

DOI: 10.5846/stxb201408251683

曾令清, 付世建, 曹振东. 鲫幼鱼 (*Carassius auratus*) 标准代谢的个体差异与力竭后代代谢特征及行为的关联. 生态学报, 2016, 36(6): - .

Zeng L Q, Fu S J, Cao Z D. Correlations between standard metabolic rate and metabolic characteristics after exhaustive exercise, and behavior in the juvenile crucian carp (*Carassius auratus*). Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(6): - .

鲫幼鱼 (*Carassius auratus*) 标准代谢的个体差异与力竭后代代谢特征及行为的关联

曾令清, 付世建, 曹振东*

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

摘要:为考察鲫 (*Carassius auratus*) 幼鱼标准代谢的个体差异与运动力竭后代代谢特征和行为的关联, 本研究在 25.0 ± 0.5 °C 条件下测定 80 尾鲫鱼幼鱼标准代谢率 (Standard metabolic rate, SMR), 筛选出 40 尾实验鱼 [体重 (13.54 ± 0.20) g, 体长 (8.05 ± 0.07) cm], 其中包括 20 尾高 SMR 个体和 20 尾低 SMR 个体, 测定运动至力竭实验鱼的最大代谢率 (Maximum metabolic rate, MMR), 并计算代谢空间 (Aerobic scope, $AS = MMR - SMR$)、相对代谢空间 (Factorial aerobic scope, FAS) 和过量耗氧 (Excess post-exercise oxygen consumption, EPOC) 总量, 随后测定单尾鱼快速启动行为 [反应时间 (Response time, RT)、最大线速度 (Maximum linear speed, U_{max})、最大线加速度 (Maximum linear acceleration speed, A_{max}) 和 120ms 移动距离 (Distance during a period of 120 ms, S_{120})] 以及个性行为 (勇敢性和活跃性)。结果显示鲫幼鱼的 SMR 与 AS、FAS 和 EPOC 总量均呈负相关, 而与 MMR 不相关; MMR 与 AS、FAS 和 EPOC 总量均呈正相关; 协方差分析显示高 SMR 个体组的代谢恢复速率与低 SMR 个体组无显著差异。鲫幼鱼的 SMR 与快速启动行为的 RT 呈正相关, 与 A_{max} 呈负相关, 而与 U_{max} 和 S_{120} 均不相关。在快速启动行为中, 鲫幼鱼的 RT 与 U_{max} 、 A_{max} 和 S_{120} 均呈负相关, 而 U_{max} 与 A_{max} 和 S_{120} 呈正相关。鲫幼鱼的 SMR 与其勇敢性指标如潜伏期 (Latency, L)、曝露时间 (Exposed time, ET) 和探头频率 (Appearance frequency, AF) 以及活跃性指标如运动时间比 (Percent time spent moving, PTM)、撞墙频率 (Frequency of hit wall, FHW) 均不相关, 但鲫幼鱼的 PTM 与 FHW 和 ET 呈正相关。研究表明在实验室条件下鲫幼鱼的能量代谢特征、快速启动和个性行为存在明显的个体差异现象, 并且部分表型特征之间存在权衡, 提示这些权衡可能是鲫幼鱼的生理、行为与栖息环境相互作用的综合结果。

关键词: 标准代谢率; 快速启动; 个性行为; 个体差异; 鲫

Correlations between standard metabolic rate and metabolic characteristics after exhaustive exercise, and behavior in the juvenile crucian carp (*Carassius auratus*)

ZENG Lingqing, FU Shijian, CAO Zhendong*

Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Key Laboratory of Animal Biology of Chongqing, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Consistent individual differences (CIDs) in phenotypes, such as physiology and behavior, are widespread phenomena in most animal taxa. CIDs are individual differences in phenotype that are maintained over time (e.g. as measured by repeatability) and across contexts. Many previous studies showed that there is a potential link between standard metabolic rate (SMR) and other physiological traits, and animal personality exists in a diverse array of animal taxa. The aim of this study was to investigate the relationship between the SMR and metabolic characteristics after exhaustive exercise,

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31300341, 31172096); 重庆市自然科学基金项目 (cstc2014jcyjA00018); 重庆市教委科技项目 (KJ130619)

收稿日期: 2014-08-25; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: z.d.cao@hotmail.com

and behavior, as well as the individual differences in these phenotypes in the juvenile crucian carp (*Carassius auratus*), a widely distributed and medium-sized Cyprinid species. To fulfill our aim, the SMR of 80 fish individuals was first measured at $25.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, after which 40 individuals out of the total were selected to serve as the experimental fish. These 40 fish included 20 higher-SMR individuals and 20 lower-SMR individuals. Secondly, after chasing individual fish until they reached the point of exercise exhaustion within 5 min, the maximum aerobic metabolic rate (MMR), aerobic scope ($AS = \text{MMR} - \text{SMR}$), factorial aerobic scope ($FAS = \text{MMR}/\text{SMR}$), and magnitude of EPOC of each individual were examined during a 30 min period of metabolism recovery. Thirdly, the response time (RT), maximum linear speed ($U_{\max}$), maximum linear acceleration speed ($A_{\max}$), and distance travelled in 120 ms ($S_{120\text{ms}}$) during a fast-start escape response were measured. Lastly, indicators of animal personality, including boldness and activity were also studied in each of the 40 individuals. This study demonstrated that the SMR of the experimental fish correlated negatively and the MMR correlated positively with AS, FAS, and the magnitude of EPOC. Individuals with high SMRs exhibited the same recovery rate as those individuals with smaller SMRs. The SMR of the experimental fish correlated negatively with $A_{\max}$ but correlated positively with RT . Neither $U_{\max}$ nor S_{120} showed any relationship with SMR. Correlations within components of the fast-start response found that $U_{\max}$ was positively correlated with the $A_{\max}$ and S_{120} , while RT was negatively correlated with $U_{\max}$, $A_{\max}$, and S_{120} , among the individual fish. Neither boldness (as indicated by latency, exposed time, and appearance frequency) nor activity (as indicated by percent time spent moving and frequency of hit wall) showed any correlation with SMR in the juvenile crucian carp; however the percent time spent moving correlated positively with exposed time and frequency of hit wall. This study suggests that the juvenile crucian carp raised under laboratory conditions exhibit remarkably CIDs in metabolism, the fast-start response, and personality. Trade-offs exist among these phenotypic traits, as the adaptive and ecological consequences were the result of the interaction of physiology, behavior, and the species' natural environment.

