

繁殖Ⅲ期不同性别鲫鱼(*Carassius auratus*)的运动能力及能量代谢的比较*

杨 晗 曹振东** 付世建

(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)

摘要 为了考查繁殖期不同性别鲫鱼(*Carassius auratus*)的运动能力及生理代谢特征, 在 20 ± 1 ℃条件下, 分别依次测定1龄且处于繁殖第Ⅲ期不同性别实验鱼的快速启动、临界游泳速度(U_{crit})、静止代谢率(MO_{2rest})、最大运动代谢率($MO_{2active}$)及运动过程中的代谢率(MO_2)。结果表明: 鲫鱼雌鱼与雄鱼的临界游泳速度(U_{crit})分别为 6.97 ± 0.22 、 7.29 ± 0.31 $BL \cdot s^{-1}$, 差异不显著; 雌、雄鱼快速启动中的最大运动速度(V_{max})分别为 20.48 ± 0.69 、 20.40 ± 1.09 $BL \cdot s^{-1}$, 无显著差异, 同时它们的最大加速度(a_{max})、反应时间、120 ms内移动距离同样均无显著差异; 雌鱼与雄鱼的 MO_{2rest} 差异不显著; $MO_{2active}$ 与代谢空间(ΔMO_2)分别为 341.92 ± 22.59 、 307.50 ± 22.66 $mg O_2 \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$ 和 257.18 ± 18.51 、 220.20 ± 18.95 $mg O_2 \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$, 前者均显著高于后者($P<0.01$)。可见, 处于繁殖Ⅲ期的鲫鱼雌鱼与雄鱼的 U_{crit} 及快速启动均无显著差异; 并且雌鱼有氧运动能力的维持存在功率补偿。

关键词 性别差异; 运动能力; 能量代谢; 繁殖Ⅲ期; 鲫鱼

中图分类号 S963 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)10-2606-07

Swimming performance and energy metabolism of male and female crucian carps (*Carassius auratus*) during their III reproduction phase. YANG Han, CAO Zhen-dong**, FU Shi-jian (*Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(10): 2606–2612.

Abstract: To examine whether the swimming performance and metabolic traits of 1-year-old male and female crucian carps (*Carassius auratus*) during their III reproduction phase have differences, the fast-start movement, critical swimming speed (U_{crit}), rest metabolic rate (MO_{2rest}), active metabolic rate ($MO_{2active}$), and metabolic rate (MO_2) during different swimming speeds were measured at water temperature 20 ± 1 ℃. The U_{crit} of female and male crucian carps was 6.97 ± 0.22 and 7.29 ± 0.31 $BL \cdot s^{-1}$, and the maximum linear velocity during fast-start movement (V_{max}) was 20.48 ± 0.69 and 20.40 ± 1.09 $BL \cdot s^{-1}$, respectively, with no significant differences. The U_{crit} , V_{max} , maximum linear acceleration during fast-start movement (a_{max}), reaction time, migration distance during the first 120 ms of fast-start movement, and MO_{2rest} of female and male crucian carps also had no significant differences. However, the $MO_{2active}$ and metabolic scope of female crucian carps were significantly higher than those of the males (341.92 ± 22.59 vs. 307.50 ± 22.66 $mg O_2 \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$ and 257.18 ± 18.51 vs. 220.20 ± 18.95 $mg O_2 \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$, respectively). It was suggested that the male and female crucian carps during their III reproduction phase had no significant difference in the swimming capacity, but the females adopted metabolic up-regulation strategy as a compensation for their increased energy burden due to reproduction status.

Key words: sex difference; swimming ability; energy metabolism; the III reproduction phase; crucian carp (*Carassius auratus*).

