

鲤科鱼类的流速选择及其与食性的关系

吴青怡, 曾令清, 曹振东, 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:为研究食性对鲤科鱼类流速选择行为的影响,本实验选择滤食性的鲢和鳙、草食性的草鱼和中华倒刺鲃、以及杂食性的鲫和锦鲤作为实验对象。在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ 下将单尾实验鱼置于梯度流速选择仪(流速范围为 $11.86 \sim 65.45 \text{ cm/s}$,等距离划分为5个流速区域)中拍摄1 h,采用 Ethovision XT19 软件分析视频资料并计算6种实验鱼在不同流速区域平均停留时间($P_i, \%$)、平均进入频次(F ,次/h)和单次进入停留时间(T ,s)等流速选择行为指标。结果显示:(1)6种实验鱼的流速选择行为均呈现出2种流速偏好趋势,一类表现为偏好缓流(或静水)(最低流速区域的 $P_i > 50\%$),被定义为I型;另一类个体 P_i 随水流速度的变化出现不同程度的波动,最大 P_i 通常出现在某一中等流速区,则定义为II型;(2)食性对鱼类流速偏好行为有显著影响,I型个体中滤食性鱼类对静水或缓流偏好显著大于其他两种食性的鱼类,其中鳙和鲢的I型个体在最低端流速区域 P_i 大于92%;滤食性鲢和鳙的II型个体偏好流速高于杂食性的鲫和锦鲤。草食性的草鱼和中华倒刺鲃II型流速偏好均不明显,但其在中间流速区域 F 值最大。研究表明:6种鲤科鱼类的流速偏好行为存在I型和II型的表型分化并且差异明显,实验鱼的流速偏好行为与食性有关。

关键词:鲤科鱼类;流速选择;食性;行为表型变异

中图分类号: S 965

文献标志码: A

由于水体环境的特殊性,鱼类的游泳能力是决定其适合度的重要特征,与其生存繁衍关联密切^[1-2]。鱼类生态习性复杂、栖息环境多变,进化出差异明显的与栖息环境相适应的游泳行为^[3]。野外研究发现鱼类对栖息地的选择在一定程度上取决于其水流速度,即鱼类存在偏好水流速度(preferred water velocity)^[4-6]。该流速偏好行为在一定程度上影响机体的日常能量消耗、资源获取和逃避敌害能力,具有重要的生态意义。影响鱼类偏好水流速度的相关生态因素及其内在生理机制却鲜有报道。一方面,多数鱼类在觅食的过程中有较稳定的游泳速度^[7-8],且该速度可能受到营养状况(如饥饿)、觅食方式和其他环境条件的影响。如研究发现饥饿条件下,某些鱼类通过提高巡游速度以增加与饵料的相遇机率,从而提高获取食物的机会^[8-9];伏击取食的鱼类通常偏

好较低的水流速度,且这种偏好行为在夜晚表现更为明显^[10]。另一方面,捕食环境的水流速度对于某些鱼类,如摄食漂浮性饵料鱼类的银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*),在发现和捕获食物能力方面存在显著影响^[11]。这些研究表明鱼类的偏好速度存在一定的种间和种内差异,可能是其对栖息地环境的适应性特征与生态习性有关联。然而,目前有关鱼类偏好水流速度系统的比较研究尚未见报道。

鱼类食性和觅食方式是其重要的生态特征,在一定程度上决定了栖息地环境的选择,并与机体的活跃性、游泳能力、代谢能力等行为、生理特征有关^[12]。基于上述研究背景,本研究提出如下假说:滤食性鱼类需要长时间巡游觅食,可能具有较稳定的偏好水流速度;而杂食性鱼类,特别是生存于静水偏底栖鱼类的游泳行为可能较为随

收稿日期:2015-04-02 修回日期:2015-08-13

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

通信作者:付世建, E-mail: shijianfu9@hotmail.com

机,其偏好水流速度不明显;而草食性鱼类可能居于二者之间。为验证该假说,本研究以亲缘关系相近的6种鲤科鱼类为实验对象(图1),分别选取滤食性的鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)和鳙(*Aristichthys nobilis*)、草食性的草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)和中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)(以草食性为主)、杂食性的鲫(*Carassius auratus*)和锦鲤^[13-14],通过摄像和视频分析其不同水流速度区域(根据先前资料以及前期预实验确定水流速度范围约为1.5~9.0倍体长)的停留时间及出入频次,探讨食性对鲤科鱼类流速偏好的影响,为水产养殖和鱼类物种保护提供重要的基础数据。

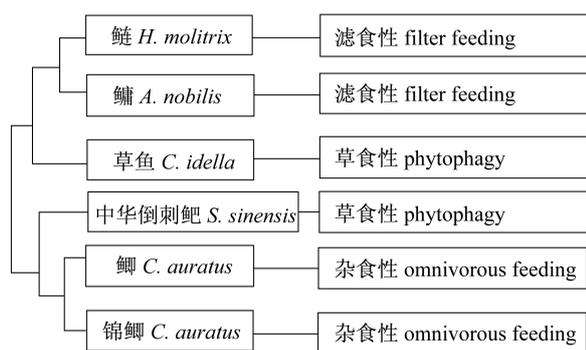


图1 六种鲤科鱼类的亲缘关系及其食性^[15-16]

