

doi: 10.7541/2018.092

## 异育银鲫易钓性的表型基础和生态结果及饥饿响应

曾令清 李梦露 夏茂芹 古方慧 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:** 为考察鲤科鱼类易钓性种内差异的表型基础、生态结果及饥饿响应, 研究以异育银鲫(*Carassius auratus gibelio*)幼鱼为实验对象, 在饥饿前(对照组)测定其表型特征(能量代谢、游泳能力和个性行为)并垂钓, 随后在饥饿1周后再次垂钓(饥饿组), 最后进行2周的恢复摄食生长实验(恢复组)。垂钓实验具有4个重复, 每个重复的样本量为40尾, 垂钓1.5h即停止, 垂钓20尾为钓出组, 剩余20尾为未钓出组。研究发现: 除钓出组的相对代谢空间(FAS)小于未钓出组外, 钓出组的外部形态(体重、体长和肥满度)、能量代谢参数(标准代谢率SMR、最大代谢率MMR和代谢空间AS)、游泳能力(最大匀加速游泳能力 $U_{cat}$ 和最大有氧运动能力 $U_{gt}$ )及个性行为(探索性、活跃性和勇敢性)与未钓出组均无明显差异(所有 $P>0.05$ ); 在经历捕食者模拟袭击后, 实验鱼勇敢性的潜伏时间比大于探索性, 导致勇敢性的运动时间比和穿门频率小于探索性。SMR与 $U_{cat}$ 及 $U_{gt}$ 不相关( $P>0.05$ ), 但MMR和AS与 $U_{cat}$ 及 $U_{gt}$ 均呈正相关( $P<0.05$ ); 能量代谢参数与个性行为存在部分相关。饥饿增加异育银鲫的垂钓总时间、单尾平均垂钓时间和单尾垂钓时间的变异系数。钓出组在饥饿期的特定生长率(SGR)小于未钓出组, 而恢复期钓出组的SGR与未钓出组无显著差异; 除MMR和AS外, SMR与饥饿期及恢复期的SGR均呈负相关( $P<0.05$ ), 即SMR越高个体在饥饿期间的体重下降更快, 在恢复摄食后生长却较慢。研究表明: 异育银鲫幼鱼的易钓性可能不具备表型基础, 并且因环境食物匮乏而降低; 虽然饥饿期间两种易钓性表型个体的生态结果存在差异, 但该生长差异在营养恢复后消失, 表明异育银鲫的易钓性具有一定的环境依赖性。

**关键词:** 易钓性; 能量代谢; 游泳性能; 个性行为; 生态结果; 异育银鲫

**中图分类号:** S965.1      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-3207(2018)04-0751-11

易钓性(Vulnerability to angling)是指鱼类个体在垂钓过程中的可捕性, 被认为是一种具有遗传基础的复杂表型<sup>[1, 2]</sup>, 在鱼类种间或种内均存在<sup>[3, 4]</sup>。过往研究认为鱼类易钓性可能与其他表型特征(如形态大小和能量代谢等)有关, 即易钓性具有表型基础(Phenotypic basis)<sup>[4]</sup>, 如较高标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)和最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)及较大的鱼类个体更易被钓, 反之亦然<sup>[4, 5]</sup>。然而, 作为决定鱼类生存适合度的游泳能力以及影响摄食生长的个性行为与易钓性的相关研究鲜有报道<sup>[6, 7]</sup>。我国江河湖泊等水系错综复杂, 生存其中的鲤科鱼类种类繁多、资源丰富。因此, 本研究目标之一是考察鲤科鱼类的易钓

性是否具有表型基础。

季节变化、昼夜更替和人为活动等因素常导致自然水体食物丰度发生明显波动。当环境食物丰度极为匮乏时, 饥饿便成为一种常见胁迫因子, 不仅改变鱼类的外部形态、能量代谢和机体的生理功能<sup>[8, 9]</sup>, 而且降低与捕食或逃逸相关的游泳能力<sup>[10, 11]</sup>。当环境食物丰度恢复后, 鱼类特别是仔幼鱼通过大量摄食而提高体内营养水平和生理机能, 以期加速个体的生长发育<sup>[12]</sup>。在上述复杂多变环境中, 鱼类营养状态的改变必然影响机体的生理功能, 进而潜在影响易钓性(如短期饥饿可能提高易钓性), 这种表型关联的适应性调整通常具有一定的生态结果(如生长性能)<sup>[13-15]</sup>。因此, 本研究目标

收稿日期: 2017-11-10; 修订日期: 2018-03-15

基金项目: 国家自然科学基金(31300341); 重庆市自然科学基金(cstc2017jcyjA0029); 重庆市高等学校青年骨干教师资助计划(CQJW-02060301-1714); 重庆师范大学青年人才拔尖培育计划(02030307-00027)资助 [Supported by the National Science Foundation of China (31300341); Project of the Natural Science Foundation of Chongqing (cstc2017jcyjA0029); Foundation for University Key Teacher by the Chongqing Education Commission (CQJW-02060301-1714); Project of the Youth Top-notch Talent Support Program of Chongqing Normal University (02030307-00027)]

通信作者: 曾令清, E-mail: lingqingzeng@hotmail.com

之二是考察饥饿对鲤科鱼类易钓性的影响及不同营养状态下易钓性的生态结果。

异育银鲫(*Carassius auratus gibelio*)是利用天然雌核发育的方正银鲫为母本,以兴国红鲤为父本,经人工授精繁育的养殖品种;该种鱼不仅具有食性广、生长快、抗逆性强等优良的经济性状,而且还是备受研究人员关注的实验材料<sup>[16]</sup>。为考察鲤科鱼类易钓性的表型基础和生态结果及饥饿响应,本研究以异育银鲫幼鱼为实验对象,测定正常营养水平下实验鱼的表型特征(形态、能量代谢、游泳能力和个性行为)和易钓性,随后考察实验鱼易钓性的饥饿响应及恢复摄食后的生长性能,不仅为鱼类易钓性的相关研究提供基础资料,而且还为经济鱼类的生态养殖、垂钓管理和科学实践提供有益参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼驯化

于重庆市当地人工养殖基地购买异育银鲫幼鱼,运回后在重庆师范大学进化生理与行为学实验室3个循环控温水槽中驯化1个月。为便于区分不同异育银鲫幼鱼个体,本研究选取大小相近的180尾作为实验鱼,随后对鱼进行PIT(Passive Integrated Transponder)数字标签( $\Phi$  2 mm $\times$ 7 mm)体内植入,实验鱼的个体信息可通过扫描仪(HT9000,广州市洪腾条码技术有限公司)检测获得,将180尾鱼平均分配在3个水槽中继续驯化1个月。驯化期间,所有水槽用水为曝气3d后的自来水,日换水量约15%。用充氧泵向水体持续泵入空气以使水体溶氧接近饱和水平。驯化水温为(25.0 $\pm$ 0.5) $^{\circ}$ C,光照周期为14 L:10 D。每天对实验鱼饱足投喂两次(10:00和17:00)鲤科鱼类饲料(中国通威集团有限公司,主要成份:41.2%蛋白质、8.5%脂肪、25.7%的碳水化合物和12.3%灰分)。为降低循环流水和曝气的影响,在每次投喂5min前关闭充氧泵和循环水泵,投喂30min后用虹吸管清除残饵、残渣和粪便以维持驯化水体的质量。

