

鲤幼鱼标准代谢率的个体差异与运动性能和摄食代谢的关系

张曦^{①②} 曾令清^① 付世建^① 彭姜岚^① 曹振东^{①*}

① 重庆师范大学进化生理与行为学实验室 动物生物学重庆市重点实验室 重庆 401331;

② 重庆市北碚区王朴中学 重庆 400717

摘要: 为考察鲤科鱼类种内个体标准代谢率的差异及其与运动性能和摄食性能的内在关联, 本研究以我国广泛分布的鲤 (*Cyprinus carpio*) 幼鱼[体重 (4.79 ± 0.08) g, $n = 36$]为实验对象, 在 (25.0 ± 1.0) °C 下分别测量实验鱼的标准代谢率 (SMR), 随后测定单尾鱼的特殊动力作用 (SDA)、自发运动、临界游泳速度以及活跃代谢率 ($M_{O2active}$)。实验鱼标准代谢率 (SMR) 的变幅为 76.7 ~ 317.6 mg/(kg h), 其变异系数 (CV) 达 24.4%; 实验鱼在 10 min 内的尾鳍摆动次数 ($P < 0.05$) 和摄食代谢峰值 ($P < 0.05$) 均与标准代谢率 (SMR) 呈正相关; 活跃代谢率 ($M_{O2active}$) ($P < 0.05$) 与摄食代谢峰值以及活跃代谢范围与摄食代谢范围 ($P < 0.05$) 均呈正相关。然而, 鲤幼鱼的标准代谢率 (SMR) 与相对临界游泳速度、活跃代谢率 ($M_{O2active}$)、特殊动力作用 (SDA) 时间和特殊动力作用 (SDA) 总量均不相关 (所有 $P > 0.05$)。研究表明, 较高标准代谢率 (SMR) 的鲤幼鱼个体表现较高的活跃性和较强的摄食代谢能力, 可能有助于其更易发现食物、逃避天敌以及加快食物处理。

关键词: 个体差异; 标准代谢率; 特殊动力作用; 自发运动; 临界游泳速度; 鲤

中图分类号: Q951 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 03-384-11

Intraspecific Differences in Standard Metabolic Rate and Its Correlations With Locomotion and Feeding Metabolism in Juvenile Common Carp (*Cyprinus carpio*)

ZHANG Xi^{①②} ZENG Ling-Qing^① FU Shi-Jian^① PENG Jiang-Lan^① CAO Zhen-Dong^{①*}

① Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University,

Chongqing 401331; ② Wangpu High School of Chongqing Beibei District, Chongqing 400717, China

Abstract: There seems to be a correlation between standard metabolic rate (SMR) and other physiological traits (e.g., swimming performance and feeding metabolism) in fishes under either natural habitats or artificial

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31300341, 31172096), 重庆市自然科学基金项目 (No. cstc2014jcyjA00018), 重庆市教委科技项目 (No. KJ130619);

* 通讯作者, E-mail: z.d.cao@hotmail.com;

第一作者介绍 张曦, 女, 硕士; 研究方向: 鱼类生理生态学; E-mail: 371441741@qq.com。

收稿日期: 2015-06-25, 修回日期: 2015-11-11 DOI: 10.13859/j.cjz.201603006

rearing conditions, which attract many researchers to study. Like other behavioral traits, mass-specific SMR (or maintenance metabolism) also varies greatly among individuals. To our knowledge, most studies on these correlations between SMR variation and other physiological traits (e.g., swimming performance and feeding metabolism) focused on the genus *Oncorhynchus* and Salmon, and those reports on the cyprinid fish are seldom. The objective of present study was to investigate the intraspecies differences in SMR, and its potential relationships with locomotion performance and feeding metabolism in the cyprinid fish. To address our research goals, juvenile common carps (*Cyprinus carpio*) (body mass: 4.79 ± 0.08 g, $n = 36$), a fresh water species, which are widely distributed in the rivers, lakes and other water bodies in the China, were used as experimental model and acclimated at 25.0 ± 1.0 °C. Each fish individual was transferred to a respiratory chamber within a continuous-flow respirometer (11 chambers per respirometer), and the SMR of each fish was measured by using a dissolved oxygen meter (HQ₂₀, Hach Company, Loveland, USA). Then, the specific dynamic action (SDA), spontaneous swimming behaviour, critical swimming speeding (U_{crit}) and active metabolic rate ($M_{O2active}$) of the fish were also examined by using both the Blazka-type swimming tunnel respirometer and the continuous-flow respirometer. All correlations between SMR and other parameters were performed with the partial correlation analysis. All values are reported as the Mean \pm SE, and $P < 0.05$ was used as the level for statistical significance. The software SPSS (19.0, USA) was used for the data analysis. Our results showed that the SMR of the *C. carpio* ranged from 76.7 to 317.6 mg / (kg h) with a CV of 24.4%. The average caudal fin beat bout during 10 minutes observation period (Fig. 1, $P < 0.05$) and the peak metabolic rate (Fig. 3a, $P < 0.05$) during feeding metabolism were positively correlated with SMR. Additionally, the positive correlations between $M_{O2active}$ and peak metabolic rate (Fig. 4a, $P < 0.05$), and metabolic scope for locomotion and metabolic scope for feeding metabolism (Fig. 4b, $P < 0.05$) of this fish species were also found. However, relative critical swimming speeding, $M_{O2active}$, SDA duration and total energy expended on SDA were all not related to their SMR (Fig. 2, all $P > 0.05$). The present study suggested that common carp individuals with higher SMR exhibited higher levels of activities and higher digestive capabilities, indicating these correlated physiological traits may benefit it to forage or avoid predator and enhance the ability to food processing.

