

鲢幼鱼的标准代谢和日常代谢率研究

靖锦杰^{1,2,3}, 黄应平^{1,2,3}, 蒋清^{1,2,3}, 袁喜^{2,3}, 涂志英^{2,3}

(1. 三峡大学水利与环境学院, 湖北宜昌 443002;
2. 三峡地区地质灾害与生态环境湖北省协同创新中心, 湖北宜昌 443002;
3. 三峡库区生态环境教育部工程研究中心, 湖北宜昌 443002)

摘要:标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)通常被作为鱼类维持基础代谢的指标, 日常代谢率(Routine metabolic rate, RMR)则反映了鱼类在日常自发游泳非受限状态下的代谢水平, 两者大量被用于衡量鱼类种内个体差异研究。以鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)幼鱼为研究对象, 在环形水槽(微流速)及矩形呼吸室(静水)中测定了水温 20℃ 条件下的耗氧率, 分别作为 RMR 和 SMR_i 的指标, 并用递增流速法得到耗氧率随流速变化的曲线, 将不同流速下的耗氧率变化拟合得到指数曲线($y = a10^{bu}$)并将曲线外推至 $U = 0$ 与 Y 轴相交, 截距可认为是速度为 0 时的耗氧率, 即为标准代谢率 SMR₂, 比较 3 种方法得到的耗氧率。结果表明: (1) 自然水温条件下, SMR_i 为 $(401 \pm 55.59) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 变化范围为 $325 \sim 484 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 个体差异近 0.7 倍; 而 RMR 为 $(594.17 \pm 126.21) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 变化范围 $434 \sim 770 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 个体差异近 0.6 倍。实验鱼的 SMR_i 与 RMR 呈显著正相关, 随着 SMR_i 的增大, RMR 逐渐升高, RMR 约为 SMR_i 的 1.5 倍; (2) 静水中得到的 SMR_i 为 $(401 \pm 55.59) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$ 和利用活动代谢率外推得到的 SMR₂ 为 $(418 \pm 66.24) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 2 种不同方法得到的 SMR 大致为 1:1, 相差不显著, 且 2 种方法得到的 SMR 值均显著小于 RMR 的值 ($P < 0.05$)。研究有助于探究鲢幼鱼 SMR 和 RMR 之间的关系及不同测试方法对 SMR 的影响, 对水生生态保护及水产养殖具有指导意义。

关键词:标准代谢率; 日常代谢率; 鲢; 耗氧率

中图分类号: Q955 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2017)01-0075-05

在特定温度下, 鱼类处于相对静止状态的耗氧率称为标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR), 其作为衡量维持代谢水平的指标已被学界广泛接受(Brett et al, 1979); 日常代谢率(Routine metabolic rate, RMR)表示动物在单位时间内不受活动限制的平均代谢率, 在大多数研究中应用更广泛。2 种代谢是鱼类新陈代谢的基本生理活动, 也是其能量学研究的重要内容(李加儿等, 2009); 研究两者间的关系对鱼类保护及水产养殖具有指导意义。

鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)属鲤形目、鲤科, 是我国四大家鱼之一, 也是长江重要的经济鱼类, 广泛分布在全国各大水系(何伟等, 2013)。20 世纪 70 年代以来, 四大家鱼资源量显著下降, 尤其

在 2003 年三峡水库蓄水后, 湖北监利江段监测到的鱼卵及仔鱼流量只有 2002 年的 10% 左右(Xie et al, 2007)。国内关于四大家鱼的研究较多, 有关鲢的研究侧重于环境因子变化及遗传学等方面, 鲜有关于其基础代谢的研究报道。

