

## 鲢幼鱼运动能量代谢研究

王 瑶<sup>1</sup>, 王从锋<sup>1,2</sup>, 刘慧杰<sup>1</sup>, 冯三杰<sup>1</sup>, 谭 宏<sup>1</sup>

(1. 三峡大学水利与环境学院, 湖北 宜昌 443002;

2. 三峡地区地质灾害与生态环境湖北省协同创新中心, 湖北 宜昌 443002)

**摘要:** 可靠的能量消耗估算可以更好地衡量鱼体在上溯过程中的能量分配方式, 为鱼道水力设计提供依据, 实现鱼道过鱼的高通过率。为探究鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)幼鱼运动过程中游泳行为和能量消耗的关系, 利用丹麦 Loligo Systems 公司生产的鱼类行为视频跟踪系统, 对 24 尾鲢幼鱼进行了室内游泳行为实验。采用流速递增法测得鲢幼鱼的活动代谢率, 水体溶氧量由每个流速工况下等时距读取, 静水条件下通过 AutoResp™ 测定水体溶氧变化值, 计算标准代谢率; 利用水槽上方架设的摄像头(25 帧/s)记录鱼体运动行为, 连接 uEye Cockpit 程序观测鱼体运动情况, 采用 LoliTrack 进行运动行为分析, 获取鱼体运动行为学参数。结果表明, 鲢幼鱼的游泳速度与摆尾频率(TBF)呈显著正相关关系, 其耗氧率( $M_{O_2}$ )与摆尾频率(TBF)的拟合方程为  $M_{O_2} = 318.3 + 1.04TBF^{2.87}$  ( $R^2 = 0.99, P < 0.001$ ), 拟合指数值为 2.87, 且摆尾频率的幂指数越大, 表征鱼体游泳效率越低。实验测得鲢幼鱼的标准代谢率(SMR)为  $(284.47 \pm 30.75) \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ , 耗氧率方程得到的标准代谢率拟合值为  $318.3 \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ , 与实测值较为接近; 通过建立活动代谢率(AMR)与鱼体重量(M)及游速(U)的关系, 得出鲢幼鱼生物能量模型  $AMR = 10.39M^{0.12}U^{0.39}$  ( $R^2 = 0.95, P < 0.001$ )。生物能量模型的建立, 可以为鱼道不同过鱼目标的水力设计提供参考。

**关键词:** 鲢幼鱼; 摆尾频率; 代谢率; 生物能量模型

**中图分类号:** Q44 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2019)04-0101-07

修建鱼道等过鱼设施已成为了水利工程建设生态补偿的一项重要举措。我国的鱼道建设起步较晚且发展缓慢, 鱼类的行为学研究作为鱼道设计的基础参数, 是决定鱼道设计与建设成败的关键。目前, 国内外学者聚焦于鱼类的游泳能力研究(李丹等, 2011; 熊锋等, 2014; 刘慧杰等, 2016; 涂志英等, 2016; 吴青怡等, 2016; 张沙龙等, 2016)。然而, 鱼类在游泳过程中伴随着持续的能量消耗, 仅从游泳速度并不能对游泳能力实现全面的评价, 因此鱼类在不同条件下进行游泳活动时的生理变化及能量利用效率也应进入游泳能力的评价范畴(Cheong et al, 2006; Pon et al, 2009; Yagci, 2010)。鱼体代谢率一般通过实验室测定耗氧率获得, 理论上可以根据不同的能量需求分为标准代谢率(SMR)、特殊动力作用(SDA)、活动代谢率(AMR)3 个方面, 其中活动

代谢率作为表征鱼体持续运动状态下的重要指标, 能够反映鱼体进行游泳运动中的能量支出过程(Steinhausen et al, 2005)。因此, 通过可靠的鱼体能量消耗估算, 可以更好地衡量鱼体在上溯过程中的能量分配方式, 为鱼道水力设计提供依据。

