生态学杂志 Chinese Journal of Ecology 2018,**37**(6):1889-1896 DOI: 10.13292/j.1000-4890.201806.009

温度对宽鳍鱲运动能力和行为特征的影响

付 成 彭姜岚 付世建*

(重庆师范大学,进化生理与行为学实验室,重庆市动物生物学重点实验室,重庆 401331)

摘 要 为了探究温度对宽鳍鱲(*Zacco platypus*)运动能力和行为特征的影响,分别在15和25 ℃的水温下对捕捞自乌江重庆武隆段的宽鳍鱲进行了为期3周的温度驯化,随后对其临界游泳能力、快速启动能力和行为特征(活跃性和隐匿行为)进行了测定。结果表明:相比25 ℃组,低温下(15 ℃)实验鱼临界游泳速度、最大代谢率、日常代谢率和代谢范围均显著降低($P<0.05$);低温下快速启动参数中最大速度、最大加速度和120 ms移动位移均显著降低($P<0.05$),但反应时滞无显著变化;此外,低温下实验鱼活跃性显著降低,而隐匿行为显著增加($P<0.05$);提示低温下宽鳍鱲运动能力的整体水平显著下降,对温度反应较为保守的快速启动反应时滞可能是低温下宽鳍鱲应对捕食压力的重要方式,而行为上降低活跃性和提高隐匿行为可能是对运动能力降低的补偿。

关键词 临界游泳;行为;低温;代谢;快速启动;宽鳍鱲

Effects of acclimation temperature on locomotion performance and behavior of pale chub.

FU Cheng, PENG Jiang-lan, FU Shi-jian* (*Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior*, *Chongqing Key Laboratory of Animal Biology*, *Chongqing Normal University*, *Chongqing* 401331, *China*).

Abstract: To examine the effects of acclimation temperature on locomotion performance and behavior of pale chub (*Zacco platypus*), fishes collected from Wujiang River were acclimated at 15 ℃ and 25 ℃ for three weeks, respectively. After that, the critical and fast-start swimming performance and behavior (activity and hiding behavior) were measured. We found that fishes acclimated under low temperature (15 ℃) had lower critical swimming speed and lower metabolic parameters (*e.g.* maximum metabolic rate, routine metabolic rate, and metabolic scope) than those acclimated under high temperature (25 ℃) ($P<0.05$). Furthermore, both the fast-start maximum velocity and maximum acceleration, distance moved in 120 ms were lower for fished acclimated under lower temperature ($P<0.05$), whereas response latency showed no difference between two groups. The behavior exhibited substantial differences between two temperatures as fish acclimated at lower temperature showed decreased spontaneous activity and increased hiding behavior ($P<0.05$). Our results suggested that pale chub adaptively regulate its swimming performance and metabolic status at low temperature, whereas the behavior compensation mechanism such as decreased spontaneous activity and increased use of shelter as well as the unchanged fast-start response latency might be adaptive strategies to cope with potential predators at low temperature.

Key words: critical swimming; behavior; low temperature; metabolism; fast-start; pale chub.

鱼类的游泳运动与生存密切关联,因此一直备受关注(Langerhans,2009;Domenici *et al.*,2010;Fu *et al.*,2015b)。根据游泳特征,可将鱼类的游泳分为稳定游泳(steady swimming)和非稳定游泳(unsteady swimming)两大类(Domenici *et al.*,2010)。其中稳定游泳主要是有氧运动,游泳过程中速度和方向保持相对稳定,通常用于在水体中保持位置,搜寻食物、栖息地和洄游等(Plaut,2001;Kieffer,2010;Fu

国家自然科学基金项目(31670418、31700340)、重庆市科委基础科学与前沿技术研究项目(cstc2017jcyjA1150)和重庆市教委科技项目(KJ1600312)资助。

收稿日期:2017-10-11 接受日期:2018-01-29

* 通讯作者 E-mail: shijianfu9@cqnu.edu.cn

et al.,2013;付世建等,2014)。研究者常使用临界游泳(critical swimming)能力来衡量鱼类的稳定游泳能力(Plaut,2001;Domenici *et al.*,2010)。鱼类临界游泳能力的常用评价指标包括临界游泳速度(critical swimming speed,U_{crit})、运动代谢率(swimming metabolic rate,MO_2),最大代谢率(maximum metabolic rate,*MMR*),单位移动距离耗能(cost of transport,*COT*)等。非稳定游泳多为无氧运动,在游泳过程中速度和方向随时发生变化(付世建等,2014),通常用于逃避捕食者、在复杂生境中巡游等(Blake,1983;Videler,1993;Domenici *et al.*,2010)。研究者常使用快速启动(fast-start)能力来衡量鱼类的非稳定游泳能力。鱼类的快速启动评价指标包括最大线速度(maximum linear velocity,V_{max}),最大线加速度(maximum linear acceleration,A_{max})和反应时滞(response latency,*T*)等(Reidy *et al.*,2000;Marras *et al.*,2010)。