Key words: Individual variation; Standard metabolic rate; Specific dynamic action; Spontaneous activity; Critical swimming speed; Common carp, *Cyprinus carpio*

种内个体差异是自然界中普遍存在的现象, 并且这种差异能够在一段时间内保持相对稳定 (Biro et al. 2010)。以往相关研究多侧重于不同物种之间的比较或者实验处理对同一物种的影响, 这些研究结果均以测定指标的平均值进行统计分析, 从而掩盖了种群中真实存在的个体差异。生物个体由于受到内外环境、食物资源和遗传特性等的影响, 同种生物个体对环境变化存在着不同适应方式 (Killen et al. 2011)。任何动物个体在其生活史中从外界摄取

的能量相对有限, 其维持代谢的能量消耗 (恒温动物的称为基础代谢率, 而变温动物的称为标准代谢率) 是生活史理论的重要组成部分, 因为某一方面的能量支出多少影响其他方面 (如生长、繁殖等) 的能量支配, 将导致不同生理功能对能量分配的激烈竞争, 进而对个体或种群的生活史特征和适合度产生影响 (Careau et al. 2008, Biro et al. 2010)。

最近关于鱼类的相关研究报道已经越来越多, 并且多以标准代谢率 (standard metabolic

rate, SMR) 作为研究起点 (Biro et al. 2010)。标准代谢率作为一个重要的能量学指标, 不仅在同一物种内存在着明显的个体差异, 而且在排除了体重、温度和其他方面等因素的影响, 这种差异仍可高达3倍 (Burton et al. 2011)。研究发现鱼类的标准代谢率与代谢、行为指标以及其他生理特征具有明显的相关性, 如大西洋鲑 (*Salmo salar*) 的标准代谢率与摄食代谢峰值正相关, 与特殊动力作用 (specific dynamic action, SDA) 时间呈负相关 (Millidine et al. 2009); 马苏大马哈鱼 (*Oncorhynchus masou*) 的标准代谢率与生长率正相关 (Yamamoto et al. 1998)。另有研究者认为, 鱼类的摄食代谢峰值与其生长率正相关 (Jobling 1981), 并且鱼类标准代谢率、自发运动和临界游泳速度 (critical swimming speed, U_{crit}) 之间均存在某种关联 (Plaut 2001)。然而, 这些研究的实验对象多为冷水性鲑鳟鱼类, 而温水性的鲤科鱼类的相关研究十分匮乏。因此, 鲤科鱼类的标准代谢率与其能量代谢特征、游泳行为是否存在关联已成为研究者关注的科学问题之一 (陈永鹏等 2010, 唐国伟等 2013)。

鲤 (*Cyprinus carpio*) 是我国广泛分布的一种适应性强的温水性鲤科鱼类, 目前关于该种鱼的快速启动能力以及运动训练与形态可塑性关系等相关研究已见报道 (贺晓科等 2011, 闫冠杰等 2011, 付成等 2012)。为考察温水性鲤科鱼类的标准代谢率与其运动性能和摄食性能的内在联系, 本研究以鲤幼鱼为实验对象, 从摄食和运动两方面测定不同标准代谢率鲤幼鱼个体的特殊动力作用、自发运动、临界游泳速度 (U_{crit}) 和活跃代谢率 (active metabolic rate, $M_{O_2 active}$), 并分析标准代谢率与上述运动性能和摄食性能评价指标的相关性, 旨在揭示相同栖息环境条件下同种鱼类不同个体的生理行为适应对策及其差异, 同时也为鱼类生理生态学的相关研究累积资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源及其驯化

鲤幼鱼购于四川省水产学校, 运回后置于重庆师范大学进化生理与行为学实验室自制的循环控温水槽 (控温方式: 通过带有反向继电器的加热棒使得水体温度控制在设定水温范围之内, 专利号: ZL200520010485.9) 中暂养 1 个月。随后选取 36 尾鱼体健康、大小相近的实验鱼, 转移至实验室自制流水式呼吸代谢仪 (每台代谢仪中含有 10 个实验呼吸室和 1 个空白呼吸室, 专利号: ZL200520010484.0) 中驯养 2 周。驯养期间, 实验用水为曝气后的自来水, 溶氧水平不低于 7.0 mg/L, 日换水量约为驯养水体的 10%, 每天 9:00 时饱足投喂一次通威公司鱼类饵料 (41.2% \pm 0.9% 蛋白质、8.5% \pm 0.5% 脂肪、25.7% \pm 1.2% 的碳水化合物和 12.3% \pm 0.4% 灰分), 水温控制在 (25.0 \pm 1.0) $^{\circ}$ C, 光周期为 14 L : 10 D (即光照 14 h, 黑暗 10 h)。

1.2 实验方案

实验前测定呼吸室中单独驯养 36 条实验鱼的体重和体长, 分别为 (4.79 \pm 0.08) g 和 (5.64 \pm 0.05) cm。实验期间, 分别测量其标准代谢率、特殊动力作用以及自发性运动和临界游泳速度 (U_{crit})。对于每尾鱼, 前三天先进行能量代谢参数测定, 随后两天测定自发性运动, 再最后测定游泳能力, 具体的测定方法见下文。测量过程中, 同一条鱼的不同测量指标逐一对应, 测量结束进行有关统计。实验水温及溶氧水平与驯化期间保持相近。

1.3 测定方法及实验参数

1.3.1 标准代谢率 (SMR) 标准代谢率使用实验室自制的流水式呼吸代谢仪并参照相关文献的实验方法 (Fu et al. 2005, 付成等 2012, 唐国伟等 2013) 进行测定。该呼吸代谢仪有 11 个并联的带有饵料孔的呼吸室, 使实验鱼可在呼吸室内完成摄食过程。因此, 该代谢仪还用于测定实验鱼的摄食代谢。进行测定时, 将正中间没有放置实验鱼的呼吸室作为空白对照。实验之前对所有鱼禁食 24 h, 以使实验鱼胃排空, 再采用溶氧仪 (HQ₂₀, Hach Company,

