

单养与群养鲤幼鱼的静止代谢、游泳能力与生长性能*

夏丹阳, 沈 聪, 李 倩, 朱晓玲, 罗毅平, 庞 旭

(西南大学 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要:【目的】考察鲤(*Cyprinus carpio*)幼鱼的维持耗能、游泳能力与生长性能在单独和群体喂养间的差异。【方法】在25℃下,将鲤幼鱼分成单养组和群养组,进行为期21 d的摄食生长养殖,然后测定每尾鱼的静止代谢率(RMR)、匀加速最大游泳速度(U_{cat}),同时计算每组鱼的特定生长率(SGR)、摄食率(FR)和转化率(FE)。【结果】单养组RMR明显比群养组RMR更低,两者差异具有统计学意义($p=0.006$);两组RMR的变异系数(CV)差异无统计学意义($p=0.393$)。群养组的 U_{cat} 比单养组的 U_{cat} 更低,两者差异具有统计学意义($p=0.045$);两组 U_{cat} 的CV差异无统计学意义($p=0.093$),但群养组的 U_{cat} 变异程度比单养组的 U_{cat} 高出约87.5%。群养组FR高于单养组FR,但群养组的SGR和FE均低于单养组的SGR和FE。【结论】群养组的静止代谢较高,在行为和生理上提高了维持耗能的分配;群养组个体间的竞争加强促进了鲤幼鱼运动能力的分化,同时能量底物含量降低可能限制了运动能力。群体效应可能推高机体的能量积累成本。

关键词:竞争;能量代谢;游泳能力;生长性能;鲤鱼

中图分类号:Q178.1⁺¹

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2019)06-0036-05

由于水体具有特殊的理化性质,因而大多数鱼类会与同伴相互协调,使鱼群中的个体各方面特征保持一致,即集群行为^[1-2]。一般认为,鱼类的集群与捕食、繁殖等活动相关^[3],集群可能增强种内竞争,导致个体摄食不均、产生社群等级而压制弱者等效应^[4],从而可能影响个体的生理功能。静止代谢率(Resting metabolic rate, RMR)指鱼类在静止、禁食状态下的能量消耗,反映了鱼类的维持能量消耗和整体生理状况^[5]。研究发现,鱼类集群所致的社群等级导致个体摄食不均,使RMR的个体间差异变大^[6]。游泳是鱼类主要的运动方式,与捕食、逃逸、繁殖等行为密切相关^[7]。匀加速最大游泳速度(Constant acceleration test speed, U_{cat})是指在测试水流均匀加速的条件下,鱼类能够到达的最大游泳速度,主要反映鱼类的无氧游泳运动能力,在捕食和逃逸方面具有重要的生态学意义^[8-9]。近些年来,国际上关于鱼类社群内竞争的研究大多集中在行为学与个性方面^[2],而竞争强度导致鱼类维持代谢、游泳能力、生长性能等生理与功能方面的研究结果却较为少见。

鲤(*Cyprinus carpio*)是中国重要的养殖鱼类品种,生长快速,代谢水平个体差异较大^[10],游泳能力较强^[11]。本研究在25℃条件下,以鲤幼鱼为对象,进行个体与群体喂养,分别测定RMR、 U_{cat} 、特定生长率(SGR)、摄食率(FR)和转化率(FE),旨在研究群体效应对静止代谢、游泳能力及生长性能的影响及其中原因。

1 材料与方法

1.1 实验鱼获取与暂养

鲤幼鱼(体质量5~8 g,样本量 $n=300$)采集自重庆北碚歇马渔场,运回实验室后放置于长×宽×高为180 cm×120 cm×60 cm的循环水池中驯养14 d,驯养水为溶氧量在 $7.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上的新鲜脱氯水,温度为 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,光周期为12 h光照:12 h黑暗。采用通威公司生产的商业饲料浮料(主要成分蛋白质、脂肪、纤维、灰分和水分以质量分数计分别为:35%,3%,10%,12%和10%)每日饱足投喂1次。

