

# 中华倒刺鲃低氧耐受和代谢率个体变异分析\*

刘蓓莹<sup>1</sup>, 庞旭<sup>2</sup>, 罗玉莲<sup>1</sup>, 张永飞<sup>1</sup>, 付成<sup>1</sup>, 付世建<sup>1</sup>

(1. 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;

2. 西南大学 水产学院, 重庆 400715)

**摘要:**【目的】研究鱼类能量代谢和低氧耐受特征个体差异以及能量代谢与低氧耐受能力之间的关系。【方法】在25℃条件下,以中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)为研究对象,采用内循环呼吸仪对76尾实验鱼的代谢率、临界氧压( $P_{crit}$ )和失去平衡点(LOE)进行了测定。【结果】研究发现,中华倒刺鲃LOE、 $P_{crit}$ 、静止代谢率(RMR)、临界代谢率( $MR_{crit}$ )分别为 $0.12\sim 0.32\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $0.80\sim 2.80\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $279.91\sim 566.97\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ,  $235.10\sim 566.12\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ;  $P_{crit}$ 与RMR和 $MR_{crit}$ 间均呈统计学意义上的正相关关系( $p<0.001$ );LOE与RMR和 $MR_{crit}$ 间的关系均无统计学上的相关关系;LOE与 $P_{crit}$ 、RMR与 $MR_{crit}$ 间均呈统计学意义上的正相关关系( $p<0.001$ )。【结论】中华倒刺鲃LOE具有相对保守性,RMR越低的个体具有相对更强的低氧耐受能力。

**关键词:** 能量代谢;低氧耐受;淡水鱼类;生理生态;中华倒刺鲃

**中图分类号:** Q175

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1672-6693(2022)03-0048-05

能量代谢是有机体最基本的生命活动之一,生命体依赖能量代谢以维持自身高度有序性。鱼类作为水中最为重要的脊椎动物类群,需要从水体中获得氧气以支持能量代谢和各种生理活动。代谢率(Metabolic rate)指鱼类吸收、转运和消耗物质所支付能量的速率,常用耗氧率间接衡量<sup>[1-2]</sup>。鱼类在禁食、静息状态下的代谢率被称之为静止代谢率(Resting metabolic rate, RMR),常用于衡量鱼类维持能量消耗的能力<sup>[3-5]</sup>。淡水环境具有特殊的理化性质,水体溶氧水平具有较高的时空异质性,这使得鱼类经常遭受低氧胁迫。因此,低氧耐受能力为淡水鱼类最为重要的适合度特征之一<sup>[6]</sup>。临界氧压(Critical oxygen tension,  $P_{crit}$ )是指能维持鱼类正常RMR的最低溶氧水平;若环境溶氧水平进一步下降,鱼类就将因为神经系统缺氧而呈现出失去平衡(Loss of equilibrium)状态<sup>[6-7]</sup>。因此,  $P_{crit}$ 和失去平衡点(LOE)是衡量鱼类低氧耐受的重要指标,受到相关领域研究者的关注<sup>[6-8]</sup>。

个体变异是生命体最普遍的特征之一,为性状选择和适应性演化提供了可能<sup>[8]</sup>。中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)隶属于鲤形目(Cypriniformes)鲤科(Cyprinidae),主要分布于中国长江上游及支流,是一种营底栖生活、偏好流水生境的鲤科鱼类,也是中国重要的经济鱼类<sup>[9]</sup>。本研究以中华倒刺鲃为对象,考察该鱼种低氧耐受和代谢率特征的个体变异,旨在为相关领域研究提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼的来源与驯养

实验用中华倒刺鲃幼鱼(体质量范围为5.06~9.60 g)共200尾,购自重庆市合川区当地鱼类水产繁殖基地养殖场。将实验鱼放在自净化循环控温水槽中驯养14 d,水温控制在 $(25\pm 0.5)\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。驯养期间在每日9:00用商品饲料作为饵料饱足投喂1次,投喂1 h后用虹吸管清理水槽中的粪便和残饵;驯养用水均使用经曝气控温后的自来水,并利用充气泵持续向水体中充入空气保证水体溶氧水平在 $7\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上。日换水量控制在驯养水体总体积的20%,昼夜光周期控制在12 h光照:12 h黑暗。

