DOI: 10.5846/stxb202106201635
陈李雪,曾令清.重复垂钓对鲫幼鱼易钓性和能量代谢及个性的影响.生态学报,2023,43(6):2228-2241.
Chen L X,Zeng L Q.Effects of repeated angling on vulnerability to angling, energy metabolism and personality of juvenile crucian carp (*Carassius auratus*). Acta Ecologica Sinica,2023,43(6):2228-2241.

重复垂钓对鲫幼鱼易钓性和能量代谢及个性的影响

陈李雪,曾令清*
重庆师范大学进化生理与行为学实验室,动物生物学重庆市重点实验室, 重庆 401331

摘要:先捕后放是一种重要的鱼类资源保护策略和渔业管理手段。经历先捕后放的被钓鱼类个体的生理与行为会发生变化。当这些个体再次面对人工垂钓诱饵时,可能会呈现更加谨慎的摄饵或鱼钩回避行为。为考察重复垂钓对鱼类易钓性、能量代谢和个性的影响,本研究以鲤科鱼类鲫(*Carassius auratus*)幼鱼为实验对象,在(25.3±0.1)℃水温条件下对垂钓组和对照组进行3次的能量代谢(标准代谢率,SMR;最大代谢,MMR)和个性(勇敢性、活跃性)测定。其中,垂钓组需进行垂钓实验,而对照组不进行任何垂钓操作。研究发现:(1)重复垂钓显著降低鲫幼鱼的垂钓率,但明显增加单尾平均垂钓时间和整体死亡率。(2)重复垂钓降低鲫幼鱼的体重、肥满度、SMR、MMR、代谢空间(AS)和相对代谢空间(FAS),但整体上不影响勇敢性和活跃性。(3)在测定Ⅰ中,高易钓性个体的体长和开阔区运动时间比大于低易钓性个体,但前者的肥满度小于后者。然而,在测定Ⅱ和Ⅲ中,高易钓性个体的形态参数、能量代谢、个性(勇敢性和活跃性)与低易钓性个体并无差异。研究表明:重复垂钓明显降低鲫幼鱼的易钓性,并且种内个体易钓性的变化方向不尽相同;重复垂钓对鲫幼鱼的形态和有氧代谢能力产生负面影响,可能降低了其用于运动、生长和消化等生理功能的代谢潜能。

关键词:易钓性;能量代谢;个性;重复垂钓;社会学习;进化

Effects of repeated angling on vulnerability to angling, energy metabolism and personality of juvenile crucian carp (*Carassius auratus*)

CHEN Lixue, ZENG Lingqing*
Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, *China*

Abstract: Catch and release is very popular as fish conservation strategy and fisheries management. The individuals who experience catch and release will have substantial changes in their physiology and behavior. When these individuals are faced with artificial bait again, they may show more cautious bait-taking or hook avoidance behavior. In order to investigate the effects of the repeated angling on vulnerability to angling, energy metabolism and personality of the Cyprinidae, juvenile crucian carp (*Carassius auratus*) was used for the animal model in our study. The morphology, metabolic rate (e.g., standard metabolic rate, SMR; the maximum metabolic rate, MMR) and personality (e.g., activity and boldness) of both the angling and control group were measured three times at (25.3±0.1) ℃. The individuals of the angling group were subjected to an angling experiment at each trial while fish in the control group did not experience any angling operation. The results show that the angling rate decreased significantly and the average individual angling time increased significantly as the increased of angling times. Repeated angling resulted in a higher death rate in the angling group compared to the control group. The body mass, condition factor, SMR, MMR, aerobic scope, and factorial aerobic scope were significantly

基金项目:国家自然科学基金项目(31300341);重庆市自然科学基金项目(cstc2021jcyj-msxm0498);重庆市教委科学技术研究项目(KJQN201900540, KJQN202000539)
收稿日期:2021-06-20; **网络出版日期**:2022-11-03
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lingqingzeng@cqnu.edu.cn

decreased by the repeated angling in the angling group compared to the control group, but there were no changes in boldness and activity after the repeated angling. During the first test, high vulnerability to angling phenotype (HVA) had larger body length and movement time in open area, lower condition factor compared to low vulnerability to angling phenotype (LVA). However, during the second and third test, no difference in morphology parameters, energy metabolism, and personality (e.g., boldness, activity) could be detected between the HVA and LVA. Our study suggests that the repeated angling reduces the vulnerability to angling in juvenile crucian carp, and the change direction in vulnerability to angling are different among groupmates with the angling group. Repeated angling decreases aerobic scope of the juvenile crucian fish, which may reduce potential metabolic scope for physiological functions such as exercise, growth and digestion, and ultimately reduce the survival fitness of the individual.

Key Words: vulnerability to angling; energy metabolism; personality; repeated angling; social learning; evolution

在水生态系统中,用鱼钩、鱼线、鱼竿和鱼网等各类工具捕获鱼类是人类利用水生态系统获取蛋白质的重要途径,而人类活动正在加速水生生态系统各类资源的改变[1]。目前,多数研究表明渔业正在改变受捕水域鱼类种群的表型特征,如形态特征(如体型大小)和生活史特征(如繁殖)[2—4]。例如,体型较大的鱼类个体常被捕鱼者选择而将面临着适合度劣势,可能导致该鱼类种群快速进化成为早成熟类型,即该种群具有较小的体型、较高的繁殖投入和较低的内禀增长率等特征[5]。另外,鱼类表型(如形态、生理和行为)的种内变异已被研究者重点关注[6—7]。研究发现,渔业对鱼类的生理和个性特征产生了定向选择压力[8—9]。如果渔业选择下的性状具有遗传成分,那么目标鱼种群的表型可能发生进化偏移,这种现象被称为渔业导致进化(Fisheries induced evolution, FIE)。随着渔业导致进化证据的不断积累,亟待清晰了解鱼类被捕机制及个体表型与其可捕性的内在关联。

在鱼类种群中,鱼类的可捕性存在明显个体差异,称为鱼类易钓性(Vulnerability to angling)[10]。研究认为,鱼类易钓性的种内差异可能要比种间差异更为重要[10],可能与物种表型的变异程度容易被垂钓等捕鱼生产活动降低有关,在短期内影响鱼类种群表型的进化速率,对个体甚至种群的生存、生长和繁衍等产生重要影响[11]。过往研究认为鱼类易钓性可能与其他表型特征(如,能量代谢和形态大小等)有关,即易钓性具有表型基础(Phenotypic basis)[12],如较高标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)和最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)及较大体型的鱼类个体更易被钓[12—13]。此外,越来越多研究表明鱼类个性也是易钓性表型基础的研究中不能忽视的部分。当特定的个性特征(如勇敢性、探索性、活跃性等)增加了与渔具相遇的概率,从而影响鱼类个体的生存和适合度时,个性特征将会面临较大的人工定向选择压力[14—15]。

先捕后放既是一种常见的休闲渔业方式,也是作为一种重要的保护策略和渔业管理手段,对鱼类种群数量结构的稳定或恢复具有良好的促进作用。国外垂钓者和渔业管理人员越来越多地使用“先捕后放”的做法,主要原因是他们认为放生的鱼在该种管理办法中能较好地存活[16],但并不意味着没有鱼类个体死亡现象的发生。一项调查研究报道,被捕鱼类的总数量共 12 万尾鱼,平均死亡率为 16.2%[16]。此外,先捕后放还可能导致存活的个体产生一系列亚致死的生理、行为和适合度损伤[17]。鱼类从垂钓应激恢复需清除血液代谢产物和恢复能量储存(如糖原、磷酸肌酸),在恢复期内鱼类游泳表现可能受到能量代谢恢复能力的限制[18]。在先捕后放式渔业中,鱼类在面对垂钓胁迫作出反应时,会改变其行为以避开装有鱼钩的诱饵[19—20]。鱼类对渔具的回避行为已有多种鱼类报道,如鲤(*Cyprinus carpio*)[21—22],白斑狗鱼(*Esox lucius*)[23],大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)[24]和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)等常见垂钓种类[19,25]。鱼类的学习能力和被捕获的经验将降低鱼类总可捕性,并可能降低将来这些个体再次被捕获率[20,22]。因此,关于先捕后放生理和行为特征的研究对鱼类的生存和适合度具有重要意义。

鲫(*Carassius auratus*)是广泛分布于我国的一种杂食性鲤科鱼类,一年四季均可钓获,是野外垂钓的常钓鱼种。本研究以鲫幼鱼为实验对象,考察重复垂钓对鲫幼鱼易钓性、能量代谢和个性的影响。本研究目标包

括:(1)考察重复垂钓对鲫幼鱼易钓性、能量代谢和个性的影响;(2)考察鲫幼鱼易钓性与其它表型之间关联对重复垂钓的响应,不仅为鱼类易钓性的相关研究提供基础资料,而且为鱼类资源保护和合理开发利用及野外垂钓指南或政策的制定提供重要的理论支撑。

