

## 成对鲫鱼游泳行为与标准代谢率的关系\*

凌 鸿, 冯 琪, 陈月琴, 张佳妮, 任 欢, 彭姜岚, 付世建, 曾令清

(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:**【目的】考察成对鲫(*Carassius auratus*)幼鱼的游泳行为与标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)的关系。【方法】在(25±0.5)℃条件下测定60尾鲫幼鱼的SMR并筛选出20尾高SMR个体和20尾低SMR个体,再将1尾高SMR和1尾低SMR个体进行随机配对,在行为观察装置中分别测定单尾鱼(两水箱中间有隔板)和成对鱼(两水箱中间无隔板,可见对方)在危险区域和安全区域的运动时间及频率、进入食物环1倍体长范围频率以及高SMR个体与低SMR个体相互追随的时间。测定工作进行两次,分别称为测定I和测定II。【结果】1)成对实验鱼之间的好斗频率与SMR个体差异不相关,不论是低SMR个体追随高SMR个体,还是高SMR个体追随低SMR个体,追随时间也均与SMR个体差异不相关。2)在实验水箱中间有隔板条件下,实验鱼不仅在安全区域的停留时间比明显高于在危险区域的停留时间比,而且静止时间比明显大于运动时间比,但取走隔板后实验鱼在两区域的停留时间比无明显差异,并且运动时间比大于静止时间比。3)不论中间有无隔板,单尾鱼于测定I时在危险区域停留时间比、安全区域停留时间比、运动时间比及进入1倍体长范围食物环频率均与在测定II时获得的对应指标呈正相关关系;除进入1倍体长范围食物环频率外,单尾鱼在中间有隔板的游泳行为特征数据与中间无隔板的游泳行为特征数据均呈正相关关系。【结论】SMR可能不是成对鲫鱼游泳行为中领导者的重要特质,但两者的视觉信息交流可改变两者的游泳行为特征,并且鲫鱼幼鱼在不同实验条件下的游泳行为特征保持较高的重复性。

**关键词:**游泳行为;标准代谢率;领导权;权衡;鲫

**中图分类号:** Q175

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1672-6693(2018)05-0041-07

动物在生活史中常出现群体聚集生活的现象,集群行为是动物重要的生活史对策之一<sup>[1-2]</sup>。集群动物在进行集体运动过程中,位于群体前面的少数个体常作为该群体运动方向的领导者<sup>[3]</sup>。群体领导者能带领群体获取更好的行动选择信息<sup>[4]</sup>和更好的生态风险收益<sup>[5]</sup>。领导者能够发起或指挥集体运动<sup>[6]</sup>,但其中的具体机制还不清楚。研究发现,影响个体领导权的因素包括物理形态(如个体大小、生理状态等)<sup>[7]</sup>、个性行为(如活跃性、勇敢度等)<sup>[8]</sup>等方面,并且群体最前面的少数个体通常具有较高的社群等级地位<sup>[9]</sup>、较强的告知能力<sup>[10]</sup>、不易跟随同类<sup>[11]</sup>等特性。然而,鲜有研究从能量代谢角度考察上述个体领导权的形成机制。

标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)是指鱼类满足机体基本生理功能维持的最小能量代谢强度,是动物生活史理论重要的能量代谢参数之一<sup>[12]</sup>。在排除个体大小、性别和年龄差异后,鱼类SMR的种内个体差异仍可达2~3倍<sup>[13-15]</sup>。鱼类的SMR与自身个性行为之间存在紧密关联,如较高SMR的大西洋鲑(*Salmo salar*)和鳟(*Salmo trutta*)个体具有较高的社群等级和较强的好斗性<sup>[13-14,16]</sup>;较高SMR的欧鲈(*Dicentrarchus labrax*)个体也具有较强的活跃性<sup>[17]</sup>。据此,本研究从能量代谢角度提出关于鱼类领导权的可能假说:相比较于低SMR个体,高SMR个体因自身较高的能量消耗而更易离开避难所进入危险区寻找食物,从而表现出较强的活跃性和勇敢性。因此,在成对条件下,高SMR个体可能带领低SMR个体离开避难所进入危险区寻找食物,即低SMR个体更易追随高SMR个体,并且追随频率随SMR个体差异程度的增加而增加,反之亦然。