### 1.2 实验参数的测定

用内循环鱼类代谢测定装置测定每尾实验鱼的代谢率,  $P_{crit}$ 和LOE<sup>[7]</sup>。实验前将实验鱼移入呼吸室并驯化

\* 收稿日期:2021-08-28 修回日期:2021-09-22 网络出版时间:2022-05-17 13:30

资助项目:国家自然科学基金(No. 31670418)

第一作者简介:刘蓓莹,女,研究方向为鱼类生理生态学,E-mail:1647929017@qq.com;通信作者:付世建,男,教授,博士,E-mail:shijianfu9@hotmail.com

网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.n.20220516.2018.030.html

适应 12 h, 驯化期间呼吸室后端盖为充满筛孔(孔径 5 mm)挡板, 以达到呼吸室内外水体交换的目的。测定时, 后端盖换为实心有机玻璃材质, 让呼吸室处于密封状态。数据采集则用美国哈希公司生产的 HQ20 溶氧仪每 2 min 测定 1 次溶氧水平。测定过程中, 时刻注意呼吸室内实验鱼的情况, 随着呼吸室中溶氧的不断消耗, 实验鱼会处于缺氧状态, 到达一定程度时实验鱼会躺在呼吸室底部, 若 20 s 不能起身则停止测定, 此时呼吸室内的溶氧水平即是该实验鱼的 LOE。所有实验鱼均在 90~180 min 内完成测定。实验结束后测量鱼体长、体质量。根据溶氧水平变化和实验鱼体质量大小计算单尾实验鱼代谢率, 计算公式如下:

$$V_{MR} = \frac{\Delta O_2 \times V}{m \times t}$$

式中:  $V_{MR}$  (单位:  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) 为实验鱼的代谢率;  $\Delta O_2$  (单位:  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 是相邻两次溶氧水平的差值;  $V$  (单位: L) 是呼吸室及附属循环系统扣除鱼体积后的体积, 鱼体积根据自身体质量折算得到;  $m$  (单位: kg) 为实验鱼的体质量,  $t$  为两次测定间隔时间(2 min)。

### 1.3 数据处理与统计

采用 Excel 2007 进行常规数据计算。根据溶氧水平和与代谢率之间的关系, 采用双线法(Two-segmented straight lines)求出代谢率随溶氧水平下降而出现明显下降的拐点, 即为  $P_{crit}$  (单位:  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )<sup>[10]</sup>。溶氧水平高于  $P_{crit}$  的代谢率的平均值作为 RMR (单位:  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ); 而溶氧水平位于  $P_{crit}$  的代谢率定义为临界代谢率 ( $MR_{crit}$ , 单位:  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )。数理统计采用 SPSS 17.0 软件进行处理分析; 各参数间通过双相关( $r_b$ )和偏相关( $r_p$ , 以体质量作为控制变量)进行相关性分析; 当  $p < 0.05$  时, 有关统计结果具有统计学意义。

## 2 结果

### 2.1 低氧耐受和代谢率的个体变异

表 1 和图 1 显示: 随着溶氧水平下降, 中华倒刺鲃代谢率开始时保持不变(RMR 为  $462.09 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) 至  $P_{crit}$  ( $1.59 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ , 此时  $MR_{crit}$  为  $400.59 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ); 然后明显下降至 LOE ( $0.21 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ , 此时代谢率为  $83.76 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ,  $p < 0.05$ )。低氧耐受(LOE 和  $P_{crit}$ )和代谢率(RMR 和  $MR_{crit}$ )参数普遍存在变异, 所有参数均服从正态分布(表 1)。