目前 SMR 通常采用静水测定法或运动测定法, 2 种方法的测定值有一定差异, 且运动测定法中采用不同的拟合方程得到的 SMR 也不同(Roche, 2013)。本研究考察了 2 种不同的 SMR 测定方法对测定结果的影响。根据 SMR 的定义, 实验鱼应完全处于安静不动的状态, 由于此条件不易实现, 故常将 RMR 值代替 SMR, 用来表示鱼类代谢水平的最低限度。因此有必要考察 SMR 日常与 RMR 的相互关系。本研究利用实验室自行设计的环形鱼类游泳装置, 测定微小流速自由游泳状态下的日常代谢率, 在矩形呼吸室中测定静水($V = 0$)中的标准代谢率(蔡露等, 2013); 并通过鲢在 20℃ 水温下的活动代谢率拟合外推得到 $V = 0$ 时的耗氧率即为标准代谢率, 三者进行比较分析。通过研究 RMR 和 SMR 之间的相互关联和不同呼吸测量法下得到的 SMR 的差别, 为鱼类生理生态学提供基础资料。

收稿日期: 2016-01-13

基金项目:国家自然科学基金(51309140); 湖北省创新群体项目(2015CFA021); 国家水体污染控制与治理科技重大专项(2012ZX07104-003-04); 三峡库区生态环境教育部工程研究中心开放基金(KF2015-8)。

作者简介:靖锦杰, 1990 年生, 男, 硕士研究生, 主要从事生态水工方面研究。E-mail: 398647669@qq.com

通信作者:涂志英, 女, 副教授。E-mail: zytu1111@163.com

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用的鲢幼鱼由宜都水产市场提供,鱼体长为 8 ~ 12 cm, 体重为 8 ~ 16 g。实验鱼在 1 800 mm × 400 mm × 600 mm 的鱼缸中驯化 2 周;按鱼体重的 5%, 每天 08 : 00 投喂渔用配合饲料(粗蛋白质 ≥ 45%, 脂肪 ≥ 10%, 粗纤维 ≤ 3%, 粗灰分 ≤ 17%)。用空气泵向鱼缸内通气, 采用自然水温及光照(20℃)。实验前禁食 48 h, 从而避免消化活动对实验产生影响(蔡露等, 2013)。

1.2 实验装置

实验所用主要装置为自行设计的环形水槽(专利号: ZL201020136105.7), 可用于鱼类游泳能力及代谢测定;其最外层是体积为 54 L 水槽(850 mm × 400 mm × 160 mm), 容积 11.5 L 椭圆形密封区位于其内部, 中间矩形游泳区容积 4.3 L (390 mm × 100 mm × 110 mm) (图 1)。

装置 2 为简易矩形体呼吸室(200 mm × 100 mm × 100 mm), 前后两端连接进出水口(实验时密闭), 顶部有 1 个溶氧仪探头插口(图 2)。

