

doi: 10.7541/2020.074

游泳加速模式对团头鲂和南方鲇的最大游泳速度及运动代谢的影响

张敬敬 朱峰磊 龙 静 闫玉莲 谢小军

(西南大学生命科学学院, 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要: 为了探讨游泳加速模式对不同生态习性鱼类游泳性能及运动代谢的影响, 评估团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)和南方鲇(*Silurus meridionalis*)的临界游泳速度(U_{crit})、爆发游泳速度(U_{burst})和最大代谢率(MMR)的适宜测定方法, 在4种加速模式条件下, 检测了实验鱼的最大游泳速度(V_{max}), 以及鱼体在运动过程中及其力竭后代谢恢复期的耗氧率(MO_2)。结果显示: 在速度增量(ΔV)为20 cm/s, 加速持续时间(Δt)为2min的加速模式条件下, 团头鲂和南方鲇的 V_{max} 及游泳过程的无氧代谢占比均分别显著高于其他3种加速模式($P < 0.05$), 呈爆发运动(U_{burst})状态。在 ΔV 为10 cm/s, Δt 分别为20、40和60min的加速模式下, 两种鱼的无氧代谢占比均在12%以下且相互间无显著差异($P > 0.05$); 其中团头鲂在这3种加速模式下的 V_{max} 之间无显著性差异($P > 0.05$); 而南方鲇在 ΔV 为10 cm/s、 Δt 为20min条件下的 V_{max} 显著高于另2种加速模式的测定值($P < 0.05$)。两种鱼的 MO_2 在各加速模式下均随着游泳速度的升高而增加; 但在爆发游泳过程中, 两种鱼的 MO_2 随游泳速度的增加呈现不同的变化趋势, 团头鲂的 MO_2 随速度的变化曲线在接近100 cm/s的时候出现拐点, 此后 MO_2 随速度的增幅变小; 而南方鲇的该曲线在速度为20 cm/s时就出现拐点, MO_2 的变化进入“平台期”。在所有加速模式下, 两种鱼在运动过程中的最大耗氧率(AMO_2)均显著高于力竭后代谢恢复期的最大值(DMO_2 , $P < 0.05$)。用 U_{crit} 法测得团头鲂的 AMO_2 高于 U_{burst} 法的测得值, 而南方鲇则相反。由研究结果得出, 测定团头鲂的 U_{crit} 采用 ΔV 为10 cm/s、 Δt 在20—60min的加速模式是适宜的, 测定南方鲇 U_{crit} 的适宜加速模式是 ΔV 为10 cm/s、 Δt 为20min。两种鱼均应采用在运动阶段测得的最大 MO_2 作为 MMR ; 测定团头鲂的 MMR 适用于 U_{crit} 法, 测定南方鲇的 MMR 适用于 U_{burst} 法。团头鲂持续游泳的能力较强, 爆发游泳的加速能力相对较弱; 而南方鲇则表现出相反的趋势, 该差异反映了物种适应其生态习性的权衡效应。

关键词: 团头鲂; 南方鲇; 游泳加速模式; 临界游泳速度; 爆发游泳速度; 运动代谢; 最大代谢率

中图分类号: Q178.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2020)03-0603-09

游泳性能是决定鱼类在水环境中生存的关键因素之一^[1, 2]。鱼类的捕食与被捕食之间的相互作用、繁殖、洄游以及生境的选择等, 这些重要生态行为的成效都取决于它们的运动能力^[3-5], 而鱼类在这一系列与游泳相关活动中的表现都与呼吸及氧气的利用密切相关。所以, 鱼类的运动代谢能力也因此一直受到鱼类学家的关注^[6]。

临界游泳速度(Critical swimming speed, U_{crit})和爆发游泳速度(Burst swimming speed, U_{burst})是鱼类游泳行为中具有不同生态适应意义的两个上限速度值, 并作为评价不同因素对鱼类游泳能力影响

的主要指标, 也是预测栖息地生态环境的变化对鱼类个体行为及种群动态影响的重要生物学参数。已有的实验研究还采用这两个指标来评估并比较鱼类的最大有氧及无氧运动能力^[7-11]。在 U_{crit} 和 U_{burst} 的实验室测定中, 通常采用对实验鱼游泳的水流进行梯级匀加速的方法, 迫使鱼体逐步提升其游泳速度, 当鱼体力竭时即获得游速的最大值^[8, 9]。在此过程中, 游泳加速模式, 即速度增量(ΔV)和每次加速后在各速度水平上的持续时间(Δt), 是关键的控制条件^[12]。其中, Δt 影响到实验鱼由静止状态到达最大游速的总历时, 所以也是全过程的平

收稿日期: 2019-12-30; 修订日期: 2020-03-16

基金项目: 国家自然科学基金(31300338); 中央高校基本科研业务费专项基金(XDJK2016C156)资助 [Support by the National Natural Science Foundation of China (31300338); Fundamental Research Funds for the Central Universities (XDJK2016C156)]

作者简介: 张敬敬(1994—), 女, 硕士; 研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: jjz0112@126.com

通信作者: 闫玉莲, 副教授; E-mail: yanyul@swu.edu.cn

均速度增量的决定因素之一。在 U_{burst} 实验测定中的 Δt 通常为1—2min,总历时一般不超过10min;大多数 U_{crit} 实验中的 Δt 一般设置在15—60min,因为实验鱼在达到 U_{crit} 状态的加速模式过程中主要以有氧代谢提供游泳动力,而有研究证明呼吸循环系统达到稳定状态一般需要15min以上的时间间隔^[13]。因此,加速持续时间的长短是否会对运动代谢以及游泳性能的测量值造成影响还存在一定争议^[13—16]。Dowine & Kieffer^[12]比较分析了34种鱼类的实验数据,发现各研究者采用不同的加速模式测定 U_{crit} ,即使对同物种的测定值也有较大差异,因此他们提出,确定适宜的游泳加速模式应当是开展鱼类游泳性能比较研究的前提。