Fig. 1 Chart of phylogenetic relationships extracted from publications with information of feeding habit for the six fish species^[15-16]

1 材料与方 法

1.1 实验鱼来源与驯养

实验鱼于2013年12月购于重庆当地渔场,将它们置于自净化循环控温水槽(250 L)内驯养15 d。驯养期间日换水量约为驯化水体的10%,水温控制在(25±1.0)℃,水体溶氧水平大于90%饱和和溶氧水平,光周期为12L:12D。期间每天10:00采用商业颗粒饲料饱足投喂1次,摄食1 h后清除粪便和残饵。驯养结束后,挑选体质量相近、鱼体健康的实验鱼进行鱼类游泳行为选择测定。

1.2 实验方案

根据以往研究,将水流速度范围设置为1.5~9.0倍体长(BL)^[4],实验分别挑选鱼体健康状况良好的6种实验鱼各12尾,每天9:00~20:00在驯养水温条件下进行流速选择行为的摄像。随后对视频资料进行分析获取6种鱼的偏好游泳行为

的相关数据。为消除消化的影响,实验鱼在测定前空腹24 h。

1.3 测定方法及主要参数

流速选择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。本研究水流速度设置范围为12~65 cm/s。梯度流速仪的轴长被等距离划分为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)。测定时先将单尾实验鱼转入流速选择泳道中适应1 h^[4],以消除转移胁迫的影响,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停留时间和出入次数(F),并计算停留时间百分比(P_i)和单次进入平均停留时间(T)。

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

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

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1次,而第2、3、4流速区域出入频次计2次,因此最低流速区域和最高流速区域的出入次数均乘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), F 为鱼在各速度区域的出入次数(次)。

1.4 数据统计

实验数据以Excel 2003进行常规计算,随后采用SPSS 17.0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)。其中速度区域和鱼的种类对 P_i 和 F 的影响采用双因素协方差分析(体质量和体长为协变量);同种鱼在各速度区域 P_i 和 F 以及不同种鱼在同一速度区域 P_i 和 F 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Duncan氏分析。统计值均以平均值±标准误(mean±SE)表示,显著水平为 $P < 0.05$ 。

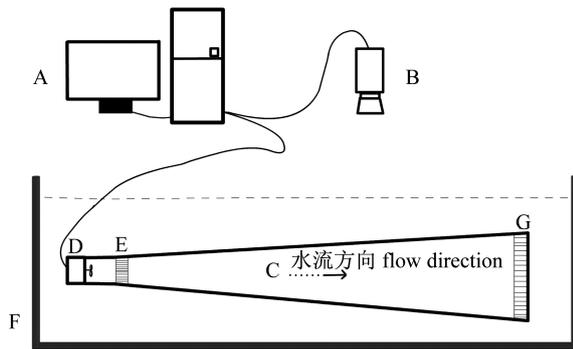


图2 鱼类流速选择仪结构示意图

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

Fig. 2 The structure of fish preferred water velocity determining device

A: control computer; B: camera; C: velocity selection tunnel; D: pump; E: honeycomb conduct; F: temperature-control tank; G: honeycomb conduct

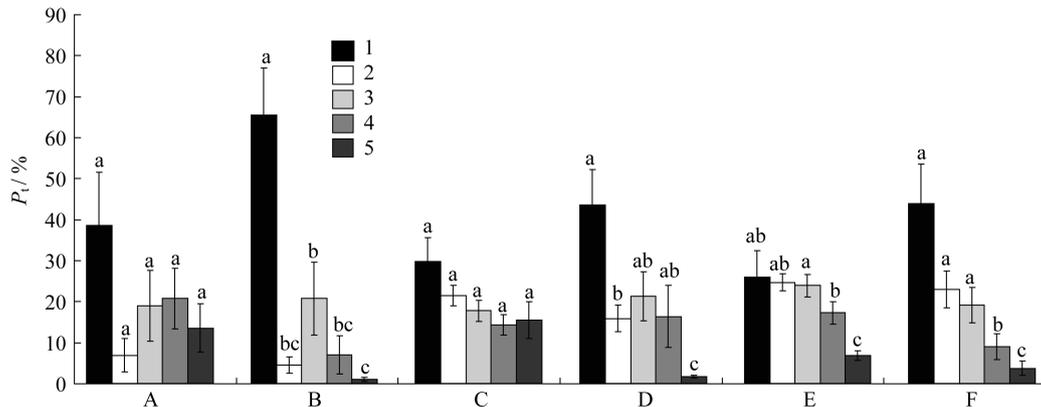


图3 六种实验鱼在各速度区域的停留时间百分比(P_i)

注:A 鲢,B 鳊,C 草鱼,D 中华倒刺鲃,E 鲫,F 锦鲤;a、b、c表示同一种鱼不同流速区域差异显著($P < 0.05$);1、2、3、4、5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),下同