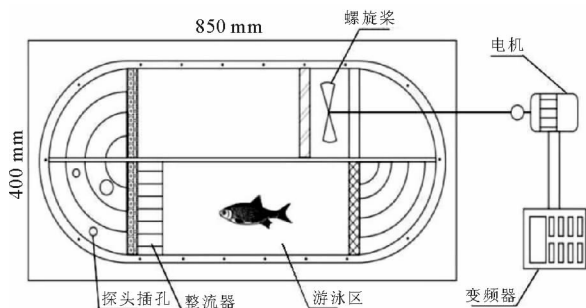


图 1 环形水槽示意

Fig. 1 Schematic diagram of swimming respirometer

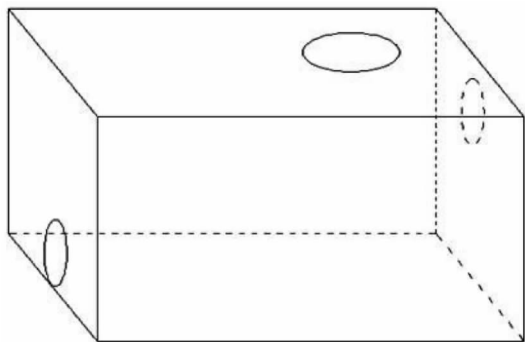


图 2 简易矩形体呼吸室

Fig. 2 Schematic diagram of a resting respirometer

1.3 测定方法

1.3.1 日常代谢率 完成驯养后, 将 1 尾实验鱼放入装置的游泳区, 调整流速为 0.5 BL/s (BL 表示实验鱼体长), 使其适应 2 h (McKenzie et al, 2003)。将装置密封, 每 30 min 测试 1 次溶氧和温度, 连续测试 5 h。实验过程中, 当密封区溶氧接近 6 mg/L, 用潜水泵换水, 使溶氧值保持在 85% 饱和空气溶氧以上, 防止实验鱼因缺氧导致代谢指标干扰。测试结束后, 将鱼移出游泳区, 测量体重 (Body mass, kg) 及体长 (Body length, m), 重复以上实验, 连续测 10 尾鱼。耗氧率 [M_{O_2} , mg/(kg · h)] 的计算公式如下:

$$M_{O_2} = \left| \frac{\Delta O_2}{\Delta t} \right| \times 60 \times V \times \frac{1}{m} \quad (1)$$

式(1)中: ΔO_2 表示在测定时间内实验区的溶氧变化率; Δt 表示测定时间; 60 为时间系数; m 为鱼体重(kg); V 是扣除实验鱼体积之后的仪器水体总体积(L)。

1.3.2 标准代谢率 方案一: 将完成 RMR 测试的鱼在静水中休息恢复 1 h, 再将鱼转移至矩形呼吸室适应 2 h, 静水条件下每 30 min 测试 1 次溶氧和温度, 共连续测试 5 h。溶氧值保持在 85% 饱和空气溶氧以上, 防止实验鱼因缺氧导致代谢指标干扰。测试结束后, 将实验鱼移出呼吸室, 并测试鱼体重和体长, 重复测定 10 尾鱼。标准代谢率计算如公式(1)。

方案二: 将 1 尾驯化后的鱼置于装置游泳区, 在 0.5 BL/s 流速下适应 2 h, 每 30 min 增加 1 次流速 (1 个测试周期包括 20 min 测试时间, 5 min 换水时间和 5 min 稳定时间), 流速梯度为 0.15 BL/s, 每 5 min 测试 1 次溶氧和温度。当鱼疲劳后 (判定标准为鱼抵网并且无法游动达 20 s 以上), 测量鱼体重及体长。将不同流速下的耗氧率变化拟合得到指数曲线 ($y = a10^{bu}$) 并将曲线外推至 $U = 0$ 与 Y 轴相交, 截距可认为是速度为 0 时的耗氧率, 即为标准代谢率 (Roche, 2013), 重复测定 10 尾鱼。

1.4 数据处理

所有数据均以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示, 统计学显著性水平设置为 $P < 0.05$, 统计学比较方法采用单因素方差分析 (ANOVA), 数据处理使用绘图及统计分析软件 Origin (Version 8.0)。

2 结果

2.1 标准代谢率和日常代谢率

自然水温条件下, SMR_1 为 $(401 \pm 55.59) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 变化范围为 $325 \sim 484 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 个体差异近 0.7 倍; 而 RMR 为 $(594.17 \pm 126.21) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 变化范围 $434 \sim 770 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 个体差异近 0.6 倍。实验鱼的 SMR_1 与 RMR 呈显著正相关, 随着 SMR_1 的增大, RMR 逐渐升高, RMR 的数值大约为 SMR_1 的 1.5 倍(图 3)。

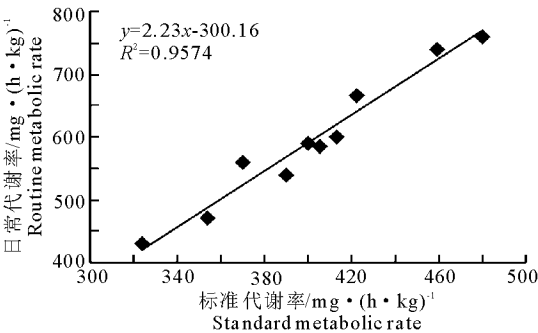


图 3 标准代谢率和日常代谢率的关系
Fig.3 Correlation of SMR_1 and RMR

2.2 不同方法得到的代谢率

3 种方案得到的代谢率如图 4 所示, SMR_1 为 $(401 \pm 55.59) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$; 外推法得出 SMR_2 为 $(418 \pm 66.24) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$; RMR 为 $(594.17 \pm 126.21) \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$ 。2 种不同方法得到的 SMR 大致为 1 : 1, 结果相差不显著, 且 2 种方法得到的 SMR 值均显著小于 RMR 的值($P < 0.05$)。