USA) 分别在第2天10:00、11:30、13:00、14:30、16:00、17:30、19:00和20:30时测定实验鱼的耗氧率,以8次测量的平均值作为实验鱼的标准代谢率。本实验所选取的36尾实验鱼,其标准代谢率与体重无相关性,这是因为实验鱼个体间体重差异极小,故标准代谢率受体重影响并不明显。标准代谢率[SMR以 R 表示,单位 $\text{mg}/(\text{kg h})$]的计算公式为 $R = \Delta\text{O}_2 \cdot v / m$,式中, ΔO_2 是实验鱼呼吸室和空白呼吸室溶氧水平(mg/L)的差值, v 是呼吸室水流速度(L/h),水流速度是通过测量1 min呼吸室出水口水流重量获得, m 为实验鱼的体重(kg)。

1.3.2 特殊动力作用(SDA) 特殊动力作用的测定装置和原理与标准代谢率相同,实验水温及溶氧水平与驯化期间保持相近。测量前将鲤幼鱼禁食48 h,在第3天8:30时对其进行饱足投喂,并记录单尾鱼的摄食量。测定耗氧率的时间分别设定于实验鱼摄食后的1.5、3.0、4.5、6.0、7.5、9.0、10.5和12.0 h。本研究用于评价特殊动力作用的主要参数包括以下4个(Fu et al. 2008, Zeng et al. 2014), (1)摄食代谢峰值[Peak M_{O_2} , $\text{mg}/(\text{kg h})$],摄食后每1.5 h测定一次,将摄食代谢过程中最大代谢率作为摄食代谢峰值; (2)摄食代谢范围[metabolic scope for feeding metabolism, M_{Sfeeding} , $\text{mg}/(\text{kg h})$],即摄食代谢峰值(Peak M_{O_2})与标准代谢率的差值; (3)特殊动力作用时间(h),即从摄食开始到代谢率回落至标准代谢率两倍标准差范围内的首个数据所对应的时间长度; (4)特殊动力作用总量(kJ/kg):特殊动力作用时间内各段摄食代谢率和特殊动力作用之差在时间上的积分,得到每尾鱼单位体重的耗氧量,将耗氧量与氧热当量系数($13.84 \text{ J}/\text{mg}$)相乘得到特殊动力作用总量(Guinea et al. 1997)。

1.3.3 自发性运动 测定方法参照实验室先前工作(付成等 2012)。测定前,将每个养殖单元装满水后充分曝气,溶氧水平不低于 $7.0 \text{ mg}/\text{L}$,水温为(25.0 ± 1.0) $^{\circ}\text{C}$ 。将禁食24 h的实验鱼移入单个拍摄单元(不透明白色柱形

圆环,高度为50 cm,内径为30 cm,水深为10 cm)中适应1 d,在10:00、12:00、14:00、16:00、18:00和20:00时用佳能IXUS105数码相机(25fps)对单尾鱼进行15 min的持续摄像以获取实验视频。为避免放置和拿取相机时对实验鱼的干扰,截取第4~14 min(共10 min)的视频进行分析,并记录实验鱼在10 min内的摆尾次数和摆尾时长。实验标准是以鱼的尾鳍摆动为准,尾鳍超过1 s没有摆动,则视为鱼尾停止摆动。10 min内每尾实验鱼尾鳍的摆动次数和时间,取6次测定的平均值。评价实验鱼自发性运动的参数包括尾鳍摆动次数(fin beat bouts per minute, B),运动时间比(percent time spent moving, P)和尾鳍摆动频率(fin beat frequency during movement, F),上述参数用以下系列公式进行计算: $B = n / 10$, $P = t / 10$, $F = n / t$,式中, n 为实验鱼在10 min内尾鳍摆动的总次数(次), t 为实验鱼在10 min内实际运动时间(min)。

1.3.4 临界游泳速度(U_{crit})和活跃代谢率($M_{\text{O}_2\text{active}}$) 临界游泳速度(U_{crit})采用实验室自制的游泳代谢测定仪(专利号:ZL200920127986.3)进行测定(曾令清等 2014)。该测定仪包括中央的游泳管和外部的回流套管,游泳能力测定时实验鱼位于游泳管之内;游泳管两端装有蜂窝状筛板,既使游泳管内的水流平稳均匀又防止实验鱼逃逸;可调转速水泵的螺旋桨位于游泳管一端的内部,电脑主机对水泵发出脉冲信号使螺旋桨转动以产生目标水流速度;位于游泳管外的回流套管的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(付世建等 2010)。在测定过程中,先将单尾鱼放入游泳管中适应1 h用以消除转移的影响,适应期间管内流速约为 $6.0 \text{ cm}/\text{s}$,然后根据相关文献(Jain et al. 1997)及本研究的预备实验结果,在5 min内将流速逐渐提高至 $24 \text{ cm}/\text{s}$ (约 $40\% U_{\text{crit}}$),每持续游泳20 min后将水流速度提高 $6.0 \text{ cm}/\text{s}$,依此程序直至实验鱼达到运动