1.2 实验设计

暂养结束后,挑选60尾鲤幼鱼测定体质量,并随机分成6组,每组10尾。其中3组进行单养,每尾鱼被放置

* 收稿日期:2019-05-30 修回日期:2019-07-30 网络出版时间:2019-11-25 10:35

资助项目:国家自然科学基金(No. 31702020)

第一作者简介:夏丹阳,女,研究方向为鱼类生理生态学, E-mail:544970036@qq.com;通信作者:庞旭,男,讲师,博士, E-mail:pangxu9@hotmail.com

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20191125.1034.034.html>

在长×宽×高为 9 cm×14 cm×20 cm 的独立养殖单元格中;另外 3 组进行群养,每 10 尾鱼放置在 1 个长×宽×高为 99 cm×44 cm×20 cm 的养殖水槽中。实验期间,每 2 d 更换约 10% 体积的经曝气脱氯的等温水,水温控制在(25±0.5)℃。每日 9:00 和 18:00 分别饱足投喂 1 次,群养组的投喂颗粒数与单养组摄食颗粒数总量相等,喂食 1 h 后收集剩余饲料(在此时间段内饲料均未溶解)并进行摄食量统计,为期 21 d。

1.3 生长性能的测定

喂养期结束后测量体长、体质量,测量精确度为:体长 0.1 cm、体质量 0.1 g,通过以下公式计算各项生长状况参数。

$$V_{FR} = \frac{2F_c}{(W_t + W_0)t} \times 100\%,$$

$$V_{FE} = \frac{W_t - W_0}{F_c} \times 100\%,$$

$$V_{SGR} = \frac{(\ln W_t - \ln W_0)}{t} \times 100\%。$$

其中: V_{FR} 为 FR(单位: d^{-1}), V_{FE} 为 FE, V_{SGR} 为 SGR(单位: d^{-1}); F_c 为鱼所消耗的食物总质量(单位:g), W_0 和 W_t 分别为实验鱼的初始、终末体质量(单位:g), t 为实验周期(单位:d)。

1.4 RMR 的测定

采用流水式呼吸代谢仪测量实验鱼的耗氧率(M_{O_2} ,单位: $mg \cdot h^{-1} \cdot kg^{-1}$)^[12]。实验鱼禁食 24 h 后从养殖水槽取出,测量体质量并放入呼吸代谢仪的呼吸室(规格:直径 3 cm、容积 120 mL)中适应 12 h,采用溶氧仪(HQ_{30d},美国哈希公司)于 9:00—14:00 间每 1 h 测定 1 次 M_{O_2} ,将 6 次测定的 M_{O_2} 取平均值作为实验鱼的 RMR 参数。 M_{O_2} 测量过程中的实验环境如水温、光照、溶氧等与驯化时保持一致,并在每个呼吸室的两侧都覆盖黑色盲板,避免个体间视觉交流引起的轻微活动^[5]。 M_{O_2} 计算公式为:

$$M_{O_2} = \frac{\Delta O_2 \times v}{m}。$$

其中: ΔO_2 代表空白呼吸室与装有实验鱼呼吸室的溶氧量的差值(单位: $mg \cdot L^{-1}$); v 为呼吸室流速(单位: $L \cdot h^{-1}$),通过测量 1 min 内出水口的水流量计算而来,且流速经测量前调整,保证装鱼呼吸室与空白呼吸室的溶氧量差值为 0.5~1 $mg \cdot L^{-1}$,且未造成轻度低氧环境; m 为实验鱼的终末体质量(单位:g)。由于实验鱼体质量相近,本研究未进行单位体质量的耗氧率校正。

1.5 游泳能力的测定

测定 RMR 后,将实验鱼转移至游泳仪适应 1 h,其中的水流速率为 4 $cm \cdot s^{-1}$ 。然后通过计算机设定加速度为 0.167 $cm \cdot s^{-2}$ 的匀加速水流^[13],进行游泳测定。当实验鱼不能离开游泳管后部的蜂窝板达 20 s,视为力竭,而此时的水流速率定义为该实验鱼的 U_{cat} (单位: $cm \cdot s^{-1}$)。

