed swimming [J]. J Exp Biol 2003 206 3253-3260.
- [5] Fu S J ,Zeng L Q ,Li X M ,et al. Effect of meal size on excess post-exercise oxygen consumption in fishes with different locomotive and digestive performance [J]. J Comp Physiol B 2009 212 2296-2302.
- [6] Claireaux G ,Couturier C ,Groison A L. Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) [J]. J Exp Biol 2006 200 3420-3428.
- [7] 曹振东 ,彭姜岚 ,付世建. 体重对大鳍鱮力竭性运动后过量耗氧的影响 [J]. 重庆师范大学学报 :自然科学版 , 2009 26(4) :17-19.
- [8] Liu Y ,Cao Z D ,Fu S J ,et al. The effect of exhaustive chasing training and detraining on swimming performance in juvenile darkbarbel catfish (*Peltebagnrus vachelli*) [J]. J Comp Physiol B 2009 179 847-855.
- [9] Brett J R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon [J]. J Fish Res Bd Can , 1964 21 :1183-1226.
- [10] Pang X ,Cao Z D ,Fu S J. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus* , *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*) [J]. Comp Biochem Physiol A 2011 159 253-260.
- [11] Zeng L Q ,Cao Z D ,Fu S J ,et al. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. Comp Biochem Physiol A , 2009 153(2) :125-130.
- [12] Zeng L Q ,Zhang Y G ,Cao Z D ,et al. Effect of temperature on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) following exhaustive exercise [J]. Fish Physiol Biochem ,2010 ,36 : 1243-1252.
- [13] 付世建 ,曹振东 ,彭姜岚. 追赶和空气曝露时间对瓦氏黄颡鱼耗氧率的影响 [J]. 动物学杂志 ,2007 42(2) : 111-115.

Animal Sciences

Analysis of Power Curve Model on Swimming Locomotion in Qingbo (*Spinibarbus sinensis*)

PANG Xu^{1,2} , YUAN Xing-zhong² , CAO Zhen-dong¹ , PENG Jiang-lan¹ , FU Shi-jian¹ ,

(1. Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior , Chongqing Normal University , Chongqing , 400047 ;

2. College of Resources and Environmental Science , Chongqing University , Chongqing 400030 , China)

Abstract : To investigate the physiological mechanism and power adaptive strategy of swimming locomotion , we measured the critical swimming speed (U_{crit}) and excess post-exercise oxygen consumption (*EPOC*) of juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) , and analyzed their power curve models. The results found that the oxygen consumption rate (M_{O_2}) increased significantly with the increase of the swimming speed in juvenile qingbo ($p < 0.05$) and the relationship between M_{O_2} and swimming speed (U) could be described as : $M_{O_2} = 222.97 + 0.148U^{2.204}$ ($R^2 = 0.894$, $n = 61$, $p < 0.01$) and $M_{O_2} = 167.00e^{0.036U}$ ($R^2 = 0.895$, $n = 61$, $p < 0.01$) , respectively. After exhaustive exercise , the M_{O_2} increased significantly and immediately reached the peak values ($M_{O_{2peak}}$) , then , it resumed quickly to a steady state and thus turn into so called ' slow oxygen debt repayment period ' ($p < 0.05$). The study showed that qingbo had a strong aerobic but weak anaerobic metabolic ability. The $M_{O_{2active}}$ during critical swimming speed was similar to the $M_{O_{2peak}}$ elicited by exhaustive exercise. The locomotive strategy may relate to its low predator stress and active foraging mode in field.

Key words : critical swimming speed ; excess post-exercise oxygen consumption ; power model ; qingbo