### 1.2 实验设计

本研究分两个阶段(3个时间点):饥饿前(禁食2d,对照)、饥饿后(饥饿1周)及恢复摄食(生长2周)。设定的1周饥饿时间在于本研究的实验鱼处于幼鱼阶段早期,其耐饥饿能力相对较弱。从驯化完毕的180尾鱼中挑选大小相近、体格健康160尾[体质量(5.87 $\pm$ 0.07)g,体长(5.78 $\pm$ 0.02)cm],随机分成4个平行组(每组40尾),分别养于各自的养殖单元中。先

测量实验鱼的能量代谢(SMR和MMR)、个性行为及游泳能力,再进行垂钓实验,每平行组垂钓一半实验鱼( $n=20$ )时即停止该组的垂钓活动;随后对所有实验鱼饥饿1周,之后仅进行垂钓实验并测量形态参数;最后对实验鱼进行2周的恢复摄食生长实验。饥饿之前,分别在能量代谢、个性行为及游泳能力各自测完之后对每个平行组的实验鱼投喂0.5%总体重的饵料,以维持实验鱼在表型测定过程中正常的营养状态<sup>[17]</sup>。在饥饿组垂钓后,对每个平行组进行恢复摄食生长,每天在上午10:00饱足投喂1次,所有投喂标准与驯化期间保持一致。在整个实验过程中,无个体死亡现象。本研究采用体重的特定生长率(Specific growth rate, SGR)评价异育银鲫易钓性在饥饿期和恢复期的生态结果, $SGR(\%/d)=100\times(\ln W_2-\ln W_1)/t$ ,其中 $W_1$ 为初始体重(g), $W_2$ 为最终体重(g), $t$ 为实验时间(7d或14d)。

### 1.3 实验参数与测定方法

**SMR的测定** 采用流水式鱼类代谢测定仪进行SMR测定,其仪器原理和结构详见前期报道<sup>[18]</sup>。将鱼转移至代谢仪的呼吸室中适应24h,在第2天的8:00到21:00期间采用溶氧测定仪(HQ<sub>30d</sub>,美国哈希公司)测定实验鱼的耗氧率,每小时测定1次。以14个时间点的最小3个耗氧率的平均值表征单尾鱼的SMR<sup>[19]</sup>。在测定过程中实验室环境保持安静以减少噪声和人为实验操作对鱼的生理状态造成影响。鱼类代谢测定仪的所有环境条件(如水温、溶氧、光强和光周期等)与驯化期间保持一致。SMR [mg O<sub>2</sub>/(h·kg)]的计算公式如下:

$$SMR=\Delta O_2\times v/m^{0.75}$$

式中, $\Delta O_2$ 为有鱼呼吸室与空白呼吸室出水口的溶氧差值(mg O<sub>2</sub>/h); $v$ 为呼吸室的流量(L/h),由呼吸室出水口装满50 mL容量瓶计算获得; $m$ 为实验鱼的体重(kg),0.75为体重校正系数<sup>[17]</sup>。

**MMR的测定** 本研究通过力竭性运动诱导实验鱼的最大代谢率(MMR)并计算其代谢空间(AS=MMR-SMR)和相对代谢空间(Factorial aerobic scope, FAS=MMR/SMR)<sup>[17,20]</sup>。在SMR测定之后,当晚将鱼从呼吸室取出至力竭运动驱赶装置( $\Phi_{外}=52$  cm,  $\Phi_{内}=28$  cm,水体容量约30 L,流速约为60 cm/s)中,使鱼在环形水道内逆流游泳。在数分钟后,高强度游泳运动迅速导致鱼体白肌累积大量乳酸,使鱼不能保持相对稳定游泳而后退,此时用手连续驱赶该鱼直至运动力竭;处于力竭状态的鱼通常失去鱼体平衡且用手继续追逐时不再有明显的应激反应,整个力竭过程一般在5min之内完成<sup>[17,20]</sup>;然后迅速(15s之内)将鱼转移至密闭呼吸室(体积

0.52 L)中进行恢复代谢测定。该呼吸室内部装有微型循环水泵以充分混匀内部水体溶氧,提高瞬时测量水体溶氧水平的可靠性。数据采集时间为6min,每隔10s测定1次,共获得36个数据。把溶氧水平数据与时间进行线性回归以获取溶氧水平的斜率 $S_{\text{slope}}$ ,实验鱼MMR[ $\text{mg O}_2/(\text{h}\cdot\text{kg})$ ]的计算公式如下:

$$\text{MMR} = S_{\text{slope}} \times V \times 3600 / m^{0.75}$$

式中, $S_{\text{slope}}$ 是呼吸室水体溶氧水平的下降斜率[ $\text{mg O}_2/(\text{L}\cdot\text{s})$ ], $V$ 为扣除实验鱼体重的实际水体体积(L),3600为换算系数; $m$ 为实验鱼的体重(kg),0.75为体重校正系数<sup>[17]</sup>。

**个性行为的测定** 本研究采用的个性行为评价指标包括探索性、活跃性和勇敢性,该指标的测定顺序是基于个性行为的生态学内涵。在能量代谢测定后的第2天,将单尾鱼转移至行为观察装置(长60 cm×宽20 cm×高20 cm,水深15 cm)进行个性行为观察拍摄<sup>[17, 21]</sup>。该装置的研制材料为1 cm厚的有机玻璃,用白色环保材料包裹装置的四周及底部,内壁用砂纸模糊处理以避免产生镜像效应。行为观察装置包括准备区和实验区,前者(20 cm×20 cm)用于适应驯化,而后者(40 cm×20 cm)用于个性行为的观察区域,其正上方安装有连接电脑的高清广角摄像头(罗技Pro9000,中国)。在准备区与实验区之间安置一个具有方形门洞(8 cm×8 cm,位于底部的中间)的不透明隔板,门洞前装有垂直升降的门板;门板打开时准备区与实验区相通,实验鱼可自由出入准备区与实验区,关闭时二者则隔开。准备区的上方放有不透明材料的盖子,打开时可将鱼放入准备区随后盖好使鱼适应30min。

**探索性(Exploration):**用于评价在无外界干扰条件下鱼类首次面对新异环境(如从未经历的陌生物体)的探索行为反应<sup>[14]</sup>。用呼吸室将鱼小心放入(无空气暴露)准备区并加上盖子,驯化30min。结束后,升起门板打开门洞可使实验鱼自由进入实验区,同时摄像15min。实验区的远端放置1个实验鱼从未接触过的PVC管以作为异物,分析视频并计算下列实验参数。若实验鱼一直位于准备区(其吻端未超过门线),则认定该个体具有最长的潜伏时间(900s),其探索性最低。探索性的评价指标包括:(1)潜伏时间比(Percent latency, %),从录像开始至实验鱼首次进入实验区时的时间除以15min;(2)穿门频率(Frequency for through door, 次/min),实验鱼在录像期间来回穿过门洞的总次数除以15min;(3)运动时间比(Percent spent time in moving, PTM, %),实验鱼处于游泳运动状态的总时间除以15min;

(4)异物接触频率(次/min),实验鱼触碰PVC管的总次数除以15min;(5)异物一倍体长范围内时间比(Percent time spent on staying objective within 1 body length),实验鱼在异物一倍体长范围内的总停留时间除以15min。如果实验鱼在准备区的潜伏时间比越低,而穿门频率、运动时间比、异物接触频率及其一倍体长范围内的时间比越大,那么该鱼的探索性就越高。