Fig. 3 The percent time stayed in different water velocity intervals (P_i) of six fish species in the present study

Notes: A *H. molitrix*, B *A. nobilis*, C *C. idella*, D *S. sinensis*, E *C. auratus*, F *C. auratus*; a, b and c indicates significant difference between water velocity intervals in a given fish species ($P < 0.05$); 1, 2, 3, 4 and 5 indicates 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), the same below

择行为均可明显地分为2个表现型:一类是绝大多数时间(>50%)停留在最低流速区域,即偏好缓流(或静水),我们称之为I型;另一类个体 P_i 随水流速度的变化出现不同程度的波动,最大 P_i 通常出现在某一中等流速区,我们称之为II型(图4)。除鳊12尾实验鱼出现8尾I型行为表现外,其余5种实验鱼II型居多(表1)。

2.2 I型表现型流速偏好选择的种间差异分析

6种实验鱼I型行为表现型个体在最低流速区

2 结果

2.1 实验鱼不同流速区域的 P_i 及个体流速偏好行为表型变异

对6种实验鱼在流速选择仪摄像资料分析后发现:体长和体质量对实验鱼的 P_i 无显著影响($P > 0.05$);实验鱼种类和流速有显著的交互作用($F = 2.411, P = 0.010$)(图3),即不同种类对水流速度偏好具有显著种间差异。然而,6种实验鱼 P_i 的最大值均出现在最低水流速度区域。而且鲢和草鱼在不同区域间 P_i 数值上差异较大,但重复度量方差分析没有检验出显著差异。说明同一物种流速选择个体变异大,导致不同个体可能出现截然相反的流速选择行为。

根据图3的结果,本研究对每种鱼12个样本的视频数据单个分析,发现6种实验鱼的流速选

域 P_i 均显著大于其他流速区域($P < 0.05$),且总体上随流速增大呈减小趋势(图5),不同鱼种在同一流速区域有显著差异($P < 0.05$)。其中滤食性的鲢和鳊92%以上时间均停留在最低档流速区域。因此,在最低流速区域鲢和鳊的 P_i 显著高于其他鱼类,而在其他流速区域这两种鱼的 P_i 显著低于其他鱼类($P < 0.05$)。