最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)被定义为在一定生态温度下的最大耗氧率^[17]。它强调了在不同环境条件下利用有氧途径产生能量的能力^[8, 18],对进行有氧消耗的生理活动提供了一个上限。 MMR 在确定有氧范围(Aerobic scope, AS)内起决定性作用,是反映鱼类对环境适合度的基础参数,长期以来一直受到鱼类生理生态学家的密切关注^[19—21]。因此 MMR 测量的准确性十分重要。不同的研究者会选取鱼体在运动期间或运动结束后不同时段耗氧率(Oxygen consumption rate, MO_2),作为鱼类的 MMR ^[6, 22—24]。但尚无研究证明,不同取值阶段的 MMR 是否会存在差异。目前主要有两种常用的测量运动代谢的方法:(1)采用测定 U_{crit} 的方法获得逐级速度条件下的 MO_2 ,取其中的最大值作为 MMR ,也称有氧运动法;(2)采用测定 U_{burst} 的方法获得的 MO_2 的最大值作为 MMR ,也称无氧运动法。前者的假定是在鱼体游泳速度逐步达到 U_{crit} 的过程中主要以有氧代谢供能,因此 MMR 的取值为持续游泳期间 MO_2 的最大值;而后的假定是鱼体以爆发加速的方式达到 U_{burst} 期间进行了大量无氧运动, MMR 应当出现在力竭后偿还氧债的代谢恢复过程^[17]。但游泳性能与运动代谢的相关性可能具有物种特异性,因此,以不同运动方式获取 MMR 应在不同的代谢阶段取值的假说还需要更多物种该方面的实验资料予以进一步验证。

在实验研究中众多的研究者以各种鱼类为对象,选择不同的游泳加速模式来测定 MMR ^[3, 6, 9, 25, 26],但目前尚无对不同种鱼类以不同模式获得的运动代谢数据之间进行比较的研究报道。团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)隶属于鲤形目、鲤科、鲴亚科、鲴属,是喜居于静水中下层生活的草食性鱼类。由于食性原因它需要不断地运动搜寻食物,并躲避捕食者的攻击^[27]。南方鲇(*Silurus meridiona-*

lis),隶属于鲇形目、鲇科、鲇属,是生活于淡水的大型凶猛肉食性鱼类。它营底栖生活,以主动出击和突袭为其捕食的主要方式^[28, 29]。本研究以团头鲂和南方鲇这两种不同生态习性的鱼作为研究对象,检测不同加速模式对其最大游泳速度及运动代谢的影响,旨在:(1)探讨测定两种实验鱼的最大游泳速度(U_{crit} 和 U_{burst})的适宜加速模式;(2)检验这两种鱼在游泳过程中及代谢恢复期的最大耗氧率,提出测定其 MMR 的适宜方法。为进一步探讨鱼类的游泳性能及有氧代谢范围与其生态适合度(Fitness)的关系提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源与驯养

团头鲂幼鱼购买于重庆市合川水产学校实习渔场当年同批次人工孵化培育的鱼苗,南方鲇幼鱼购自四川内江水产养殖场当年人工孵化培育的同批次鱼苗。购回后在实验养殖系统内于自然水温与光周期下进行驯化养殖。驯养期间,南方鲇以鲜草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)肌肉切成碎块作为饵料,每2天投喂1次达饱足;团头鲂以商业饲料每天饱足投喂1次,每次投喂1h后捞出残饵。实验开始前,挑选体重相近,体表无损伤的两种实验驯养鱼各40尾,将其移到室内水循环养殖系统内在实验控制条件下再驯养2周。在此期间,水温控制为 $(25\pm 0.5)^{\circ}\text{C}$;光周期12L:12D,瞬时开关;团头鲂每天饱足投喂1次,南方鲇每天投喂量约为体重2%。测定前南方鲇禁食2d^[29],团头鲂禁食1d^[30],使测试时实验鱼处于空腹状态,以消除特殊动力作用(Specific dynamic action, SDA)对测定结果造成的影响。实验开始前1d对鱼的体重体长进行测量,然后转移至鱼类游泳呼吸测量仪(Loligo Systems SY10700, Denmark; 5 L)中进行12h恢复,以消除称量以及转移过程中对鱼类造成的胁迫影响,测定温度均为 $(25\pm 0.5)^{\circ}\text{C}$ 。

1.2 日常代谢率(Routine metabolic rate, RMR)的测定

采用鱼类游泳呼吸测量仪对日常代谢率(RMR)进行测定。游泳呼吸室内水的初始流速设为3 cm/s,观察表明,在此流速下,既能保证游泳呼吸室内水中的溶氧混合均匀又不会迫使鱼被动游泳。 RMR 持续测定时间为4h,测定过程中采用分周期连续测量的方法,每个测定周期设为10min,将后2.5h测定的15个值的平均值作为 RMR 。当呼吸室内溶氧低于80%饱和和溶氧时进行3min的换水和2min的等待以使呼吸室中水的溶氧浓度达到稳定均匀状态^[31—33]。

每尾实验鱼耗氧率[MO_2 : $\text{mg O}_2/(\text{kg} \cdot \text{h})$]由以下公式进行计算:

$$MO_2 = ([O_2]_{t_0} - [O_2]_{t_1}) \times L / T \times BW$$

式中, $[O_2]_{t_0}$ 为 t_0 时的溶解氧含量(mg/L), $[O_2]_{t_1}$ 是 t_1 时溶解氧含量(mg/L); L 是呼吸室中水的体积(L), $L=(\text{呼吸室体积}-\text{实验动物体积})$; T 为呼吸耗氧测定周期时间(t_1-t_0 , h); BW 是实验鱼质量(kg)。

1.3 最大游泳速度(Maximum swimming speed, $V_{\max}$)及运动代谢率的测定

参照Brett^[8]和Reidy等^[3]的实验方案, 并通过预实验, 将每种实验鱼各分为4个实验处理组, 各采用不同的加速模式测定实验鱼的 $V_{\max}$, 以及游泳过程中各梯级速度相关的运动代谢率。其中, 加速模式1的速度增量(ΔV)为20 cm/s , 加速持续时间(Δt)为2min, 拟检测实验鱼的爆发游泳速度(U_{burst}); 加速模式2、3、4采用的 ΔV 均为10 cm/s , Δt 则分别为20min、40min和60min, 拟检测实验鱼的临界游泳速度(U_{crit})。每种实验鱼在各加速模式条件下的检测样本量均为10尾。

