



不同生活史阶段高体鲮化学预警通讯及其环境依赖性

张宁, 夏继刚

重庆师范大学生命科学学院, 重庆市动物生物学重点实验室, 进化生理与行为学实验室, 重庆 401331

摘要: 化学预警信息(chemical alarm cues, CAC)在鱼类捕食者-猎物关系中起核心作用。为研究鱼类化学预警通讯模式及其可塑性, 并检验“鱼类化学预警响应生态位假说”, 采用同质园实验(common garden experiment)分别给予高体鲮(*Rhodeus ocellatus*)有捕食者处理和无捕食者处理 8 个月, 检测具有不同捕食环境经历的高体鲮成体和其幼体对不同环境化学信息[水(对照组)、高体鲮幼体 CAC 和成体 CAC、捕食者信息]的行为响应。结果表明, 无捕食者处理组中, 化学预警信息仅对高体鲮成体静止时间的变化有显著影响($P < 0.05$), 而对幼体静止时间的变化无显著影响($P > 0.05$), 成体和幼体高体鲮静止时间的变化对捕食者信息的响应差异显著($P < 0.05$); 有捕食者处理组中, 高体鲮成体和幼体静止时间的变化对幼体 CAC、成体 CAC 以及捕食者信息均有显著响应($P < 0.05$), 成体和幼体对同一环境化学信息的行为应答无显著差异($P > 0.05$)。本研究证实了高体鲮的化学预警通讯对生境捕食压力具有环境依赖性(表型可塑性), 处于捕食压力下的高体鲮化学预警响应模式支持“鱼类化学预警响应生态位假说”。

关键词: 化学预警通讯; 生活史阶段; 捕食压力; 表型可塑性; 高体鲮

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)10-1303-08

化学通讯是水生动物最原始、最普遍和最主要的通讯方式之一^[1]。由于受水体浊度与透明度等环境条件的制约, 鱼类的视觉通讯往往受到很大程度的限制, 依赖于嗅觉系统的化学通讯通常占据重要地位^[1-3]。鱼类的化学通讯不仅直接影响种群中个体的行为范式, 而且在鱼群群体结构的建立、个体和群体之间的联系以及群体生态对策等方面发挥关键作用^[4]。因此, 基于鱼类化学通讯的模式及其生态机制的研究近年来逐渐成为研究热点, 并在水生野生动物保护与水域生态系统管理等领域受到研究者关注^[5-9]。

化学预警信息(chemical alarm cues, CAC)在鱼类捕食者-猎物关系中起核心作用。CAC 是由鱼类表皮棒状细胞分泌的一种次黄嘌呤-3-*N*-氧化物(hypoxanthine-3-*N*-oxide)或一组功能相似的化

合物, 当鱼体遭受攻击时由于皮肤细胞受损而释放至水体, 可引起同伴迅速发生化学预警/反捕食响应^[10-11]。经典鱼类化学通讯理论认为, CAC 具有物种特异性, 动物对同种或近缘种 CAC 应答具有保守性, 即“鱼类化学预警响应亲缘假说”^[12]。然而, 某些鱼类由于在不同生活史阶段存在显著的生态位分化, 其对其他生活史阶段 CAC 可能并无行为应答。相反, 对于生态位交叠的异种 CAC 却产生不同程度的预警响应^[13]。“鱼类化学预警响应生态位假说”认为, 无论亲缘关系如何, 鱼类对生态位重叠高的物种(或同一物种的不同种群)的 CAC 具有显著行为应答, 而对生态位分离物种的 CAC 无行为应答^[13]。该假说于近期在解释太阳鱼种内种间化学信息识别与生态位变动的关系时被提出^[13], 但鲤科鱼类作为常见淡水鱼类其化学通

收稿日期: 2021-05-14; 修订日期: 2021-07-08。

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31770442); 重庆市自然科学基金项目(cstc2020jcyj-msxmX0701); 重庆市留学人员回国创业创新支持计划项目(cx2019135)。

作者简介: 张宁(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为鱼类行为生态学。E-mail: 2334793200@qq.com