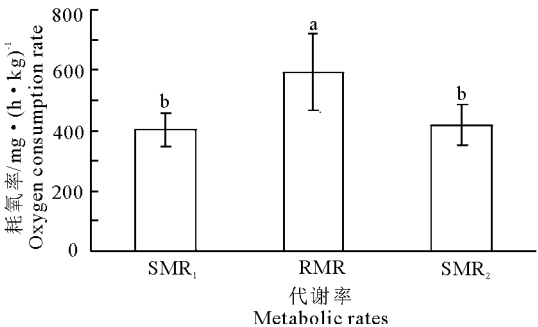


图 4 不同方法下的标准代谢率和日常代谢率
Fig.4 RMR , SMR_1 and SMR_2 ($SMRs$ determined by different methods)

3 讨论

3.1 标准代谢率和日常代谢率的关系

鱼类的 SMR 通常被作为维持代谢的指标, 而 RMR 则反映了鱼类自发游泳状态下的代谢水平。有学者研究认为 RMR 的数值为 1.5 ~ 3.0 倍基础代

谢率或 SMR (Brett et al,1978;Jain et al,1997)。本次实验发现鲢幼鱼的 SMR 和 RMR 正相关, 且 RMR 数值大小关系为 1.5 倍 SMR 。用 RMR 衡量鱼类日常状态下的能量代谢水平, 可能比使用静止呼吸管测定 SMR 更具有实际意义; 因为在矩形呼吸室中, 实验鱼并不是完全处于安静不动的状态。唐国伟等(2014)对 20 尾鲫(*Carassius auratus*) 幼鱼的研究中也发现 SMR 和 RMR 正相关, 随着 SMR 的增大, RMR 逐渐升高, 个体差异显著; Bushnell 等(1989)在研究柠檬鲨(*Negaprion brevirostris*) SMR 和 RMR 的关系时也发现, 两者之间存在大约 2.5 倍的关系, 说明 SMR 和 RMR 有非常重要的关联; 但本研究中 SMR 与 RMR 相关关系出现截距为负, 这可能与实验样本量过小有关; 此外, 测得的 SMR 值变幅为 $325 \sim 484 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 个体差异近 0.7 倍; 而 RMR 值变幅为 $434 \sim 770 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{kg})$, 个体差异近 0.6 倍, 此结果是生物体个体差异在代谢层次维持代谢水平和日常代谢水平的反映。个体差异对鱼类诸如摄食、生存和繁殖等重要活动均会产生影响, 从而影响个体适合度。Peter 等(2010)发现在存在个体差异的动物中 SMR 与动物获取能量的能力两者息息相关。代谢水平的个体差异与鱼类行为上的个体差异是否相关有待进一步研究。

3.2 不同方法得到的代谢率比较

标准代谢率的测定有 2 种常用方法, 即直接测定法及外推法。Edwards 和 Soofiani 等认为直接测定法适用于不活跃鱼类, 而外推法得到的 SMR 与活泼鱼类的 SMR 接近(Bushnell et al,1989)。本研究表明, 2 种不同方法得到的鲢幼鱼标准代谢率非常接近, 与大西洋鲑(*Salmo salar*) SMR 测定中得到的结论一致(Cuttset al,2002); Roche 等(2013)在研究珊瑚鱼时认为 2 种方法得到的 M_{O_2} 大致相同。从理论上说静水中得到的数值应该略大于外推法得到的标准代谢率, 因为在静水中得到的 M_{O_2} 并不是完全静止, 伴有自发游泳现象的产生; 而外推法中水的流速限制了自发游泳, 故耗氧率会略低(Bushnellet al,1989); Korsmeyer 等(2002)认为外推法略大, 而 Roche 等(2013)的研究结论刚好相反, 造成这略微差别的原因可能是代谢率与游泳速度的拟合关系选用不同函数所致。Korsmeyer 等(2002)选用 2 参数指数函数($y = a^U + b$), 与本文一致; 而 Roche 选用了是 3 参数幂函数($y = a + b \times U^C$), 外推得到的 SMR 值略高于 2 参数指数的值, 但差异性不显著。研究表明, 通过活动代谢率与游泳速度的函数关系,