U_{burst} 的测定 以加速模式1测定1个实验组的 $V_{\max}$ 及游泳过程的耗氧率。游泳呼吸室内水流的初始速度设为20 cm/s , 每隔2min增速20 cm/s , 当鱼体不能对抗水流速度继续游泳, 其尾部贴在尾筛板5s^[6]以上则视为力竭, 实验结束。整个增速游泳过程采用连续测定耗氧率的方法, 即每2min测定1次耗氧率, 连续测定, 直至力竭均不换水。

U_{crit} 的测定 以加速模式2、3、4分别测定3个实验组的 $V_{\max}$ 及游泳过程的耗氧率。3个实验组的初始速度均设置为10 cm/s , 而各实验组分别在每20min、40min、60min后速度增加10 cm/s , 当鱼体不能对抗水流速度继续游泳, 其尾部贴在尾筛板5s以上则视该实验鱼达到力竭状态, 实验结束。整个增速过程中采用间歇式耗氧率测量法, 即每个测定周期分为冲洗: 210s, 等待: 90s, 测定: 900s。

最大游泳速度($V_{\max}$)计算公式如下:

$$V_{\max} = V + (t/\Delta t) \Delta V^{[34]} :$$

式中, V 是实验鱼完成逐级持续时间所达到的最大游泳速度, t 是力竭前未能完成设定的加速持续时间而实际游泳的时间, Δt 是各速度梯度间设定的持续时间, ΔV 是各速度梯度间的速度增量。

1.4 代谢恢复过程耗氧率的测定

U_{crit} 与 U_{burst} 实验中的鱼运动力竭后, 马上将水流速度降至3 cm/s 让实验鱼停止游泳, 等待10s后进行代谢恢复阶段耗氧率的测定, 开始20min内每2min测定一次, 然后每5min测定1次, 连续测量至该

尾实验鱼的耗氧率连续3次下降到其RMR的110%以下则实验结束^[11, 35]。采用以下公式计算实验鱼游泳过程中无氧代谢供能占运动总耗能的比例:

$$\text{无氧代谢占比} = \frac{\sum(MO_{2j} \times \Delta t_j)}{[\sum(MO_{2i} \times \Delta t_i) + \sum(MO_{2j} \times \Delta t_j)]}$$

式中, MO_{2i} 和 MO_{2j} 分别为游泳过程和代谢恢复过程各测量时段在日常代谢水平以上的耗氧率; Δt_i 和 Δt_j 分别为游泳过程和代谢恢复过程各测量时段的持续时间。

1.5 实验环境条件控制

在整个实验过程中, 游泳呼吸仪的水温控制在 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 。为了避免外界不必要的刺激, 用一块黑布将游泳呼吸仪遮光, 只在呼吸室留一个窗口, 用于观察鱼的运动状态, 并使鱼类仍然能够经历实验设定的光周期^[36]。在每次实验开始前和结束后都对游泳呼吸室进行3次空白测定, 每次测定时间为10min, 流速为3 cm/s , 将这6次测定的平均值作为游泳仪水体耗氧的背景值, 实验鱼耗氧率的测量值均减除背景耗氧率, 从而消除水体中细菌以及其他因素的耗氧对实验测定结果的干扰。

1.6 数据统计与分析

采用Excel(2010)、SPSS(24.0)软件进行数据的整理及统计分析, 数据用平均值 $\pm$ 标准误(Mean $\pm$ SE)表示, 采用单因素ANOVA检验比较不同加速模式下最大游泳速度、 MO_2 以及不同取值阶段下 MO_2 之间的数据差异, 以 $P < 0.05$ 作为数据均值差异达到显著性的标准。

2 结果

2.1 游泳加速模式对 $V_{\max}$ 的影响

在加速模式1($\Delta t=2\text{min}$, $\Delta V=20\text{ cm/s}$)的条件下, 团头鲂与南方鲇的最大游泳速度($V_{\max}$)均分别显著高于其他3种加速模式, 游泳历时则分别远低于其他3种模式($P < 0.05$, 表1和表2)。

在加速模式2、3和4(ΔV 为10 cm/s , Δt 分别为20min、40min和60min)的条件下, 团头鲂的 $V_{\max}$ 之间无显著性差异($P > 0.05$, 表1); 而南方鲇的 $V_{\max}$ 随着 Δt 的增加出现了下降的趋势, 其中 Δt 为20min条件下的 $V_{\max}$ 显著高于 Δt 为40min和60min条件下的测定值($P < 0.05$, 表2)。

2.2 游泳加速模式对运动 MO_2 的影响

在4个加速模式条件下, 团头鲂和南方鲇在运动过程中的 MO_2 均随游泳速度的增加而增高(图1和图2)。在加速模式1条件下($\Delta V=20\text{ cm/s}$, $\Delta t=2\text{min}$), 团头鲂的 MO_2 随着游泳速度的增长曲线在速度接近100 cm/s 时出现拐点, 其后的 MO_2 不再随着速度

的增加产生明显的变化(图 1); 在该加速模式下, 南方鲇的 MO_2 随游泳速度增长曲线的拐点出现早于团头鲂, 当速度达到20 cm/s之上, 其 MO_2 随速度增加的幅度明显变小, 进入“平台”阶段(图 2)。在加速模式2、3和4的条件下, 两种鱼各自的 MO_2 随其游泳速度的变化均呈相似趋势。此外, 在加速模式1条件下, 两种实验鱼在游泳过程的无氧代谢占比均分别显著高于在其他3种加速模式条件下各自的测得值($P<0.05$, 表 1和表 2)。

2.3 游泳加速模式对各取值阶段的最大耗氧率(MO_{2max})的影响

无论何种游泳加速模式, 南方鲇与团头鲂均有一个共同的趋势, 即游泳运动后代谢恢复期间测得的最大耗氧率(DMO_2)均显著低于运动过程中测得的最大值(AMO_2 , $P<0.05$, 表 1和表 2)。