通信作者: 夏继刚, 教授, 研究方向为鱼类环境生理与保护生态学、行为生态学。E-mail: jigangxia@163.com

讯模式是否符合假说预测尚有待验证。

对 CAC 的识别与应答体现了鱼类在特定生理状态和特定环境下的生态策略^[11]。尽管 CAC 与鱼类的生存密切相关,但水域生态系统的化学信息是复杂多样的,加之鱼类 CAC 的产生及其行为应答本身是一种较为耗能的生理过程^[14-15],因此有效的化学预警通讯至关重要。由于自然选择压力,鱼类对外源 CAC 的应答可能表现出一定的生态可塑性^[9,15-16]。例如,在食物资源匮乏条件下,冬季小幅温度升高即可导致秦岭细鳞鲑(*Brachymystax lenok tsinlingensis*)化学预警响应缺失(而未升温组保留化学预警响应),推测可能与升温提升代谢水平加剧能量赤字有关^[9]。在气候变化以及人类活动(如水利工程建设、人工湿地构建与修复)致鱼类栖息地环境显著变迁,进而导致很多鱼类物种及其不同种群生态位重组的背景下,研究鱼类的化学预警通讯模式与机制及其可塑性,具有重要的理论和现实意义。

高体鲮鱼(*Rhodeus ocellatus*)隶属于鲤形目、鲤科、鲮鱼属,是一种广泛分布于各种缓流或静止淡水水域的小型鱼类,其繁殖方式独特,借助河蚌完成受精及胚胎与仔鱼发育^[17]。值得关注的是,高体鲮鱼喜集群,栖息地透明度低,幼鱼通常和成鱼形成混合种群,生态位重叠较大,并且不同自然生境下遭遇的捕食风险胁迫差异较大,是探究鱼类化学预警通讯模式与可塑性,以及检验“鱼类化学预警响应生态位假说”的理想研究对象^[18]。本研究推测:(1)长期处于低捕食风险胁迫(去捕食化处理)生境的高体鲮鱼对 CAC 的行为响应钝化甚至消失,表现出环境依赖性(可塑性)(推测一);(2)鉴于无论是否存在捕食胁迫,高体鲮鱼成体和幼体均存在较大生态位重叠(混合种群),推测其成体和幼体对相互的 CAC 均存在行为应答,即符合“鱼类化学预警响应生态位假说”预测(推测二)。

1 材料与方法

1.1 实验动物

捕食者乌鳢(*Channa argus*)和猎物鱼高体鲮鱼于 2020 年 1 月采集自重庆师范大学三春湖(自

然生态系统已维持 15 年以上,水域面积 70 余亩)。将采集到的高体鲮鱼暂养于重庆师范大学进化生理与行为学实验室野外研究基地的仿生态水泥池(5.5 m×4.3 m×1.3 m,实际水深为 0.7 m),每池含有 1000 尾高体鲮鱼(雌:雄=1:1),并分别给予有捕食者和去捕食化处理(无捕食者处理)。其中,有捕食者组同时放养 2 尾乌鳢(体重 210.3 g、体长 28.3 cm 和体重 158.8 g、体长 21.2 cm)作为捕食胁迫。水泥池内的环境模拟实验鱼自然生境,池内水体抽取自天然水体,并分别在每个水泥池内放置 45 个背角无齿蚌(*Anodonta woodiana*)供高体鲮鱼繁殖所用。8 个月后的 2020 年 9 月下旬,分别选取经专有捕食者乌鳢和去捕食化处理的高体鲮鱼成体及其幼体开展行为学实验。由于雄性鲮鱼在拓展适宜生境以及占领优质产卵场所(河蚌)等方面发挥重要作用^[19],并展示出更高的活跃性,本研究仅以雄性性成熟鲮鱼为代表来研究其成体化学预警通讯。

1.2 研究设计

采用同质园实验(common garden experiment)探究 2 种环境处理下(有捕食者和无捕食者)不同生活史阶段(幼体和成体)高体鲮鱼对不同环境化学信息[水(对照组)、高体鲮鱼幼体 CAC 和成体 CAC、捕食者信息]的行为应答。其中,捕食者处理和去捕食化处理的时间均为 8 个月,涵盖了高体鲮鱼繁殖期以及仔幼鱼关键发育期;开展行为学测试的高体鲮鱼包括成鱼和其当年幼鱼(实验鱼形态参数见表 1);猎物鱼化学预警信息的制备采用破损皮肤组织研磨法,捕食者信息的制备采用隔夜浸泡法^[11,20]。

1.3 实验方法

1.3.1 猎物鱼 CAC 溶液制备 分别选取经捕食者处理和去捕食化处理的高体鲮鱼成体及幼体用于 CAC 溶液制备。首先将实验鱼放置于冰袋上断头处死,迅速剥离身体两侧皮肤组织并精确计算其面积大小,获取经捕食者处理的高体鲮鱼成体和幼体的皮肤组织面积分别为 93.45 cm² 和 92.81 cm²,经去捕食化处理的高体鲮鱼成体和幼体的皮肤组织面积分别为 92.67 cm² 和 93.27 cm²。按照 10 mL/cm² 的比例加入低温自来水匀浆过滤,

