

短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼行为特征的影响*

易恋淳, 肖玲韬, 付世建, 付成

(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:【目的】考查短期非致命性捕食胁迫对中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼行为特征的影响。【方法】将体质量为(5.42±0.23)g的中华倒刺鲃幼鱼随机分为捕食组和对照组,分别在有、无捕食胁迫存在情况下驯化25d,随后分别测定了两组实验鱼的活跃性、探索性、勇敢性、觅食行为以及偏好行为。【结果】相比对照组,捕食组表现出更高的活跃性和探索性,以及更低的勇敢性,且有关差异均具统计学意义($p < 0.05$),而捕食组与对照组的觅食行为与偏好行为的差异无统计学意义。【结论】短期捕食胁迫使中华倒刺鲃的活跃性和探索性明显提高,提示中华倒刺鲃可能通过增加对捕食者的探索行为和维持较高的活跃性来应对短期捕食胁迫,这种较为积极的行为策略可能与此种鱼较强的运动能力有关。捕食胁迫未对中华倒刺鲃的觅食行为和偏好行为产生明显影响。在非致命性捕食胁迫下,中华倒刺鲃维持觅食以保障生长可能是为了确保低捕食强度下的长期生存。

关键词:捕食胁迫;行为特征;中华倒刺鲃

中图分类号:Q954.3

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2019)02-0030-06

在自然界中,鱼类经常面临捕食胁迫,尤其在幼鱼阶段,捕食胁迫常常会导致鱼类大量死亡^[1]。为应对捕食胁迫,鱼类可能会在形态、运动能力、生活史策略等方面表现出对捕食胁迫的响应,其中鱼类的反捕食行为可塑性较强,且较为高效,因此备受研究者关注^[2-4]。一些研究者认为:处于捕食胁迫下的猎物鱼会降低活跃性、探索性和勇敢性,并增加隐匿行为以降低被捕食者发现的机率^[5-6]。然而这些反捕食行为都是有代价的,因为降低的活跃性、探索性和勇敢性以及增加的隐匿行为均会导致觅食机会的减少,进而影响生长^[7],生长的受阻势必会影响鱼类的长期生存。因此,鱼类的生长和生存之间可能存在权衡。再考虑到鱼类的自然栖息地环境复杂多样且不同栖息地中捕食强度差异也非常巨大,从而可以提出以下问题:捕食强度是否会对鱼类生长与生存的权衡产生影响?在非致命性的捕食胁迫下鱼类是否会在行为上优先保证生长?

中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)是一种主要分布在中国长江上游及支流的常见鲤科(Cyprinidae)鱼类,营底栖杂食性。在它的幼鱼阶段,捕食胁迫普遍存在,而它栖息的水底遍布水草石子等隐蔽场所^[8]。前期研究表明中华倒刺鲃具有较强的生理和行为可塑性,因此是一种较为理想的实验对象^[9]。乌鳢(*Ophiocephalus argus*)属于鲈形目(Perciformes)鳢科(Channidae)鱼类,广泛分布于亚洲,且与中华倒刺鲃在自然界存在天然的捕食关系^[10]。本研究以中华倒刺鲃幼鱼为猎物鱼,乌鳢为捕食者,考查短期捕食胁迫即25d的捕食者暴露处理对中华倒刺鲃幼鱼活跃性、探索性、勇敢性、觅食行为和偏好行为的影响,并探讨捕食胁迫下鱼类的行为适应策略,从而为鱼类行为学的相关研究提供有价值的基础资料^[11]。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源与驯养

实验用中华倒刺鲃、乌鳢均购于重庆当地水产养殖基地,在实验室自制循环过滤控温水槽(容积1000L)中分开驯养90d以充分适应实验室环境。每日用曝气后自来水更换水槽内20%体积的驯养水体,水温控制范围

* 收稿日期:2018-09-01 修回日期:2019-02-11 网络出版时间:2019-03-15 07:00

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. cstc2017jcyjAX0474);重庆市教育委员会科技项目(No. KJ1600312)

