

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2016.15278

不同营养状况对鲫鱼偏好游泳速度的影响

吴青怡, 曾令清, 付世建

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: 为考察不同营养状况对鲤科鱼类偏好游泳速度的影响, 本研究以鲫鱼(*Carassius auratus*)为实验对象, (25±1.0)℃条件下设置 3 个不同营养状况实验组: 对照组(禁食 48 h)、饱食组(饱食)和饥饿组(饥饿 14 d), 将单尾实验鱼置于梯度流速选择仪(流速范围为 11.86~65.45 cm/s, 等距离划分为 5 个流速区域, 从第一到第五流速区域流速连续增加)中拍摄 1 h, 采用 Ethovision XT9 软件分析视频资料并计算实验鱼在不同流速区域平均进入频次(F , 次)、单次进入停留时间(T , s/次)和平均停留时间百分比(P_t , %)等流速选择行为指标。结果显示, 对照组和饱食组的 F 值随水流速度上升而增加, 对照组的 T 值不同流速区域间无差异($P>0.05$), 而饱食组第三和第四流速区域 T 值均显著大于其他流速区域($P<0.05$), 因此两实验组第三和第四流速区域的 P_t 均显著大于其他流速区域, 其偏好游泳速度为 20.12~41.30 cm/s。饥饿组流速偏好行为出现表型分化, I 型实验鱼在第一流速区域 P_t 和 T 值显著大于其他流速区域($P<0.05$), 各流速区域的 F 值均显著小于其他实验组($P<0.05$), 故 I 型实验鱼的偏好游泳速度为 11.86~15.18 cm/s。而 II 型实验鱼则与对照组相似, 在第三和第四流速区域 P_t 均显著大于其他流速区域($P<0.05$), 故 II 型实验鱼的偏好游泳速度为 20.12~41.30 cm/s。结果表明, 饱食不影响鲫鱼的偏好游泳速度, 可能是饱食不影响鲫鱼的游泳能力所致, 但饱食组在各流速区域间的出入频次减少而停留时间有所增加。饥饿后鲫鱼偏好游泳速度出现表型分化, I 型实验鱼的偏好游泳速度降低, 而 II 型实验鱼则无明显变化, I 型和 II 型实验鱼偏好游泳速度的差异可能是由于在饥饿条件下二者能量节约和游泳功能维持的策略不同。

关键词: 偏好游泳速度; 游泳能力; 饱食; 饥饿; 鲫鱼

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2016)03-0565-09

栖息地的水流速度通过影响水生生物的捕食效率、水生生物游泳的能量消耗及其与天敌之间的相互关系等方式间接地决定水生生物的生存适合度^[1-2]。目前研究普遍认为, 水生生物存在偏好游泳行为, 栖息生境的水流速度与其游泳能力和偏好游泳速度(preferred swimming speed)密切相关^[1-3]。研究发现, 多种生存于高流速生境的鲤科鱼类的游泳能力相对较强^[4-7]。由此可见鱼类的游泳能力是影响其偏好游泳速度高低的重要原因, 然而鱼类的游泳能力常受到包括食物丰度在内的众多环境因子的影响。

由于自然界食物资源的分布存在较高的时空异质性, 鱼类在生活史不同阶段均会面临环境中食物丰度剧烈变化的情况。在长期进化过程中, 鱼类已形成一系列的生理、生化和行为对策以应对栖息环境中食物资源变动^[8]。饥饿对鱼类的生理生态有显著影响^[9-12], 饥饿情况下鱼类会降低维持能量消耗并下调生理功能(如游泳能力)^[13-16]。与饥饿类似, 在饱食情况下部分鱼类的运动能力因摄食代谢对呼吸循环系统的竞争而降低^[9, 17-19]。根据上述背景, 本研究提出如下假说: 由于运动能力与偏好游泳速度密切相关, 不同营养状况通过影

收稿日期: 2015-07-12; 修订日期: 2015-09-17。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31172096); 重庆市自然科学基金重点项目(cstc2013jjB20003)。

作者简介: 吴青怡(1991-), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为鱼类比较生理学。E-mail: 1144940422@qq.com

通信作者: 付世建, 教授。E-mail: shijianfu9@cqnu.edu.cn

响鱼类的运动能力,导致饥饿和饱食条件下鱼类偏好游泳速度的改变。

为验证上述假说,本研究选取鲫鱼(*Carrasius auratus*)作为实验对象^[19-21],考察不同营养状况对鲫鱼偏好游泳速度的影响。本研究在(25±0.5)℃的条件下,分别在禁食 48 h(对照组)、饱食(饱食组)和饥饿两周(饥饿组)3 种营养状况下测定鲫鱼的偏好游泳速度,探讨在不同的营养状况下鲫鱼偏好游泳速度变化特征及可能的行为学机制。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源与驯养

实验鱼于 2014 年 10 月购于重庆当地渔场,将它们置于循环控温水槽(250 L)多单元格系统中(10 cm×15 cm)驯养 15 d。驯养期间日换水量约为驯养水体的 10%,水温控制在(25±0.5)℃,水体溶氧水平大于 90%饱和溶氧水平,光周期为 12L:12D。期间每天 10:00 以商业颗粒饲料饱足投喂 1 次,摄食 1 h 后清除粪便和残饵。

