Vol. 27 No. 3

动物科学

DOI 10.3969/J. ISSN. 1672-6693.2010.03.004

不同溶氧水平下锦鲫的运动和代谢适应对策*

付世建,李秀明,赵文文,彭姜岚,曹振东

(重庆师范大学 生命科学学院 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400047)

摘要:为考查广氧性鱼类锦鲫($Carassius \ auratus$)在不同水体溶氧(DO)水平下的运动和能量代谢适应对策 在 25~℃ 对水体 DO 分别为 0.5、1、2、4~ mg \cdot L $^{-1}$ 以及接近 100% 饱和溶氧浓度的 8~ mg \cdot L $^{-1}$ 水平下锦鲫幼鱼静止代谢率(RMR)、活跃代谢率(AMR)、临界游泳速度($U_{\rm crit}$)及不同游泳速度下的单位位移能量消耗(COT)进行了测定。研究发现锦鲫的 $U_{\rm crit}$ 和 AMR 均随着 DO 的下降而呈下降趋势,各处理组均有显著差异(p < 0.05),两者在低 DO 端即 4~1 mg \cdot L $^{-1}$ 下降更为剧烈,且 AMR 下降速率明显大于 $U_{\rm crit}$ RMR 在 DO 从 8~1 mg \cdot L $^{-1}$ 时没有显著变化,但 1~ mg \cdot L $^{-1}$ 以下随 DO 的下降线性下降(p < 0.05),洛实验处理组锦鲫随游泳速度的上升代谢率上升,低 DO 实验组(0.5、1~ 和 2~ mg \cdot L $^{-1}$ 实验组)各游泳速度下 COT 无显著差异,而高 DO 实验组(4~ 和 8~ mg \cdot L $^{-1}$ 实验组)COT 随游泳速度的上升而显著上升,消除 RMR 影响后各实验组单位位移净能量消耗($COT_{\rm net}$)随游泳速度上升均显著上升(p < 0.05),在较低的游泳速度下 较低的 DO 实验组往往比同一游泳速度下的较高 DO 实验组锦鲫有更高的能量利用效率(低 COT 值,p < 0.05),但随着游泳速度上升不再有该趋势。研究提示锦鲫在不同 DO 水平下采取不同的运动和能量代谢对策以适应不同环境溶氧条件。

关键词 溶氧水平 临界游泳速度 代谢率 能量效率 单位位移能量消耗

中图分类号 :Q591.4

文献标识码:A

文章编号:1672-6693(2010)03-0014-05

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其生存、生长及繁衍提供了基本保证 $^{[1]}$,鱼类通过长期的进化,在游泳能力和游泳方式上变化很大,形成不同生态习性,适应不同环境 $^{[2]}$ 。衡量鱼类游泳能力的指标较多,其中作为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,其研究最为广泛 $^{[3]}$ 。相关研究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 $^{[4-5]}$ 。

水体与陆生环境重要的差异之一是氧气含量低,且变化大,如何应对环境溶氧(DO)不足的问题成为鱼类的首要生理问题之一。游泳运动是鱼类重要的耗能过程,鱼类游泳时的能量代谢适应对策对于鱼类生存繁衍同样至关重要[67]。当环境 DO 过低 鱼类需要呼吸循环功能的提高来满足氧气需求,但功能的提高一方面需要消耗大量能量,另外鱼类鳃呼吸的特殊性可能导致淡水鱼类离子的丢失,造成渗透压失衡。因此不同鱼类针对溶氧逆境可能采

取不同的对策来权衡功能维持和能量消耗等权衡。 锦鲫(Carassius auratus)为适应性很强的鲤科鱼类 , 其野生种群广泛分布 ,且能够长期生活在低氧环境条件下 ,研究不同水体 DO 水平下锦鲫的游泳能力、能量代谢特征及其相关性将有助于揭示鱼类低氧环境下的运动和代谢适应对策 ,具有重要的理论意义和应用价值。因此 ,在本研究中选择锦鲫幼鱼并测定其在不同 DO 水平下的 U_{crit} 、静止代谢率(RMR)、活跃代谢率(持续有氧运动下最大代谢率 AMR)及不同游泳速度下的能量代谢率 ,并计算单位位移的能量消耗(COT)状况 ,首次系统探讨鱼类不同 DO 条件下的生理适应对策。

