

## 7种鲤科鱼类游泳能力和自发运动对温度反应的种间比较\*

朱文兰, 付世建, 胡月, 付成

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

**摘要:**【目的】考查栖息于不同水流速度生境中鲤科(Cyprinidae)鱼类的游泳能力和自发运动是否会对温度变化有不同的反应。【方法】以栖息于静水生境的鳊(*Hypophthalmichthys nobilis*)、鲫(*Carassius auratus*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)以及栖息于流水生境的青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)、鳊(*Parabramis pekinensis*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)等7种鲤科鱼类的幼鱼为研究对象,分别在10和25℃条件下测定了它们的临界游泳速度(Critical swimming speed,  $U_{crit}$ )、标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)、最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)和自发运动参数。【结果】25℃时7种鲤科鱼类的 $U_{crit}$ 、SMR等能量代谢参数与10℃时相比均有统计学意义上的提高( $p < 0.05$ )。但在两种温度下, $U_{crit}$ 、SMR等能量代谢参数以及自发运动参数在生活于不同水流速度生境的鱼类之间均无统计学意义上的差异。流水生境鱼类的 $U_{crit}$ 、MMR的Q10值均高于静水生境鱼类,且差异在 $p < 0.05$ 水平上具有统计学意义,提示在低温下游泳及代谢能力主要受限于温度,随着温度的提高,栖息于流水生境的鱼类对游泳能力的需求更为迫切。此外,在不同温度下MMR均与 $U_{crit}$ 呈统计学意义上的正相关关系( $p < 0.05$ ),但二者的拟合曲线在25℃下斜率更高,这可能与25℃下鲤科鱼类整体生理机能提高以及水阻降低导致的能量效率提高有关。【结论】温度变化对两种生境鱼类的能量代谢和游泳能力有重要影响,并且温度和生境水流速度的交互作用对此也有明显影响。但温度和生境水流速度对不同种鱼类自发运动的影响无统计学意义,因此无法探究不同鱼类对温度反应的行为策略。

**关键词:** 鲤科鱼类; 温度; 游泳能力; 能量代谢; 生境水流速度

中图分类号: Q175

文献标志码: A

文章编号: 1672-6693(2022)03-0026-09

由于水生环境的特殊性,游泳能力成为鱼类生存的决定性因素之一<sup>[1]</sup>。游泳能力在鱼类的行为活动如捕食、洄游、求偶交配、躲避天敌、寻找栖息地等方面发挥着重要作用,具有重要的生态学意义<sup>[2]</sup>。鱼类的游泳运动可根据游泳时的运动状态(如速度和方向)分为稳定和非稳定游泳(Steady and unsteady swimming)两大类<sup>[3]</sup>。其中稳定游泳常见于鱼类在水体中保持位置、洄游、寻找栖息地等日常生命活动中,一直以来备受研究者关注<sup>[4]</sup>。研究者通过临界游泳速度(Critical swimming speed,  $U_{crit}$ )来衡量鱼类是否处于稳定游泳运动状态<sup>[5]</sup>。 $U_{crit}$ 测试过程中的最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)则常用来考查鱼类的最大有氧代谢能力<sup>[6]</sup>。标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)和MMR是鱼类能量代谢的两个重要指标,它们分别表示鱼类获取能力的下限与上限。有氧范围(Aerobic scope, AS)是MMR与SMR的差值,反映鱼类为机体供氧和供能的整体能力,可影响鱼类的分布和丰度<sup>[7-8]</sup>。

另一方面,温度变化对水生生物的生存、生长、代谢和繁殖等有着重要影响。鱼类属于水生变温动物,体温会随外界温度变化而变化,而体温的变化会直接影响鱼类体内的生理生化反应速率和强弱,进而影响鱼类的能量代谢与游泳能力。在一定温度范围内,鱼类的游泳能力和代谢率通常会随温度升高而上升<sup>[9-10]</sup>。鱼类在无外界干扰下的自发游泳,即自发运动,对温度的反应却存在着较大的种间差异。例如鲤(*Cyprinus carpio*)幼鱼的自发运动随着温度升高而明显降低<sup>[11]</sup>,而大西洋鲑(*Salmo salar*)的自发运动却随着温度升高而增加<sup>[12]</sup>。鱼类的自发运动与觅食、避敌等活动息息相关,并能够在一定程度上反映鱼类的行为策略<sup>[13-14]</sup>,因此,考查鱼类的自

\* 收稿日期:2021-08-28 修回日期:2021-09-29 网络出版时间:2022-05-17 10:56

资助项目:国家自然科学基金(No. 31670418; No. 31700340);重庆市教育委员会科学技术研究项目(No. KJQN201900534);重庆市研究生科研创新项目(No. CYS21284)

第一作者简介:朱文兰,女,研究方向为鱼类生理生态学, E-mail: 1454661964@qq.com;通信作者:付成,男,副教授,博士, E-mail: chengfu@cqnu.edu.cn

网络出版地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20220516.1549.012.html>

发运动对温度的反应对于探究鱼类在不同温度下的行为适应策略有重要意义。

鱼类的自然栖息地水流环境差异巨大,存在从静水到流水的梯度变化。鱼类的游泳能力针对生境水流速度产生了适应性进化。研究表明:栖息在流水生境的鱼类相较于栖息在静水生境的鱼类而言,具备更强的持续游泳能力(如  $U_{crit}$  更大)和更大的 MMR,以适应生境中的水流<sup>[3,15]</sup>。对于栖息于不同水流速度生境的鱼类而言,它们运动及代谢能力所遭受的选择压力不同,它们对温度变化是否表现出不同的反应则仍不清楚。例如栖息于流水生境的鱼类对游泳能力需求较高,这一点是否随温度变动?运动及代谢能力的变化是否会更为保守?这些问题的解决将有利于阐明生境水流速度和温度在鱼类运动和代谢能力种间分化上发挥的作用,具有一定的理论意义。