**活跃性(Activity):**用于评价实验鱼在较熟悉环境中的自发活动和活跃程度<sup>[14]</sup>。在探索性测完后,小心取出PVC管并关闭门洞而使鱼进一步熟悉实验区(适应30min),随后开始摄像10min。通过动物轨迹跟踪系统Ethvision XT(9.0)软件分析视频计算鱼的PTM、游泳速度和运动总路程。如果这3个实验参数的数值越大,那么实验鱼的活跃性就越强。

**勇敢性(Boldness):**分析在具有各类风险(存在捕食者)环境中实验鱼的行为反应(如潜伏时间比、PTM及穿门频率),评价个体在较熟悉环境(如捕食者威胁)中的风险承担能力<sup>[14]</sup>。如果个体的潜伏时间比越小而PTM及穿门频率越高,那么该鱼的勇敢性就越强。在活跃性拍摄之后,小心打开门洞,用白鹭模型袭击目标鱼,使鱼受到惊吓迅速游回准备区;待水面平静之后,对实验区连续摄像20min,最后分析视频并计算实验参数。本研究以白鹭模型作为捕食者的原因:在自然水域中,该种鸟类是较多鱼类的典型水面捕食者,构成天然的捕食-被捕食关系<sup>[22]</sup>。

**游泳能力的测定** 本研究采用鱼类游泳代谢测定仪考察异育银鲫的最大匀加速游泳能力( $U_{\text{cat}}$ )和最大有氧运动能力( $U_{\text{gt}}$ )。测定前,将鱼转移至(无空气暴露)游泳代谢仪的游泳管(流速为6.0 cm/s)中驯化1h,以降低转移对鱼生理状态造成的影响。游泳代谢仪的流速控制由电脑完成,可掌握游泳管中即时流速及其变化特征。在驯化结束后,以10 (cm/s)/min的加速度(实际以秒递增)匀速增加游泳管的流速直至鱼运动力竭,此时对应的游泳速度即为 $U_{\text{cat}}$ 。力竭标准:鱼因运动力竭不能抵抗水流而被冲至并且停靠游泳管的尾端筛板<sup>[23]</sup>。在 $U_{\text{cat}}$ 测定过程中,采用高清摄像头对鱼的游泳行为全程拍摄,随后对视频进行分析以获取 $U_{\text{gt}}$ 。在较低流速条件下,鱼的游泳姿态及其在游泳管中的相对位置变化小而呈现稳定游泳运动;当流速增加至较高阶段时,鱼开始出现“爆发-滑行”的行为变化,摆尾频率相应发生“增加-降低”的变化规律,在首次出现该游泳行为时所对应的游泳速度称为 $U_{\text{gt}}$ <sup>[24, 25]</sup>。

**垂钓实验** 将禁食48h的4组实验鱼分别放

入圆形垂钓桶(高94 cm, 直径68 cm, 水深75 cm)中过夜驯化。桶底部置有少量鹅卵石和人工水草, 顶部盖有塑料板, 其中间具有一个的方形(15 cm×15 cm)垂钓口。垂钓渔具(木子二代0.4号线, 0.105 mm, 东阳市木子渔业有限公司; 2号钩, 成都市钓鱼人钓具有限公司; 流线型现代荧光浮标, 江苏阿酷渔具有限公司)的搭配选用基于前期大量的预备实验。主要步骤: 在鱼钩装好鱼饵(直径约2 mm, 主要成分为70%饲料+30%面包, 该鱼饵可见于野外垂钓, 所用饲料及其成份与驯化期间一致), 将鱼饵置入垂钓桶, 鱼饵悬浮于水面下50 cm处, 仔细观察浮标以判定鱼吃饵情况; 当鱼吞饵被钩住并剧烈逃逸而使浮标下沉时, 便可把鱼钓出并从鱼嘴中轻取出鱼钩, 防止因动作剧烈而使鱼受伤程度加剧; 随后用PIT扫描仪检测被钓个体的电子标签信息, 并依次记录个体信息和垂钓时间, 到得单尾鱼的垂钓次序号; 将被钓个体置于含有阿莫西林的水体中恢复2h, 以减少因钓鱼造成的伤口感染, 然后再全部转移至各养殖单元, 随后投喂1次。当每个平行组成功垂钓20尾时, 即终止该组的垂钓活动, 随后对桶内剩余个体的标签信息进行采集记录并测量体重和体长。将垂钓的20尾鱼定义为钓出组(高易钓性), 剩余20尾定义为未钓出组(低易钓性)。每批次的垂钓实验均在当日上午9:00开始, 垂钓实验的所有环境条件(如水温、溶氧、光周期及光强等)与驯化期间保持一致。

本研究采用垂钓总时间、单尾平均垂钓时间、单尾垂钓时间的变异系数(Coefficient of variance, CV)及垂钓次序号等实验参数评价鱼类的易钓性。从鱼饵放入水中开始至第1尾鱼钓出水面的时间为垂钓第1尾鱼的所需时间, 垂钓次序号为1, 其余钓出的每尾鱼的操作方法与此相同直至垂钓第20尾鱼(垂钓次序号为20)。垂钓总时间(min)即每组中从钓出第1尾至第20尾的总时间; 时间越短, 在此环境条件下该组鱼的易钓性越强。单尾平均垂钓时间(min)是每平行组的垂钓总时间除以20; 时间越短, 该组鱼的易钓性越强。

#### 1.4 数据处理与统计

实验数据先用Excel进行常规计算, 所有统计值以平均值±标准误(Mean±SE)表示, 显著性水平定为 $P<0.05$ , 统计软件为SPSS(19.0)。采用 $T$ -检验对两种易钓性表型参数的平均值、饥饿对易钓性参数影响、探索性与勇敢性参数及2种易钓性表型个体生长率的比较进行显著性统计。采用Pearson相关分析检测异育银鲫表型参数之间的相关性及其与能量代谢与生长性能的相关性。

## 2 结果

### 2.1 两种易钓性表型特征比较

除异育银鲫钓出组的FAS小于未钓出组外, 钓出组的形态参数(体重、体长和肥满度)、能量代谢参数(SMR、MMR和AS)、游泳能力( $U_{cat}$ 和 $U_{gt}$ )及个性行为指标与未钓出组均无明显差异(表1, 所有 $P>0.05$ )。

异育银鲫探索性的潜伏时间比小于勇敢性(图1A, 钓出组:  $T=3.928$ ,  $P<0.001$ ; 未钓出组:  $T=3.863$ ,  $P<0.001$ ), 并且探索性的潜伏时间比与勇敢性的呈正相关(图1D, 钓出组:  $r=0.266$ ,  $P=0.017$ ; 未钓出组:  $r=0.289$ ,  $P=0.009$ )。然而, 钓出组和未钓出组探索性的PTM显著高于勇敢性(图1B, 钓出组:  $T=7.113$ ,  $P<0.001$ ; 未钓出组:  $T=6.400$ ,  $P<0.001$ ), 探索性的PTM与勇敢性的呈正相关(图1E, 钓出组:  $r=0.270$ ,  $P=0.015$ ; 未钓出组:  $r=0.289$ ,  $P=0.009$ )。2组探索性的穿门频率显著高于勇敢性(图1C, 钓出组:  $T=3.797$ ,  $P<0.001$ ; 未钓出组:  $T=5.215$ ,  $P<0.001$ ), 探索性的穿门频率与勇敢性的也呈正相关(图1F, 钓出组:  $r=0.272$ ,  $P=0.015$ ; 未钓出组:  $r=0.274$ ,  $P=0.014$ )。