鱼类自发活跃性(spontaneous activity)的高低对获取食物、逃避捕食者和其他日常活动影响显著(Peacor,2002),因此具有重要的生态学意义。较高的活跃性更利于发现食物、栖息地等资源,但鱼类在游泳过程中留下的化学和水动力学的信息可能会被周围的捕食者所捕获,进而增加被捕食风险(Hanke *et al.*,2000;Pohlmann *et al.*,2001)。在捕食压力下,隐匿场所的存在对于鱼类的生存是十分有利的(Millidine *et al.*,2006)。有研究发现,高捕食压力下,鱼类会显著降低自发活跃性并增加隐匿场所的利用率(Alvarez *et al.*,2003;Fu *et al.*,2015a)。

作为变温动物栖息地最为关键的生态因子之一,温度可能会对鱼类的生长、代谢和运动等产生重要影响(Pang *et al.*,2016)。在最适温度以下,温度的降低通常会导致鱼类生理功能的下调。已有大量研究证实,在适宜温度以下,鱼类的运动能力通常会随温度下降而降低(Lee *et al.*,2003;Peng *et al.*,2014;Pang *et al.*,2016)。然而对于有些鱼类而言,运动能力的维持对其生存至关重要,那么其运动能力对低温的反应是否会相对保守?或者通过行为策略对运动能力的降低做出补偿?宽鳍鱲(*Zacco platypus*)是一种喜好激流生境的小型鲤科鱼类,在高捕食压力的生境中也有广泛的分布(Yan *et al.*,2013;Fu *et al.*,2015b),可能对稳定和非稳定游泳都有着较强的依赖。驯化水温(25和15 ℃)的设置参考长江流域夏季和冬季的季节性水温波动(Pang *et al.*,2014)。因此,本研究选取宽鳍鱲为研究对象,分别在25 ℃和15 ℃下考察其运动能力和行为特征,探讨该小型鲤科鱼类对低温的适应策略,拟为相关生理生态学研究提供基础数据和参考。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源与驯养

实验用宽鳍鱲(4~10 g)捕捞自乌江重庆武隆段(29°02′N,107°50′ E;水温21 ℃),在本实验室中放入自净化循环控温水槽(1.2 m×0.55 m×0.55 m)中驯养1个月。驯养期间,实验鱼每天以冰冻红线虫搭配商业饵料投喂一次至饱足,投喂30 min后清理剩余饵料和粪便。水温控制在(20±1)℃,以充气泵不断向水体中充入空气使水中溶氧接近饱和,日换水量约为总水量的10%~20%;光周期为12L∶12D。

1.2 实验方案

驯养结束后,将所有实验鱼随机分为两组:15和25 ℃组。两组分别以1 ℃·d^{-1}的速率从驯养温度(20 ℃)开始升温(通过加热棒实现)或降温(通过冷水机实现),达到设定温度后,维持3周的温度驯化(Pang *et al.*,2016)。温度驯化期间除温度不同外,其余养殖方式与前期驯养完全一致。温度驯化完成后,为了避免身体大小对运动和行为造成的影响,分别从15 ℃(体重:7.23±0.52 g;体长:7.8±0.19 cm)和25 ℃组(体重:6.86±0.38 g;体长:7.58±0.15 cm)挑选10尾身体健康,大小接近的宽鳍鱲雌鱼,依次进行活跃性、隐匿行为、快速启动和临界游泳能力的测定。

1.3 参数测定

1.3.1 活跃性的测定 3周的温度驯化结束后禁食48 h,首先进行活跃性的测定。将单尾实验鱼分别转移至圆形的行为观察装置(120 L)中进行隔夜驯化。装置内水深12 cm,用以降低实验鱼在水体中的垂直移动(Smith *et al.*,2009)。在第2天的09:00、12:00和15:00分别对实验鱼进行20 min的行为拍摄。所拍摄视频使用行为学软件EthoVision XT 9进行分析。实验鱼在20 min内的移动距离(m)即定义为活跃性(Fu *et al.*,2015a),取3次拍摄的平均值。

1.3.2 隐匿行为的测定 活跃性测定完成后,捞出实验鱼,更换观察装置中的水,并在装置中构建一隐匿场所。隐匿场所使用3块石头(收集自乌江河边)搭建而成,约15 cm×10 cm,大约占整个观测装

置横截面积的 13%。石头下方留有较大的空间供实验鱼隐藏。完成后将实验鱼重新转移至装置中隔夜驯化。在第 2 天的 09:00,12:00 和 15:00 分别对实验鱼进行 20 min 的行为拍摄。所拍摄视频使用行为学软件 EthoVision XT 9 进行分析。实验鱼在隐匿场所中停留的累计时间占总时间(20 min)的百分比即定义为隐匿行为(%),取 3 次拍摄的平均值。