鲫(*Carassius auratus*)是一种杂食性经济鱼类,与之相关的研究涉及游泳能力与食物丰度的关系<sup>[18]</sup>、SMR与个性行为的关系<sup>[19]</sup>、急性低氧对血液指标的影响<sup>[20]</sup>等方面。为验证上述研究假说,本研究以鲫幼鱼为实验对

\* 收稿日期:2018-01-22 修回日期:2018-07-10 网络出版时间:2018-09-26 13:26

资助项目:国家自然科学基金青年项目(No. 31300341);重庆市自然科学基金(No. cstc2017jcyjA0029);重庆市高等学校青年骨干教师资助计划项目(No. CQJW-02060301-1714);重庆师范大学青年人才拔尖培育计划项目(No. 02030307-00027)

第一作者简介:凌鸿,女,研究方向为鱼类比较生理学, E-mail: 15196718074@163.com; 通信作者:曾令清,男,副教授,博士, E-mail: lingqingzeng@hotmail.com

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20180926.1325.026.html>

象,考察该种鱼 SMR 的个体差异与成对游泳行为领导权的关系,在实验室条件下先测量所有实验鱼的 SMR,再分别测量单尾鱼(对照处理)和成对鱼(成对处理)的游泳行为,探讨鲫幼鱼的觅食行为与 SMR 之间的内在关联,为鱼类行为生态学研究 and 经济鱼类的科学养殖提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼及驯化

鲫幼鱼购于重庆市当地人工养殖基地,运回后在重庆师范大学进化生理与行为学实验室 2 个循环控温水槽(约 250 L)中驯化 28 d。驯化期间,每隔 1 日用中国通威公司的浮性颗粒饲料饱足投喂 2 次(9:00 和 19:00 各 1 次),饲料中蛋白质、脂肪、碳水化合物和灰分的质量分数分别为:(41.2±0.9)%,(8.5±0.5)%,(25.7±1.2)%和(12.3±0.4)%。驯化水温为(25±0.5)℃;实验用水采用曝气 3 日后的除氯自来水,每日换水体积约为驯养水体体积的 15%,并用充气泵不断向水体充入空气使溶氧质量浓度接近饱和水平;光照周期为 12 h 光照:12 h 黑暗。为降低循环流水和曝气对鱼摄食的影响,投喂之前 5 min 关闭气泵和水槽的循环水泵,随后使实验鱼自由摄食 30 min;摄食之后用虹吸管清除剩余饵料、残渣和粪便,以维持水体环境。

### 1.2 实验设计

从驯化后的幼鱼中挑选出大小相近、鱼体健康的 60 尾鲫幼鱼为实验对象,分别将单尾鱼移入水槽的养殖单元驯化 7 d。随后测定所有鱼的 SMR,筛选出体质量为(10.17±0.28)g、体长为(7.17±0.40)cm 的 40 尾实验鱼,包括 20 尾高 SMR 和 20 尾低 SMR 个体。SMR 的筛选方法见前期研究报道<sup>[21]</sup>。将单尾鱼转移至行为观察装置即两个并排的独立水箱中进行环境适应和饵料空间分布驯化,并重复 1 次。行为拍摄之前,对实验鱼禁食 48 h,以保证实验鱼基本排空消化道内容物。最后在行为观察装置中(有或无隔板)进行实验鱼的游泳行为拍摄。实验期间,室内环境维持安静,水槽、代谢仪及行为观察装置的所有环境条件与驯化期间保持一致。

### 1.3 实验方法

1.3.1 SMR 的测定 采用流水式鱼类呼吸代谢仪测定实验鱼的 SMR。将鱼装入呼吸室中驯化 24 h,随后分别在第 2 日的 9:00,10:00,11:00,12:00,13:00,14:00,15:00,16:00,17:00 和 18:00 时采用溶氧仪(HQ<sub>30d</sub>,美国哈希公司)测定实验鱼的耗氧率。将上述 10 个时间点中最小 3 个耗氧率的平均值作为单尾鱼的 SMR<sup>[22-23]</sup>。测定期间,实验室环境保持安静以减少环境噪声对鱼生理代谢的干扰。测定之后,测量实验鱼的体质量(测量精度为 0.01 g)和体长(测量精度为 0.1 cm),所有形态参数均重复测定 2 次。随后,将实验鱼放回各自的养殖单元格并投喂与实验前相同的饵料。实验鱼 SMR 的计算公式如下:

$$V_{SMR} = V_{O_2} \times v。$$

式中: $V_{O_2}$  是有鱼呼吸室出水口与空白呼吸室的溶氧质量浓度差值(单位: $mg \cdot L^{-1}$ ); $v$  是实验呼吸室的流量(单位: $L \cdot h^{-1}$ ),用 50 mL 容量瓶测量呼吸室出水口的流量; $V_{SMR}$  为 SMR(单位: $mg \cdot h^{-1}$ )。