### 2.2 能量代谢与游泳能力及个性行为的相关性

异育银鲫的SMR与 $U_{cat}$ 及 $U_{gt}$ 均不相关(二者 $P>0.05$ , 表2), 但MMR和AS与 $U_{cat}$ 及 $U_{gt}$ 均呈正相关(所有 $P>0.05$ , 表2), 即有氧代谢能力越强的异育银鲫个体具有更强的游泳能力。异育银鲫的SMR与探索性的潜伏时间比呈正相关, 与PTM和穿门频率呈负相关, 与异物接触频率及异物一倍体长范围内时间比不相关(表2)。MMR和AS与探索性的潜伏时间比成呈正相关, 与PTM、穿门频率、异物接触频率呈负相关, 与异物1倍体长范围内时间比不相关(表2)。异育银鲫的能量代谢参数与活跃性的评价指标整体上不相关。该种鱼的MMR和AS与勇敢性的潜伏时间比均呈正相关( $P<0.05$ ), 与穿门频率呈负相关( $P<0.05$ ), 与PTM不相关; SMR与勇敢性的所有评价参数均不相关(表2)。

### 2.3 易钓性的饥饿响应及生态结果

与对照组相比, 饥饿组明显增加垂钓总时间、单尾平均垂钓时间和单尾垂钓时间CV, 三者分别增加了136.5%、136.5%和75.6%(图2A,  $T=3.662$ ,  $P=0.011$ ; 图2B,  $T=3.662$ ,  $P=0.011$ ; 图2C,  $T=3.293$ ,  $P=0.031$ )。对照组中钓出组具有(43.8±2.4)%的异育银鲫个体在饥饿垂钓实验中重复被钓, 并这些个体的平均垂钓序号由9.7±0.9增加至12.2±0.8( $T=2.514$ ,  $P=0.042$ )。

饥饿期钓出组的SGR(-0.47±0.08)%明显小于

表 1 异育银鲫钓出组与未钓出组表型特征的比较

Tab. 1 Comparisons of phenotypic parameters between angling group and un-angling group in juvenile gibel carp

表型类型 Phenotype	行为类型 Type	实验参数 Experimental parameter	钓出组 Angling group	未钓出组 Un-angling group	T检验 T-test	
1. 形态大小		体重(g)	5.86±0.09	5.87±0.10	$T=0.124, P=0.902$	
		体长(cm)	5.77±0.03	5.80±0.04	$T=0.528, P=0.561$	
		肥满度(g/cm <sup>3</sup> )	3.05±0.03	3.01±0.03	$T=0.898, P=0.371$	
2. 能量代谢		标准代谢率(mg/h)	47.0±0.9	44.6±0.9	$T=1.769, P=0.079$	
		最大代谢率(mg/h)	199.7±3.7	207.0±3.7	$T=1.388, P=0.167$	
		代谢空间(mg/h)	152.7±3.7	162.4±3.7	$T=1.848, P=0.066$	
		相对代谢空间	4.4±0.1 <sup>b</sup>	4.8±0.1 <sup>a</sup>	$T=2.478, P=0.014$	
		最大匀加速能力 $U_{cat}$ (cm/s)	61.9±1.4	64.5±1.3	$T=1.319, P=0.189$	
3. 游泳能力		步法转换速度 $U_{gt}$ (cm/s)	39.9±1.3	40.7±1.1	$T=0.447, P=0.655$	
		$U_{gt}/U_{cat}$ (%)	64.2±2.2	63.3±1.9	$T=0.269, P=0.788$	
	4. 个性行为	探索性	潜伏时间比(%)	41.7±4.5	42.3±4.7	$T=0.096, P=0.924$
运动时间比(%)			33.4±3.4	28.0±3.1	$T=1.160, P=0.248$	
穿门频率(次/min)			0.40±0.06	0.50±0.07	$T=1.115, P=0.267$	
异物接触频率(次/min)			0.41±0.06	0.37±0.06	$T=0.401, P=0.689$	
异物一倍体长范围时间比(%)			14.8±2.4	11.5±1.9	$T=1.076, P=0.283$	
活跃性		运动总距离(cm)	1195±113	1044±82	$T=1.075, P=0.284$	
		运动时间比(%)	30.5±2.3	28.3±2.2	$T=0.682, P=0.496$	
		游泳速度(cm/s)	2.2±0.2	2.0±0.2	$T=0.483, P=0.630$	
		勇敢性	潜伏时间比(%)	64.0±4.6	61.9±4.6	$T=0.239, P=0.881$
			运动时间比(%)	8.9±1.9	6.9±1.9	$T=0.685, P=0.494$
穿门频率(次/min)	0.18±0.04		0.14±0.03	$T=0.662, P=0.509$		

注: 不同字母者表示数据间差异显著( $P<0.05$ )

Note: Values with different letters represent significantly difference between angling group and un-angling group ( $P<0.05$ )

未钓出组( $-0.92\pm 0.16$ )%(图 3,  $T=2.614, P=0.010$ ), 但恢复期钓出组的 $SGR(0.79\pm 0.03)$ %与未钓出组( $0.70\pm 0.09$ )%并无显著差异(图 3,  $T=1.002, P=0.318$ )。异育银鲫的 $SMR$ 与饥饿期及恢复期的 $SGR$ 均呈负相关(二者 $P<0.05$ ), 即 $SMR$ 越高个体在饥饿期间的体重下降更快, 在恢复摄食后生长却较慢(表 3)。 $MMR$ 和 $AS$ 与 2 个时期的 $SGR$ 均不相关(二者 $P>0.05$ , 表 3)。

### 3 讨论

#### 3.1 异育银鲫易钓性的表型基础

研究认为高易钓性鱼类个体的表型特征(生理和行为等)与低易钓性个体存在差异<sup>[4, 5]</sup>。例如, 高易钓性大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的 $SMR$ 、 $MMR$ 和 $AS$ 明显大于低易钓性个体, 前者在运动力竭后白肌乳酸水平的恢复时间比后者多出一倍<sup>[4]</sup>; 高易钓性鲫(*Carassius auratus*)幼鱼的 $SMR$ 也高于低易钓性个体<sup>[5]</sup>, 这种能量代谢差异主要在于高易钓性个体比低易钓性个体具有更强的心脏输出能力和心率, 使得高易钓性个体表现出较强的有氧代

谢能力<sup>[26]</sup>。然而, 也有研究报道高易钓性大口黑鲈的能量代谢参数( $SMR$ 、 $MMR$ 和 $AS$ )与低易钓性个体并无明显差异<sup>[15]</sup>, 这与本研究发现高易钓性异育银鲫个体的 $SMR$ 、 $MMR$ 和 $AS$ 与低易钓性个体无差异的研究结果一致。上述不同鱼类的研究结果不尽相同, 表明鱼类易钓性与能量代谢的关系较为复杂。