### 2.2 低氧耐受与代谢率间的关系

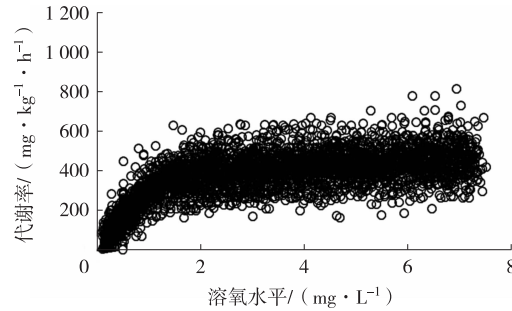
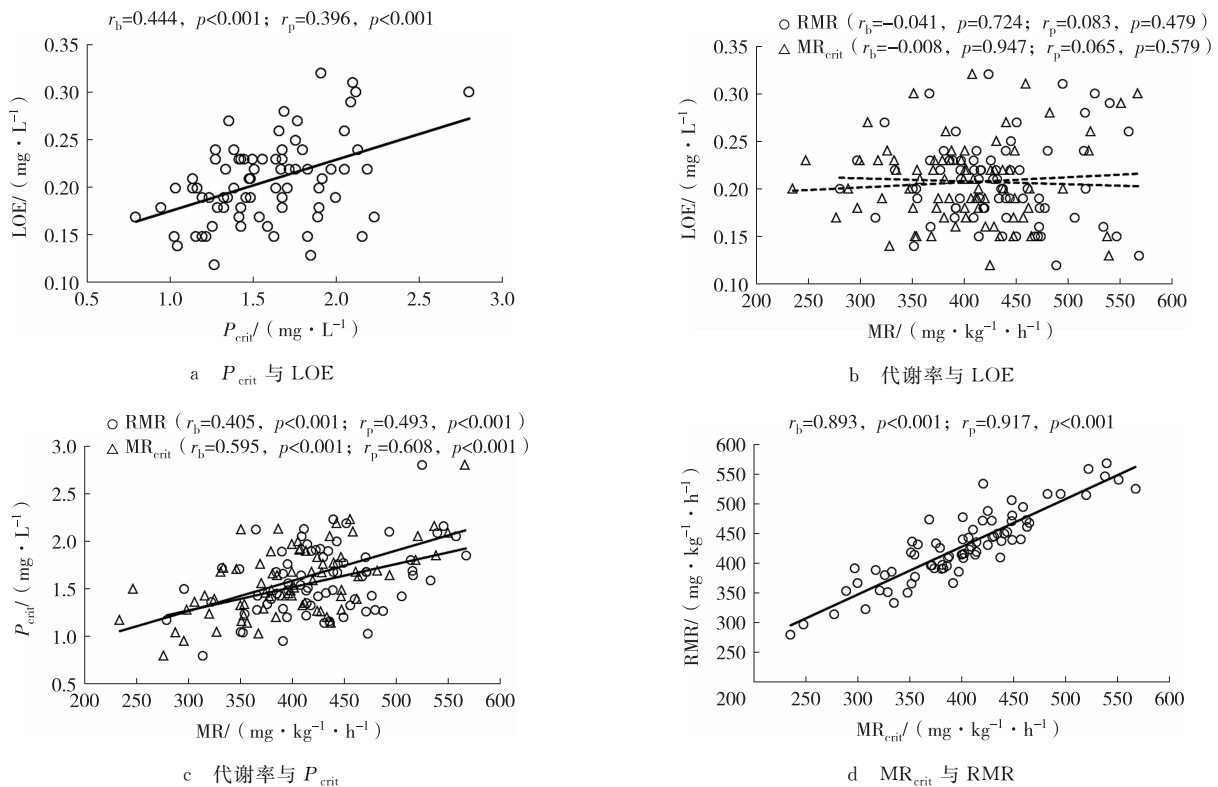
图 2a 显示: 中华倒刺鲃两个低氧耐受参数之间呈正相关关系, 具有统计学意义( $r_b = 0.444$ ,  $r_p = 0.396$ ,  $p < 0.001$ )。RMR( $r_b = -0.041$ ,  $r_p = 0.083$ )和  $MR_{crit}$ ( $r_b = -0.008$ ,  $r_p = 0.065$ )与 LOE 间的关系均不具有统计学意义上的相关关系(图 2b)。从图 2c 可知, RMR( $r_b = 0.454$ ,  $r_p = 0.439$ ,  $p < 0.001$ )和  $MR_{crit}$ ( $r_b = 0.595$ ,  $r_p = 0.608$ ,  $p < 0.001$ )与  $P_{crit}$  间均呈正相关关系, 具有统计学意义( $p < 0.001$ )。图 2d 显示: RMR 和  $MR_{crit}$  之间呈正相关关系, 具有统计学意义( $r_b = 0.893$ ,  $r_p = 0.917$ ,  $p < 0.001$ )。