对所有实验鱼的 SMR 进行体质量校正:首先将各尾鱼的体质量和 SMR 转化为以 10 为底的对数,然后将对数化的体质量和 SMR 数据进行线性回归以获取回归方程和各尾鱼 SMR 的残差;再利用以下方程将所有鱼的 SMR 校正至实验鱼的平均体质量(10.17 g, $n=40$ )<sup>[23]</sup>:

$$\log_{10} V_{SMR} = \log_{10} b + a \log_{10} m + \epsilon。$$

式中: $a, b$  为常数; $m$  为单尾鱼的体质量; $\epsilon$  为实验鱼 SMR 的残差。

1.3.2 游泳行为的测定 行为观察装置为并排的两个长方体水箱,各水箱的长、宽、高分别为 75,15,30 cm;水箱中设置的安全区、危险区的水深分别为 15,5 cm(图 1)。两个水槽的 3 个外侧壁贴有不透明的环保用纸,以减少外界物体对鱼所产生的视觉干扰;透明一侧外壁则并排相对。将上述摆放形式的水箱放置于 1 个大型的恒温(25±0.5)℃水槽中,并在两个水箱的透明外壁中间放置 1 个可取的不透明隔板,隔板颜色与其他侧壁贴纸相同。当隔板拿走时,两个水槽的实验鱼相互可视;当隔板放下时,两个水槽的实验鱼无法相视。每个水箱危险区的远端置有 1 个直径 7 cm 的食物环,里面放置的 2 颗

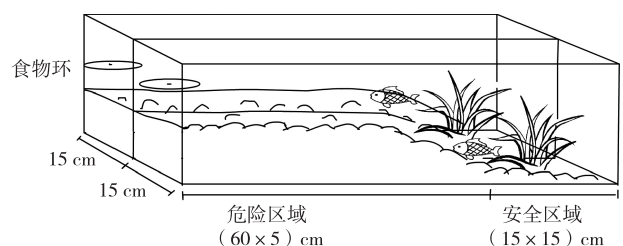


图 1 行为观察水箱

Fig. 1 The behavior observation water box

浮性饵料用于训练实验鱼发现该危险区存在食物即风险收益。在每个水箱的安全区中心置有两颗塑料水草以提供庇护作用。将单尾鱼以无空气暴露方式转移至水箱中驯化 30 min,随后用安置于行为观察装置正上方的索尼摄像机(HDR-PJ82E)进行 1 h 的录像。

对实验鱼进行饵料搜寻和危险-安全区域识别训练,具体方法为:在危险区域的食物环中放置 2 颗浮性饵料,将单尾鱼轻轻转移至安全区;30 min 后检查食物环的饲料是否存在,如果被食,继续添加 2 颗饲料;每尾鱼各进行 2 次的 1 h 饵料搜寻训练;训练结束后,将实验鱼放回各自单元格水槽暂养,如实验鱼在 1 h 内均未摄食第 1 次投放的 2 颗饲料,则在养殖单元格中投放 4 颗饵料以保证所有实验鱼的摄食量和营养状态接近。整个训练结束后,在观察单尾鱼的游泳行为时,两个水箱危险区域食物环均无食物。随机挑取 1 尾高 SMR 和 1 尾低 SMR 个体配对并固定组合,共 20 对。将每个组合的实验鱼分别转移至两个水箱的安全区驯化 30 min,且两个水箱中间具有隔板;然后用摄像机对行为观察装置中两尾实验鱼的游泳行为进行 1 h 的录像,称为测定 I。在完成测定 I 的第 2 天,再次重复 1 次测定 I 的内容,称为测定 II。因此,每尾鱼具有两个 1 h 的视频。上述测定结束后,将实验鱼放回单元格水槽中养殖,每尾鱼每日摄食 20 颗饵料,可维持自身质量和正常的营养水平。然后取出中间隔板,重复具有隔板时的相关实验步骤,获取在无隔板条件下每个组合的两个 1 h 视频。