* 国家自然科学基金项目(31172096)和重庆科技创新能力建设项目(CSTC2010CA1010)资助。

** 通讯作者 E-mail: z. d. cao@hotmail.com

收稿日期: 2012-03-30 接受日期: 2012-07-04

动物的适合度与繁殖率及存活率呈正向相关(牛翠娟等,2007)。鱼类作为长期生活在水中的动物,其游泳能力与搜寻食物、逃避敌害、寻找避难等行为密切相关(付世建等,2009),因此鱼类运动能力的高低对存活率具有很大影响(Darowskil,1988)。温度(Zeng et al.,2009)、溶氧(Zhang et al.,2010)、摄食(Pang et al.,2010)、体质(Jain et al.,1998)等因素均会对鱼类的运动能力产生影响。有研究显示,繁殖行为也会引起雌鱼运动能力一定程度的降低,多数在接近产卵期出现显著差异(Videler & Wardle,1991)。食蚊鱼雌鱼从开始怀卵至产卵前,临界游泳速度(U_{crit})从 $25.0\pm1.3\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ 显著下降到 $20.1\pm1.5\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Plaut,2002);杜父鱼产卵前快速启动的最大运动速度(V_{max})与产卵后比较,显著降低近50%(James & Johnston,1998)。早期研究多关注于繁殖后期(IV期末至V期)鱼类运动能力的变化,对繁殖前期与中期的研究较少。然而,大多数鱼类从怀卵开始至中期的历时通常占繁殖过程中最长的一段时间(林浩然,1999),面临更多的风险,因此对鱼类繁殖早期及中期的研究也是有意义的。此外,与非繁殖期相比,鱼类在繁殖过程中的能量投入明显增大,通常雌鱼大于雄鱼(Smith et al.,1990)。大西洋鲑鱼的繁殖能量投入高达身体总储存量的60%~70%,且雌鱼耗能量大于雄鱼(Jonsson et al.,1991)。因此相关研究更多关注于雌鱼的个体大小(Alvarez & Metcalfe,2005)、怀卵量(Bromage et al.,1992)、环境变化(Devlina & Nagahamab,2002)等因素的影响以及怀卵期间身体形态(Lester et al.,2004)、激素水平(Stillwell & Benfey,1996)、运动行为(Bengtsson,1980)的变化情况,而对雄鱼的报道相对匮乏(Wong & Jennions,2003)。那么繁殖期不同性别鲫鱼的运动能力是否存在差异?如果有,其相应的代谢及能量分配具有什么特点;如果没有差异,是否存在某些相应的运动补偿机制?

为了验证上述问题,本研究以不同性别且均处于繁殖Ⅲ期(刘凌云和郑光美,2009)的鲫(*Carassius auratus*)为实验对象,该种鱼为广泛分布于我国各大水域的鲤科鱼类,其运动能力及适应能力较强,是常见的经济鱼类,繁殖第Ⅲ期的鲫鱼雌鱼卵巢呈淡黄色块状,肉眼可见到卵粒但卵粒不分离(刘凌云和郑光美,2009)。研究分别依次测定雌鱼、雄鱼的静止代谢(MO_{2rest})、快速启动、临界游泳速度(U_{crit})及运动过程中的耗氧率(MO_2),并计算最大运动代谢

率($MO_{2active}$)。通过对实验结果的分析及讨论,考查繁殖期不同性别鲫鱼的运动、生理代谢特征,并据此探究其相关的功率机制,旨在为鱼类生理、运动与繁殖的相关研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源与驯化

实验鲫鱼为1龄性成熟的人工养殖品种,于2011年12月购自当地渔民,在实验室自净化循环控温水槽(专利号:ZL200520010485.9)中驯养14 d。期间每天早上采用商业颗粒饵料饱足投喂一次,待鱼进食完毕后用虹吸法排除水中残饵与粪便;水槽日换水量约为水体(200 L)的10%,水温控制为 $20\pm1\text{ }^{\circ}\text{C}$,溶氧水平 $\geq7\text{ mg O}_2\cdot\text{L}^{-1}$,光照周期为14L:10D。驯养结束后,挑选身体健康、处于繁殖第Ⅲ期的鲫鱼雌鱼与雄鱼作为实验对象。

1.2 实验方案

实验首先对选取的60尾实验鱼进行静止代谢率(MO_{2rest})测定,接着逐一测定各尾鱼的快速启动(fast-start)、临界游泳速度(U_{crit})及运动过程中的代谢率(MO_2)、最大运动代谢率($MO_{2active}$),整个测定过程中所有测定值记录以单尾鱼为单位。随后进行体长、体重、内脏质量、性腺质量等常规参数的测量,最后根据性腺进行雌雄分组。