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

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20190315.0057.036.html>

为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,光照周期为 12 h 光照:12 h 黑暗。每日 9:00 以商业饵料搭配赤虫(*Tubifex tubifex*)饱足投喂中华倒刺鲃 1 次,1 h 后捞出残渣和粪便。乌鳢使用商业饵料搭配白鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)肉片每 2 天投喂 1 次。

1.2 捕食胁迫处理

驯养结束后挑选身体健康、大小接近的中华倒刺鲃幼鱼随机分为对照组和捕食组,随后将两组实验鱼转至相同规格的两个水槽中,分别在各自水槽中进行为期 25 d 有、无捕食胁迫的驯化。用铁丝网将水槽一分为二,捕食组一侧为中华倒刺鲃,另一侧为乌鳢($n=10$,体长 20~30 cm);对照组一侧为中华倒刺鲃,另一侧空白。对照组与捕食组相比,除无捕食者外,其他所有环境均相同。在 25 d 的驯化期间内,实验鱼的养殖条件与前期驯养阶段保持一致。驯化结束后,分别对对照组($n=25$,体长: (6.40 ± 0.12) cm,体质量: (5.41 ± 0.23) g)和捕食组($n=25$,体长: (6.18 ± 0.14) cm,体质量: (5.42 ± 0.24) g)实验鱼的活跃性、探索性、勇敢性、觅食行为和偏好行为进行测定。

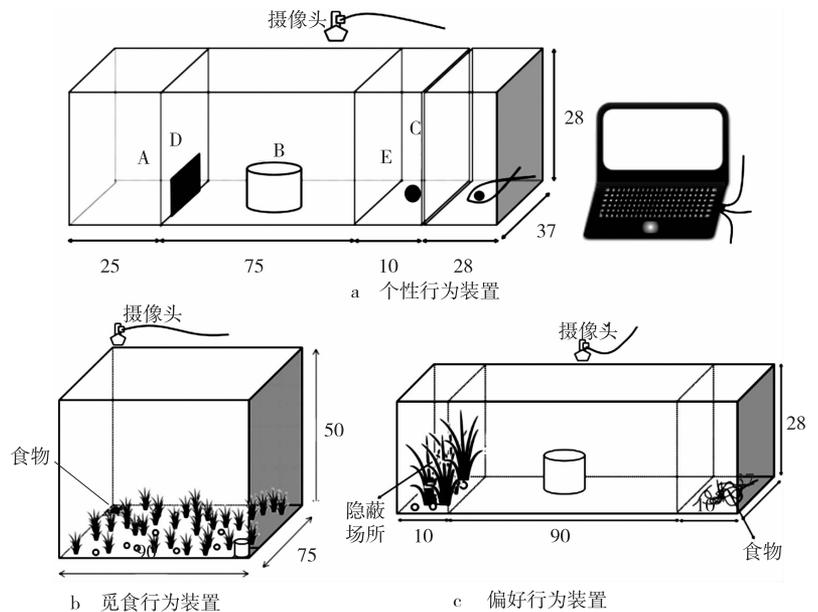
1.3 实验装置和行为测定方法

1.3.1 活跃性、探索性和勇敢性

实验装置(图 1a)包含左侧测定水槽(规格:110 cm \times 37 cm \times 28 cm)和右侧捕食者刺激水槽(规格:28 cm \times 37 cm \times 28 cm),水槽内壁(两水槽贴合处对应内壁除外)贴满白色广告纸保证水槽不透明,营造封闭空间使实验过程中实验鱼不受外界环境干扰。水面高 10 cm,用白色板 D,E 将左侧测定水槽分隔为 A,B,C 共 3 个区域(A 区规格:25 cm \times 37 cm \times 28 cm;B 区规格:75 cm \times 37 cm \times 28 cm;C 区规格:10 cm \times 37 cm \times 28 cm)。其中分隔 A,B 区域的 D 板下方具有可人工开启的小门(图 1a 中 D 板下黑色部分)。C 区域内靠中间位置提前放入 1 个新奇物体(长尾夹)。捕食者刺激水槽位于测定水槽右侧,实验前用 1 块黑板将两水槽隔开。B,C 区域正上方架设摄像头(webcam 9000,Logitech,下同)并接入计算机,用以拍摄实验鱼的行为。将禁食 1 d 的单尾实验鱼放入 B 区域的透明亚克力圆筒内适应 15 min,随后撤走圆筒,并同时打开摄像头对实验鱼的活跃性进行拍摄,持续 16 min;完成上述步骤后撤走 E 板,暴露新奇物体,记录实验鱼对新奇物体的探索行为,持续 21 min;最后撤走两测定水槽之间的黑色隔板,暴露乌鳢,开启 D 板下的小门,将渔网快速浸入水中(模拟一次捕食者袭击),将鱼赶入 A 区内,随后记录实验鱼首次从隐蔽区(A 区)进入开放区(B 区)的时间和在开放区的累计停留时间等参数作为勇敢性衡量指标。