表 1 高体鲮的形态参数
Tab. 1 Morphological parameters of *Rhodeus ocellatus*

n=80; $\bar{x}\pm\text{SD}$

生活史阶段 life history stage	处理 treatment	体长/cm body length	体重/g body mass	肥满度/(100 g/cm ³) condition factor
幼体 juvenile fish	无捕食者 without predator	2.09±0.207	0.19±0.069	2.09±0.377
	有捕食者 with predator	2.12±0.245	0.20±0.075	2.17±0.823
成体 adult fish	无捕食者 without predator	4.20±0.300	1.35±0.248	1.89±0.260
	有捕食者 with predator	4.14±0.357	1.34±0.306	1.88±0.271

最终配制成含有特定浓度成体或幼体的化学预警信息的溶液^[11,20]。将成体或幼体 CAC 溶液及时分装至 20 mL 的离心管中并于-20 ℃下冰冻保存,一周内用于实验研究。

1.3.2 捕食者信息制备 为使捕食者信息标准化、消除捕食者排泄物中的食物(猎物鱼)信息,首先将捕食者乌鳢(体重 306.5 g、体长 28.5 cm)按照 1 g/150 mL 的密度比置于曝气自来水中浸泡 24 h,再将乌鳢转移到含有相同体积的曝气自来水中二次浸泡 24 h,浸泡期间不喂食。最后将乌鳢的二次浸泡液分装至 20 mL 的离心管中并于-20 ℃下冰冻保存,一周内用于实验研究。

1.3.3 行为学测试 测试装置主要包括实验水泥池(1.7 m×1.5 m×1 m, 测试时实际水深为 0.7 m)、

不锈钢网(45 cm×30 cm×50 cm)、加样管道(1.5 m)、电脑及连接的摄像头(Logitech Webcam Pro 920, 30 帧/s)(图 1)。不锈钢网固定并悬置于实验水泥池中,其底部浸没于水面下 30 cm,将占不锈钢网底部面积 1/4 的中央区域视为开阔区(open area),以检测实验鱼对潜在风险区域的利用情况。为减少实验鱼在装置内的探壁行为对其化学预警响应的干扰,在不锈钢网的内壁四周贴有灰色广告纸,广告纸上含有排列规则的直径 0.4 cm、间距 3 cm 的小圆孔以利于网内外水体交换。为排除光照的影响,在实验水泥池上方盖有纸板,测试期间测试装置内部的光照强度保持在 70 lx。视频录制期间水温保持在(23±1) ℃。所有行为学测试均在每日 08: 00~18: 00 进行。

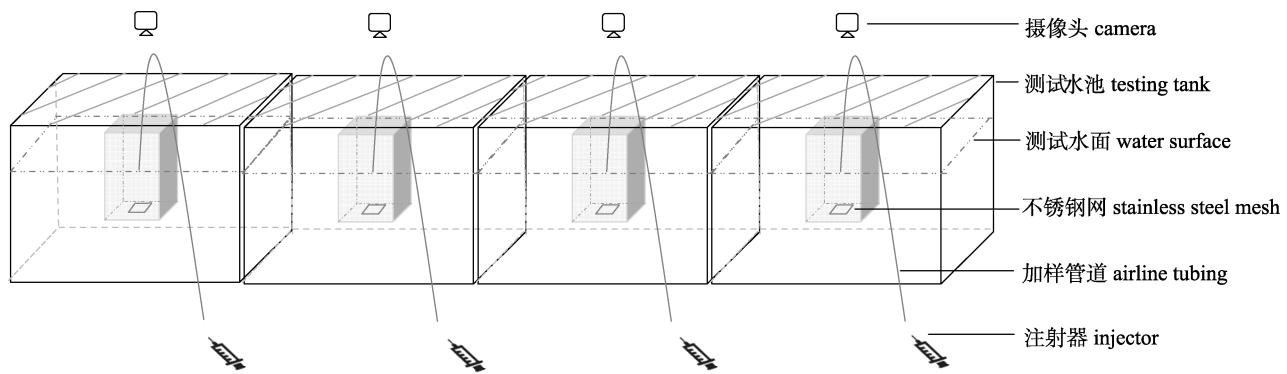


图 1 行为学测定装置示意图
不锈钢网底部中央蓝色区域为开阔区。

Fig. 1 Diagram of the behavioral testing device
The blue square grids at the bottom of the stainless steel meshes are regarded as the open area.