鲤科(Cyprinidae)鱼类物种丰富,地理分布广泛,在河流、小溪、池塘、湖泊等内陆水域都有分布;且它们的生境水流速度同样具有从静水到流水梯度变化的特点。同时,上述水域常因季节轮回、昼夜更替等原因出现大幅度的温度波动<sup>[16]</sup>。因此本研究从鲤科鱼类中分别挑选栖息于静水生境和流水生境的几种鱼类的幼鱼开展实验。静水生境的 3 种鱼分别是:鳊(*Hypophthalmichthys nobilis*)、鲫(*Carassius auratus*)及鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*);流水生境的 4 种鱼分别是:青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)、鳊(*Parabramis pekinensis*)及草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)<sup>[16-17]</sup>。参考上述鲤科鱼类生存的适宜温度以及长江重庆江段冬季的月平均最低温度<sup>[18]</sup>,本研究分别在 25 和 10 °C 下考查了上述 7 种鲤科鱼类的游泳能力、能量代谢和自发运动水平,以验证生活于不同水流速度生境鱼类的运动和代谢能力对温度变化的响应是否存在差异,是否会表现出不同的行为策略。此外还分析了不同温度下能量代谢与运动能力在种间水平的关联,以探讨温度对这种关联的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼来源与驯养

7 种实验鱼均购于合川水产学校。随后将实验鱼置于自循环控温水槽(规格为 1.2 m×0.55 m×0.55 m,容积约 250 L)驯化 30 d。驯化期间每日 9:00 饱足投喂商业饲料 1 次,投喂 30 min 后,清洁水槽中的残饵和粪便。实验养殖水体为完全曝气的自来水,日换水量约为驯化水体体积的 10%。水体溶氧量维持在 7 mg·L<sup>-1</sup> 以上,光照周期为 12 h 光照:12 h 黑暗,水温控制在(20.0±1.0) °C。

### 1.2 实验方案

本实验设置了 10 °C 和 25 °C 两个驯化温度组。实验鱼驯化完成后,以每日 2 °C 的变温速率将 20 °C 水温分别降温或升温至目标驯化温度 10 °C 或 25 °C,随后维持这两个温度处理 14 d。温度处理期间除温度外的其他养殖条件与驯化期保持一致。处理结束后,选取身体健康、大小接近的实验鱼依次进行自发运动、标准代谢率和游泳能力的测定。实验鱼相关情况见表 1。在所有实验开始测定前,实验鱼被禁食 48 h 以消除摄食和消化活动的影响。

### 1.3 参数测定

1.3.1 自发运动的测定 将单尾实验鱼(样本个数  $n=16$ )分别转移至直径为 38 cm、水深为 12 cm 的独立圆形行为观察装置<sup>[19]</sup>中适应 1 个夜晚,于第 2 日的 9:00、11:00 和 15:00 分别使用摄像头拍摄 30 min 实验鱼的自发活动。拍摄好的视频用动物运动轨迹跟踪系统(EthoVision XT 9.0, Noldus, 荷兰)进行分析。自发运动参数有:实验鱼的平均速度(单位:cm·s<sup>-1</sup>)和运动时间比(即处于运动状态的时间占总时间之比),取 3 次测定的平均值。

1.3.2 SMR 的测定 自发运动测定后将实验鱼转移至养殖水槽恢复 2 d,随后禁食 24 h,使用本实验室自主研发的流水式呼吸仪<sup>[20]</sup>对 SMR 进行测定。挑选健康状况良好的单尾实验鱼(样本个数  $n=10$ )分别转移至代谢仪的呼吸室中适应 24 h,随后使用溶氧仪(HQ30d 型,美国哈希公司)分别于每日 9:00、15:00 和 21:00 进行耗氧率的测定,连续测定 2 d,SMR 取 6 次测定的平均值。计算 SMR(单位:mg·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>)的公式为:

$$V_{SMR} = \Delta O_2 \times \frac{v_{出水}}{m}$$

式中: $V_{SMR}$  是 SMR 的值, $\Delta O_2$  是实验呼吸室出水口处溶氧量和空白呼吸室出水口处溶氧量的差值(单位:mg·L<sup>-1</sup>), $v_{出水}$  是呼吸室内的出水速率(单位:L·h<sup>-1</sup>), $m$  为每尾实验鱼的体质量(单位:kg)。为减少体质量对 SMR 的影响,所测 SMR 通过体质量系数 0.75 矫正为 1 kg 标准体质量的代谢率<sup>[16]</sup>。

表 1 7 种鲤科鱼类的体质量、体长参数

Tab.1 Body mass and length parameters of seven species of Cyprinidae

生境类型	种类	温度/℃	体质量/g	体长/cm
静生生境	鳙( <i>H. nobilis</i> )	10	8.93±0.38	7.95±0.07
		25	8.40±0.26	7.91±0.08
	鲢( <i>H. molitrix</i> )	10	7.04±0.44	7.73±0.15
		25	6.62±0.34	7.68±0.14
	鲫( <i>C. auratus</i> )	10	9.20±0.23	6.96±0.06
		25	9.14±0.22	7.05±0.06
流水生境	草鱼( <i>C. idella</i> )	10	9.02±0.35	7.98±0.12
		25	8.38±0.33	7.91±0.09
	鳊( <i>P. pekinensis</i> )	10	7.12±0.36	7.51±0.12
		25	7.72±0.36	7.77±0.10
	青鱼( <i>M. piceus</i> )	10	7.00±0.20	7.47±0.07
		25	7.03±0.19	7.41±0.07
	中华倒刺鲃( <i>S. sinensis</i> )	10	8.95±0.24	7.43±0.48
		25	9.44±0.23	7.79±0.06