在早期的研究中, 有国外学者利用生物能量模型解释鱼体重量和游速对鱼体净运动耗能的影响, 通过建立 10 种不同鱼种的生物能量模型, 发现种间具有较为显著的差异(Boisclair et al, 2010), 因此在鱼体运动代谢的研究中, 建立种间能量模型也是十分必要的; 而目前的研究中, 部分运动过程的鱼体能量消耗的研究仅给出了游泳速度与耗氧率的变化关系, 但在实际鱼道内鱼体连续上溯的过程中, 其上溯游速随水流流态会及时调整, 不能直接测量, 因此目前有关鱼体通过鱼道时的能量消耗过程的研究并不充足。为了更加精确的描述鱼体在实际鱼道内的能量耗散过程, 本研究通过环形水槽实验研究了鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)幼鱼在运动过程中的行为特征, 结合运动过程中的能量代谢变化, 给出了更加直观的鱼体运动能量代谢过程并建立了鲢幼鱼生物能量模型, 以为鱼道设计及过鱼效果评价提供参考。

收稿日期: 2017-07-13

基金项目: 国家自然科学基金重大研究计划(91647207); 水利部公益性行业科研专项(201201030)。

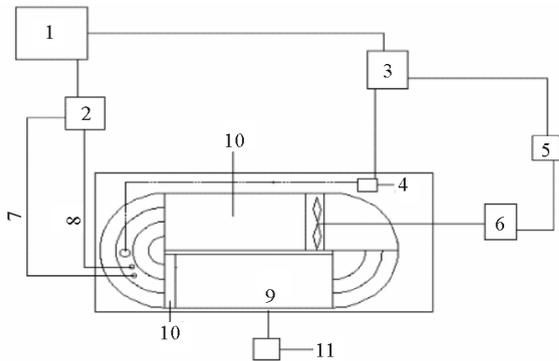
作者简介: 王瑶, 1992 年生, 女, 硕士研究生, 研究方向为生态水利。E-mail: wangyao308@163.com

通信作者: 王从锋, 1974 年生, 男, 教授, 主要从事生态水利研究。E-mail: wangcf@ctgu.edu.cn

## 1 材料和方法

### 1.1 实验装置

研究所用的实验装置采购自丹麦 Loligo Systems 公司生产的鱼类行为视频跟踪系统,该设备相比于自制的鱼类游泳装置,整个实验过程的流速、水质参数变化都由计算机直接控制,缩小了手工测量所获数据的误差影响,有利于实验数据的精确性。该系统包括环形实验水槽、水泵、电机、动力输出控制器、笔记本电脑、Witrox1 温度溶氧自动探测器、DAQ-M 水泵控制器及摄像头,仪器配套软件 AutoResp™/ LoliTrack 和 uEye Cockpit。实验进行过程中,利用水槽上方架设的摄像头(25 帧/s)记录鱼体运动行为,通过连接 uEye Cockpit 程序观测鱼体运动情况,后期采用 LoliTrack 进行运动行为分析,获取鱼体运动行为学参数。



1: 笔记本电脑; 2: Witrox1 温度溶氧自动探测器; 3: DAQ-M 水泵控制器; 4: 水泵; 5: 动力输出控制器; 6: 电机; 7: 溶氧探头; 8: 温度探头; 9: 游泳区域; 10: 整流装置; 11: 摄像头

图1 鱼类行为视频跟踪系统

1: computer; 2: witrox1 temperature dissolved oxygen automatic detector; 3: DAQ-M water pump controller; 4: water pump; 5: power output controller; 6: motor; 7: dissolved oxygen probe; 8: temperature probe; 9: swimming area; 10: rectifier; 11: camera

Fig.1 Schematic of flume-type respirometer used to monitor fish swimming behavior and metabolic rate

### 1.2 实验用鱼

本实验选用“四大家鱼”之一的鲢幼鱼为研究对象。24 条实验鲢幼鱼购买于宜昌市宜都水产养殖场,体长 7.8~16.7 cm,体重在 10.9~41.6 g。根据体重和体长分为 1 号组(16 尾)和 2 号组(8 尾); 1 号组进行活动代谢率测定,2 号组进行标准代谢率测定。实验用鱼在 80 cm×60 cm×50 cm 塑料水箱中暂养 1 周,水箱温度控制在 20℃左右;正常喂食,暂养期间利用氧气泵进行充氧,水箱内氧气浓度维持在 10 mg/L;每天傍晚换水 1 次,所用水为曝气