力竭状态。力竭标准：实验鱼拒绝游泳并停留于游泳代谢仪尾部筛板20 s以上 (Lee et al. 2003)。在测定临界游泳速度 (U_{crit}) 的同时进行实验鱼运动耗氧率 (M_{O_2}) 的测定, 以表征实验鱼的运动代谢率。当游泳管的流速调到设定值后每2 min记录一次游泳代谢仪内的溶氧水平, 共获得10个数据。实验期间测定仪内水体的溶氧水平不低于85%饱和度, 温度控制在 $(25.0 \pm 1.0) ^\circ\text{C}$ 。临界游泳速度 (U_{crit} , cm/s) 的计算公式为 $U_{crit} = U + (t/T)\Delta U$, 式中, U 为实验鱼能够完成设定时间 (20 min) 的最大游泳速度, ΔU 是速度增量 (6.0 cm/s), T 是设定的持续游泳时间 (20 min), t 是实验鱼在最高一档游泳速度下未能完成设定时间 (20 min) 的实际游泳历时 (< 20 min)。临界游泳速度 (U_{crit}) 的计算结果可称为绝对临界游泳速度 (absolute critical swimming speed, U_a , cm/s), 为减少体长对游泳速度计算的影响, 将 U_a 除以体长 (body length, L , cm) 得到实验鱼的相对临界游泳速度 (relative critical swimming speed, U_r , L/s) $U_r = U_a/L$ 。因为本研究中所有实验鱼鱼体的横截面积未超过游泳管截面积的10%, 所以 U_{crit} 无需校正。在游泳过程中单尾鱼运动耗氧率 [oxygen consumption rate, M_{O_2} , mg/(kg h)] 的计算公式: $M_{O_2} = (S_t - S_b) \cdot 60 \cdot V / (1/m)$, 式中, S_t 为实验鱼存在时水体溶氧值随时间变化的斜率的绝对值 [mg/(L min)], S_b 为无实验鱼时水体溶氧值随时间变化的斜率绝对值 [mg/(L min)], 60在此为时间 (min), m 为实验鱼体重 (kg), V 是扣除实验鱼体积之后的仪器水体总体积 (L)。在测定过程中, 单尾鱼的 M_{O_2} 随游泳速度的增加而上升, 本研究中取 M_{O_2} 中的最大值作为实验鱼的活跃代谢率 ($M_{O_{2active}}$)。实验鱼的活跃代谢范围 (metabolic scope for locomotion, $M_{Sactive}$) = $M_{O_{2active}} - R$ 。

1.4 数据统计

实验数据采用Excel (2003) 进行常规计算后, 采用SPSS (19.0) 软件对标准代谢率、摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2})、特殊动力作用时间、

特殊动力作用总量、尾鳍摆动次数 (B)、运动时间比 (P)、尾鳍摆动频率 (F)、临界游泳速度 (U_{crit})、活跃代谢率 ($M_{O_{2active}}$)、摄食代谢范围 ($M_{Sfeeding}$) 和活跃代谢范围 ($M_{Sactive}$) 之间的关系进行偏相关分析 (以体重为控制因素)。所有统计数值均以平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示, 显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 标准代谢率 (SMR) 及其与自发性运动的相关性

在 $(25.0 \pm 1.0) ^\circ\text{C}$ 条件下, 采用鱼类流水式呼吸代谢仪测定 36 尾实验鱼的标准代谢率 (SMR), 平均值为 (219.4 ± 8.9) mg/(kg h), 变幅为 76.7 ~ 317.6 mg/(kg h), 个体差异达到 4.1 倍, 其变异系数 CV 为 24.4%。

分别对 36 尾实验鱼进行行为观察后发现, 尾鳍摆动次数 (B) 随着标准代谢率 (SMR) 升高而升高, 二者呈现正相关 (图 1)。虽然, 标准代谢率 (SMR) 与自发性运动的其他指标不相关, 但尾鳍摆动次数 (B) 与尾鳍摆动频率 (F) 呈负相关 ($r = -0.472$, $P < 0.05$), 与运动时间比 (P) 呈正相关 ($r = 0.983$, $P < 0.05$)。

2.2 标准代谢率 (SMR) 与游泳能力和代谢参数的相关性

鲤幼鱼的标准代谢率 (SMR) 与相对临界游泳速度 (U_r) (图 2a, $P > 0.05$)、活跃代谢率 ($M_{O_{2active}}$) (图 2b, $P > 0.05$) 和活跃代谢范围 ($M_{Sactive}$) (图 2c, $P > 0.05$) 均无相关性, 但活跃代谢率 ($M_{O_{2active}}$) 与活跃代谢范围 ($M_{Sactive}$) 呈正相关 (图 2d, $P < 0.05$)。

2.3 标准代谢率 (SMR) 与特殊动力作用 (SDA)

在 $(25.0 \pm 1.0) ^\circ\text{C}$ 条件下, 鲤幼鱼的标准代谢率 (SMR) 与摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) 呈正相关 (图 3a, $P < 0.05$), 同时摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) 与特殊动力作用 (SDA) 时间 (图 3b, $P < 0.05$) 以及特殊动力作用 (SDA) 总量 (图 3c, $P < 0.05$) 均呈正相关。

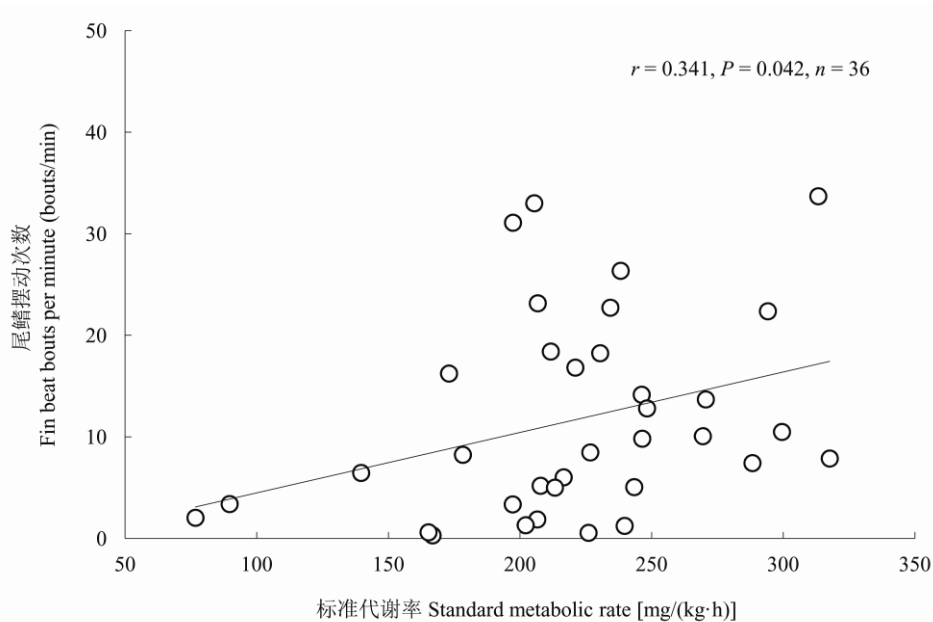


图1 鲤幼鱼标准代谢率 (SMR) 与尾鳍摆动次数的相关性

Fig. 1 The relationship between standard metabolic rate and fin beat bout in juvenile common carp