Key Words: standard metabolic rate; fast-start; animal personality; individual difference; *Carassius auratus*

稳定个体差异(Consistent Individual Differences, CIDs)是自然界普遍存在的现象,它是指动物表型特征(如形态、生理和行为)存在个体差异并且这种差异在一段时间内保持稳定,即表型特征可重复测量^[1-2]。能量代谢是动物生理功能维持和行为特征展现的内在基础,多以动物个体的耗氧率(MO_2)表征,常见参数包括标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)、最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)和代谢空间(Aerobic scope, $AS = \text{MMR} - \text{SMR}$)和相对代谢空间(Factorial aerobic scope, $FAS = \text{MMR}/\text{SMR}$)等。由于 SMR 是评价动物生活史的重要参数之一,多数研究以标准代谢率的个体差异作为研究起点^[3-5],因为 SMR 的高低在一定程度上影响动物其它机体生理功能(如生长、运动、繁殖)的水平^[2-3]。早期研究主要聚焦于小型哺乳类、两栖爬行类和鸟类等脊椎动物^[3],而近期鱼类的相关研究也逐渐引起研究者的广泛关注^[3-5]。考察动物 SMR 的个体差异对其它生理功能影响的研究包括诸多方面,其中与 MMR、AS 等指标的关联受到广泛关注^[6-8],上述相关参数可通过动物力竭运动后的代谢恢复(如 EPOC)获得。动物的个性行为(Animal personality)包括勇敢性(Boldness)、好斗性(Aggression)、探索性(Exploration)、活跃性(Activity)和群集性(Sociability)等指标^[1-2, 9]。个性行为的产生和改变是动物体内生理过程的整体反映,也是对栖息环境变化的适应性表现,常与能量消耗密切相关^[1]。因此,动物个性行为的个体差异可能存在能量学机制^[1-2]。动物体内能量的有效补充需要通过外界食物获取而得到满足,而食物获取常与动物的运动能力和捕食能力密切相关,并且运动能力(如捕食或反捕食能力)可能影响动物个体的存活率^[5]。快速启动(Fast-start)是鱼类的另外一种主要以无氧代谢供能的运动行为,其持续时间通常少于 1 s,在其捕食与逃避敌害等方面均具有重要的生态学意义^[10-12]。鱼类快速启动能力的评价参数包括反应时间(Response time, RT)、最大游泳速度(Maximum linear speed, $U_{\max}$)、最大加速度(Maximum linear acceleration speed, $A_{\max}$)、单位时间质心移动距离等^[10]。与其它表型特征一样,鱼类的快速启动能力也存在明显的个体差异^[5]。那么,鲫幼鱼 SMR 的个体差异是否与其它能量代谢指

标存在普遍关联,而与哪些指标之间的关联更为紧密是一个研究人员普遍关注的科学问题;另外,实验鱼 SMR 的个体差异是否还与其运动行为、个性行为具有某种联系也值得关注。

鲫 (*Carassius auratus*) 是一种广泛分布在温带水域的杂食性鱼类,适应能力强。该鱼不仅是一种常见经济养殖鱼类,而且也是常用于基础研究的实验对象^[13-14]。至今,该种鱼能量代谢与个性行为和运动行为之间的关联研究尚未见报道。为回答上述有关科学问题,本研究以鲫幼鱼为实验对象,考察该种鱼的能量代谢特征 (SMR、MMR、AS 和 FAS)、个性行为 (勇敢性和活跃性) 和运动行为 (快速启动) 的个体差异,分析能量代谢与个性行为、运动行为的内在关联,为鱼类生理功能、个性行为与能量代谢之间关联的研究提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 实验鱼来源及其驯化

实验鱼来源于重庆市当地人工养殖基地,购回后将鱼置于实验室循环控温水槽 (1.2 m × 0.55 m × 0.55 m) 驯养 2 周。驯化期间,每天以人工颗粒浮性饵料 (通威公司) 饱足投喂两次 (9:00、21:00),投饵 30 min 后用虹吸管清除残饵和粪便。水槽用水为曝气 4 d 后的自来水,日换水量约 10%。用充气泵不停向水体充入空气使溶氧水平大于 7 mg/L,水温控制在 (25.0 ± 0.5) °C,光周期为 12 L: 10 D。

1.2 实验设计

驯养结束,挑选大小相近、体格健壮的 80 尾鲫 [体重为 (13.39 ± 0.16) g,体长为 (8.08 ± 0.05) cm, $n = 80$] 并禁食 24 h。随后将鱼转移至流水式代谢仪中的呼吸室驯化 24 h。隔天用溶氧仪测定单尾鱼的耗氧率以表征其标准代谢率 (SMR),筛选高 SMR 个体和低 SMR 个体各 20 尾 (表 1)。SMR 筛选标准:先获得单尾鱼在 7 个时间点 (09:00, 11:00, 13:00, 15:00, 17:00, 19:00, 21:00) SMR 的平均值,并计算每尾鱼 SMR 的变异系数 (Coefficient of variation, $CV = \text{标准差} / \text{平均值}$),再对实验鱼 SMR 排序;在高 (或低) SMR 个体中挑选 CV 较小的实验鱼作为高 SMR 个体,反之亦然。将筛选出来实验鱼 ($n = 40$) 放入鱼类运动力竭装置的环形水道中追赶至力竭,随后将鱼迅速转移至呼吸室内并进行为期 30 min 的恢复代谢测定。测定结束后将鱼转移至多单元格循环水槽中的单元格单独驯养 2 d。在此期间,饵料类型和投喂制度均与驯养期间一致。最后分别测定单尾鱼的运动行为 (快速启动) 和个性行为 (勇敢性、活跃性)。在能量代谢测定之后,由于个别实验鱼较为胆小而跳出驯化单元格,这些鱼将不再参与后续的实验测定。在本研究中该种鱼的快速启动和个性行为分析的实际样本量分别为 39 和 38。