对所获得的视频进行分析,并获取有关游泳行为参数:1) 分别计算单尾鱼在危险区域和安全区域的时间,然后计算在两个区域中的游泳状态时间,以计算运动时间比和静止时间比。其中,游泳运动是指鱼的质心发生移动的状态,如在视频中发现鱼处于质心静止、而(胸、尾)鳍在摆动的状态,则认为是鱼处于非游泳运动状态。进入安全或危险区域的标准是从鱼的头部(以鳃盖后缘)越过界限开始计时。2) 单尾鱼往返危险区域和安全区域的频率(单位:次·min<sup>-1</sup>)。3) 进入距食物环 1 倍鱼体长即约 7 cm 范围内的频率,评价实验鱼的食欲和勇敢性。4) 单次追随时间(单位:s·次<sup>-1</sup>):在无隔板条件下,首先确定进入危险区域或返回安全区域是否存在由哪尾鱼引导并完成该游泳行为。如高 SMR 个体随低 SMR 个体的质心移动而发生跟随行为,计算高 SMR 个体的跟随次数和总跟随时间;以同样方法计算低 SMR 个体的跟随次数和总跟随时间。5) 好斗性是指一尾鱼的头部朝向另一尾鱼,表现出撞击水箱内壁且摆尾频率较快的行为,获取的好斗次数及时间用于计算单次好斗持续时间(单位:s·次<sup>-1</sup>)。

#### 1.4 数据处理与统计

实验数据先用 Excel 2003 软件进行常规计算处理,再通过 SPSS 19.0 软件完成数据统计工作。所有统计值以“平均值±标准误”表示,当  $p < 0.05$  时,统计结果具有统计学意义。采用独立  $t$ -检验对高 SMR 和低 SMR 个体的形态参数和它们的 SMR 进行统计分析。采用配对  $t$ -检验对两次测定或两种环境(有无隔板)的实验表型参数的平均值进行统计分析。好斗持续时间和单次跟随时间与 SMR 差异的相关性及实验参数的重复性均采用 Pearson 相关分析。

## 2 结果

### 2.1 形态参数和 SMR

表 1 显示:高 SMR 个体的 SMR 值比低 SMR 个体的 SMR 值高出约 30%,且这一差异具有统计学意义( $p < 0.05$ );而两者的体质量、体长、肥满度等指标无统计学意义上的差异。

### 2.2 好斗频率、追随行为与 SMR 个体差异的相关性

图 2a 显示成对鲫鱼的好斗频率与 SMR 个体差异并不相关。在成对鲫鱼游泳过程中,低 SMR 个体追随高 SMR 个体以及高 SMR 个体追随低 SMR 个体的跟随强度分别为(31.0±7.2),(28.9±6.9) s·次<sup>-1</sup>,二者无统计学意义上的差异( $t = 0.412, p = 0.685$ )。图 2b,c 也显示,不论是低 SMR 个体追随高 SMR 个体还是高 SMR 个体追随低 SMR 个体,两种情况下的跟随时间与 SMR 个体差异之间均无统计学意义上的相关关系。

表 1 鲫幼鱼的形态参数和标准代谢率

Tab. 1 The morphology and standard metabolic rate of the juvenile crucian carp

实验参数	低 SMR 个体	高 SMR 个体	$t$ -检验结果
体质量/g	10.22±0.38a	10.11±0.40a	$t = 0.205, p = 0.838$
体长/cm	7.15±0.07a	7.19±0.10a	$t = 0.336, p = 0.739$
肥满度/(g·cm <sup>-3</sup> )	2.78±0.06a	2.69±0.03a	$t = 1.326, p = 0.193$
SMR/(mg·h <sup>-1</sup> )	1.5±0.1a	2.0±0.1b	$t = 4.583, p < 0.001$

注:不同字母表示高、低 SMR 个体之间参数差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )

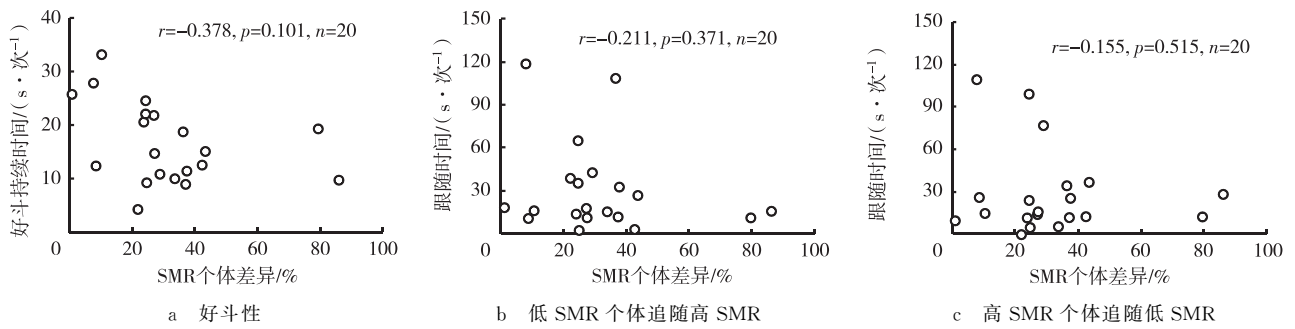
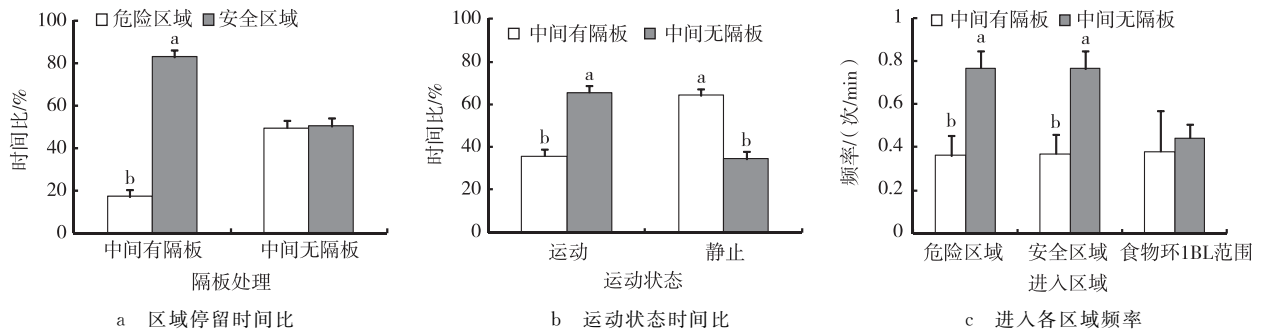


图 2 成对鲫幼鱼 SMR 个体差异与互动游泳行为的关系

Fig. 2 The relationship between individual difference in SMR and swimming behaviour in paired juvenile crucian carp

2.3 不同条件下的空间分布特征和活跃性

在两水箱中间有隔板条件下,实验鱼在安全区域的停留时间比(82.9%)明显多于在危险区域的停留时间比(17.1%);但在两水箱中间无隔板条件下,实验鱼在安全区域的停留时间(50.4%)与在危险区域的停留时间比(49.6%)无明显差异(图 3a)。实验鱼在中间有隔板的运动时间比(35.8%)显著少于中间无隔板(65.5%),但实验鱼在中间有隔板的静止时间比(64.2%)明显大于中间无隔板(34.5%)(图 3b)。在中间无隔板时鲫幼鱼不论是进入危险区域还是进入安全区域的频率均高于中间有隔板的频率,而实验鱼在中间有隔板时进入食物环 1 倍体长范围的频率(0.38 次·min<sup>-1</sup>)与中间无隔板(0.44 次·min<sup>-1</sup>)无差异(图 3c)。



注:不同小写字母表示同一隔板处理(a)、运动状态(b)和进入区域(c)的实验鱼在不同区域(a)和隔板条件(b,c)下的参数差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )

图 3 不同条件下鲫幼鱼的空间分布特征和活跃性

Fig. 3 Comparisons of spatial distribution and activity between with a board and without a board in juvenile crucian carp

2.4 游泳行为的重复性

表 2 显示:1) 在中间有隔板条件下,通过测定 I 得到的单尾鱼在危险区域的停留时间比、在安全区域的停留时间比、运动时间比及进入食物环 1 倍体长范围内频率与通过测定 II 得到的单尾鱼的上述指标均呈统计学意义上的正相关关系( $p < 0.05$ ),即这些游泳行为的特征具有较高的重复性。2) 在中间无隔板条件下,通过测定 I

