

DOI: 10.5846/stxb202201290276

吕凯, 诸爽爽, 谷磊, 孙运菲, 张露, 杨州. 舍曲林对蚤状溘诱导型反捕食防御代内与代际可塑性的干扰效应. 生态学报, 2023, 43(11): 4604-4618.
Lü K, Zhu S S, Gu L, Sun Y F, Zhang L, Yang Z. Interference effect of sertraline on phenotypic plasticity within- and trans-generations of induced anti-predator defense in *Daphnia pulex*. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4604-4618.

舍曲林对蚤状溘诱导型反捕食防御代内与代际可塑性的干扰效应

吕 凯, 诸爽爽, 谷 磊, 孙运菲, 张 露, 杨 州*

南京师范大学生命科学学院, 南京 210023

摘要:表型可塑性是指生物(尤其是单一基因型)在适应异质环境时表达出不同表型的能力,并且有遗传基础。环境变化调控表型可塑性既可以发生在个体发育进程中(称为代内表型可塑性),也能够以可遗传表型响应的形式持续多个生物世代(称为代际表型可塑性)。浮游动物枝角类常常受到来自鱼类的捕食风险影响而表现出诱导型防御的表型可塑性。诱导型防御的表达在很大程度上受到代谢稳态控制,因此枝角类的诱导型防御的表达容易受到内稳态代谢干扰物(例如抗抑郁药舍曲林)的影响。考虑到舍曲林在水中生物活性高且难以被降解;同时,枝角类世代周期较短,因此需要评估连续多代舍曲林暴露对枝角类反捕食防御代内以及代际可塑性的影响。结果发现:在代内可塑性方面,连续两代的舍曲林暴露放大了鱼类信息素诱导的蚤状溘体长减小趋势以及相对尾刺长度增长趋势,但是对鱼类信息素作用下的种群适合度参数无明显干扰。在代际可塑性方面,随着连续两代舍曲林的浓度上升,亲代经历鱼类信息素产下的子代继续响应鱼类信息素时,体长减小、相对尾刺长度增大,说明形态防御得到加强;同时种群净繁殖量以及种群内禀增长率下降的趋势被放大,由此可能抑制鱼类捕食风险下蚤状溘的种群丰度。上述结果表明,尽管长期舍曲林污染对浮游动物没有直接的致死效应,但可能会干扰浮游动物响应鱼类的捕食风险与种群维持策略,并且削弱诱导型反捕食防御在维持种间互作的结构与功能稳定中的作用。

关键词:浮游动物;反捕食;表型可塑性;生活史;药物污染

Interference effect of sertraline on phenotypic plasticity within- and trans-generations of induced anti-predator defense in *Daphnia pulex*

LÜ Kai, ZHU Shuangshuang, GU Lei, SUN Yunfei, ZHANG Lu, YANG Zhou*

School of Biological Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China

Abstract: Phenotypic plasticity is the ability of an organism to show various phenotypes which is based on genetic basis and mostly influenced by environmental heterogeneity. Research has shown that a change in environmental conditions could alter the expression of traits during development (i.e., within-generational plasticity) as well as induce heritable phenotypic responses that persist for multiple generations (i.e., trans-generational plasticity). Cladoceran zooplankton often exhibit plasticity of inducible defenses in response to fish predation risks. Given that inducible defense may depend to a great extent on basic metabolic fitness of cladocerans, disrupting chemicals in homeostasis (e.g. antidepressant sertraline) may therefore modify the expression of inducible defense. Since sertraline has highly biological activity and longstanding persistent in water, together with short generation time of cladocerans, there is an urgent need to understand the influence by multigenerational exposure of sertraline on the within- and trans-generational inducible defense of cladocerans. The results showed that two-generational exposure of sertraline modified the predator-induced phenotypic plasticity within-generation, expressed as morphological enhancement of body-size reduction, relative-spine-length elongation found in predation-induced

基金项目:国家自然科学基金重点项目(31730105)

收稿日期:2022-01-29; 网络出版日期:2023-02-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Yangzhou@njnu.edu.cn

Daphnia pulex as opposed to predation-free animals. No predation-induced variation in *D. pulex* population fitness seemed to be associated with the sertraline exposure. Furthermore, we found that two-generational exposure of sertraline mediated the trans-generational inducible defense, expressed as enhanced morphological response but simultaneously a population fitness cost. Collectively, our results denote that although long-term exposure to sertraline has marginal mortality to zooplankton, it still negatively affects within- and trans-generational plasticity in the inducible defense of cladocerans as well as their population abundance and may consequently dull antipredation response involved in the structure and function of ‘prey-predator’ interaction.