1.6 数据处理与统计分析

用 Excel 2003 进行实验数据的常规计算,结果以“平均值±标准误”表示。用 SPSS 22.0 进行数理统计分析。采用独立样本 t 检验比较单养、群养组间 RMR, U_{cat} ,SGR,FR 和 FE 的差异;采用 u 检验比较组间 RMR 和 U_{cat} 的变异系数(CV)的差异^[14]。当 $p < 0.05$ 时,上述分析的结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 RMR 的比较

图 1 显示:21 d 的摄食生长结束后,单养与群养的鲤幼鱼的 RMR 分别为(252.5±9.8)和(293.4±9.7) $mg \cdot h^{-1} \cdot kg^{-1}$,且群养组 RMR 比单养组 RMR 高 16.2%,两者差异具有统计学意义($p=0.006$);两者的变化范围分别为 174.0~402.0 $mg \cdot h^{-1} \cdot kg^{-1}$ 和 171.8~402.4 $mg \cdot h^{-1} \cdot kg^{-1}$;两者的 CV 分别为 21.3% 和 18.1%,无统计学意义上的差异($p=0.393$)。

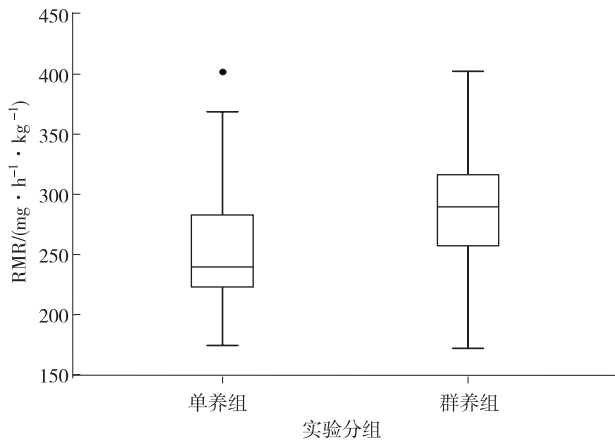
2.2 游泳能力的比较

从图 2 可以看出:21 d 的摄食生长结束后,单养与群养的鲤幼鱼 U_{cat} 分别为(72.7±1.6)和(67.6±2.0) $cm \cdot s^{-1}$,且群养组的 U_{cat} 低于单养组的 U_{cat} ,两者差异具有统计学意义($p=0.045$);两者的变化范围分别为:60~97.5 $cm \cdot s^{-1}$ 和 35~90 $cm \cdot s^{-1}$;两者的 CV 分别为 11.9% 和 16.4%,无统计学意义上的差异($p=$

0.093)。

2.3 生长状况的比较

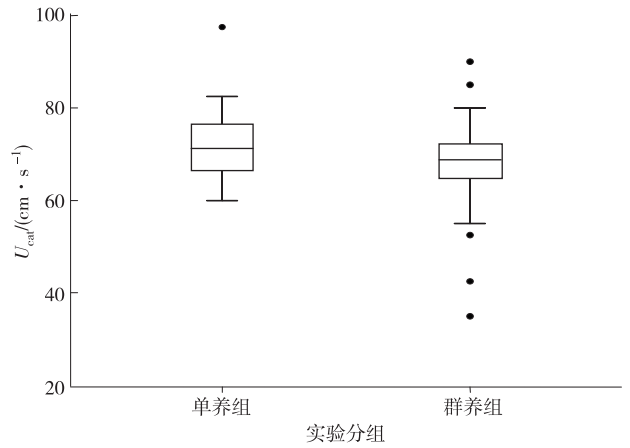
经过 21 d 摄食生长,与单养组的 SGR,FR 和 FE 相比,群养组的 SGR 降低 12.1%,FR 增加 7.9%,FE 降低 16.5%,两组的这 3 个指标间差异均无统计学意义(图 3)。