1 材料与方法

1.1 实验鱼及其驯化

鲫幼鱼来源于重庆市北碚区歇马镇鱼类养殖基地。将购买的未经历垂钓的 600 尾鲫幼鱼置于实验室的 3 个循环控温水槽(1.2 m 长×0.55 m 宽×0.55 m 高,水量约 250 L)中驯养 2 个月以上。在每个水槽的底部均放置一些人工绿色水草和鹅卵石,以增加驯化水体的环境富集度。驯化一个月后,为区别不同鲫幼鱼个体,本研究对鱼进行数字玻璃标签(Passive Integrated Transponder,PIT,HT157,直径×长度=2 mm×7 mm,约 0.03 g)腹腔植入。操作方法:先将鱼置于 100 mg/L 的 MS-222 麻醉液(其中含有 200 mg/L 的碳酸氢钠作为缓冲剂)中麻醉至鱼体无法保持平衡;随后将鱼取出,用 PIT 注射器(HT30,中国广州洪腾科技有限公司)轻轻地将标签植入鱼的腹腔内,最后在伤口处涂抹抗菌药(阿莫西林),以降低鱼体标记处伤口细菌感染风险。植入标签后,所有鱼在水槽中继续驯化 1 个月。

首月驯化期间,于每天早上 9:00 和晚上 19:00 使用商业颗粒浮性饲料(鲤科鱼类通用饲料,中国通威公司)对鱼进行饱食投喂两次。次月驯化期间,在每天的相同时间先投喂蚯蚓饵料、后饱足投喂饲料,以使鱼提前适应垂钓饵料并确保营养摄入均衡。每次投喂饵料前 5 min,关闭充气泵和循环水槽的水泵以减少水体流动对鱼自由摄食的影响,随后投喂饵料至鱼表观饱足状态。摄食 50 min 后采用虹吸管清理水体中的残渣、剩饵和粪便,以维持驯化水体质量。由于每日的水体清洁工作减少了水槽的总水量,因此需对水槽补水至正常水位,日换水量约为循环水槽总水量的 5%。用充气泵向水体充入空气,以使水体的溶氧水平大于 7.5 mg/L。水温控制在(25.3±0.1)℃,光周期为 14 L:10 D。

1.2 实验设计

驯化结束后,挑选大小相近、体格健康的鲫幼鱼(体重(7.52±0.08)g,体长(6.87±0.03)cm,n=160)作为实验对象。本研究将鱼随机分为对照组和垂钓组,每组 80 尾,共 3 次测定鱼的形态(体重和体长)、能量代谢(SMR 和 MMR)及个性(勇敢性和活跃性)。其中,垂钓组在每次表型测定后进行垂钓实验,而对照组不进行任何垂钓活动。两处理组均按下列实验流程进行每次测定工作,一个测定工作的周期为 13 d(测定Ⅰ),中间将实验鱼在垂钓桶中饲养 12 d,随后开始进行第二或三次的表型测定工作(测定Ⅱ或Ⅲ)。实验流程:第 1 天,将两处理组的首批 40 尾鱼转移至流水式呼吸代谢仪的呼吸室隔夜适应 12 h。于第 2 天上午 8:00—第 3 天凌晨 2:00 连续测定 SMR。第 3 天,测定单尾鱼的 MMR 和体重体长。第 4—5 天,每天测定 1 次单尾鱼的个性(包括勇敢性和活跃性)。在当天晚上 8:00 将次批 40 尾鱼转入呼吸室中隔夜适应 12 h。第 6—7 天测定两处理组的次批 40 尾鱼的 SMR 和 MMR。第 8—9 天,每天测定 1 次单尾鱼的个性,随后将两处理组的 80 尾鱼分别转入对应的养殖水桶中。第 10—11 天,80 尾实验鱼在各养殖水桶中驯化并禁食 2 d。第 12—13 天,于每天早上 8:30 开始对垂钓组的鲫幼鱼进行 1 次垂钓实验,而对照组的鱼不进行任何垂钓操作。

1.3 实验方法

1.3.1 能量代谢测定

SMR 测定 本研究采用实验室研制的 4 台流水式鱼类呼吸代谢测定仪进行 SMR 测定,每台代谢测定仪包括 10 个鱼室和 1 个空白室。每台代谢测定仪由一个大型储水槽、一个水浴槽、一个控温器、一个紫外线杀菌器(创兴有限公司,中国中山)和一个过滤系统组成,其原理结构和使用方法在前期文献已有详细描述[26]。第 1 天晚上 8:00 将鱼装入代谢仪的呼吸室中隔夜驯化 12 h。在第 2 天早上 8:00 到第 3 天凌晨 2:00 期间,采用溶氧测定仪(HQ_{30d}, 美国哈希公司)每小时测定 1 次鱼的耗氧率和呼吸室的水体流量,获取每个时间点的能量代谢率。单尾鱼的 SMR 以测定期间 19 个时间点的最小 3 个耗氧率的平均值表征。在代谢率测定过

程中实验室环境需保持安静以减少人为噪声和实验操作对鱼生理行为产生的潜在影响。所有环境条件(如水温、溶氧、光强和光周期等)均与驯化期间保持一致。单尾鱼的 SMR($\dot{M}O_{2\text{-SMR}}$, mg O_2/h)的计算公式如下:

$$\dot{M}O_{2\text{-SMR}} = v \times (CO_{2\,blank} - CO_{2fish}) \quad (1)$$

式中,$CO_{2\,blank}$和 CO_{2fish}(mg/L)分别为空白(无鱼)和鱼(有鱼)室流出的水体的溶氧水平。v 是鱼室(或空白室)(L/h)的水体流量,通过收集鱼室(或空白室)的水量装满 50 mL 容量瓶的时间计算获得。

MMR 的测定 本研究通过人工追逐法使鱼进行力竭性游泳运动,从而诱导出 MMR,并计算代谢空间(AS=MMR-SMR)和相对代谢空间(Factorial aerobic scope,FAS=MMR/SMR)。SMR 测定完成后,将鱼依次从呼吸室转移至圆型力竭运动驱赶装置(Φ 外=52 cm,Φ 内=28 cm,水深 10 cm,水体容量约 30 L,水体流速约为 50 cm/s)中,让鱼在环形水道内逆流游泳。一旦鱼停留在水流较缓的位置或随水流后退时,用手驱赶直至实验鱼完全运动力竭。力竭状态的判定标准:鱼无法稳定游泳而且后退,且用手追赶时鱼不再出现应激反应。此时鱼的白肌积累大量乳酸限制鱼类的游泳运动。整个力竭运动过程一般在 5 min 之内完成,在空气暴露 30 s后将鱼立即转至间歇式呼吸代谢室(体积 0.52 L)中进行恢复代谢测定。间歇式呼吸代谢仪内部装有循环水泵可充分混匀内部水体的溶氧水平。数据采集时间为 5 min,每隔 10 s 测定 1 次,共获得 30 个数据。MMR 测量前,需评估间歇式呼吸代谢室内部细菌的耗氧情况,同样对无鱼的间歇式呼吸代谢室进行 5min 的耗氧率测定。把溶氧水平数据与时间进行线性回归以获取溶氧水平的斜率 S,$\dot{M}O_{2\text{-MMR}}$的计算公式如下:

$$\dot{M}O_{2\text{-MMR}} = (S_{fish} - S_{blank}) \times v \times 3600 \quad (2)$$

式中,S_{fish}和 S_{blank}分别表示有鱼和无鱼呼吸代谢室中溶解氧含量下降的平均斜率(mg L^{-1} s^{-1})。v 是实际的水体积(L)减去鱼的体积,本研究假设 1g 鱼的体积等于 1 mL 水的体积。3600 是将秒转成小时的转换系数。

因为鱼类的能量代谢率与其体重密切相关,所以需对所有鱼的 SMR、MMR 进行体重校正:首先将单尾鱼的体重和 SMR、MMR 转化为以 10 为底的对数,然后将对数化的体重和 SMR(或 MMR)数据进行线性回归,以获取回归方程和单尾鱼 SMR(或 MMR)的残差;再利用下列方程 3 将所有鱼的 SMR(MMR)共同校正至所有鱼的平均体质量(7.22 g)。

$$\log_{10}\dot{M}O_2 = \log_{10}b + a\log_{10}M + \varepsilon \quad (3)$$

式中,$\dot{M}O_2$为能量代谢率;a,b 为常数;M 为单尾鱼的体质量;ε 为鱼能量代谢率的残差。

1.3.2　个性测定

虽然某些鱼类的活跃性与易钓性无关[27],但其勇敢性与易钓性密切相关[28—29]。因此,本研究考察鲫幼鱼的活跃性和勇敢性是否与其易钓性存在某种表型关联。MMR 测定结束后,进行勇敢性和活跃性行为的拍摄。将单尾鱼转移至 3 套的个性观察装置(60 cm 长×20 cm 宽×20 cm 高, 水深 15 cm)中进行个性拍摄。行为观察装置由 1 cm 厚的有机玻璃制成,用白色无毒广告纸包裹装置的四周及底部,为避免鱼体在行为装置中产生镜像效应影响将内壁进行模糊处理。该装置的详细结构在前期研究中已有详细描述[27,30]。行为观察装置包括驯化区和开阔区,前者(20 cm 长×20 cm 宽)用于驯化与作为庇护所,而后者(40 cm 长 ×20 cm 宽)是个性的观察区域,其正上方安装一个连接电脑的高清广角摄像头(罗技 pro 9000,中国)以进行个性视频拍摄。在驯化区与开阔区之间放置一个具有方形门洞(长×宽=8 cm×8 cm,位于底部的中间)的不透明隔板,鱼可在驯化区与开阔区来回自由游动,开阔区的远端放置一个装有蚯蚓诱饵的食物盘。驯化区的正上方放置一块不透明的盖板,移走此盖板后可将鱼放入驯化区内再复位盖板使鱼驯化 1 0min,随后开始个性拍摄实验。