在4种加速模式条件下, 团头鲂游泳过程中的 AMO_2 分别为1064.07、1101.88、1216.22和1198.40 mg O_2 /(kg·h)(表 1)。统计检验结果表明, 团头鲂在

表 1 游泳加速模式对团头鲂的最大游泳速度和耗氧率的影响

Tab. 1 Effects of swimming acceleration modes on maximum swimming speed and oxygen consumption in *M. amblycephala*

指标Index	游泳加速模式Swimming acceleration mode			
	加速模式1 Mode 1 $\Delta t=2min, \Delta V=20\text{ cm/s}$	加速模式2 Mode 2 $\Delta t=20min, \Delta V=10\text{ cm/s}$	加速模式3 Mode 3 $\Delta t=40min, \Delta V=10\text{ cm/s}$	加速模式4 Mode 4 $\Delta t=60min, \Delta V=10\text{ cm/s}$
体重Weight (g)	15.62±0.70	16.14±0.99	15.16±0.73	15.67±0.68
体长Body length (cm)	9.36±0.12	9.41±0.19	9.22±0.15	9.34±0.14
V_{max} (cm/s)	118.07±2.55 ^a	102.81±2.94 ^b	102.45±2.67 ^b	97.84±5.03 ^b
AMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	1064.07±55.63 ^{bx}	1101.88±30.30 ^{abx}	1216.22±46.80 ^{ax}	1198.40±51.53 ^{abx}
BMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	991.40±70.76 ^{bx}	1048.29±47.48 ^{abx}	1173.26±60.95 ^{ax}	1152.59±61.88 ^{abx}
CMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	667.70±31.91 ^y	672.23±55.98 ^y	800.60±86.35 ^y	710.40±62.36 ^y
DMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	689.23±31.86 ^y	674.74±55.43 ^y	800.60±86.35 ^y	710.40±62.36 ^y
游泳总历时Swimming duration (min)	11.81±0.26 ^d	205.62±5.89 ^e	409.81±10.69 ^b	587.04±30.17 ^a
无氧代谢占比 Proportion of anaerobic metabolism	0.64±0.08 ^a	0.12±0.02 ^b	0.07±0.01 ^b	0.06±0.02 ^b

注: Δt 为加速持续时间; ΔV 为速度增量; V_{max} 为最大游泳速度; AMO_2 为运动过程中的最大耗氧率; BMO_2 为运动过程中最后阶段耗氧率; CMO_2 为恢复阶段最初2min耗氧率; DMO_2 为恢复阶段的最大耗氧率。无氧代谢占比= $\sum(MO_{2i} \times \Delta t_i) / [\sum(MO_{2i} \times \Delta t_i) + \sum(MO_{2j} \times \Delta t_j)]$ 。 MO_{2i} 和 MO_{2j} 分别为游泳过程和代谢恢复过程各测量时段在日常代谢水平以上的耗氧率; Δt_i 和 Δt_j 分别为游泳过程和代谢恢复过程各测量时段的持续时间。数据用平均值±标准误差表示($n=10$); a, b. 同行中带不同上标表示差异显著($P<0.05$); x, y. 同列中带不同上标表示差异显著($P<0.05$), 表 2 同

Note: Δt . Duration of acceleration; ΔV . Velocity increment; V_{max} . Maximum swimming speed; AMO_2 . MO_{2max} during swimming; BMO_2 . MO_2 in the final stage of swimming; CMO_2 . MO_2 for the first 2min of the recovery phase; DMO_2 . MO_{2max} during recovery phase. Proportion of anaerobic metabolism = $\sum(MO_{2i} \times \Delta t_i) / [\sum(MO_{2i} \times \Delta t_i) + \sum(MO_{2j} \times \Delta t_j)]$; MO_{2i} and MO_{2j} are oxygen consumption above the routine metabolic rates at each measuring occasion during the swimming and metabolic recovery processes respectively; Δt_i and Δt_j are the time between two measuring occasions during the two processes respectively. The data were expressed as Mean±SE ($n=10$); a, b. different superscripts in each row indicate significant differences ($P<0.05$); x, y. different superscripts in each column indicate significant differences ($P<0.05$). The same applied as Tab. 2

表 2 游泳加速模式对南方鲇的最大游泳速度和耗氧率的影响

Tab. 2 Effects of swimming acceleration modes on maximum swimming speed and oxygen consumption in *S. meridionalis*

指标Index	游泳加速模式Swimming acceleration mode			
	加速模式1 Mode 1 $\Delta t=2min, \Delta V=20\text{ cm/s}$	加速模式2 Mode 2 $\Delta t=20min, \Delta V=10\text{ cm/s}$	加速模式3 Mode 3 $\Delta t=40min, \Delta V=10\text{ cm/s}$	加速模式4 Mode 4 $\Delta t=60min, \Delta V=10\text{ cm/s}$
体重Weight (g)	15.16±0.77	16.67±0.59	15.31±0.42	15.29±0.46
体长Body length (cm)	12.81±0.19 ^b	13.25±0.14 ^a	12.82±0.14 ^{ab}	12.90±0.14 ^{ab}
V_{max} (cm/s)	68.03±3.06 ^a	45.23±2.70 ^b	32.97±3.13 ^c	27.33±2.75 ^c
AMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	498.69±22.70 ^{ax}	471.16±28.95 ^{ax}	359.81±31.64 ^{bx}	328.62±29.52 ^{bx}
BMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	438.63±15.92 ^{ay}	471.16±28.95 ^{ax}	358.89±31.96 ^{bx}	323.11±29.46 ^{bx}
CMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	384.39±18.78 ^{az}	294.69±22.21 ^{by}	202.71±21.85 ^{edy}	167.31±18.10 ^{dy}
DMO_2 [mg O_2 /(kg·h)]	403.84±14.52 ^{ayz}	312.50±25.00 ^{by}	242.97±25.00 ^{edy}	199.05±15.04 ^{cy}
游泳总历时Swimming duration (min)	6.80±0.31 ^d	90.46±5.40 ^c	131.90±12.52 ^b	163.99±16.52 ^a
无氧代谢占比Proportion of anaerobic metabolism	0.72±0.04 ^a	0.11±0.02 ^b	0.10±0.04 ^b	0.04±0.02 ^b