1.3.2 觅食行为 实验装置(图 1b)为自制方形亚克力水槽(规格:90 cm \times 75 cm \times 50 cm),水槽内壁贴满白色广告纸保证水槽不透明,营造封闭空间使实验过程中实验鱼不受外界环境干扰。水面高 10 cm,于缸底的 4 个角随机取两处 10 cm \times 10 cm 区域,两区域呈对角线分布,分别为食物区与适应区。食物区放满赤虫,适应区放入透明亚克力圆筒。其他区域布满人工低矮水草和石子。食物区的水面上方架设摄像头并接入计算机。正式实验开始后,将禁食 1 d 的单尾实验鱼放入适应区的透明亚克力圆筒内,适应感知周围环境 30 min 后,轻轻取出亚克力圆筒,同时打开摄像头对实验鱼的觅食行为进行持续 41 min 的拍摄。

1.3.3 偏好行为 实验装置(图 1c)为自制方形亚克力水槽(规格:110 cm \times 35 cm \times 28 cm),内壁处理方式与觅食行为测定装置相同。水面高 10 cm,在水槽两侧插入透明亚克力板,将整个水槽区域分隔成左(规格:15 cm \times



注:个性行为装置中 A,B,C 均表示空间区域;D,E 表示白色隔板;图中数据单位为 cm

图 1 中华倒刺鲃幼鱼行为特征测定装置

Fig. 1 Experimental devices used to assess behavioral characteristics of juvenile *S. sinensis*

37 cm×28 cm),中(规格:90 cm×37 cm×28 cm),右(规格:15 cm×37 cm×28 cm)共 3 个区域。实验时左侧或右侧区域布满石子和高大阔叶水草,模拟水底隐蔽场所;另一侧区域放入赤虫;中间区域为实验鱼活动空间,区域内放置有透明亚克力圆筒,作为实验鱼的适应区域。装置正上方架设摄像头并接入计算机。将禁食 1 d 的单尾实验鱼放入中间区域的圆筒内适应 30 min 后,轻轻拿出圆筒,同时打开摄像头拍摄 31 min。

1.4 数据处理

为了避免人为取出透明亚克力圆筒的过程对实验鱼的干扰,将实验中所记录视频的初始 1 min 片段舍弃。所有视频帧率均为 15 帧·s⁻¹;用“格式工厂”软件(http://format-factory.softonic.cn)将视频由 wmv 格式转码为 avi 格式后,导入行为学软件 EthoVision XT 9(Nodus, Netherlands)进行视频分析。软件可自动追踪实验鱼实时坐标,并根据实验鱼坐标计算相关行为学参数(表 1)。

表 1 行为特征指标描述

Tab. 1 The description of behavioral characteristics

行为	参数	单位	描述
活跃性	平均游泳速度	cm·s ⁻¹	实验鱼在单位时间内的运动路程与时间的比值
	运动时间比	%	实验鱼处于运动状态的累计时间与总时间的比值
探索性	新奇度	cm	实验鱼与新奇物体的平均距离
	探索区停留时间	min	实验鱼进入探索区的累计时间
勇敢性	暴露时间	min	实验鱼停留在开放区域的累计时间
	潜伏期	min	实验鱼首次进入开放区域的时间
觅食行为	觅食次数	次	实验鱼进入食物区的次数
	觅食潜伏比	%	实验鱼首次进入食物区的时间与总拍摄时间的比值
偏好行为	食物区累计停留时间比	%	实验鱼停留在食物区的累计时间与总拍摄时间的比值
	距食物平均距离	cm	实验鱼距离 C 区赤虫的平均距离
	距隐蔽场所平均距离	cm	实验鱼距离 A 区隐蔽场所的平均距离