2.4 摄食代谢与活跃代谢的相关性

摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) 与活跃代谢率 ($M_{O_2\text{active}}$) 呈现正相关 (图4a, $P < 0.05$), 同时摄食代谢范围 (M_{Steeding}) 与活跃代谢范围 (M_{Sactive}) 也呈正相关 (图4b, $P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 鲤幼鱼标准代谢率 (SMR) 的个体差异及其与运动性能的关系

鱼类的标准代谢率与其他动物相似, 存在明显的个体差异。研究发现大西洋鲑标准代谢率的个体差异达到5.0倍 (Reid et al. 2011), 欧鲈 (*Dicentrarchus labrax*) 标准代谢率的个体差异介于2.0 ~ 2.6倍之间 (Killen et al. 2011, 2012), 而本研究鲤幼鱼标准代谢率的个体差异为4.1倍, 介于上述研究报道范围。上述研究的大西洋鲑和欧鲈个体均采自野外水体, 为自然种群, 其标准代谢率是在实验室条件下驯化后测定完成的 (Killen et al. 2011, Reid et al. 2011, Killen et al. 2012); 本研究的实验对象为人工养殖后代, 也在实验室条件下驯化后测定其标准

代谢率, 但鲤幼鱼标准代谢率个体差异仍可达4倍, 提示人工繁殖鱼类的标准代谢率可以反映其野外种群标准代谢率的差异程度。此外, 鲤现成为美洲、欧洲和澳洲等地区水域的入侵种, 这种现象不仅与该种鱼导致当地水域的混浊度和无脊椎动物的丰度下降有关, 还与鲤摄食当地水域土著鱼类的仔稚鱼以及鲤对这些土著鱼类的生境资源 (如饵料和栖息空间) 的有效竞争密切相关 (Weber et al. 2011)。然而, 有关鲤入侵其他水域的研究内容集中于野外生境条件调查和资源竞争分析等, 鲜有涉及入侵种表型 (生理和行为) 特征的个体变异, 即从能量学和行为学角度研究上述现象的相关研究值得关注。

运动和摄食不仅是动物主要的生理活动, 同时也是机体代谢和能量消耗的主要过程 (付世建等 2008)。由于水体环境的特殊性, 游泳运动作为鱼类捕食、逃逸等行为实现的主要方式, 为其生存、生长、繁殖提供了基本保证 (张怡等 2007)。自发运动是不依赖于外部刺激, 仅由动物内部的刺激或者状态引起的活动性

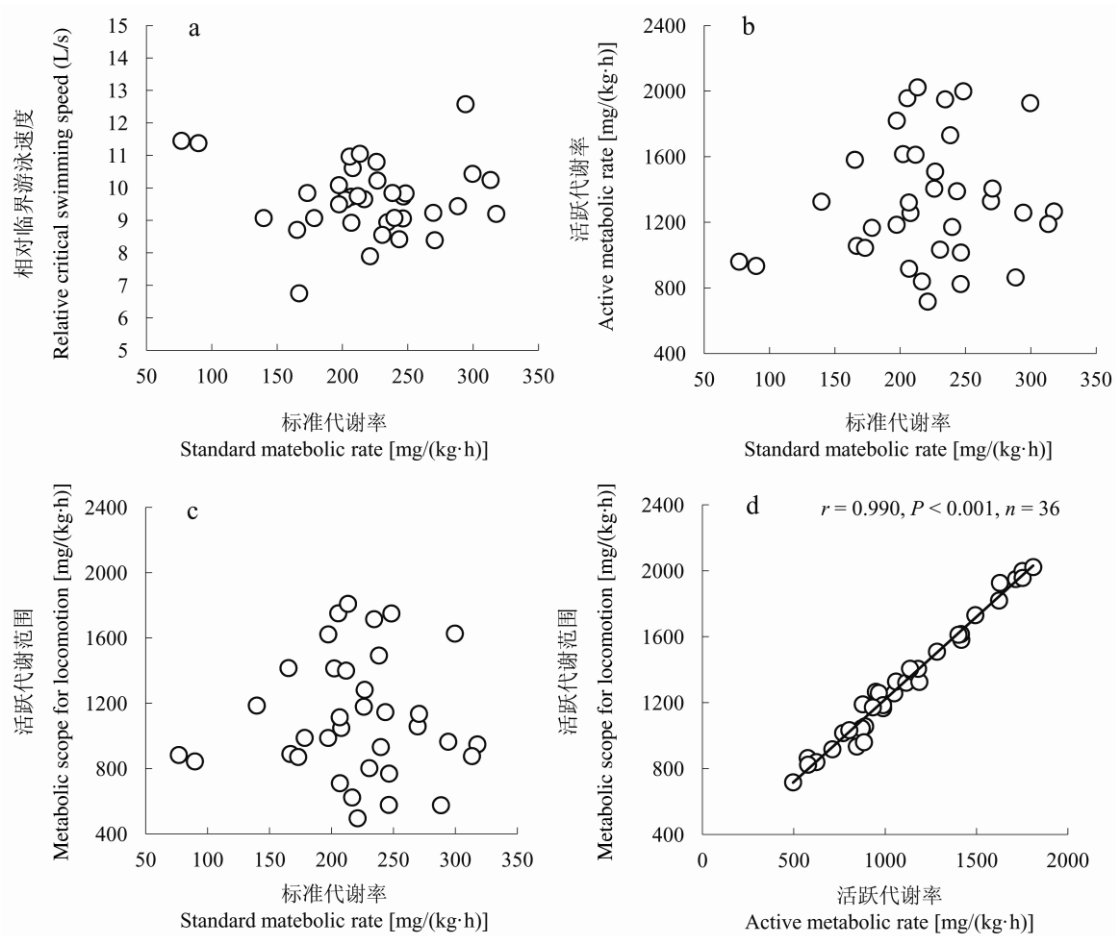


图2 鲤幼鱼标准代谢率 (SMR) 与游泳能力和能量代谢的相关性

Fig. 2 The relationships between standard metabolic rate and swimming performance and metabolism in juvenile common carp