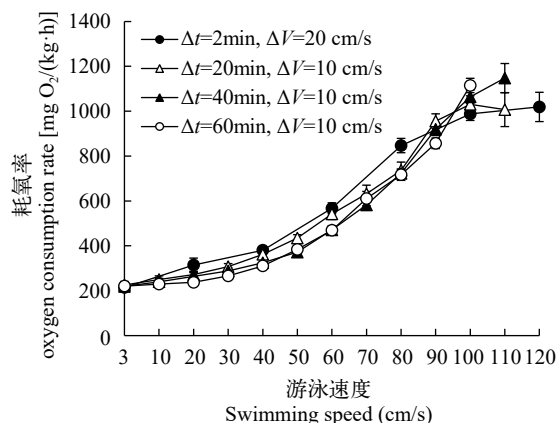


图1 游泳加速模式对团头鲂的运动代谢与游泳速度的相关关系的影响

Fig. 1 The effects of swimming acceleration modes on relationships between activity metabolism and swimming speed in *M. amblycephala*

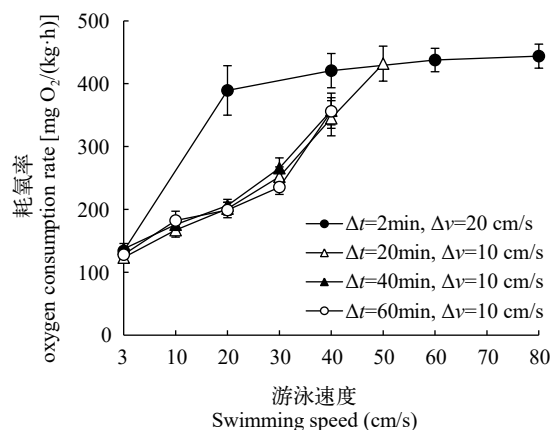


图2 游泳加速模式对南方鲇的运动代谢与游泳速度的相关关系的影响

Fig. 2 The effects of swimming acceleration modes on relationships between activity metabolism and swimming speed in *S. meridionalis*

ΔV 为10 cm/s、 Δt 为40min条件下的 AMO_2 显著高于其 U_{burst} 状态($\Delta V=20$ cm/s、 $\Delta t=2$ min)的 AMO_2 ($P<0.05$), 而在 U_{crit} 状态下的3种加速模式(Δt 分别为20min、40min和60min)的 AMO_2 之间没有显著差异($P>0.05$)。

南方鲇在4种加速模式条件下的 AMO_2 分别为498.69、471.16、359.81和328.62 mg O₂/(kg·h)(表2)。南方鲇在 U_{burst} 运动状态的 AMO_2 最高, 统计检验结果表明, 显著高于其 U_{crit} 运动状态下 Δt 为40和60min时的 AMO_2 值($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 加速模式对 V_{max} 的影响

U_{crit} 和 U_{burst} 是反映鱼类游泳性能的两个主要实验检测指标: (1) U_{crit} 用以评估鱼体主要以有氧代

谢供能的持续游泳能力, 达力竭的持续时间一般为数小时; (2) U_{burst} 用以评估鱼体主要以无氧代谢(糖酵解)供能, 对抗急流、追捕或逃逸时的加速游泳能力, 一般持续10min上下即力竭, 但可达到明显高于其 U_{crit} 的速度^[6, 9, 11]。本研究主要探讨涉及 U_{crit} 和 U_{burst} 的游泳运动及其相关的代谢机制, 共设计4种游泳加速模式对团头鲂和南方鲇进行实验处理, 发现在加速模式1($\Delta t=2$ min, $\Delta V=20$ cm/s)条件下, 不仅这两种鱼获得的 V_{max} 均显著高于加速模式2、3和4, 且游泳过程的无氧代谢占比分别高达64%和72%, 均分别显著高于各自在另外3种加速模式条件下的无氧占比($P<0.05$, 表1和表2)。此外, 在加速模式1的条件下, 两种鱼达到 V_{max} 分别为11.81min和6.80min, 而在另外3种加速模式条件下它们达到 V_{max} 的时间却在1.5—10h。因此我们认为, 采用本实验的加速模式1测定这两种鱼的 U_{burst} 是适宜的。在加速模式2、3和4条件下, 团头鲂和南方鲇游泳过程的无氧代谢占比仅在4%—12%, 而且同一种鱼的无氧占比在这3个加速模式下均差异不显著, 因此这两种鱼的 U_{crit} 则都可以由加速模式2、3和4的测定值中获取。

分别由加速模式2、3和4测得的团头鲂的 V_{max} 之间无显著差异($P>0.05$, 表1), 那么, 本实验设置的这3个加速模式(ΔV 为10 cm/s, Δt 分别为20min、40min和60min)对于测定该种鱼的 U_{crit} 均应该是适宜的。已有研究也证明短吻鲟(*Acipenser brevirostrum*)、虹鳟(*Salmo gairdneri*)等持续游泳能力较强的鱼, U_{crit} 受加速持续时间的影响不明显^[12, 15, 16]。但是南方鲇在加速模式2、3、4的条件下, 随着 Δt 的增加其 V_{max} 出现了降低的趋势, 其中加速模式2的 V_{max} 显著高于另外两个加速模式的测得值($P<0.05$), 因此, 加速模式2($\Delta t=20$ min, $\Delta V=10$ cm/s)应当是测定南方鲇 U_{crit} 的适宜方法。前人对伏击捕食性鱼类大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的研究也发现, 加速持续时间对 U_{crit} 产生明显影响^[14]。