1.3.3  $U_{crit}$  的测定 SMR 测定后将实验鱼转移至养殖水槽恢复 2 d, 随后禁食 24 h, 使用本实验室自主研发设计的 Blazka 式游泳代谢仪<sup>[21]</sup>对  $U_{crit}$  进行测定(样本个数  $n=10$ )。将单尾实验鱼移入游泳管中适应 1 h<sup>[22]</sup>, 适应期间管内流速保持在  $6.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 。1 h 后按国际通用的方法进行  $U_{crit}$  的测定<sup>[23]</sup>。测定过程中, 初始速度为  $6.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ , 每隔 20 min 水流速度增加  $6.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ , 直至实验鱼力竭(实验鱼被冲到游泳管末端筛板 20 s 以上)<sup>[6]</sup>。最后取出实验鱼测量体质量(单位:g)、体长(单位:cm),  $U_{crit}$  的计算使用以下公式<sup>[24]</sup>:

$$U_{crit} = v_{力竭前} + \frac{t}{T} \times \Delta v。$$

式中:  $v_{力竭前}$  是力竭前一档速度(单位:  $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ),  $\Delta v$  表示的是速度增量( $6.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ),  $T$  是所设定的持续游泳历时( $T=20 \text{ min}$ ),  $t$  是力竭时所在速度档的实际持续游泳时间(单位: min;  $t < 20 \text{ min}$ )。为减小实验鱼大小对  $U_{crit}$  的影响, 最终的  $U_{crit}$  取原始计算值除以体长后的相对值(单位:  $\text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ , BL 即体长)。

1.3.4 游泳代谢率的测定 在测定  $U_{crit}$  的过程中同步测定代谢率  $M_{O_2}$ , 每 2 min 测定 1 次封闭游泳管的溶氧量, 直至实验鱼力竭。计算公式如下<sup>[15]</sup>:

$$M_{O_2} = 60 \times (S_t - S_0) \times \frac{V}{m}。$$

其中:  $M_{O_2}$  为实验鱼的运动代谢率(单位:  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ );  $S_t, S_0$  分别为游泳管内有鱼和无鱼时溶氧量的下降率(斜率, 单位:  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ), 用以扣除细菌耗氧, 通过溶氧量(单位:  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )与时间(单位: min)的线性拟合而来;  $V$  是游泳管的总体积(3 L);  $m$  为实验鱼的体质量(单位: kg)。测定过程中的最大  $M_{O_2}$  定义为 MMR。MMR 与上述 SMR 的差值即为 AS。为减少体质量对代谢率的影响, 所测  $M_{O_2}$ 、MMR 及 AS 均通过体质量系数 0.75 矫正为 1 kg 标准体质量的代谢率<sup>[15]</sup>。

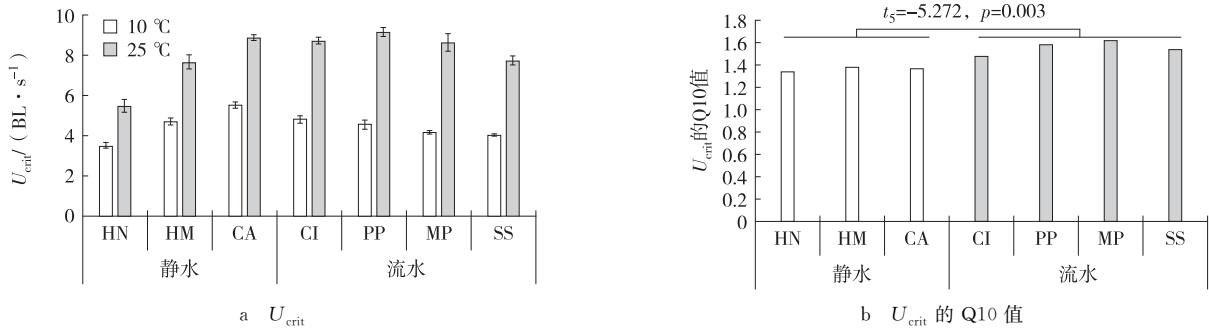
#### 1.4 数据统计

用 Excel 2016 软件进行实验数据的常规计算, 随后用 SPSS 17.0 软件进行统计分析。所有数据均以“平均值±标准误”表示。各个指标随温度变化的反应速率使用 Q10 值即温度每上升  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ , 各个指标上升的倍率来衡量。对于  $U_{crit}$ 、SMR、MMR、AS 和自发运动参数(平均速度和运动时间比)而言, 温度和生境水流速度对它们的影响使用双因素方差分析; 同种实验鱼不同温度之间这些指标的差异使用  $t$  检验分析; 不同水流速度生境鱼类之间这些指标的差异使用单因素方差分析, 鱼种作为随机因子。7 种实验鱼的  $U_{crit}$ 、SMR、MMR、AS 等在种间水平的关联使用 Pearson 相关分析。当  $p < 0.05$  时, 有关统计结果具有统计学意义。