a. 标准代谢率 (SMR) 与相对临界游泳速度 (U_r); b. 标准代谢率 (SMR) 与活跃代谢率 ($M_{O2active}$); c. 标准代谢率 (SMR) 与活跃代谢范围 ($M_{Sactive}$); d. 活跃代谢率 ($M_{O2active}$) 与活跃代谢范围 ($M_{Sactive}$)。

a. Standard metabolic rate and relative critical swimming speed; b. Standard metabolic rate and active metabolic rate; c. Standard metabolic rate and metabolic scope for locomotion; d. Active metabolic rate and metabolic scope for locomotion.

(Hubbs et al. 1986)。本研究以实验鱼尾鳍平均摆动次数作为衡量自发性运动的指标, 发现具有较高标准代谢率鲤幼鱼个体, 其尾鳍摆动次数更多, 自发运动表现得更为活跃。这之前研究发现较高标准代谢率的大西洋鲑通常表现得更为活跃、好斗的结论一致 (Metcalf et al. 1995)。文献报道, 标准代谢率相对较高的个体更为好斗和具有统治性, 因此它们具有优先获取食物的能力 (Harwood et al. 2003)。也就是

说, 在自然栖息环境中高标准代谢率个体更为活跃并可能因此具有更高的等级地位, 在获取食物方面占有优势而表现出更高的适合度。然而, 上述推测是否具有普遍性仍值得更多研究加以验证。

临界游泳速度 (U_{crit}) 一般被认为是鱼类最大有氧游泳速度 (Day et al. 2005), 并在多种鱼类中都存在着可重复测定的表型特征的变异 (Kolok 1992); 活跃代谢率 ($M_{O2active}$) 代表

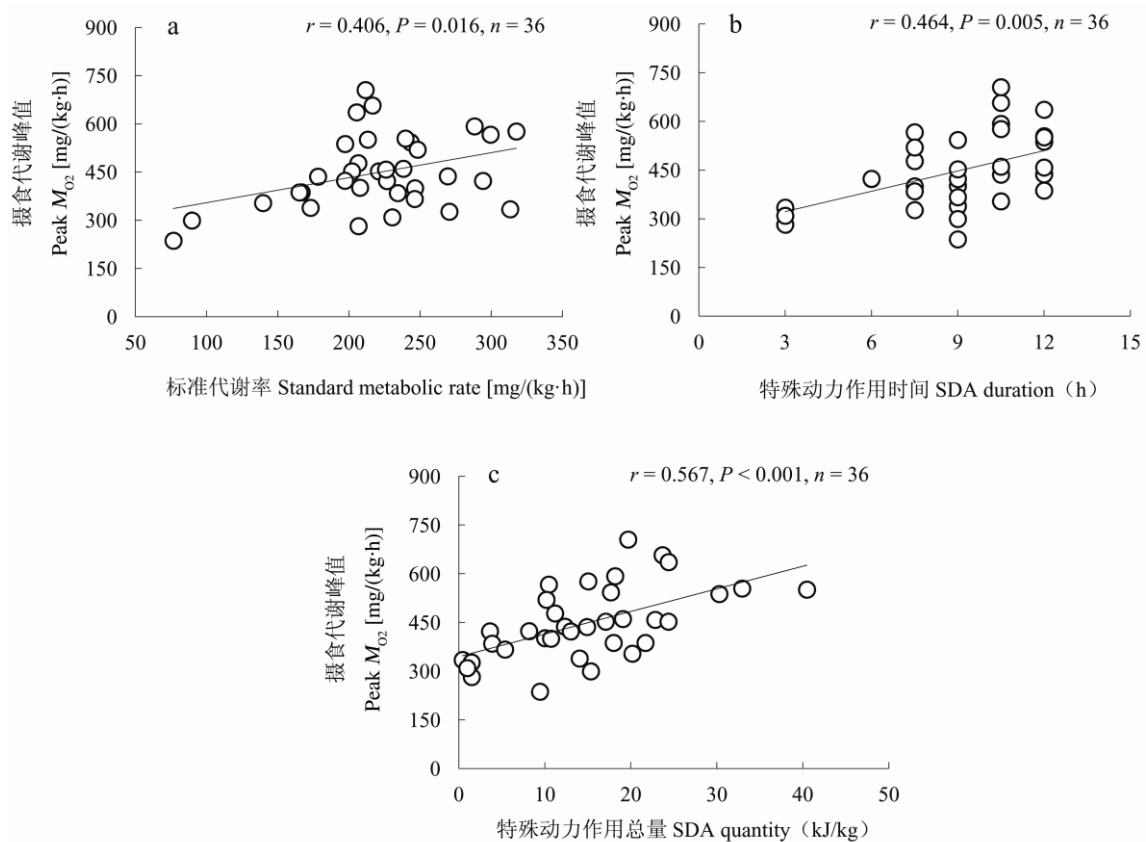


图3 鲤幼鱼摄食代谢参数之间的相关性

Fig. 3 The relationships among the parameters of the specific dynamic action in juvenile common carp

a. 标准代谢率 (SMR) 与摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) ; b. 摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) 与特殊动力作用 (SDA) 时间; c. 摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) 与特殊动力作用 (SDA) 总量。

a. Standard metabolic rate and peak of feeding metabolism; b. Peak of feeding metabolism and specific dynamic action duration; c. Peak of feeding metabolism and specific dynamic action quantity.