1.2 实验方法

驯养结束后,挑选体重相近、鱼体健康的实验鱼分为 3 组(对照组、饱食组、饥饿组)进行实验。据文献报道^[19],本研究实验期间为鲫鱼的非繁殖期,同时为消除性别的影响,实验全部完成后通过解剖观察性腺,每组随机挑选 12 尾雌鱼的数据作下一步统计分析。对照组实验鱼先禁食 48 h 后在驯养温度(25±0.5)℃条件下测定其偏好游泳速度。根据以往研究资料,鲫鱼的摄食代谢峰值出现时间为摄食后 2~3 h。饱食组实验鱼在饱食投喂 1.5 h 后^[19]再测定其流速偏好。饱食标准:向实验鱼投喂饵料直至不再进食(持续时间约 0.5 h)^[3, 20]。饥饿组实验鱼在饥饿 14 d 后测定实验鱼的流速偏好。为消除昼夜节律的影响,3 组实验鱼偏好游泳行为摄像均在白天进行(9:00~17:00)。随后对视频资料进行分析获取实验鱼在不同温度下偏好游泳行为的相关数据。

1.3 测定方法及主要参数

偏好游泳速度在实验室自行研制的梯度流速

选择仪(图 1)中测定。梯度流速选择仪一端为流速可控的水泵,与水泵相连的是导流筛板,其后与直径呈线性增大的圆锥形流速选择泳道相连,流速选择泳道的末端设有防逃逸的多孔筛板。流速选择仪置于恒温水槽中,摄像机置于流速选择仪的正上方。参考现有研究资料,本研究水流速度设置范围为 11.86~65.45 cm/s^[3]。梯度流速仪流速选择泳道的轴长为 1 m,最大直径为 16.1 cm,最小直径为 6 cm,流速选择泳道直径呈线型增大,水流速度随着泳道截面积增大而降低,流速选择泳道的管壁采用表面光滑的材料以减少涡流使水流平稳变化,流速选择泳道被等距离划分为 5 个区域(1: 11.86~15.18 cm/s; 2: 15.18~20.12 cm/s; 3: 20.12~27.91 cm/s; 4: 27.91~41.30 cm/s; 5: 41.30~65.45 cm/s)。测定时先将实验鱼转入流速选择泳道中适应 1 h,适应期与摄像期水流环境保持一致,并在适应期开始 5 min 内通过驱赶的方式使实验鱼在流速选择泳道最高速度区域和最低速度区域来回 2 次以上,目的—是使实验鱼感知流速选择泳道中连续变化的水流速度环境,二是消除转移胁迫的影响^[3],随后开始 1 h 的摄像。最后通过软件 Ethvision XT9 分析得到实验鱼在每个速度区域的出入次数(F)及单次停留时间,并计算得到各个速度区域的总的停留时间(t)、停留时间百分比(P_t)和单次进入平均停留时间(T)。

$$P_t = t/t_0 \times 100\% \quad (1)$$

式中, P_t 为实验鱼在各速度区域的停留时间百分比(%), t 为实验鱼在各速度区域停留总时间(s), t_0 为每条鱼的录像时间(s)。

F 为鱼在不同速度区域的出入次数(次),当实验鱼在流速泳道从最低流速穿梭到最高流速时,最低流速区域和最高流速区域出入频次只计数 1 次,而第二、第三、第四流速区域出入频次计数两次,因此最低流速区域和最高流速区域的出入次数均乘以 2 后再做统计检验。

$$T = t/F \quad (2)$$

式中, T 为单次进入平均停留时间(s/次), t 为鱼在速度区域停留时间(s)。

1.4 数据统计

实验数据以 Excel 2003 进行常规计算,随后

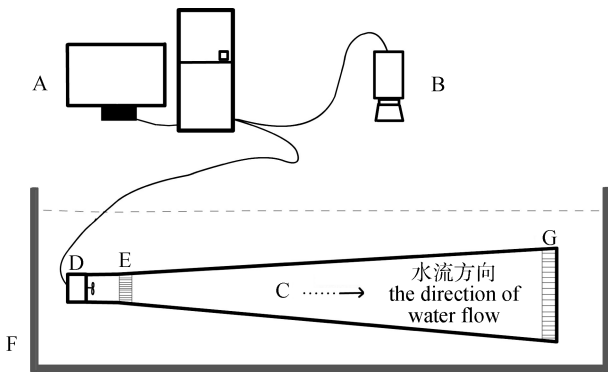


图 1 鱼类流速选择仪结构示意图

A: 控制电脑; B: 摄像机; C: 流速选择泳道($L=1\text{ m}$); D: 水泵; E: 导流筛板; F: 恒温水槽; G: 多孔防逸板.

Fig. 1 The structure of fish preferred water velocity determining device

A: control computer; B: camera; C: velocity selection tunnel ($L=1\text{ m}$); D: pump; E: honeycomb conduct; F: temperature-control tank; G: honeycomb conduct.