## 2 结果

### 2.1 温度和生境水流速度对 $U_{crit}$ 的影响

温度( $F_{1,124} = 301.460, p < 0.001$ )和生境水流速度( $F_{1,124} = 6.753, p = 0.010$ )对 7 种鲤科鱼类  $U_{crit}$  存在统计学意义上的影响,且两者存在交互作用( $F_{1,124} = 15.389, p < 0.001$ )。所有 7 种鲤科鱼类的  $U_{crit}$  均随温度升高而提高,组间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ ,图 1a)。在 10 °C ( $F_{1,5.013} = 0.101, p = 0.763$ )和 25 °C ( $F_{1,5.010} = 1.945, p = 0.222$ )条件下, $U_{crit}$  在静水生境鱼类与流水生境鱼类之间均无统计学意义上的差异(图 1a),但流水生境鱼类  $U_{crit}$  的 Q10 值高于静水生境鱼类,与后者的差异具有统计学意义( $t_5 = -5.272, p = 0.003$ ,图 1b)。



注:HN 代表鳊(*H. nobilis*),HM 代表鲢(*H. molitrix*),CA 代表鲫(*C. auratus*),CI 代表草鱼(*C. idella*),PP 代表鳊(*P. pekinensis*),MP 代表青鱼(*M. piceus*),SS 代表中华倒刺鲃(*S. sinensis*),下同

图 1 温度和生境流速对 7 种鲤科鱼类  $U_{crit}$  的影响及 Q10 值

Fig. 1 Effect of temperature and habitat flow rate on  $U_{crit}$  and Q10 values of seven species of Cyprinid fish

### 2.2 温度和生境水流速度对 SMR 的影响

温度对 7 种鲤科鱼类 SMR 存在统计学意义上的影响( $F_{1,135} = 248.322, p < 0.001$ ),生境水流速度对 SMR 无统计学意义上的影响( $F_{1,135} = 3.521, p = 0.063$ ),但温度与生境水流速度对 SMR 的影响存在交互作用( $F_{1,135} = 4.804, p = 0.030$ )。所有 7 种鲤科鱼类的 SMR 均随温度升高,组间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ ,图 2a),但 SMR 的 Q10 值在静水生境鱼类与流水生境鱼类之间无统计学意义上的差异( $t_5 = -0.644, p = 0.548$ ,图 2b)。在 10 °C ( $F_{1,5} = 0.004; p = 0.950$ )和 25 °C ( $F_{1,5} = 4.218; p = 0.095$ )时,SMR 在静水生境鱼类与流水生境鱼类之间均无统计学意义上的差异(图 2a)。

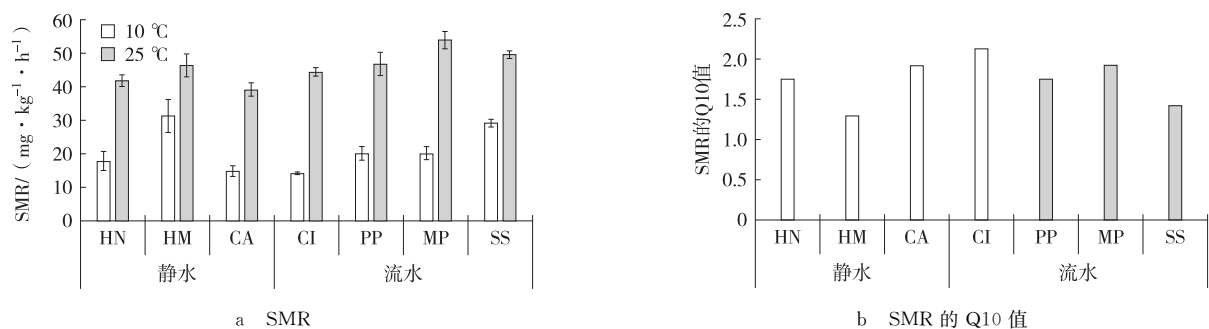


图 2 温度和生境流速对 7 种鲤科鱼类 SMR 的影响及 Q10 值

Fig. 2 Effect of temperature and habitat flow rate on SMR and Q10 values of seven species of Cyprinid fish

### 2.3 温度和生境水流速度对 MMR 的影响

温度( $F_{1,125} = 236.006, p < 0.001$ )和生境水流速度( $F_{1,125} = 7.494, p = 0.007$ )对 7 种鲤科鱼类 MMR 存在统计学意义上的影响,且两者存在交互作用( $F_{1,125} = 11.428, p = 0.001$ )。所有 7 种鲤科鱼类的 MMR 均随温度升高而提高,组间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ ,图 3a),且流水生境鱼类 MMR 的 Q10 值高于静水生境鱼类,差异具有统计学意义( $t_5 = -2.984, p = 0.031$ ,图 3b)。但是在 10 °C ( $F_{1,5.023} = 0.192, p = 0.680$ )和 25 °C ( $F_{1,5.010} = 1.494, p = 0.276$ )时,MMR 在静水生境鱼类与流水生境鱼类之间均无统计学意义上的差异(图 3a)。