1.3.3 快速启动能力的测定　实验鱼隐匿行为测定完成后恢复 3 d,随后禁食 48 h 开始快速启动能力的测定。使用湿毛巾裹住单尾实验鱼(留出后背),将一小颗白色的泡沫球(直径约 1 mm,质量<0.001 g)用少量胶水粘附在实验鱼背部的质心位置(Fu *et al.*,2015b)。随后将实验鱼转移至快速启动测定水槽(40 cm×40 cm×15 cm)中进行 1 h 的恢复和适应(Fu *et al.*,2015b)。测定水槽水深 8 cm,水槽底部铺有方形网格,用于后续的距离校正。适应结束后待实验鱼游至测定水槽中央位置时,打开高速相机(A504K,德国 Basler 公司;500 帧每秒),随后给予实验鱼一次电刺激(电场强度 0.55 V · cm^{-1},持续时间 50 ms)(贺晓科等,2011),电刺激装置安装有发光二极管作为指示灯用以记录电刺激的开始时间。高速相机纪录下电刺激引起的实验鱼快速启动逃逸反应的全过程,拍摄的序列照片随后使用 TpsUtil 和 TpsDig 软件来分析整个逃逸过程中实验鱼质心的移动轨迹。为减小误差,实验鱼质心的轨迹进行 5 点 3 次平滑化处理(Domenici *et al.*,2008)。快速启动参数计算:最大线速度(V_{max},cm · s^{-1}),最大线加速度(A_{max},m · s^{-2}),120 ms 内的移动距离($S_{120\ ms}$,cm)和反应时滞(R,ms)。其中 V_{max} 和 A_{max} 分别为实验鱼逃逸过程中质心移动的最大线性速度和加速度。$S_{120\ ms}$ 为实验鱼逃逸过程中电刺激开始后前 120 ms 实验鱼质心的移动总路程。参数 T 是实验鱼从电刺激开始(LED 灯亮)到逃逸反应开始的时间间隔(Yan *et al.*,2015)。

1.3.4 临界游泳能力和代谢率测定　快速启动测定完成后恢复 3 d,随后禁食 48 h 开始临界游泳和代谢率的测定。将单尾实验鱼转移至 Blazka 式游泳代谢测定仪中进行 U_{crit} 和代谢率的测定(Fu *et al.*,2015b)。游泳代谢测定仪包括游泳管、调速电机、电机驱动器、计算机、稳压电源、溶氧仪等(Fu *et al.*,2015b)。其中主体结构为游泳管(总体积 3 L),由透明有机玻璃构成,包含内、外管。实验鱼位于内管(横截面积 19.9 cm^2)之中,内管两端安装有蜂窝状导流装置,用于稳定水流和防止实验鱼逃逸。水流速度的调节通过计算机端控制调速电机的转速来实现。将实验鱼转移至游泳管之后进行 2 h 的适应,适应期间游泳管密封盖打开用于换水,水流速度为 3 cm · s^{-1}。

适应结束后,水流速度控制在 3 cm · s^{-1} 维持 20 min(用于测定日常代谢率),完成后在 5 min 内将水流速度缓缓调节至 24 cm · s^{-1},随后每隔 20 min 水流速度增加 6 cm · s^{-1},直至实验鱼力竭(Fu *et al.*,2013)。力竭的判断标准为实验鱼不能在游泳管中保持位置而被冲到导流筛板上持续 20 s(Lee *et al.*,2003)。U_{crit} 的计算使用以下公式(Brett,1964):

$$U_{crit} = U + (t/T) \times \Delta U \quad (1)$$

式中,U 是实验鱼完整游完的最大速度(力竭前一档速度,cm · s^{-1});ΔU 为每一档的水流速度增量(6 cm · s^{-1});T 是每一档的游泳时间(20 min);t 是实验鱼在最大速度档(最后一档)的实际游泳时间(min)。