Key Words: zooplankton; antipredation; phenotypic plasticity; lifehistory; drug pollution

表型可塑性指同一基因型的物种应对异质生境而表达多样化表型性状的能力。表型可塑性是生物适应环境变化的基本能力之一,因此受到生态学领域研究的广泛关注^[1-3]。很多研究证实,环境变化能够诱导生物在生长发育过程中性状的改变,这属于代内可塑性或者发育可塑性。常见的生态因子(如温度、资源以及竞争)都会诱导个体的大小、寿命以及繁殖等性状发生改变^[4-5]。除此之外,环境变化还能导致表型变化持续多个世代。另一方面,亲代的环境经历影响下一子代甚至连续多个子代的表型,这一现象称为代际可塑性。代际可塑性既可以表现为亲代经历的环境胁迫降低了子代的适合度,进而可能增加种群消亡的风险^[6-7];也可以表现为亲代经历胁迫环境后,产下的子代具有较强的胁迫耐受能力^[8-10]。代内/代际表型可塑性机制赋予生物在不改变遗传信息的情况下对环境波动做出快速适应性响应的能力,因此代内/代际表型可塑性的方向以及程度对于种群的维持具有重要的影响^[11]。

枝角类是淡水湖泊池塘常见的浮游动物类群,也是淡水食物网高营养级生物的主要捕食对象^[12-13]。当面对捕食者时,枝角类可以产生多样化的诱导型防御响应特征,概括地分为形态、行为和生活史变化三个方面。由于枝角类的诱导型防御在维持枝角类与捕食者的种间关系平衡中起着重要作用,因此“捕食者-枝角类”是研究水域生态系统中种间关系的良好模型。在一个世代内,枝角类通过加速生长、提前产卵、后代数增多、生殖模式转变为有性生殖等生活史特征变化,体现了代内表型可塑性响应来自鱼类的捕食风险^[14-15]。在代际可塑性方面,亲代受到鱼类捕食风险影响后,其产下的子代表现出更强烈的诱导型防御特征^[16]。然而,也有报道认为,在枝角类受到捕食风险胁迫的同时,如果环境中存在其它胁迫因素,如温度升高^[17]、溶解氧下降^[18]、食物质量不佳^[19-20]、杀虫剂污染^[21],反而干扰枝角类诱导型防御的正常表达。因此,这些诱导型防御结果的多样性表明,需要进一步开展枝角类与捕食者相互作用研究并且加强对表型可塑性代内代际作用的认识。

由于诱导型防御表达在一定程度上受到自身生理代谢稳态调节,因此,普遍认为枝角类的诱导型防御特征容易受到外界环境胁迫影响^[22-23]。一个潜在的可塑性干扰因素是人类活动排放的化学药品污染,尤其是具有调节生物神经信号传导作用的抗抑郁类药品。现代生活节奏的加快与压力的加大,失眠、抑郁和焦虑等疾病的发病率逐年增加,使得抑郁症这类疾病受到人们的重视,抗抑郁药的年使用量也逐渐增加^[24],其中舍曲林是最常用的抗抑郁药之一。自然水体中舍曲林的浓度范围从 1 ng/L 到 0.6 μg/L^[25-26],但在未经处理的污水中达到 17 μg/L^[27]。此外,也有研究报道舍曲林在地表水中的浓度为 33—49 μg/L^[28]。虽然舍曲林在水环境中的浓度很低,但是由于其较高的生物活性和难以被降解的特性,仍然会对水域生态系统中的浮游生物产生影响^[29]。例如,舍曲林会降低小球藻中叶绿素 a 浓度从而降低光合效率;舍曲林还会刺激特定蓝藻的生长,干扰蓝藻群落之间的平衡^[30-31]。对于枝角类,舍曲林减慢其生长和游动速度^[32]。另外,枝角类连续两代暴露于舍曲林促进亲代(F_1)的繁殖量,然而却抑制子代(F_2)繁殖量,说明舍曲林会干扰连续谱系的繁殖输出稳定性^[33]。

枝角类诱导型反捕食防御(以下简称“诱导型防御”)是由触角化学感知捕食者信息素而触发,随后包括诸如神经元信号整合和转化为内分泌物质等一系列内部生理反应。参与诱导型防御表型可塑性的主要关键物质是乙酰胆碱^[34]和多巴胺^[35]。多巴胺可以调节保幼激素的合成和降解,从而控制枝角类发育繁殖等性状

的多态性。另一方面,舍曲林具有直接抑制多巴胺再摄取的作用而提高多巴胺功能,因此对枝角类的诱导型防御有影响^[36]。尽管舍曲林对网纹溞没有直接的致死效应,但是会抑制网纹溞的诱导型防御在形态方面的表达,进而导致捕食者-浮游动物种群动态发生改变^[37]。