表 2 鲫幼鱼实验参数的重复性

Tab. 2 The repeatability of experimental parameters in juvenile crucian carp

实验参数	中间有隔板时的 测定 I 与测定 II		中间有隔板时的 测定 I 与测定 II		中间有隔板条件与 中间无隔板条件	
	r	p	r	p	r	p
危险区域时间比	0.790	<0.001	0.565	<0.001	0.447	0.004
安全区域时间比	0.632	<0.001	0.565	<0.001	0.447	0.004
运动时间比	0.557	<0.001	0.702	<0.001	0.364	0.021
静止时间比	0.365	0.021	0.702	<0.001	0.364	0.021
进入危险区域频率	0.419	0.007	0.355	0.025	0.322	0.043
进入安全区域频率	0.388	0.013	0.351	0.026	0.322	0.043
进入 1 倍体长范围食物环频率	0.967	<0.001	0.480	0.002	0.306	0.055

注:用于中间有无隔板条件下的实验参数相关性分析的数据为两次测定数据的平均值

得到的单尾鱼在危险区域的停留时间比、在安全区域的停留时间比、运动时间比及进入1倍体长范围食物环频率与测定Ⅱ也均呈统计学意义上的正相关关系( $p < 0.05$ )。3) 除进入食物环1倍体长范围内频率外,单尾鱼在中间有隔板时的游泳行为特征数据与中间无隔板时的游泳行为特征数据均呈统计学意义上的正相关关系( $p < 0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 成对游泳行为与 SMR 个体差异的关系

在鱼类能量代谢的相关研究中,SMR 不仅影响鱼类的能量分配,而且与个体的游泳行为(如运动力竭)、生长性能等方面密切相关<sup>[23-25]</sup>。通常认为较高 SMR 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 与个性行为指标呈正相关关系<sup>[12,14]</sup>。然而,本研究发现成对鲫幼鱼的好斗性与 SMR 个体差异并不相关,这与欧鲈、锦鲤幼鱼的研究结果相似<sup>[17,26]</sup>。研究认为较为勇敢的鱼类个体倾向成为群体的领导者,而害羞的鱼类个体作为追随者<sup>[27]</sup>。本研究发现高 SMR 个体追随低 SMR 个体的跟随强度与低 SMR 个体追随高 SMR 个体的并无差异,并且与两尾鱼 SMR 的个体差异均不相关,表明 SMR 的个体差异可能不是鲫幼鱼形成领导者的影响因素。这种现象似乎没有体现出领导者与追随者的差异,可能原因在于:1) 两尾鱼曾经历食物空间分布的实验驯化,已提前预知食物地点,并且两个水箱独立分开,因而不必争夺食物和抢占栖息地的最佳空间位置;2) 实验前鲫幼鱼仅被禁食 48 h,可能不足以引发高 SMR 个体表现出强烈的摄食欲望,进而引领低 SMR 个体进入危险区寻找食物;3) 还可能是因为领导权在个体间出现转换,即群体领导者的身份在短期内会发生变化<sup>[28]</sup>,例如 1 对三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)通过轮流活动来完成协调运动<sup>[29]</sup>,这种个体间的领导权转换可能有助于减少群体的能量消耗。

#### 3.2 空间分布特征与活跃性

在成对三刺鱼研究中,拥有追随者的个体更愿意暴露于危险之中,同时也具有更高的活跃性;当两尾鱼相互看到对方时,胆小个体会接受勇敢个体的视觉信号,追随勇敢个体游出避难所<sup>[27]</sup>。然而,如果胆小个体看不到勇敢个体,自发游出避难所的时间明显增加 1 倍以上<sup>[30]</sup>。本研究的实验结果与上述研究相似,在有隔板情况下,鲫幼鱼进入食物环 1 倍体长范围的频率无明显差异,说明二者的食欲相近;然而,在无隔板情况下两尾鱼在进入危险和安全区域的频率及运动时间比显著高于有隔板时的情况。值得注意的是:在有隔板情况下,鲫幼鱼在安全区域的停留时间比较在无隔板情况下的这一指标更高;但在无隔板情况下,鲫幼鱼在危险区域的停留时间比较在有隔板情况下的这一指标更高(图 2a)。本研究结果充分表明在成对鲫幼鱼中,实验鱼之间的视觉信息交流有助于领导者(或勇敢个体)鼓励或引领追随者(或胆小个体)进入危险区域觅食。