本研究还发现, 两种鱼的 U_{burst} 分别显著高于各自的 U_{crit} , 但相对于 U_{crit} 和 U_{burst} 的增加幅度在两种鱼之间差异明显, 南方鲇的 U_{burst} 比其最大的 U_{crit} 高50.4%, 而团头鲂的此增幅只有14.8%。这表明, 南方鲇的爆发游泳能力更强。这应当与两种鱼的生态习性有关, 南方鲇作为一种大型的专性肉食性鱼类, 多采用“潜伏突袭”的捕食方式^[29, 37], 它具有在短时间内大幅度提升游泳速度的能力, 以适应捕食运动性猎物的需求。但高强度的爆发游泳需要大量动用鱼体的无氧代谢机制, 便会造成乳酸等代谢产物的快速累积而难于持久, 这也与本实验观测到

的南方鲇缺乏持续游泳能力的现象相吻合。团头鲂作为一种草食性鱼类,需要不断地运动寻找食物并躲避捕食者的攻击,所以适应较长时间的保持较高游泳速度的运动能力^[38]。

3.2 不同生态习性的鱼类的游泳速度——耗氧率(MO_2)模式的差异

在测定 U_{burst} 的爆发游泳过程中,团头鲂与南方鲇随游泳速度的增加呈现不同的氧耗模式(图1和图2)。南方鲇在较低速游泳(20 cm/s)时 MO_2 就接近最大值,在随后加速的过程中, MO_2 随游泳速度增加而变化不明显,表明在此阶段的爆发运动中无氧代谢占优势。爆发游泳的团头鲂在较长的增速过程中,其 MO_2 一直随着速度的升高而增加,即以有氧代谢为主;当游泳速度达到较高水平(100 cm/s)后再进一步增高时, MO_2 的增长幅度才明显变小,即无氧代谢的供能作用才开始增强。

在测定 U_{crit} 的持续游泳过程中,南方鲇和团头鲂的 MO_2 均是随着速度的升高而增长。在以往的研究中也发现,无论持续性游泳能力较强的鱼,如美国红鱼(*Sciaenops ocellatus*)、中华鲟(*Acipenser sinensis*)以及大西洋鲑(*Salmo salar*)等,还是持续性游泳能力较差的鱼,如大西洋鳕(*Gadus morhua*),其 MO_2 随着速度的增加均呈现上升的趋势^[9, 24, 39–43]。值得提出的是本研究还发现,团头鲂和南方鲇在持续游泳的过程中,虽然其 MO_2 随着速度的变化呈现出相同的趋势,但是二者在力竭前的游泳总历时相差甚大(表1和表2)。在3种加速模式条件下,团头鲂游泳至力竭的时间为206—587min,而南方鲇的该时间却只有90—164min,表明团头鲂的持续游泳能力更强。

我们认为,上述运动代谢类型的差异也是由于两种鱼具有不同的生态习性所致。南方鲇作为一种凶猛的伏击性鱼类其无氧代谢能力比较强,在进行爆发游泳时,在短时间加速后就可动用无氧代谢来进行供能;但是支撑其长时间持续游泳的有氧代谢能力相对较弱。团头鲂作为一种需要长时间持续性游泳寻食的草食性鱼类,其有氧代谢能力较强,但无氧代谢能力就相对较弱,因此在爆发游泳时速度提升的水平不高。由此可见,鱼类具备的爆发游泳的加速能力与长时间持续游泳的能力存在代谢机制上的权衡(Trade-off)效应,是其游泳性能适应物种生态习性的反映。

3.3 不同游泳加速模式及取值阶段的最大耗氧率

比较本研究分别由 U_{crit} 和 U_{burst} 法测得的两种实验鱼的 MO_{2max} ,可以发现,对于南方鲇和团头鲂,两种测定方法均不宜采用运动力竭后的代谢恢复

期间的耗氧率作为 MMR 的估计值。因为在所有加速模式下,这两种实验鱼在运动过程中测得的最大耗氧率(AMO_2)均显著大于代谢恢复阶段的最大耗氧率(DMO_2 , $P < 0.05$, 表1和表2)。已有研究也有类似发现,在代谢恢复期间,大西洋鳕、美国红鱼和中华鲟等具有不同运动习性的鱼均出现耗氧率下降的现象^[3, 9, 40, 41],在该种情况下,若将运动恢复期间测得的 MO_{2max} 作为 MMR ,将会造成对 MMR 的低估。本研究的实验结果也不支持Norin等^[17]关于 MMR 会出现在爆发运动力竭后的代谢恢复期的假定。因此我们认为,团头鲂和南方鲇均应选取运动期间的最大耗氧率(AMO_2)作为 MMR 。

同时,本研究还发现,通过 U_{crit} 法和 U_{burst} 法两种不同的方法测得的南方鲇和团头鲂在游泳过程中 AMO_2 值亦存在差异。 U_{crit} 法采用的3个加速模式下测得的团头鲂的 AMO_2 差异不显著,但均要高于采用 U_{burst} 法测得的其 AMO_2 值,其中在 $\Delta t = 40\text{min}$ 条件下的 AMO_2 显著高于 U_{burst} 法测得值(表1)。因此, U_{crit} 法是测定团头鲂 MMR 的适宜方法。但是南方鲇出现了不同的情况,通过 U_{burst} 法测得 AMO_2 高于采用 U_{crit} 法在3个加速模式条件下测得值,并显著高于其在 Δt 为40min和60min条件下的 AMO_2 (表2)。因此, U_{burst} 法应当是测定南方鲇 MMR 的适宜方法。

综上所述,本研究可以得出如下结论:(1)测定团头鲂 U_{crit} 采用 ΔV 为10 cm/s、 Δt 在20—60min的加速模式是适宜的,测定南方鲇 U_{crit} 的适宜加速模式是 ΔV 为10 cm/s、 Δt 为20min;而两种鱼的 U_{burst} 均可以采用 ΔV 为20 cm/s、 Δt 为2min的加速模式予以测定。(2)无论以 U_{crit} 方式还是 U_{burst} 方式游泳的团头鲂和南方鲇,其运动过程中的最大耗氧率均高于力竭后代谢恢复期的测定值,两种鱼均应选取运动期间的最大耗氧率作为 MMR 。(3)测定持续运动的团头鲂的 MMR 适用于 U_{crit} 法;测定爆发运动的南方鲇的 MMR 适用于 U_{burst} 法。(4)团头鲂主要由有氧代谢能力支撑的长时间持续游泳的能力较强,爆发游泳时速度提升的能力相对较弱;南方鲇主要由无氧代谢支撑的爆发游泳的加速能力较强,但其持续游泳的能力相对较弱。二者游泳性能及运动代谢机制的差异反映了物种适应其生态习性的权衡(Trade-off)效应。