了短期运动需求的最大能量消耗 (Biro et al. 2010); 代谢范围则反映了生物应对极端环境或其他生存挑战的能力, 是生物扣除最小能量代谢需求进行其他有氧代谢的最大生理潜能 (Bochdansky et al. 2005)。研究发现, 鱼类标准代谢率和临界游泳速度 (U_{crit}) 之间存在相关性 (Plaut 2001)。而本研究实验鱼的标准代谢率与临界游泳速度 (U_{crit})、活跃代谢率 ($M_{O_2active}$) 和代谢范围皆无相关性。不同标准代谢率的实验鱼, 其代谢范围无显著差异, 而代谢范围所表现的供能水平, 是影响运动能力的重要生理机能之一, 这可能是标准代谢率与

临界游泳速度 (U_{crit}) 无显著性相关的原因, 暗示该种鱼的最大有氧代谢能力受自然选择的压力可能弱于标准代谢率, 即该最大生理代谢能力在进化过程中可能较为保守。

3.2 鲤幼鱼标准代谢率 (SMR) 与摄食代谢的关系

摄食是动物的基本生命特征之一, 鱼类通过摄食获取营养物质和能量, 为个体的生长、发育、繁殖提供物质基础 (付世建等 2008)。动物在摄食后代谢增加的现象被称为特殊动力作用, 它包括所有与营养有关的食物的消化、吸收、代谢的转换以及生长等耗能过程 (Secor

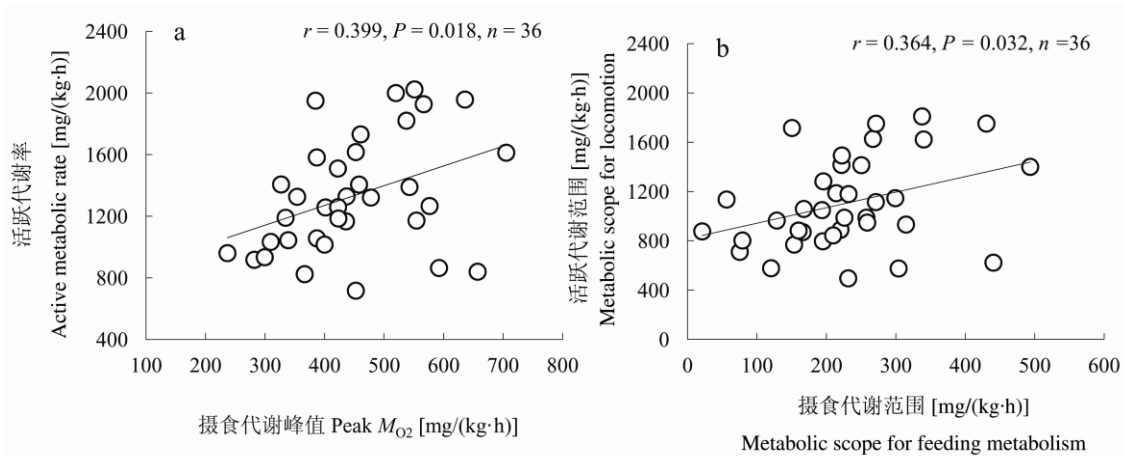


图4 鲤幼鱼摄食代谢与活跃代谢的相关性

Fig. 4 The relationships between feeding metabolism and locomotion metabolism in juvenile common carp

a. 摄食代谢峰值 (Peak M_{O_2}) 与活跃代谢率 ($M_{O_2\text{active}}$) ; b. 摄食代谢范围 (M_{Steeding}) 与活跃代谢范围 (M_{Sactive})。

a. Peak of feeding metabolism and active metabolic rate; b. Metabolic scope for feeding metabolism and metabolic scope for locomotion.

2009)。特殊动力作用包括了蛋白质合成所消耗的能量，故特殊动力作用直接与蛋白质增长和肌肉生长率相联系 (Carter et al. 2001)。本研究鲤幼鱼的标准代谢率虽与摄食代谢峰值呈现正相关，但与特殊动力作用其他指标无相关性。研究发现，南方鲇 (*Silurus meridionalis*) 幼鱼的摄食代谢峰值与静止代谢率呈正相关 (Fu et al. 2008)；大西洋鲑的标准代谢率与摄食代谢峰值和特殊动力作用总量正相关，但与特殊动力作用时间负相关；该物种通过其较高的特殊动力作用，能够从给定的食物中消化和吸收更多的营养物质，而具有更大的生长潜能 (Millidine et al. 2009)，表明该种鱼的高标准代谢率个体在处理食物时代价是付出更多的额外能量，而收益是处理时间更短以有利于进行下次摄食活动。研究认为鱼类的摄食代谢峰值与生长率正相关，即摄食代谢峰值越高的个体可在相同时空条件下具有较高的生长性能 (Jobling 1981)。鱼类生长性能的高低不仅依赖于食物的有效获取和将食物转化为新组织的能力，而且还与生存环境中的食物资源密切相关。在食物资源丰富的条件下，标准代谢率相对较高的个体虽然具有较高的维持代谢，但它

们可能会通过其高的活跃性和摄食代谢峰值，表现出较高的摄取食物能力和同化效率，并可能会因此表现出较高的生长率，从而更好地适应栖息生境；而在食物资源匮乏的环境下，标准代谢率低的个体可以通过其低的维持代谢来适应栖息生境，这可能就是同种生物不同个体生活史对策的差异表现。此外，本研究中鲤幼鱼的摄食代谢峰值与活跃代谢率及代谢范围之间呈正相关，这可能是因为尽管摄食和运动反应的主要部位、代谢形式、参与反应的神经系统等方面都存在差异，但二者均依赖于机体呼吸循环系统能力的提升 (Fu et al. 2007)。摄食和运动对机体所造成的生理负荷极为相似，即氧气的大量需求，纵然同种鱼类不同个体的有氧代谢能力存在明显差异，但这种差异并不随两类生理活动对氧气的相同需求而发生改变，最终导致鲤幼鱼的上述能量代谢参数之间呈正相关。

参 考 文 献

- Biro P A, Stamps J A. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? Trends in Ecology and Evolution, 25(11): 653–659.