实验鱼游泳过程中测定其代谢率,即为运动代谢率。其中水流速度为 3 cm · s^{-1} 时测定的代谢率作为日常代谢率(routine metabolic rate,*RMR*)(Fu *et al.*,2013),用以反映实验鱼的日常能量消耗。测定时盖上游泳管密封盖,在封闭模式下,通过小水泵将管内水不断抽出经过溶氧探头和冷凝管返回游泳管,完成溶氧测定和水体冷却。每 2 min 记录一次管中溶氧水平,用于计算实验鱼的代谢率,计算公式如下(Yan *et al.*,2013):

$$MO_2 = 60 \times (S_t - S_0) \times v/m \quad (2)$$

式中,MO_2 为实验鱼的运动代谢率(mg O_2 · kg^{-1} · h^{-1});S_t 和 S_0(斜率,mg O_2 · L^{-1} · min^{-1})分别为游泳管内有鱼和无鱼状态下溶氧水平的下降率(用以扣除细菌耗氧),通过氧含量(mg O_2 · L^{-1})与时间(min)的线性回归计算而来;v 是游泳管的总体积(3 L);m 为实验鱼的体重(kg)。测定过程中的最大 MO_2 定义为最大代谢率 *MMR*,作为实验鱼代谢能力的指标。不同温度下宽鳍鱲 $MO_2(y)$ 和游泳速度(x)的关系通过以下的公式进行拟合:

$$y = a \times e^{bx} \quad (3)$$

式中,a 为游泳速度为 0 时的 MO_2,b 为常数作为游泳效率的衡量指标。代谢范围(*MS*)为 *MMR* 与 *RMR* 的差值。

单位距离移动耗能 *COT*(J · kg^{-1} · m^{-1})用以衡量实验鱼整个游泳过程中的游泳效率,使用以下的

公式进行计算：

$$COT = MO_2/3600\times100\times13.56/V \quad (4)$$

式中，V 表示实验鱼的游泳速度（$cm\cdot s^{-1}$），13.56 为氧热当量系数（$J\cdot mg^{-1}\ O_2$）。COT 值越大代表游泳效率越低。

1.4 数据分析

实验数据采用 Excel 2010 进行常规计算，使用 SPSS 17 进行统计分析。统计值均以平均值±标准误（Mean±SE）表示，显著水平为 $P<0.05$。15 与 25 ℃组之间各参数（临界游泳、快速启动和行为）的差异使用 t 检验进行统计分析。MO_2 取对数后与游泳速度为线性关系，通过两直线差异性检验统计 15 和 25 ℃组两条直线之间的斜率和截距有无显著性差异。$\ln(MO_2)$ 与游泳速度的关系方程通过 Excel 拟合获得，该关系方程通过公式（4）将 MO_2 替换为 COT 即可获得 COT 与游泳速度的关系方程。温度和游泳速度对 COT 的影响使用双因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 温度对宽鳍鱲临界游泳速度和代谢率的影响

15 ℃组实验鱼 U_{crit} 和 MMR 均显著低于 25 ℃组（$P<0.05$；图 1），相比 25 ℃组，降幅分别为 12.45%和 37.49%。此外，15 ℃组 RMR 和 MS 也均显著低于 25 ℃组（$P<0.05$；图 1），降幅分别为 67.71%和 24.25%。

随着游泳速度的增加，15 和 25 ℃实验鱼 MO_2 均显著提高（$P<0.05$；图 2），但 15 ℃下 MO_2 增加的更为迅速（斜率更大，$P<0.05$）；此外，25 ℃组拟合直线的截距显著高于 15 ℃组（$P<0.05$）。15 与 25 ℃组 $\ln(MO_2)$（y）与游泳速度（x）的关系可以分别描述为 $y=0.0423x+4.3504$（$R^2=0.697$）和 $y=0.0255x+5.5335$（$R^2=0.590$）。

温度对 COT 影响显著，游泳速度对 COT 影响不显著但二者对 COT 的影响存在交互作用（$P<0.05$；图 2）。低流速下 15 ℃组游泳效率高于 25 ℃组，但随着游泳速度的提高，两组之间游泳效率逐渐接近。

2.2 温度对宽鳍鱲快速启动逃逸能力的影响

15 ℃组实验鱼快速启动参数中最大速度（V_{max}），最大加速度（A_{max}）和 120 ms 移动位移（S_{120ms}）均显著低于 25 ℃组（$P<0.05$；图 3），且相比 25 ℃组分别降低了 16.88%，29.9%和 40.4%。而快速启动反应时滞（R）两组之间未表现出显著性差异（$P=0.622$；图 3）。