实验过程: 将单尾高体鲮成体或幼体转移至不锈钢网中,并给予 15 min 的适应期(根据预实验研究结果,15 min 后绝大多数实验鱼恢复自发游泳状态)。适应结束后用摄像头拍摄记录实验

鱼的行为特征,拍摄时间为 5 min (pre-test),之后分别用注射器将 20 mL 不同的环境化学信息[水(对照组)、高体鲮幼体 CAC 和成体 CAC、捕食者信息]通过加样管道(加样管道末端位于不锈钢

网水面中心点上方 1 cm 处)缓缓推入不同的测试装置,加样操作时间为 20 s,加样后继续拍摄 5 min (post-test)以检测猎物鱼对不同化学预警信息的行为响应。共有 320 尾高体鳊鱼用于行为学测定,各因素处理下用于行为学测定的实验鱼均为 20 尾($n=20$)。

通过定量分析不同的环境化学信息加入前后高体鳊鱼静止时间、进出开阔区次数、开阔区停留时间等行为学参数的变化,探究其对不同化学预警信息的行为响应。其中,静止状态的判断标准为实验鱼图心位移小于 1 cm/s;进入开阔区次数以头部进入开阔区为准;开阔区停留时间为实验鱼每次(停留时间超过 1 s 记为 1 次)在开阔区停留时长的总和。

1.3.4 形态参数测定 视频录制结束后,将实验鱼用 MS-222 麻醉,检测其健康状况并测定体长、体重等形态参数。

1.4 数据分析

应用 SPSS 软件(SPSS 22.0 Inc. USA)对数据进行统计分析。首先对实验数据进行正态性(Shapiro-Wilks)检验和方差齐性检验。由于测定参数数值呈非正态分布,采用 Scheirer-Ray-Hare^[21]对数据进行双因素方差分析,检验生活史阶段和环境化学信息对猎物鱼行为应答的效应;采用

Kruskal-Wallis H 检验分析成体或幼体实验鱼对不同环境化学信息的行为响应并通过 Mann-Whitney U 多重比较检测成体与幼体以及不同化学信息处理间的效应。数据以平均值±标准差($\bar{x}\pm SD$)表示,显著性水平设定在 0.05。

2 结果与分析

生活史阶段和化学信息对高体鳊鱼行为响应的的影响具有捕食环境依赖性。无捕食者处理组,化学信息仅对高体鳊鱼成体静止时间的变化有显著影响($P<0.05$,图 2a),而对幼体静止时间的变化无显著影响($P>0.05$,图 2a);生活史阶段对高体鳊鱼静止时间的变化影响显著($P<0.05$,表 2),成体和幼体高体鳊鱼静止时间的变化对捕食者信息的响应差异显著($P<0.05$,图 2a)。有捕食者处理组,化学信息对高体鳊鱼静止时间的变化影响显著($P<0.05$,表 2),成体和幼体静止时间的变化均对幼体 CAC、成体 CAC 以及捕食者信息有显著的化学预警响应($P<0.05$,图 2a);生活史阶段对高体鳊鱼静止时间的变化无显著影响($P>0.05$,表 2),成体和幼体对同一环境化学信息的行为应答无显著差异($P>0.05$,图 2a)。此外,各因素对高体鳊鱼进入开阔区次数的变化以及在开阔区停留时间的变化均无显著影响($P>0.05$)(表 2,图 2b,图 2c)。

表 2 生活史阶段和环境化学信息对不同捕食环境下高体鳊鱼行为响应的影响
Tab. 2 Effects life history stage and chemical cue on the behavioral responses of *Rhodeus ocellatus* from different predation contexts