1.3 实验方法与参数计算

1.3.1 能量代谢

(1) SMR

在呼吸室驯化结束后,用溶氧仪 (HQ_{30d}, Hach Company, Loveland, USA) 于当天 7 个时间点分别测定单尾鱼的 SMR。呼吸室水流速度介于 80—100 mL/min,该流速可使呼吸室进水口与出水口的溶氧差值大于 0.5 mg/L,但未造成轻度低氧环境。呼吸代谢仪的环境条件 (水温、溶氧、光照) 均与实验鱼驯养期间相同。SMR 的计算公式如下:

$$SMR = \Delta O_2 \times v / m \quad (1)$$

其中 SMR 为标准代谢率 (mg O₂/h/kg), ΔO_2 为呼吸室进水端与出水端的溶氧差值 (mg/L), v 为呼吸室的流水速度 (L/h), m 为实验鱼的体重 (kg)。

(2) MMR、AS 与 EPOC

在本研究中,通过人工追赶高流速水体中实验鱼的方式可诱导其 MMR (mg O₂/h/kg),并计算实验鱼的 AS (MMR-SMR) 和 FAS (MMR/SMR)。将实验鱼从呼吸室取出至鱼类运动力竭装置 (Φ 外 = 56 cm, Φ 内 = 33 cm, 水深 15 cm) 的环形水道 (流速为 60 cm/s) 中;在环形水道中实验鱼逆流游泳,鱼体因较高的水体流速而不能保持稳定游泳运动而向后退,此时人工连续驱赶实验鱼直至其运动力竭;处于运动力竭状态的鱼通常

失去平衡且用手继续追逐时不再有明显应激反应,整个过程一般在 5 min 之内完成^[13-16];随后将实验鱼迅速(10 s 内完成)转移至呼吸室内进行 30 min 的恢复代谢测定。数据采集时间分别设定为 1、2、3、4、5、6、7、8、9、10、15、20、25、30 min,水流速度约 500 mL/min。经计算,在该流水速度下呼吸室的水体置换率 99% 的历时小于 1 min。因此,将第 1 min 的耗氧率作为单尾鱼的最大代谢率。如果单尾鱼的即刻代谢率低于该鱼 120% SMR,那么则可认为单尾鱼的代谢已恢复,该时间称为 EPOC 恢复历时。EPOC 总量(Magnitude of EPOC)是指实验鱼在运动力竭后恢复过程中高于运动前消耗的差值在时间上的总和。

1.3.2 游泳行为

鲫的快速启动用高速摄像测定仪完成,该仪器主要包括高速摄像机(德国 BASLER 公司 A504K)、LED 矩阵光源、运动水槽(底部刻有 1 cm × 1 cm 网格线)等组件,水槽四周贴纸以避免环境干扰。该仪器的结构介绍详见相关文献^[17],水深为 10 cm,水温控制在(25.0 ± 0.5) °C,溶氧水平大于 7 mg/L,光照条件与驯养期间相同。

将鱼在驯化区适应 1 h,再将鱼轻轻赶至实验区,当鱼处于静止状态、头朝向区域中心且距离水槽边缘大于 1 倍体长时,开启高速摄影机(分辨率:1024×1024;频率:500 fps)同时并进行电刺激(电压 20 v,持续时间 20 ms),拍摄时间持续 1 s,该刺激条件足以引发实验鱼进行快速启动行为。拍摄结束后,将鱼放入相应单元格饲养,第二天重复测定一次以增加数据可靠性。用图像处理软件(ACDsee v8.0)对拍摄的图像进行处理并采用软件(tpsdig2)进行数据分析,再通过计算分别获得单尾鱼的反应时间(RT)、最大线速度($U_{\max}$)、最大线加速度($A_{\max}$)和 120 ms 移动距离(S_{120})。单尾鱼快速启动参数测量值为两次测定结果的平均值。

1.3.3 个性行为

本研究用以评价实验鱼的个性行为指标包括勇敢性和活跃性。将实验鱼转移至个性行为观察装置(60 cm × 30 cm × 30 cm,水深 15 cm)的适应区中驯化 10 min^[9],进行垂直摄像(25 fps),再对所获视频资料定量分析。行为观察装置分 3 个区域,包括适应区(长 20 cm,上方加有不透明的隔板)、实验区(长 36 cm,定量分析实验鱼进入该区域的行为指标)和动力区(长 4 cm,循环水和充氧)。在适应区与实验区有一隔板并且隔板上安置一个门(10 cm × 10 cm),当门打开之后,实验鱼可随意在适应区和实验区之间来回游动。每一行为学指标重复测定两次并取平均值,以减少实验的偶然性和环境误差。

勇敢性(Boldness)用于评价鱼类在新异环境中的勇敢程度,其参数包括潜伏期(Latency, L)、曝露时间(Exposed time, ET)和探头频率(Appearance frequency, AF)等^[9]。其中,潜伏期是指在俯视角度上从视频拍摄开始到实验鱼的吻部首次刚好超过门线的最短时间(秒);曝露时间是指实验鱼在实验区的时间总和(秒);探头频率是指鱼头部越过门线随后退回适应区的频率(次/min),即实验鱼未进入实验区。实验鱼的潜伏期越短,曝露时间越长以及探头频率越高,说明该尾鱼的勇敢性越强,反之亦然。驯化结束后,打开隔板的门并连续拍摄 10 min,最后对视频进行勇敢性参数定量分析。

活跃性(Activity)评价鱼类在生存环境中的活跃程度,其参数包括运动时间比(Percent time spent moving, PTM)和撞墙频率(Frequency of hit wall, FHW)等^[9, 13]。运动时间比是指单位时间鱼体质心移动时间占总时间(10 min)的比例(%),而撞墙频率是指实验鱼吻部触碰实验区内壁的频率(次/min)。实验鱼的运动时间比和撞墙频率越高,说明该尾鱼的活跃性越强,反之亦然。在勇敢性测定完毕后将实验鱼置于实验区驯化 1 h,同时关闭隔板的门;驯化结束后,连续拍摄 10 min,最后对视频进行活跃性参数定量分析。

