

短期捕食胁迫对鲤幼鱼生长和形态特征的影响*

付成, 何静, 彭竹清, 付世建

(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室, 重庆 401331)

摘要:【目的】验证短期的捕食胁迫能否引起鱼类形态改变并考察该胁迫对鱼类生长的影响。【方法】在(25±1)℃水温条件下对鲤(*Cyprinus carpio*)幼鱼进行了为期30 d的捕食者暴露(捕食组,以乌鳢(*Ophiocephalus argus*)为捕食者),并同时将无任何捕食处理的幼鱼设置为对照组。驯化结束后测量两组实验鱼体质量、体长等生长参数,随后将实验鱼麻醉致死进行形态学测量和分析。【结果】捕食组较对照组在体质量、体长方面有统计学意义上的降低($p < 0.05$);两组实验鱼在头高、体高等身体距离参数方面没有统计学意义上的差异;捕食组较对照组在尾柄侧面积和尾鳍表面积方面有统计学意义上的增加($p < 0.05$)。【结论】捕食胁迫下鱼类生长能力的降低可能与觅食活跃度降低导致食物摄入量减少有关,此外激素、代谢水平提高导致鱼类能量消耗增加;短期的捕食胁迫处理即可引起鱼类形态的改变,而尾柄以及尾鳍表面积的增加则可能促进鱼类非持续游泳能力的提升,进而提高鱼类在捕食胁迫下的生存能力。

关键词:短期捕食胁迫;形态;鲤;可塑性

中图分类号:Q954.3

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2018)02-0051-05

进化生物学的主流观点认为:动物的形态决定能力,进而影响自身的生存适合度^[1-2]。就生活在水中的鱼类而言,较高的体高、较大的尾柄和尾鳍通常利于产生更大的推进力;而具备此类形态的鱼类往往具有较强的非持续游泳能力和反捕食生存能力,因为鱼类的非持续游泳与逃避捕食者密切相关^[1]。动物在不同生境中常常会表现出不同的形态特征,这种形态变化可能是特定生境中长期选择压力造成的基因型的改变,也可能是动物对该生境产生的可塑性反应^[3]。

捕食压力作为自然选择重要的进化驱动力之一,可能导致动物产生各种表型和基因型的改变^[4-5]。为应对捕食压力,鱼类在运动、行为和生活史等多方面进化出适应性策略^[4,6-8],通常表现为提高运动能力^[4]、降低活跃性和生长^[9]以及增加繁殖投入^[10]等等。鱼类的形态也可能对此做出响应,例如提高体高以对捕食者形成口裂限制,或通过体高的提高和尾柄、尾鳍等表面积的增大来提高非持续游泳能力,进而增强逃逸能力^[4]。目前相关研究普遍关注自然界长期的捕食压力对鱼类形态所产生的影响,对实验室内短期的捕食胁迫驯化能否引起鱼类形态改变(可塑性)的关注较少。鲤(*Cyprinus carpio*)是中国常见的一种鲤科(Cyprinidae)鱼类,已有研究表明该鱼在运动、形态等方面具有较高的可塑性^[11-12],故本研究选取鲤幼鱼作为猎物鱼;乌鳢(*Ophiocephalus argus*)与鲤同水域生存,为鲤自然界中主要捕食者之一,因此在本研究将它作为鲤的捕食者。本研究通过将鲤幼鱼进行为期30 d的捕食者暴露然后测量和分析鱼体形态学参数的变化来考察捕食者暴露对鲤幼鱼形态特征的影响以及该胁迫对鲤幼鱼生长的影响,旨在为相关研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源与驯养

实验用鲤幼鱼和乌鳢购自当地渔场,在本实验室中分别放入规格为1.2 m×0.55 m×0.55 m的自净化循环控温水槽中驯养30 d。驯养期间,鲤幼鱼每日投喂1次商业饵料至饱足,乌鳢每隔1日投喂1次鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)肉片至饱足。两种实验鱼均在投喂后30 min清理剩余饵料和粪便。水温设置

* 收稿日期:2017-10-05 修回日期:2018-01-23 网络出版时间:2018-03-23 15:54

资助项目:国家自然科学基金(No.31670418;No.31700340);重庆市科学技术委员会基础科学与前沿技术研究项目(No.este2017jcyjA1150);重庆市教育委员会科技项目(No.KJ1600312)

第一作者简介:付成,男,讲师,博士,研究方向为鱼类生理生态学,E-mail:chengfu@cqnu.edu.cn;通信作者:付世建,教授,E-mail:shijianfu9@cqnu.edu.cn