1.3 测定方法及主要参数

1.3.1 静止代谢率(MO_{2rest}) 静止代谢测定采用本实验室自行设计的流水式呼吸代谢测定仪(Fu et al.,2005)。测定前将实验鱼(每组10尾)逐一移入呼吸室驯化24 h,驯化结束后分别在一天的9:00、15:00和21:00测定实验鱼呼吸室及空白呼吸室的耗氧量,以两者差值的平均值作为实验鱼的耗氧量,溶氧值采用溶氧仪(HQ20, Hach Company, USA)测定。静止代谢率($\text{mg O}_2\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)的公式为:

$$MO_{2rest} = \Delta O_2 \cdot v \cdot m^{-1} \quad (1)$$

静止代谢率体重校正公式为:

$$MO_{2rest}' = MO_{2rest} \cdot (m \cdot 1000^{-1})^{0.25} \quad (2)$$

式中, ΔO_2 是实验鱼呼吸室出水口处溶氧与空白呼吸室出水口处溶氧的差值($\text{mg O}_2\cdot\text{L}^{-1}$),即实验鱼耗氧量, v 是实验呼吸室水流速度($\text{L}\cdot\text{h}^{-1}$),通过获取呼吸室出水口1 min的出水质量计算获得, m 为每尾实验鱼的体重(kg), MO_{2rest} 代表体重校正后的静止代谢。

1.3.2 快速启动 快速启动装置结构及原理已在

相关文献(王芳等,2010)中进行了详细叙述。实验首先对实验鱼进行质心标定后放入装置适应区适应1 h后,将单尾鱼驱赶至实验区,当实验鱼位于实验区中间且处于静止状态时,开启高速摄影机(分辨率:1024×1024;频率:500 fps)并立即进行电刺激,拍摄时间持续2 s。实验结束后,用图像处理软件(ACDsee v8.0)对拍摄的图片进行处理并采用软件(tpsdig2)进行数据采集和分析,获得实验鱼快速启动过程中的反应时间、120 ms内移动距离;并计算最大线速度(最大运动速度, V_{\max})与最大线加速度(a_{\max})。

1.3.3 临界游泳速度(U_{crit})及运动过程中代谢率(MO_2) 临界游泳速度(U_{crit})测定设备采用自行设计的密闭式鱼类游泳代谢测定仪(张怡等,2007)(专利号:200520010485.4)。实验前首先将实验鱼分别转入游泳管在微水流(5.0 cm·s⁻¹)中适应1 h,以消除转移胁迫;随后采用国际通用方法(Clairaeaux et al., 2006)进行 U_{crit} 测定。测定以24.0 cm·s⁻¹为起始速度,6.0 cm·s⁻¹作为速度增量(ΔV),以20 min为持续时间(ΔT),游泳速度不断增加直至实验鱼达到运动力竭状态。力竭状态的评判标准为实验鱼停靠在游泳管末端筛板20 s以上(Lee et al., 2003)。测定过程中为确保密闭游泳管内的水体溶氧水平不低于饱和状态的70%,每20 min换水1次,溶氧水平通过溶氧仪(HQ10, Hach Company, USA)监测。 U_{crit} 的计算公式为:

$$U_{\text{crit}} = U + (t \cdot T^{-1}) \Delta U \quad (3)$$

式中, U_{crit} 为临界游泳速度, U 是能够完成持续时间(20 min)的最大游泳速度, ΔU 是速度增量(6.0 cm·s⁻¹), T 是设定的各档持续游泳历时($T=20$ min), t 是未能完成设定历时的实际持续游泳时间($t < 20$ min)。如果上式中 U 、 ΔU 的量纲为cm·s⁻¹, U_{crit} 则表示绝对临界游泳速度(absolute critical swimming speed),如果上式中 U 、 ΔU 的量纲为BL·s⁻¹, U_{crit} 则表示相对临界游泳速度(relative critical swimming speed)。因为本研究实验鱼身体的横截面积并未超过游泳管截面积的10%,所以 U_{crit} 无需水