由于舍曲林在环境中持续存在,而枝角类发育快、世代周期短,导致枝角类连续多个世代可能都会受到舍曲林的影响,因此需要评估连续多代暴露于舍曲林对枝角类反捕食防御的影响^[33]。基于上述分析,本研究提出的科学问题是:连续 2 个世代暴露于舍曲林是否会干扰枝角类诱导型防御代内/代际可塑性?通过回答这一科学问题,将揭示以舍曲林为代表的神经活性药物残留对浮游动物诱导型防御的长期影响,同时强调生物表型可塑性在“生态-演化-人类社会相互关系”中的作用。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究使用的蚤状溞(*Daphnia pulex*)采自江苏镇江某池塘,经鉴定分离后,在稳定的实验室条件下孤雌单克隆培养。采用枝角类通用 COMBO 培养基,每周更换 3—5 次培养基,每天定时定量投喂足够的食物(蛋白核小球藻,浓度为 1.5 mg C/L)以保持种群稳定,便于后续实验的开展。培养温度为 25℃,光照强度为 500 Lux,光暗比为 14 h:10 h(L:D)。

使用 BG-11 藻类培养基获得蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*),无菌培养至对数期,经离心(4000×g, 15 min),后用分光光度计测定藻类吸光度(OD)值,换算为浓度后作为食物储存于 4℃冷藏保存。

舍曲林购自源叶生物(中国上海),化学品注册号(CAS)为 79559-97-0,纯度>99%。使用前,用超纯水溶解,未使用其他载体溶剂。

鱼类信息素物质尚无分离确定,国内外通用做法是采用添加滤液的方式^[15, 18, 21]。鱼类信息素(以下简称“信息素”)的制备方法:高体鳊鲂鱼在我国自然水体中分布广泛且易获得,因此本研究中采用野生鳊鲂鱼来制备信息素。获得的野生鳊鲂鱼在 25℃、500 Lux 光照强度和 14 h:10 h 的光暗比下进行实验室驯养,在实验室保存过程中每周更新一次养殖水,每天定时投喂饲料红虫,以保证鳊鲂鱼的活力。信息素的制备过程参考先前的研究^[19],具体如下:

- (1) 在开始制备信息素前对其进行饥饿处理 24 h,以确保肠道内不再含有其他物质;
- (2) 挑选 20 条活力较好、体长均为 3—5 cm 的鳊鲂鱼在 6 h 内投喂 6000 只蚤状溞;
- (3) 随后将其放入 20 L 新制备的 COMBO 培养基中,在不投喂任何食物的情况下培养 18 h;
- (4) 将培养溶液用 0.22 μm 玻璃纤维过滤器(Millipore)过滤而获得信息素,将其分装于无菌瓶中,储存于 -20℃冰箱;
- (5) 实验时将信息素稀释 20 倍,即 1 条鱼/10 L 的浓度。

1.2 实验方法

F₁代实验设置了三个舍曲林浓度,分别为:0、0.2 和 20 μg/L,并设置对照组(C)和信息素(F)处理组,共计 6 个不同的处理,每个处理 5 个重复,将每个处理下 F₁代的第三窝幼体进行 F₂代两部分实验。实验 1(长期暴露于舍曲林对诱导型防御代内可塑性的影响):分别将 F₁代 C-0、C-0.2 和 C-20 组产下的第三窝(F₁代暴露的第 9 天)子代分为两个实验组:与 F₁代 C-0、C-0.2、C-20 组相同的暴露条件,标记为 CC-0、CC-0.2 和 CC-20;在对照组的基础上添加信息素,标记为 CF-0、CF-0.2 和 CF-20。实验 2(长期暴露于舍曲林对诱导型防御代际可塑性的影响):分别将 F₁代 F-0、F-0.2 和 F-20 组产下的第三窝(F₁代暴露的第 9 天)子代分为两个实验组:与 F₁代 F-0、F-0.2、F-20 组相同的暴露条件,标记为 FF-0、FF-0.2 和 FF-20;将 3 个舍曲林浓度的 FF 去除信息素,标记为 FC-0、FC-0.2 和 FC-20。实验处理如图 1。

实验在 250 mL 玻璃烧杯中进行,每个烧杯中含 200 mL COMBO 培养基并放置 5 只蚤状溞刚出生幼体进行实验,每天更换新鲜培养基和食物,食物浓度为 1.5 mg C/L 蛋白核小球藻。各处理组放置于 500 Lux 光照