滤食性的鲢和鳊, F 值小于其他鱼类,且在各流速区域没有差异;草食性的草鱼和中华倒刺鲃

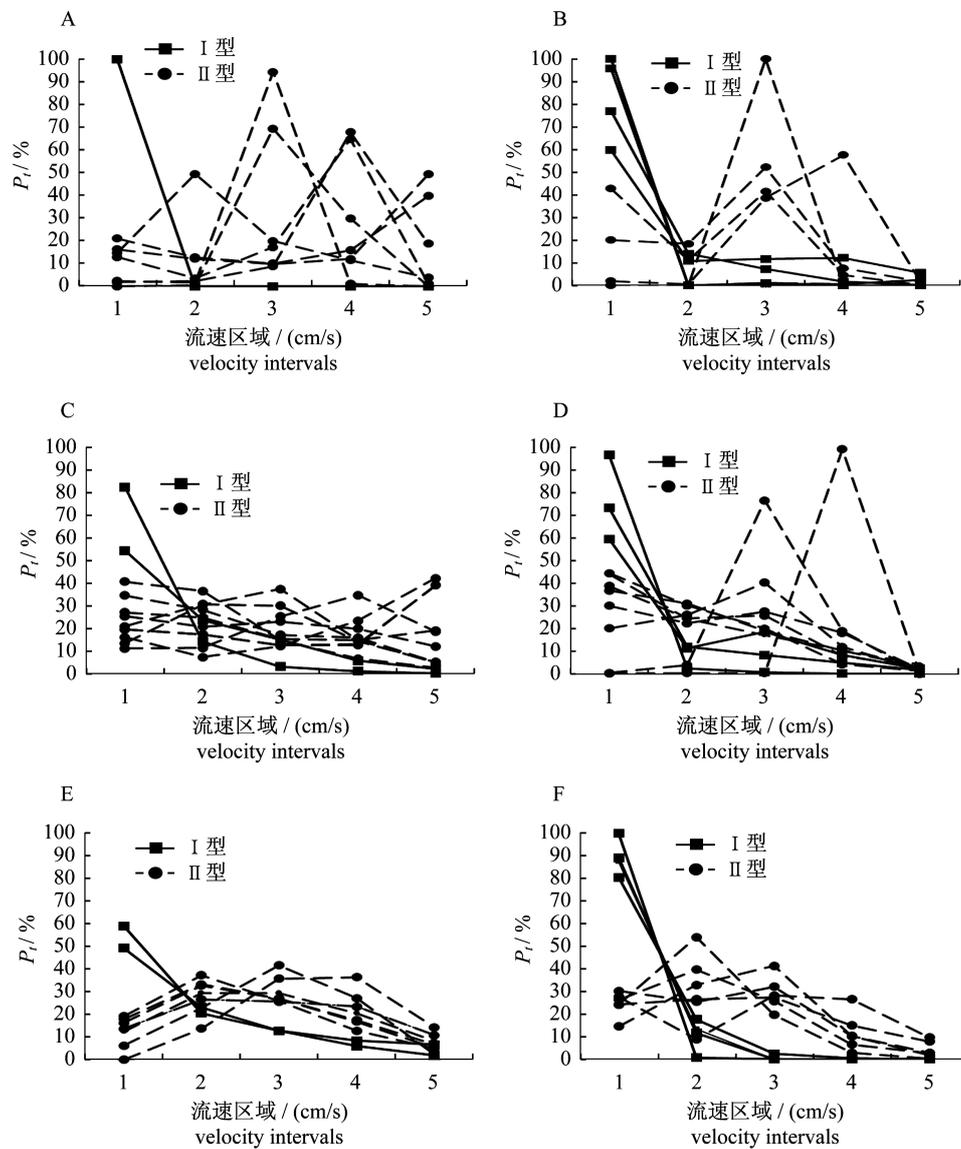


图 4 六种实验鱼在各速度下的停留时间百分比 (P_t)

I 型、II 型表示个体行为表型变异

Fig. 4 The percent time stayed in different water velocity intervals (P_t) of six fish species in the present study

Type I and Type II indicate individual behavior phenotypic variation

表 1 六种实验鱼的流速偏好的表型分化和形态参数

Tab. 1 The morphological parameters and phenotypic differentiation of preferred water velocity behavior of the six Cyprinids

物种 species	I 型/尾 Type I	II 型/尾 Type II	体质量/g body mass	体长/cm body length
鲢 <i>H. molitrix</i>	4	8	6.76 ± 1.46	7.60 ± 0.47
鳙 <i>A. nobilis</i>	8	4	8.71 ± 1.69	8.03 ± 0.61
草鱼 <i>C. idella</i>	2	10	6.76 ± 0.21	7.20 ± 0.34
中华倒刺鲃 <i>S. sinensis</i>	4	8	8.05 ± 1.38	7.43 ± 0.41
鲫 <i>C. auratus</i>	3	9	12.01 ± 0.79	7.50 ± 0.04
锦鲤 <i>C. auratus</i>	4	8	8.76 ± 1.66	6.69 ± 0.12