1.4 数理统计

实验数据采用 Excel(2003)进行常规计算,再采用 STATISTICA(7.0)和 SPSS(19.0)软件进行统计分析。不同 SMR 组形态参数的差异用 T-检验。不同 SMR 组运动后恢复代谢特征的差异则采用协方差分析(Analysis of covariance)。采用皮尔逊(Pearson)相关分析方法对能量代谢、游泳能力和个性行为的各组分之间相关性,以及 SMR 与游泳行为和个性行为的相关性进行统计分析。3 个指标体系的变异系数比较采用单因素方差分析(One way analysis of variance, ANOVA),若组间存在显著性差异,则进行最小显著差异法(LSD)

多重比较。所有统计值均以平均值±标准误表示,显著水平为 $P<0.05$ 。

2 结果

2.1 鲫幼鱼形态参数和运动后代谢恢复特征

高 SMR 鲫的体重、体长及肥满度均与低 SMR 组的无显著差异(表 1, $P>0.05$)。整体上分析,鲫的体重、体长及肥满度分别为 (13.54 ± 0.20) g、 (8.05 ± 0.07) cm 和 (2.61 ± 0.06) g/cm³, 3 个形态指标的变异系数 CV 分别为 6.73%、3.87% 和 10.49%, 其中体长的 CV 最小, 而肥满度的 CV 最大。

表 1 鲫幼鱼的标准代谢率和形态参数及变异系数

Table 1 Coefficients of variation in the SMR and morphological parameters in the crucian carp								
组别 Groups	样本量 Sample numbers	标准代谢率 /(mg O ₂ /h/kg) Stand metabolic rate, SMR	体重/g Body mass		体长/cm Body length		肥满度/(g/cm ³) Condition factor	
			平均值±标准误 Mean± SE	变异系数 Coefficient of variation, CV(%)	平均值±标准误 Mean± SE	变异系数 Coefficient of variation, CV(%)	平均值±标准误 Mean± SE	变异系数 Coefficient of variation, CV(%)
高标准代谢率组 Higher standard metabolic rate	20	208.9± 6.0	13.57± 0.21	6.94	7.99± 0.07	4.02	2.67± 0.06	10.18
低标准代谢率组 Lower standard metabolic rate	20	138.2± 4.0	13.51± 0.20	6.68	8.11± 0.07	3.66	2.55± 0.06	10.49
整体 Total	40	173.5± 9.5	13.54± 0.20	6.73	8.05± 0.07	3.87	2.61± 0.06	10.49
T 检验		7.900	0.195	—	-1.211	—	1.300	—
P		<0.001	0.847	—	0.241	—	0.209	—

在运动力竭后,高 SMR 组和低 SMR 组的代谢水平迅速从 SMR 上升至 MMR,然后在 2—10 min 快速下降至稳定水平,但该稳定水平(10—30 min)仍然显著高于 SMR(图 1, $P<0.05$)。对恢复代谢数据求对数,高 SMR 与低 SMR 的拟合方程分别为 $Y = -0.0181x + 6.479$ ($n = 20, r = 0.437$) 和 $Y = -0.0173x + 6.533$ ($n = 20, r = 0.462$)。协方差分析显示高 SMR 组代谢的恢复速率(斜率)与低 SMR 的无显著差异($F = 0.068, P = 0.795$),并且两拟合方程的截距也无明显差异($F = 1.792, P = 0.267$)。

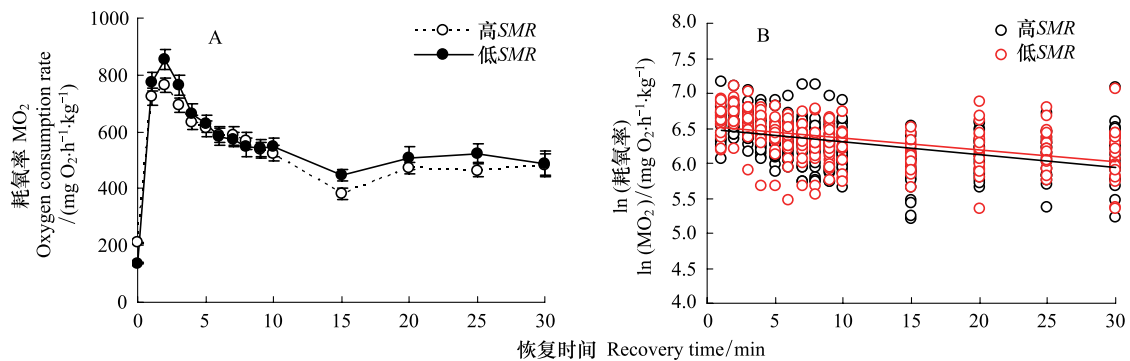


图 1 鲫幼鱼在运动力竭后代谢率的恢复特征

Fig. 1 The characteristics of recovery metabolism in the crucian carp

2.2 鲫幼鱼能量代谢、快速启动和个性行为的个体差异

对于能量代谢而言,鲫的 SMR、MMR、AS 和 EPOC 总量的平均值分别为 173.5、834.1、660.5 mg O₂/h/kg 和 178.5 mg O₂/kg,变化倍率分别为 3.1、2.2、2.9 和 9.2,变异系数分别为 9.5、35.5、39.4 和 34.3(表 2)。对于

快速启动能力而言,鲫的 RT 、 $U_{\max}$ 、 $A_{\max}$ 和 S_{120} 分别为 7.1 s、1.62 m/s、0.24 m/s² 和 76.1 mm,相应的变化倍率分别为 7、3.1、5.7 和 3.1,相应的变异系数分别为 46.2、24.0、40.8 和 24.8(表 2)。对于个性行为而言,36.8% ($n = 14$) 的鲫未穿越门线进入实验区,即潜伏期达到最长 600 s;整体上分析,鲫的 L 、 ET 、 AF 、 PTM 和 FHW 分别为 317.4 s、95.2 s、0.28 次/min、71.2% 和 4.0 次/min(表 2),其变异系数分别为 81.7、149.9、124.5、39.3 和 100.3,个性行为的变异系数明显大于能量代谢和快速启动能力,而后两者无显著差异 ($F = 8.694, P = 0.006$)。

表 2 鲫幼鱼能量代谢、快速启动和个性行为的变异情况

Table 2 Coefficients of variation of the metabolism, fast-start and animal personality in the crucian carp