活跃性 常用来评估鱼类在无风险的熟悉环境中的活动强度或水平[31]。当天在鱼驯化 10 min 后,将开始进行 10 min 的活跃性拍摄。第 2 天重复拍摄 1 次单尾鱼的活跃性,将两次行为参数的平均值以准确评估鱼的活跃性水平。将拍摄的视频格式转化为 AVI 格式,再通过动物轨迹跟踪系统 Ethvision XT(9.0)软件分析视频获取单尾鱼在开阔区的运动总路程、运动时间以及不运动时间,再计算出活跃性的评价指标:(1)开阔区运动时间比(%):鱼在开阔区运动的时间除以鱼在开阔区的总时间;(2)开阔区游泳速度(cm/s):实验鱼在实验区运动的总距离除以实验区运动的时间。

勇敢性 常评估鱼类在熟悉环境中面对各类风险(如捕食者袭击)的承担能力[31]。活跃性测定完成后,用白鹭(*Egretta garzetta*)模型模拟水面捕食者攻击实验鱼使其游回到驯化区,在开阔区远端的食物盘中迅速放入 3 段蚯蚓,水面平静后对开阔区持续拍摄 20 min。第 2 天,对单尾鱼重复测定 1 次勇敢性。拍摄的视频转化为 AVI 格式,再使用 IdTracker 软件获取实验鱼的潜伏时间和开阔区停留时间:(1)潜伏时间(s)是指从实验鱼被惊吓游回驯化区后到首次游进开阔区的最短时间;(2)开阔区停留时间(s)是指单尾鱼在开阔区停留的总时间。

1.3.3 垂钓实验

对于垂钓组而言,每次测定将所有鱼全部移入一个大型的垂钓桶(上直径:131 cm,下直径:106 cm,高:100 cm;水深:90 cm,水量约 900 L)驯化 2 d。垂钓桶内置一定数量的隐蔽场所、水草、鹅卵石、砂石等,以模拟野外生存环境。在水桶顶部安置一个中间开口为圆形(半径 $r=20$ cm)的不透明的隔板,以降低桶外部的垂钓人员操作活动对鱼群产生惊吓等的影响。装有鱼钩的诱饵(新鲜的蚯蚓段)悬浮于水面下 40 cm 处,垂直离鱼群至少 15 cm 以上。实验期间发现,鲫鱼群喜栖于桶的中下层,其高度通常约 45 cm。因此,某些个体需离开鱼群出去搜寻水体,发现并吞食人工诱饵,即个体发现诱饵不是因为随机因素导致的,而是与个体易钓性关联的其它表型决定的。垂钓人员只有 1 名,通过大量预备垂钓实验使其具备较强的垂钓技能,所有垂钓实验均由同一人员完成。在垂钓当天,每天早上 8:30 开始垂钓,总垂钓时间为 4 h,且取钩时间控制在 30 s 左右,第二天重复垂钓 1 次。采用扫描仪获取单尾被钓个体的标签信息,记录其钓出时间和钓出序号。本研究将连续两天都钓出的个体定义为高易钓性表型,被钓 1 次或者未钓出的个体定义为低易钓性表型。本研究采用垂钓率和平均单尾垂钓时间作为鲫幼鱼易钓性的评价参数。其中,垂钓率(%)是指在 4 h 内被钓出的鲫幼鱼个体占总数的比例;单尾平均垂钓时间(min)是指钓出个体花费的总时间(最大值为 4 h)除以被钓出个体数。如果垂钓率越低、单尾平均垂钓时间越长,那么鲫幼鱼的易钓性越低。

1.4 数据统计与分析

所有数据先用 Excel 2010 进行常规计算,然后采用软件 SPSS (22.0) 进行统计分析。所有统计值均以“平均值±标准误(Mean±SE)”表示,显著水平定为 $P<0.05$。首先,本研究采用普通线性模型即双因素方差分析(Two-way analysis of variance,ANOVA)考察重复垂钓和测定时间对鲫幼鱼形态参数、能量代谢和个性的影响,若统计结果显示处理间存在显著差异,则再采用单因素方差分析(One-way ANOVA)或独立样本 t 检验(Student′s *t*-test)进行 post-hoc 组间多重比较。其次,本研究采用普通线性模型即单因素方差分析考察重复垂钓对鲫幼鱼易钓性和死亡率的影响,若统计结果显示处理间存在显著差异,则采用 Duncan 进行 post-hoc 组间多重比较。最后,本研究再采用双因素方差分析考察易钓性与测定时间对鲫幼鱼形态参数、能量代谢和个性的影响,若统计结果显示处理间存在显著差异,则再采用单因素方差分析或独立样本 t 检验进行 post-hoc 组间多重比较。

2 结果

2.1 重复垂钓对鲫幼鱼形态、能量代谢以及个性的影响

对照组的体重和体长及垂钓组的体长在 3 次测定中均没有差异,但垂钓组的体重随垂钓次数的增加而出现下降的变化趋势(图 1,表 1)。对照组在测定Ⅱ与测定Ⅲ中的肥满度显著高于垂钓组(图 1,表 1)。两处理组的 SMR 和 MMR 均呈现下降的变化趋势,但在 3 次测定中对照组的 SMR 和 MMR 均高于垂钓组(图 2,表 1)。对照组在 3 次测定中的 AS 无明显变化,但垂钓组的 AS 呈显著下降趋势,导致对照组在测定Ⅱ与测定Ⅲ中的 AS 显著大于垂钓组(图 2,表 1)。虽然对照组在测定Ⅰ的 FAS 低于垂钓组,但在测定Ⅱ与测定Ⅲ的 FAS 显著大于垂钓组(图 2,表 1)。

随着测定次数的增加,对照组的潜伏时间呈现下降的变化趋势,其开阔区停留时间也呈现增加的变化特征(图 3,表 1)。然而,垂钓组的潜伏时间随垂钓次数的增加呈先下降后上升的变化趋势,其开阔区停留时间

无明显变化(图 3,表 1)。对照组在测定Ⅲ中的潜伏时间显著小于垂钓组(图 3,表 1)。对照组和垂钓组的开阔区运动时间比随着测定次数的增加均呈现上升的变化趋势(图 3,表 1)。对照组的游泳速度也呈类似的变化趋势,但垂钓组的游泳速度无明显变化(图 3,表 1)。

表 1　垂钓与测定时间对鲫幼鱼形态参数、能量代谢和个性的影响

Table 1　Effects of angling and measurement time on experimental parameters in juvenile crucian carp

表型 Phenotype	实验参数 Experiment parameter	垂钓 Angling	测定时间 Measurement time	交互作用 Interactions
形态参数	体重/g	$F=13.619, P<0.001$	$F=12.393, P<0.001$	$F=2.000, P=0.137$
Morphological parameter	体长/cm	$F=32.050, P<0.001$	$F=0.524, P=0.593$	$F=1.033, P=0.357$
	肥满度/(g/cm^3)	$F=19.437, P<0.001$	$F=18.110, P<0.001$	$F=8.869, P<0.001$
能量代谢	标准代谢率/(mg O_2/h)	$F=76.362, P<0.001$	$F=54.668, P<0.001$	$F=0.226, P=0.798$
Energy metabolism	最大代谢率/(mg O_2/h)	$F=123.583, P<0.001$	$F=42.252, P<0.001$	$F=20.178, P<0.001$
	代谢空间/mg O_2/h	$F=84.175, P<0.001$	$F=23.941, P<0.001$	$F=21.011, P<0.001$
	相对代谢空间	$F=5.405, P=0.021$	$F=1.026, P=0.359$	$F=15.393, P<0.001$
勇敢性	潜伏时间/s	$F=10.983, P=0.001$	$F=9.912, P<0.001$	$F=0.908, P=0.404$
Boldness	开阔区停留时间/s	$F=3.172, P=0.076$	$F=5.094, P=0.007$	$F=1.263, P=0.284$
活跃性	开阔区运动时间比/%	$F=0.161, P=0.688$	$F=11.005, P<0.001$	$F=1.021, P=0.361$
Activity	开阔区游泳速度/(cm/s)	$F=0.000, P=0.990$	$F=9.467, P<0.001$	$F=0.133, P=0.876$