参考文献:

- [1] Rome L C, Choi I H, Luts G, et al. The influence of temperature on muscle function in the fast swimming scup. I. Shortening velocity and muscle recruitment during swim-

- ming [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1992, **163**: 259-279.
- [2] Young P S, Cech J J. Improved growth, swimming performance, and muscular development in exercise-conditioned young-of-the-year striped bass (*Morone saxatilis*) [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, **50**(4): 703-707.
- [3] Reidy S P, Nelson J A, Tang Y, *et al.* Post-exercise metabolic rate in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and its dependence upon the method of exhaustion [J]. *Journal of Fish Biology*, 1995, **47**(3): 377-386.
- [4] Watkins T B. Predator-mediated selection on burst swimming performance in tadpole of the Pacific tree frog, *Pseudacris regilla* [J]. *Physiological Zoology*, 1996, **69**(1): 154-167.
- [5] Blake R W. Fish functional design and swimming performance [J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, **65**(5): 1193-1222.
- [6] Roche D G, Binning S A, Bosiger Y, *et al.* Finding the best estimates of metabolic rates in a coral reef fish [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2013, **216**(11): 2103-2110.
- [7] Jain K E, Hamilton J C, Farrell A P. Use of a ramp velocity test to measure critical swimming speed in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1997, **117**(4): 441-444.
- [8] 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.
- [9] Reidy S P, Kerr S R, Nelson J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2000, **203**(2): 347-357.
- [10] Burgetz I J, Rojas-Vargas A, Hinch S G, *et al.* Initial recruitment of anaerobic metabolism during submaximal swimming in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1998, **201**(19): 2711-2721.
- [11] Svendsen J C, Tudorache C, Jordan A D, *et al.* Partition of aerobic and anaerobic swimming costs related to gait transitions in a labriform swimmer [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2010, **213**(13): 2177-2183.
- [12] Downie A T, Kieffer J D. Swimming performance in juvenile shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*): the influence of time interval and velocity increments on critical swimming tests [J]. *Conservation Physiology*, 2017, **5**: 1-12.
- [13] Farrell A P. Cardiorespiratory performance during prolonged swimming tests with salmonids: a perspective on temperature effects and potential analytical pitfalls [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 2007, **362**(1487): 2017-2030.
- [14] Farlinger S, Beamish F W H. Effects of time and velocity increments on the critical swimming speed of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1977, **106**(5): 436-439.
- [15] Jones D R. The effect of hypoxia and anaemia on the swimming performance of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1971, **55**(2): 541-551.
- [16] Hartwell S I, Otto R G. Critical swimming capacity of the Atlantic silverside (*Menidia menidia* L.) [J]. *Estuaries*, 1991, **14**(2): 218-221.
- [17] Norin T, Clark T D. Measurement and relevance of maximum metabolic rate in fishes [J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, **88**(1): 122-151.
- [18] Fry F E J, Hart J S. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish [J]. *Anatomical Record*, 1948, **96**(4): 586-587.
- [19] Steffensen J F. Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct them [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1989, **6**(1): 49-59.
- [20] Steffensen J F, Johansen K, Bushnell P G. An automated swimming respirometer [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Physiology*, 1984, **79**(3): 437-440.
- [21] Svendsen M B S, Bushnell P G, Steffensen J F. Design and setup of intermittent flow respirometry system for aquatic organisms [J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, **8**(1): 26-50.
- [22] Fu S J, Peng J, Killen S S. Digestive and locomotor capacity show opposing responses to changing food availability in an ambush predatory fish [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2018, **221**(12): 1-11.
- [23] Auer S K, Salin K, Rudolf A M, *et al.* Differential effects of food availability on minimum and maximum rates of metabolism [J]. *Biology Letters*, 2016, **12**(10): 1-4.
- [24] Lee C G, Farrell A P, Lotto A, *et al.* The effect of temperature on swimming performance and oxygen uptake in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2003, **206**(18): 3239-3251.
- [25] Rummer J L, Binning S A, Roche D G, *et al.* Methods matter: considering locomotory mode and respirometry technique when estimating metabolic rates of fishes [J]. *Conservation Physiology*, 2016, **4**: 1-13.
- [26] Malthe H, Frode O. Influence of experimental set-up and methodology for measurements of metabolic rates and critical swimming speed in Atlantic salmon *Salmo salar* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2019, **95**(3): 893-902.
- [27] Jiang Y Y, Li X F, Liu W B, *et al.* Effects of different protein and lipid levels on the growth performance and body composition of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) yearlings [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, **36**(5): 826-836. [蒋阳阳, 李向飞, 刘文斌, 等. 不同蛋白质和脂肪水平对1龄团头鲂生长性能和体组成的影响 [J]. 水生生物学报, 2012, **36**(5): 826-836.]