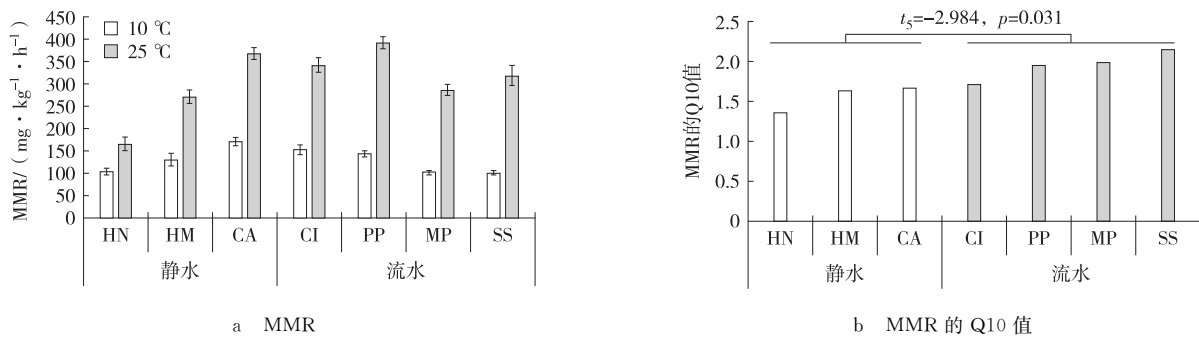


图 3 温度和生境流速对 7 种鲤科鱼类 MMR 的影响及 Q10 值

Fig. 3 Effect of temperature and habitat flow rate on MMR and Q10 values of seven species of Cyprinid fish

2.4 温度和生境水流速度对 AS 的影响

温度 ( $F_{1,120} = 164.474, p < 0.001$ ) 和生境水流速度 ( $F_{1,120} = 4.460, p = 0.037$ ) 对 7 种鲤科鱼类 AS 存在统计学意义上的影响,且两者存在交互作用 ( $F_{1,120} = 7.300, p = 0.008$ )。所有 7 种鲤科鱼类的 AS 均随温度升高而提高,组间差异具有统计学意义 ( $p < 0.05$ , 图 4a),但 AS 的 Q10 值在静水生境与流水生境鱼类之间无统计学意义上的差异 ( $t_5 = -2.045, p = 0.096$ , 图 4b)。在 10 °C ( $F_{1,5,016} = 0.084, p = 0.783$ ) 和 25 °C ( $F_{1,5,012} = 1.139, p = 0.334$ ) 时,AS 在静水生境与流水生境鱼类之间均无统计学意义上的差异(图 4a)。

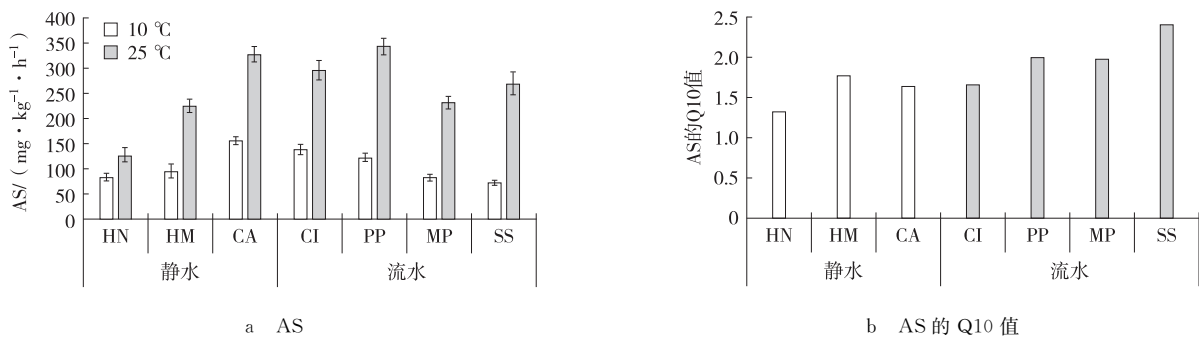


图 4 温度和生境流速对 7 种鲤科鱼类 AS 的影响及 Q10 值

Fig. 4 Effect of temperature and habitat flow rate on AS and Q10 values of seven species of Cyprinid fish

2.5 温度和生境水流速度对自发运动的影响

温度 ( $F_{1,200} = 0.012, p = 0.913$ ) 和生境水流速度 ( $F_{1,200} = 0.891, p = 0.346$ ) 对 7 种鲤科鱼类自发运动的平均速度和运动时间比的影响均无统计学意义上的影响(图 5)。且自发运动的平均速度 ( $t_5 = -0.838, p = 0.440$ ) 和运动时间比 ( $t_5 = -0.863, p = 0.427$ ) 的 Q10 值在静水生境与流水生境鱼类之间也无统计学意义上的差异(图 6)。

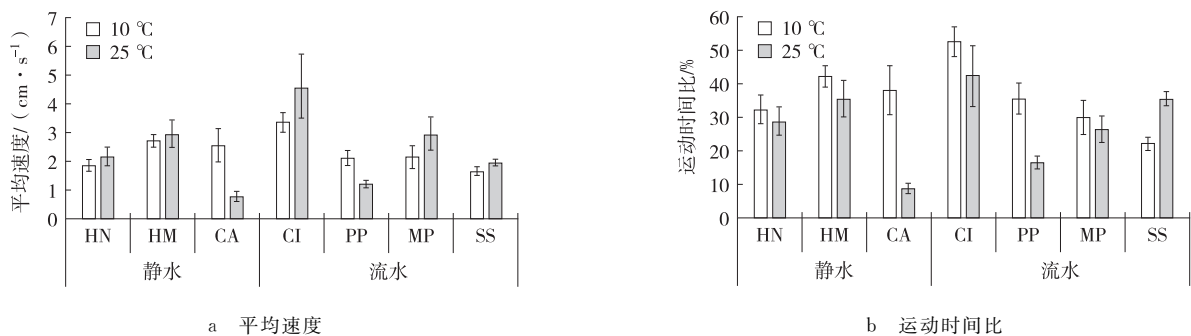


图 5 温度和生境流速对 7 种鲤科鱼类的自发运动的影响

Fig. 5 Effect of temperature and habitat flow rate on spontaneous motility of seven species of Cyprinid fish