注:圆点表示可用的离群值,下同。 t 检验结果显示两组的RMR差异具有统计学意义($p=0.006$),但它们的CV差异无统计学意义($p=0.393$)。

图 1 单养组与群养组的 RMR

Fig. 1 Resting metabolic rate of individual-fed fish and group-fed fish



注: t 检验结果显示两组的 U_{cat} 差异具有统计学意义($p=0.045$),但它们的CV差异无统计学意义($p=0.093$)。

图 2 单养组与群养组的 U_{cat}

Fig. 2 Swimming performance of individual-fed fish and group-fed fish

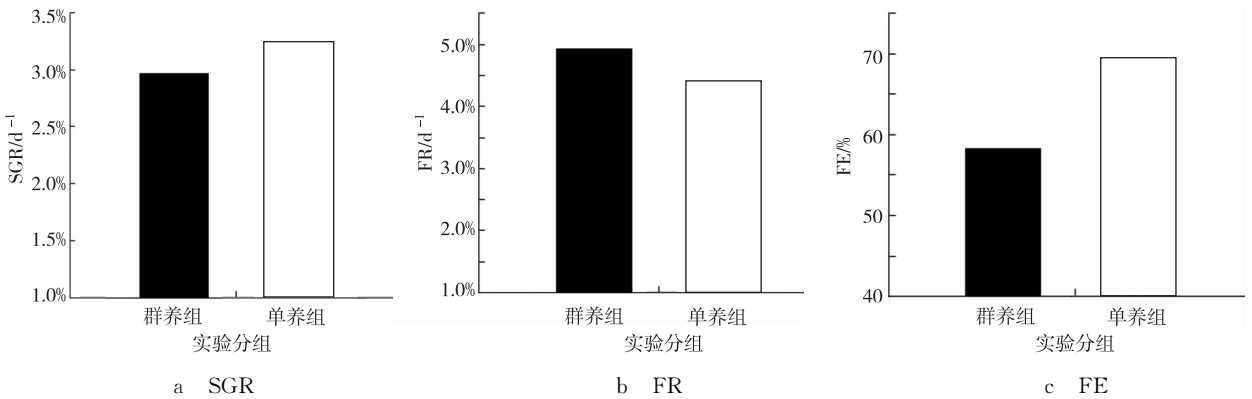


图 3 单养组与群养组的生长状况

Fig. 3 Growth conditions of individual-fed fish and group-fed fish.

3 讨论

3.1 群养对维持耗能的影响

本研究发现,鲤幼鱼的群养组 RMR 高于单养组 RMR,这与有关虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的研究结果一致^[15],表明群养提高了鱼体的代谢成本。有研究认为,鱼类在群体中自发游泳更多,且需要维持相邻距离^[2],相关的神经活动耗能增多^[15]。此外,由于群体内竞争较强,身体激素水平(如生长激素等)可能升高,也可增高个体的代谢水平^[16]。鱼类 RMR 的个体差异可能与遗传及早期生活史相关^[17]。因物种而异,大西洋鲑(*Salmo salar*)的个体差异达 5 倍^[18],欧鲈(*Dicentrarchus labrax*)的个体差异为 2.0~2.6 倍^[19]。本研究中,鲤幼鱼的 RMR 组内变异接近 4 倍,与前人对鲤鱼的研究结果相近^[10]。本研究中,群养组与单养组间的 CV 值相近,表明群养并未加剧维持耗能的个体间分化。

3.2 群养对游泳能力的影响

种内竞争可加速性状特征的分化,是演化的重要动力之一^[20]。本研究发现,群养组与单养组的 U_{cat} 个体差异分别约为 3 倍和 1.6 倍,可见群养组的 U_{cat} 比单养组的 U_{cat} 高出约 87.5%,表明群养个体的游泳能力分化更

大,其中原因可能在于:群内竞争导致个体获取的食物量不均,即使是饱足投喂,优势个体仍可能垄断食物资源^[2],而摄食和生长的差异可能导致游泳能力的差异^[21]。然而,群养组的 U_{cat} 低于单养组的 U_{cat} ,则表明群养降低了鲤幼鱼游泳能力。 U_{cat} 需要肌肉的诸多能量底物如糖类、三酰甘油、游离脂肪酸等的参与^[22-24],若这些能量底物含量降低,则可能限制游泳能力。不过,群养是否影响能量底物含量,还需要深入研究。