鱼类个性行为(如探索性或勇敢性)可能是导致其易钓性存在种内个体差异的重要原因之一<sup>[7, 27]</sup>。研究发现, 鳟(*Salmo trutta*)的探索性行为可以预测个体的易钓性, 在新异水体环境中探索性越高的个体具有较高的易钓性<sup>[7]</sup>; 勇敢性越强的鲤(*Cyprinus carpio*)个体也具有较强的易钓性<sup>[27]</sup>。这种现象的可能原因主要在于探索性越强的个体在搜寻水体空间更大、寻找发现食物的概率相应更高, 而勇敢性越高的个体在危险(如被捕食风险)环境中具有较强的风险承担能力, 在此环境条件下的生态收益是更易获取食物资源等; 因此, 当面对隐藏鱼钩的诱饵时, 在鱼群中那些较强探索性和勇敢性的个体可能更易靠近、更敢摄取诱饵而表现出更容易被钓

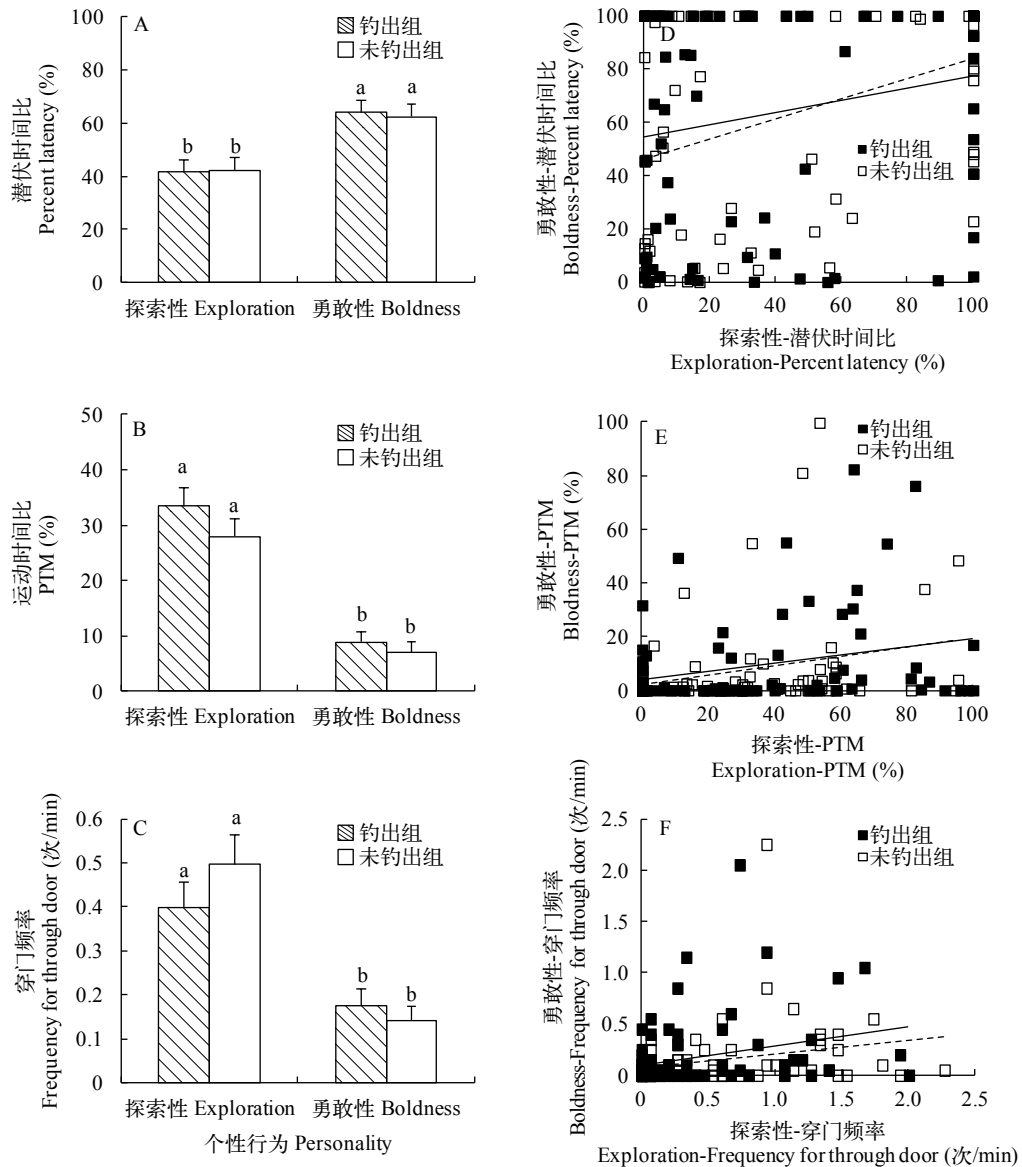


图1 异育银鲫个性行为参数的比较及重复性

Fig. 1 Comparisons and repeatability of personality in juvenile gibel carp

相同组中不同字母者表示数据间差异显著( $P < 0.05$ ); 实线为钓出组, 虚线为未钓组

Values with different letters are significantly different within either angling or un-angling group ( $P < 0.05$ ); Solid line=angling group, dashed line=un-angling group

的特征, 即较强易钓性。然而, 也有研究报道在半人工池塘中的高易钓性大口黑鲈的活跃性与低易钓性个体无显著差异<sup>[28]</sup>。本研究也发现高易钓性异育银鲫个体的探索性、勇敢性及活跃性与低易钓性个体无差异, 表明异育银鲫幼鱼的易钓性可能不具有个性行为的表型基础。进一步分析, 高易钓性个体行为参数的平均值与低易钓性不仅十分接近, 而且2类易钓性的个性行为参数的变异系数极大且相近, 说明2种易钓性表型的个性行为的数据分布特征相似。由于实验条件受限, 本研究并未在垂钓过程中安置水下摄像机以观察异育银鲫鱼群

在垂钓桶中的空间分布特征。本研究的诱饵距离桶底只有25 cm的垂直高度, 如果鱼群的垂直高度覆盖了饵料, 那么可能造成摄食诱饵出现个体随机化, 并非个体的生理、行为表型特征决定摄食能力, 这可能是导致异育银鲫的易钓性与表型特征无关的重要原因。因此, 易钓性研究有必要掌握目标鱼群的空间分布特征及其日常活动规律, 并分别在半野外和实验室条件下进行实验, 有助于揭示鱼类易钓性与其他生物表型之间的潜在关联。

### 3.2 异育银鲫易钓性的饥饿响应和生态结果

饥饿不仅导致鱼类外部形态、生理功能和行

表 2 异育银鲫能量代谢与游泳能力及个性行为的相关性

Tab. 2 The correlations among energy metabolism, swimming performance and personality in juvenile gibel carp

能量代谢 Energy metabolism	游泳能力 Swimming performance				探索性 Exploration		
	最大匀加速能力 $U_{cat}$	步法转换速度 $U_{gt}$	潜伏时间比 Percent latency	运动时间比 PTM	穿门频率 Frequency of through the door	异物接触频率 Frequency for touch objective	异物一倍体长范围内时间比 Percent time spent on staying objective within 1 BL
标准代谢率 SMR	$r=-0.133$ $P=0.097$	$r=-0.115$ $P=0.159$	$r=0.269^{**}$ $P=0.001$	$r=-0.190^*$ $P=0.017$	$r=-0.249^{**}$ $P=0.002$	$r=-0.130$ $P=0.107$	$r=-0.130$ $P=0.106$
最大代谢率 MMR	$r=0.233^{**}$ $P=0.003$	$r=0.182^*$ $P=0.025$	$r=0.263^{**}$ $P=0.001$	$r=-0.176^*$ $P=0.028$	$r=-0.265^{**}$ $P=0.001$	$r=-0.210^{**}$ $P=0.008$	$r=-0.028$ $P=0.733$
代谢空间 AS	$r=0.267^{**}$ $P=0.001$	$r=0.211^{**}$ $P=0.009$	$r=0.195^*$ $P=0.015$	$r=-0.128$ $P=0.111$	$r=-0.202^*$ $P=0.011$	$r=-0.178^*$ $P=0.027$	$r=0.006$ $P=0.944$