外推得到游速为0时的标准代谢率,是研究鱼类生理代谢可用且精确的方法;但此方法具体适用的鱼类及此方法是否适合所有鱼类求标准代谢率有待进一步研究。用不同的测量方法对于不同的鱼种在不同的生命时期和用不同的游泳行为得到的耗氧率之间的关系需要更深入研究。

参考文献

- 蔡露, 刘国勇, Rachel Taupier, 等, 2013. 齐口裂腹鱼幼鱼疲劳后游泳特性恢复状况研究[J]. 水生生物学报, (6): 993 – 998.
- 何伟, 曹振东, 付世建, 2013. 温度对中华倒刺鲃静止代谢及低氧耐受的影响[J]. 重庆师范学院学报, (6): 46 – 50.
- 李加儿, 刘士瑞, 区又君, 等, 2009. 花尾胡椒鲷幼鱼的呼吸和排泄代谢[J]. 南方水产, 5(2): 34 – 39.
- 唐国伟, 2014. 温度与个体标准代谢对鲫鱼运动后过量耗氧、常规日常代谢及自发运动的影响[D]. 重庆: 重庆师范大学.
- Biro P A, Beckmann C, Stamps J A, 2010. Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish[J]. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 277: 71 – 77.
- Brett J R, Blackburn J M, 1978. Metabolic rate and energy expenditure of the spiny dogfish, (*Squalus acanthias*) [J]. Journal of the Fisheries Board of Canada, 35(6): 816 – 821.
- Brett J R, Groves T D D, 1979. Physiological Energetics[A]. In, Hoar W S, Randall D J (Eds): Fish Physiology[M] New York: Academic Press: 162 – 159, 279 – 352.
- Bushnell P G, Lutz P L, Gruber S H, 1989. The metabolic rate of an active, tropical elasmobranch, the lemon shark (*Negaprion brevirostris*) [J]. Experimental Biology, 48(5): 279 – 83.
- Cutts C J, Metcalfe N B, Taylor A C, 2002. Juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes[J]. Functional Ecology, 16(1): 73 – 78.
- Edwards R C, Blaxter J H, Gopalan U K, et al, 1970. A comparison of the standard oxygen consumption of temperate and tropical bottom-living marine fish[J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 34: 491 – 495.
- Jain K E, Hamilton J C, Farrell A P, 1997. Use of a ramp velocity test to measure critical swimming speed in rainbow trout[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 117(4): 441 – 444.
- Korsmeyer K E, Steffensen J F, Herskin J, 2002. Energetics of median and paired fin swimming, body and caudal fin swimming, and gait transition in parrotfish (*Scarus schlegelii*) and triggerfish (*Rhinecanthus aculeatus*) [J]. Journal of Experimental Biology, 205(9): 1253 – 1263.
- McKenzie D J, Martinez R, Morales A, et al, 2003. Effects of growth hormone transgenesis on metabolic rate, exercise performance and hypoxia tolerance in tilapia hybrids[J]. Journal of Fish Biology, 63(2): 398 – 409.
- Roche D G, Binning S A, Bosiger Y, et al, 2013. Finding the best estimates of metabolic rates in a coral reef fish[J]. Journal of Experimental Biology, 216(11): 2103 – 2110.
- Soofiani N M, Hawkins A D, 1982. Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod (*Gadus morhua* L.) [J]. Journal of Fish Biology, 21: 577 – 592.
- Xie S G, Li Z J, Liu J S, et al, 2007. Fisheries of the Yangtze River show immediate impacts of the Three Gorges Dam [J]. Fisheries, 32(7): 343 – 344.