1 材料和方法

1.1 实验鱼的来源与驯化

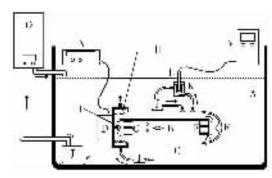
实验幼鱼购于重庆当地市场,实验前于实验室自净化循环控温水槽中驯化 1 个月。每天饱足投喂商业饲料 1 次。实验用水为曝气后的自来水,驯化及实验过程中实验水温为(25.0 ± 1.0) $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$

升水 7 mg 以上,日换水量约为驯化水体的 10% ~ 20%,光制为 14 h 光照 10 h 黑暗。驯养 1 个月后挑选身体健康、体重接近的锦鲫幼鱼作为实验对象。1.2 实验方案与操作方法

1.2.1 RMR 的测定 以实验室自制的密闭内循环呼吸代谢测定仪 ,采用国际通用方法测定不同 DO 水平下锦鲫的耗氧率作为代谢率的指标,根据代谢率和 DO 的关系确定锦鲫 RMR 变化的临界氧压 (Critical oxygen press P_{crit} $\}^{81}$ 。测定具体操作为 将体重为(9.23 ± 0.44) g 的锦鲫幼鱼(n=8)饱食投喂后装入驯化呼吸室禁食适应 2 d 此驯化过程呼吸仪不封闭。然后用 50 mg · L⁻¹的 MS-222 麻醉3 min ,再装入测定呼吸室适应 1 h 后封闭呼吸室,每3 min ,则定一次 DO 变化,直至 DO 不再下降时停止测定,然后取出实验鱼称量其体重等相关形态参数。DO 用溶氧仪测定(HQ20 ,USA)测定,测定前用饱和水和无氧水进行仪器校正。根据 DO 变化和实验鱼体重大小计算实验鱼的 RMR 变化的公式如下

$$RMR = \Delta O_2 \times V/(m \times t) \tag{1}$$

1.2.2 U 的测定 测定设备为鱼类游泳能量代谢 测定仪(图1)。该装置的游泳速度测定系统主要由 位于中央的游泳管 测定时实验鱼位于其中 其内两 端安装有蜂窝状筛板,以使游泳管内的水流平稳均 匀并防止实验鱼逃逸;可调水泵的螺旋桨位于游泳 管一端的内部 通过螺旋桨转动使游泳管内产生水 流 :位于游泳管外安装有一个回流套管 :套管一端与 调速水泵密闭连接,回流套管与游泳管之间的环形 水道能使游泳管内水流返回至调速水泵 ;回流套管 另一端配有密封盖 以使整个水体密闭且循环流动。 该仪器整体浸泡在一个具有控温装置的水浴水槽 中,为了使水浴水与仪器管道内部水有充分的热交 换 在回流套管一端安装了一个不锈钢的热交换器。 调速度水泵与一个调压电源相连以调控游泳管内水 流的速度。通过摄像机记录游泳管器内部黑色凝胶 颗粒的速度来标定水流速度并建立速度与电压的 关系。



A 水浴水槽 B 游泳管 C :回流套管 D :调速电机 E :密封盖 F~G: 多孔导流板 H 热交换器 J :螺旋桨 J :水泵 K :测量杯 L :氧探头; M :溶氧仪 N :变频电源 D :水处理及控温装置。

图 1 鱼类游泳能量代谢测定仪结构示意图

Fig. 1 The structure of fish swimming energetic metabolism determining device

 $U_{\rm crit}$ 测定具体操作为 实验鱼禁食 2 d 后转入装有 DO 分别为 0.5、1、2、4、8 mg · L^{-1} (后者为 100% 饱和氧浓度 DO 控制采用改变氧气和氮气分压的方法进行)水的游泳代谢仪 ,测定时首先将单尾实验鱼放入游泳管中适应 1 h 以消除转移的胁迫影响 ,适应期间管内流速约为 9.0 cm · s $^{-1}$ (1 倍实验鱼体长) 随后按国际通用方法进行 $U_{\rm crit}$ 测定 ,测定过程每 30 min 速度增加 7.0 cm · s $^{-1}$ 直至最后实验鱼达到运动力竭状态 ,力竭的评判标准为鱼停留在游泳管筛板 30 s。然后取出实验鱼并测量体重及常规形态学参数(表 1)。由于鱼体计算横截面积小于游泳管横截面积的 5% , $U_{\rm crit}$ 采取以下公式进行计算 $^{[9]}$