- Bochdanky A B, GrønkJær P H, Herra T P, et al. 2005. Experimental evidence for selection against fish larvae with high metabolic rates in a food limited environment. *Marine Biology*, 147(6): 1413–1417.
- Burton T, Killen S S, Armstrong J D, et al. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceeding of the Royal Society B*, 278(1724): 3465–3473.
- Careau V, Thomas D, Humphries M M, et al. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117(5): 641–653.
- Carter C G, Houlihan D F. 2001. *Fish Physiology*. New York: Academic Press, 31–75.
- Day N, Butler P J. 2005. The effects of acclimation to reversed seasonal temperature on the swimming performance of adult brown trout *Salmo trutta*. *The Journal of Experimental Biology*, 208(14): 2683–2692.
- Fu S J, Cao Z D, Peng J L. 2007. Effect of feeding and fasting on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comparative Biochemistry Physiology A*, 146(3): 435–439.
- Fu S J, Cao Z D, Peng J L, et al. 2008. Is peak postprandial oxygen consumption positively related to growth rate and resting oxygen consumption in a sedentary catfish *Silurus meridionalis*? *Journal of Fish Biology*, 73(3): 692–701.
- Fu S J, Xie X J, Cao Z D. 2005. Effect of fasting and repeat feeding on metabolic rate in Southern Catfish, *Silurus meridionalis* Chen. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 38(3): 191–198.
- Guinea J, Fernandez F. 1997. Effect of feeding frequency, relative meal and temperature on energy metabolism in *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 148(2): 125–142.
- Harwood A J, Armstrong J D, Metcalfe N B, et al. 2003. Does dominance status correlate with growth in wild stream-dwelling Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Behavioral Ecology*, 14(6): 902–908.
- Hubbs C, Blaxter J H S. 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115(1): 98–114.
- Jain K E, Hamilton J C, Farrell A P. 1997. Use of a ramp velocity test to measure critical swimming speed in Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry Physiology A*, 117(4): 441–444.
- Jobling M. 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *Journal of Fish Biology*, 18(4): 385–400.
- Killen S S, Marras S, McKenzie D J. 2011. Fuel, fasting, fear: routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European sea bass. *Journal of Animal Ecology*, 80(5): 1024–1033.
- Killen S S, Marras S, Ryan M R, et al. 2012. A relationship between metabolic rate and risk-taking behaviour is revealed during hypoxia in juvenile European sea bass. *Functional Ecology*, 26(1): 134–143.
- Kolok A S. 1992. The swimming performances of individual largemouth bass (*Micropterus salmoides*) are repeatable. *The Journal of Experimental Biology*, 170(1): 265–270.
- Lee C G, Farrell A P, 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(18): 3239–3251.
- Metcalfe N B, Taylor A C, Thorpe J E. 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour*, 49(2): 431–436.
- Millidine K J, Armstrong J D, Metcalfe N B. 2009. Juvenile salmon with high standard metabolic rates have higher energy costs but can process meals faster. *Proceeding of The Royal Society B*, 276(1664): 2103–2108.
- Plaut I. 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 131(1): 41–50.
- Reid D, Armstrong J D, Metcalfe N B. 2011. Estimated standard metabolic rate interacts with territory quality and density to determine the growth rates of juvenile Atlantic salmon. *Functional Ecology*, 25(6): 1360–1367.
- Secor S M. 2009. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. *Journal of Comparative Physiology B*, 179(1): 1–56.
- Weber M J, Brown M L. 2011. Relationships among invasive

- common carp, native fishes and physicochemical characteristics in upper Midwest (USA) lakes. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(2): 270–278.
- Yamamoto T, Ueda H, Higashi S. 1998. Correlation among dominance status, metabolic rate and otolith size in masu salmon. *Journal of Fish Biology*, 52(2): 281–290.
- Zeng L Q, Fu S J, Li X M, et al. 2014. Physiological and morphological responses to the first bout of refeeding in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Journal of Comparative Physiology B*, 184(3): 329–346.
- 陈永鹏, 曹振东, 付世建. 2010. 锦鲤幼鱼的社群等级地位及其与标准代谢率、血糖和临界游泳能力的关系. *生态学报*, 30(7): 1940–1945.
- 付成, 曹振东, 付世建. 2012. 温度和饥饿对鲤鱼幼鱼静止代谢及自发运动的影响. *动物学杂志*, 47(2): 85–90.
- 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.
- 付世建, 李秀明, 赵文文, 等. 2010. 不同溶氧水平下锦鲤的运动和代谢适应对策. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, 27(3): 14–19.
- 贺晓科, 曹振东, 付世建. 2011. 鲤幼鱼快速启动游泳能力及电刺激参数的影响. *生态学杂志*, 30(11): 2523–2527.
- 唐国伟, 曹振东, 付世建. 2013. 温度、种内标准代谢差异与鲤幼鱼力竭运动后过量耗氧的关系. *生态学杂志*, 32(12): 3255–3260.
- 闫冠杰, 曹振东, 付世建. 2011. 运动锻炼对鲤鱼幼鱼形态参数的影响. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, 28(3): 18–21.
- 曾令清, 彭韩柳依, 王健伟, 等. 2014. 饥饿对南方鲇幼鱼游泳能力的个体变异和重复性的影响. *水生生物学报*, 38(5): 883–890.
- 张怡, 曹振东, 付世建. 2007. 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. *生态学报*, 27(3): 1161–1167.