24 h 的自来水,实验开始前 2 d 内停止喂食。

### 1.3 研究方法

1.3.1 活动代谢率测定 本研究采用流速递增法测得鲢幼鱼的活动代谢率,实验水温(20±2)℃。在 1 号组中选取 1 尾状态良好的实验幼鱼,进行体长(BL)及体重测量,放入实验装置的游泳区域,0.5 BL/s 的低速流态下适应 30 min。实验设定的起始流速为 0.5 BL/s,之后以 20 min 的时间间隔等距增加 0.5 BL/s,直至鱼体疲劳。根据每个流速工况下的时间间隔等距读取水体溶氧量,初始设定每 2 min 实现 1 次数据输出,实验同步耗氧率值通过软件 AutoResp™读取,同时记录实验时间和流速变量,实验设置重复 16 次。为控制实验变量,设置空白对照组,在水槽内不放鱼体,进行溶氧量变化读数,发现空白对照组中,好氧菌的耗氧率总和不超过鱼体耗氧率的 1%,验证自然状态下水中好氧菌对水体溶氧变化无显著影响。

1.3.2 标准代谢率测定 在进行标准代谢率测定过程中,将实验鱼提前放入游泳测试区域适应 1 h,在静水条件下每隔 20 min 通过软件 AutoResp™读取 1 次水槽内的溶氧变化值,实验进行 2 h,通过计算初末水槽中溶氧含量之差,利用公式计算鲢幼鱼的耗氧率  $M_{O_2}$ ,实验设置重复 8 次。鱼体耗氧率计算公式如下:

$$M_{O_2} = V \frac{d(DO)}{dt} / M \quad (1)$$

式中: $M_{O_2}$  为相应流速下的耗氧率; $V$  为环形水槽密封区域的水体体积,取 90 L; $M$  为实验鱼体的湿重; $d(DO)/dt$  为实验水槽内溶氧量随时间的变化率。

1.3.3 游泳行为分析 实验过程中,采用 25 帧/s 的摄像头进行视频记录,采用 LoliTrack 进行运动轨迹分析,由于单个流速梯度下视频时长为 20 min,对摆尾频率逐次计数工作量较大,为保证实验数据的可靠性,本研究在每个流速梯度下选取 5 个时长为 1 min 的鱼体运动视频进行计数统计,最终取其平均值作为该流速梯度下鱼体的标准摆尾频率(TBF)。

许多学者已经证明鱼体的摆尾频率与游动速度之间存在相关关系,所有的鱼种都呈现出游速与摆尾频率的线性相关。本研究中,采用游速( $U$ )与摆尾频率(TBF)简单的线性模型:

$$TBF = a + bU \quad (2)$$

式中: $a$ ,  $b$  均为常数。

1.3.4 生物能量模型 本研究利用 Ohlberger (2005) 提出的生物能量模型表征鱼体活动代谢率 (AMR)。生物能量模型基于鱼类的体重和游泳速度, 实现对鱼体活动代谢率的预测, 该模型以鱼体重 ( $M$ ) 和游速 ( $U$ ) 作为自由变量, 关系式为:

$$AMR = a \times M^b \times U^c \quad (3)$$

式中:  $a, b, c$  为常数。

在给定的速度下, 研究认为最小的鱼体活动代谢率是其常规游泳状态下最低耗氧率的 10%。故  $AMR_{min} = 10\% (M_{O_2})_{min}$

### 1.4 统计方法

实验数据采用 SPSS 进行统计, 统计值均采用平均值 ± 标准差进行描述, 差异显著性水平设定为  $P < 0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 游泳行为分析

根据鲢鱼幼鱼游泳行为测定实验, 将所得游泳速度 ( $U$ ) 与摆尾频率 (TBF) 的数据进行统计学分析, 参照拟合模型 (1) 进行数据拟合, 得到  $TBF = 0.98U + 1.09 (R^2 = 0.98, P < 0.001)$  拟合方程, 如图 2 所示。该拟合方程表征了游速与摆尾频率的直接线性关系; 而鱼类的游泳速度是影响其生命代谢的重要因素之一, 通过建立两者的关系, 可以实现对鲢游速的直接观测。