$$U_{\text{crit}} = U + (t/T) \times \Delta U \tag{2}$$

式中 $U_{\rm crit}$ 为临界游泳速度 ;U 是完成设定时间即 30 min游泳所具有的最大速度(鱼力竭前一档速度); ΔU 是各速度梯度的速度增量 ,即 $7.0~{\rm cm\cdot s^{-1}}$;T 是在各速度梯度下设定的持续游泳历时即 30 min ;; 是在最大速度下未能完成设定历时的实际持续时间。 1.2.3 游泳代谢率的测定 在上述测定 $U_{\rm crit}$ 的同时通过游泳代谢仪附带的外循环系统测定其游泳代谢率 ,该系统封闭时可进行水体取样 ,开放时可用于置换管内的水体。 当游泳管的流速调到设定值后每 2 min测定一次 DO 值。测定过程 DO 的变化幅度为设定值的 $-0.2~0.2~{\rm mg\cdot L^{-1}}$ 以内。代谢率计算公式如下

$$V_{0_2} = Slope \times 60 \times V/m \tag{3}$$

式中 Slope(单位为 $mg \cdot L^{-1} \cdot min^{-1}$)为测定时间与 DO 之间经直线拟合后方程的斜率的绝对值(此计

1.3 数理统计

16

实验数据用 EXCEL2003 进行常规计算后 ;用 STATISTICA 4.5 进行方差分析(ANOVA), 多重比较(LSD)及拟合方程参数的计算 ;用进行" 双线法 "分析 ,求出 $P_{\rm crit}$ [8]。统计值均用平均值 $^{\pm}$ 标准误(Mean $^{\pm}$ SE)表示 ,差异显著性水平为 $^{\mu}$ $^$

表 1 实验各处理组幼鱼形态学参数

Tab. 1 The morphology indices of experimental goldfish

参数 -	<i>DO</i> ∕(mg · L ⁻¹)						
	0.5	1	2	4	8		
重复数/个	8	8	8	8	8		

体重/g 9.57±0.38 9.39±0.80 9.97±0.31 8.90±0.46 10.08±0.40 体长/cm 6.81±0.12 6.75±0.16 6.79±0.12 6.65±0.11 6.85±0.19 叉长/cm 7.98±0.13 7.95±0.17 8.01±0.13 7.69±0.12 8.01±0.20 体宽/cm 1.15±0.03 1.24±0.42 1.19±0.04 1.10±0.07 1.26±0.04 体高/cm 2.28±0.03 2.34±0.08 2.34±0.05 2.25±0.04 2.26±0.05

2 结果

2.1 对锦鲫幼鱼 RMR 的影响

锦鲫的 RMR 在高 DO 范围随 DO 变化不发生显著改变(图 2) 二者关系拟合方程为

$$RMR = 240.2 + 4.485DO$$

$$(n = 183 R^2 = 0.015 p > 0.05)$$
 (4)

当 DO 水平下降到一定水平即 P_{crit} 点时 RMR 随 DO 的下降而迅速下降 二者关系拟合方程为

$$RMR = 3.946 + 222.1DO$$

(n = 125 $R^2 = 0.812$ p < 0.001) (5) 二方程相交点 即 $P_{crit} = (1.08 \pm 0.10) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 此时 $RMR = (245.04 \pm 1.26) \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

2.2 对锦鲫幼鱼 U_{crit} 的影响

图 3 显示(小图中纵横坐标含义同大图 ,各 DO 组水平 n=8 ;上标字母不同表示差异显著(p<0.05),下同),锦鲫幼鱼 $U_{\rm crit}$ 随 DO 的下降而明显下降 ,各处理组之间均差异显著(p<0.05)。在低 DO 范围 ,随 DO 水平的下降 , $U_{\rm crit}$ 下降得更为明显 ,二者之间的关系可拟合为方程

$$U_{\text{crit}} = 4.030DO^{0.291}$$

($n = 40 R^2 = 0.672 p < 0.05$) (6)