指标类型 Type of index	动物个性 Animal personality	实验参数 Experimental parameters	样本量 Sample numbers n	平均值±标准误差 Mean ± SE	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变化倍率 Variation rate	变异程度 Degree of variation	
								标准差 Standard Deviation	变异系数 Coefficient of variation, CV(%)
1. 能量代谢 Energy		标准代谢率/ (mg O ₂ /h/kg)	40	173.5 ± 9.5	298.2	96.2	3.1	42.3	9.5
metabolism		最大代谢率/ (mg O ₂ /h/kg)	40	834.1 ± 35.5	1280.5	571.9	2.2	158.6	35.5
		代谢空间/ (mg O ₂ /h/kg)	40	660.5 ± 39.4	1084.9	371.0	2.9	176.4	39.4
		EPOC 总量/ (mg O ₂ /kg)	40	178.5 ± 13.7	327.5	35.7	9.2	61.2	34.3
2. 快速启动 Fast-start		反应时间/ms	39	7.1 ± 0.7	14	2	7.0	3.3	46.2
		最大线速度 (m/s)	39	1.62 ± 0.09	2.57	0.83	3.1	0.39	24.0
		最大线加速度 (m/s ²)	39	0.24 ± 0.02	0.51	0.09	5.7	0.10	40.8
		120ms 移动距离 /mm	39	76.1 ± 4.2	114.2	36.4	3.1	18.8	24.8
3. 个性行为 Personality	勇敢性 Boldness	潜伏期/s	38	317.4 ± 58.0	600	0	N/A	259.4	81.7
behaviour		曝露时间/s	38	95.2 ± 31.9	565	0	N/A	142.8	149.9
		探头频率/ (次/min)	38	0.28 ± 0.08	1.5	0	N/A	0.35	124.5
	活跃性 Activity	运动时间比/ %	38	71.2 ± 6.3	99	8	12.4	30.0	39.3
		撞墙频率/ (次/min)	38	4.0 ± 0.9	18.4	0.2	92	4.0	100.3

N/A 为 Not applicable 的缩写,表示该栏目不适合。Note that N/A is the abbreviation of 'Not applicable' and it means this column is not suitable for fill in.

2.3 鲫幼鱼能量代谢、快速启动和个性行为的组内参数的相关性

结果发现,鲫的 SMR 与 AS、FAS、EPOC 总量均呈负相关(所有 $P < 0.05$),但与 MMR 不相关(表 3, $P = 0.05$),MMR 与 AS、FAS、EPOC 总量均呈正相关(所有 $P < 0.001$),AS 与 FAS 和 EPOC 总量呈正相关(所有 $P < 0.001$),FAS 与 EPOC 总量也呈正相关($P < 0.001$)。RT 与 $U_{\max}$ 、 $A_{\max}$ 、 S_{120} 均呈负相关(表 3,所有 $P < 0.01$); $U_{\max}$ 与 $A_{\max}$ 和 S_{120} 呈正相关($P < 0.01$); $A_{\max}$ 与 S_{120} 呈正相关($P = 0.026$)。PTM 与 ET 和 FHW 呈正相关(表 3, $P < 0.01$),但与 L、AF 不相关($P > 0.05$);L 与 ET、AF 呈负相关($P < 0.001$),与 FHW 不相关($P = 0.183$);ET 与 AF、FHW 呈正相关($P < 0.05$),而 AF 与 FHW 不相关($P = 0.156$)。

2.4 鲫幼鱼的标准代谢率与快速启动、个性行为的相关性

鲫的 SMR 与 RT 呈正相关(图 2A, $P = 0.021$),与 $A_{\max}$ 呈负相关(图 2B, $P = 0.037$),但与 $U_{\max}$ 、 S_{120} 均不相关(图 2C 和图 2D,二者 $P > 0.05$)。该种鱼的 SMR 与勇敢性指标如 L(图 3A)、ET(图 3B)和 AF(图 3C)以及

活跃性指标如 PTM(图 3D)、FWH(图 3E)均不相关(所有 $P > 0.05$)。

表 3 鲫幼鱼能量代谢、快速启动和个性行为的组内相关分析

Table 3 Correlations between the components of metabolism, fast-start and animal personality in the crucian carp				
指标类型 Type of index	相关性结果 Result of correlations			
1. 能量代谢 Energy metabolism	最大代谢率 MMR	代谢空间 AS	相对代谢空间 FAS	EPOC 总量
标准代谢率 SMR	$r = -0.213$ $P = 0.050$	$r = -0.520$ $P < 0.001$	$r = -0.822$ $P < 0.001$	$r = -0.401$ $P = 0.010$
最大代谢率 MMR		$r = 0.974$ $P < 0.001$	$r = 0.723$ $P < 0.001$	$r = 0.696$ $P < 0.001$
代谢空间 AS			$r = 0.847$ $P < 0.001$	$r = 0.722$ $P < 0.001$
相对代谢空间 FAS				$r = 0.595$ $P < 0.001$
2. 快速启动 Fast-start		最大线速度 $U_{\max}$	最大线加速度 $A_{\max}$	120ms 移动距离 S_{120}
反应时间 RT		$r = -0.537$ $P < 0.001$	$r = -0.493$ $P = 0.001$	$r = -0.457$ $P = 0.003$
最大线速度 $U_{\max}$			$r = 0.779$ $P < 0.001$	$r = 0.581$ $P < 0.001$
最大线加速度 $A_{\max}$				$r = 0.356$ $P = 0.026$
3. 个性行为 Animal Personality	潜伏期 L	暴露时间 ET	探头频率 AF	撞壁频率 FWH
运动时间比 PTM	$r = -0.266$ $P = 0.106$	$r = 0.472$ $P = 0.003$	$r = 0.246$ $P = 0.136$	$r = 0.526$ $P < 0.001$
潜伏期 L		$r = -0.610$ $P < 0.001$	$r = -0.664$ $P < 0.001$	$r = -0.221$ $P = 0.183$
暴露时间 ET			$r = 0.370$ $P = 0.022$	$r = 0.410$ $P = 0.010$
探头频率 AF				$r = 0.235$ $P = 0.156$