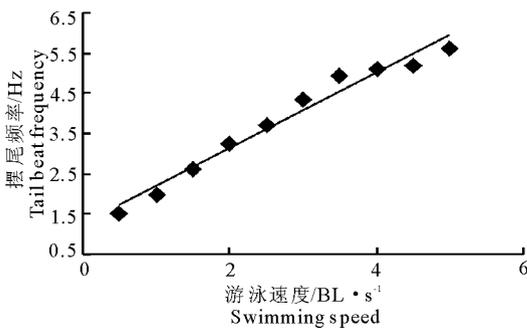


图 2 摆尾频率与游泳速度的关系

Fig.2 Correlation between tail beat frequency (TBF) and swimming speed (BL/s) of juvenile silver carp

### 2.2 摆尾频率对耗氧率的影响

目前, 关于鱼体游速与耗氧率的研究大多采用幂函数模型  $M_{O_2} = a + bU^c$  进行描述, 且拟合度较其他拟合效果好; 上述方程给出了摆尾频率与游泳速度的线性解释, 鲢的耗氧率与摆尾频率拟合模型选用幂函数模型。按照鲢幼鱼运动耗氧测定方法进行实验, 1 号组的实验鱼测试数据见表 1, 耗氧率随摆尾频率变化关系如图 3。由图 3 可知, 耗氧率随

着鲢的摆尾频率增大不断增加, 参照方程拟合得到  $M_{O_2} = 318.3 + 1.04TBF^{2.87} (R^2 = 0.99, P < 0.001)$ , 表征鲢呼吸代谢指数的  $c$  值为 2.87。通过该拟合方程, 得到相对静止条件下 (即  $TBF = 0$ ) 的耗氧率为  $318.3 \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ , 与本研究条件下 2 号组的实测标准代谢率 ( $284.47 \pm 30.75 \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ ) 相近, 详见表 2。

在数值上, 活动代谢率所表示的鱼体代谢率是由标准代谢率和相对于周围水的运动所需要的能量 (COL) 构成的, 图 4 给出了鲢鱼幼鱼游泳行为过程中伴随的能量代谢拟合曲线的变化趋势, 由图 4 可以看出, 随着游速梯度不断增加, 鱼体活动代谢活动不断增强, 曲线的斜率变化越来越快, 显示其代谢速率越来越快。

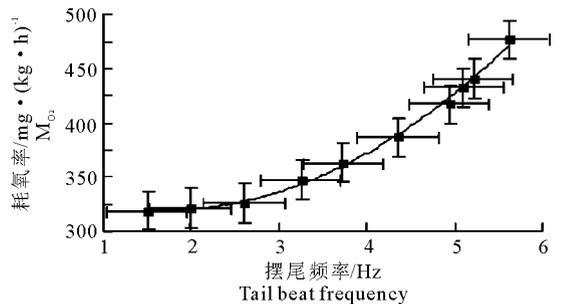


图 3 耗氧率与摆尾频率的关系

Fig.3 Correlation between oxygen consumption rate ( $M_{O_2}$ ) and tail beat frequency of juvenile silver carp

表 1 鲢幼鱼 1 号组的活动代谢率实验数据

Tab.1 Characteristics of the juvenile silver carp in the AMR experiment

编号	体重/ g	体长/ cm	代谢率/ $\text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{h})^{-1}$
1	30.1	11.4	198.2~497.3
2	28.9	12.6	312.3~511.4
3	23.5	10.9	233.7~464.1
4	33.2	13.8	247.6~603.8
5	36.7	14.5	273.8~598.5
6	30.9	12.7	155.4~496.5
7	35.2	13.4	292.4~547.6
8	33.6	12.0	231.9~677.2
9	41.6	16.7	358.7~643.7
10	31.5	13.0	266.4~577.6
11	26.9	12.4	303.1~565.2
12	10.9	7.8	162.9~455.8
13	22.9	12.1	241.5~476.4
14	29.8	13.2	298.4~587.6
15	33.7	14.0	330.6~652.7
16	36.5	14.2	328.7~624.5