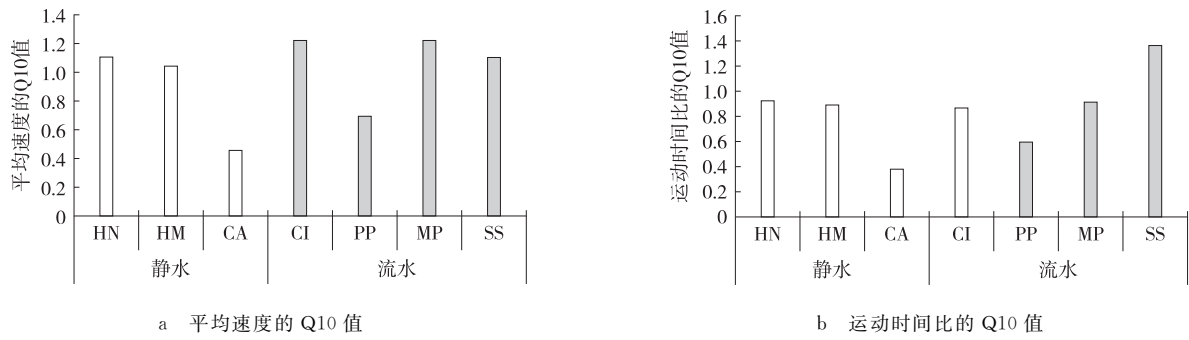


图 6 7 种鲤科鱼类自发运动的 Q10 值

Fig. 6 Q10 values of spontaneous movement in seven species of Cyprinid fish

2.6 7 种鲤科鱼类能量代谢与运动能力在种间水平的关联

在 10 和 25 °C 时,MMR 和 AS 之间、 $U_{crit}$  和 AS 之间、以及  $U_{crit}$  和 MMR 之间均呈统计学意义上的正相关关系 ( $p < 0.05$ );其他各指标之间没有表现出统计学意义上的相关性(表 2,图 7)。

表 2 两种温度下游泳能力和代谢参数在种间水平的关联

Tab. 2 Correlation between swimming ability and metabolic parameters at interspecific level at two temperatures

指标	温度	AS	MMR	SMR
MMR	10 °C	$r=0.977$ $p=0.000$		
	25 °C	$r=0.997$ $p=0.000$		
SMR	10 °C	$r=-0.658$ $p=0.108$	$r=-0.489$ $p=0.266$	
	25 °C	$r=-0.047$ $p=0.920$	$r=0.03$ $p=0.949$	
$U_{crit}$	10 °C	$r=0.859$ $p=0.013$	$r=0.912$ $p=0.004$	$r=-0.266$ $p=0.564$
	25 °C	$r=0.909$ $p=0.005$	$r=0.929$ $p=0.002$	$r=0.232$ $p=0.617$

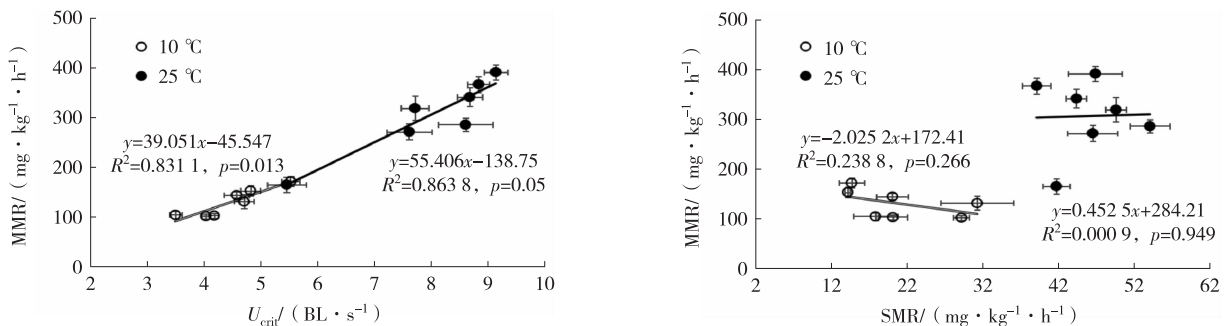


图 7 两种温度下游泳能力与代谢参数在种间水平的关联

Fig. 7 Association of swimming ability with metabolic parameters at interspecific level at two temperatures

3 讨论

3.1 游泳能力和能量代谢对温度反应的种间比较

鱼类的游泳运动常见于觅食、洄游等日常生命活动,因此与生存适合度密切相关<sup>[5]</sup>。研究发现鱼类的游泳

能力存在较大的种间差异,且与生境水流速度紧密关联<sup>[3]</sup>。通常栖息于流水中的鱼类持续游泳能力更强,这也是这些鱼类对生境水流的一种适应<sup>[3,15,17]</sup>。鉴于不同水流速度生境的鱼类对游泳能力的需求不同,本研究旨在验证温度变动时,栖息于流水生境的鱼类是否在游泳能力和能量代谢的变化上更为保守。与以往研究不同的是,无论是在 10 °C 还是 25 °C,本研究中流水生境鱼类与静水生境鱼类的  $U_{crit}$ 、MMR 等指标均无统计学意义上的差异。这可能与组内种间变异较大以及样本量相对较小有关。值得关注的是,流水生境鱼类的  $U_{crit}$  和 MMR 的 Q10 值均高于静水生境鱼类,差异具有统计学意义。在 10 °C 条件下,两种生境鱼类的  $U_{crit}$ 、MMR 均较为接近,提示在低温下运动能力的主要限制因素为温度而非生境水流速度。在较低温度下,氧化呼吸酶活性可能受到影响,进而造成能量供给不足,最终导致鱼类游泳能力减弱<sup>[25]</sup>。25 °C 时尽管两个水流速度生境的鱼类游泳能力的差异无统计学意义上的差异(流水生境鱼类的游泳能力比静水生境鱼类高 16.8%),然而随着温度从 10 °C 上升至 25 °C,流水生境鱼类游泳能力与代谢能力的提高更为明显。这表明在高温下流水生境的鱼类对游泳能力有着更为迫切的需求,因此在温度升高时游泳能力与最大代谢率水平的上升更为明显。