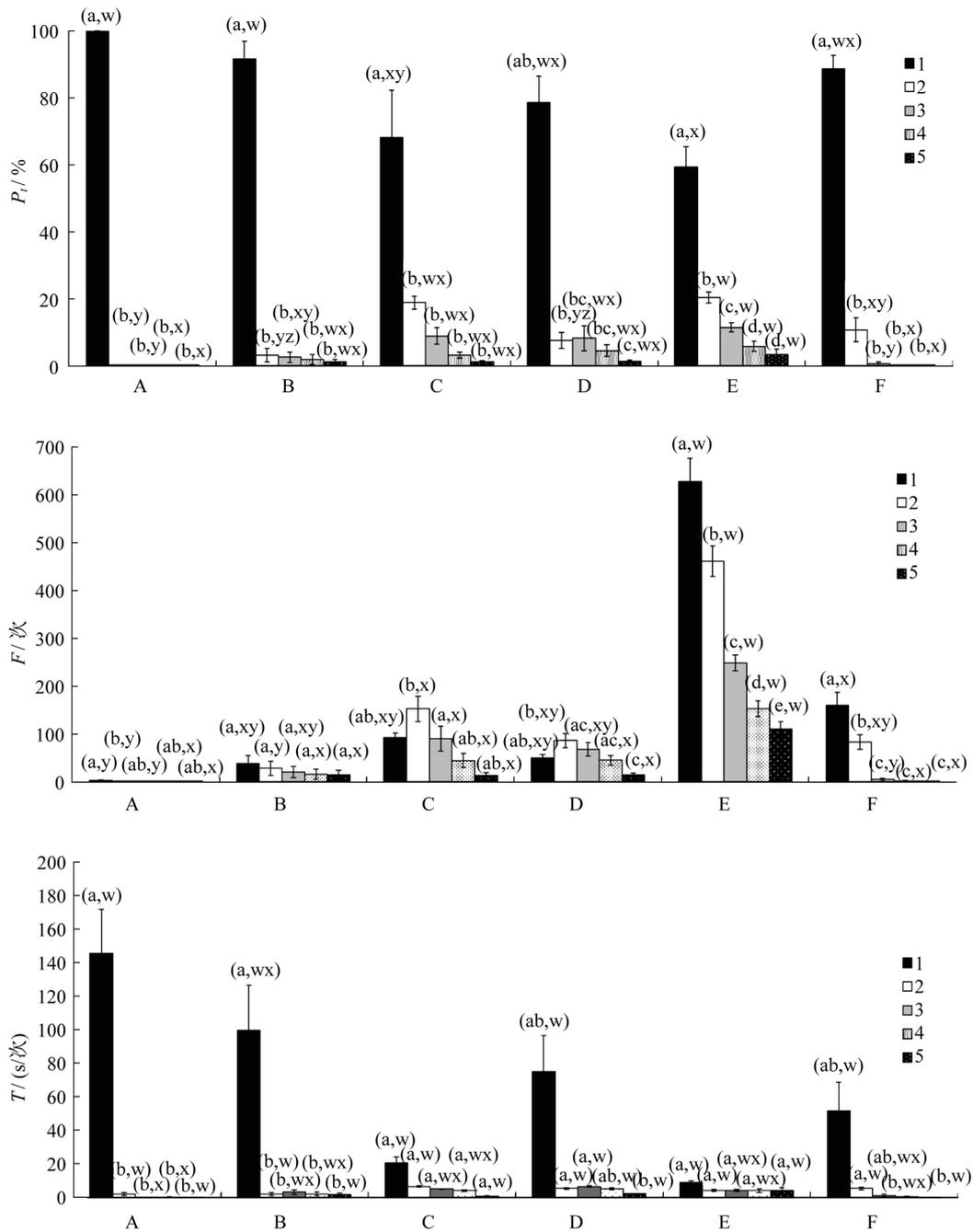


图5 I型行为表型实验鱼在各速度下的停留时间百分比 ($P_i/\%$)、出入频率次数 (F)、
 单次进入流速区域的平均停留时间 (T)

平均值 \pm 标准误, N 见表 1; a, b, c 和 w, x, y, z 为差异显著标识; a, b, c, d 表示同一种鱼不同流速区域差异显著, w, x, y, z 表示不同种鱼在同流速区域差异显著 ($P < 0.05$), 下同

Fig. 5 The percent time stayed (P_i), frequency (F) and the average duration of each fish stayed (T) in each water velocity interval of Type I individuals in six fish species

mean value \pm standard error, sample number in Table 1; a, b, c, d and w, x, y, z are identifiers of significant difference; a, b, c, d indicate the significant difference among water velocity intervals in a given fish species ($P < 0.05$); w, x, y, z indicate the significant difference among different fish species within each water velocity interval, the same below

最大的 F 值出现在第二个流速区域 ($P < 0.05$); 杂食性的鲫和锦鲤的最低流速区域 F 值均显著

大于其他流速区域 ($P < 0.05$), 且随着流速增大而减小(图5)。值得一提的是, 鲫在各流速区域的 F 值均显著高于其他鱼类 ($P < 0.05$)。

各实验鱼 T 在最低流速区域均显著大于其他高速档, 其差异在滤食性的鲢和鳙表现最为显著(交互作用 $P < 0.05$)。

2.3 II型表型流速偏好选择的种间差异分析

II型行为表型实验鱼的 P_i 受流速区域影响显著, 且与食性密切相关 ($P < 0.05$) (图6)。滤食性的鲢最大的 P_i 出现在第三、四流速区域, 鳙出现在第四流速区域, 而鲫和锦鲫为二、三流速区域, 即滤食性鱼类偏好更高流速区域。草食性鱼类草鱼和中华倒刺鲃对流速区域不敏感, 仅中华倒刺鲃在最高流速区域 P_i 显著下降 ($P < 0.05$)。

与I型行为表型鱼类相比, II型鱼类行为表型个体 F 值明显高于I型鱼类。滤食性鱼类鲢 F 值不受流速区域影响, 滤食性的鳙和杂食性的鲫和锦鲫 F 值在前三个流速区域没有变化, 在第四、五流速区域显著下降 ($P < 0.05$)。草食性的草鱼和中华倒刺鲃最大的 F 值出现在第二流速区域, 同I型行为表型个体一致。滤食性鱼类 F 值小于其他鱼类。

与I型行为表型鱼类相比, II型鱼类行为表型个体在第一流速区域的 T 值明显小于I型鱼类, 而高流速区域的值则反之。II型鱼类实验鱼中相同食性的鱼类在各流速区域的 T 值无显著差异; 与滤食性鱼类相比, 草食性和杂食性的鱼类在高流速区域的 T 值有所下降。

3 讨论

本研究旨在系统研究我国常见6种鲤科鱼类的流速偏好行为, 实验发现6种鲤科鱼类均存在2种流速偏好行为表型的类型分化, 验证了食性与流速偏好行为存在关联的假说。其行为形成机制包括进入次数的变化和停留时间的改变, 其涉及的内在生理机制、进化动力及生态学关联还有待进一步探讨。

3.1 六种鲤科鱼类流速选择行为的表型分化

本研究的重要发现是6种鲤科鱼类的流速选择行为均出现两种截然不同的行为表型: I和II型。种内个体变异对于种群进化十分重要, 这是因为生理、形态和行为等表型特征多样性不仅是遗传多样性的间接体现, 也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^[17]。相关研究表明鱼类代谢也存在稳定的种内个体差异^[18-19], 这类生理生化上的差异可能是引起外在行为表型(如流速选择行为)差异的原因之一。另外, 实验驯化过程中不同个体的营养状况出现随机差异, 这也可能是导致这种行为表型出现差异的原因。值得注意的是本研究中6种鱼类均表现出两种流速选择行为表型的分化, 提示这种行为表型分化可能为鲤科鱼类共同的行为特征。