### 2.3 鲢运动能量模型

有研究认为体重和代谢率之间的关系通常由一个全量函数描述, 而游泳速度和代谢速率之间的关

系则可以拟合为线性、指数、幂函数(Bonner et al, 1987);然而,这些模型都是基于二维关系。本研究结合了不同的体重和速度变量,以最小活动代谢率为非独立变量,得出了最佳游泳消耗过程的生物能量模型。最小的活动代谢率数据点由8尾重量不等的鲢幼鱼在10个流速梯度下获得,这80个活动代谢率(AMR)数据点被汇集在一起,提供了不同速度( $U$ )和体重( $M$ )下的生物能量模型(图3):  $AMR = 10.39M^{0.12}U^{0.39}$  ( $R^2 = 0.95$ ,  $P < 0.001$ )。

表2 鲢幼鱼2号组标准代谢率实验数据

Tab.2 Characteristics of the juvenile silver carp in the SMR experiment

编号	体重/ g	体长/ cm	代谢率/ $mg \cdot (kg \cdot h)^{-1}$	$P$	标准代谢率/ $mg \cdot (kg \cdot h)^{-1}$
1	27.4	12.3	259.42	<0.001	284.47±30.75
2	33.6	14.2	243.72	<0.001	
3	35.8	13.9	308.67	<0.001	
4	23.7	10.5	264.53	<0.001	
5	40.7	16.1	330.21	<0.001	
6	22.6	11.8	255.24	<0.001	
7	27.9	11.8	294.15	<0.001	
8	31.3	12.4	319.88	<0.001	

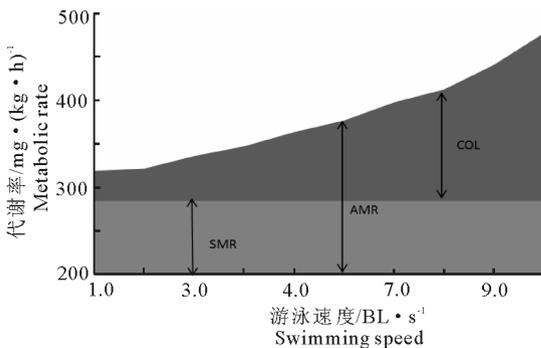


图4 运动过程中鲢幼鱼代谢曲线

Fig.4 Metabolic curve of juvenile silver carp during the swimming test

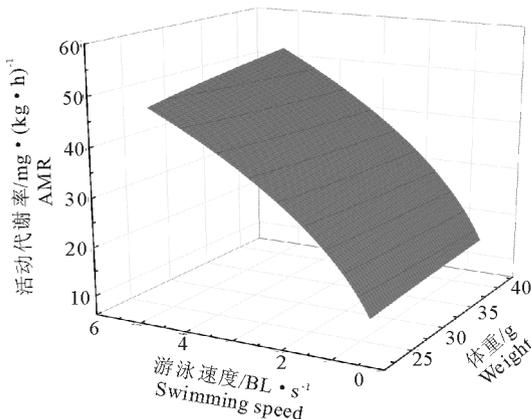


图5 鲢幼鱼生物能量拟合模型

Fig.5 Bio-energetic model for juvenile silver carp

### 3 讨论

#### 3.1 摆尾频率与游泳速度的关系

本研究在实验室的设计工况下,结合鱼类行为实验装置对鲢幼鱼进行了强迫游泳状态下的行为观测,对其摆尾频率与游泳速度进行了实验分析。鲢幼鱼的摆尾频率与其游泳速度呈正相关关系:  $TBF = 0.98U + 1.09$  (图2),这与涂志英(2012)等的研究结果相近。本研究得到回归方程的拟合斜率为0.98;龚丽等(2015)研究发现草鱼的拟合斜率为1.3;刘慧杰等(2017)得出鳙幼鱼的拟合斜率为0.74。比较拟合斜率可见,草鱼>鲢>鳙,摆尾频率与游速的拟合斜率一定程度上是鱼体运动能力的反应,不同鱼类在长期的自然选择作用下具有与自身结构相适应的环境适应能力,斜率值越小,在加速运动过程中,鱼体的运动消耗越少,其运动能力则越强,因此在草鱼、鳙、鲢之间,鳙的运动能力相对最强,这与刘慧杰等(2017)的研究结论相吻合。针对摆尾频率与游泳速度的关系,袁喜等(2011)认为,面对水流变化的刺激,鱼体会相应的行为学反应,流速增加致使鱼的趋流行为增加,耗能加快,具体则表现为摆尾幅度增加;柯森繁等(2017)研究了鱼体在顶流静止状态下,摆尾频率与流速和绝对游速之间均呈显著相关性,也得出鱼体在运动过程中,需要通过增大摆尾频率获得游泳动力,从而抵抗水流速度增大影响的结论。