- [28] Li P, Zhang Y G. Southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. *Bulletin of Biology*, 2005, **40**(9): 12-13. [李萍, 张耀光. 南方鲇 [J]. *生物学通报*, 2005, **40**(9): 12-13.]
- [29] Cao Z D, Xie X J. Seasonal changes in resting metabolism of the adult *Silurus meridionalis* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1996, **27**(6): 619-625. [曹振东, 谢小军. 南方鲇成鱼的静止代谢率的季节变化 [J]. *海洋与湖沼*, 1996, **27**(6): 619-625.]
- [30] 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. [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.]
- [31] Hughes G M. Respiratory responses to hypoxia in fish [J]. *American Zoologist*, 1973, **13**(2): 475-489.
- [32] Tetens V, Lykkeboe G. Acute exposure of rainbow trout to mild and deep hypoxia: O₂ affinity and O₂ capacitance of arterial blood [J]. *Respiration Physiology*, 1985, **6**(2): 221-235.
- [33] Boutilier R G, Dobson G, Hoeger U, *et al.* Acute exposure to graded levels of hypoxia in rainbow trout (*Salmo gairdneri*): metabolic and respiratory adaptations [J]. *Respiration Physiology*, 1988, **71**(1): 69-82.
- [34] Brett J R. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) [J]. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1965, **22**(6): 1491-1501.
- [35] Zhang Y, Claireaux G, Takle H, *et al.* A three-phase excess post-exercise oxygen consumption in Atlantic salmon *Salmo salar* and its response to exercise training [J]. *Journal of Fish Biology*, 2018, **92**(5): 1385-1403.
- [36] Rummer J L, Binning S A, Roche D G, *et al.* Methods matter: considering locomotory mode and respirometry technique when estimating metabolic rates of fishes [J]. *Conservation Physiology*, 2016, **4**: 1-13.
- [37] Xie X J, Sun R Y. The bioenergetics of southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen): I Resting metabolic rate as a function of body weight and temperature [J]. *Physiological Zoology*, 1990, **63**(6): 1181-1195.
- [38] Zhang Q, Kang B. Effect of water velocity on swimming behavior of juvenile *Megalobrama amblycephala* [J]. *Zoological Research*, 2013, **34**(4): 429-436. [张倩, 康斌. 水流对团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 幼鱼游泳行为的影响 [J]. *动物学研究*, 2013, **34**(4): 429-436.]
- [39] Hvasl M, Folkedal O, Imsland A, *et al.* The effect of thermal acclimation on aerobic scope and critical swimming speed in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2017, **220**(15): 2757-2764.
- [40] Johansen J L, Esbaugh A J. Sustained impairment of respiratory function and swim performance following acute oil exposure in a coastal marine fish [J]. *Aquatic Toxicology*, 2017, **187**: 82-89.
- [41] Cai L, Chen L, Johnson D, *et al.* Integrating water flow, locomotor performance and respiration of Chinese sturgeon during multiple fatigue-recovery cycles [J]. *PLoS One*, 2014, **9**(4): 1-7.
- [42] Sylvestre E L, Lapointe D, Dutil J D, *et al.* Thermal sensitivity of metabolic rates and swimming performance in two latitudinally separated populations of cod, *Gadus morhua* L [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2007, **177**(4): 447-460.
- [43] Gollock M J, Hunter K J, Syme D A, *et al.* Potential methods for measuring the activity patterns and energy use of Atlantic cod (*Gadus morhua*) [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, **66**(7): 1095-1100.

EFFECTS OF ACCELERATION MODES ON MAXIMUM SWIMMING SPEED AND ACTIVITY METABOLISM IN *MEGALOBrama AMBLYCEPHALA* AND *SILURUS MERIDIONALIS*

ZHANG Jing-Jing, ZHU Feng-Lei, LONG Jing, YAN Yu-Lian and XIE Xiao-Jun

(Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development, Ministry of Education, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: To explore the effects of acceleration modes on the locomotor performance and metabolism characteristics in swimming for the species with different ecological habits and to evaluate the applicable methods for determining the critical swimming speed (U_{crit}), burst swimming speed (U_{burst}) and maximum metabolic rate (MMR) for *M. amblycephala* and *S. meridionalis*, maximum swimming speed (V_{max}) and oxygen consumption rate (MO_2) of the experimental fish during their swimming processes and metabolic recovery after the exhaustion were measured under four different acceleration modes. The results showed that under the acceleration mode with velocity increment (ΔV) of 20 cm/s and duration of each acceleration (Δt) of 2min, V_{max} and proportions of anaerobic metabolism in swimming process for both species were significantly higher than those under the other three modes, respectively ($P < 0.05$). And their burst swimming should occur. Under the other three modes ($\Delta V = 10$ cm/s, $\Delta t = 20, 40$, and 60min), the proportions of anaerobic metabolism of both species were below 12% and there was no significant ($P > 0.05$) difference among the three values for the same species. There was no significant difference for the V_{max} of *M. amblycephala* among the three modes. Meanwhile, V_{max} of *S. meridionalis* under the mode with ΔV of 10 cm/s and Δt of 20min was significantly higher than those under the other two modes ($P < 0.05$). MO_2 of *M. amblycephala* and *S. meridionalis* both increased with increasing swimming speed for all acceleration modes. However, MO_2 showed different trends with the increasing swimming speed in U_{burst} measurements for the two species. The inflection point of correlative curve for MO_2 with swimming speed occurred at velocity of 100 cm/s for the *M. amblycephala* and MO_2 did not change significantly with increasing velocity in the subsequent acceleration process. But such “plateau period” of MO_2 appeared when the velocity was above 20 cm/s for the *S. meridionalis*. Under all acceleration modes, the maximum oxygen consumption rates (AMO_2) of the two species during swimming process were significantly higher than the maximum value (DMO_2) during the metabolic recovery period ($P < 0.05$). The AMO_2 measured by U_{crit} method was higher than that observed by U_{burst} method for *M. amblycephala*, and the value for *S. meridionalis* showed an opposite trend. It was suggested that it should be applicable to determining U_{crit} of *M. amblycephala* by the acceleration modes with ΔV of 10 cm/s and Δt of 20—60min, but only Δt of 20min with ΔV of 10 cm/s was the applicable mode for *S. meridionalis*. The maximum MO_2 measured during swimming process should be used as MMR for both species. In addition, U_{crit} method should be applicable to MMR measurement for *M. amblycephala*, and U_{burst} method be applicable to that for *S. meridionalis*. The strong sustainability of swimming for *M. amblycephala* is accompanied by the weak ability of acceleration in burst swimming, and *S. meridionalis* shows the opposite trend. Such differences between the species might reflect the trade-off effect in adapting to their ecological habits.

Key words: *Megalobrama amblycephala*; *Silurus meridionalis*; Swimming acceleration modes; Critical swimming speed; Burst swimming speed; Activity metabolism; Maximum metabolic rate