阻校正(Derek & Chris,1997)。

运动过程中代谢(MO_2):在测定 U_{crit} 的过程中每2 min测定1次游泳代谢仪封闭水体的溶氧值,以溶氧值随时间变化斜率的绝对值和水体的体积计算实验鱼的运动过程代谢率。实验结束后将实验鱼取出,重新密闭游泳代谢仪并进行20 min的代谢率测定,以扣除细菌耗氧的影响。运动过程代谢($\text{mg O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)计算公式为:

$$MO_2 = (S_t - S_0) \cdot 3.45 \cdot 60 \cdot (m \cdot 1000)^{-1} \quad (4)$$

代谢体重校正公式为:

$$MO_2' = MO_2 \cdot (m \cdot 1000)^{-1} \quad (5)$$

式中, MO_2 ($\text{mg O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)为代谢率, S_t 为每档期间(20 min)溶氧值随时间变化的斜率, S_0 为空白组的溶氧值变化斜率,3.45为运动呼吸仪的系统体积(L),60为60 min。 m 为体重(g), MO_2' 代表体重校正后的代谢率。

U_{crit} 测定完毕后取出实验鱼测量常规参数,然后解剖实验鱼进行雌雄分组,最后测量内脏和性腺质量(表1)。

1.4 数据分析

实验数据以Excel 2007进行常规计算,然后采用SPSS 17.0对实验数据进行单因素(LSD)方差分析;其中 U_{crit} 过程代谢率进行双因素(性别及流速)方差分析。统计值均以平均值±标准误(Mean ± S. E.)表示,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。由于实验鱼雌鱼与雄鱼的体长、体重差别较大,因此对实验结果的运动速度进行体长校正,代谢进行体重校正。

2 结果与分析

2.1 鲫鱼性别差异对运动能力的影响

鲫鱼雌鱼与雄鱼的临界游泳速度(U_{crit})分别为 6.97 ± 0.22 、 7.29 ± 0.31 BL·s⁻¹,无显著差异。最大运动速度(V_{\max})分别为 20.48 ± 0.69 、 20.40 ± 1.09 BL·s⁻¹,无显著差异,且平均值极为接近(图1);不同性别鲫鱼的快速启动参数同样均无显著差异(表2)。

表1 不同性别鲫鱼的基本参数

Table 1 Basic parameters of male and female crucian carp

性别	数量(n)	体重(g)	体长(cm)	内脏质量(g)	性腺质量(g)	生殖腺指数(%)
雌性(F)	24	7.56±0.28 a	6.73±0.67 a	0.73±0.03 a	0.34±0.02 a	4.50
雄性(M)	27	6.65±0.23 b	6.48±0.07 b	0.48±0.02 b	0.14±0.03 b	2.11

同列数据不同字母代表有显著差异($P<0.05$);生殖腺指数(GSI)=性腺质量/体重×100%。平均值±标准误。

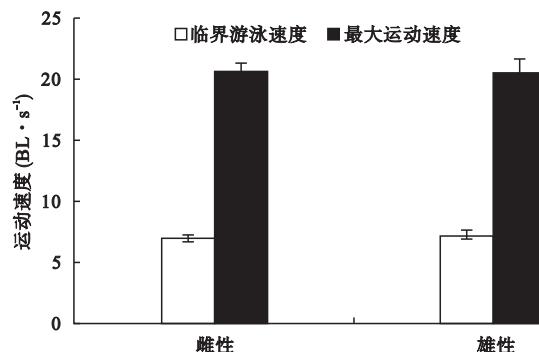


图1 不同性别鲫鱼的临界游泳速度与快速启动的最大运动速度

Fig. 1 Critical swimming speed and fast-start maximum speed of male and female crucian carp

表2 不同性别鲫鱼的快速启动参数

Table 2 The fast-start parameters of male and female crucian carp

性别	数量 (n)	最大加速度 (cm · s ⁻²)	反应时间 (ms)	120 ms 内移动距离 (cm)
雌性(F)	22	122.61±10.01	20.70±3.17	68.16±5.68
雄性(M)	27	125.20±18.64	18.57±1.87	68.52±5.48