能量代谢 Energy metabolism	活跃性 Activity			勇敢性 Boldness		
	运动总距离 Distance	运动时间比 PTM	游泳速度 Swimming velocity	潜伏时间比 Percent latency	运动时间比 PTM	穿门频率 Frequency of through the door
标准代谢率 SMR	$r=0.022$ $P=0.789$	$r=-0.032$ $P=0.691$	$r=0.097$ $P=0.228$	$r=0.144$ $P=0.072$	$r=-0.144$ $P=0.073$	$r=-0.154$ $P=0.054$
最大代谢率 MMR	$r=-0.058$ $P=0.472$	$r=-0.160^*$ $P=0.046$	$r=-0.062$ $P=0.445$	$r=0.210^{**}$ $P=0.008$	$r=-0.042$ $P=0.602$	$r=-0.205^{**}$ $P=0.010$
代谢空间 AS	$r=-0.064$ $P=0.429$	$r=-0.152$ $P=0.058$	$r=-0.087$ $P=0.282$	$r=0.174^*$ $P=0.029$	$r=-0.005$ $P=0.948$	$r=-0.167^*$ $P=0.037$

注: \*\*表示  $P<0.01$ , \*表示  $P<0.05$ Note: \*\*= $P<0.01$ , \*= $P<0.05$ . BL=Body length

为发生变化<sup>[8]</sup>, 而且也会增强个体的食欲感<sup>[29]</sup>, 可能刺激个体增加水体食物的觅食活动强度。因此, 本研究推测短期饥饿(如1周)可能有助于提高异育银鲫的易钓性。然而, 本研究发发现实验鱼饥饿组的垂钓总时间和单尾平均垂钓时间均显著长于对照组, 说明短期饥饿增加异育银鲫的垂钓难度, 即降低该种鱼的易钓性。在对照组垂钓过程中被钓个体为摆脱鱼钩而强烈挣扎, 同时伴随着空气曝露、取钩、惊吓等环境胁迫, 导致垂钓个体出现大量能量底物消耗、离子酸碱失衡、行为异常甚至造成死亡<sup>[30]</sup>。研究认为鱼类具有一定环境胁迫的记忆力, 当再次遭遇相似环境时的个体行为表现更为谨慎或胆小<sup>[31]</sup>, 所以在饥饿组垂钓过程中曾被垂钓的异育银鲫个体即使增强食欲, 但在面对相同诱饵时仍可能减少甚至放弃摄食诱饵。这种推测得到本研究的实验数据支持, 在饥饿组钓出组中只有43.8%重复垂钓个体, 而另外56.2%则是从未被垂钓个体; 重复垂钓个体的平均垂钓次序号由对照组的9.7增加至12.2, 即那些具有垂钓经历的个体再次面对诱饵时的摄取倾向小于其他从未被垂钓个体, 表明短期饥饿和垂钓经历共同影响异育银鲫易钓性的重复性。

与其他表型一样, 鱼类的生长率也与易钓性密切相关。研究报道, 在半人工池塘中生存6个月后高易钓性大口黑鲈的生长率比低易钓性个体平均低13%<sup>[32]</sup>。本研究发发现, 在实验室条件下经历1周饥饿的高易钓性异育银鲫个体的SGR(体重负增长)仅为低易钓性个体的50%, 说明相比较于低易钓性个体, 高易钓性个体在食物资源匮乏环境中更能减少体重损失, 可能与其具有更强的能量代谢可塑性有关<sup>[33]</sup>。虽然2种易钓性异育银鲫个体的SMR无明显差异, 但相关分析发现在营养正常状态下的SMR与SGR呈负相关, 即较高SMR异育银鲫个体在饥饿期间的体重损失率相对较高, 反之亦然, 这与其他鲤科鱼类如中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)和鲫的研究结果类似<sup>[18, 34]</sup>。在恢复摄食结束后, 高易钓性个体的SGR与低易钓性个体的并无明显差异, 暗示在排除摄食竞争、饵料转化能力等因素外二者的生长性能保持相近。相关性分析显示, SMR与恢复摄食期间的SGR也呈负相关, 即较高SMR异育银鲫个体在恢复摄食期间的生长性能反而较低, 这种现象的可能原因是在恢复摄食后这些个体SMR的上调比例更多, 导致其维持能量代谢及自发活动相应增加, 进而减少在所摄取食物中用于生长

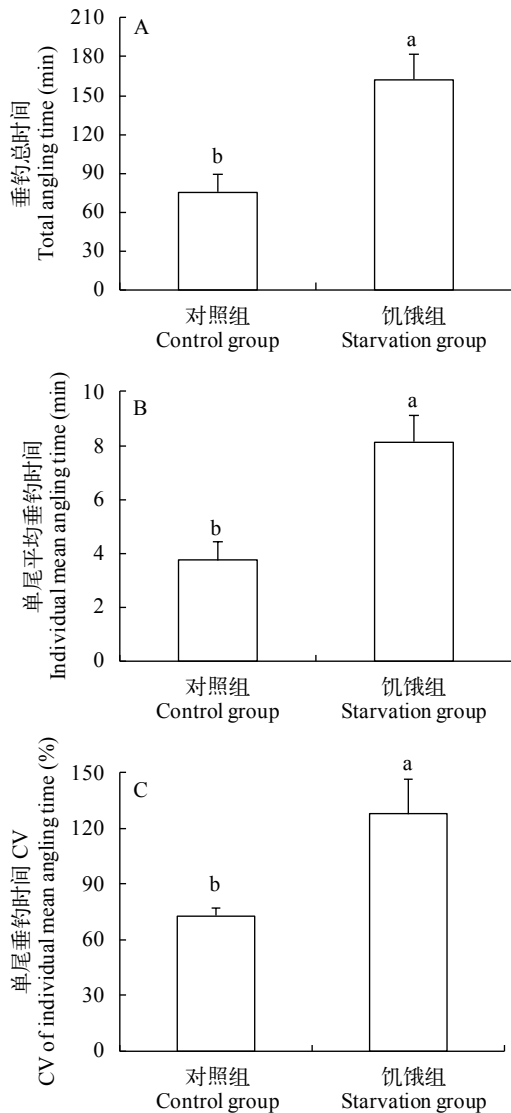


图2 饥饿对异育银鲫易钓性的影响

Fig. 2 The effect of starvation on vulnerability to angling in juvenile gibel carp

不同字母者表示数据间差异显著( $P < 0.05$ )

Values with different letters are significantly different between control group and starvation group ( $P < 0.05$ )

的能量分配比例。

### 3.3 异育银鲫的表型关联

基于不同个性行为生态学内涵的差异<sup>[14]</sup>及实验测量可能产生负面生理影响,本研究在个性行为观察时进行先后次序排列,依次为探索性、活跃性和勇敢性。对于探索性和勇敢性而言,二者都包括可量行为参数如潜伏时间比、运动时间比和穿门频率,但反映的行为过程本质和生态学意义却不同。在比较探索性与勇敢性后,发现勇敢性的潜伏时间比明显大于探索性,导致异育银鲫在开放水域(实验区)的PTM和穿门频率明显降低,但这种勇敢