表 1 中华倒刺鲃低氧耐受和代谢率参数个体变异分析( $n=76$ )

Tab. 1 Analysis of individual variation of Qingbo hypoxic tolerance and metabolic rate parameters ( $n=76$ )

统计量	低氧耐受/ $(\text{mg} \cdot \text{L}^{-1})$		代谢率/ $(\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$	
	LOE	$P_{crit}$	RMR	$MR_{crit}$
范围	0.12~0.32	0.80~2.80	279.91~566.97	235.10~566.12
中值	0.20	1.55	426.09	400.85
平均值	0.21	1.59	428.16	400.59
标准差	0.04	0.36	59.85	66.77
偏度	0.471	0.474	0.083	0.084
峰度	0.047	0.546	0.069	0.356
变异系数	0.19%	0.23%	0.14%	0.17%

注: 最后 3 行统计量为无量纲统计量

图 1 溶氧水平对中华倒刺鲃代谢率的影响( $n=76$ )Fig. 1 Effect of dissolved oxygen level on metabolic rate in Qingbo ( $n=76$ )图 2 中华倒刺鲃低氧耐受与代谢率的关系( $n=76$ )Fig. 2 Relationship between hypoxia tolerance and metabolic rate of Qingbo( $n=76$ )

### 3 讨论

已有研究发现,水体溶解氧对鱼类的能量代谢具有深刻影响,进而影响到鱼类的生存、运动及生长等诸多生理功能<sup>[7-9]</sup>。本研究发现,中华倒刺鲃的  $P_{crit}$  在  $0.80 \sim 2.80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  之间,在相同环境温度下( $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ),与其他淡水鱼类如瓦氏黄颡鱼(*Peltebagrus vachelli*)、南方鲇(*Silurus meridionalis*)、鳊(*Parabramis pekinensis*)的  $P_{crit}$  相似(三者的  $P_{crit}$  分别  $1.16, 1.31, 0.97 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )<sup>[7,11-12]</sup>,鱼类的  $P_{crit}$  主要依赖于维持能量的高低<sup>[8,13]</sup>。中华倒刺鲃的 LOE 在  $0.12 \sim 0.32 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ,瓦氏黄颡鱼、南方鲇的 LOE 分别为  $0.26, 0.35 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ,它们的 LOE 在种内水平上变化较小<sup>[6,8]</sup>,但种间变化较为明显<sup>[14]</sup>;此外,LOE 具有较小的温度可塑性<sup>[15-16]</sup>,因此 LOE 的高低主要取决于物种本身的遗传属性,具有相对保守性。

鱼类的 RMR 与诸多生理功能直接关联,具体体现在以下两方面:一方面是鱼类的 RMR 和生理功能均具有可塑性;另一方面是鱼类的 RMR 与生理功能均具有种间和种内差异,并且鱼类 RMR 的变化与自身生理变化具有一致性。例如:RMR 与最大代谢率、游泳运动能力、耐低氧能力均随温度的变化而变化,并且这种变化具有平行性<sup>[9,17]</sup>。高 RMR 物种具有更强的最大功率输出<sup>[18]</sup>。就种内水平而言,高 RMR 个体具有更大的功率输出,主

要作用于摄食、生长、运动等生理功能<sup>[19-21]</sup>。同时,对于低 RMR 个体,较低的 RMR 有利于生物体节约能量;另外,在应对极端环境,如低氧、饥饿等时,低 RMR 个体可能具有更强的耐受能力,例如:在饥饿条件下,RMR 低的个体体质量损失率相对更小;而且低 RMR 个体往往具有更低的  $P_{crit}$ ,因此更耐低氧<sup>[22-23]</sup>。