2.3 温度对宽鳍鱲活跃性和隐匿行为的影响

15 ℃实验鱼的活跃性显著低于25 ℃组（$P<$

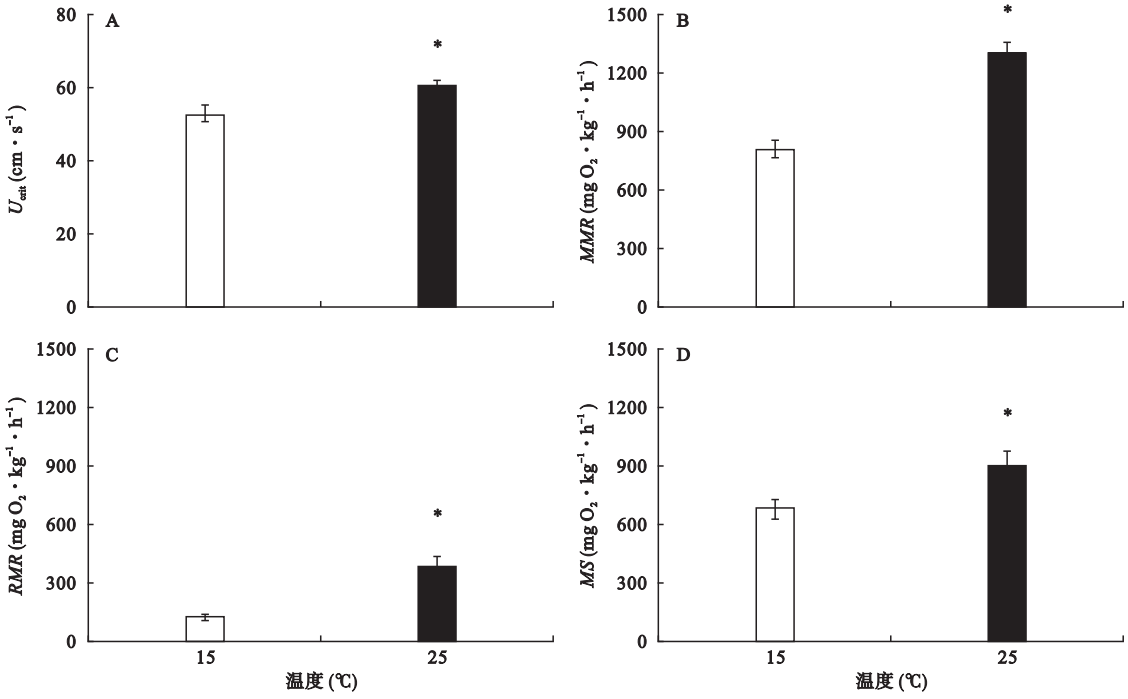

图 1 温度对宽鳍鱲临界游泳速度和代谢率的影响

Fig.1 The effects of temperature on critical swimming speed and metabolic rate in pale chub

* 表示 15 与 25℃组之间差异显著（$P<0.05$）。

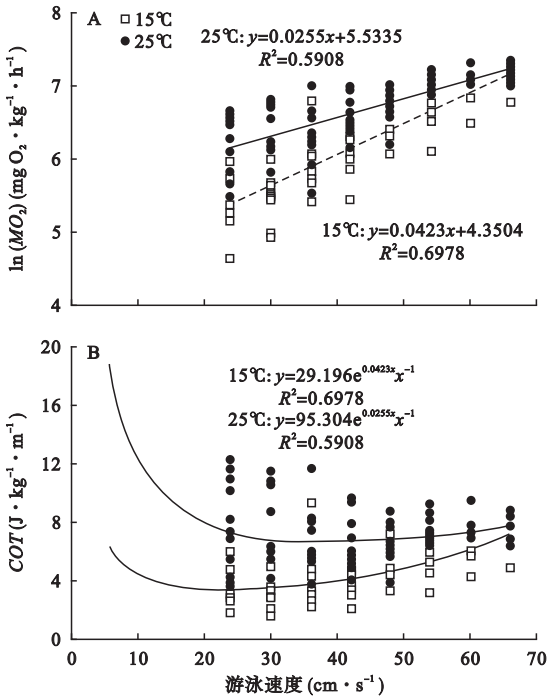

图 2　温度对宽鳍鱲游泳代谢率(MO_2)和游泳效率(COT)的影响

Fig.2　The effects of temperature on swimming metabolic rate (MO_2) and swimming efficiency (COT) in pale chub

0.05;图 4),而隐匿行为 15 ℃组显著高于 25 ℃组($P<0.05$;图 4)。

3　讨　论

3.1　温度对宽鳍鱲临界游泳能力的影响

温度作为生物最重要的生态因子之一对鱼类的生理功能具有重要影响(Zeng *et al.*,2009)。在一定温度范围内,温度的下降通常伴随着鱼类生理功能的下调。临界游泳能力对激流生境中的宽鳍鱲而言至关重要,本研究中,相对于 25 ℃,低温下实验鱼 U_{crit} 和 *MMR* 均显著降低。此外,低温下 *RMR* 和 *MS* 也显著下降。实验鱼 U_{crit} 的降低可能由其身体内外环境的改变所致。在外部环境方面:水温降低导致水体黏度增加,进而水阻增大(Temple *et al.*,1997),使得鱼类在相同速度下游泳时能耗更高。在内部环境方面:低温下肌肉组织有氧代谢酶活性降低,线粒体功能下调导致肌肉代谢能力下降(Guderley,2004),白肌过早使用(Claireaux *et al.*,2006);心-鳃系统,如心输出量、心率等功能降低(Claireaux *et al.*,2000;Joaquim *et al.*,2004)。本研究中,低温下实验鱼 *RMR*、*MMR* 和 *MS* 均显著降低也证实了这一点。然而,我们发现,低温下 *MMR* 下降了 37.49%,而 U_{crit} 仅降低了 12.45%,这可能与低温和低游泳速度下宽鳍鱲较高的游泳效率有关(图 2B)。