与预期结果不同的是, 滤食性鱼类也存在I型个体。进一步分析发现, 与其他5种鲤科鱼类相比较, 鳙II型个体的比例仅占三分之一, 远低于其他鲤科鱼类。鳙相对不够活跃, 这可能是其I型个体比例较高的原因。流速选择行为出现个体差异, 也可能与鱼类生态型分化有关, 而生态类型的分化与个体间的生理生化等机制存在某种关联。已有研究报导黑吻鲟(*Rhinichthys atratulus*) 个体的游泳能力和生活史经历会影响其流速偏好^[20], 孔雀花鱗(*Poecilia reticulata*) 个体性别会影响其流速偏好^[21]。6种鲤科鱼类I型个体比例不尽相同, 由于该类型个体在低流速区域停留时间占绝大多数比例, 如果以种类平均值来表现其行为选择, 则会掩盖II型个体的特征。因此在相关研究中, 必须首先对实验数据进行变异程度分析, 并观察是否出现I型个体, 如果存在, 则需要分开分析, 否则会造成对实验结果的片面理解。

3.2 食性和鱼类流速选择行为的关联

就I型个体而言, 不同食性鱼类的流速选择行为总体上表现较为一致, 但种间还是存在差异。滤食性鲢和鳙在绝大多数时间 (>90%) 滞留于最低流速区域, 很少在不同区域穿梭; 草食性草鱼和中华倒刺鲃约70% 滞留在最低流速区域, 其余区域 P_i 随水流速度上升而呈下降的趋势, 出入频率最高值出现在第二速度区域, 但 T 值并没有显著大于其余流速区域; 而杂食性的鲫和锦鲫, 虽与其他2种食性的鱼类一样在最低速度区域 P_i 显著大于其余区域, 但鲫在各速度 F 值却显著大于其他5种鱼类。上述分析表明各食性鱼类在最低流速区域内的 P_i 与食性存在关联。

就II型个体而言, 滤食性的鲢和鳙以及杂食性的鲫和锦鲫均表现出一定的水流速度偏好, 即中等流速 (15.18 ~ 27.91 cm/s) P_i 最大, 但滤食性