采用 SPSS17.0 进行相关数据统计分析(最低和最高流速区域的出入次数均乘以 2 后再进行统计检验)。其中速度区域和实验处理对 P_t 、 F 和 T 的影响采用双因素协方差分析(体重和体长为协变量); 在各速度区域 P_t 、 F 和 T 以及不同处理组在同一速度区域 P_t 、 F 和 T 的差异采用单因素重复测量方差分析, 若组间存在差异则采用多重比较 (Bonferroni) 分析差异。统计值均以平均值 \pm 标准误($\bar{x}\pm\text{SE}$)表示, 显著性水平为 0.05。

表 1 不同营养状况下实验鱼在各流速区域停留时间百分比(P_t)的变异系数

Tab. 1 The variance coefficient of staying time percent (P_t) of experimental fishes at each water velocity intervals under different nutrition status

组别 group	流速区域 water velocity interval				
	1	2	3	4	5
对照组 control group	47.29	18.74	47.63	25.78	57.85
饱食组 feeding group	49.16	50.95	26.55	33.91	83.16
饥饿组 starvation group	142.41	164.63	135.09	92.36	176.23

表 2 不同营养状况实验鱼的形态参数和流速偏好表型变异

Tab. 2 The morphological parameters and phenotypic variation of water velocity preference of experimental fishes under different nutrition status

组别 group	体重/g	体长/cm	I 型/尾	II 型/尾	总数/尾
	body weight	body length	type I	type II	total number
对照组 control group	8.17 \pm 0.13 ^a	6.9 \pm 0.03 ^a	0	12	12
饱食组 feeding group	8.016 \pm 0.15 ^a	6.89 \pm 0.03 ^a	0	12	12
饥饿组 starvation group	7.27 \pm 0.13 ^b	6.9 \pm 0.03 ^a	4	8	12

注: 实验鱼在第一流速区域停留时间大于 50% 被认为是偏好游泳速度表现型 I 型, 反之则为 II 型。不同字母表示不同实验组同列数据差异显著 ($P<0.05$)。

Note: The fish which stays mainly in the lowest water velocity interval ($P_t>50\%$) is considered type I. Otherwise, the fish is considered type II. Different letters indicate significant difference among different experimental groups within the same column ($P<0.05$).

2 结果与分析

2.1 不同营养状况下实验鱼停留时间百分比(P_t)

由图 2 和表 1 可明显看出不同营养状况下实验鱼在各流速区域 P_t 数据分布离散程度差异较大, 饥饿组在各流速区域的变异系数高出对照组和饱食组 2~3 倍。根据数据的分布特征将各处理组的实验鱼分为两型: 在第一速度区域停留时间大于 50% 认为是偏好游泳速度表现型 I 型, 在第一速度区域停留时间少于 50% 则为 II 型(表 2)。此外, 本实验中 I 型与 II 型实验鱼的体重、体长及饱满度均无显著性差异。

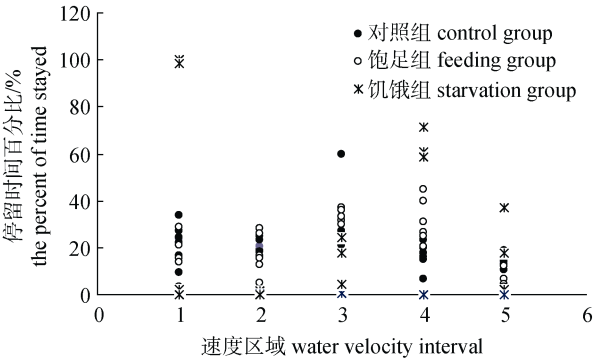


图 2 不同营养状况下鲫鱼在各速度区域的停留时间百分比(P_t)

Fig. 2 The percent of time stayed in different water velocity intervals (P_t) of *Carassius auratus* under different nutrition status

对照组的 P_t 随着水流速度升高先增加后下降, 在第三流速区域的 P_t 显著高于第一、第二和第五流速区域($P<0.05$), 与第四流速区域无显著差异($P>0.05$, 图 3)。饱食组的 P_t 随着水流速度升高先增加后下降, 第三和第四流速区域的 P_t 显著高于其他流速区域($P<0.05$)。饥饿组 I 型实验鱼的 P_t 随着水流速度的增加而减小, 第一流速区域的 P_t 显著高于其他流速区域($P<0.05$)。饥饿组 II 型实验鱼的 P_t 随着水流速度

增加先增加后下降, 第四流速区域的 P_t 显著高于其他流速区域($P<0.05$); 对照和饱食组在第三流速区域的 P_t 显著大于饥饿组 I 型实验鱼, 与饥饿组 II 型实验鱼无差异。饥饿组 I 型实验鱼在第一流速区域的 P_t 显著大其余实验组, 在第三到第五流速区域的 P_t 均显著小于其余实验组($P<0.05$)。饥饿组 II 型实验鱼在第四流速区域的 P_t 显著大于其余实验组, 在第一和第二流速区域的 P_t 均显著小于其余实验组($P<0.05$)。