雌鱼雄鱼快速启动各参数均无显著差异 ($P>0.05$)。平均值±标准误。

2.2 鲫鱼性别差异对代谢率的影响

临界游泳 (U_{crit}) 过程中, 流速 ($P<0.0001$, $F=13.247$) 及性别 ($P=0.005$, $F=8.086$) 都对代谢率 (MO_2) 有显著影响, 代谢率随着速度的增加显著增加, 并且相同速度下雌鱼显著高于雄鱼; 游泳速度与性别之间还存在交互作用 ($P=0.012$, $F=2.636$) (图 2)。

鲫鱼雌鱼和雄鱼静止代谢率 (MO_{2rest}) 分别为 34.42 ± 2.98 、 36.9 ± 3.43 mg O₂ · kg⁻¹ · h⁻¹, 二者间无显著差异 ($P=0.57$); 最大运动代谢 ($MO_{2active}$) 与

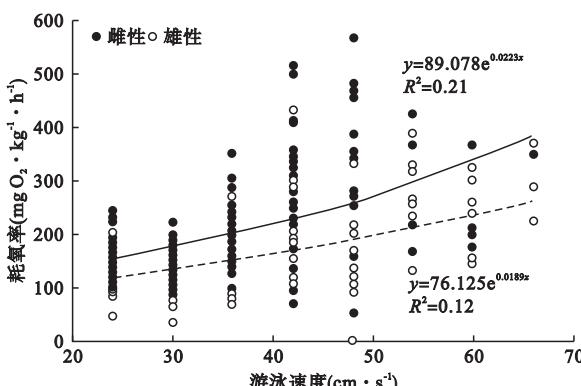


图2 不同运动速度下鲫鱼性别差异对代谢的影响

Fig. 2 Metabolic rate of male and female crucian carp in different swimming speed

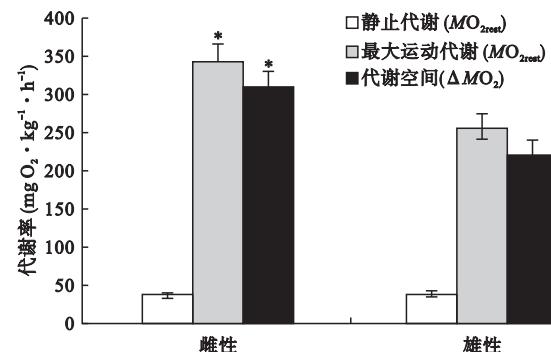


图3 不同性别鲫鱼的静止代谢、最大运动代谢及代谢空间

Fig. 3 Rest metabolic rate (MO_{2rest}) , active metabolic rate ($MO_{2active}$) and metabolic scope (ΔMO_2) of male and female crucian carp

* 表示同一参数差异显著 ($P<0.05$)。

代谢空间 (ΔMO_2) 分别为 341.92 ± 22.59 、 307.50 ± 22.66 mg O₂ · kg⁻¹ · h⁻¹、 257.18 ± 18.51 、 220.20 ± 18.95 mg O₂ · kg⁻¹ · h⁻¹, 雌鱼显著高于雄鱼 ($P<0.05$) (图 3)。

3 讨 论

3.1 性别差异对鲫鱼运动能力的影响

繁殖是鱼类生活史中一项高耗能的生命活动, 因此繁殖期的鱼类通常会采用降低其他相关活动以减少能量输出的生活策略 (Rojas & Moller, 2002)。食蚊鱼 (Plaut, 2002)、石斑鱼 (Koch & Wieser, 1983)、三刺鱼 (Alvarez & Metcalfe, 2005) 的研究均显示, 繁殖过程会影响鱼类的运动能力, 表现为随着产卵期的临近运动能力逐步降低, 到后期出现显著差异。也有研究显示, 某些鱼类在繁殖后期有减少摄食的行为以节约能量, 用于缓解运动能力的下降 (Billerbeck *et al.*, 2001)。将早期未怀卵的鲫鱼幼鱼数据 (闫冠杰, 2012) 与本研究 U_{crit} 结果比较发现: 繁殖期鲫鱼的 U_{crit} (持续运动能力) (雌: 6.97 ± 0.22 BL · S; 雄: 7.29 ± 0.31 BL · s⁻¹) 呈现低于幼鱼 (7.67 ± 0.29 BL · s⁻¹) 的趋势, 但检验未达显著水平 ($P_{雌:幼}=0.08$; $P_{雄:幼}=0.37$), 可能是因为实验鱼处于繁殖中期, 能量投入尚未达到显著影响运动能力的水平 (Plaut, 2002); 此外, 实验结果还显示雌鱼的 U_{crit} 与雄鱼比较, 呈现偏低的趋势 ($P_{雌:雄}=0.41$) (图 2), 可能是因为雌鱼的繁殖代价高于雄鱼, 使得持续运动能力受的影响更大 (Roff, 1983)。综上, 繁殖中期鲫鱼雌鱼与雄鱼的 U_{crit} (持续运动能力) 均未显