SMR = 标准代谢率(Standard metabolic rate); MMR = 最大代谢率(Maximum metabolic rate); AS = 代谢空间(Metabolic scope); FAS = 相对代谢空间(Factorial aerobic scope); EPOC = (Excess post-exercise oxygen consumption) 过量耗氧; RT = 反应时间(Response time); $U_{\max}$ = 最大线速度(Maximum linear speed,); $A_{\max}$ = 最大线加速度(Maximum linear acceleration speed); S_{120} = 120 ms 移动距离(Distance during a period of 120 ms); L = 潜伏期(Latency); PTM = 运动时间比(Percent time spent moving); ET = 暴露时间(Exposed time); AF = 探头频率(Appearance frequency); FWH = 撞壁频率(Frequency of hit wall)。

3 讨论

3.1 鲫幼鱼的 SMR 与 MMR、AS 及 EPOC 的关系

在鱼类能量代谢的相关研究中, SMR 和 MMR 代表机体能量代谢的上限与下限, 不仅影响动物的能量分配, 而且与个体的游泳行为(如运动力竭)和生长性能等方面密切相关^[1, 3, 18]。鱼类 SMR 与 MMR 以及 EPOC 的关系备受关注^[14]。研究发现, 随种类活跃性的增强鱼类的 SMR 和 MMR 均升高, 即二者呈正相关^[13]; 有关鳟(*Salmo trutta*)的研究发现肝脏中两种有氧代谢关键酶活性分别与 SMR 和 MMR 呈正相关, 揭示这种个体能量代谢特征正相关联的生化机制^[8]。实验室先前研究发现南方鲇(*Silurus meridionalis*)的 SMR 与其摄食代谢峰值(最大摄氧能力)呈正相关^[16]; 在不同溶氧水平条件下该种鱼的 SMR 与摄食代谢峰值(最大摄氧能力)也均呈正相关^[7]; 鲤(*Cyprinus carpio*)^[19]、大西洋鲑(*Salmo salar*)^[20]以及鳊^[8]也具有相似的研究结果。本实验室过往研究显示鲫的 SMR 与其 MMR 呈正相关^[14]; 然而, 本研究却发现鲫的 SMR 与 MMR 不相关。有关南方鲇的研究发现, 该种鱼的 SMR 与其运动后 MMR 也并不相关^[16], 上述研究表明不同鱼类 SMR 与 MMR 的

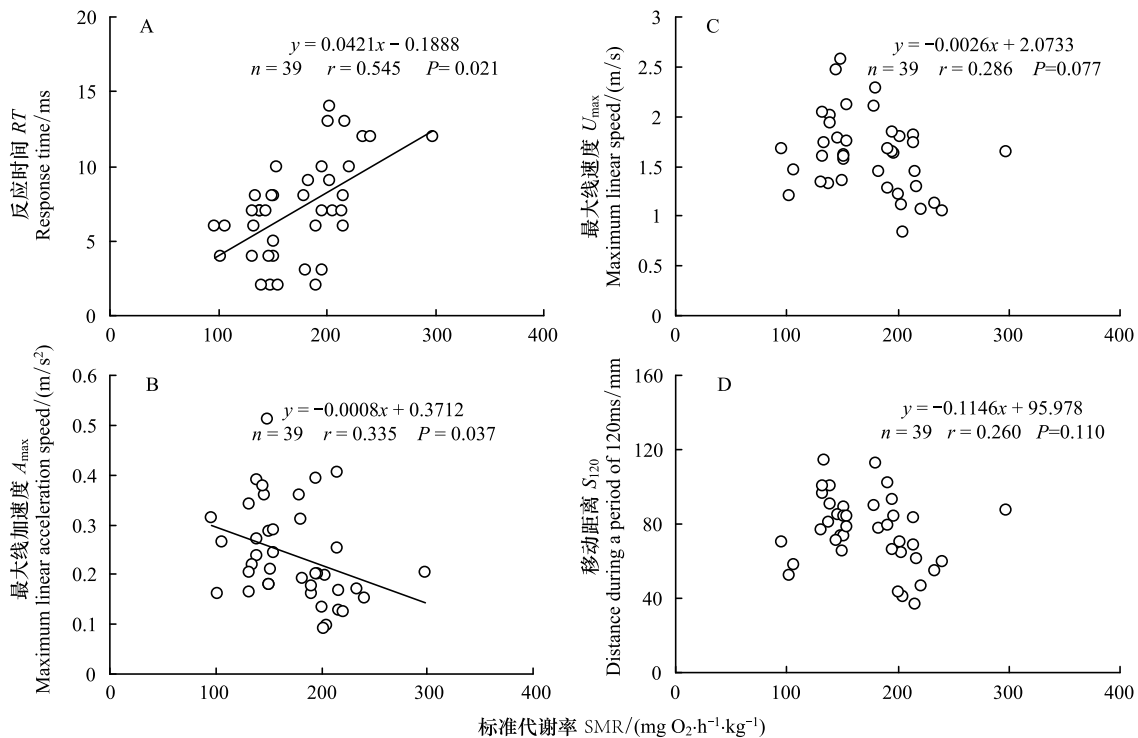


图2 鲫幼鱼标准代谢率与快速启动参数的相关性

Fig. 2 Correlations between SMR and components of fast-start in the crucian carp

关联不尽相同,该方面的研究观点仍需要更多的种类加以验证。

本研究发现,高 SMR 鲫个体具有较小 AS,该现象与大西洋鲑的实验结果一致^[6]。有研究认为,高 SMR 个体鱼类的维持能量支出较多,需要通过个体竞争优势进行更频繁的社群斗争(如好斗性),进而获得较高的社群等级和更多的资源(如食物和领域)^[6, 21]。这种现象表明,在 MMR 相当的情况下由于 SMR 的上升会导致 AS 的水平下降。本研究发现高 SMR 鲫个体的 MMR 与低 SMR 的无显著差异,SMR 与 AS 呈负相关的现象可能是由于上述原因所致。此外, EPOC 总量是鱼类在运动力竭后超过 SMR 的额外耗氧量,它部分程度反映了鱼体的无氧代谢能力^[13-16]。鱼类的 SMR 普遍存在个体差异,并且不同鱼类 SMR 与 EPOC 总量的关系较为类似。文献报道,鲫幼鱼的 SMR 与 EPOC 总量呈负相关^[14]。另外,转基因银大马哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)的 SMR 高于同种的非转基因个体,前者的 EPOC 总量明显大于后者,导致该种鱼 SMR 与 EPOC 总量呈负相关^[22],但这种现象是基因操控的结果。我们的实验发现鲫幼鱼的 SMR 与 EPOC 总量也呈负相关。上述研究结果表明,这些鱼类的无氧代谢能力与标准代谢水平之间存在功能权衡,即高 SMR 个体的无氧代谢能力较低,而低 SMR 个体的无氧代谢能力却较高。