1.5 统计分析

所有实验数据均由 Excel 2010 进行常规计算后,由 SPSS 17.0 软件进行统计分析。经协方差分析发现体质量对实验鱼各行为参数均无统计学意义上的影响,故对照组与捕食组之间的差异比较采用独立样本 *t* 检验来进行分析。结果数据均采用“平均值±标准误”的方式表示,当 $p < 0.05$ 时,统计分析结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 对活跃性的影响

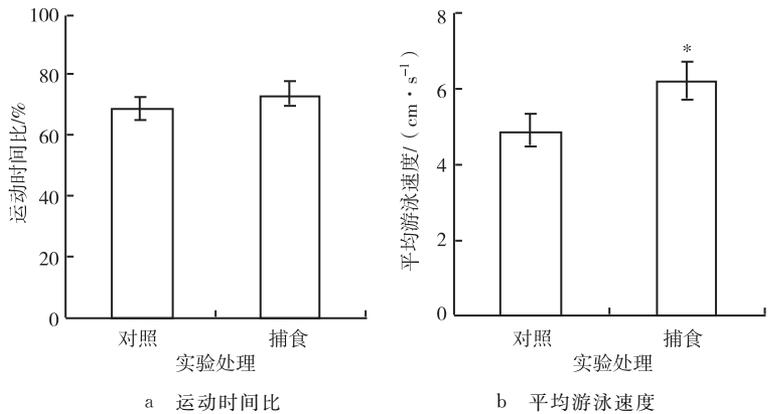
与对照组相比,中华倒刺鲃幼鱼在经历短期捕食胁迫后运动时间比无统计学意义上的变化(图 2a),但平均游泳速度有统计学意义上的提高($p < 0.05$)(图 2b)。

2.2 对探索性的影响

与对照组相比,中华倒刺鲃幼鱼在经历短期捕食胁迫后新奇度有统计学意义上的下降($p < 0.05$)(图 3a),但探索区停留时间无统计学意义上的变化(图 3b)。

2.3 对勇敢性的影响

中华倒刺鲃幼鱼在经历短期捕食胁迫后与对照组相比暴露时间有统计学意义上的减少($p < 0.05$)(图 4a),



注: * 表示对照组与捕食组之间差异具有统计学意义,下同

图 2 短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼活跃性的影响

Fig. 1 The effect of short-term predation stress on the activity of juvenile *S. sinensis*

但两组实验鱼的潜伏期差异无统计学意义(图 4b)。

2.4 对觅食行为的影响

本研究结果显示,觅食次数(图 5a)、觅食潜伏比(图 5b)和停留时间比(图 5c)在对照组与捕食组之间均无统计学意义上的差异。

2.5 对偏好行为的影响

图 6a,b 显示,对照组与捕食组的距食物平均距离和距隐蔽场所平均距离两个参数均无统计学意义上的差异。

3 讨论

鱼类的反捕食行为与它生存能力密切相关^[12-13]。在面临捕食胁迫时,降低活跃性、探索性和勇敢性能减少鱼类自身活动,从而降低被捕食者发现的概率,进而有利于鱼类的生存^[14]。本研究发现,短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼的活跃性、探索性和勇敢性均产生了明显影响。这表明中华倒刺鲃幼鱼的行为特征具有较好的可塑性,能对短期捕食胁迫做出反应。本研究中进行捕食胁迫处理后,中华倒刺鲃勇敢性明显降低,而活跃性和探索性明显提高。笔者推测活跃性和探索性的提高可能与中华倒刺鲃独特的行为适应策略有关——该物种通过提高探索性以增加对捕食者的了解,并维持较高的活跃性以时刻对捕食者保持警惕,随时准备逃跑。刘海生等人^[9]曾发现经过捕食者南方鲇(*Silurus meridionalis*)暴露处理的中华倒刺鲃活跃性明显提高,但隐匿行为明显减少。本研究结果与上述研究结果基本一致,提示中华倒刺鲃在面临捕食胁迫时的表现是一种较为积极的行为适应策略,可能与该物种较高的活跃性和较强的运动能力有关^[9,15]。