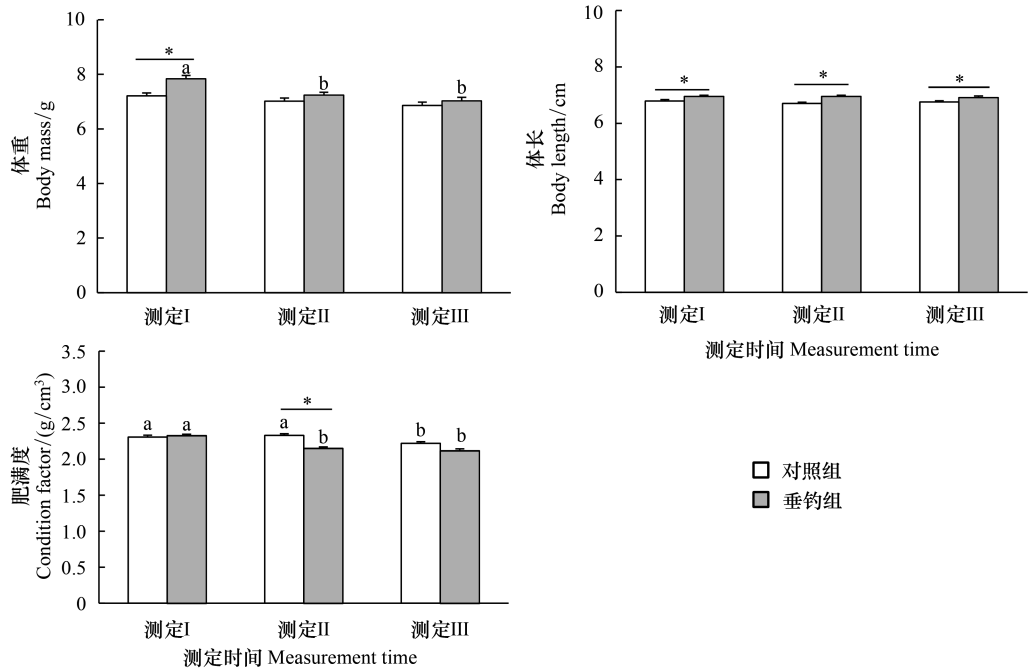

图 1　重复垂钓和测定时间对鲫幼鱼形态参数的影响

Fig.1　Influence of angling and measurement time on morphological parameters in juvenile crucian carp

a, b 表示对照组或垂钓组组内具有显著差异; * 表示在同一测定时间下对照组与垂钓组之间存在显著差异

2.2　垂钓对鲫幼鱼易钓性和死亡率的影响

鲫幼鱼的垂钓率在 3 次测定中呈现显著下降的变化趋势(图 4,$F=0.859, P=0.017$),测定Ⅰ与测定Ⅱ的单尾平均垂钓时间显著低于测定Ⅲ(图 4,$F=17.979, P=0.021$)。垂钓组死亡率高于对照组,3 次测定完成后,垂钓组总死亡率为 36.25%,对照组总死亡率为 13.75%(表 2)。

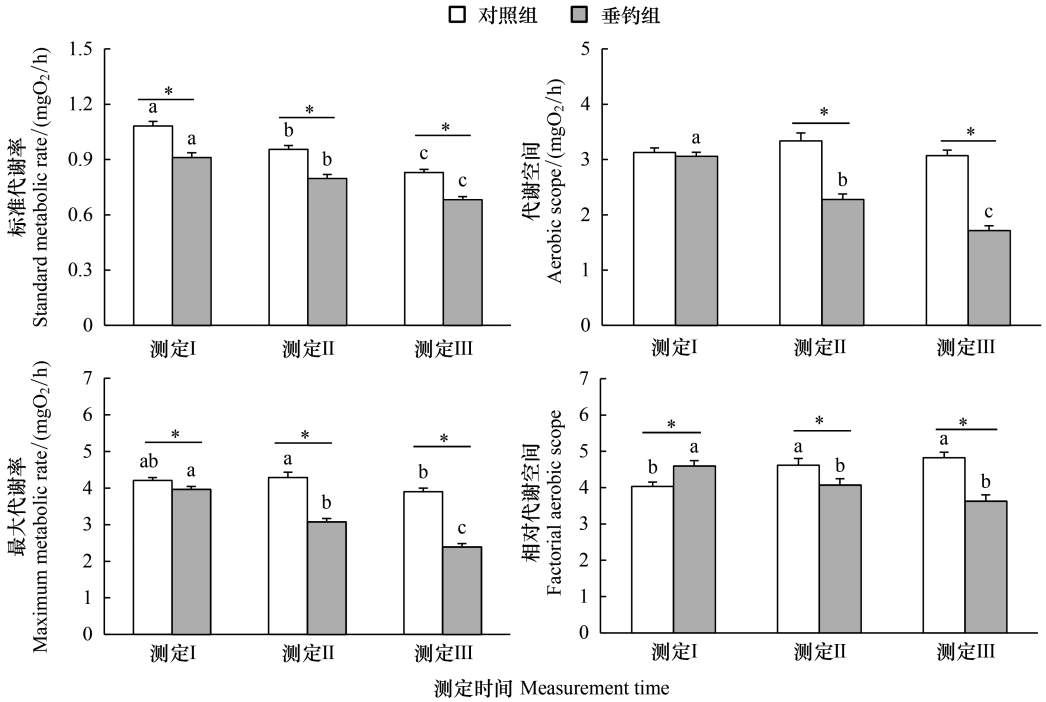

图 2 垂钓和测定时间对鲫幼鱼能量代谢的影响

Fig.2 Influence of angling and measurement time on energy metabolism in juvenile crucian carp

a, b 表示对照组或垂钓组组内具有显著差异; * 表示在同一测定时间下对照组与垂钓组之间存在显著差异

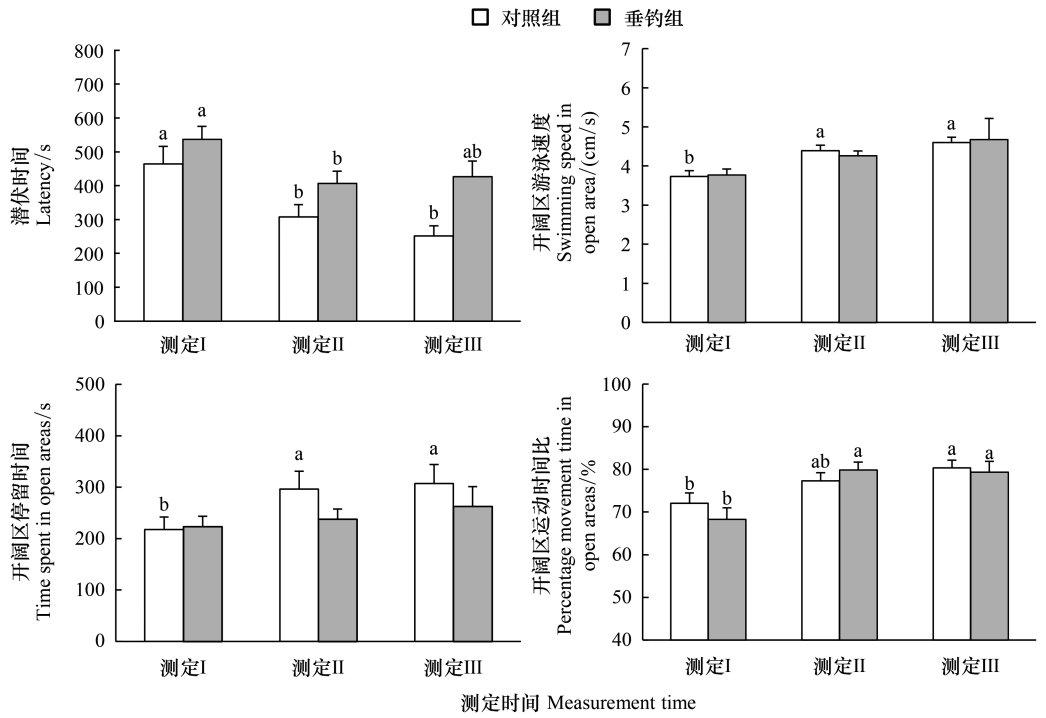

图 3 重复垂钓和测定时间对鲫幼鱼勇敢性及活跃性的影响

Fig.3 Influences of angling and measurement time on boldness and activity in juvenile crucian carp

a, b 表示对照组或垂钓组组内具有显著差异; * 表示在同一测定时间下对照组与垂钓组之间存在显著差异

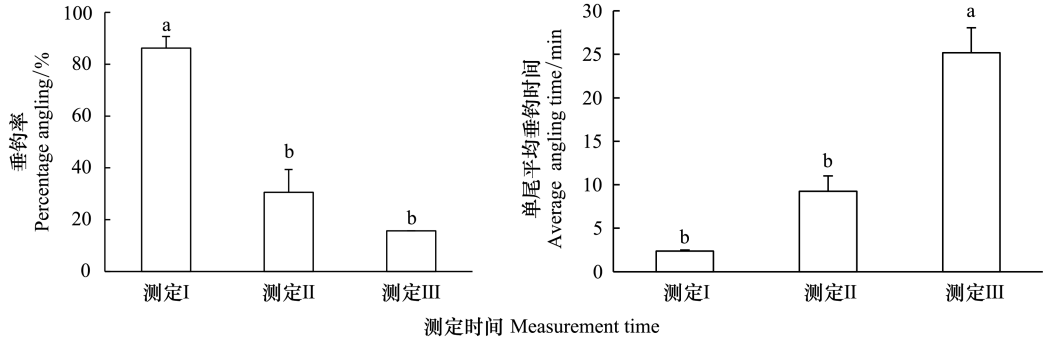

图 4　鲫幼鱼易钓性参数比较

Fig.4　Comparison of vulnerability to angling parameters in juvenile crucian carp

a, b 表示不同测定时间具有显著差异

表 2　对照组与实验组鲫幼鱼的死亡率

Table 2　Mortality rate of juvenile crucian carp in the control group and the experimental group in three measurements