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20180323.1553.016.html>

为(25±1)℃,并保持 12 h 光照:12 h 黑暗的光周期。

1.2 实验方案与方法

驯养结束后,挑选 60 尾身体健康且大小接近的鲤幼鱼(表 1),随机分为捕食组和对照组,每组 30 尾鱼,分别转移至两个规格相同均为 1.2 m×0.55 m×0.55 m 的自净化循环控温水槽中。使用 14 目纱网水槽分隔为空间大小相等的两个部分。捕食组一侧为已挑选好的 30 尾鲤幼鱼,另一侧饲养 1 尾体质量约 300 g 的乌鳢。为了强化捕食胁迫,养乌鳢的一侧水槽额外放入 10 尾饵料鱼(同样为鲤幼鱼)供乌鳢捕食,使得另一侧的 30 尾鲤幼鱼虽然不会被捕食,但可以通过视觉和嗅觉获取捕食信息。饵

料鱼被捕食后随即进行补充,使数量维持在 10 尾。对照组除饵料鱼一侧无任何捕食者外,其他养殖环境与捕食组完全相同。30 d 驯化期间乌鳢不再另外投喂,其余养殖方式与条件与驯养期间保持一致。

30 d 后,首先对两组实验鱼禁食 24 h,然后分别量取它们的体质量、体长和体高。为了避免实验鱼身体大小对形态测量的影响,随后从每组分别选取 20 尾大小接近的实验鱼,用过量 MS-222 将它们麻醉致死,随后测量相关形态学参数。将实验鱼的背鳍、尾鳍、臀鳍等依次展开后固定在放有刻度尺的泡沫板上,采用数码相机拍摄右侧照片。

1.3 形态学数据采集和分析

参照闫冠杰等人^[12]的形态学分析方法,对实验鱼照片进行处理,得到包含 16 个特征点的图像(图 1),该图像可用来分析捕食胁迫处理对实验鱼形态的影响。通过上述每尾实验鱼 16 个特征点的坐标计算相关形态学参数,包括叉长、腹鳍前长、头长、头高、体高、尾柄高₁和尾柄高₂。另外通过 TpsDig 2 软件计算尾柄侧面积和尾鳍表面积。上述参数的单位均通过图像距离与实际距离(从照片中的刻度尺获得)之间的转换关系换算为 mm 或 mm²。

1.4 数据统计与分析

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”表示。捕食组与对照组之间各参数使用 *t* 检验进行分析,当 $p < 0.05$ 时,统计结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 捕食者暴露对鲤幼鱼生长的影响

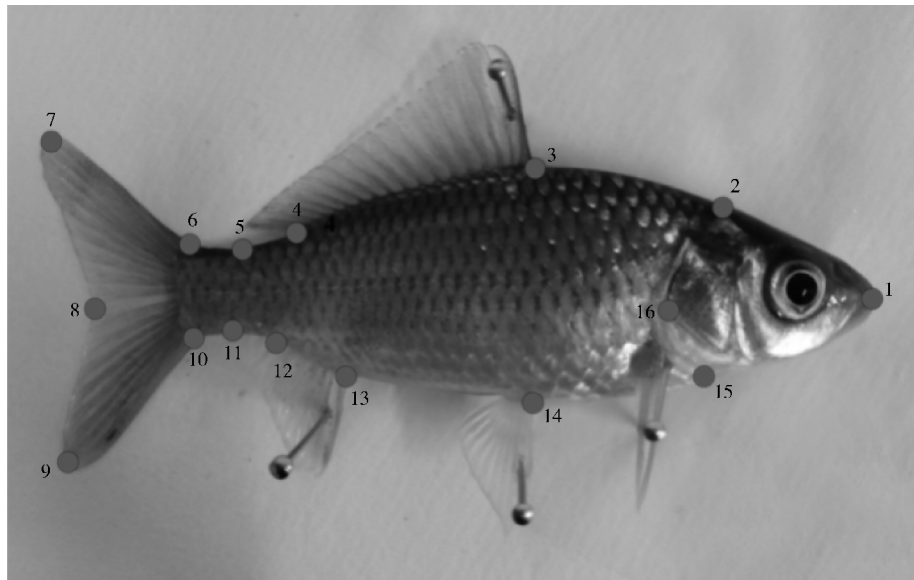
捕食者暴露处理前,捕食组与对照组的体质量、体长和体高均无统计学意义的差异(表 1)。而经过 30 d 的