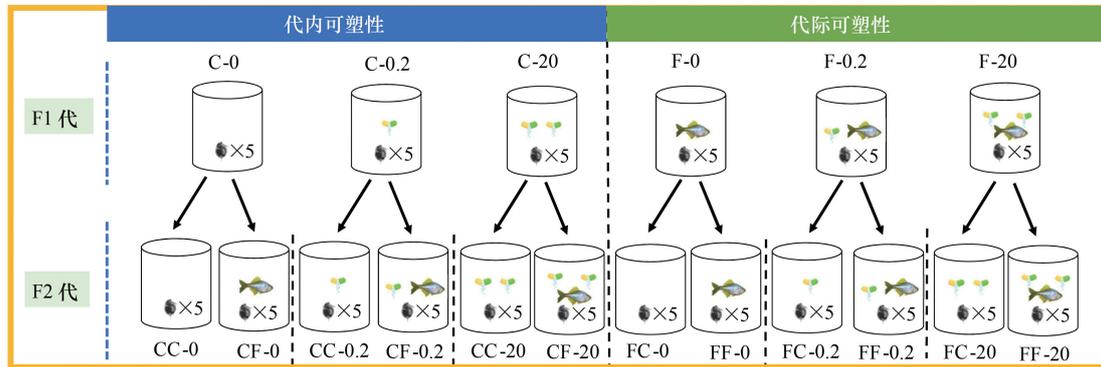


图1 实验处理流程图

Fig.1 Schematic diagram of the experiment

“C”和“F”分别表示对照组(C)和信息素(F)处理组;“0”、“0.2”、“20”分别表示舍曲林的浓度为:0、0.2和20 $\mu\text{g/L}$

培养箱中进行培养,光暗比(L:D)设置为14 h:10 h。

1.3 研究参数的定义与计算方法

F_1 代和 F_2 代均测量性成熟和第9天(所有实验溞都在9天内产完第三窝)时的体长和尾刺长、记录个体幼蚤数(随即从烧杯中移除)、繁殖时间。根据公式^[38]计算相对尾刺长、种群净繁殖率(R_0)、世代时间(T)以及种群内禀增长率(r):

$$\text{净繁殖率: } R_0 = \sum l_x m_x$$

$$\text{世代时间: } T = \frac{\sum l_x m_x}{R_0}$$

其中 x 为特定龄期(天), l_x 是特定龄期的存活率, m_x 是特定龄期的繁殖量。根据 Euler-Lotka 方程迭代估算种群的内禀增长率“ r ”: $1 = \int e^{-rx} l_x m_x dx$ 。

相对尾刺长的计算公式:相对尾刺长=尾刺长/体长;使用相对变化率定量分析不同处理下的响应变化情况:变化率=(T-C)/C,其中C和T分别表示在对照和信息素处理下的个体防御特征值。

1.4 数据分析

采用 Sigmaplot 14.0 对实验数据进行统计学分析以及作图展示。所有数据均使用平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE)的形式进行表示。使用双因素方差分析评估 F_1 代中舍曲林和信息素对所有特征的交互作用,然后进行 Tukey 检验进行显著性差异分析。计算每个指标的相对变化率并进行单因素方差分析,以进一步评估舍曲林对蚤状溞响应信息素的影响。

对 F_2 代的体长、尾刺长及种群相关指标在每个处理中进行双因素方差分析,并计算每个指标的相对变化率。对每个指标的相对变化率进行双因素方差分析,评估 F_2 代中舍曲林和信息素对所有指标相对变化率的交互作用,然后进行 Tukey 检验进行显著性差异分析。

2 结果

2.1 舍曲林对 F_1 代诱导型防御以及种群指标的影响

2.1.1 性成熟阶段

舍曲林和信息素处理对蚤状溞的性成熟体长均有显著影响,且二者存在交互作用(图2;表1)。在任何一个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著减小蚤状溞的性成熟体长。在性成熟体长相对变化率方面,舍曲林浓度上升显著加强性成熟体长减小的程度($P < 0.05$)。

舍曲林和信息素处理对蚤状溞的性成熟尾刺长和相对尾刺长(尾刺长与体长之比)不存在交互作用(图2;表1)。舍曲林浓度分别在0和0.2 μg/L,相比于无信息素组,添加信息素显著增加蚤状溞的性成熟尾刺长($P<0.05$);但是在20 μg/L时,性成熟尾刺长无显著性差异($P>0.05$)。相对变化率结果显示,当舍曲林浓度为20 μg/L时,在该指标上对鱼类信息素的响应强度减小(图2)。在任一个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著增加蚤状溞的性成熟相对尾刺长。而且相对变化率结果显示,舍曲林没有对该指标的响应强度产生影响(图2)。

2.1.2 个体发育至第9天(产完第三窝)

舍曲林和信息素处理对蚤状溞第9天的体长均有显著影响,且二者存在交互作用(图3;表1)。在各舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著减小蚤状溞的性成熟体长。分别在有或无信息素组中,20 μg/L的舍曲林可以显著减小第9天的体长。相对变化率的结果显示,舍曲林浓度上升显著加强第9天的体长减小的程度($P<0.05$)。