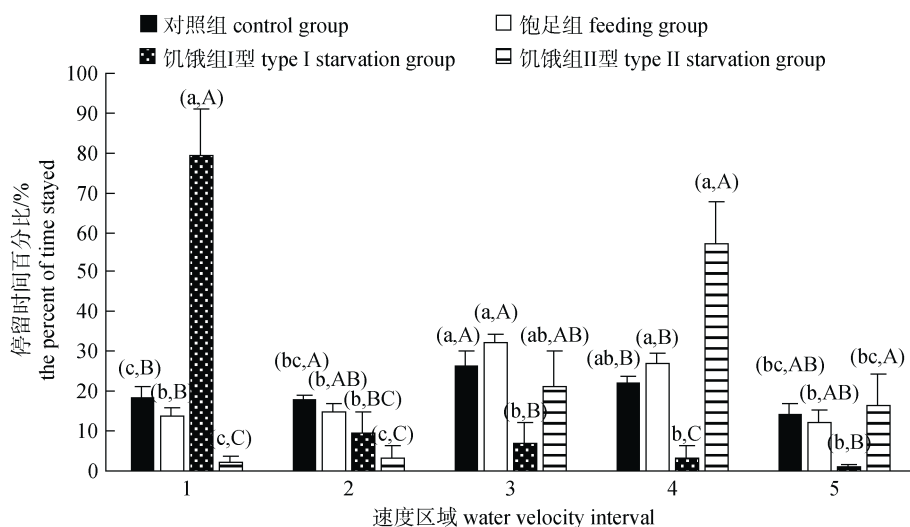


图 3 不同营养状况下鲫鱼在各速度区域的停留时间百分比(P_t)

不同小写字母表示同一实验组不同流速区域差异显著($P<0.05$); 不同大写字母表示同一流速区域不同实验组间差异显著($P<0.05$); 1, 2, 3, 4, 5 分别表示 5 个流速区域(1: 11.86~15.18 cm/s, 2: 15.18~20.12 cm/s, 3: 20.12~27.91 cm/s, 4: 27.91~41.30 cm/s, 5: 41.30~65.45 cm/s)。

实验鱼在第一流速区域停留时间大于 50%被认为是偏好游泳速度表现型, 反之则为型。

Fig. 3 The percent of time stayed in different water velocity intervals (P_t) of *Carassius auratus* under different nutrition status. Different small letters indicate significant difference among water velocity intervals in a given experimental group ($P<0.05$); Different capital letters indicate significant difference among different experimental group within each water velocity interval; 1, 2, 3, 4 and 5 indicate different water velocity intervals (1: 11.86~15.18 cm/s, 2: 15.18~20.12 cm/s, 3: 20.12~27.91 cm/s, 4: 27.91~41.30 cm/s, 5: 41.30~65.45 cm/s), respectively.

The fish which stays mainly in the lowest water velocity interval ($P_t>50\%$) is considered type I. Otherwise, the fish is considered type II.

2.2 不同营养状况下实验鱼出入频次(F)

如图 4 所示, 对照组的 F 随着水流速度增加而增加, 第四和第五流速区域显著大于其他流速区域($P<0.05$)。饱食组的 F 随着水流速度的增加而增加, 第三、第四和第五流速区域显著大于第一和第二流速区域($P<0.05$)。饥饿组 I 型实验鱼在各流速区域的 F 差异不显著。饥饿组 II 型实验鱼的 F 随着水流速度的增加而增加, 第三和第四流速区域显著大于第一和第二流速区域($P<0.05$), 与第五流速区域无差异。对照组在第一、第二流速区域的 F 均显著大于其余实验组, 在第三、第四、第五流速区域, 饱食

组与对照组的 F 差异不显著。饥饿组 I 型实验鱼在各流速区域均显著小于其余实验组。饥饿组 II 型实验鱼在高流速区域(第三和第四流速区域)的 F 显著大于饥饿组 I 型实验鱼($P<0.05$)。

2.3 不同营养状况下实验鱼单次停留时间(T)

如图 5 所示, 对照组在最高流速区域的 T 显著低于其余流速区域, 前四个流速区域的 T 无显著差异。饱食组和饥饿组的 T 随着流速的上升呈先上升后下降的趋势, 第三和第四流速区域的 T 显著大于其余流速区域($P<0.05$)。饥饿组 I 型实验鱼在第一和第二流速区域的 T 显著大于其他流速区域, II 型实