捕食环境 predation context	因素 factor	静止时间的变化/s change in motionless time	进入开阔区次数的变化/次 change in number of times to enter the open area	开阔区停留时间的变化/s change in time spend in open area
无捕食者 without predator	生活史阶段 life history stage	$H_{1,160}=4.938$ $P=0.028^*$	$H_{1,160}=0.184$ $P=0.668$	$H_{1,160}=0.142$ $P=0.707$
	化学信息 chemical information	$H_{3,160}=2.089$ $P=0.104$	$H_{3,160}=0.383$ $P=0.766$	$H_{3,160}=1.193$ $P=0.315$
	生活史阶段×化学信息 life history stage×chemical information	$H_{3,160}=1.377$ $P=0.252$	$H_{3,160}=0.172$ $P=0.915$	$H_{3,160}=0.438$ $P=0.726$
有捕食者 with predator	生活史阶段 life history stage	$H_{1,160}<0.001$ $P=0.986$	$H_{1,160}=0.468$ $P=0.495$	$H_{1,160}=1.066$ $P=0.304$
	化学信息 chemical information	$H_{3,160}=13.953$ $P<0.001^*$	$H_{3,160}=0.306$ $P=0.821$	$H_{3,160}=0.291$ $P=0.832$
	生活史阶段×化学信息 life history stage×chemical information	$H_{3,160}=0.837$ $P=0.475$	$H_{3,160}=1.860$ $P=0.139$	$H_{3,160}=3.275$ $P=0.023^*$

注: *表示实验因素对某一行为响应参数有显著影响($P<0.05$).
Note: * means the experimental factor has a significant effect on a certain behavior response parameter ($P<0.05$).