3.3 单养与群养对生长性能的影响

本研究中,和单养组相比,群养组的FR增加7.9%,FE降低16.5%,SGR降低12.1%,但两组这些指标的差异并无统计学意义。通常情况下,当食物资源充足时,高RMR个体的消化能力较强^[25],摄食较高^[26],生长较快^[25]。生长是有机体能量积累的过程,快速生长是很多生物重要的适应性特征^[27]。然而在本研究中,群养组摄食率和代谢水平较高,但生长率却较低,表明群养组的实验鱼尽管摄食增多,但由于维持耗能也增加,分配到生长的能量反而减少,这提示群体效应可能推高机体的能量积累成本。

参考文献:

- [1] SHAW E. Schooling fishes[J]. American Scientist, 1978, 66(2):166-175.
- [2] FU S J. Effects of group size on schooling behavior in two cyprinid fish species[J]. Aquatic Biology, 2016, 25: 165-172.
- [3] COTEABC J, SIH A. Individual sociability and choosiness between shoal types [J]. Animal Behaviour, 2012, 83(6): 1469-1476.
- [4] WARD A, WEBSTER M, HART P, et al. Intraspecific food competition in fishes [J]. Fish and Fisheries, 2010, 7(4): 231-261.
- [5] 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 Part A, 2018, 217: 26-34.
- [6] van LEEUWEN T E, ROSENFELD J S, RICHARDS J G. Effects of food ration on SMR; influence of food consumption on individual variation in metabolic rate in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. Journal of Animal Ecology, 2012, 81(2): 395-402.
- [7] PLAUT I. Critical swimming speed; its ecological relevance [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A, 2001, 131(1): 41-50.
- [8] REIDY S P, KERR S R, NELSON J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual atlantic cod [J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203(2): 347-357.
- [9] PANG X, FU S J, LI X M, et al. The effects of starvation and re-feeding on growth and swimming performance of juvenile black carp (*Mylopharyngodon piceus*) [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2016, 42(4): 1203-1212.
- [10] 张曦, 曾令清, 付世建, 等. 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 [J]. 动物学杂志, 2016, 51(3): 384-394.
- [11] ZHANG X, ZENG L Q, FU S J, et al. Intraspecific differences in standard metabolic rate and its correlations with locomotion and feeding metabolism in juvenile common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. Chinese Journal of Zoology, 2016, 51(3): 384-394.
- [12] 张缓缓, 曾燊. 6种快速游泳鲤科鱼类的形态差异及功能适应 [J]. 天津农业科学, 2015, 21(3): 71-75.
- [13] ZHANG H H, ZENG Y. Morphological differences and functional adaptation about 6 kinds of fast swimming cyprinid fish [J]. Tianjin Agricultural Sciences, 2015, 21(3): 71-75.
- [14] 付世建, 曹振东, 彭姜岚. 追赶和空气曝露时间对瓦氏黄颡鱼耗氧率的影响 [J]. 动物学杂志, 2007, 42(2): 111-115.
- [15] FU S J, CAO Z D, PENG J L. The effects of chasing and air exposing on oxygen consumption in *Pelteobag vachelli* [J]. Chinese Journal of Zoology, 2007, 42(2): 111-115.
- [16] PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The effect of temperature on repeat swimming performance in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2015, 41(1): 1-11.
- [17] 程琮, 刘一志, 王如德. 变异系数的显著性检验 [J]. 泰山医学院学报, 2009, 30(12): 897-899.
- [18] CHENG C, LIU Y Z, WANG R D. Significance test for coefficients of variation [J]. Journal of Taishan Medical College, 2009, 30(12): 897-899.
- [19] LI H W, BROCKSEN R W. Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [J]. Journal of Fish Biology, 2010, 11(4): 329-341.
- [20] HERBERT N A, ARMSTRONG J D, BJORNSSON B T. Evidence that growth hormone-induced elevation in routine metabolism of juvenile Atlantic salmon is a result of increased spontaneous activity [J]. Journal of Fish Biology, 2001, 59(3): 754-757.
- [21] 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 of the Royal Society B, 2011, 278(1724): 3465-

3473.