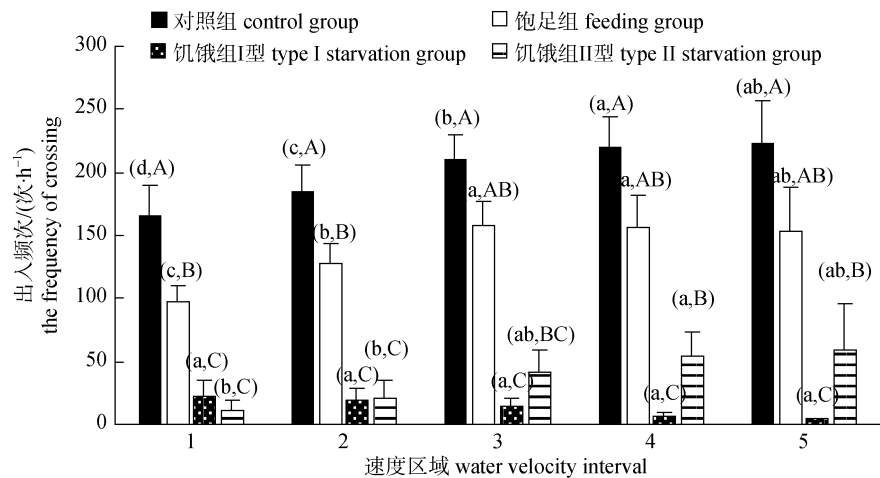


图 4 不同营养状况下鲫鱼在各速度区域的出入频次(F)

不同小写字母表示同一实验组不同流速区域差异显著($P<0.05$); 不同大写字母表示同一流速区域不同实验组间差异显著($P<0.05$); 1, 2, 3, 4, 5 分别表示 5 个流速区域(1: 11.86~15.18 cm/s, 2: 15.18~20.12 cm/s, 3: 20.12~27.91 cm/s, 4: 27.91~41.30 cm/s, 5: 41.30~65.45 cm/s). 实验鱼在第一流速区域停留时间大于 50%被认为是偏好游泳速度表现型, 反之则为型.

Fig. 4 Frequencies in different water velocity intervals (F) of *Carassius auratus* under different nutrition status. Different small letters indicate significant difference among water velocity intervals in a given experimental group ($P<0.05$); Different capital letters indicate significant difference among different experimental group within each water velocity interval; 1, 2, 3, 4 and 5 indicate different water velocity intervals (1: 11.86~15.18 cm/s, 2: 15.18~20.12 cm/s, 3: 20.12~27.91 cm/s, 4: 27.91~41.30 cm/s, 5: 41.30~65.45 cm/s), respectively. The fish which stays mainly in the lowest water velocity interval ($P_1>50\%$) is considered type I. Otherwise, the fish is considered type II.

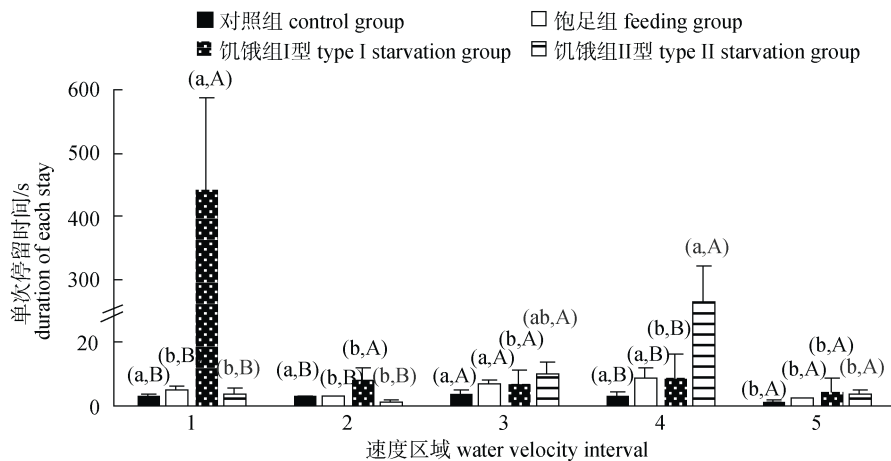


图 5 不同营养状况下鲫鱼在各速度区域的单次进入停留时间(T)

不同小写字母表示同一实验组不同流速区域差异显著($P<0.05$); 不同大写字母表示同一流速区域不同实验组间差异显著($P<0.05$); 1, 2, 3, 4, 5 分别表示 5 个流速区域(1: 11.86~15.18 cm/s, 2: 15.18~20.12 cm/s, 3: 20.12~27.91 cm/s, 4: 27.91~41.30 cm/s, 5: 41.30~65.45 cm/s). 实验鱼在第一流速区域停留时间大于 50%被认为是偏好游泳速度表现型, 反之则为型.

Fig. 5 The average duration of each fish stayed in each water velocity interval (T) of the crucian carp under different nutrition status. Different small letters indicate significant difference among water velocity intervals in a given experimental group ($P<0.05$); Different capital letters indicate significant difference among different experimental group within each water velocity interval; 1, 2, 3, 4 and 5 indicate different water velocity intervals (1: 11.86~15.18 cm/s, 2: 15.18~20.12 cm/s, 3: 20.12~27.91 cm/s, 4: 27.91~41.30 cm/s, 5: 41.30~65.45 cm/s), respectively. The fish which stays mainly in the lowest water velocity interval ($P_1>50\%$) is considered type I. Otherwise, the fish is considered type II.