本研究发现,中华倒刺鲃的 LOE 与  $P_{crit}$  间呈正相关关系且具有统计学意义( $p < 0.05$ ),表明两个低氧耐受指标间具有部分一致性;RMR 与  $P_{crit}$  间呈正相关关系且具有统计学意义( $p < 0.05$ ),而与 LOE 间则没有统计学意义上的相关性,表明  $P_{crit}$  和 LOE 的生化基础和生态内涵并非完全一致。前者主要反映长期低氧耐受能力(有氧代谢),后者主要体现在极端低氧条件下,对于无氧代谢的利用和代谢产物(如乳酸)的耐受能力<sup>[16]</sup>。因此,虽然中等水平的低氧环境(溶氧水平高于  $P_{crit}$ )也许在短时间内不会影响到鱼类的生存,但仍会影响鱼类摄食、消化、生长、运动等一系列生理功能<sup>[11-24]</sup>。此外,本研究中,中华倒刺鲃的 LOE 与  $P_{crit}$  的偏度分别为 0.471,0.474(均大于 0),表明它们的分布向右偏,即二者数值普遍偏低,因此耐低氧能力偏强。尽管中华倒刺鲃为流水性鱼类,但本研究采用的是该鱼的养殖品种,因而在养殖条件下该鱼的低氧耐受能力可能是对该鱼进行人工选择的条件。

#### 参考文献:

- [1] BROWN J H, GILLOOLY J F, ALLEN A P, et al. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [2] GLAZIER D S. Beyond the '3/4-power law': variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals[J]. *Biological Reviews*, 2005, 80(4): 611-662.
- [3] BRETT J R, GROVES T D. Physiological energetics[J]. *Fish Physiology*, 1979, 8(10): 279-352.
- [4] PRIEDE I G. Metabolic scope in fishes[M]. Dordrecht: Springer, 1985.
- [5] 谢小军, 孙儒泳. 影响鱼类代谢的主要生态因素的研究进展[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 1989, 14(4): 141-149.  
XIE X J, SUN R Y. New perspective of the studies on several important ecological factors influencing metabolism of fish: a review[J]. *Journal of Southwest Normal University (Natural Science Edition)*, 1989, 14(4): 141-149.
- [6] FU S J, FU C, YAN G J, et al. Interspecific variation in hypoxia tolerance, swimming performance and plasticity in cyprinids that prefer different habitats[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(4): 590-597.
- [7] 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 J B, CAO Z D, FU S J, et al. Temperature effect on rest metabolic rate and hypoxia tolerance in Chinese bream *Parabramis peckiensis*[J]. *Journal of Zoology*, 2010, 45(5): 1-8.
- [8] PANG X, PU D Y, XIA D Y, et al. Individual variation in metabolic rate, locomotion capacity and hypoxia tolerance and their relationships in juveniles of three freshwater fish species[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2021, 191(5): 755-764.
- [9] 庞旭, 付世建, 曹振东, 等. 饥饿和温度驯化对中华倒刺鲃静止代谢和游泳能力的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(7): 1854-1860.  
PANG X, FU S J, CAO Z D, et al. The effects of fasting and acclimation temperature on the resting metabolism and swimming performance in Qingbo (*Spinibarbus sinensis*)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(7): 1854-1860.
- [10] 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.
- [11] 庞旭, 袁兴中, 曹振东, 等. 溶氧水平对瓦氏黄颡鱼幼鱼静止耗氧率和临界游泳运动能力的影响[J]. *水生生物学报*, 2012, 36(2): 255-261.  
PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The effects of dissolved oxygen levels on resting oxygen consumption and swimming performance in juvenile darkbarbel catfish *Peltebagnus vachelli*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(2): 255-261.
- [12] ZHANG W, CAO Z D, PENG J L, et al. The effects of dissolved oxygen level on the metabolic interaction between digestion and locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2010, 157(3): 212-219.
- [13] WOOD C M. The fallacy of the  $P_{crit}$ : are there more useful alternative?[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(3): 616-630.
- [14] PANG X, SHAO F, DING S H, et al. Interspecific differences and ecological correlation of energy metabolism traits in freshwater fishes[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(3): 616-630.
- [15] BARNES R K, KING H, CARTER C G. Hypoxia tolerance and oxygen regulation in Atlantic salmon, *Salmo salar* from a Tasmanian population[J]. *Aquaculture*, 2021, 318(2011): 397-401.
- [16] HE W, CAO Z D, FU S J. Effect of temperature on hypoxia tolerance and its underlying biochemical mechanism in two juvenile cyprinids exhibiting distinct hypoxia sensitivities[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2015, 187(A): 232-241.