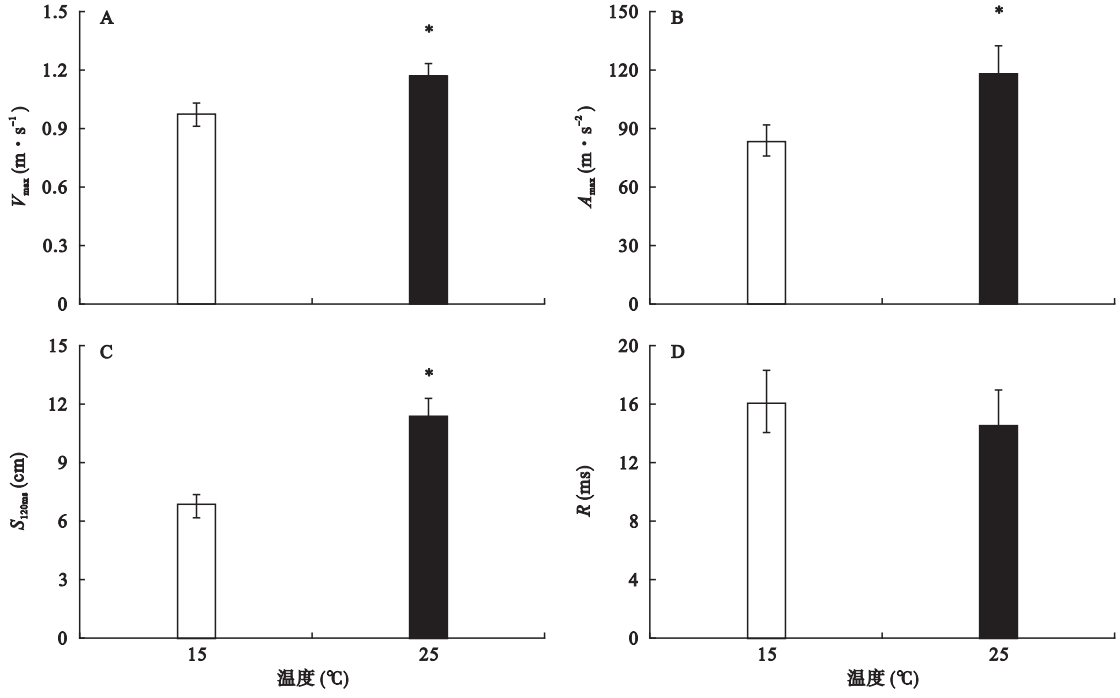

图 3　温度对宽鳍鱲快速启动游泳能力的影响

Fig.3　The effects of temperature on fast-start swimming performance in pale chub

* 表示 15 与 25 ℃组之间差异显著($P<0.05$)。

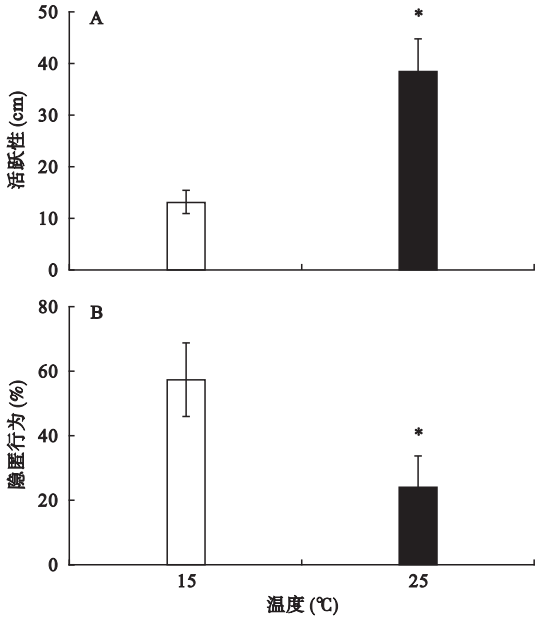

图 4 温度对宽鳍鱲行为特征的影响

Fig.4 The effects of temperature on behavior in pale chub

* 表示 15 与 25 ℃组之间差异显著($P<0.05$)。

3.2 温度对宽鳍鱲快速启动运动能力的影响

鱼类的快速启动能力对于其逃避捕食者十分关键,以往研究发现,即使在极端环境如长期饥饿下,鱼类的快速启动能力仍具有较强的保守性(Yan *et al.*,2015)。例如,饥饿长达 30 天之久的南方鲇(*Silurus meridionalis*)幼鱼,其快速启动参数中 V_{max}、A_{max} 以及 R 均无显著性变化,仅 S_{120ms} 显著降低(Yan *et al.*,2015)。本研究中的宽鳍鱲捕捞自乌江重庆武隆段,该区域水体捕食压力较大(Fu *et al.*,2013),因此宽鳍鱲对快速启动能力可能具有较强的依赖性。研究发现,在低温下实验鱼快速启动 V_{max}、A_{max} 和 S_{120ms} 均显著降低,而 R 无显著性变化。低温下快速启动参数中 V_{max}、A_{max} 和 S_{120ms} 的显著降低除了由于水阻增加,可能也与低温下能量底物如磷酸肌酸,ATP 等储量降低有关(Kieffer,2000)。低温下宽鳍鱲的反应时滞保持相对不变对于其应对生境中的捕食者可能极为重要。相关研究也暗示,鱼类的快速启动反应时滞对捕食胁迫反应非常敏感(Fu *et al.*,2015b;Fu,2015;刘海生等,2016)。这也提示:对于鱼类而言,较为重要的功能可能遭遇环境变动时更为保守。

3.3 温度对宽鳍鱲行为特征的影响

较为积极的行为策略如增加活跃性和减少隐匿行为通常利于鱼类寻找更多食物、配偶和栖息地等资源,但也会带来一定的代价,例如耗能增加,更容易被捕食者发现等等(Milinski *et al.*,1978;Billerbeck *et al.*,2001;Stoks *et al.*,2003)。以往关于温度对鱼类行为特征影响的研究结果不尽相同,例如黄雀鲷(*Pomacentrus moluccensis*)活跃性随温度升高而升高(Biro *et al.*,2010),鲤(*Cyprinus carpio*)的活跃性却随温度升高而降低(付成等,2012),而鳊(*Parabramis pekinensis*)的活跃性并未随温度出现显著性变化(彭静等,2016)。可能由于行为策略的选择取决于该种策略风险与收益的权衡,也与鱼种以及鱼类所处的生理状态有关。本研究中,低温下,宽鳍鱲活跃性降低,此外隐匿行为增加,表现出一种较为保守的行为策略。一方面可能是低温下生理生化机能下调、代谢功能降低所致(Claireaux *et al.*,2000;Joaquim *et al.*,2004);另一方面,这种行为策略可能是对运动能力降低所做出的补偿,因为降低活跃性和提高隐匿行为会降低被捕食者发现的几率(Lehtiniemi,2005)。此外,低温下虽然食物资源丰度降低(Post *et al.*,2001),但鱼类的代谢率也显著下调导致其对食物的需求并非十分紧迫,这可能是低温下宽鳍鱲活跃性降低,隐匿行为增加的另一原因。

参考文献

付 成, 曹振东, 付世建. 2012. 温度和饥饿对鲤鱼幼鱼静止代谢率及自发运动的影响. 动物学杂志, **47**(2): 85-90.

付世建, 曹振东, 曾令清, 等. 2014. 鱼类游泳运动-策略与适应性进化. 北京: 北京出版社.