2.3 对锦鲫幼鱼 AMR 的影响

锦鲫幼鱼 AMR 随 DO 的下降而明显下降 ,各处理组之间均差异显著(图 4p < 0.05)。在低 DO 范围 ,随 DO 的下降 AMR 下降较高 DO 范围更为显著 ,二者之间的关系可拟合为方程

$$AMR = 458.3DO^{0.545}$$

($n = 40 R^2 = 0.736 p < 0.05$) (7)

第 27 卷

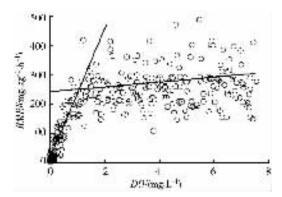


图 2 对锦鲫幼鱼 RMR 的影响

Fig. 2 The resting metabolic rate of goldfish under different water dissolved oxygen levels

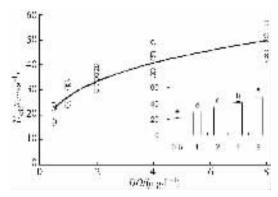


图 3 对锦鲫幼鱼 U_{cri} 的影响

Fig. 3 The critical swimming speed of goldfish under different dissolved oxygen level

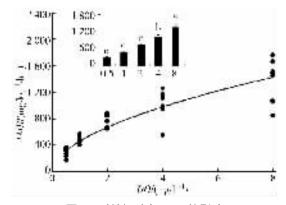


图 4 对锦鲫幼鱼 AMR 的影响

Fig. 4 The active metabolic rate of goldfish under different dissolved oxygen level

2.3 对不同游泳速度锦鲫幼鱼代谢率和 COT 的影响

各实验处理组锦鲫代谢率随游泳速度上升而上升(图 5),以方程 4 和方程 5 计算不同 DO 下的 RMR(DO) 为 $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时采用方程交点数据),然后采用代谢率(MR)和游泳速度(U)的经典经验方程 $MR = RMR + aU^b$ (8)

拟合所得的方程各参数见表 2(式中 b 为速率常数 , 表示随游泳速率上升能量消耗上升速率的快慢 ,一般为 3 左右 μ 为一般统计常数 ,通常不作讨论 ;下同 b 根据参数和经验公式

$$U_{\text{opt}} = [RMR/(b-1) \times a]^{1/b}$$
 (9)

从而得到不同 DO 下的能量利用最适游泳速度(U_{out})。

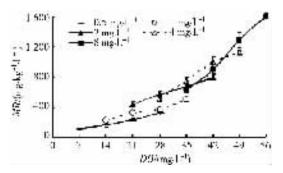


图 5 不同 DO 处理组游泳速度与 MR 的关系

Fig. 5 The relationship between swimming speed and metabolic rate of experimental goldfish

表 2 不同 DO 组游泳速度和 MR 关系拟合方程参数

Tab. 2 The parameters in equation descried the relationship between swimming speed and metabolic rate of goldfish under different dissolved oxygen level

DO/ (mg · L ⁻¹)	RMR/ (mg · kg ⁻¹ · h ⁻¹)	a	b	R^2	$U_{ m opt}$
0.5	115.0	0.204	2.09	0.820	19.88
1	245.0	0.008	2.93	0.828	27.14
2	249.2	2.268	1.47	0.751	40.87
4	258.1	0.255	2.11	0.829	25.28
8	276.1	0.018	2.80	0.855	25.34

通过计算能量消耗乘以氧热当量系数即 13.56 $J \cdot mg^{-1}$ 得到该游泳速度下每小时每千克鱼体运动耗能 ,通过游泳速度换算每小时位移 ,计算得到 COT(单位为 $J \cdot m^{-1} \cdot kg^{-1}$)见图 6。除 $8 \text{ mg} \cdot L^{-1}$ 处理组 COT 随游泳速度上升而显著上升外(p < 0.05),其余各处理组 COT不同游泳速度间无显著

差异。在低游泳速度($14 \sim 28 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$)下,高 DO组 COT通常显著大于低 DO组(p < 0.05),但更高游泳速度下各实验处理组没有显著差异。通过扣除运动中能量代谢的 RMR部分得到单位位移净能量消耗(COT_{net}),如图 7 所示。消除 RMR 影响后,各处理组 COT_{net} 随游泳速度的上升均显著上升(p < 0.05)。