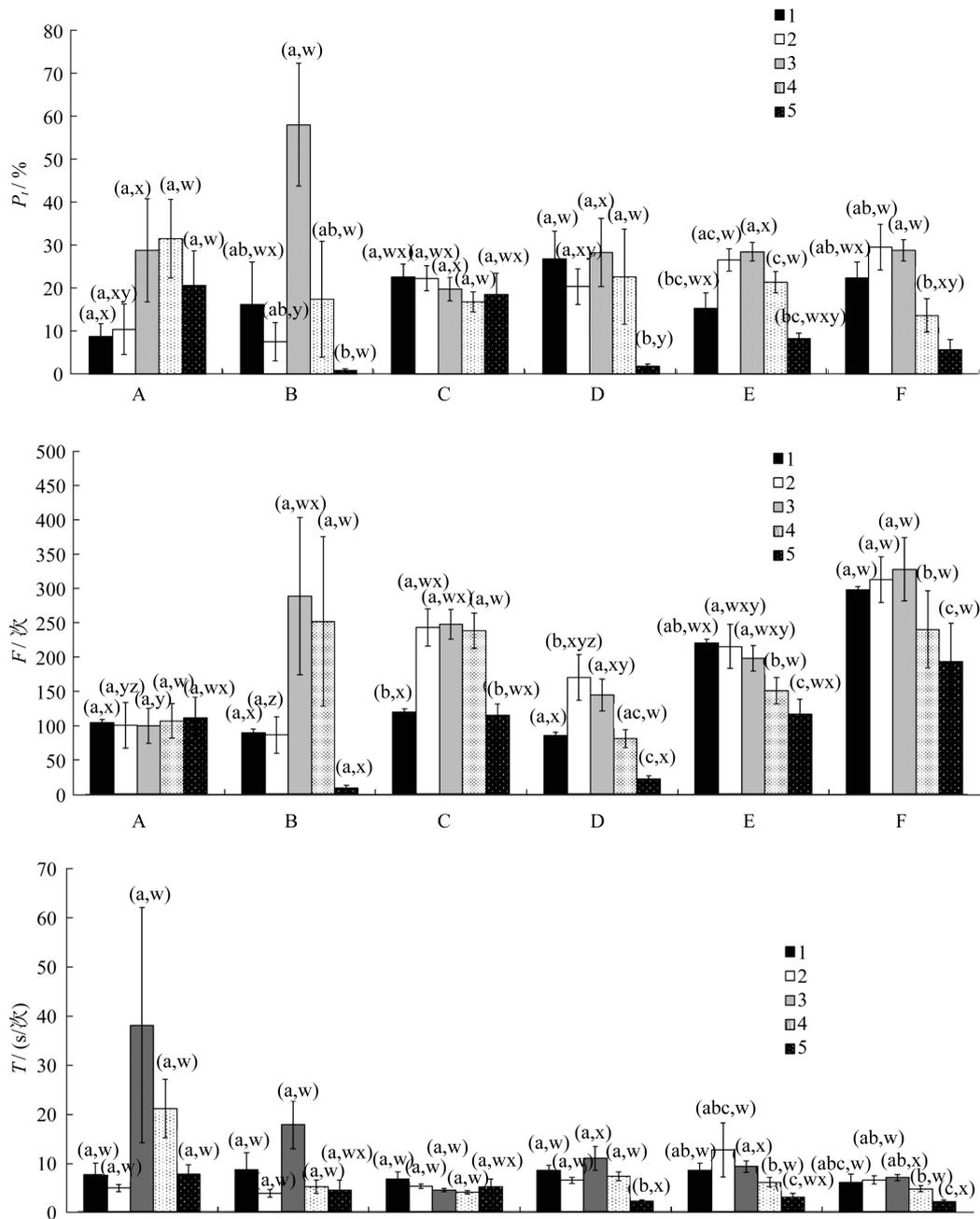


图 6 II 型行为表型实验鱼在各速度下的停留时间百分比 (P_i , %)、

出入频率次数 (F)、单次进入流速区域的平均停留时间 (T)

Fig. 6 The percent time stayed (P_i), frequency (F) and the average duration of each fish stayed (T) in each water velocity interval of Type II individuals in six fish species

鲢、鳙的偏好流速高于杂食性的鲫和锦鲫。研究表明杂食性鱼类的捕食对象之一黑蝇幼虫在 18.8 ~ 36.2 cm/s 流速区域觅食成功率最大并表现出对该流速的偏好^[22]。因此杂食性鱼类的流速偏好行为可能与食物中动物性饵料的偏好速度有关。然而草食性的草鱼和中华倒刺鲃 II 型个体

无流速偏好行为特征,其生态学机制值得研究。草鱼和亲缘关系较近的鲢、鳙以及中华倒刺鲃与亲缘关系接近的鲫流速选择差异明显,而亲缘关系较远、偏好生境差异明显的草鱼和中华倒刺鲃均表现为相似的流速选择行为表型。与 P_i 相似,实验鱼的 F 值和 T 值亦表现出与食性存在关联,

本研究表明亲缘关系不是影响本实验 6 种实验鲤科鱼类流速选择行为的原因,实验鱼的流速选择行为与其食性联系更为紧密。

总之,本研究 6 种鲤科鱼类均出现两种流速选择行为表型分化。整体上,与 II 型实验鱼相比, I 型实验鱼有更低的 F 值(除鲫鱼外)和更长的 T 值(除最低流速档外),这种表型分化与种内变异、个体生理状况及生态习性等有关。滤食性鱼类、杂食性鱼类、草食性鱼类行为表现差异与食性相关。鱼类食性与觅食方式紧密相关,因此,有关觅食方式与鱼类流速偏好行为的内在关联研究值得关注。

参考文献:

- [1] Yan G J, He X K, Cao Z D, *et al.* An interspecific comparison between morphology and swimming performance in cyprinids[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2013, 26(8):1802 – 1815.
- [2] Fu S J, Cao Z D, Yan G J, *et al.* Integrating environmental variation, predation pressure, phenotypic plasticity and locomotor performance[J]. *Oecologia*, 2013, 173(2):343 – 354.
- [3] 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]. *The Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(4):590 – 597.
- [4] Tudorache C, O'Keefe R A, Benfey T J. Optimal swimming speeds reflect preferred swimming speeds of brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchell, 1874) [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2011, 37(2):307 – 315.
- [5] Chun S N, Cocherell S A, Cocherell D E, *et al.* Displacement, velocity preference, and substrate use of three native California stream fishes in simulated pulsed flows[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2011, 90(1):43 – 52.
- [6] Holm C F, Armstrong J D, Gilvear D J. Investigating a major assumption of predictive in stream habitat models: is water velocity preference of juvenile Atlantic salmon independent of discharge[J]. *Journal of Fish Biology*, 2001, 59(6):1653 – 1666.
- [7] Blake R W. fish functional design and swimming performance[J]. *Journal of Fish Biology*, 2001, 65(5):1193 – 1222.
- [8] Yin M C, Blaxte J H S. Cruising speeds during early development and starvation of marine fish larvae[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1989, 20(1):1 – 9. [殷名称, Blaxte J H S. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. *海洋与湖沼*, 1989, 20(1):1 – 9.]
- [9] Song Z B, He X F. Changes of morphology and behavior in *Silurus meridionalis* larvae during starvation[J]. *Journal of Southwest China Normal University: Natural Science*, 1998, 23(4):462 – 466. [宋昭彬, 何学福. 饥饿状态下南方鲇仔鱼的形态和行为变化. *西南师范大学学报:自然科学版*, 1998, 23(4):462 – 466.]
- [10] Metcalfe N B, Valdimarsson S K, Fraser N H C. Habitat profitability and choice in a sit-and – wait predator: juvenile salmon prefer slower currents on darker nights[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1997, 66(6):866 – 875.
- [11] Piccolo J J, Hughes N F, Bryant M D. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*) [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2008, 65(2):266 – 275.
- [12] Fu S J, Zeng L Q, Li X M, *et al.* The behavioural, digestive and metabolic characteristics of fishes with different foraging strategies [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(14):2296 – 2302.
- [13] Ye F L, Zang J D. *Ecology of fishes* [M]. Guangdong: Guangdong Higher Education Press, 2002:56 – 57. [叶富良, 张健东. *鱼类生态学*. 广东: 广东高等教育出版社. 2002:56 – 57.]
- [14] Ding R H. *The Fishes of Sichuan* [M]. Sichuan: Sichuan Science and Technology Press, 1994:237 – 238. [丁瑞华. *四川鱼类志*. 四川: 四川科学技术出版社. 1994:237 – 238.]
- [15] Wang X Z. Moleacular phylogeny of the East Asian cyprininds (Pisces: Cypiniformes) [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2005. [王绪祯. *东亚鲤科鱼类的分子系统发育研究*. 武汉:水生生物研究所, 2005.]
- [16] Dhillon R S, Yao L L, Mately V, *et al.* Interspecific differences in hypoxia-induced gill remodeling in carp [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2013, 86(6):727 – 739.
- [17] Sears M W, Hayes J P, Banta M R, *et al.* Out in the cold: physiological capacity influences behaviour in deer mice [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(4):774 – 783.