舍曲林和信息素处理对蚤状溞第9天的尾刺长和相对尾刺长不存在交互作用(图3;表1)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著增加尾刺长和相对尾刺长($P<0.05$);在信息素组中,20 μg/L的舍曲林显著增加第9天的相对尾刺长($P<0.05$)。相对变化率结果显示:舍曲林对第9天的绝对尾刺长响应强度不会产生影响($P>0.05$),但可以显著增强蚤状溞的相对尾刺长的响应强度($P<0.05$)。

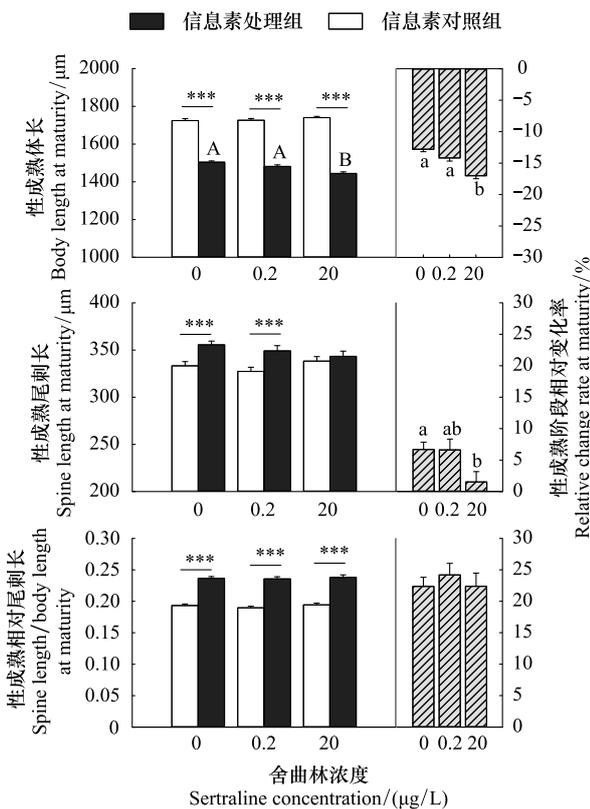


图2 不同舍曲林浓度和信息素处理下蚤状溞亲代(F_1)性成熟时相关特征及其相对变化率

Fig.2 Key traits and relative change rate at maturity of *Daphnia pulex* F_1 generation under different sertraline concentrations with or without fish kairomone

不同大写或小写字母表示同一颜色的数据柱之间存在差异显著($P<0.05$), *表示同一舍曲林浓度下信息素处理间存在差异显著(***) $P<0.001$)

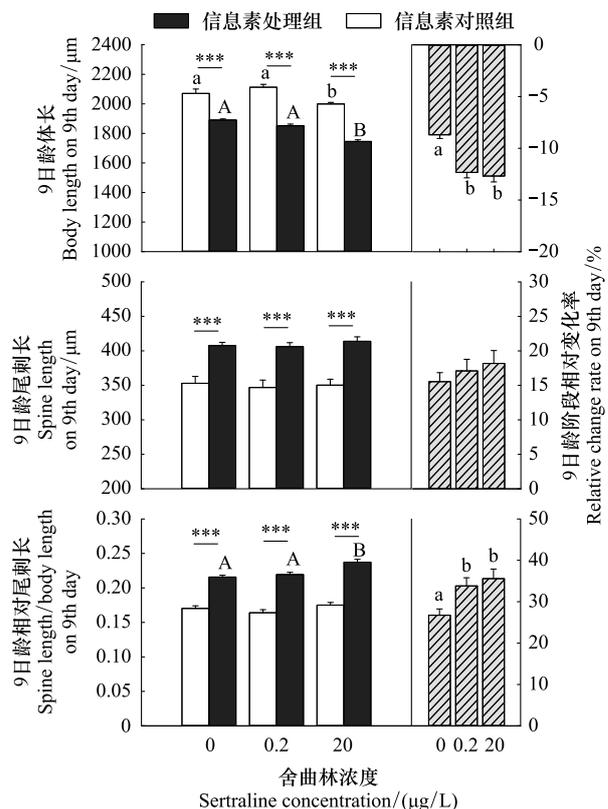


图3 不同舍曲林浓度和信息素处理下蚤状溞 F_1 代9日龄的相关特征及其相对变化率

Fig.3 Key traits and relative change rate of *Daphnia pulex* F_1 generation at 9th day under different sertraline concentrations with or without fish kairomone

不同大写或小写字母表示同一颜色的数据柱之间存在差异显著($P<0.05$), *表示同一舍曲林浓度下信息素处理间存在差异显著(***) $P<0.001$)