实验鱼在第四流速区域的 T 显著大于第一、第二和第五流速区域($P<0.05$), 与第三流速区域无显著差异; 对照组和饱食组在最高流速区域的 T 均显著小于其他区域, 饱食组在第四流速区域的 T 显著大于其余实验组($P<0.05$)。饥饿组 I 型实验鱼在第一、第二流速区域的 T 显著大于其他实验组($P<0.05$)。

饥饿组 II 型实验鱼在第四流速区域的 T 显著大于其他实验组。在第三流速区域, 各实验组的 T 无显著差异($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 饱食对鲫鱼偏好游泳速度的影响

本研究发现, 在 25℃ 条件下对照组实验鱼在第三和第四流速区域 P_t 分别达到 26% 和 22%, 显著大于其他流速区域, 说明对照组鲫鱼具有偏好游泳速度, 其范围为 20.12~41.30 cm/s。在同一流速区域与对照组相比, 饱食组的 P_t 、 F 以及 T 均无显著差异, 但 F 有降低的趋势而 T 有增大的趋势, 饱食组 P_t 在第三和第四流速区域也表现出流速偏好, 表明饱食不影响鲫鱼的偏好游泳速度, 但处于消化状态的鲫鱼活跃性下降。鱼类的游泳能力与偏好游泳速度有一定程度的关联^[1-3], 并且游泳能力通常与生境水流速度呈正相关^[22-24]。研究发现, 在水温 25℃ 及饱和溶氧条件下鲫鱼的摄食代谢不影响运动代谢, 即饱食对稳定游泳能力(U_{crit} 表征)无影响^[20, 25]。基于上述资料, 推测饱食并不影响鲫鱼的游泳能力, 这是本研究中饱食不影响鲫鱼偏好游泳速度的重要原因。

3.2 饥饿对鲫鱼偏好游泳速度的影响

个体变异对于动物种群适应栖息环境十分重要, 它不仅是种群对环境多样性的适应表现和基因与环境相互作用的综合结果, 还是种群适应环境进化的基础^[25]。与其他动物一样, 鱼类的能量代谢和游泳能力也存在明显的种内个体变异^[26-28], 并且种内个体变异易受到环境因子影响。由于环境变动影响生理功能的种内差异, 进而导致外在行为表型(如流速选择行为)的差异加剧。有研究报道, 饥饿不仅能导致鱼类的能量代谢和游泳能力个体变异均增大, 而且还会降低其游泳能力。例如, 南方鲇(*Silurus meridionalis*)幼鱼在饥饿 14 d 后游泳速度的变异系数增大^[26], 并且某些能量代谢指标也具有相似现象^[26]。这是因为饥饿期间鱼类通常动员和转移其他器官(如肝脏)内源性能量储存物质以维持肌肉组织生理功能和游泳能力^[8, 17], 并且这种内源性能量物质的动用比例以及特定生

理功能的维持程度存在显著个体差异。

值得注意的是, 本研究中饥饿组出现偏好游泳速度的表型分化。饥饿组 I 型实验鱼的 P_t 在第一流速区域达到了 79.49%, T 值达到了 483.48 s, 显著大于其余三组实验鱼, 但各流速区域的 F 值均显著小于其余三组, 即饥饿组 I 型实验鱼偏好游泳速度为 11.86~15.18 cm/s。饥饿组 II 型实验鱼在第三和第四流速区域的 P_t 和 T 显著大于其他流速区域, 第四流速区域的 P_t 和 T 平均值分别为 57.01% 和 32.97 s, 即饥饿组 II 型实验鱼的偏好游泳速度为 20.12~41.30 cm/s。本研究中饥饿 14 d 后实验鱼的体重显著小于对照组, 存储的能量物质产生了严重消耗但又不至于完全消耗掉。I 型实验鱼与 II 型实验鱼的体重、体长及肥满度均无显著性差异, 故饥饿组出现偏好游泳速度的表型分化并不是实验鱼个体的形态差异所致, 可能是饥饿增大了实验鱼个体行为表型的差异。有研究报道, 在饥饿情况下饥饿敏感型欧鲈(*Dicentrarchus labrax*)个体的体重比饥饿耐受型下降更为明显, 且前者的氨氮排泄量更高^[29], 提示饥饿敏感型欧鲈个体可能消耗糖原和脂肪的速率更快, 从而在饥饿后期以蛋白质作为主要供能物质。本研究中, 实验鱼可能存在与欧鲈相似的现象, 即饥饿加大了实验鱼的营养状况差异, 相较于 II 型实验鱼, I 型实验鱼可能在饥饿 14 d 后能源物质消耗更为严重, 游泳能力显著下降, 故偏好游泳速度降低, 进而导致实验鱼个体游泳能力的差异加剧, 从而使得饥饿组实验鱼出现流速偏好表型分化。

参考文献:

- [1] Tyler J A, Gilliam J F. Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*[J]. Ecology, 1995, 76(2): 580-592.
- [2] Steingrimsdóttir S O, Grant J W A. Determinants of multiple central-place territory use in wild young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. Behav Ecol Sociobiol, 2011, 65(2): 275-286.
- [3] Tudorache C, O'Keefe R A, Benfey T G. Optimal swimming speeds reflect preferred swimming speeds of brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchell, 1874)[J]. Fish Physiol Bio-