测定时间 Measurement time	组别 Treatment	样本量 Sample size	死亡率 Mortality/%
测定Ⅰ Measurement Ⅰ	对照组	80	0
	垂钓组	80	0
测定Ⅱ Measurement Ⅱ	对照组	73	8.75
	垂钓组	72	10
测定Ⅲ Measurement Ⅲ	对照组	69	5.47
	垂钓组	51	29.16

2.3　两种易钓性表型的形态、能量代谢和个性参数之间的比较

在 3 次测定中,高易钓性表型的体重与低易钓性表型无差异,但该表型组仅在测定Ⅰ的体长大于低易钓性表型组,导致前者在在测定Ⅰ的肥满度低于后者(图 5,表 3)。高易钓性表型在 3 次测定中,的能量代谢参数(如 SMR、MMR、AS 和 FAS)与低易钓性表型均无差异(图 6,表 3)。与此类似,高易钓性表型的勇敢性和活跃性整体上与低易钓性表型并无差异(图 7,表 3)。

表 3　易钓性与测定时间对鲫幼鱼形态参数、能量代谢和个性的影响

Table 3　Influence of vulnerability to angling and measurement time on experimental parameters in juvenile crucian carp

表型 Phenotype	实验参数 Experiment parameter	易钓性 vulnerability to angling	测定时间 measurement time	交互作用 Interactions
形态参数	体重/g	$F=1.491, P=0.224$	$F=6.664, P=0.002$	$F=4.279, P=0.015$
Morphology	体长/cm	$F=0.001, P=0.970$	$F=0.918, P=0.401$	$F=2.932, P=0.056$
	肥满度/(g/cm^3)	$F=5.165, P=0.024$	$F=22.575, P<0.001$	$F=0.049, P=0.953$
能量代谢	标准代谢率/(mg O_2/h)	$F=0.852, P=0.357$	$F=4.246, P=0.016$	$F=0.099, P=0.905$
Energy metabolism	最大代谢率/(mg O_2/h)	$F=0.113, P=0.737$	$F=22.399, P<0.001$	$F=0.854, P=0.427$
	代谢空间/(mg O_2/h)	$F=0.005, P=0.945$	$F=17.174, P<0.001$	$F=0.710, P=0.493$
	相对代谢空间	$F=0.094, P=0.759$	$F=2.660, P=0.073$	$F=0.081, P=0.922$
勇敢性	潜伏时间比/s	$F=0.176, P=0.675$	$F=1.798, P=0.168$	$F=1.043, P=0.355$
Boldness	开阔区停留时间/s	$F=1.469, P=0.227$	$F=0.069, P=0.933$	$F=1.596, P=0.206$
活跃性	开阔区运动时间比/%	$F=1.108, P=0.294$	$F=6.960, P=0.001$	$F=3.125, P=0.046$
Activity	开阔区游泳速度/(cm/s)	$F=0.009, P=0.923$	$F=1.314, P=0.271$	$F=0.352, P=0.704$

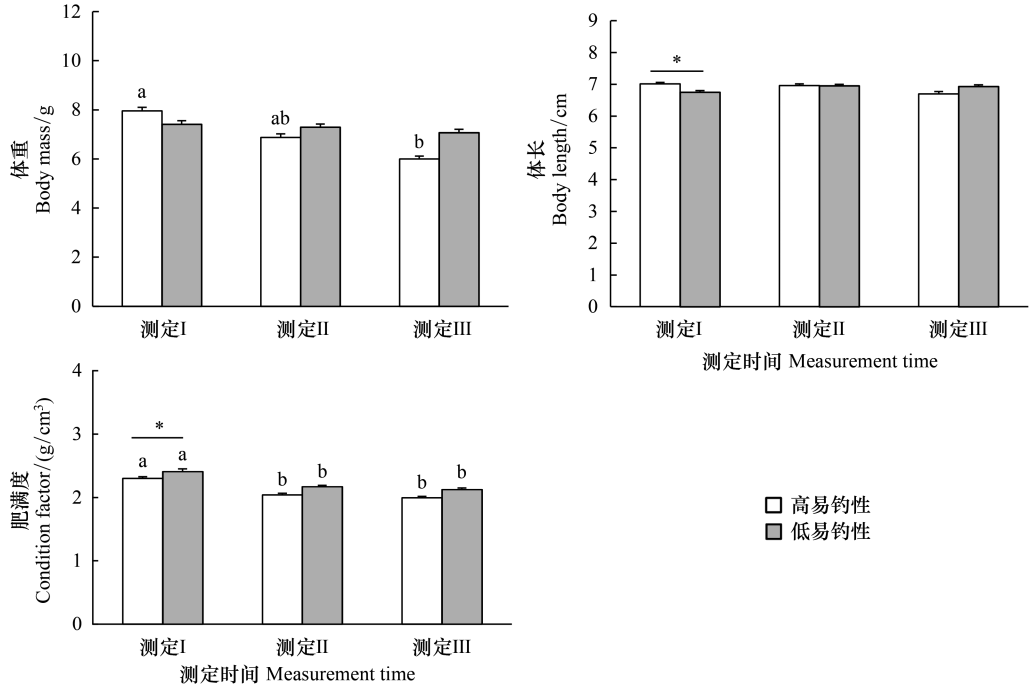

图 5 不同测定时间下鲫幼鱼高易钓性与低易钓性表型的形态比较

Fig.5 Comparison morphological of high and low vulnerability to angling phenotype at different measurement time in juvenile crucian carp

a, b 表示高易钓性或低易钓性组内具有显著差异; * 表示同一测定时间高易钓性与低易钓性之间具有显著差异

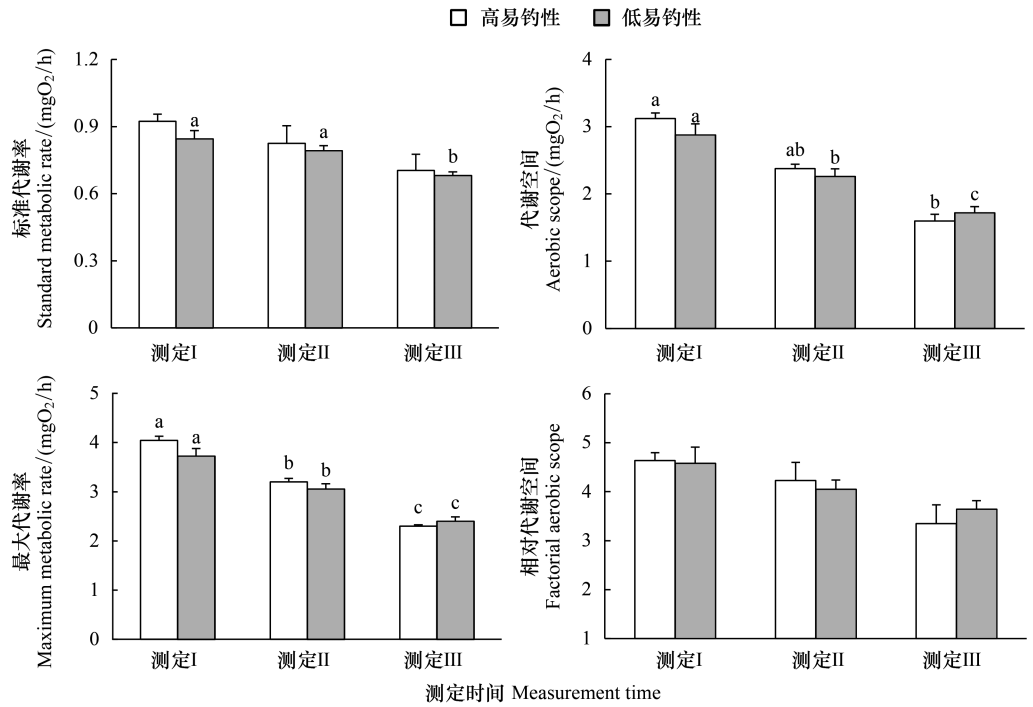

图 6 不同测定时间下鲫幼鱼高易钓性与低易钓性表型的能量代谢比较

Fig.6 Comparison energy metabolism of high and low vulnerability to angling phenotype at different measurement time in juvenile crucian carp