2.1.3 种群适合度相关指标

舍曲林浓度和信息素处理对蚤状蚤的净繁殖率和世代时间存在交互作用,对内禀增长率不存在交互作用(图4;表1)。舍曲林浓度在0和0.2 $\mu\text{g/L}$ 时,相比于无信息素组,添加信息素显著抑制种群净繁殖率,缩短种群世代时间($P<0.05$);但是在20 $\mu\text{g/L}$ 舍曲林时,发现信息素对种群净繁殖率无显著性影响($P>0.05$),并且信息素显著推迟了种群世代时间($P<0.05$)。相对变化率结果显示:0.2 $\mu\text{g/L}$ 的舍曲林分别显著加强种群净繁殖率减小以及世代时间缩短的程度($P<0.05$)。在种群内禀增长率方面,舍曲林浓度分别在0 $\mu\text{g/L}$ 时,相比于无信息素组,添加信息素显著增加蚤状蚤的种群内禀增长率($P<0.05$);但是在0.2和20 $\mu\text{g/L}$ 时,种群内禀增长率无显著性差异($P>0.05$)。

2.2 长期暴露于舍曲林对 F_2 代诱导型防御代内可塑性的影响

2.2.1 性成熟阶段

信息素处理和连续两代舍曲林暴露对 F_2 代的蚤状蚤性成熟体长均有显著影响,且二者存在交互作用(图5;表2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著减小蚤状蚤的性成熟体长。同时,相对变化率的结果显示:随着连续两代舍曲林浓度上升,性成熟体长减小的程度显著性加强(图5; $P<0.05$)。

信息素处理和连续两代舍曲林胁迫对 F_2 代的性成熟尾刺长不存在交互作用(图5;表2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著增加尾刺长($P<0.05$);而且相对变化率结果显示,连续两代舍曲林胁迫对该指标的相对变化程度没有影响(图5; $P>0.05$)。在相对尾刺长度方面(图5),在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著增加性成熟相对尾刺长度($P<0.05$),同时相对尾刺长度的变化率也随着连续两代舍曲林胁迫浓度增加而上升(图5; $P<0.05$)。

2.2.2 个体发育至第9天(产完第三窝)

信息素处理和连续两代舍曲林暴露对 F_2 代9日龄体长均有显著影响,且二者存在交互作用(图6;表2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著减小9日龄体长。同时,相对变化率的结果显示:连续两代暴露于20 $\mu\text{g/L}$ 舍曲林导致性成熟体长减小的程度显著性加强(图6; $P<0.05$)。

在尾刺长方面(图6),舍曲林浓度在20 $\mu\text{g/L}$ 时,相比于无信息素组,添加信息素显著增加9日龄的尾刺长($P<0.05$);但是在0和0.2 $\mu\text{g/L}$ 时,尾刺长无显著性差异($P>0.05$)。在相对尾刺长度方面(图6),分别在三个连续两代舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著增加9日龄相对尾刺长度($P<0.05$),同时相对尾刺长度的变化率也随着连续两代舍曲林胁迫浓度增加而上升(图6; $P<0.05$)。

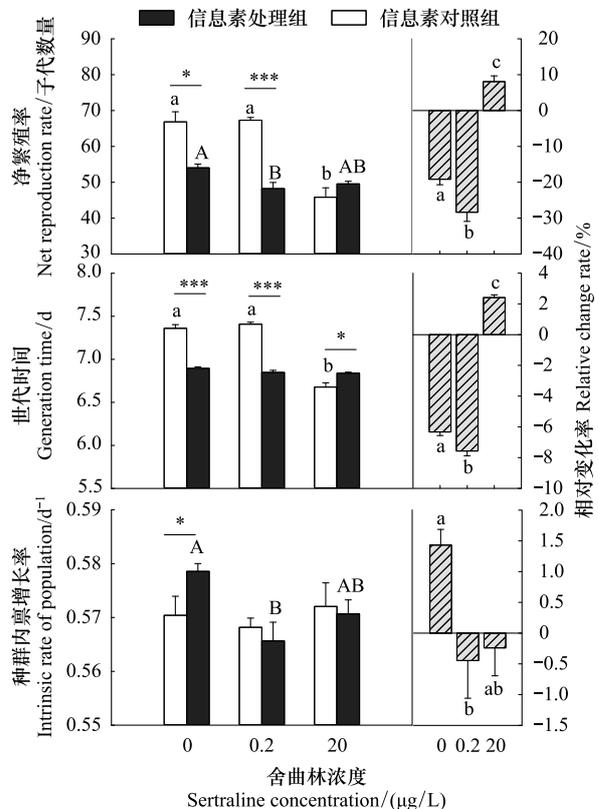


图4 不同舍曲林浓度和信息素处理下蚤状蚤 F_1 代种群相关指标及其相对变化率

Fig.4 Population traits and relative change rate of *Daphnia pulex* F_1 generation under different sertraline concentrations with or without fish kairomone