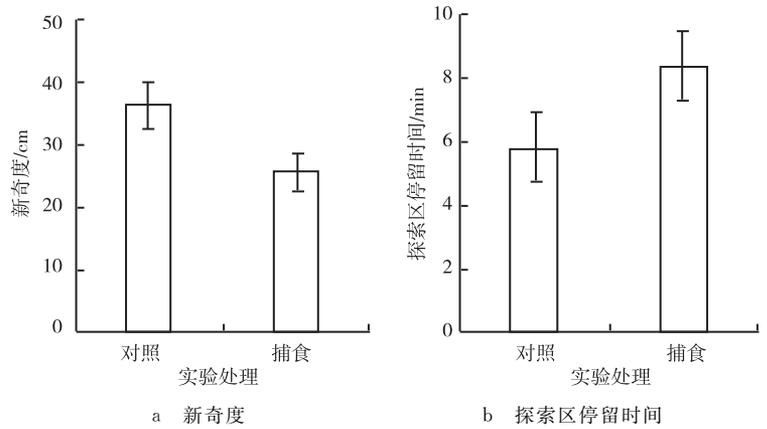


图 3 短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼探索性的影响

Fig. 3 The effect of short-term predation stress on the exploration of juvenile *S. sinensis*

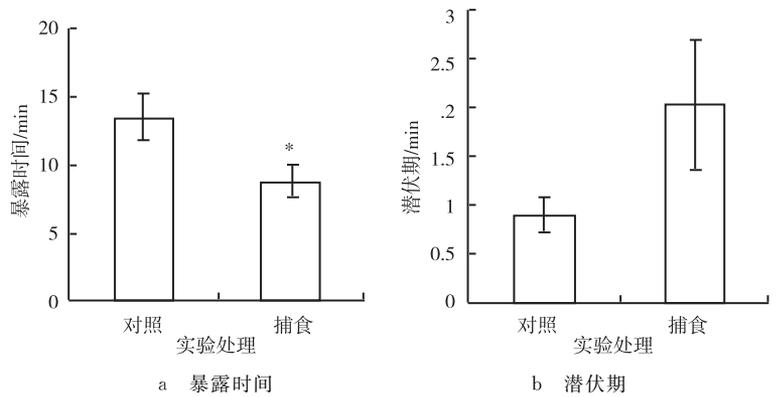


图 4 短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼勇敢性的影响

Fig. 4 The effects of short-term predation stress on the boldness of juvenile *S. sinensis*