* 表示同一测定时间高易钓性与低易钓性之间具有显著差异

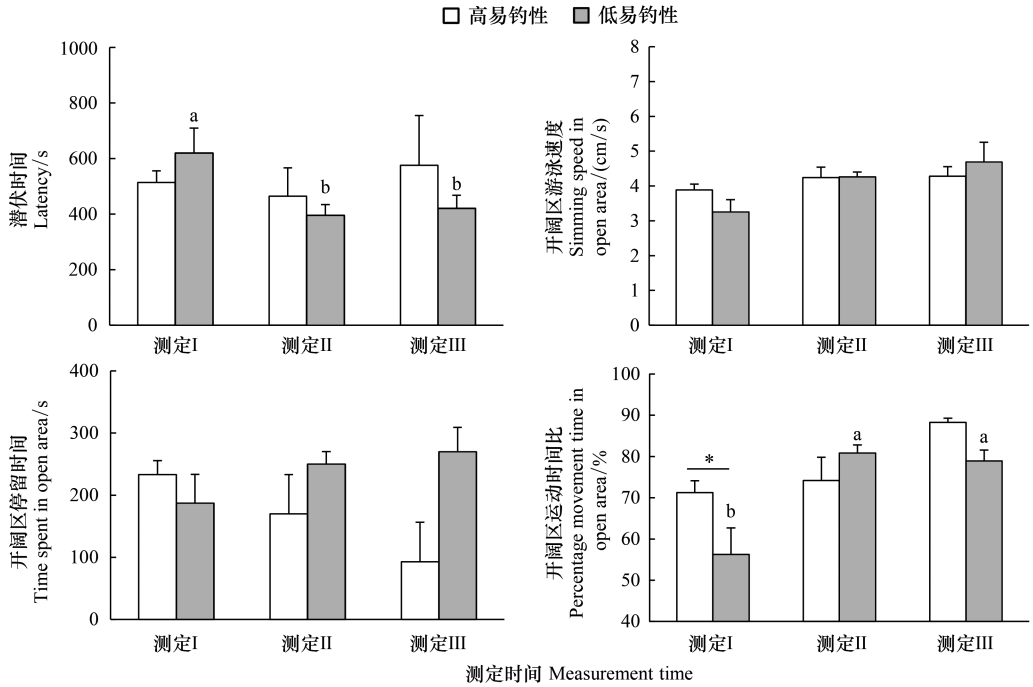

图 7　不同测定时间下鲫幼鱼高易钓性的勇敢性和活跃性与低易钓性之间的比较

Fig.7　Comparison boldness of high and low vulnerability to angling phenotype at different measurement time in juvenile crucian carp

* 表示同一测定时间高易钓性与低易钓性之间具有显著差异

3　讨论

3.1　重复垂钓对鲫幼鱼表型的影响

垂钓对鱼类的生长造成负面效应。研究发现,鲤具有一次被钓经历后其易钓性减小,并且更容易垂钓的鲤个体的生长率比经历垂钓产生鱼钩回避行为的鲤个体更好[21]。研究者采用生物能量模型来预测虹鳟由先捕后放造成的停止摄食以及钩伤的影响,发现被捕获 1—2 次的虹鳟会停止 1 d 的摄食活动,将导致其生长速度低于预期的 3%—15%;而虹鳟被钩伤后,其最大摄食潜能比降低了 5%—50%,导致其低于预期增长率的 9%—164%[32]。此外,垂钓捕获的鱼可能由于钩伤眼睛或下颌而造成的觅食劣势[33],从而失去它们在觅食等级中的优势,这也可能导致这些被钩伤鱼类个体暂时停止摄食,并最终影响个体生长[34]。虽然在 12 d 饲养期间每天对实验鱼进行饱足投喂饵料,但本研究发现,重复垂钓使鲫幼鱼体重逐渐下降,这与先前的研究结果类似[21,32,34]。这种现象可能与鱼类下颌受伤降低鲫个体摄食有关,也可能与垂钓应激引起机体生理和行为变化有关,进而减少摄食活动。

研究报道,动物在环境胁迫期间通过改变代谢率以减少总能量需求的能力,称为代谢率抑制,是面对生存环境挑战的常见策略[35]。动物对环境挑战的最明显反应是被迫或自愿地减少用于活动的代谢空间、求偶行为或进食的能量代谢需求[36]。例如,在低氧环境中,鱼类的自发游泳活动显著减少,以有效节约能量[37]。本研究发现对照组和垂钓组 SMR 均在下降;相比较于对照组的整体无变化,垂钓组 MMR、AS 和 FAS 下降明显。本研究推测两个处理组的鲫幼鱼 SMR 均下降的可能原因是,实验环境和操作均对两处理组鲫幼鱼产生了一定的生理胁迫,进而降低了 SMR。值得注意的是,垂钓组 MMR、AS 和 FAS 的显著下降,表明在垂钓环境中鲫幼鱼的有氧代谢能力变差,可能与实验鱼因垂钓胁迫导致体重下降、机体功能状态下调有关。此外,经历 3 次垂钓后垂钓组鲫幼鱼的数量减少了 36%也是重复垂钓具有严重胁迫的间接体现。

研究显示,当鹰模型从上空掠过以模拟捕食者攻击时,绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)呈现出害怕的行为反

应,但这种反应会随捕食者攻击刺激的重复出现而逐渐减弱[38]。研究者称这种反应为习惯化,即动物学会对特定的刺激(既无害也无益)不发生反应[38]。研究者以斑马鱼(*Danio rerio*)进行了多代人工收获选择实验,证明了全球渔业捕获将减少鱼类个体的冒险行为和群体凝聚力[39]。本研究发现,对照组的鲫幼鱼随着测定次数的增加,其勇敢性和活跃性均增强,推测对照组的鲫幼鱼经历多次相同的环境和同种无害刺激(如勇敢性实验中的白鹭)可能出现习惯化结果,进而更加勇敢和活跃。然而,垂钓组鲫幼鱼的勇敢性和活跃性基本维持不变。这种差异的可能原因是垂钓胁迫降低实验鱼对环境的适应能力并消除了习惯化的作用,导致其在受到多次相同的无害刺激后仍然比对照组更长时间地利用隐蔽场所,由此导致在开阔区的出现时间更少;此外,还可能与垂钓导致鱼类更加胆小有关[27]。

3.2 重复垂钓对鲫幼鱼易钓性及死亡率的影响

鱼类能够根据先前的经验而产生学习或改变行为模式[40]。学习能力对鱼类的行为发育至关重要[41],学会辨别所面临的危险情况是鱼类适应环境的重要方式[42]。垂钓不仅给鱼类造成了一定的选择压力,而且使它们产生了明显的回避行为和辨别天然猎物和人造诱饵的能力[43]。研究报道,即使鱼的数量保持不变,渔获率也可能因为较强的垂钓压力而出现显著下降[19];多数鲑鱼在先捕后放的重捕率为 4%—10%,在这些被捕获的鲑鱼中有 70%不会再次被同一种类型的渔具所捕获[44—45];在低捕捞压力(LP)河流中,体型较大的石川马苏大麻哈鱼(*Oncorhynchus masou ishikawae*)比体型较小的个体更容易受到伤害,而在高捕捞压力(HP)河流中,对体型大小选择性的垂钓并不存在,且 HP 采集的孵化的幼鱼比 LP 更加胆小害羞[27]。上述研究表明,鱼类经历了捕放后不仅个体的重捕率会下降,而且还会产生回避渔具(或人工诱饵)的学习行为,在行为上显得更加胆怯。本研究发现,随着测定次数的增加实验鱼的垂钓率下降,单尾平均垂钓时间也逐渐增加。对于此种研究结果,本研究推测实验鱼受到较高垂钓压力时产生了回避或谨慎甄别人工诱饵的学习行为,通过摄食行为的适应性改变以避免再次被钓,因此需要研究人员投入更多的垂钓时间才能获得相同的渔获量。

鱼类在放生和剧烈运动之后可能需要一段相当长的恢复期。在此期间,鱼类健康状况出现明显下降,行为也会发生改变,使得它们更容易受到捕食者压力和疾病的影响[46],甚至导致鱼类个体出现死亡现象。研究报道,先捕后放的云纹犬牙石首鱼(*Cynoscion nebulosus*)在 48 h 内的死亡率为 11%,但在随后的 28d 内无死亡个体[47],表明先捕后放对鱼类的生存和适合度具有显著影响,特别在释放后短期内鱼类机体应激程度极高,面临着较高的死亡风险。研究还发现,经过力竭运动训练的胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*)存在一定的死亡率[48]。本研究发现,垂钓组总死亡率为 36.25%,而对照组总死亡率仅为 13.75%,并且在垂钓结束的一两天内死亡率高于其他时间。对于此研究结果,本研究推测,对照组的死亡原因是人工诱导力竭使鱼过度透支体力以及鱼类表皮鳞片脱落引起病菌侵害的结果;而垂钓组除了力竭运动造成死亡的原因外还可能由于垂钓胁迫引起生理应激和钩伤,增加了病菌感染的概率,从而导致了垂钓组的死亡率高于对照组。