#### 3.2 摆尾频率对耗氧率的影响

本文通过实验过程中鲢幼鱼的耗氧率变化与整个过程中运动行为的特征变化,用幂函数模型拟合了耗氧率与摆尾频率的模型,  $M_{O_2} = 318.3 + 1.04 TBF^{2.87}$ 。拟合的幂指数c值表征了鲢幼鱼的能量利用效率,c值越大,鱼体的代谢能力越低。摆尾频率的增加有利于鱼类更好克服高速逆流区域的水流刺激,图3中鲢幼鱼的摆尾频率在1~3.5 Hz时,耗氧率随摆尾频率的增加并不明显,说明鱼体能够通过调节自身耗氧需求维持机体匀速提升,而当达到高流速工况下,耗氧率随摆尾频率的增加明显加快,呈现出较为陡峻的变化趋势,这说明鱼体在克服高流速时,高的耗氧率可保证在氧债产生之前,能更长时间地满足肌肉运动对氧气的需求(Behrens et al, 2006);由此可见,耗氧率随摆尾频率呈幂指数增长趋势。通过该模型拟合也可以证明摆尾频率与游泳速度都是适宜于耗氧率预测的指标(Herskin et al, 1998)。

然而,在实际鱼道中,精细流场和复杂流态下自由游泳时,鱼类的游泳行为相比强迫游泳时要更为丰富(Kieffer et al, 2009)。由于实验条件的限制,拟合关系仅局限于室内部分鱼种的稳定游泳状态,在应对实际的复杂流态下,鱼体的不稳定游泳状态需要进一步研究和预测。对于实际复杂流态下的鱼类行为研究,可以参考 Webber(2001)提出的一种分析复杂流态下的摆尾频率方式——利用微型差压传感器(安装在尾羽上),记录鱼体振幅和频率,可为鱼类行为学分析提供更好的识别条件。

### 3.3 鲢幼鱼的运动代谢能力

本研究探讨了实验状态下鲢幼鱼的标准代谢率与活动代谢率的变化趋势。一般情况下,鱼类可以调节自身的耗氧率,从而达到与周围水体环境相适应的运动代谢能力(廖朝兴, 1986)。可以看出,在实验开始的低流速下,标准代谢率占整个代谢量的比重较大。随着游泳速度的增加,标准代谢率对整个耗氧量的贡献逐渐减低。一般认为鱼类在到达临界游泳速度之前存在一定比例的无氧代谢(Reidy et al, 1995)。有研究显示,盖茨溪红大麻哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)在高流速下,其代谢曲线偏离指数增长模式,趋于平稳,报道称这可能与鱼体自身的无氧代谢比例有关系(Lee et al, 2003)。

本研究中,活动代谢率与标准代谢率的离散说明鲢幼鱼在强迫游泳状态下能量代谢的关系,随着克流过程摆尾频率不断增加,运动消耗随着流速的提升呈幂指数增长。研究显示,当流速相对较大时,呼吸耗氧基本达到有氧呼吸的极限,呼吸方式转变为有氧与无氧呼吸相结合,在鱼体到达临界流速之前,有氧呼吸功能只能提供 30%~50% 的能量供应,在运动后期转变为无氧代谢(房敏, 2014)。总体来说,运动过程中鱼体能量供应在一定条件下能够随着游泳能力的提升进行调整,通过自身调节有氧与无氧代谢的比例,迅速满足运动代谢需求,故而在高流速下,活动代谢率具有明显的变化斜率,这是鱼体有氧代谢与无氧代谢共同作用的结果。