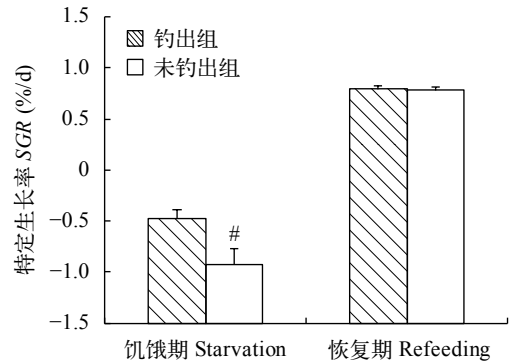


图3 不同易钓性异育银鲫生长率的比较

Fig. 3 Comparisons between angling and un-angling group at specific growth rate in juvenile gibel carp

井字号(#)表示钩出组的生长率与未钩出组存在差异( $P < 0.05$ )

The pound sign (#) means that SGR of the angling group is significantly different from that of the un-angling group ( $P < 0.05$ )

表3 异育银鲫能量代谢与生长性能的相关性

Tab. 3 The correlations between energy metabolism and growth performance in juvenile gibel carp

能量代谢 Energy metabolism	饥饿生长率 SGR during fasting	恢复生长率 SGR during refeeding
标准代谢率SMR	$r = -0.171, P = 0.033$	$r = -0.197, P = 0.014$
最大代谢率MMR	$r = 0.027, P = 0.739$	$r = -0.111, P = 0.166$
代谢空间AS	$r = 0.071, P = 0.378$	$r = 0.061, P = 0.451$

性参数的降低与易钓性表型无关。这些结果表明在捕食者模拟袭击后,异育银鲫明显加强利用避难所(准备区)的保护作用同时减少在捕食者存在区域中的暴露时间,有助于提高个体的存活率及适合度。本研究还发现,不论是钩出组还是未钩出组异育银鲫探索性的潜伏时间比、运动时间比和穿门频率与勇敢性均呈正相关,说明该种鱼在不同环境条件下的个性行为特征在一定程度上仍表现出稳定个体差异。

鱼类能量代谢种内个体差异被认为是个性行为分化的重要驱动力<sup>[14]</sup>,多数研究聚焦于SMR与个性行为之间的关联<sup>[35-37]</sup>。研究报道,鲤和大西洋鲑(*Salmo salar*)的SMR与勇敢性呈正相关<sup>[35, 36]</sup>;美洲红点鲑(*Salvelinus fontinalis*)的SMR与活跃性呈正相关<sup>[37]</sup>,表明较强个性行为的鱼类个体具有相应较高的维持能量消耗,其生态收益可能由其他表型性能或功能(如较强的有氧代谢能力)加以弥补或平衡。本研究发现异育银鲫的能量代谢参数(SMR、MMR和AS)与其活跃性并不相关,这与鲫和鳊(*Parabramis pekinensis*)幼鱼的研究结果一致<sup>[17, 20]</sup>,暗示这些鲤科鱼类的日常自发活动不受个体有氧代谢能力限制。本研究异育银鲫的SMR与勇敢性的潜



伏时间比、PTM及穿门频率不相关, 然而MMR和AS与探索性及勇敢性的潜伏时间比呈正相关, 与穿门频率呈负相关, 说明较强有氧代谢能力个体的探索性不仅较弱且对新异环境的探索欲也较低, 而且在遭遇捕食者袭击后呈现较弱的勇敢性, 反之亦然。自然选择不断作用于动物的表型特征, 二者之间的相互作用及选择结果可由动物行为加以评价<sup>[38]</sup>。因此, 在全球气候加速变化和愈强的人为活动潜在影响自然选择的大趋势下, 相关研究仍有必要关注动物行为(如个性行为)、表型性能(如能量代谢)及适合度三者之间相互作用的动态过程和生态结果。

综上所述, 异育银鲫幼鱼的易钓性可能不具备外部形态、能量代谢、游泳能力和个性行为的表型基础, 在食物匮乏环境中该种鱼的易钓性显著降低但仍维持一定的稳定性。虽然饥饿期间2种易钓性表型个体的生长率存在差异, 但该生长性能差异在恢复摄食后消失, 表明异育银鲫的易钓性具有一定的环境依赖性。在捕食者模拟袭击后, 异育银鲫明显加强利用避难所的保护作用并且减少在捕食者存在区域中的暴露时间, 有助于提高个体的存活率及适合度。

#### 参考文献:

- [1] Uuis-Heikkilä S, Wolter C, Klefoth T, *et al.* A behavioral perspective on fishing-induced evolution [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, **23**(8): 419—421
- [2] Philipp D P, Cooke S J, Claussen J E, *et al.* Selection for vulnerability to angling in largemouth bass [J]. *Transactions of American Fisheries Society*, 2009, **138**(1): 189—199
- [3] Garrett G P. Behavioral modification of angling vulnerability in largemouth bass through selective breeding [J]. *American Fisheries Society Symposium*, 2002, **31**: 387—392
- [4] Redpath T D, Cooke S J, Suski C D, *et al.* The metabolic and biochemical basis of vulnerability to recreational angling after three generations of angling-induced selection in a teleost fish [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2010, **67**(12): 1983—1992
- [5] 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 [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. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2017, **34**(2): 26—31]
- [6] Olsen E M, Heupel M R, Simpfendorfer C A, *et al.* Harvest selection on Atlantic cod behavioral traits: implications for spatial management [J]. *Ecology and Evolution*, 2012, **2**(7): 1549—1562
- [7] Härkönen L, Hyvärinen P, Paappanen J, *et al.* Exploratory behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2014, **71**(12): 1900—1909
- [8] McCue M D. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2010, **156**(1): 1—18
- [9] Zeng L Q, Li F J, Li X M, *et al.* The effects of starvation on digestive tract function and structure in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2012, **162**(3): 200—211
- [10] Fu S J, Pang X, Cao Z D, *et al.* The effects of fasting on the metabolic interaction between digestion and locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2011, **158**(4): 498—505
- [11] Zeng L Q, Peng H L Y, Wang J W, *et al.* The effects of food deprivation on individual variation and repeatability in swimming performance of southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, **38**(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的个体变异和重复性的影响. 水生生物学报, 2014, **38**(5): 883—890]
- [12] Ali M, Nicieza A, Wootton R J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression [J]. *Fish and Fisheries*, 2003, **4**(2): 147—190
- [13] Palkovacs E P, Kinnison M T, Correa C, *et al.* Fates beyond traits: ecological consequences of human-induced trait change [J]. *Evolutionary Applications*, 2012, **5**(2): 183—191
- [14] Careau V, Garland Jr. Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2012, **85**(6): 543—571
- [15] Louison M J, Adhikari S, Stein J A, *et al.* Hormonal responsiveness to stress is negatively associated with vulnerability to angling capture in fish [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2017, **220**(14): 2529—2535
- [16] Gui J F, Zhou L. Genetic basis and breeding application of clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio* [J]. *Science China Life Sciences*, 2010, **53**(4): 409—415
- [17] 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 [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. 生态学报, 2017, **37**(14): 4807—