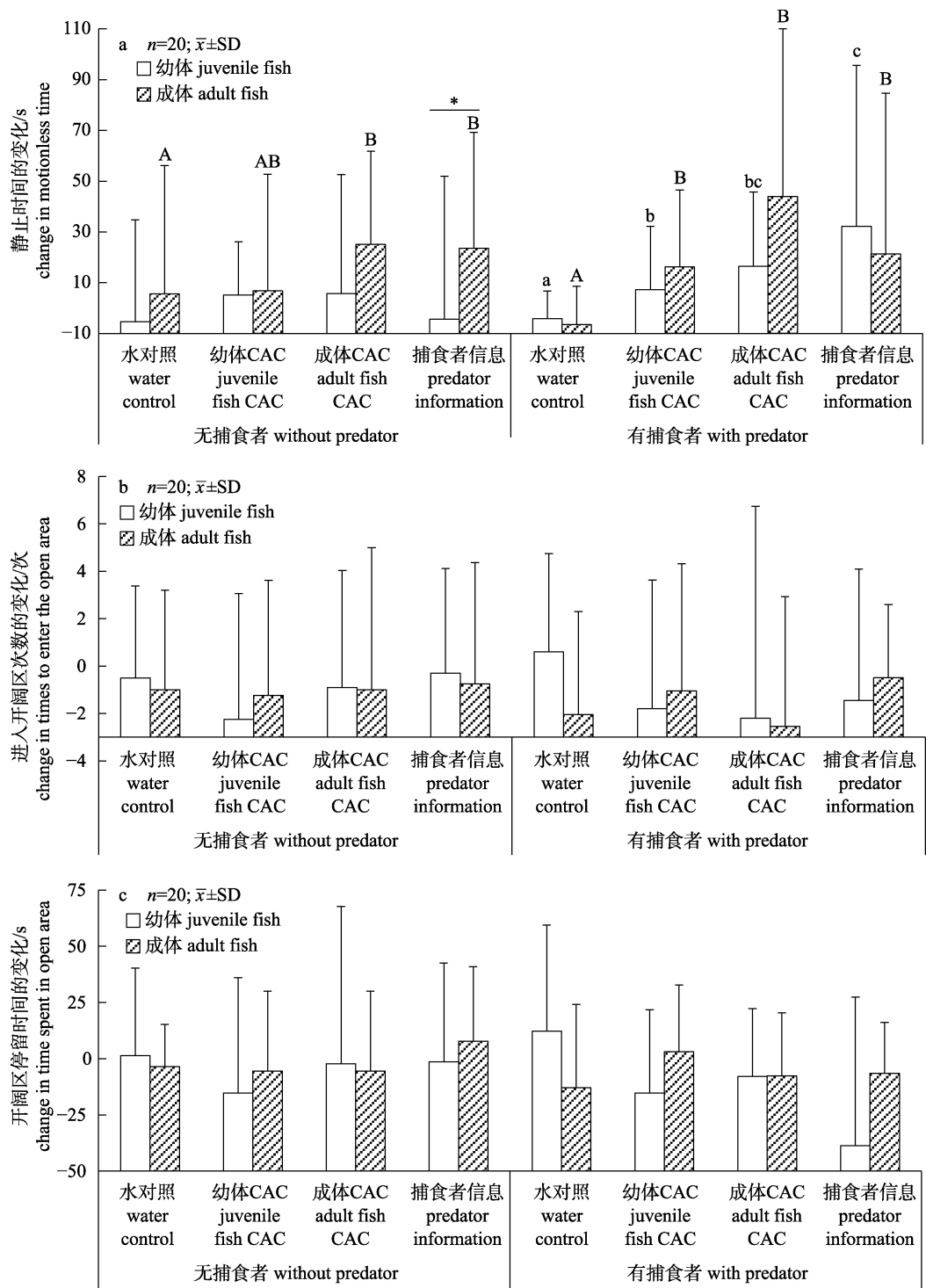


图 2 不同捕食环境下不同生活史阶段高体鲮对环境化学信息(CAC)的行为响应

不同小写字母表示某一特定捕食环境处理下高体鲮幼体对不同化学信息的行为响应有显著差异($P<0.05$); 不同大写字母表示某一特定捕食环境处理下高体鲮成体对不同化学信息的行为响应有显著差异($P<0.05$). *表示成体与幼体间对某一特定化学信息的行为响应差异显著($P<0.05$).

Fig. 2 The behavioral responses of *Rhodeus ocellatus* to different chemical cues (CAC) in different life history stages from different predation contexts

Different small letters indicate significant difference between juvenile *Rhodeus ocellatus* ($P<0.05$). Different capital letters indicate significant difference between adult *R. ocellatus* ($P<0.05$). Asterisk (*) indicates significant difference between juvenile and adult *R. ocellatus* in response to a given chemical cue ($P<0.05$).

3 讨论

水利工程建设等人类活动导致鱼类栖息地片段化,显著改变了鱼类群落结构及其化学通讯网络,而人工湿地构建与修复等则不仅打破了鱼类原有的种间关系格局,导致不同鱼类的生态位重组,并且导致水域生态系统环境化学信息的复杂多样化,为鱼类的化学通讯带来了挑战。探究鱼类化学预警通讯模式及其可塑性有助于洞察环境变迁下鱼类的生态适应性及其种内种间关系动态。在自然环境中,鱼类的反捕食策略及其行为响应程度通常是可塑的。在空间和时间变化的捕食环境中,猎物必须在觅食机遇与被捕食风险之间权衡(trade-offs),为了优化这种权衡,猎物需要根据被捕食风险的程度调整其行为响应^[22-23]。尤其是在猎物鱼容易被捕食的早期生活史阶段,为了获得最大收益,其先天的反捕食行为应该与捕食者施加的风险相匹配。当捕食者存在并且能够有效捕获猎物时,猎物感知到风险最高,推测此时的反捕食响应也最为强烈^[24]。本研究发现,高体鲮化学预警通讯表现出显著的环境依赖性,有捕食者处理的高体鲮成体对其成体和幼体 CAC 以及捕食者信息有显著的行为应答,但去捕食化处理后高体鲮成体对幼体 CAC 却无显著行为应答;不仅如此,去捕食化处理后高体鲮幼体对其成体和幼体 CAC 以及捕食者信息均无显著的行为应答,这表明长期处于低捕食风险胁迫生境的高体鲮(特别是高体鲮幼体)对 CAC 的行为响应显著钝化,研究结果支持“推测一”。

水体中存在的化学信息往往是多样且复杂的,鱼类对不同化学信息的识别与应答不仅是其行为策略的具体体现,而且还与其适合度密切相关。物种对不同时空条件下不同来源化学信息的应答模式尚无统一看法。通常认为鱼类对同种 CAC 的行为应答最为强烈,对异种预警信号的响应强度随着系统发育距离的增加而减少^[25];然而,也有研究发现,有些物种对异种 CAC 的行为应答程度可能强于不同状态的同种 CAC,例如蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)成鱼对同域分布的异种蓝鳃太阳鱼(*L.gibbosus*)的 CAC 可产生强烈的行为

应答,但对异域分布(不同生活史阶段存在显著生态位分化)的同种幼鱼的 CAC 却并未表现出显著的行为应答^[13]。本研究中,无论是否处于有捕食者的生境,高体鲮成体和幼体存在较大的空间生态位重叠,但本研究发现仅长期处于有捕食者存在的环境下高体鲮成体和幼体对相互的 CAC 具有显著行为应答,研究结果仅部分支持“推测二”(即鱼类化学预警响应生态位假说预测)。此外,进入开阔区的次数以及在开阔区停留时间体现了高体鲮的勇敢性,二者变化不受环境化学信息的影响,提示水平(空间)分布可能不是高体鲮应对风险环境的主要行为策略。