表示同一舍曲林浓度下信息素处理间存在差异显著(: $P<0.05$;***: $P<0.001$)

表 1 信息素与舍曲林联合处理对蚤状溞 F₁ 代体长、尾刺长、相对尾刺长、净繁殖率、世代时间以及种群内禀增长率的双因素方差分析Table 1 Summary of two-way ANOVA on the body size, spine length, relative spine length, net reproductive rate, generational time and intrinsic growth rate of population in *Daphnia pulex* F₁ simultaneously affected by fish kairomone and sertraline

指标 Traits	df	F	P	指标 Traits	df	F	P
性成熟体长 BL at maturity				第 9 天相对尾刺长 SB on 9th day			
信息素处理 FK	1	1393.200	<0.001	信息素处理 FK	1	329.202	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	3.401	0.036	舍曲林浓度 SC	2	9.580	<0.001
FK×SC	2	10.723	<0.001	FK×SC	2	2.843	0.062
性成熟尾刺长 SL at maturity>				净繁殖率 Net reproduction rate			
信息素处理 FK	1	17.355	<0.001	信息素处理 FK	1	39.474	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	0.839	0.434	舍曲林浓度 SC	2	25.180	<0.001
FK×SC	2	2.045	0.133	FK×SC	2	19.397	<0.001
性成熟相对尾刺长 SB at maturity				世代时间 Generation time			
信息素处理 FK	1	311.933	<0.001	信息素处理 FK	1	132.618	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	0.600	0.550	舍曲林浓度 SC	2	89.835	<0.001
FK×SC	2	0.103	0.902	FK×SC	2	76.079	<0.001
第 9 天体长 BL on 9th day				种群内禀增长率 IRP			
信息素处理 FK	1	338.006	<0.001	信息素处理 FK	1	0.339	0.566
舍曲林浓度 SC	2	33.264	<0.001	舍曲林浓度 SC	2	3.521	0.047
FK×SC	2	4.283	0.016	FK×SC	2	2.050	0.153
第 9 天尾刺长 SL on 9th day							
信息素处理 FK	1	92.909	<0.001				
舍曲林浓度 SC	2	0.273	0.762				
FK×SC	2	0.187	0.829				

BL: 体长 Body length; SL: 尾刺长 Spine length; SB: 相对尾刺长 Spine length/body length; IRP: 种群内禀增长率 Intrinsic rate of population; FK: 信息素处理 Fish kairomone; SC: 舍曲林浓度 Sertraline concentration

2.2.3 种群适合度相关指标

连续两代暴露于舍曲林和信息素处理对 F₂ 代的蚤状溞的净繁殖率和世代时间无交互作用,但是对内禀增长率存在交互作用(图 7;表 2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素显著缩短种群世代时间,抑制种群净繁殖率,以及种群内禀增长率($P<0.05$)。然而,相对变化率结果:连续两代暴露于舍曲林对种群净繁殖率、种群内禀增长率减小以及世代时间缩短的程度无显著性影响($P>0.05$)。

2.3 长期暴露于舍曲林对 F₂ 代诱导型防御代际可塑性的影响

2.3.1 性成熟阶段

连续两代的信息素处理和舍曲林暴露对 F₂ 代的蚤状溞性成熟体长均有显著影响,且二者存在交互作用(图 5;表 2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素均显著减小蚤状溞的性成熟体长。同时,相对变化率的结果显示:相比于从未经历舍曲林胁迫,连续两代暴露于 20 $\mu\text{g/L}$ 舍曲林浓度导致性成熟阶段的反捕食防御体长减小的程度显著加强(图 5; $P<0.05$)。

连续两代的信息素处理和舍曲林胁迫对 F₂ 代的性成熟尾刺长不存在交互作用(图 5;表 2)。分别在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,连续两代的添加信息素处理均没有显著增加尾刺长($P>0.05$);在相对尾刺长度方面(图 5),在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,在连续两代中添加信息素均显著增加 F₂ 性成熟相对尾刺长度($P<0.05$),同时相对尾刺长度的变化率也随着连续两代舍曲林胁迫浓度增加而上升(图 5; $P<0.05$)。同时,相对变化率的结果显示:相比于从未经历舍曲林胁迫,连续两代暴露于 20 $\mu\text{g/L}$ 舍曲林浓度导