3.3 鲫幼鱼易钓性的表型基础

对于垂钓组的 3 次测定,高易钓性表型个体的体重与低易钓性表型在 3 次垂钓实验中均无差异,与前期研究结果相似[13,49—50],表明体重不是鲫幼鱼易钓性的表型基础,可能原因与本研究选取的实验鱼体重十分相近有关。在野外垂钓中,自然鱼类种群包括了大小不一、发育阶段不同的同种个体,这种体重的明显差异可能影响个体的易钓性。此外,本研究发现,测定Ⅰ高易钓性表型的体长大于低易钓性表型,而前者的肥满度低于后者。此结果与尾斑重牙鲷(*Diplodus annularis*)和纹首鲨的研究结果类似,身体更细长的鱼类个体在垂钓活动中更容易被钓[51]。流线型的体型更有利于鱼类个体在水体环境中进行日常巡游、食物搜寻的持续游泳,从而增加与渔具相遇的概率。

研究者通过能量模拟发现,高易钓性大口黑鲈的代谢率与低易钓性表型具有明显的差异,前者需多消耗大约 40%的食物,才能达到与后者相同的生长水平[52],表明代谢成本更高的鱼类个体更容易被钓[53]。因此,鱼类个体能量需求的差异会影响其觅食行为、能量转换和摄食的紧迫性[54],通过鱼类的内部状态影响与渔具的相遇的概率[55]。本研究发现,在垂钓组的三次测定中,高易钓性表型个体的能量代谢参数(SMR, MMR,

AS 和 FAS)与低易钓性表型个体均无差异,这与有关鲫的代谢率与其易钓性关联的研究结果不同[13],可能原因是使用的垂钓的环境(垂钓桶尺寸不同)或者鱼饵类型阻止了垂钓对某些代谢表型的选择,或者没有提供足够的垂钓时间来检测能量代谢与易钓性之间的联系[56]。有趣的是,大口黑鲈的易钓性与能量代谢之间关联的研究结果也不尽相同。研究发现大口黑鲈高易钓性表型的 SMR、MMR 和 AS 均与低易钓性表型无差异[57],而另有研究报道大口黑鲈高易钓性表型的 SMR、MMR 和 AS 均大于低易钓性表型[12]。因此,代谢率与易钓性之间的关联需要在更多鱼类物种和不同的实验环境(如室内与野外)中进行研究。

鱼类的勇敢性与其它个性(如活跃性、探索性、社会性或好斗性)影响个体的易钓性[58]。然而,本研究发现鲫幼鱼高易钓性表型的勇敢性与低易钓性无差异。理论上分析,高勇敢性和好斗性的个体,以及认知能力较低、新陈代谢、生长能力较高的个体通常承担更高的风险,隐藏于栖息地的时间更少,因而具有这种个性表型特征的鱼类个体更容易被捕获[52]。例如,雄性大口黑鲈和小口黑鲈(*Micropterus dolomieu*)在保护巢穴时更容易被钓[28]。虽然没有研究该两种鱼类易钓性与勇敢性的关系,但那些护巢的雄性的好斗性更强,而好斗性常与勇敢性呈正相关[59]。褐鳟(*Salmo truta*)的易钓性与探索性有关,即在栖息环境中探索行为越高的个体具有更高的易钓性[60]。此外,研究认为鱼类个体与渔具相遇的概率取决于捕鱼者与渔具的运动速率以及鱼类个体自身的游泳速率等因素,并且活动更频繁的鱼类个体比不活跃个体遇到渔具的概率更高[61]。例如,更活跃的虹鳟个体更容易被钓[62]。本研究第一次测定中,高易钓性表型个体在开阔区运动时间比高于低易钓性表型个体,表明越活跃的个体更倾向于在栖息环境中频繁运动以搜寻更多水体食物资源、社群交互或日常巡游等生命活动,导致这些个体利用隐蔽场所的时间比例更低,进而可能增加了这些个体与渔具相遇的概率,即活跃性可能是垂钓这种人工定向选择的表型之一。研究报道,鲤种群中不同个体易钓性的下降程度具有明显的种内个体差异,导致同一种群中不同群体的重新捕获序列不尽相同[21]。此外,在本研究垂钓组第二次和第三次测定中,高易钓性表型的活跃性与低易钓性表型均无差异,推测鲫幼鱼的学习行为可能存在种内个体差异,进而导致种群某些个体仍然能够被钓,以致每次垂钓过程中实验鱼的垂钓序列不尽相同,最终导致高易钓性表型的活跃性与低易钓性并无差异。

3.4　小结

本研究发现重复垂钓对鲫幼鱼的形态参数(如体重和肥满度)、AS、个性(勇敢性和活跃性)产生一定的影响。随着垂钓次数的增加,实验鱼的单尾平均垂钓时间逐渐增加,说明重复垂钓降低鲫幼鱼的易钓性。鲫幼鱼首次垂钓的易钓性决定因素包括形态参数(体长、肥满度)和活跃性(开阔区运动时间比),但这种表型之间的关联在第二次和第三次垂钓实验中并未发现。重复垂钓对鲫幼鱼形态、能量代谢、个性具有较大的影响,鱼类能够对环境胁迫作出适应性的行为变化。由于人类活动对鱼类资源的利用和需求日益增加,未来更多的研究仍应继续关注垂钓对鱼类个体和种群的影响。

参考文献(References):

[1] Halpern B S, Walbridge S, Selkoe K A, Kappel C V, Micheli F, D′agrosa C, Bruno J F, Casey K S, Ebert C, Fox H E, Fujita R, Heinemann D, Lenihan H S, Madin E M P, Perry M T, Selig E R, Spalding M, Steneck R, Watson R. A global map of human impact on marine ecosystems. Science, 2008, 319(5865): 948-952.

[2] Enberg K, Jørgensen C, Dunlop E S, Heino M, Dieckmann U. ORIGINAL ARTICLE: implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery. Evolutionary Applications, 2009, 2(3): 394-414.

[3] Enberg K, Jørgensen C, Dunlop E S, Varpe Ø, Boukal D S, Baulier L, Eliassen S, Heino M. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. Marine Ecology, 2012, 33(1): 1-25.

[4] Hard J J, Gross M R, Heino M, Hilborn R, Kope R G, Law R, Reynolds J D. Evolutionary consequences of fishing and their implications for salmon. Evolutionary Applications, 2008, 1(2): 388-408.

[5] Jørgensen C, Enberg K, Dunlop E S, Arlinghaus R, Boukal D S, Brander K, Ernande B, Gårdmark A G, Johnston F, Matsumura S, Pardoe H, Raab K, Silva A, Vainikka A, Dieckmann U, Heino M, Rijnsdorp A D. Ecology: managing evolving fish stocks. Science, 2007, 318(5854): 1247-1248.

[6] Killen S S, Calsbeek R, Williams T D. The ecology of exercise: mechanisms underlying individual variation in behavior, activity, and