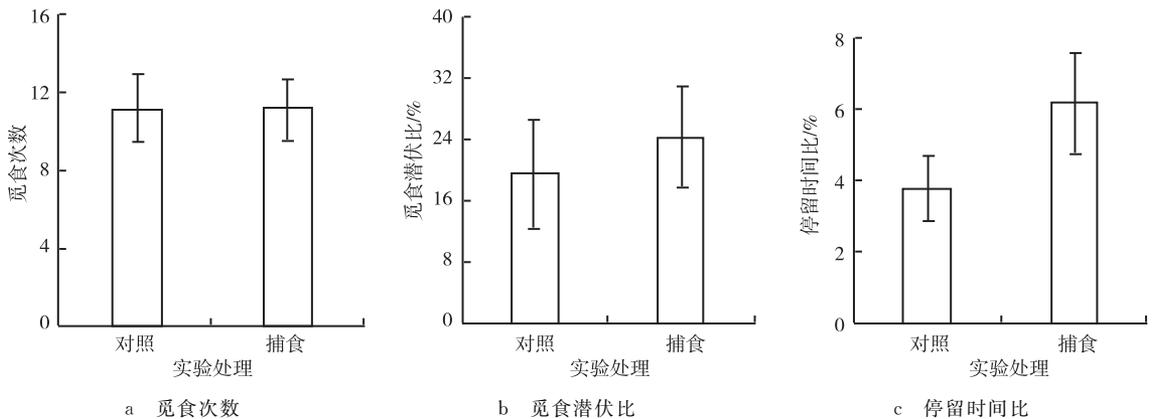


图 5 短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼觅食行为的影响

Fig. 5 The effect of short-term predation stress on the foraging behavior of juvenile *S. sinensis*

鱼类通过获取食物实现生长。在高捕食压力的环境中,鱼类通常会减少觅食行为,以此获得更高的生存概

率。觅食活动会使鱼类更容易暴露行踪,并且觅食时鱼类很难发现迫近的捕食者,这些都会增加自身被捕食的风险^[16-17]。本研究中,捕食胁迫并未对中华倒刺鲃的觅食行为和偏好行为各项参数产生明显影响。因此,面对生存与生长之间的权衡,中华倒刺鲃并未牺牲觅食和生长。驯化结束时对照组与捕食组的体质量非常接近这一情况也进一步验证了上述结果。笔者推测这可能与实验中捕食者与猎物鱼隔开且捕食者对猎物鱼不能构成致命威胁有关。在没有致命捕食胁迫且食物充足的环境条件下,鱼类可通过大量摄食实现快速地生长。因为快速生长在自然界中有诸多生态学意义,例如由此可快速获得更大的体形从而在种内竞争中处于优势^[18],同时应对捕食压力时更大的体形也更为有利^[19]。当然本研究结果也提示:鱼类生存与生长之间的权衡可能存在着环境依赖性,鱼类并非总是牺牲生长来保证暂时的生存;在非致命性捕食胁迫下通过快速生长确保长期的生存可能是鱼类的另外一种反捕食行为策略。

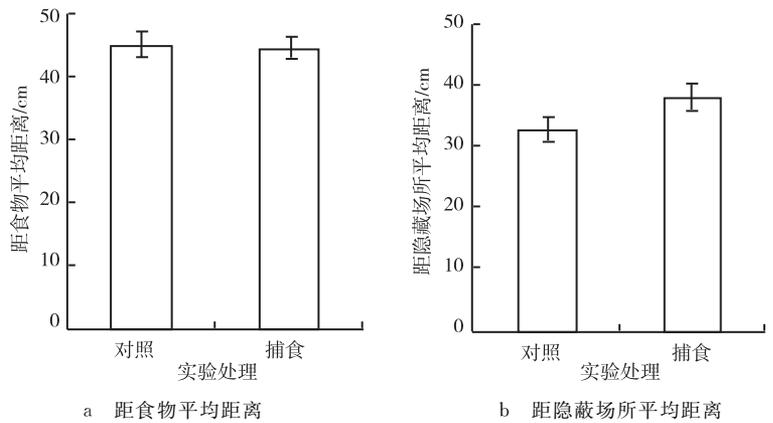


图 6 短期捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼偏好行为的影响

Fig. 6 The effect of short-term predatory stress on the preference behavior of juvenile *S. sinensis*

参考文献:

- [1] MCGURK M P. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness[J]. Marine Ecology Progress Series, 1986, 34(4): 227-242.
- [2] 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 & Freshwater Behaviour & Physiology, 2015, 48(4): 267-278.
- [3] ARCHARD G A, EARLEY R L, HANNINEN A F, et al. Correlated behaviour and stress physiology in fish exposed to different levels of predation pressure[J]. Functional Ecology, 2012, 269(3): 637-645.
- [4] LEHTINIEMI M. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae[J]. Journal of Fish Biology, 2005, 66(5): 1285-1299.
- [5] CSANVI V. Ethological analysis of predator avoidance by the paradise fish (*Macropodus opercularis* L.) I. recognition and learning of predators[J]. Animal Learning and Behaviour, 1986, 14(1): 101-109.
- [6] MILLIDINE K J, ARMSTRONG J D, METCALFE N B. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon[J]. Functional Ecology, 2006, 20(6): 839-845.
- [7] 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 *Menidiemidna* [J]. Evolution, 2001, 55(9): 1863-1872.
- [8] 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.
- [9] LIU S, FU S J. The effect of nutritional status on the trade-off between foraging and shelter use behaviours in *Spinibarbus sinensis* [J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2017, 34(5): 32-37.
- [10] 覃英莲,彭韩柳依,付世建. 饥饿对捕食者鱼和猎物鱼快速启动游泳能力及捕食-逃逸行为的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2429-2434.
- [11] QIN Y L, PENG-HAN L Y, FU S J. Effects of food deprivation on fast-start swimming predator-prey interaction between a predator and prey fish species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(9): 2429-2434.
- [12] 付成. 鱼类对捕食压力的生理和行为适应策略及其能量代谢机制[D]. 重庆:重庆大学, 2016.
- [13] FU C. The physiological and behavioral adaptation strategies of fish to predation pressures and energy metabolism mechanisms[D]. Chongqing: Chongqing University, 2016.
- [14] TANG Z H, HUANG Q, WU H, et al. The behavioral response of prey fish to predators: the role of predator size [EB/OL]. (2017-04-20)[2018-09-01]. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5401624/>.

- [13] LONNSTDT O M, MCCORMICK M I, MEEKAN M G, et al. Learn and live; predator experience and feeding history determines prey behaviour and survival[J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2012, 279(1736): 2091-2098.
- [14] ARCHARD G A, BRAITHWAITE V A. Increased exposure to predators increases both exploration and activity level in *Brachyrhaphis episcopi*[J]. *Journal of Fish Biology*, 2011, 78(2): 593-601.
- [15] 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.
- [16] PEACOR S D. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behavior[J]. *Ecology Letters*, 2010, 5(1): 77-85.
- [17] KABY U, LIN D J. What limits predator detection in blue tits (*Parus caeruleus*): posture, task or orientation? [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2003, 54(6): 534-538.
- [18] ALONSO F, HONJI R M, GUIMARAES M R, et al. Dominance hierarchies and social status ascent opportunity; anticipatory behavioral and physiological adjustments in a Neotropical cichlid fish[J]. *Physiology and Behavior*, 2012, 106(5): 612-618.
- [19] SELDEN R L, GAINES S D, HAMILTON S L, et al. Protection of large predators in a marine reserve alters size-dependent prey mortality [EB/OL]. (2017-01-25) [2018-09-01], https://www.researchgate.net/publication/312933809_Protection_of_large_predators_in_a_marine_reserve_alters_size-dependent_preymortality.

Animal Sciences

Effects of Short-Term Predation Stress on Behavioral Characteristics of Juvenile *Spinibarbus sinensis*

YI Lianchun, XIAO Lingtao, FU Shijian, FU Cheng

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

Abstract: [Purposes] To investigate the effects of predation stress on behavioral characteristics in juvenile *Spinibarbus sinensis*. [Methods] Juvenile *S. sinensis* ((5.42 ± 0.23) g) were divided into predation and control groups randomly and then acclimated with (or without) predation stress for 25 days. The activity, exploration, boldness, foraging behavior and preference behavior of both groups were measured respectively. [Findings] The juvenile *S. sinensis* of predation group showed significantly higher activity and exploration, and lower boldness compared with those of the control group. While no significant difference was found in foraging behavior and preference behavior between predation and control groups. [Conclusions] The activity and exploration of *S. sinensis* both increased due to short-term predation stress, it suggests that *S. sinensis* may improve the predator exploration and keep higher activity and vigilance to cope with predators, this kind of anti-predator strategy may be associated with its super locomotion performance. The foraging behavior and preference behavior did not change due to predation stress, it suggests that ensure growth to ensure long-term survival under non-lethal predation stress may be the other kind of anti-predator strategy.

Keywords: predation stress; behavioral characteristics; *Spinibarbus sinensis*

(责任编辑 方 兴)