表 1 捕食者暴露对鲤幼鱼体重、体长和体高的影响

Tab. 1 The effects of predator exposure on body mass, length, and depth of juvenile common carp

| 处理阶段 | 实验组 | 样本数/个 | 体质量/g | 体长/cm | 体高/cm |
|------|-----|-------|------------------------|------------------------|------------------------|
| 处理前 | 对照组 | 30 | 5.10±0.14 ^a | 6.02±0.05 ^a | 2.02±0.02 ^a |
| | 捕食组 | 30 | 5.07±0.19 ^a | 6.09±0.07 ^a | 2.04±0.04 ^a |
| 处理后 | 对照组 | 30 | 8.59±0.28 ^a | 8.68±0.09 ^a | 2.63±0.04 ^a |
| | 捕食组 | 30 | 7.51±0.30 ^b | 8.41±0.11 ^a | 2.39±0.04 ^b |

注:同一列中上标不同字母表示同一处理阶段对照组与捕食组某一指标之间差异具有统计学意义($p < 0.05$)。



注:数据点 1 到 8 的距离为叉长;点 1 到 14 的距离为腹鳍前长;点 1 到 16 的距离为头长;点 2 到 15 的距离为头高;点 3 到 14 的距离为体高;点 4 到 12 的距离为尾柄高₁;点 6 到 10 的距离为尾柄高₂;点 4,5,6,10,11,12 依次连线所围面积为尾柄侧面积;点 6,7,8,9,10 依次连线所围面积为尾鳍表面积。

图 1 鲤幼鱼用于形态学测量的特征点

Fig. 1 The characteristic points for the measurement of the morphological measurement in juvenile common carp

捕食者暴露,捕食组实验鱼的体质量和体高均比对照组的更低,且两组实验鱼的这两项指标的差异均具有统计学意义($p < 0.05$)。

2.2 捕食者暴露对鲤幼鱼形态特征图像的影响

根据背景网格的弯曲可以发现:经过捕食者暴露,捕食组实验鱼身体躯干、尾柄和尾鳍均有不同程度的变化(图 2)。其中尾柄部位的背景网格弯曲较为明显,相比对照组,捕食组实验鱼尾柄部位的特征点右移。

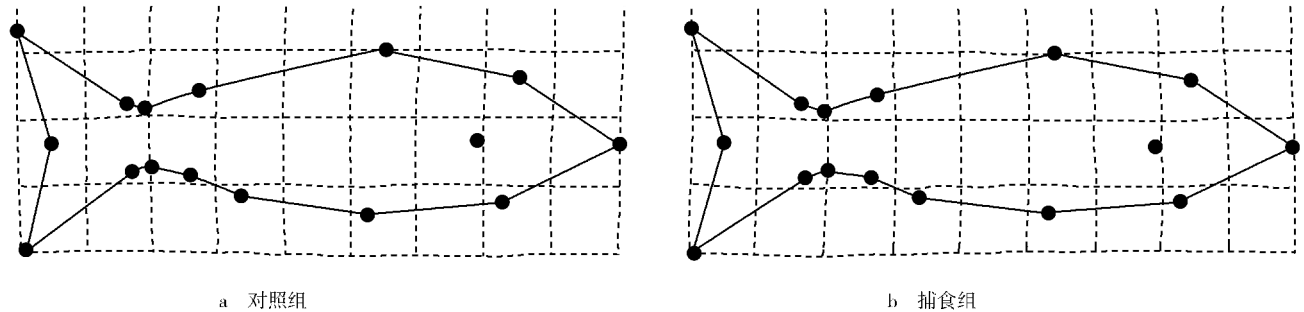


图 2 捕食者暴露 30 d 后鲤幼鱼的形态变化

Fig. 2 The morphological change of the juvenile common carp after 30 d of predator exposure

2.3 捕食者暴露对鲤幼鱼形态参数的影响

鲤幼鱼形态参数中各距离参数,如体高、叉长等在捕食组与对照组之间并未表现出统计学意义上的差异;而面积参数中捕食组实验鱼的尾柄侧面积和尾鳍表面积均比对照组的更高,增幅分别为 19.23% 和 10.19%,与后者这两项指标的差异具有统计学意义($p < 0.05$)(表 2)。