总之,在成对鱼领导权的研究中,鲫幼鱼的游泳行为与 SMR 的个体差异程度不相关,但是实验鱼之间的视觉信息交流导致成对鲫幼鱼具有更强的活跃性和好斗性,敢于离开避难所并进入危险环境而呈现出较强的风险承担能力。未来研究可以侧重于由能量代谢介导的鱼类功能表型可塑性和个性分化、鱼类的群体决策机制以及鱼类生长代谢应对环境响应等方面研究。

#### 参考文献:

- [1] VICTORIA L P, JAMES L, ROGER K B, et al. Shoal choice in zebrafish, *Danio rerio*: the influence of shoal size and activity[J]. *Animal Behavior*, 2001, 62(6): 1085-1088.
- [2] WARD A J, AXFORD S, KRAUSE J. Mixed-species shoaling in fish: the sensory mechanisms and costs of shoal choice[J]. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 2002, 52(3): 182-187.
- [3] KRAUSE J, HOARE D, KRAUSE S, et al. Leadership in fish shoals[J]. *Fish and Fisheries*, 2015, 1(1): 82-89.
- [4] FLACK A, PETTIT B, FREEMAN R, et al. What are leaders made of? the role of individual experience in determining leader-follower relations in homing pigeons[J]. *Animal Behaviour*, 2012, 83(3): 703-709.
- [5] BARELLI C, BOESCH C, HEISTERMANN M, et al. Female white-handed gibbons (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority of access to food resources [J]. *Behaviour*, 2008, 145(7): 965-981.
- [6] NAKAYAMA S, HARCOURT J L, JOHNSTONE R A, et al. Initiative, personality and leadership in pairs of foraging fish[J]. *PLoS One*, 2012, 7(5): e36606.
- [7] FISCHHOFF I R, SUNDARESAN S R, CORDINGLEY J, et al. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*[J]. *Animal Behaviour*, 2007, 73(5): 825-831.

- [8] SIH A, BELL A, JOHNSON J. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19(7): 372-378.
- [9] METCALFE N B, HUNTINGFORD F A, GRAHAM W D, et al. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon[J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 1989, 236(1282): 7-19.
- [10] MAMUNEAS D, SPENCE A J, MANICA A, et al. Bolder stickleback fish make faster decisions, but they are not less accurate[J]. *Behavioral Ecology*, 2015, 26(1): 91-96.
- [11] JOHNSTONE R A, MANICA A. Evolution of personality differences in leadership[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(20): 8373.
- [12] BIRO P A, STAMPS J A. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(11): 653-659.
- [13] METCALFE N B, TAYLOR A C, THORPE J E. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon[J]. *Animal Behaviour*, 1995, 49(2): 431-436.
- [14] 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[J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, 1152(5): 1026-1037.
- [15] ARMSTRONG J D, MILLIDINE K J, METCALFE N B. Ecological consequences of variation in standard metabolism and dominance among salmon parr[J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2011, 20(3): 371-376.
- [16] HOOGENBOOM M O, ARMSTRONG J D, GROOTHUIS T G G, et al. The growth benefits of aggressive behavior vary with individual metabolism and resource predictability[J]. *Behavioral Ecology*, 2013, 24(1): 253-261.
- [17] 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[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(5): 1024-1033.
- [18] 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.  
PENG-HAN 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.
- [19] 曾令清, 付世建, 曹振东. 鲫(*Carassius auratus*)幼鱼标准代谢个体差异与力竭后代代谢特征及行为的关联[J]. *生态学报*, 2016, 36(6): 1746-1755.  
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*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(6): 1746-1755.
- [20] 张曦, 付世建, 彭姜岚, 等. 急性低氧对鲫鱼幼鱼血液基础指标的影响[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 28(4): 19-22.  
ZHANG X, FU S J, PENG J L, et al. The effect of acute hypoxia on blood parameters of juvenile crucian carp[J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 2011, 28(4): 19-22.
- [21] 杨亚, 吴朝伟, 付世建, 等. 鲫幼鱼易钓性与标准代谢及形态特征的关联[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2017, 34(2): 26-31.  
YANG Y, WU C W, FU S J, et al. Correlation between angling vulnerability and standard metabolic rate, and morphology in juvenile crucian carp (*Carassius auratus*) [J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 2017, 34(2): 26-31.
- [22] KILLEN S S, FU C, WU Q, et al. The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food deprivation[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(8): 1358-1365.
- [23] ZENG L Q, FU C, FU S J. The effects of temperature and food availability on growth, flexibility in metabolic rates and their relationships in juvenile common carp[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2018, 217: 26-34.
- [24] BURTON T, KILLEN S S, ARMSTRONG J D, et al. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? [J]. *Proceedings Biological Science*, 2011, 278(1724): 3465-3473.
- [25] 曾令清, 付成, 奚露, 等. 鳊幼鱼能量代谢和个性行为的个体变异及表型关联[J]. *生态学报*, 2017, 37(14): 4807-4816.  
ZENG L Q, FU C, XI L, et al. Phenotypic correlations and individual variation of energy metabolism and personality in juvenile Chinese bream (*Parabramis pekinensis*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(14): 4807-4816.
- [26] 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[J]. *生态学报*, 2010, 30(7): 1940-1945.  
CHEN Y P, CAO Z D, FU S J. Social status of juvenile *Carassius auratus* and its relationship with standard metabolic rate, critical swimming speed and blood glucose concentration [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(7): 1940-1945.
- [27] HARCOURT J L, ANG T Z, SWEETMAN G, et al. Social feedback and the emergence of leaders and followers [J]. *Current Biology*, 2009, 19(3): 248.
- [28] ACRE J, ESKRIDGE B E, ZOLLER N, et al. Adapting to