3.2 鲫幼鱼的 SMR 与快速启动及个性行为的关系

人们不仅关注鱼类的 SMR 与 MMR, AS 以及 EPOC 总量之间的关系,而且最近研究发现,鲤幼鱼的 SMR 与在自发游泳中的尾鳍平均摆动次数呈现正相关,而与临界游泳速度不相关^[19]。在快速启动的研究中,我们发现鲫幼鱼的 SMR 与 U_{max} 及 S_{120} 无关,与 A_{max} 呈负相关,而与 RT 呈正相关(图 2),表明低 SMR 鲫个体在栖息环境中能较快对捕食者等环境胁迫作出逃逸反应,同时以较高的加速度完成这一逃逸行为过程,提示鲫的 SMR 越低,其捕食或逃避能力可能越强。造成这种负相关现象的可能原因是,在经历相同禁食时间后低 SMR 个体能更好地维持较高的生理功能状态,而高 SMR 个体由于能量消耗较多使其该方面功能受到一定程度的负面影响。

鱼类 SMR 的个体差异可能是导致个性行为差异的能量学基础,通常认为 SMR 较高的鱼类个体在个性行为上表现得较为勇敢、敢于探索、较为好斗,即鱼类 SMR 与上述个性行为指标呈正相关^[2]。研究报道, SMR

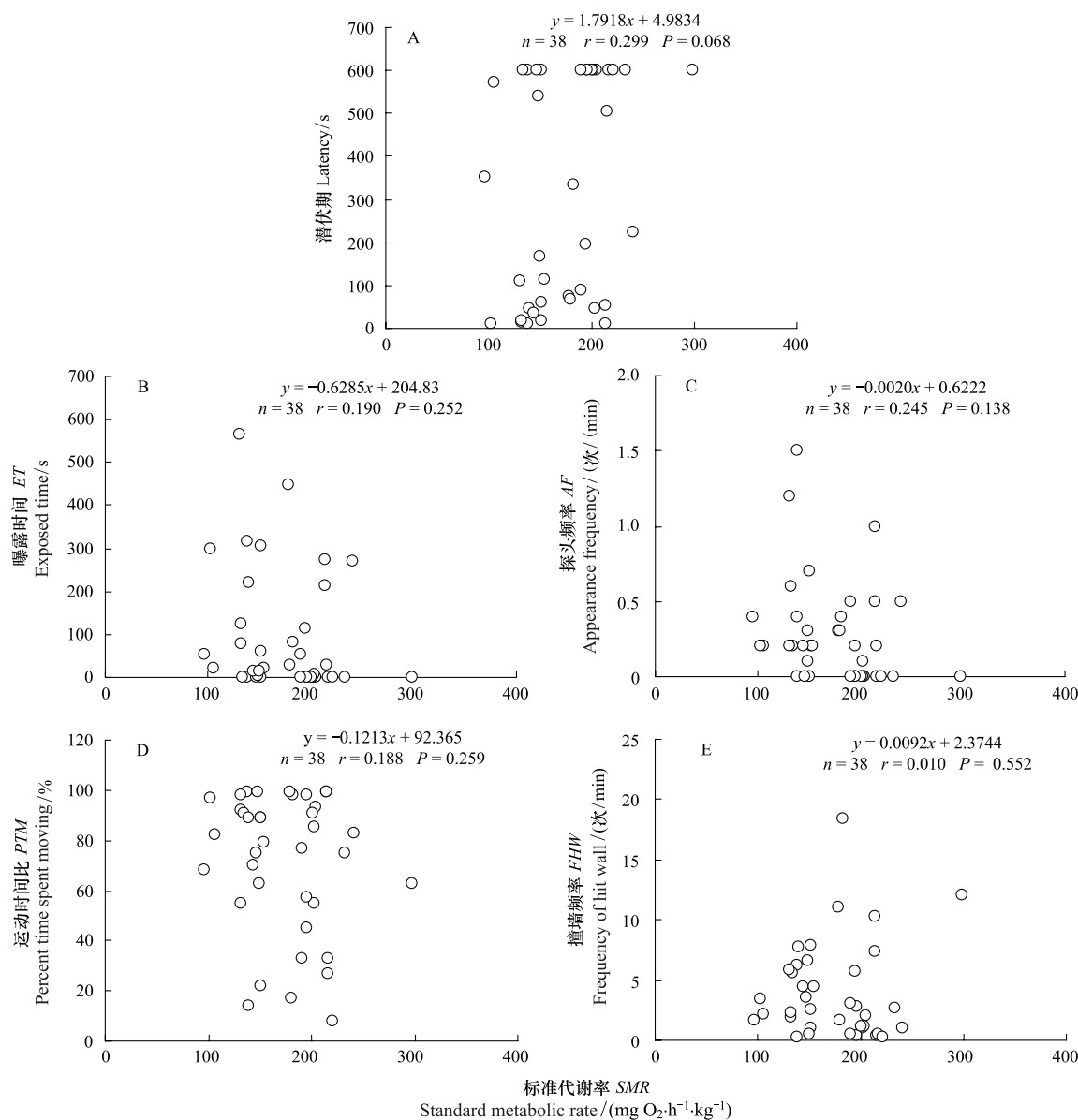


图 3 鲫鱼标准代谢率与个性行为的相关性

Fig. 3 Correlations between SMR and components of animal personality in the crucian carp