- [17] PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The effects of temperature and exercise training on swimming performance in juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Journal of Comparative Physiology B, 2013, 183(1): 99-108.
- [18] REZENDE E L. Evolution; better oxygen delivery [J]. Science, 2013, 340(6138): 1293-1294.
- [19] CHEN B J, CAO Z D, FU S J. Hypoxia impairs the digestive advantage of individual southern catfish (*Silurus meridionalis*) with high resting metabolic rates and postprandial metabolic responses [J]. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 2014, 47(3): 197-204.
- [20] PANG X, FU S J, ZHANG Y G. Acclimation temperature alters the relationship between growth and swimming performance among juvenile common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology A, 2016, 199(1): 111-119.
- [21] AUER S K, SALIN K, RUDOLF A M, et al. The optimal combination of standard metabolic rate and aerobic scope for somatic growth depends on food availability [J]. Functional Ecology, 2015, 29(4): 479-486.
- [22] 曾令清, 彭韩柳依, 王建伟, 等. 饥饿对南方鲇幼鱼游泳能力个体变异和重复性的影响 [J]. 水生生物学报, 2014, 38(5): 883-890.
- ZENG L Q, PENG HAN L Y, WANG J W, et al. The effects of food deprivation on individual variation and repeatability in swimming performance of juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2014, 38(5): 883-890.
- [23] ZENG L Q, FU S J, FU C. The effects of temperature and food availability on growth, flexibility in metabolic rates and their relationships in juvenile common carp [J]. Comparative Biochemistry and Physiology A, 2018, 217(1): 26-34.
- [24] DAN X M, YAN G J, ZHANG A J, et al. Effects of stable and diel-cycling hypoxia tolerance, postprandial metabolic response, and growth performance in juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Aquaculture, 2014, 428/429: 21-28.

## Animal Sciences

### Analysis of Individual Variation of Hypoxia Tolerance and Metabolic Rate in Qingbo

LIU Qianying<sup>1</sup>, PANG Xu<sup>2</sup>, LUO Yulian<sup>1</sup>, ZHANG Yongfei<sup>1</sup>, FU Cheng<sup>1</sup>, FU Shijian<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Animal Biology of Chongqing, Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour,

Chongqing Normal University, Chongqing 401331; 2. College of Fisheries, Southwest University, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** [Purposes] In order to study the individual variation in hypoxia tolerance, energy metabolism and their relationship in fish species. [Methods] The critical oxygen tension ( $P_{crit}$ ), the point of loss of balance (LOE), resting metabolic rate (RMR) and critical metabolic rate ( $MR_{crit}$ ) were determined by using the internal circulation closed fish metabolic method in 76 juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*). [Findings] These results showed that LOE,  $P_{crit}$ , RMR and  $MR_{crit}$  were (0.12~0.32)  $mg \cdot L^{-1}$ , (0.80~2.80)  $mg \cdot L^{-1}$ , (279.91~566.97)  $mg \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$  and (235.10~566.12)  $mg \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$ , respectively. Both RMR and  $MR_{crit}$  were positively correlated with  $P_{crit}$  ( $p < 0.001$ ). Neither RMR nor  $MR_{crit}$  were correlated with LOE. There were significantly positive correlations between LOE and  $P_{crit}$ , and between RMR and  $MR_{crit}$  ( $p < 0.001$ ). [Conclusions] These results indicated that the LOE of qingbo was highly conservative, whereas individual with a lower RMR has a stronger hypoxia tolerance capacity.

**Keywords:** energy metabolism; hypoxia tolerance; freshwater fish; eco-physiology; *Spinibarbus sinensis*

(责任编辑 陈 乔)