猎物鱼的反捕食响应可能是先天的(即来自内在的遗传或生理基础的反应),也可能是通过后天学习获得的(即暴露在捕食者产生的化学信息中、同伴产生的预警信息中或受到其他刺激后产生的反应)^[26]。具有先天反捕食行为的猎物能够在脆弱的生活史早期做出反应,而依靠后天学习的猎物在初次遭遇捕食者时缺乏做出反捕食响应的能力^[27]。值得关注的是,本研究中,长期处于有捕食者存在的环境下的高体鲮幼体对 CAC 表现出显著的行为应答,而去捕食化处理后高体鲮幼体的化学预警响应消失。由于去捕食化处理的高体鲮成体在产卵之前就已经经历过一段时间的去捕食化处理,并且亲本繁殖和仔幼鱼发育均在无捕食者环境下进行,推测高体鲮幼体化学预警响应的缺失既有可能是受到母本或父本遗传效应的影响,也可能是其对发育过程中长期去捕食化环境的适应(认知学习)。未来研究中,有必要进一步探究不同鱼类化学预警响应的母体效应及其发育可塑性。

4 结论

(1)高体鲮的化学预警通讯对生境捕食压力呈现出表型可塑性,长期去捕食化处理后高体鲮幼体对成体和幼体 CAC 以及捕食者信息均无显著行为应答;(2)处于捕食压力下的高体鲮化学预警通讯符合“鱼类化学预警响应生态位假说”预测,而去捕食化处理后高体鲮化学预警通讯既不支持“鱼类化学预警响应生态位假说”也不支

持“鱼类化学预警响应亲缘假说”; (3)捕食者信息对处于捕食压力下的高体鲮成体和幼体以及去捕食化处理的成体均有作用, 但对去捕食化处理的幼体无影响, 提示早期生活史阶段高体鲮对捕食风险信息的行为响应可能与母体效应及后天认知学习有关。

参考文献:

- [1] Xia J G, Zhang Q, Liu X, et al. Chemical alarm responses of four freshwater fishes in breeding period and their correlations with gonadosomatic index[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(15): 6083-6090. [夏继刚, 张婧, 刘香, 等. 繁殖期 4 种淡水鱼类的化学预警行为及其与性腺指数的关联[J]. *生态学报*, 2021, 41(15): 6083-6090.]
- [2] Chivers D P, Smith R J F. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus[J]. *Écoscience*, 1998, 5(3): 338-352.
- [3] Wisenden B D. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2000, 355(1401): 1205-1208.
- [4] Song T F. Chemical communication of fish[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1987, 11(4): 359-371. [宋天复. 鱼类的化学通讯[J]. *水产学报*, 1987, 11(4): 359-371.]
- [5] Goodale E, Beauchamp G, Magrath R D, et al. Interspecific information transfer influences animal community structure[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(6): 354-361.
- [6] Porteus C S, Hubbard P C, Uren Webster T M, et al. Near-future CO₂ levels impair the olfactory system of a marine fish[J]. *Nature Climate Change*, 2018, 8(8): 737-743.
- [7] Goldman J A, Désormeaux I S, Brown G E. Disturbance cues as a source of risk assessment information under natural conditions[J]. *Freshwater Biology*, 2020, 65(5): 981-986.
- [8] Elmer L K, Madliger C L, Blumstein D T, et al. Exploiting common senses: Sensory ecology meets wildlife conservation and management[J]. *Conservation Physiology*, 2021, 9(1): coab002.
- [9] Xia J G, Peng M R, Huang Y, et al. Acute warming in winter eliminates chemical alarm responses in threatened Qinling lenok *Brachymystax lenok tsinlingensis*[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 764: 142807.
- [10] Smith R J F. Alarm signals in fishes[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1992, 2(1): 33-63.
- [11] Elvidge C K, Brown G E. Size-based differences determine the contextual value of risky information in heterospecific information use[J]. *Animal Behaviour*, 2015, 102: 7-14.
- [12] Brown G E, Adrian J C, Smyth E, et al. Ostariophysan alarm pheromones: Laboratory and field tests of the functional significance of nitrogen oxides[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(1): 139-154.
- [13] Xia J G, Elvidge C K, Cooke S J. Niche separation, ontogeny, and heterospecific alarm responses in centrarchid sunfish[J]. *Behavioral Ecology*, 2018, 29(4): 862-868.
- [14] Skelly D K. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian[J]. *Ecology*, 1992, 73(2): 704-708.
- [15] Hammill E, Rogers A, Beckerman A P. Costs, benefits and the evolution of inducible defences: A case study with *Daphnia pulex*[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, 21(3): 705-715.
- [16] Bonamour S, Chevin L M, Charmanier A, et al. Phenotypic plasticity in response to climate change: The importance of cue variation[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2019, 374(1768): 20180178.
- [17] Liao C P, Zeng Y, Tang Q Y, et al. The sexual selection of the rose bitterlings *Rhodeus ocellatus*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(6): 1112-1117. [廖彩萍, 曾燊, 唐琼英, 等. 高体鲮的性选择问题研究[J]. *水生生物学报*, 2013, 37(6): 1112-1117.]
- [18] Xia J G, Liu X, Huang Y. The link between chemical alarm cue-induced behavioral responses and personality in *Rhodeus ocellatus*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(17): 6425-6432. [夏继刚, 刘香, 黄艳. 高体鲮化学预警响应与“个性”行为的关联[J]. *生态学报*, 2019, 39(17): 6425-6432.]
- [19] Smith C, Reichard M, Jurajda P, et al. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*)[J]. *Journal of Zoology*, 2004, 262(2): 107-124.
- [20] Xia J G, Cheng M L, Cai R Y, et al. Ontogenetic changes in chemical alarm cue recognition and fast-start performance in guppies (*Poecilia reticulata*)[J]. *Ethology*, 2017, 123(12): 916-923.
- [21] Sokal R R, Rohlf F J. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*[M]. 4th ed. New York: W. H. Freeman and Company, 2012.
- [22] Walzer A, Schausberger P. Phenotypic plasticity in anti-intraguild predator strategies: Mite larvae adjust their behaviours according to vulnerability and predation risk[J]. *Experimental and Applied Acarology*, 2013, 60(1): 95-115.
- [23] Lima S L, Bednekoff P A. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis[J]. *The American Naturalist*, 1999, 153(6): 649-659.
- [24] Meuthen D, Ferrari M C O, Lane T, et al. High background risk induces risk allocation rather than generalized neophobia