- [18] REID D, ARMSTRONG J D, METCALFE N B. Estimated standard metabolic rate interacts with territory quality and density to determine the growth rates of juvenile Atlantic salmon[J]. *Functional Ecology*, 2011, 25(6):1360-1367.
- [19] 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.
- [20] BOLNICK D I, AMARASEKARE P, ARAUJO M S, et al. Why intraspecific trait variation matters in community ecology[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2011, 26(4): 183-192.
- [21] BILLERBECK J M, LANKFORD E T, CONOVER D O. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition Rates. I. trade-offs with swimming performance in *Menidia menidia* [J]. *Evolution*, 2001, 55(9):1863-1872.
- [22] PEAKE S J. Gait transition speed as an alternate measure of maximum aerobic capacity in fishes[J]. *Journal of Fish Biology*, 2008, 72(9):645-655.
- [23] 汤洪芬, 曹振东, 付世建. 饥饿过程鲑鱼幼鱼静代谢、身体组成及与力竭性运动后过量耗氧的关系[J]. *水生生物学报*, 2010, 34(1):190-195.
- TANG H F, CAO Z D, FU S J. The relationship among resting metabolic rate, body composition and excess post-excess oxygen consumption during fasting in *silurus asotus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, 34(1):190-195.
- [24] ZHAO W W, PANG X, PENG J L, et al. The effects of hypoxia acclimation, exercise training and fasting on swimming performance in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2012, 38(5):1367-1377.
- [25] ALLEN D, ROSENFELD J S, RICHARDS J G. Physiological basis of metabolic trade-offs between growth and performance among different strains of rainbow trout[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, 73(10):1493-1506.
- [26] AUER S K, SALIN K, RUDOLF A M, et al. Flexibility in metabolic rate confers a growth advantage under changing food availability[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2015, 84(5):1405-1411.
- [27] WERNER E E, MITTELBACH G G. Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability[J]. *Ecology*, 1983, 64(6):1525-1539.

Animal Sciences

Resting Metabolism, Swimming Ability and Growth Performance of Juvenile *Cyprinus carpio* in Individual-Fed and Group-Fed Conditions

XIA Danyang, SHEN Cong, LI Qian, ZHU Xiaoling, LUO Yiping, PANG Xu
(Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development, Ministry of Education,
School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: [Purposes] Here it aimed to test the differences of maintenance energy consumption, swimming ability and growth performance of juvenile *Cyprinus carpio* under the individual-fed and the group-fed conditions. [Methods] Juvenile common carp were randomly divided into 'individual' and 'group' and fed for 21 days at 25 °C. Then resting metabolic rate (RMR) and the maximum constant acceleration test speed (U_{cat}) of each fish were determined and the special growth rate (SGR), feeding rate (FR), and the conversion rate (FE) of each group of fish were calculated. [Findings] The results showed that the RMR was significantly lower in the individual-fed fish than that of group-fed fish ($p=0.006$), and the difference of variable coefficient (CV) was not significant ($p=0.393$) between individual-fed fish and group-fed fish. The group-fed fish was significantly lower than that of the individual-fed fish ($p=0.045$), and the difference of CV was not significant ($p=0.093$), but the individual variation of U_{cat} in the group-fed fish is higher than of the individual-fed fish at 87.5%. FR was higher, while SGR and FE were lower in the group-fed fish than in the individual-fed fish. [Conclusions] The results showed that group-fed fish has a higher resting metabolism, suggesting an improved energy distribution for maintenance in behavior and physiology. The competition among organisms promotes the differentiation in the athletic ability of juvenile *C. carpio*, and the reduction of energy substrate content may limit athletic ability. Group effects may drive up the cost of energy accumulation in organisms.

Keywords: competition; energy metabolism; swimming ability; growth performance; *Cyprinus carpio*