- 4816]
- [18] Zeng L Q, Wang L, Wang G N, *et al.* The relationship between growth performance and metabolic rate flexibility varies with food availability in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2017, **212**: 56—63
- [19] Killen S S, Fu C, Wu Q Y, *et al.* The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food deprivation [J]. *Functional Ecology*, 2016, **30**(8): 1358—1365
- [20] Zeng L Q, Fu S J, Cao Z D. The correlations between standard metabolic rate and metabolic characteristics after exhaustive exercise, and behaviour in the juvenile crucian carp (*Carassius auratus*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(6): 1747—1755 [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): 1747—1755]
- [21] Fu C, Fu S J, Cao Z D, *et al.* Habitat-specific anti-predator behavior variation among pale chub (*Zacco platypus*) along a river [J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2015, **48**(4): 267—278
- [22] Gu Y H. Study on the habitat characteristics and foraging behaviour of the *Egretta garzetta garzetta* [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 1996, **31**(3): 23—24 [辜永河. 白鹭的栖息地与取食行为的研究. 动物学杂志, 1996, **31**(3): 23—24]
- [23] 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
- [24] Marras S, Claireaux G, McKenzie D J, *et al.* Individual variation and repeatability in aerobic and anaerobic swimming performance of European sea bass, *Dicentrarchus labrax* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2010, **213**(1): 26—32
- [25] Killen S S, Marras S, Steffensen J F, *et al.* Aerobic capacity influences the spatial position of individuals within fish schools [J]. *Proceeding of Royal Society B*, 2012, **279**(1727): 357—364
- [26] Cooke S J, Suski C D, Ostrand K G, *et al.* Physiological and behavioral consequences of longterm artificial selection for vulnerability to recreational angling in a teleost fish [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2007, **80**(5): 480—490
- [27] Klefoth T, Pieterek T, Arlinghaus R. Impacts of domestication on angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio*: the role of learning, foraging behaviour and food preferences [J]. *Fisheries Management and Ecology*, 2013, **20**(2-3): 174—186
- [28] Binder T R, Nannini M A, Wahl D H, *et al.* Largemouth bass selected for differential vulnerability to angling exhibit similar routine locomotory activity in experimental ponds [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2012, **141**(5): 1252—1259
- [29] Narnaware Y K, Peter R E. Effects of food deprivation and refeeding on neuropeptide Y (NPY) mRNA levels in goldfish [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 2001, **129**(2-3): 633—637
- [30] Thompson L A, Cooke S J, Donaldson M R, *et al.* Physiology, behavior, and survival of angled and air-exposed largemouth bass [J]. *North American Journal of Fisheries Management*, 2008, **28**(4): 1059—1068
- [31] Hjelm J, Persson L. Size-dependent attack rate and handling capacity; inter-cohort competition in a zooplanktivorous fish [J]. *Oikos*, 2001, **95**(3): 520—532
- [32] Redpath T D, Cooke S J, Arlinghaus R, *et al.* Life-history traits and energetic status in relation to vulnerability to angling in an experimentally selected teleost fish [J]. *Evolutionary Application*, 2009, **2**(3): 312—323
- [33] Fu S J, Xie X J, Cao Z D. Effect of fasting and repeat feeding on metabolic rate in Southern Catfish, *Silurus meridionalis* Chen [J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2005, **38**(3): 191—198
- [34] Zeng L Q, Zhang A J, Killen S S, *et al.* Standard metabolic rate predicts growth trajectory of juvenile crucian carp (*Carassius auratus*) under changing food availability [J]. *Biology Open*, 2017, **6**(9): 1305—1309
- [35] Finstad A G, Forseth T, Ugedal O, *et al.* Metabolic rate, behaviour and winter performance in juvenile Atlantic salmon [J]. *Functional Ecology*, 2007, **21**(5): 905—912
- [36] Huntingford F A, Andrew G, Mackenzie S, *et al.* Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2010, **76**(7): 1576—1591
- [37] Farwell M, McLaughlin R L. Alternative foraging tactics and risk taking in Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) [J]. *Behavioral Ecology*, 2009, **20**(5): 913—921
- [38] Garland T Jr. Heritability of locomotor performance and its correlates in a natural population [J]. *Experientia*, 1990, **46**(5): 530—533

## THE PHENOTYPIC BASIS, ECOLOGICAL CONSEQUENCES AND FASTING RESPONSES TO ANGLING OF JUVENILE GIBEL CARP (*CARASSIUS AURATUS GIBELIO*)

ZENG Ling-Qing, LI Meng-Lu, XIA Mao-Qin, GU Fang-Hui and FU Shi-Jian

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

**Abstract:** According to previous studies on fish angling, a correlation has been established between vulnerability to angling and metabolic traits in fish. However, it still remains unknown that whether other phenotypes (i.e., swimming performance and personality) of fish are related to the vulnerability to angling. To examine the phenotypic basis, ecological consequences and fasting responses to angling in Cyprinids fish, juvenile gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) was used as experimental model in this study. This study first measured the phenotypic traits (i.e. energy metabolism, swimming performance and personality) of the experimental fish, and then the fish were angled in the buckets (named as control group) under laboratory condition. After all measurements of phenotypes and angling having been completed, all fish were fasted for 7 days and angled again at the end of fasting period (named as fasting group), following by a 14-day period of continuous feeding (named as refeeding group). There were four parallel angling samples ( $n=40$  individuals per sample) in each angling test, which was ceased when the 20<sup>th</sup> individual was successfully angled. The angled 20 individuals were considered as angling group (i.e. higher vulnerability to angling), and the other 20 individuals were considered as un-angling group (i.e. lower vulnerability to angling). The factorial aerobic scope of the angling group was smaller than that of the un-angling group. The results showed that no differences in morphology (body weight, body length and condition factor), energy metabolism (standard metabolic rate, SMR; maximum metabolic rate, MMR; and aerobic scope, AS), swimming performance (maximum accelerated swimming capacity,  $U_{cat}$ ; and gait transition speed,  $U_{gt}$ ), and personality (exploration, activity and boldness) between the angling group and the un-angling group. The fish had a higher percent latency in the exploration test than that in the boldness test, which led to shorter time spent in moving and lower frequency in passing through door in the exploration test than those in the boldness test. SMR was not related to  $U_{cat}$  and  $U_{gt}$  ( $P>0.05$ ), whereas MMR and AS were positively correlated with both  $U_{cat}$  and  $U_{gt}$  ( $P<0.05$ ). The energy metabolic parameters were related to some personality parameters. Fasting increased the total angling time, average individual angling time and coefficient variance of the individual angling time in juvenile gibel carp. The specific growth rate (*SGR*) of body mass was higher in the un-angling group than that in the angling group during the fasting period, but no difference in *SGR* was found between the un-angling group and the angling group during the refeeding period. With the exception of MMR and AS, SMR was negatively related to *SGR* during both the fasting period and the refeeding period ( $P<0.05$ ), suggesting that higher SMR individuals decreased their body mass faster during fasting, and grew slower during refeeding. Our study suggested that the juvenile gibel carp may not have the phenotypic basis, and would decrease their vulnerability to angling due to fasting. There was difference in the ecological consequences between two phenotypes of vulnerability to angling, but this difference disappeared after the 14-day period of refeeding, indicating that the vulnerability to angling of the juvenile gibel carp is context-dependent to some extent.

**Key words:** Vulnerability to angling; Energy metabolism; Swimming performance; Personality; Ecological consequence; *Carassius auratus gibelio*