## 4 结论

(1) 鲢幼鱼的耗氧率与摆尾频率有关,随着摆尾频率的增加,耗氧率呈幂指函数增加。

(2) 鲢幼鱼在不同工况的外界水流环境的刺激下,其自身能量消耗分为有氧代谢和无氧代谢两个过程,随着游泳速度的提升,鱼体通过调节无氧代谢与有氧代谢的比例完成运动过程的能量供应。

(3) 在实际鱼道设计过程中,通过实验确定鱼类运动代谢过程中的最优平衡点,可以为鱼道池长、坡度以及休息室位置的确定提供设计依据,进而提高过鱼效率。

(4) 本研究基于实验条件得出鲢幼鱼的能量模型。在实际工程中,通过建立种间生物能量模型,可为工程设计提供不同过鱼目标的运动代谢数据。

### 参考文献

- 龚丽, 吴一红, 白音包力皋, 等, 2015. 草鱼幼鱼游泳能力及游泳行为试验研究[J]. 中国水利水电科学研究院学报, (3): 211-216.
- 房敏, 蔡露, 高勇, 等, 2014. 运动消耗对草鱼幼鱼游泳能力的影响[J]. 长江流域资源与环境, (6): 816-820.
- 柯森繁, 陈渴鑫, 罗佳, 等, 2017. 鲢顶流游泳速度与摆尾行为相关性分析[J]. 水产学报, (3): 401-406.
- 李丹, 林小涛, 朱志明, 等, 2011. 不同流速下杂交鲟幼鱼游泳状态与活动代谢研究[J]. 水生生物学报, (4): 578-585.
- 刘慧杰, 王从锋, 朱良康, 等, 2016. 鲢鳙幼鱼临界游泳速度的比较研究[J]. 水生态学杂志, (4): 63-69.
- 刘慧杰, 王从锋, 刘德富, 等, 2017. 不同运动状态下鳙幼鱼的游泳特性研究[J]. 南方水产科学, (2): 85-92.
- 廖朝兴, 黄忠志, 1986. 草鱼在不同的状况下耗氧率的测定[J]. 淡水渔业, (3): 14-16.
- 涂志英, 李丽萍, 袁喜, 等, 2016. 圆口铜鱼幼鱼可持续游泳能力及活动代谢研究[J]. 淡水渔业, (1): 33-38.
- 涂志英, 袁喜, 王从锋, 等, 2012. 亚成体巨须裂腹鱼游泳能力及活动代谢研究[J]. 水生生物学报, (4): 682-688.
- 吴青怡, 曹振东, 付世建, 2016. 鳊鱼和宽鳍鳊幼鱼流速选择与运动能量代谢特征的关联[J]. 生态学报, (13): 4187-4194.
- 熊锋, 王从锋, 刘德富, 等, 2014. 松花江流域青鱼、草鱼、鲢及鳙突进流速比较研究[J]. 生态科学, (2): 339-343.
- 袁喜, 涂志英, 韩京成, 等, 2011. 流速对鲫游泳行为和能量消耗影响的研究[J]. 水生态学杂志, (4): 103-109.
- 张沙龙, 张家波, 乔晔, 等, 2016. 短须裂腹鱼有氧游泳能力及其行为的实验研究[J]. 水生态学杂志, (5): 56-62.
- Behrens J W, Prabel K, Steffensen J F, 2006. Swimming energetics of the Barents Sea capelin (*Mallotus villosus*) during the spawning migration period[J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 331(2): 208-216.
- Boisclair D, Tang M, 2010. Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming in fishes[J]. Journal of Fish Biology, 42(2): 169-183.