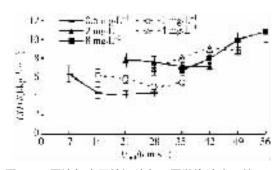


图 6 不同溶氧水平锦鲫幼鱼不同游泳速度下的 COT Fig. 6 The cost of transport of juvenile goldfish pursuing different speed swimming under different dissolved oxygen

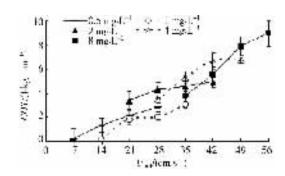


图 7 不同溶氧水平锦鲫幼鱼不同游泳速度下的 COT_{net} Fig. 7 The net cost of transport of juvenile goldfish pursuing different speed swimming under different dissolved oxygen

3 讨论

随着 DO 下降,锦鲫幼鱼 RMR、AMR 和 U_{crit} 均呈下降趋势。总体来说,各参数在高 DO 范围变化相对平缓,尤其 RMR 在 $1\sim 8$ mg· L^{-1} 范围基本不变 随着 DO 的下降 RMR 占 AMR 的比例从不到 20% 上升到 50%,说明锦鲫为典型的氧调变鱼类。这一方面因为 RMR 是鱼类维持基本生理活动的能量消耗,包括神经、循环、呼吸系统和组织修复等基本生命活动的耗能 $^{[10]}$,相关生理活动对机体生存具有重要意义,具有较强的调节能力;另一方面锦鲫为活跃鱼

类 具有较高的呼吸代谢潜能 RMR 相对占用呼吸 潜能比例不大,基本不受呼吸能力限制。而 AMR 为 动物最大持续有氧运动的代谢率,通常机体 U_{ab} 越 快 AMR 越高。不同动物生态习性不同,其 AMR 和 U_{crit} 限制因素也存在差异,有些存在于循环和呼吸 系统吸收运送氧气和代谢废物的能力,有些存在于 机体运动组织代谢活性的高低等等,而鱼类由于水 体环境的特殊物理化学性质,通常认为更多的受到 氧气获得的限制 5]。研究发现有些高运动性能鱼类 如,鮭鳟鱼类、草鱼等在 U_{crit} 下能够利用全部呼吸代 谢潜能[2,11] 对于这些鱼类,环境 DO 的下降会立即 作用于有氧运动。而本研究发现锦鲫在 25% 条件 下 U_{crit} 约利用 60% 的呼吸潜能 ,其余被 RMR 和摄 食代谢等生理功能占用,也就是说其 U_{crit} 一定程度 上受运动组织的限制而非氧气的获得 因此在高 DO 范围影响较小,随着 DO 下降,氧气迅速成为限制 U_{crit} 首要因素 DO 对 AMR 影响变得更为显著 ,造成 AMR 和 U_{crit} 迅速下降。值得注意的另一个现象是 AMR 下降明显大于 U_{crit} ,其原因一方面由于运机体 代谢能量消耗与游泳速度通常呈幂函数关系 ,这在 本研究结果中也得到证实。另外,低 DO 条件下,锦 鲫无氧代谢能力增强,可能对结果产生影响,尤其是 锦鲫在无氧或低氧条件下产生乙醇而非乳酸 12 1 / 快 速通过鳃排出体外 ,可能对维持一定水平持续运动 产生影响。