著下降,仅出现雌鱼低于雄鱼的趋势。鱼类的适合度与存活率及繁殖率密切相关,繁殖期的鱼类由于性产物的逐渐积累,体重、形态及能量代价等都会发生变化,因此存活率通常会受到影响(Schreck et al., 2001)。快速启动作为评价鱼类快速捕食及逃逸能力重要指标,与存活率密切相关(Langerhans, 2009)。有研究显示,杜父鱼(James & Johnston, 1998)、孔雀鱼(Cameron et al., 2004)与三刺鱼(Alvarez & Metcalfe, 2005)繁殖期的最大运动速度(V_{max}) (爆发运动)显著下降,而剑尾鱼(Royle et al., 2006)与鱂鱼(Christopher et al., 2011)却没有显著变化。本研究结果发现,繁殖期雌、雄鲫鱼的最大运动速度(V_{max})分别为: $20.48 \pm 0.69 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $20.40 \pm 1.09 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$,与早期非繁殖期幼鱼($20.12 \pm 2.07 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$)比较无显著差异($P_{\text{雌幼}} = 0.88$; $P_{\text{雄幼}} = 0.90$)。表明鲫鱼繁殖期间的快速启动能力并未改变,并且不存在性别差异。可见,与 U_{crit} 比较,鲫鱼的快速启动能力显得更为保守,这可能与其有效逃避天敌、提高存活率有关。

3.2 性别差异对鲫鱼能量代谢及功率分配的影响

能量代谢通常被人们用作评价鱼类繁殖代价的指标之一(Jonsson et al., 1991)。有研究显示,鱼类在繁殖期的能量代谢水平高于非繁殖期,且不同性别也表现出一定程度的差异,通常雌鱼高于雄鱼(Smith et al., 1990)。然而,本研究并未发现两者间静止代谢率(MO_{rest})的显著差异($P=0.57$),可能一方面是因为繁殖中期雌鱼所付出的能量代价尚未达到最大(陈娟和谢小军, 2002);另一方面是因为繁殖期雄鱼表现出更好动的特性,使得其(MO_{rest})的测量值偏高(Fishlon, 1975)。另外,繁殖期鱼类的形态结构、肌肉比例、性产物含量也会出现明显的变化,并且雌鱼更为突出(Gross & Sargent, 1985)。本研究结果显示,雌鱼性腺成熟系数是雄鱼的2.18倍(表1)。通常鱼类性产物含量越高对身体形态、肌肉比例的影响便会越大,因而对运动能力的影响程度也会越高(Wardle et al., 1995; Plaut, 2002)。然而实验结果并未发现雌雄鲫鱼 U_{crit} 的显著差异,推测鲫鱼雌鱼很可能存在某种补偿机制。进一步考查实验鱼 U_{crit} 过程的代谢(图2)发现,在相应的游泳速度下,雌鱼的代谢率(MO_2)均高于雄鱼,并且最大有氧运动代谢率($MO_{2active}$)为雄鱼的1.33倍。雌鱼

高的繁殖能量投入使得其整体能量效率偏低,然而 U_{crit} 与雄鱼并无显著差异;雌鱼通过提高最大运动代谢($MO_{2active}$)水平的补偿方式来维系相对稳定的持续运动能力,那么这种运动能力的维持是否还有其他的补偿方式需要进一步研究。