performance: an introduction to symposium. Integrative and Comparative Biology, 2017, 57(2): 185-194.
[7] Williams T D. Individual variation in endocrine systems: moving beyond the 'tyranny of the Golden Mean'. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2008, 363(1497): 1687-1698.
[8] Arlinghaus R, Cooke S J, Lyman J, Policansky D, Schwab A, Suski C, Sutton S G, Thorstad E B. Understanding the complexity of catch-and-release in recreational fishing: an integrative synthesis of global knowledge from historical, ethical, social, and biological perspectives. Reviews in Fisheries Science, 2007, 15(1/2): 75-167.
[9] Uusi-Heikkilä S, Wolter C, Klefoth T, Arlinghaus R. A behavioral perspective on fishing-induced evolution. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23(8): 419-421.
[10] Philipp D P, Cooke S J, Claussen J E, Koppelman J B, Suski C D, Burkett D P. Selection for vulnerability to angling in largemouth bass. Transactions of the American Fisheries Society, 2009, 138(1): 189-199.
[11] Biro P A, Sampson P. Fishing directly selects on growth rate via behaviour: implications of growth-selection that is independent of size. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2015, 282(1802): 20142283.
[12] Redpath T D, Cooke S J, Suski C D, Arlinghaus R, Couture P, Wahl D H, Philipp D P. The metabolic and biochemical basis of vulnerability to recreational angling after three generations of angling-induced selection in a teleost fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2010, 67(12): 1983-1992.
[13] 杨亚, 吴朝伟, 付世建, 彭姜岚, 曾令清. 鲫幼鱼易钓性与标准代谢及形态特征的关联. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2017, 34(2): 26-31.
[14] Binder T R, Nannini M A, Wahl D H, Arlinghaus R, Klefoth T, Philipp D P, Cooke S J. Largemouth bass selected for differential vulnerability to angling exhibit similar routine locomotory activity in experimental ponds. Transactions of the American Fisheries Society, 2012, 141(5): 1252-1259.
[15] Kekäläinen J, Podgorniak T, Puolakka T, Hyvärinen P, Vainikka A. Individually assessed boldness predicts *Perca fluviatilis* behaviour in shoals, but is not associated with the capture order or angling method. Journal of Fish Biology, 2014, 85(5): 1603-1616.
[16] Casselman S J. Catch-and-release Angling: A Review with Guidelines for Proper Fish Handling Practices. Peterborough, Ontario: Fish & Wildlife Branch. Ontario Ministry of Natural Resources, 2005: 1-26.
[17] Cooke S J, Schreer J F, Dunmall K M, Philipp D P. Strategies for quantifying sublethal effects of marine catch-and-release angling: insights from novel freshwater applications. American Fisheries Society Symposium, 2002, 30: 121-134.
[18] Milligan C L. Metabolic recovery from exhaustive exercise in rainbow trout. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 1996, 113(1): 51-60.
[19] Askey P J, Richards S A, Post J R, Parkinson E A. Linking angling catch rates and fish learning under catch-and-release regulations. North American Journal of Fisheries Management, 2006, 26(4): 1020-1029.
[20] Van Poorten B T, Post J R. Seasonal fishery dynamics of a previously unexploited rainbow trout population with contrasts to established fisheries. North American Journal of Fisheries Management, 2005, 25(1): 329-345.
[21] Raat A J P. Analysis of angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio* L., in catch-and-release angling in ponds. Aquaculture Research, 1985, 16(2): 171-187.
[22] Klefoth T, Pieterek T, Arlinghaus R. Impacts of domestication on angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio*: the role of learning, foraging behaviour and food preferences. Fisheries Management and Ecology, 2013, 20(2/3): 174-186.
[23] Arlinghaus R, Alós J, Pieterek T, Klefoth T. Determinants of angling catch of Northern Pike (*Esox lucius*) as revealed by a controlled whole-lake catch-and-release angling experiment—the role of abiotic and biotic factors, spatial encounters and lure type. Fisheries Research, 2017, 186: 648-657.
[24] Louison M J, Suski C D, Stein J A. Largemouth bass use prior experience, but not information from experienced conspecifics, to avoid capture by anglers. Fisheries Management and Ecology, 2019, 26(6): 600-610.
[25] Koeck B, Wallerius M L, Arlinghaus R, Johnsson J I. Behavioural adjustment of fish to temporal variation in fishing pressure affects catchability: an experiment with angled trout. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2020, 77(1): 188-193.
[26] Zeng L Q, Wang L, Wang G N, Zeng Y, Fu S J. The relationship between growth performance and metabolic rate flexibility varies with food availability in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*). Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2017, 212: 56-63.
[27] 曾令清, 李梦露, 夏茂芹, 古方慧, 付世建.异育银鲫易钓性的表型基础和生态结果及饥饿响应. 水生生物学报, 2018, 42(4): 751-761.
[28] Tsuboi J I, Morita K, Klefoth T, Endou S, Arlinghaus R. Behaviour-mediated alteration of positively size-dependent vulnerability to angling in response to historical fishing pressure in a freshwater salmonid. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2016, 73(3): 461-468.
[29] Suski C D, Philipp D P. Factors affecting the vulnerability to angling of nesting male largemouth and smallmouth bass. Transactions of the American Fisheries Society, 2004, 133(5): 1100-1106.
[30] Fu C, Fu S J, Cao Z D, Yuan X Z. Habitat-specific anti-predator behavior variation among pale chub (*Zacco platypus*) along a river. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 2015, 48(4): 267-278.
[31] Réale D, Reader S M, Sol D, McDougall P T, Dingemanse N J. Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biological Reviews,

2007, 82(2): 291-318.

[32] Meka J M, Margraf F J. Using a bioenergetic model to assess growth reduction from catch-and-release fishing and hooking injury in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Fisheries Management and Ecology, 2007, 14(2): 131-139.

[33] Dubois R B, Dubielzig R R. Effect of hook type on mortality, trauma, and capture efficiency of wild stream trout caught by angling with spinners. North American Journal of Fisheries Management, 2004, 24(2): 609-616.

[34] Barnhart R A. Symposium review: catch-and-release fishing, a decade of experience. North American Journal of Fisheries Management, 1989, 9(1): 74-80.

[35] Boutilier R G. Mechanisms of cell survival in hypoxia and hypothermia. Journal of Experimental Biology, 2001, 204(18): 3171-3181.

[36] Navas C A, Carvalho J E. Progress in Molecular and Subcellular Biology. Heidelberg: Springer, 2010: 113-139.

[37] Chapman L J, Mckenzie D J. Behavioral responses and ecological consequences. Fish Physiology, 2009, 27: 25-77.

[38] 尚玉昌. 动物的习惯化学习行为. 生物学通报, 2005, 40(10): 9-11.

[39] Sbragaglia V, Klamser P P, Romanczuk P, Arlinghaus R. Evolutionary impact of size-selective harvesting on shoaling behavior: individual-level mechanisms and possible consequences for natural and fishing mortality. The American Naturalist, 2022, 199(4): 480-495.

[40] Dill L M. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1983, 40(4): 398-408.

[41] Brown C, Laland K, Krause J. Fish Cognition and Behavior. 2nd ed. Chichester: Wiley-Blackwell, 2011.

[42] Lima S L, Dill L M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology, 1990, 68(4): 619-640.

[43] Garrett G P. Behavioral modification of angling vulnerability in largemouth bass through selective breeding//Philipp D P, Ridgway M S, eds. Black Bass Ecology, Conservation, and Management. Maryland: American Fisheries Society, 2002: 387-392.

[44] Thorstad E B, Næsje T F, Fiske P, Finstad B. Effects of hook and release on Atlantic salmon in the River Alta, northern Norway. Fisheries Research, 2003, 60(2/3): 293-307.

[45] Lennox R J, Diserud O H, Cooke S J, Thorstad E B, Whoriskey F G, Solem Ø, Havn T B, Uglem I. Influence of gear switching on recapture of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in catch-and-release fisheries. Ecology of Freshwater Fish, 2016, 25(3): 422-428.

[46] Cooke S J, Philipp D P, Dunmall K M, Schreer J F. The influence of terminal tackle on injury, handling time, and cardiac disturbance of rock bass. North American Journal of Fisheries Management, 2001, 21(2): 333-342.

[47] Stunz G W, McKee D A. Catch-and-release mortality of spotted seatrout in Texas. North American Journal of Fisheries Management, 2006, 26(4): 843-848.

[48] 周龙艳. 长江流域几种珍稀鱼类对环境因子胁迫的生理与行为响应研究[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2020.

[49] 杨亚, 彭姜岚, 付世建, 曾令清. 饥饿对草鱼易钓性及其生态结果的影响. 生态学杂志, 2019, 38(2): 492-499.

[50] 杨亚, 付世建, 彭姜岚, 曾令清. 两种鲤科鱼类的易钓性. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1432-1437.

[51] Alós J, Palmer M, Linde-Medina M, Arlinghaus R. Consistent size-independent harvest selection on fish body shape in two recreationally exploited marine species. Ecology and Evolution, 2014, 4(11): 2154-2164.

[52] Cooke S J, Suski C D, Ostrand K G, Wahl D H, Philipp D P. Physiological and behavioral consequences of long-term artificial selection for vulnerability to recreational angling in a teleost fish. Physiological and Biochemical Zoology, 2007, 80(5): 480-490.

[53] Redpath T D, Cooke S J, Arlinghaus R, Wahl D H, Philipp D P. ORIGINAL ARTICLE: life-history traits and energetic status in relation to vulnerability to angling in an experimentally selected teleost fish. Evolutionary Applications, 2009, 2(3): 312-323.

[54] Nannini M A, Wahl D H, Philipp D P, Cooke S J. The influence of selection for vulnerability to angling on foraging ecology in largemouth bass *Micropterus salmoides*. Journal of Fish Biology, 2011, 79(4): 1017-1028.

[55] Lennox R J, Alós J, Arlinghaus R, Horodysky A, Klefoth T, Monk C T, Cooke S J. What makes fish vulnerable to capture by hooks? A conceptual framework and a review of key determinants. Fish and Fisheries, 2017, 18(5): 986-1010.

[56] Louison M J, Stein J A, Suski C D. Metabolic phenotype is not associated with vulnerability to angling in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Canadian Journal of Zoology, 2018, 96(11): 1264-1271.

[57] Louison M J, Adhikari S, Stein J A, Suski C D. Hormonal responsiveness to stress is negatively associated with vulnerability to angling capture in fish. Journal of Experimental Biology, 2017, 220(14): 2529-2535.

[58] Pauli B D, Sih A. Behavioural responses to human-induced change: why fishing should not be ignored. Evolutionary Applications, 2017, 10(3): 231-240.

[59] Sih A, Bell A, Johnson J C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(7): 372-378.

[60] Härkönen L, Hyvärinen P, Paappanen J, Vainikka A. Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2014, 71(12): 1900-1909.

[61] Alós J, Palmer M, Rosselló R, Arlinghaus R. Fast and behavior-selective exploitation of a marine fish targeted by anglers. Scientific Reports, 2016, 6(1): 38093.

[62] Koeck B, Závorka L, Aldvén D, Näslund J, Arlinghaus R, Thörnqvist P O, Winberg S, Bjornsson B T, Johnsson J I. Angling selects against active and stress-resilient phenotypes in rainbow trout. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2018, 76(2): 320-333.