鱼类运动的能量利用问题相对复杂,本研究受到游泳速度和 DO 双重影响。一般认为,能量利用效率在中等速度下最有效,即 COT 在中等速度下最小,而消除 RMR 影响后,一般随游泳速度的上升而下降(COTnet 上升)。本实验饱和 DO 组即 8 mg·L⁻¹ DO 组有关结果与以往研究相似^[13]。关于低 DO 对鱼类运动能量利用效率的研究未见系统报道,本研究发现锦鲫 COT 在低 DO 下不受游泳速度的影响,但这主要是 RMR 的影响。但研究发现在较低的游泳速度下,低 DO 组锦鲫往往有更有效的运动能量利用效率,说明锦鲫存在一定的运动代谢对策,具体生理机制还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Graham J B ,Dewar H ,Lai N C ,et al. Aspects of shark swimming performance determined using a large water tunnel [J]. J Exp Biol 2004 ,151 :175-192.
- [2] Fu S J ,Zeng L Q ,Li X M ,et al. The behavioral ,digestive and metabolic strategies in four fishes with different foraging behavior J J J Exp Biol 2009 212 2296-2302.
- [3] Zeng L Q ,Cao Z D ,Fu S J ,et al. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silu-rus meridionalis* Chen), J J . Comp Physiol Biochem 2009 , 153 :125-130.
- [4] 张怡,曹振东,付世建.延迟首次投喂对南方鲇(Silurus meridionalis Chen) 仔鱼身体含能量、体长及游泳能力的影响[J].生态学报 2007 27:1161-1167.
- [5]付世建 漕振东 彭姜岚. 不同时间间隔重复力竭运动对南方鲇幼鱼耗氧率的影响[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版) 2009 26(1):13-16.
- [6]付世建 曹振东 谢小军. 鱼类摄食代谢和运动代谢研究 进展[J]. 动物学杂志 2008 43(2):150-159.
- [7] 曹振东 彭姜岚 付世建. 体重对大鳍鳠力竭性运动后过 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] Yeager D P ,Ultsch G R. Physiological regulation and conformation: a basic program for the determination of critical points J. Physiol Zool ,1989 62 888-907.
- [9] Brett J R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmor[J]. J Fish Res Bd Can , 1964 21 :1183-1226.
- [10] Bennett A F. Structural and functional determinate of metabolic rate J]. Am Zool 1988 28 699-708.
- [11] Alsop D H ,Wood C M. The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption , swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Onco-rhynchus mykiss* [J]. J Exp Biol ,1997 200 2337-2346.
- [12] Johnston I A ,Bernard L M. Utilization of the ethanol pathway in carp following exposure to anoxia[J]. J Exp Biol , 1983 ,104 .73-78.
- [13] 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 209 3420-3428.

Animal Sciences

The Locomotive and Metabolic Strategies of Goldfish Under Different Dissolved Oxygen Level

FU Shi-jian , LI Xiu-ming , ZHAO Wen-wen , PENG Jiang-lan , CAO Zhen-dong

(Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior , Chongqing Key Laboratory of Animal Biology , College of Life

Sciences , Chongqing Normal University , Chongqing 400047 , China)

Abstract: To investigate the locomotive and metabolic adaptive strategy of euroxybiotic goldfish (Carassius auratus) under different dissolved oxygen level (DO), we measured the resting metabolic rate (RMR), active metabolic rate (AMR), critical swimming speed ($U_{\rm crit}$) and cost of transport (COT) at different swimming speed of juvenile experimental fish ($6.75 \sim 13.70$ g , n = 49) maintained at water temperature of (25.0 ± 1.0) °C under DO of 0.5, 1, 2, 4 and 8 mg · L⁻¹ (close to 100% saturation). The results are discovered in that both Ucrit and AMR decreased profoundly with DO and there are significant differences among all treatment groups (p < 0.05), but both variables decrease more profoundly within lower DO range and the values of AMR decrease more profoundly than those of $U_{\rm crit}$. However , RMR remain unchang with DO decreased from 8 to 1 mg · L⁻¹ and linearly decreased with DO when it is below 1 mg · L⁻¹. The metabolic rate exponentially increases with swimming speed in all experimental groups. The COT does not vary with swimming speed in lower DO groups (0.5 , 1 and 2 mg · L⁻¹ experimental groups) while it increases with swimming speed at higher DO groups (4 and 8 mg · L⁻¹ experimental groups). After removing the energy component of RMR from COT, the $COT_{\rm net}$ increases with swimming speed in all experimental DO groups. As in the same swimming speed , COT of lower DO groups usually are lower than those of higher DO groups in lower swimming speed range. Moreover , such difference vanishes when swimming speed goes higher. The study shows that goldfish may adopt different locomotive and metabolic strategies under different ambient DO level.

Key words: dissolved oxygen; critical swimming speed; oxygen consumption rate; energy efficiency; cost of transport

(责任编辑 方 兴)