- in the fathead minnow[J]. Behavioral Ecology, 2019, 30(5): 1416-1424.
- [25] Kelly J M, Adrian J C, Brown G E. Can the ratio of aromatic skeletons explain cross-species responses within evolutionarily conserved Ostariophysan alarm cues?: Testing the purine-ratio hypothesis[J]. Chemoecology, 2006, 16(2): 93-96.
- [26] Brown G E, Smith R J F. Acquired predator recognition in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Conditioning hatchery-reared fish to recognize chemical cues of a predator[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1998, 55(3): 611-617.
- [27] Albecker M, Vance-Chalcraft H D. Mismatched anti-predator behavioral responses in predator-naïve larval anurans[J]. PeerJ, 2015, 3: e1472.

Chemical alarm communication and its environmental dependency in *Rhodeus ocellatus* during different life history stages

ZHANG Ning, XIA Jigang

Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Chemical alarm cues (CACs) play an important role in fish predator-prey interactions. To explore the model and plasticity of chemical alarm communication of fish, and to test the niche hypothesis of the chemical alarm response in fish, adult *Rhodeus ocellatus* individuals were exposed to either predator treatment or no predator treatment for 8 months, using the common garden experiment. Subsequently, the behavioral responses of adult and juvenile *R. ocellatus* to different chemical cues within the environment (water control, juvenile and adult CACs of *R. ocellatus*, and the predatory cue of *Channa argus*) were measured under different predation contexts. The results showed that in the predator-free treatment group, chemical information had a significant effect on the changes in motionless time of adult *R. ocellatus* ($P < 0.05$) but had no significant effect on the changes in motionless time juvenile *R. ocellatus* ($P > 0.05$). There was a significant difference in the changes in motionless time in response to predatory cues between adult and juvenile *R. ocellatus* ($P < 0.05$). However, in the predator treatment group, the changes in motionless time for both the adult and juvenile *R. ocellatus* had a significant response to all risky cues, including the CACs of juvenile and adult *R. ocellatus*, and the predatory cue of *C. argus* ($P < 0.05$). There was no significant difference between adult and juvenile *R. ocellatus* in behavioral response to a given chemical cue ($P > 0.05$). These results confirm the hypothesis that chemical alarm communication in *R. ocellatus* is dependent on the environment and the chemical alarm response model of *R. ocellatus*, in predation contexts, supports the niche hypothesis of the chemical alarm response in fish.

Key words: *Rhodeus ocellatus*; chemical alarm communication; life history stage; predation stress; phenotypic plasticity

Corresponding author: XIA Jigang. E-mail: jigangxia@163.com