- Bonner N, Peters R H, 1983. The ecological implications of body size[M]. London: Cambridge University Press: 291.
- Cheong T S, Kavvas M L, Anderson E K, 2006. Evaluation of Adult White Sturgeon Swimming Capabilities and Applications to Fishway Design[J]. Environmental Biology of Fishes, 77(2): 197 - 208.
- Hepher B, 1988. Nutrition of Pond Fishes: Growth[M]. London: Cambridge University Press: 147
- Herskin J, Steffensen J F, 1998. Energy savings in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds[J]. Journal of Fish Biology, 53(2): 366 - 376.
- Kieffer J D, Arsenault L M, Litvak M K, 2009. Behaviour and performance of juvenile shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* at different water velocities [J]. Journal of Fish Biology, 74(3): 674 - 682.
- Lee C G, Farrell A P, 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[J]. Journal of Experimental Biology, 206(18): 3239 - 3251.
- Ohlberger J, Staaks G, van Dijk P L, et al, 2005. Modelling energetic costs of fish swimming[J]. Journal of Experimental Zoology Part A Comparative Experimental Biology, 303A(8): 657 - 664.
- Pon L B, Hinch S G, Cooke S J, et al, 2009. Physiological, energetic and behavioural correlates of successful fishway passage of adult sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Seton River, British Columbia[J]. Journal of Fish Biology, 74(6): 1323 - 1336.
- Reidy S P, Nelson J A, Tang Y, et al, 1995. Post-exercise metabolic rate in Atlantic cod and its dependence upon the method of exhaustion[J]. Journal of Fish Biology, 47(3): 377 - 386.
- Steinhausen M F, Steffensen J F, Andersen N G, 2005. Tail beat frequency as a predictor of swimming speed and oxygen consumption of saithe (*Pollachius virens*) and whiting (*Merlangius merlangus*) during forced swimming[J]. Marine Biology, 148(1): 197 - 204.
- Webber D M, Boutilier R G, Kerr S R, et al, 2001. Caudal differential pressure as a predictor of swimming speed of cod (*Gadus morhua*).[J]. Journal of Experimental Biology, 204(20): 3561 - 3570.
- Yagci O, 2010. Hydraulic aspects of pool-weir fishways as ecologically friendly water structure[J]. Ecological Engineering, 36(1): 36 - 46.

(责任编辑 万月华)

## Energy Metabolism of Juvenile Silver Carp (*Hypophthalmichthys molitrix*)

WANG Yao<sup>1</sup>, WANG Cong-feng<sup>1,2</sup>, LIU Hui-jie<sup>1</sup>, FENG San-jie<sup>1</sup>, TAN Hong<sup>1</sup>

(1.College of Hydraulic and Environmental Engineering, China Three Gorges University, Yichang 443002, P.R. China;

2.Synergistic Innovation Center of Geological Disasters and Ecological Environment in the Three Gorges Region in Hubei Province, Yichang 443002, P.R.China)

**Abstract:** Determining the energy consumption of fish moving upstream would help define the energy consumption pattern of fish and could improve the hydraulic design of fish passages and increase the passage rate. In this study, we examined the relationship between swimming behavior and energy consumption of juvenile silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in a flume-type respirometer. The swimming behavior of 24 juvenile silver carp was monitored with a video tracking system (Loligo Systems, Denmark) and the active metabolic rate (AMR) was measured using a stepped-velocity test. The DO of respirometer water at different flow rates was measured at set time intervals and the standard metabolic rate was calculated by monitoring DO with no flow using AutoResp<sup>TM</sup>. Silver carp movement was recorded with a video camera (25 frames/s) set above the swim chamber, connected with the uEye Cockpit program, and LoliTrack was used to analyze fish swimming behavior and obtain swimming behavior parameters. The swimming speed of the juvenile silver carps was positively correlated with the tail beat frequency (TBF), and the fitting equation of oxygen consumption rate ( $M_{O_2}$ ) and tail beat frequency (TBF) was  $M_{O_2} = 318.3 + 1.04TBF^{2.87}$  ( $R^2 = 0.99$ ,  $P < 0.001$ ). The exponent of TBF, known as the speed exponent, is inversely related to swimming efficiency and the value of 2.87 for silver carp indicates relatively inefficient swimming. The standard metabolic rate (SMR) of silver carp is  $(284.47 \pm 30.75)$  mg/(kg · h), and the fitting value of SMR calculated from the oxygen consumption rate equation was 318.3 mg/(kg · h), close to the measured value. The bio-energetic model for juvenile silver carp is  $AMR = 10.39M^{0.12}U^{0.39}$  ( $R^2 = 0.95$ ,  $P < 0.001$ ). The establishment of the bio-energetic model provides a reference for the hydraulic design of fish passages for different target fish.

**Key words:** the juvenile silver carp; tail beat frequency; metabolic rate; bio-energetic model