(责任编辑 万月华)

Comparison of Standard Metabolic Rate and Routine Metabolic Rate for Juvenile Silver Carp(*Hypophthalmichthysmolitrix*)

JING Jin-jie^{1,2,3}, HUANG Ying-ping^{1,2,3}, JIANG Qing^{1,2,3}, YUAN Xi^{2,3}, TU Zhi-ying^{2,3}

- (1. The College of Hydraulic and Environmental Engineering in Three Gorges University, Yichang 443002, P. R. China;
2. Collaborative Innovation Center for Geo-Hazards and Eco-Environment in Three Gorges Area, Yichang 443002, P. R. China;
3. Engineering Research Center of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, China Three Gorges University, Yichang 443002, P. R. China)

Abstract: The standard metabolic rate (SMR) is the oxygen consumption of a fish species under static conditions; the metabolic rate of fish at rest. The routine metabolic rate (RMR) is the oxygen consumption of fish at a minimal flow. Both parameters are used as the metabolic baseline in tests of swimming capability, but the relationship between SMR and RMR is unclear and further study is needed. In this investigation, the oxygen consumption rate (M_{O_2}) of juvenile silver carp was measured at 20°C in two types of respirometer. The RMR was measured in a swimming respirometer with low flow velocity, sufficient for adequate mixing but not high enough to induce swimming. SMR was obtained using two methods: SMR_1 was measured in a rectangular resting (static) respirometer and SMR_2 was calculated from a power function relating M_{O_2} and swimming speed (U), using data from a stepped velocity test. Juvenile silver carp of body length 8 – 12 cm and body mass 8 – 16 g were acclimated for two weeks before testing and each test was carried out 10 times using a different fish in each trial. A single fish was placed in the swimming respirometer (1 800 mm × 400 mm × 600 mm) with velocity adjusted to 0.5 BL/s. The dissolved oxygen was measured every 30 min for 5 hours. After one hour, the fish was placed in the static respirometer, acclimated for 2 h, and the dissolved oxygen was again measured every 30 min for 5 hours. The oxygen consumption of juvenile silver carps was also measured in the swimming respirometer during a stepped velocity test. A test fish was placed in the swimming chamber for 2 h at a velocity of 0.5 BL/s. The velocity was then increased in 0.5 BL/s increments at 30 min intervals until the fish was fatigued. The dissolved oxygen was measured every 5 min. The data for M_{O_2} and U was fitted to a power function($M_{O_2} = a10^{bu}$) and SMR_2 was obtained by calculating M_{O_2} at $U = 0$ BL/s. Values for SMR_1 and SMR_2 were compared and the relationship between RMR and SMR was analyzed. Results show: (1) SMR_1 [401 ± 55.59 mg/(h · kg)] was slightly smaller, but similar, to SMR_2 [418 ± 66.24 mg/(h · kg)]. (2) RMR [594.17 ± 126.21 mg/(h · kg)] was larger than SMR, by a factor of approximate 1.5 and the difference was significant. SMR_1 ranged from 325 to 484 mg/(h · kg) with a maximum difference among individuals of approximate 70%, while the RMR ranged from 434 to 770 mg/(h · kg), with a maximum difference among individuals of approximate 60%. SMR_1 and RMR are highly correlated ($R^2 = 0.9574$). This study shows that both SMR and RMR can be used as the initial condition in fish swimming tests. When swimming respirometry is not feasible, oxygen consumption rate in still water can be used to estimate the SMR. Furthermore, SMR values calculated from the power function gives values similar to the measured values. The study is of significance for hydroecology and aquaculture and provides basic information for fish physioecology.

Key words: standard metabolic rate; routine metabolic rate; *Hypophthalmichthysmolitrix*; oxygen consumption rate