越高的大西洋鲑其好斗性越强,但 SMR 与其特殊生长率不相关^[23]。同样以大西洋鲑为实验对象的文献报道,该种鱼的 SMR 与好斗性和社群等级地位均呈正相关^[24]。欧鲈 (*Dicentrarchus labrax*) 的 SMR 在食物资源丰富且可预测条件下与其勇敢性行为指标不相关^[25]。本研究显示鲫的 SMR 与活跃性及勇敢性指标也均不相关。在本研究实验期间,食物资源丰富且可预测(每天固定时间和地点饱足投喂)、水槽的物理空间均质、水体理化因子(如水温 and 溶氧)较为稳定,即环境条件的异质性低。产生 SMR 与个性行为不相关现象原因可能与本研究的实验环境条件有关。在自然界中,鱼类的栖息环境复杂多变,面临的多方面(如人类捕捞、肉食性鱼类和水面捕食者等)的捕食压力,其异质性明显高于实验室完全人工的养殖环境或半野外环境^[26-27]。因此,在实验条件下获得的研究结果,未必都能够真切反映自然条件下鱼类能量代谢与行为之间的内在关联。

致谢:感谢重庆师范大学李秀明副教授以及两位审稿者对本文提出的宝贵建议,也感谢 2009 级本科生温倩、潘本兰和朱鹏程的实验帮助。

参考文献 (References):

- [1] Careau V, Thomas D, Humphries M M, Réale D. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 2008, 117(5): 641-653.
- [2] Biro P A, Stamps J A. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior?. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(11): 653-659.
- [3] Burton T, Killen S S, Armstrong J D, Metcalfe N B. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences?. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278(1724): 3465-3473.
- [4] Dingemanse N J, Kazem A J N, Réale D, Wright J. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(2): 81-89.
- [5] Marras S, Killen S S, Claireaux G, Domenici P, McKenzie D J. Behavioural and kinematic components of the fast-start escape response in fish: individual variation and temporal repeatability. *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(18): 3102-3110.
- [6] Cutts C J, Metcalfe N B, Taylor A C. Juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes. *Functional Ecology*, 2002, 16(1): 73-78.
- [7] Chen B J, Cao Z D, Fu S J. Hypoxia impairs the digestive advantage of individual southern catfish (*Silurus meridionalis*) with high resting metabolic rates and postprandial metabolic responses. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2014, 47(3): 197-204.
- [8] Norin T, Malte H. Intraspecific variation in aerobic metabolic rate of fish: relations with organ size and enzyme activity in brown trout. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2012, 85(6): 645-656.
- [9] Lacasse J, Aubin-Horth N. A test of the coupling of predator defense morphology and behavior variation in two threespine stickleback populations. *Current Zoology*, 2012, 58(1): 53-65.
- [10] Domenici P, Blake R. The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *The Journal of Experimental Biology*, 1997, 200(8): 1165-1178.
- [11] Lyon J P, Ryan T J, Scroggie M P. Effects of temperature on the fast-start swimming performance of an Australian freshwater fish. *Ecology of Freshwater Fish*, 2008, 17(1): 184-188.
- [12] Law T, Blake R. Comparison of the fast-start performances of closely related, morphologically distinct threespine sticklebacks (*Gasterosteus* spp.). *The Journal of Experimental Biology*, 1996, 199(12): 2595-2604.
- [13] Fu S J, Zeng L Q, Li X M, Pang X, Cao Z D, Peng J L, Wang Y X. Effect of meal size on excess post-exercise oxygen consumption in fishes with different locomotive and digestive performance. *Journal of Comparative Physiology B*, 2009, 179(4): 509-517.
- [14] 唐国伟, 曹振东, 付世建. 温度、种内标准代谢差异与鲫幼鱼力竭运动后过量耗氧的关系. *生态学杂志*, 2013, 32(12): 3255-3260.
- [15] Zeng L Q, Zhang Y G, Cao Z D, Fu S J. Effect of temperature on excess post-exercise oxygen consumption in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) following exhaustive exercise. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2010, 36(4): 1243-1252.
- [16] Fu S J, Cao Z D, Peng J L, Wang Y X. Is peak postprandial oxygen consumption positively related to growth rate and resting oxygen consumption in a sedentary catfish *Silurus meridionalis*? *Journal of Fish Biology*, 2008, 73(3): 692-701.
- [17] Wang F, Chen B J, Cao Z D, Wang Y X, Fu S J. The influence of starvation on fast-start performance of *Spinibarbus sinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(6): 291-296.
- [18] Norin T, Malte H. Repeatability of standard metabolic rate, active metabolic rate and aerobic scope in young brown trout during a period of moderate food availability. *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(10): 1668-1678.
- [19] 张曦. 鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 幼鱼标准代谢的种内差异与运动能力和摄食代谢的关系[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2012.
- [20] Millidine K J, Armstrong J D, Metcalfe N B. Juvenile salmon with high standard metabolic rates have higher energy costs but can process meals faster. *Proceedings of the Royal Society B*, 2009, 276(1664): 2103-2108.
- [21] 陈永鹏, 曹振东, 付世建. 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*, 2010, 30(7): 1940-1945.
- [22] Lee C G, Devlin R H, Farrell A P. Swimming performance, oxygen consumption and excess post-exercise oxygen consumption in adult transgenic and ocean-ranched coho salmon. *Journal of Fish Biology*, 2003, 62(4): 753-766.
- [23] Cutts C J, Metcalfe N B, Taylor A C. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, 1998, 52(5): 1026-1037.
- [24] Reid D, Armstrong J D, Metcalfe N B. The performance advantage of a high resting metabolic rate in juvenile salmon is habitat dependent. *Journal of Animal Ecology*, 2012, 81(4): 868-875.
- [25] Killen S S, Marras S, McKenzie D J. 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*, 2011, 80(5): 1024-1033.
- [26] Martin-Smith K M, Armstrong J D. Growth rates of wild stream-dwelling Atlantic salmon correlate with activity and sex but not dominance. *Journal of Animal Ecology*, 2002, 71(3): 413-423.
- [27] Maclean A, Huntingford F A, Ruxton G D, Morgan I J, Hamilton J, Armstrong J D. Testing the assumptions of the ideal despotic distribution with an unpredictable food supply: experiments in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology*, 2005, 74(2): 214-225.