### 3.2 自发运动对温度反应的种间比较

鱼类的觅食和躲避天敌等行为都与自发运动紧密关联<sup>[11,13,26]</sup>。然而以往关于自发运动对温度反应的相关研究发现不同鱼类的自发运动对温度变化的反应差异较大,甚至完全相反<sup>[11]</sup>。本研究拟通过自发运动来探讨鱼类对温度反应的行为策略在种间水平的差异。结果发现仅个别种的实验鱼自发运动对温度变化比较敏感。且整体上温度变化和生境水流情况对自发运动均无统计学意义上的影响。相比生理学等参数,行为学参数通常可塑性更高<sup>[19]</sup>。但鱼类的自发运动,作为一种行为特征,可能生境中的水流速度对该行为并无选择压力。鱼类自发运动水平的高低可能更多的与遗传、食物资源、捕食压力等因素存在更为紧密的关联<sup>[27]</sup>。

### 3.3 运动能力与能量代谢在不同温度下的关联

根据“代谢引擎”(Metabolic engine)假说<sup>[28]</sup>,心-鳃系统更为强大的个体可维持更强的能量输出,以支持较强的生理功能(如游泳能力)输出,代价则是需要更高的维持代谢,即标准代谢。因此鱼类的能量代谢与游泳能力之间可能存在紧密的关联。这一理论在种内水平提出,并已有大量验证,在种间水平却研究较少。在 19 种鲤科鱼类的种间比较中 MMR 与  $U_{crit}$  的关联已得到验证<sup>[15]</sup>;另一项在 30 种淡水鱼类的种间比较中研究者证实 SMR 与 MMR 具有统计学意义上的正相关关系<sup>[18]</sup>。在本研究中 SMR 与 MMR 不相关可能与样本量相对较小有关。在两种温度下,MMR 均与  $U_{crit}$  呈正相关关系说明高的能量输出水平可以保障更强的游泳运动能力。但有意思的是,在 25 °C 下,MMR 与  $U_{crit}$  拟合曲线的斜率更高。表明在高温下相同的 MMR 可以支持更高  $U_{crit}$ 。可能因为 25 °C 属于鲤科鱼类的最适温区<sup>[29]</sup>,各种生理机能处于较好的状态。此外,相较 10 °C,25 °C 条件下水阻更低,因此能量效率更高<sup>[30]</sup>。

总之,本研究表明温度变化对不同水流速度生境鱼类的 SMR、 $U_{crit}$ 、MMR、AS 等都有统计学意义上的影响( $p < 0.05$ ),且温度和生境水流速度的交互作用对不同种类鱼类的  $U_{crit}$ 、MMR、AS 等均有统计学意义上的影响( $p < 0.05$ )。然而,温度和生境水流速度对不同种鱼类自发运动的影响无统计学意义,故在种间水平上鱼类对温度反应的行为策略差异无法得出。此外,本研究的实验均是在静水中进行的,后续研究还需注意生境水流和观测水流的相互干扰。

### 参考文献:

- [1] JONES D R, KICENIUK J W, BAMFORD O S. Evaluation of the swimming performance of several fish species from the MacKenzie river[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1974, 31: 1641-1647.
- [2] DOMENICI P. Escape responses in fish: kinematics, performance and behavior[M]//DOMENICI P, KAPOOR B G. Fish Locomotion, an Etho-Ecological Perspective. Isles; Science Publishers, 2010: 123-170.
- [3] 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. Isles; Science Publishers, 2010: 200-248.
- [4] BLAKE R W. Fish functional design and swimming performance[J]. Journal of Fish Biology, 2004, 65: 1193-1222.
- [5] PLAUT I. Critical swimming speed: its ecological relevance[J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 2001, 131: 41-50.
- [6] 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]. The Journal of Experimental Biology, 2003, 206:

- 3239-3251.
- [7] FRY F E J. The effect of environmental factors on the physiology of fish[M]//HOAR W S,RANDALL D J. Fish Physiology. New York:Academic Press,1971:1-98.
- [8] SANDBLOM E,CLARK T D,BRIJS J, et al. Physiological constraints to climate warming in fish follow principles of plastic floors and concrete ceilings[J]. Nature Communications,2016,7(1):11447.
- [9] 杨阳,曹振东,付世建. 温度对鳊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.
- [10] SCHMID N K. Animal physiology:adaptation and environment[M]. Cambridge:Cambridge University Press,1997.
- [11] 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.
- [12] PETERSON R H, ANDERSON J M. Influence of temperature change on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption of *Atlantic salmon, Salmo salar*, acclimated to two temperature[J]. Journal of Fisheries Research Board of Canada,1969,26(1):93-109.
- [13] PEACOR S D. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour[J]. Ecology Letters,2002,5:77-85.
- [14] 付成,彭姜岚,付世建. 温度对宽鳍鱲运动能力和行为特征的影响[J]. 生态学杂志,2018,37(6):1889-1896.  
FU C,PENG J L,FU S J. Effects of acclimation temperature on locomotion performance and behavior of pale chub[J]. Chinese Journal of Ecology,2018,37(6):1889-1896.
- [15] YANG J,HE X K,CAO Z D, et al. An interspecific comparison between morphology and swimming performance in cyprinids [J]. Journal of Evolutionary Biology,2013,26:1802-1815.
- [16] 张祎. 长江流域土地利用/覆被变化对地表温度的影响[D]. 武汉:中国地质大学,2018.  
ZHANG W. Effects of land use/cover change on land surface temperature in the Yangtze river basin[D]. Wuhan,China University of Geosciences,2018.
- [17] PANG X,SHAO F,DING S H, et al. Interspecific differences and ecological correlations of energy metabolism traits in freshwater fishes[J]. Functional Ecology,2020,34:616-630.
- [18] 孙大明,田慧峰,张欢,等. 长江上游水温监测及水温和气候关系研究[J]. 建筑节能,2010,38:74-77.  
SUN D M,TIAN H F,ZHANG H, et al. Monitoring of water temperature and changing relationship between the water temperature and air temperature in the upper Yangtze river[J]. Building Energy Efficiency,2010,38:74-77.
- [19] FU C,FU S J,CAO Z D, et al. Habitat-specific anti-predator behavior variation among pale chub (*Zacco platypus*) along a river[J]. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology,2015,48:267-278.
- [20] FU S J,XIE X J,CAO Z D. Effect of dietary composition on specific dynamic action in southern catfish *Silurus meridionalis* Chen[J]. Aquaculture Research,2005,36:1384-1390.
- [21] FU C,CAO Z D,FU S J. Predation experience underlies the relationship between locomotion capability and survival[J]. Comparative Biochemistry and Physiology,Part A,2019,227:32-38.
- [22] 陈永鹏,曹振东,付世建. 锦鲤幼鱼的社群等级地位及其与标准代谢率、血糖和临界游泳能力的关系[J]. 生态学报,2010,30(7):1940-1945.  
CHEN Y P,CAO Z D,FU S J. Social status of juvenile *Carassius auratus* and its relationship with standard metabolic rate, critical swimming and blood glucose concentration[J]. Acta Ecologica Sinica,2010,30(7):1940-1945.
- [23] JAIN K E, FARRELL A P. Influence of seasonal temperature on the repeat swimming performance of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*[J]. The Journal of Experimental Biology,2003,206:3569-3579.
- [24] BRETT J R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada,1964,21(5):1183-1226.
- [25] 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.
- [26] FERRARI M C O, TROWELL J J, BROWN G E, et al. The role of learning in the development of threat-sensitive predator avoidance by fathead minnows[J]. Animal Behaviour,2005,70(4):777-784.

- [27] WESTERTERP K. How rats economize-energy loss in starvation[J]. *Physiological Zoology*, 1977, 50(4):331-362.
- [28] BIRO P A, STAMPS J A. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(11):653-659.
- [29] RANDALL D J, BRAUNER C J. Effects of environmental factors on exercise in fish[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1991, 160(1):113-126.
- [30] FUIMAN L A, BATTY R S. What a drag it is getting cold: partitioning the physical and physiological effects of temperature on fish swimming[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1997, 200:1745-1755.

## Animal Sciences

### Interspecific Comparison of Swimming Performance and Spontaneous Activity in Response to Temperature in Seven Cyprinids

ZHU Wenlan, FU Shijian, HU Yue, FU Cheng

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

**Abstract:** [Purposes] Fish perform daily life activities such as foraging, migration and avoiding predators with swimming. To investigate whether cyprinids living at different flow velocities have different responses to temperature changes in swimming performance and spontaneous activity. [Methods] Three limnophilic juvenile cyprinids (*Hypophthalmichthys Nobiliss*, *Carassius auratus*, *Hypophthalmichthys molitrix*) and four rheophilic juvenile cyprinids (*Mylopharyngodon Piceus*, *Spinibarbus sinensis*, *Parabramis pekinensis* and *Ctenopharyngodon idella*) were selected as subjects. The critical swimming speed ( $U_{crit}$ ), standard metabolic rate (SMR), maximum metabolic rate (MMR) and spontaneous activity of seven species of cyprinids were measured at 10 °C and 25 °C, respectively. [Findings] The results showed that the  $U_{crit}$  and energy metabolic parameters such as SMR were significantly increased with the increase of temperature ( $p < 0.05$ ). However, there was no significant difference in  $U_{crit}$  and energy metabolic parameters such as SMR as well as spontaneous activity between different flow rate groups at the two temperatures. The Q10 values of  $U_{crit}$  and MMR in the rheophilic cyprinids were significantly higher than those of the limnophilic cyprinids ( $p < 0.05$ ), suggesting that swimming and metabolic capacity are mainly limited by temperature at low temperature. The rheophilic cyprinids have more urgent needs for swimming performance with the increase of temperature. In addition, MMR was positively correlated with  $U_{crit}$  at different temperatures, but the slope of the fitting curve between the two was higher at 25 °C, which may be related to the increase of energy efficiency, which caused by the improvement of overall physiological function of cyprinids and the decrease of water resistance at 25 °C. [Conclusions] The change of temperature has an important impact on the energy metabolism and swimming ability of fish in the two habitats, and the interaction between temperature and habitat also has a significant impact. However, the effects of temperature and habitat velocity on the spontaneous movement of different species of fish are not statistically significant, so it is impossible to explore the behavioral strategies of different fish in response to temperature.

**Keywords:** cyprinids; temperature; swimming performance; energy metabolism; habitat flow velocity

(责任编辑 黄 颖)