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.

刘海生, 曾令清, 曹振东, 等. 2016. 捕食胁迫对中华倒刺鲃避敌能力的影响及其生理和行为机制. 生态学报, **36**: 85-90.

彭 静, 曾令清, 曹振东, 等. 2016. 恒温和周期性变温对鳊幼鱼自发运动的影响. 重庆师范大学学报: 自然科学版, **33**(3): 27-30.

Alvarez D, Nicieza AG. 2003. Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: The role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology*, **63**: 1565-1577.

Billerbeck JM, Lankford JTE, Conover DO. 2001. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-offs with swimming performance in Menidia menidia. *Evolution*, **55**: 1863-1872.

Biro PA, Beckmann C, Stamps JA. 2010. Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish. *Proceedings of the Royal Society B*,

277: 71-77.

Blake RW. 1983. Fish Locomotion. Cambridge: Cambridge University Press.

Brett JR. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of Fisher Research Board Canada*, **21**: 1183-1226.

Claireaux G, Couturier C, Groison AL. 2006. Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Experimental Biology*, **209**: 3420-3428.

Claireaux G, Webber DM, Lagardère JP, *et al.* 2000. Influence of water temperature and oxygenation on the aerobic metabolic scope of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Sea Research*, **44**: 257-265.

Domenici P, Kapoor BG, 2010. Fish locomotion: An Eco-ethological Perspective. Enfiel: Science Publishers.

Domenici P, Turesson H, Brodersen J, *et al.* 2008. Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**: 195-201.

Fu C, Cao ZD, Fu SJ. 2013. The effects of caudal fin loss and regeneration on the swimming performance of three cyprinid fish species with different swimming capacities. *Journal of Experimental Biology*, **216**: 3164-3174.