当鱼类处在某一功能状态下(如繁殖)又面临其他功能(如运动)需求时,功率竞争便会引起代谢功率的调整与重新分配,这时可根据鱼类的心鳃功能是否能够同时承担这两种功能分为竞争模式与添加模式两种。竞争模式表现为总功率不变,一种功能的增加引起另一种功能降低;添加模式则表现为总功率升高,一种功能的增加也许仅会较少甚至不会降低另一种功能(付世建等, 2008)。早期研究发现,温度、溶氧、运动训练、力竭锻炼等因素均可能会引起鱼类功率模式的改变(Fu et al., 2009; Zhang et al., 2010; Pang et al., 2011),那么鱼类不同生活史阶段的功率模式是否会有改变;繁殖期鱼类不同性别之间的功率模式是否存在差异?本研究发现 U_{crit} 过程中鲫鱼雌鱼的最大运动代谢与雄鱼相比出现了显著升高,表现出一定程度的添加模式。而两种性别鲫鱼十分接近的快速启动能力主要依赖无氧代谢供能,那么这种供能方式是否也存在着补偿机制;这种机制的功率模式如何还有待深入研究。

参考文献

- 陈娟, 谢小军. 2002. 大鳞鳠成鱼静止代谢率的初步研究. 西南大学学报(自然科学版), 27(6): 927–931.
- 付世建, 曹振东, 彭姜嵒. 2009. 不同时间间隔重复力竭运动对南方鮈幼鱼耗氧率的影响. 重庆师范大学学报(自然科学版), 26(1): 13–16.
- 付世建, 曹振东, 谢小军. 2008. 鱼类摄食代谢和运动代谢研究进展. 动物学杂志, 43(2): 150–159.
- 林浩然. 1999. 鱼类生理学. 广东: 高等教育出版社.
- 刘凌云, 郑光美. 2009. 普通动物学. 北京: 高等教育出版社.
- 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等. 2007. 基础生态学. 北京: 高等教育出版社.
- 王芳, 曹振东, 付世建. 2010. 中华倒刺鲃幼鱼的快速启动与逃逸行为. 生态学杂志, 29(11): 2181–2186.
- 闫冠杰. 2012. 多种鲤科鱼类运动能力的比较. 重庆: 重庆师范大学.
- 张怡, 曹振东, 付世建. 2007. 延迟首次投喂对南方鮈(*Silurus meridionalis* Chen)仔鱼身体含能量、体长及游泳能力的影响. 生态学报, 27(3): 1161–1167.
- Alvarez D, Metcalfe NB. 2005. Catch-up growth and swimming performance in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). Journal of Fish Biology, 67(4): 829–842.