- [18] Zeng L Q, Penghan L Y, Wang J W, *et al.* The effects of food deprivation on individual variation and repeatability in swimming performance 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. 饥饿对南方鲢幼鱼游泳能力个体变异和重复性的影响. *水生生物学报*, 2014, 28 (5) : 883 – 890.]
- [19] 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]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2014, 47 (3) : 197 – 204.
- [20] Williamson N E, Cech Jr J J, Nelson J A. Flow preferences of individual blacknose dace (*Rhinichthys atratulus*); influence of swimming ability and environmental history [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 95 (3) : 407 – 414.
- [21] Hockley F A, Wilson C A M E, Brew A *et al.* Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load [J]. *Journal of the Royal Society Interface*, 2013, 11 (91) : 20130814.
- [22] Malmqvist B, Sackmann G. Changing risk of predation for a filter-feeding insect along a current velocity gradient [J]. *Oecologia*, 1996, 108 (3) : 450 – 458.

The preferred water velocity behavior of six Cyprinids with different feeding habits

WU Qingyi, ZENG Lingqing, CAO Zhendong, PENG Jianglan, FU Shijian*

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

Abstract: The aims of present study were to investigate the effects of feeding habits on preferred water velocity behavior of the cyprinidae fish, six species of cyprinidae fish that have different feed preferences were used as the research subject. To achieve our goals, six cyprinids include silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead (*Aristichthys nobilis*) that are the filter-feeding fish, grass carp (*Ctenopharynodon idella*) and qingbo (*Spinibarbus sinensis*) that are the vegetarian, and the crucian carp (*Carassius auratus*) and goldfish (*C. auratus*) that are the omnivorous fish. Firstly, each of six fish species were videoed individually ($N = 12$ for each species) in a self-made preferred water velocity determining device, i. e. , a 1.5 meters long conical raceway with water speed gradually increasing from 11.86 to 65.45 cm/s at $(25 \pm 1.0) ^\circ\text{C}$. The videos were then analyzed by Ethovision XT19 and the percent time stayed (P_t), frequency (F) and the average duration of each fish stayed (T) in each water velocity interval were all calculated. Our results showed that (1) the preferred water velocity behavior of the six fish species are presented into two kinds of trends. If an individual of a given species stayed mainly in the lowest water velocity interval ($P_t > 50\%$), the fish individual is considered Type I. Otherwise, the fish is considered Type II. At the same time, the experimental results indicated that feeding habit has a significant effect on the water velocity preference behavior of the experimental fish. Compared to the Type I of omnivorous habit fish including the crucian carp and goldfish and herbivorous fishes including grass carp and qingbo, the Type I of filter-feeding fish including the silver carps and bighead showed more significant preference of the lowest water velocity interval. The Type II of filter-feeding fish preferred stay in higher water velocity than the omnivorous habit fish. However, the Type II of herbivorous fishes including the grass carp and qingbo showed no preference to the water velocity intervals, but it had higher F values in middle water velocity intervals. The present study suggested there is a sharp variation in the water velocity preference behavior of six experimental fish species. This water velocity preference behavior for each species could be divided into Type I and Type II. In addition, feeding habit has a significant effect on the water velocity preference behavior of the experimental fish.

Key words: Cyprinidae fish; water velocity preference; feed preferences; phenotypic variation

Corresponding author: FU Shijian. E-mail: shijianfu9@hotmail.com

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31172096); Key Project of the Natural Science Foundation of Chongqing (cstc2013jjB20003)