Fu C, Fu SJ, Cao ZD, *et al.* 2015a. Habitat-specific anti-predator behavior variation among pale chub (*Zacco platypus*) along a river. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **48**: 267-278.

Fu C, Fu SJ, Yuan XZ, *et al.* 2015b. Predator-driven intra-species variation in locomotion, metabolism and water velocity preference in pale chub (*Zacco platypus*) along a river. *Journal of Experimental Biology*, **218**: 255-264.

Fu SJ. 2015. Flow and stress acclimation both enhance predator avoidance in a common cyprinid fish. *Aquatic Biology*, **24**: 1-8.

Fu SJ, Cao ZD, Yan GJ, *et al.* 2013. Integrating environmental variation, predation pressure, phenotypic plasticity and locomotor performance. *Oecologia*, **173**: 343-354.

Guderley H. 2004. Locomotor performance and muscle metabolic capacities: Impact of temperature and energetic status. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, **139**: 371-382.

Hanke W, Brucker C, Bleckmann H. 2000. The ageing of the low-frequency water disturbances caused by swimming goldfish and its possible relevance to prey detection. *Journal of Experimental Biology*, **203**: 1193-1200.

Joaquim N, Wagner GN, Gamperl AK. 2004. Cardiac function and critical swimming speed of the winter flounder (*Pleuronectes americanus*) at two temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **138**: 277-285.

Kieffer JD. 2000. Limits to exhaustive exercise in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **126**: 161-179.

Kieffer JD. 2010. Perspective-Exercise in fish: 50+ years and going strong. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **156**: 163-168.

Langerhans RB. 2009. Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**: 1057-1075.

Lee CG, Farrell AP, 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. *Journal of Experimental Biology*, **206**: 3239-3251.

Lehtiniemi M. 2005. Swim or hide: Predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. *Journal of Fish Biology*, **66**: 1285-1299.

Marras S, Claireaux G, McKenzie DJ, *et al.* 2010. Individual variation and repeatability in aerobic and anaerobic swimming performance of European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Journal of Experimental Biology*, **213**: 26-32.

Milinski M, Heller R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature*, **275**: 642-644.

Millidine KJ, Armstrong JD, Metcalfe NB. 2006. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon. *Functional Ecology*, **20**: 839-845.

Pang X, Fu SJ, Zhang YG. 2016. Acclimation temperature alters the relationship between growth and swimming performance among juvenile common carp (*Cyprinus carpio*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **199**: 111-119.

Pang X, Yuan XZ, Cao ZD, *et al.* 2014. The effects of fasting on swimming performance in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) at two temperatures. *Journal of Thermal Biology*, **42**: 25-32.

Peacor SD. 2002. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecology Letters*, **5**: 77-85.

Peng J, Cao ZD, Fu SJ. 2014. The effects of constant and diel-fluctuating temperature acclimation on the thermal tolerance, swimming capacity, specific dynamic action and growth performance of juvenile Chinese bream. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **176**: 32-40.

Plaut I. 2001. Critical swimming speed: Its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **131**: 41-50.

Pohlmann K, Grasso FW, Breithaupt T. 2001. Tracking wakes: The nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**: 7371-7374.

Post JR, Parkinson EA. 2001. Energy allocation strategy in young fish: Allometry and survival. *Ecology*, **82**: 1040-1051.

Reidy SP, Kerr SR, Nelson JA. 2000. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual atlantic cod. *Journal of Experimental Biology*, **203**: 347-357.

Smith KL, Miner JG, Wiegmann DD, *et al.* 2009. Individual differences in exploratory and antipredator behaviour in juvenile smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Behaviour*, **146**: 283-294.

Stoks R, McPeek MA, Mitchell JL. 2003. Evolution of prey behavior in response to changes in predation regime: Damselflies in fish and dragonfly lakes. *Evolution*, **57**: 574-585.

Temple GK, Johnston IA. 1997. The thermal dependence of fast-start performance in fish. *Journal of Thermal Biology*, **22**: 391-401.

Videler JJ. 1993. Fish Swimming. London: Chapman & Hall.

Yan GJ, He XK, Cao ZD, *et al*. 2013. An interspecific comparison between morphology and swimming performance in cyprinids. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**: 1802-1815.

Yan GJ, He XK, Cao ZD, *et al*. 2015. Effects of fasting and feeding on the fast-start swimming performance of southern catfish *Silurus meridionalis*. *Journal of Fish Biology*, **85**: 605-614.

Zeng LQ, Cao ZD, Fu SJ, *et al*. 2009. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, **153**: 125-130.

作者简介 付 成,男,1988 年生,博士,研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: chengfu@cqnu.edu.cn

责任编辑 李凤芹