- eatus): Seasonal changes in the cost of compensation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**: 2169–2176.
- Bengtsson BE. 1980. Long-term effects of PCB (Clophen A50) on growth, reproduction and swimming performance in the minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Water Research*, **14**: 681–687.
- Billerbeck JM, Lankford JTE, Conover DO. 2001. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-off with swimming performance in *Menidia menidia*. *Evolution*, **55**: 1863–1872.
- Bromage N, Jones J, Randall C, et al. 1992. The rainbow trout broodstock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, **100**: 141–166.
- Cameron KG, David NR, Jeffrey AW. 2004. Constraints on adaptive evolution: The functional trade-off between reproduction and fast-start swimming performance in the Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*). *The American Naturalist*, **164**: 38–50.
- Christopher EO, Matthew RW, David NR, et al. 2011. Swimming performance trade-offs across a gradient in community composition in Trinidadian killifish (*Rivulus hartii*). *Ecology*, **92**: 170–179.
- Claireaux G, Couturier C, Groison AL. 2006. Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Experimental Biology*, **209**: 3420–3428.
- Darowskil K, Takashima F, Law YK. 1988. Bioenergetic model of planktivorous fish feeding, growth and metabolism: Theoretical optimum swimming speed of fish larvae. *Journal of Fish Biology*, **32**: 443–458.
- Derek HA, Chris MW. 1997. The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, **200**: 2337–2346.
- Devlin RH, Nagahama Y. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*, **208**: 191–364.
- Fishlon L. 1975. Ethology and reproduction of pteroid fishes found in the Gulf of Aqaba (Red Sea), especially *Dendrochirus brachypterus* (Cuvier), (Pteroidae, Teleostei). *European Marine Biology Symposium*, **39**: 635–656.
- Fu SJ, Xie XJ, Cao ZD. 2005. Effect of meal size on postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A*, **140**: 445–451.
- Fu SJ, Zeng LQ, Li XM, et al. 2009. Effect of meal size on excess post-exercise oxygen consumption in fishes with different locomotive and digestive performance. *Journal of Comparative Physiology B*, **179**: 509–517.
- Gross MR, Sargent RC. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, **25**: 807–822.
- James RS, Johnston IA. 1998. Influence of spawning on swimming performance and muscle contractile properties in the short-horn sculpin. *Journal of Fish Biology*, **53**: 485–501.
- Jain KE, Birtwell IK, Farrell AP. 1998. Repeat swimming performance of mature sockeye salmon following a brief recovery period: A proposed measure of fish health and water quality. *Canadian Journal of Zoology*, **76**: 1488–1496.
- Jonsson N, Jonsson B, Hansen LP. 1991. Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology*, **39**: 739–744.
- Koch F, Wieser W. 1983. Partitioning of energy in fish: Can reduction of swimming activity compensate for the cost of production? *The Journal of Experimental Biology*, **107**: 141–146.
- Langerhans RB. 2009. Morphology, performance, fitness: Functional insight into a post-pleistocene radiation of mosquito fish. *Biology Letters*, **5**: 488–491.
- Lee CG, Farrell AP, Lotto A, et al. 2003. The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks. *The Journal of Experimental Biology*, **206**: 3239–3251.
- Lester NP, Shuter BJ, Abrams PA. 2004. Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: The cost of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**: 1625–1631.
- Pang X, Cao ZD, Fu SJ. 2011. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A*, **159**: 253–260.
- Pang X, Cao ZD, Peng JL, et al. 2010. The effects of feeding on the swimming performance and metabolic response of juvenile southern catfish, *Silurus meridionalis*, acclimated at different temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A*, **155**: 253–258.
- Plaut I. 2002. Does pregnancy affect swimming performance of female Mosquitofish, *Gambusia affinis*? *Functional Ecology*, **16**: 290–295.
- Roff DA. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**: 1395–1404.
- Rojas R, Moller P. 2002. Multisensory contributions to the shelter-seeking behavior of a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii* Günther (Mormyridae, Teleostei): The role of vision, and the passive and active electrosenses. *Brain, Behavior and Evolution*, **59**: 211–221.
- Royle NJ, Metcalfe NB, Lindstrom J. 2006. Sexual selection,

- growth compensation and fast-start swimming performance in Green Swordtails, *Xiphophorus helleri*. *Functional Ecology*, **20**: 662–669.
- Schreck CB, Contreras-Sanchez WC, Fitzpatrick MS. 2001. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny. *Aquaculture*, **197**: 3–24.
- Smith RL, Paul AJ, Paul JM. 1990. Seasonal changes in energy and the energy cost of spawning in Gulf of Alaska Pacific cod. *Journal of Fish Biology*, **36**: 307–316.
- Stillwell EJ, Benfey TJ. 1996. Hemoglobin level, metabolic rate, opercular abduction rate and swimming efficiency in female triploid brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Fish Physiology and Biochemistry*, **15**: 377–383.
- Videler JJ, Wardle CS. 1991. Fish swimming stride by stride: Speed limits and endurance. *Fish Biology and Fisheries*, **1**: 23–40.
- Wardle CS, Videler JJ, Altringham JD. 1995. Tuning in to fish swimming waves: Body form, swimming mode and muscle function. *The Journal of Experimental Biology*, **198**: 1629–1636.
- Wong BBM, Jennions MD. 2003. Costs influence male mate choice in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**: S36–S38.
- Zeng LQ, Cao ZD, Fu SJ, et al. 2009. Effect of temperature on swimming performance of juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **153**, 125–130.
- Zhang W, Cao ZD, Peng JL, et al. 2010. The effects of dissolved oxygen level on the metabolic interaction between digestion and locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A*, **157**: 212–219.

作者简介 杨晗,女,1988年生,硕士研究生,主要研究方向为鱼类生理。E-mail: 11yanghan1@163.com

责任编辑 李凤芹