3 讨论

在水中活动时,猎物鱼的视觉、化学以及水体动力学信息可能会被捕食者所捕获,进而遭到捕食者袭击^[13-15];且猎物鱼的活动频率越大,它遭遇或暴露于捕食者的概率就越高^[14]。因此在有捕食胁迫时,猎物鱼往往会降低自发活跃性^[16]。然而作为代价,猎物鱼的觅食活动难以保证,进而会对生长造成严重影响^[17],因此鱼类的生长和生存可能存在权衡^[8,18-19]。本研究中虽然捕食组与对照组中实验鱼均是饱足投喂,但捕食组的体质量比对照组的更低,且差异具有统计学意义($p < 0.05$),这可能是捕食胁迫下实验鱼觅食活动降低所致。此外在捕食胁迫下,猎物鱼激素水平升高导致的较高代谢率也可能是体质量降低的另外一个重要原因^[20]。而捕食组的体高比对照组的更低则可能是在体长未发生明显变化的情况下捕食组相对于对照组而言体质量有所降低所致。

鱼类可能会通过形态的改变对捕食胁迫做出响应^[21]。已有研究发现高捕食压力的鲫(*Carassius carassius*)种群的体高值比低捕食压力的种群的体高值更大,这利于猎物鱼对捕食者形成口裂限制^[4]。另外,鱼类在游泳时,它的侧面积越大,提供动力就越强。因此鱼类体高的增加以及躯干、尾柄等表面积的增大均有利于猎物鱼提高非持续游泳能力,进而在面临捕食者袭击时具有更高的逃生概率^[1]。本研究中,虽然捕食组实验鱼的体高与对照组实验鱼的体高相比并无统计学意义上的差异,但前者的尾柄侧面积和尾鳍表面积与后者的这两项指标相

表 2 捕食者暴露对鲤幼鱼形态参数的影响

Tab. 2 The effects of predator exposure on morphological parameters of juvenile common carp

| 参数 | 对照组 | 捕食组 | p |
|-----------------------|-------------|--------------|--------|
| 体长/mm | 71.88±1.46 | 71.98±1.26 | 0.957 |
| 叉长/mm | 80.37±0.95 | 81.05±1.35 | 0.682 |
| 腹鳍前长/mm | 36.68±0.43 | 36.1±0.66 | 0.467 |
| 头长/mm | 20.29±0.26 | 19.65±0.34 | 0.147 |
| 头高/mm | 17.71±0.26 | 17.38±0.34 | 0.455 |
| 体高/mm | 23.36±0.31 | 23.47±0.57 | 0.868 |
| 尾柄高 ₁ /mm | 11.74±0.17 | 11.86±0.25 | 0.679 |
| 尾柄高 ₂ /mm | 8.89±0.53 | 9.89±0.58 | 0.212 |
| 尾柄侧面积/mm ² | 95.85±2.9 | 114.28±4.81 | 0.002* |
| 尾鳍面积/mm ² | 279.12±7.45 | 307.57±10.04 | 0.029* |

注:两个实验组样本个数均为 20,*表示对照组与捕食组之间的数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

比均有统计学意义上的增加($p < 0.05$),这可能会导致前者非持续游泳能力的提高,进而对提高生存能力产生积极影响^[1]。体高并未提高可能与捕食组实验鱼生长能力降低且更为瘦弱有关。此外在本研究中,虽然猎物鱼与捕食者并未直接接触,但猎物鱼可随时获知另一侧捕食者对其他猎物鱼的追赶和捕获信息,而引起自身的逃跑游泳等行为,起到一种游泳锻炼的效果;这可能是捕食组实验鱼形态变化的重要原因。另外根据鲤幼鱼形态特征点的变化趋势,它的尾柄部位相关特征点右移可能是尾鳍和尾柄面积增加的原因。

参考文献:

- [1] LANGERHANS R B, REZNICK D N. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics[M]//DOMENICI P, KAPOOR B G. Fish locomotion: an eco-ethological perspective. Enfield: New Hampshire Science Publishers, 2010.
- [2] ARNOLD S J. Morphology, performance and fitness[J]. American Zoologist, 1983, 23(2): 347-361.
- [3] SCHLUTER D. The ecology of adaptive radiation[M]. Oxford: Oxford University Press, 2000.
- [4] DOMENICI P, TURESSON H, BRODERSEN J, et al. Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp[J]. Proceedings of the Royal Society B, 2008, 275(1631): 195-201.
- [5] GHALAMBOR C K, HOKE K L, RUELL E W, et al. Non-adaptive plasticity potentiates rapid adaptive evolution of gene expression in nature[J]. Nature, 2015, 525(7569): 372-375.
- [6] LANGERHANS R B. Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis* [J]. Journal of Evolutionary Biology, 2009, 22(5): 1057-1075.
- [7] BELL A M, HENDERSON L, HUNTINGFORD F A. Behavioral and respiratory responses to stressors in multiple populations of three-spined sticklebacks that differ in predation pressure[J]. Journal of Comparative Physiology B, 2010, 180(2): 211-220.
- [8] BIRO P A, ABRAHAMS M V, POST J R, et al. Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates[J]. Journal of Animal Ecology, 2006, 75(5): 1165-1171.
- [9] HERCZEG G, VALIMAKI K. Intraspecific variation in behaviour: effects of evolutionary history, ontogenetic experience and sex[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2011, 24(11): 2434-2444.
- [10] REZNICK D N, BRYGA H A. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae). V. Genetic basis of parallelism in life histories[J]. American Naturalist, 1996, 147(3): 339-359.
- [11] HE W, XIA W, CAO Z D, et al. The effect of prolonged exercise training on swimming performance and the underlying biochemical mechanisms in juvenile common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular and Integrative Physiology, 2013, 166(2): 308-315.
- [12] 闫冠杰, 曹振东, 彭姜岚, 等. 运动锻炼对鲤鱼幼鱼形态参数的影响[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2011, 28(3): 18-21.
- YAN G J, CAO Z D, PENG J L, et al. The effects of exercise training on the morphological parameter of juvenile common carp[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2011, 28(3): 18-21.
- [13] INGLEY S J, BILLMAN E J, BELK M C, et al. Morphological divergence driven by predation environment within and between species of *Brachyrhaphis* fishes [J]. PLoS One, 2014, 9(2): e90274.
- [14] POHLMANN K, GRASSO F W, BREITHAUP T. Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2001, 98(13): 7371-7374.
- [15] FERRARI M C O, TROWELL J J, BROWN G E, et al. The role of learning in the development of threat-sensitive predator avoidance by fathead minnows[J]. Animal Behaviour, 2005, 70(4): 777-784.
- [16] 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.
- [17] MUNCH S B, CONOVER D O. Rapid growth results in increased susceptibility to predation in menidia menidia [J]. Evolution, 2003, 57(9): 2119-2127.
- [18] BILLERBECK J M, LANKFORD J T E, 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.
- [19] 刘胜, 付世建. 不同营养水平下中华倒刺鲃觅食和隐匿行为间的权衡[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2017,

34(5):32-37.

LIU S, FU S J. The trade-off between foraging behavior and shelter use in a qingbo with different nutritional statuses[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2017, 34(5):32-37.

[20] MILLIDINE K J, ARMSTRONG J D, METCALFE N B.

Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon[J]. Functional Ecology, 2006, 20(5): 839-845.

[21] BERGSTROM C A. Fast-start swimming performance and reduction in lateral plate number in threespine stickleback [J]. Canadian Journal of Zoology, 2002, 80(2):207-213.

Animal Sciences

Effects of Short-Term Predation Stress on Growth and Morphology in Juvenile Common Carp

FU Cheng, HE Jing, PENG Zhuqing, FU Shijian

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

Abstract: [Purposes] To investigate whether the short-term predation stress could change the morphology of fish and its effects on growth. [Methods] At $(25 \pm 1) ^\circ\text{C}$, the juvenile common carp (*Cyprinus carpio*) of the predation group were exposed to their predator *Ophiocephalus argus* for 30 d. No predation treatment was performed on control group during the 30 d. Then the growth parameters such as body mass and body length were tested. The fish with similar size of both groups were narcotized to death for the measurement and analysis of morphology. [Findings] The body mass and length of the predation group decreased significantly after the predator exposure compared with those of the control group ($p < 0.05$); No significant difference was found in distance parameters such as head deep) and body deep between the two groups, while the area of both caudal peduncle and caudal fin increased significantly compared with those of the control group ($p < 0.05$). [Conclusions] The reduced growth of fish under predation stress may due to the decreased amount of ingested food caused by decreased foraging activity, combined with the increased energy consumption caused by improved hormonal and metabolic level; short-term treatment of predation stress can change the morphology of fish, the increased area of caudal peduncle and caudal fin may lead to an improved un-steady swimming performance, which in turn result in a higher survival capacity of fish under predation.

Keywords: short-term predation stress; morphology; common carp; plasticity

(责任编辑 方 兴)