- chem, 2011, 37(2): 307–315.
- [4] Nelson J A, Gotwalt P S, Snodgrass J W. Swimming performance of blacknose dace (*Rhinichthys atratulus*) mirrors home-stream current velocity[J]. Can J Fish Aquat Sci, 2003, 60(3): 301–308.
- [5] Nelson J A, Gotwalt P S, Simonetti C A, et al. Environmental correlates, plasticity, and repeatability of differences in performance among blacknose dace (*Rhinichthys atratulus*) populations across a gradient of urbanization[J]. Physiol Biochem Zool, 2008, 81(1): 25–42.
- [6] Schaefer J F, Lutterschmidt W I, Hill L G. Physiological performance and stream microhabitat use by the centrarchids *Lepomis megalotis* and *Lepomis macrochirus*[J]. Environ Biol Fish, 1999, 54(3): 303–312.
- [7] Leavy T R, Bonner T H. Relationships among swimming ability, current velocity association and morphology for freshwater lotic fishes[J]. N Am J Fish Manag, 2009, 29(1): 72–83.
- [8] McCue M D. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge[J]. Comp Biochem Physiol A, 2010, 156(1): 1–18.
- [9] Martínez M, Guderley H, Dutil J D, et al. Condition, prolonged swimming performance and muscle metabolic capacities of cod *Gadus morhua*[J]. J Exp Biol, 2003, 206(3): 503–511.
- [10] Mehner T, Wieser W. Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*)[J]. J Fish Biol, 1994, 45(2): 325–333.
- [11] Fu S J, Xie X J, Cao Z D. Effect of dietary composition on specific dynamic action in southern catfish, *Silurus meridionalis*[J]. Aquac Res, 2005, 36(1): 1384–1390.
- [12] Fu S J, Xie X J, Cao Z D. Effect of fasting on resting metabolic rate and postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen)[J]. J Fish Biol, 2005, 67(1): 279–285.
- [13] Deng L, Zhang W M, Lin H R. Effects of starvation on the contents of growth hormone and triiodothyronine in serum, and lipid and protein of white muscles and livers in black seabreams[J]. Zoological Research, 2003, 24(2): 94–98.[邓利, 张为民, 林浩然. 饥饿对黑鲷血清生长素、甲状腺激素以及白肌和肝脏脂肪、蛋白质含量的影响[J]. 动物学研究, 2003, 24(2): 94–98.]
- [14] Shen W Y, Lin H R, Zhang W M. Effect of starvation and refeeding on biochemical composition of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) fingerling[J]. Acta Zoologica Sinica, 1999, 45(4): 404–412.[沈文英, 林浩然, 张为民. 饥饿和再投喂对草鱼鱼种生物化学组成的影响[J]. 动物学报, 1999, 45(4): 404–412.]
- [15] Cui Y B, Wang S M, Chen S L. Rates of metabolism and nitrogen excretion in starving grass carp in relation to body weight[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1993, 17(4): 375–376.[崔奕波, 王少梅, 陈少莲. 饥饿状态下草鱼的代谢率和氮排泄率及其与体重的关系[J]. 水生生物学报, 1993, 17(4): 375–376.]
- [16] Méndez G, Wiser W. Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (*Teleostei: Cyprinidae*)[J]. Environ Biol Fish, 1993, 36(1): 73–81.
- [17] Collins A L, Anderson T A. The influence of changes in food availability on the activity of key degradative and metabolic enzymes in the liver and epaxial muscle of the golden perch[J]. J Fish Biol, 1997, 50(6): 1158–1165.
- [18] Wang F, Chen B J, Cao Z D, et al. The influence of starvation on fast-start performance of *Spinibarbus sinensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(6): 291–296.
- [19] Ding R H. The Fishes of Sichuan[M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 1994: 237–238. [丁瑞华. 四川鱼类志[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1994: 237–238.]
- [20] Zhang W, Cao Z D, Fu S J. Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5806–5812.[张伟, 曹振东, 付世建. 溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(18): 5806–5812.]
- [21] Penghan L Y, Cao Z D, Fu S J. Effect of starvation on swimming performance of juvenile crucian carp[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(10): 2756–2760.[彭韩柳依, 曹振东, 付世建. 饥饿对鲫鱼幼鱼游泳能力的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2756–2760.]
- [22] Fu S J, Fu C, Yan G J, et al. Interspecific variation in hypoxia tolerance, swimming performance and plasticity in cyprinids that prefer different habitats[J]. J Exp Biol, 2014, 217(4): 590–597.
- [23] Wang A M, Ma D B, Lv L L, et al. Effects of starvation on growth and some blood physiological indicators of allogynogenetic crucian carp[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2007, 19(5): 100–102.[王爱民, 马德斌, 吕林兰, 等. 饥饿对异育银鲫鱼种生长及部分血液生理指标的影响[J]. 江西农业学报, 2007, 19(5): 100–102.]