- a changing environment using winner and loser effects [C]// Conference on Genetic and Evolutionary Computation. [S. l.]: ACM, 2014: 137-144.
- [29] HARCOURT J L, SWEETMAN G, MANICA A, et al. Pairs of fish resolve conflicts over coordinated movement by taking turns[J]. *Current Biology*, 2010, 20(2): 156-60.
- [30] HARCOURT J L, SWEETMAN G, JOHNSTONE R A, et al. Personality counts: the effect of boldness on shoal choice in three-spined sticklebacks[J]. *Animal Behaviour*, 2009, 77(6): 1501-1505.

## Animal Sciences

### Correlations between Standard Metabolic Rate and Swimming Behavior in Paired Juvenile *Carassius auratus*

LING Hong, FENG Qi, CHEN Yueqin, ZHANG Jiani, REN Huan,  
PENG Jianglan, FU Shijian, ZENG Lingqing

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

**Abstract:** [Purposes] To investigate the relationship between the intraspecies differences in standard metabolic rate (SMR) and swimming behavior in the paired juvenile crucian carp (*Carassius auratus*). [Methods] A wide artificial feeding omnivorous juvenile crucian carp was used as the experimental object which were measured for SMR of 60 individuals at  $(25.0 \pm 0.5) ^\circ\text{C}$ . 20 higher and 20 lower SMR individuals were selected as the experimental fish, and were paired randomly for 20 groups with each one including one high SMR and one low SMR individual. Each pair of fish was transferred into an observation apparatus with a board between two independent tanks and videoed for fish swimming behavior under the conditions of either having a plate or no plate between two tanks. All parameters were measured two times, which named test I and test II. [Findings] 1) The aggressive frequency between two fish was not related to the difference of their SMR, and the following time was not related to individual difference in SMR. 2) When there was a plate between two tanks, the percentage time spent on staying of the safe area was significantly higher than the risky area, and the static time percentage was greatly larger than the locomotion time percentage. When there was no clapboard between two tanks, there was no difference in standing time ratio between the two areas in each tank, and the locomotion time percentage was higher than the resting time percentage for fish. 3) Whether there was a clapboard or not, the time spent on both risky area and safe area, and the frequency of entering food ring within the body length of fish in the test I was positively related with those of the test II. Except for the frequency of entering food ring within the body length range, there were positive correlations in characteristics of the swimming behavior of the single tailed fish between with a board or without a board. [Conclusions] The present study suggests that the SMR of juvenile crucian carp may not be an important characteristic of the leader during the paired swimming behavior. However, the swimming conditions of visual information communication can change the swimming behavior characteristics of fish, and the swimming behavior characteristics of fish under different experimental conditions remained a high repeatability.

**Keywords:** swimming behavior; standard metabolic rate; leadership; trade-off; *Carassius auratus*

(责任编辑 方 兴)