- [24] Pang X, Cao Z D, Fu S J. Effect of Meal Size on dpecific dynamic action in juvenile crucian carp[J]. Journal of Chongqing Normal University: Natural Science Edition, 2009, 26(1): 1–5.[庞旭, 曹振东, 付世建. 摄食水平对锦鲤幼鱼特殊动力作用的影响[J]. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2009, 26(1): 1–5.]
- [25] Fu S J, Cao Z D, Zeng L Q, et al. Fish Swimming—Strategy and Daptive Evolution[M]. Beijing: Science Press, 2014, 95–97.[付世建, 曹振东, 曾令清, 等. 鱼类游泳运动——策略与适应性进化[M]. 北京: 科学出版社, 2014, 95–97.]
- [26] Zeng L Q, Penghan L Y, Wang J W, et al. The effects of food deprivation on individual variation and repeatability in swimming perroomance of juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2014, 28(5): 883–890.[曾令清, 彭韩柳依, 王健伟, 等. 饥饿对南方鲇幼鱼游泳能力个体变异和重复性的影响[J]. 水生生物学报, 2014, 28(5): 883–890.]
- [27] Zeng L Q, Penghan L Y, Wang J W, et al. Repeatability and variation in locomotion metabolism of the juvenile southern catfish during starvation[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(1): 52–64.[曾令清, 彭韩柳依, 王健伟, 等. 南方鲇幼鱼运动代谢的个体变异和重复性及其饥饿响应[J]. 水产学报, 2015, 39(1): 52–64.]
- [28] 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[J]. Mar Freshw Behav Physiol, 2014, 47(3): 197–204.
- [29] McKenzie D J, Vergnet A, Chatain B, et al. Physiological mechanisms underlying individual variation in tolerance of food deprivation in juvenile European sea bass, *Dicentrarchus labrax*[J]. J Expl Biol, 2014, 217(8): 3283–3292.

Preferred swimming behavior in the crucian carp (*Carassius auratus*) at different nutrition status

WU Qingyi, ZENG Lingqing, FU Shijian

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

Abstract: Fish usually alter their swimming behavior to adapt to changes in food resources in their natural habitats. In this study, we investigated the effects of nutritional status on the preferred swimming behavior of the juvenile crucian carp (*Carassius auratus*). Three experimental treatment groups with different nutritional status were established: the control group (fasted for 48 h), the feeding group (fed to satiation), and the starvation group (starved for 14 days). The experimental fish were videoed individually with a hand-made device for determining the preferred water velocity: a 1.5 m long conical raceway in which the water speed gradually increased from 11.86 cm/s to 65.45 cm/s at $(25\pm 1)^{\circ}\text{C}$. The water velocity of the 1st, 2nd, 3rd, 4th and 5th water velocity intervals were 11.86–15.18 cm/s, 15.18–20.12 cm/s, 20.12–27.91 cm/s, 27.91–41.30 cm/s, 41.30–65.45 cm/s, respectively. The videos were analyzed with the Ethovision XT9 software, and several parameters were calculated in each water velocity interval: frequency(F), the average duration of stay(T), and the percentage of time stayed(P_t). F increased as the water velocity increased for both the control and feeding groups. T showed no significant variation across different water velocity intervals in the fasting group, whereas the feeding group displayed the longest T in both the third and fourth water velocity intervals. P_t was significantly higher in the third and fourth water velocity intervals than in the other intervals in both the control and feeding groups, and the preferred swimming speeds of both the control and feeding groups were 20.12–41.30 cm/s. Two distinctly different preferred swimming behaviors were apparent in the starved group, which we arbitrarily designated the type I and type II preferred swimming behaviors. The type-I fish showed the largest P_t and T values in the first water velocity interval, which were significantly higher than those in all other intervals. However, the F of these fish showed extremely low values across all water velocity intervals, and was much lower than those of the other groups. Therefore, the preferred swimming speed of the type I fish from the starvation group was 11.86–15.18 cm/s. However, P_t and F of the type II fish were similar to those of the control group, i.e., P_t of the type II fish was significantly higher in the third and fourth water velocity intervals than in the other intervals, and F increased as the water velocity increased. In the type II fish, T was significantly higher in the fourth water velocity interval than in the first, second, or fifth, but was not higher than that in the third water velocity interval. Consequently, the preferred swimming speed of the type II fish from the starvation group was 20.12–41.30 cm/s. This study shows that satiation feeding does not affect the preferred swimming speed of the crucian carp. However, during digestion, the crucian carp showed fewer traverses across different water speed intervals, but a longer period of stay each time they arrived at a given interval. Starvation may enhance the interindividual variations in energy reserves and hence the maintenance of swimming capacity, resulting in two distinctly different types of preferred swimming behavior in the fasting crucian carp. The type I fish showed a profoundly reduced preferred swimming speed, whereas the preferred swimming speed of the type II fish did not differ from that of the normally fed fish.

Key words: preferred swimming speed; swimming performance; feeding; starvation; *Carassius auratus*

Corresponding author: FU Shijian. E-mail: shijianfu9@cqnu.edu.cn