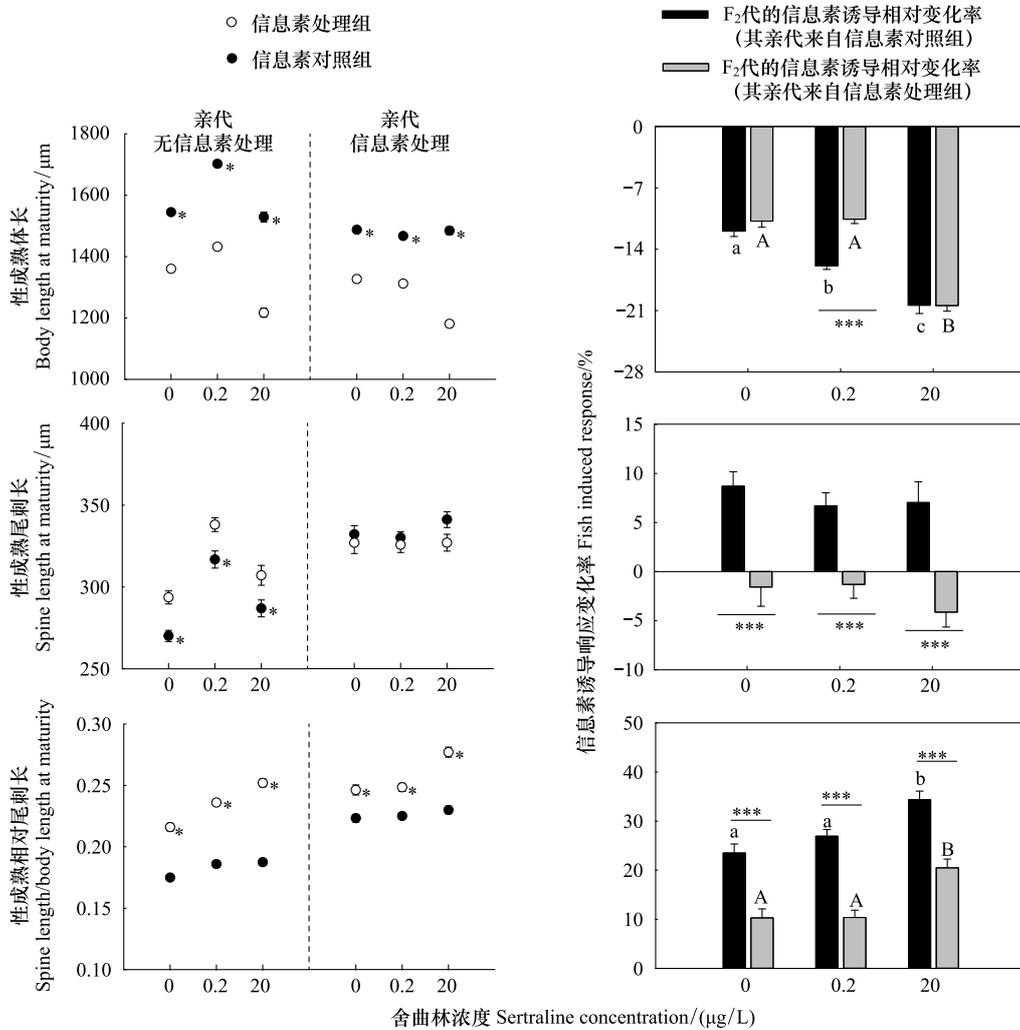


图 5 不同舍曲林浓度和信息素(FK)处理下蚤状溘子代(F₂)性成熟体长、性成熟尾刺长、相对尾刺长及其相对变化率

Fig.5 Body length, spine length and relative spine length at maturity of *Daphnia pulex* F₂ generation and relative change rate under different sertraline concentrations with or without fish kairomone

致性成熟阶段的反捕食防御相对尾刺长减小的程度显著加强(图 5; $P < 0.05$)。

2.3.2 个体发育至第 9 天(产完第三窝)

连续两代的信息素处理和舍曲林暴露对 F₂代的蚤状溘 9 日龄体长均有显著影响,且二者存在交互作用(图 6;表 2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,在连续两代中添加信息素显著减小 9 日龄个体体长。同时,相对变化率的结果显示:相比于从未经历舍曲林胁迫,连续两代暴露于 20 μg/L 舍曲林浓度导致 9 日龄阶段的反捕食防御体长减小的程度显著加强(图 6; $P < 0.05$)。

连续两代的信息素处理和舍曲林胁迫对 F₂代的性成熟尾刺长不存在交互作用(图 6;表 2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,连续两代的添加信息素处理均显著增加尾刺长($P < 0.05$);在相对尾刺长度方面(图 6),在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,在连续两代中添加信息素均显著增加 F₂性成熟相对尾刺长度($P < 0.05$)。同时,相对变化率的结果显示:相比于从未经历舍曲林胁迫,随着连续两代舍曲林胁迫浓度增加,9 日龄阶段的反捕食防御相对尾刺长增加的程度也显著加强(图 6; $P < 0.05$)。

2.3.3 种群适合度相关指标

连续两代暴露于舍曲林和信息素处理对 F₂代的蚤状溘的种群净繁殖率和内禀增长率存在交互作用,但

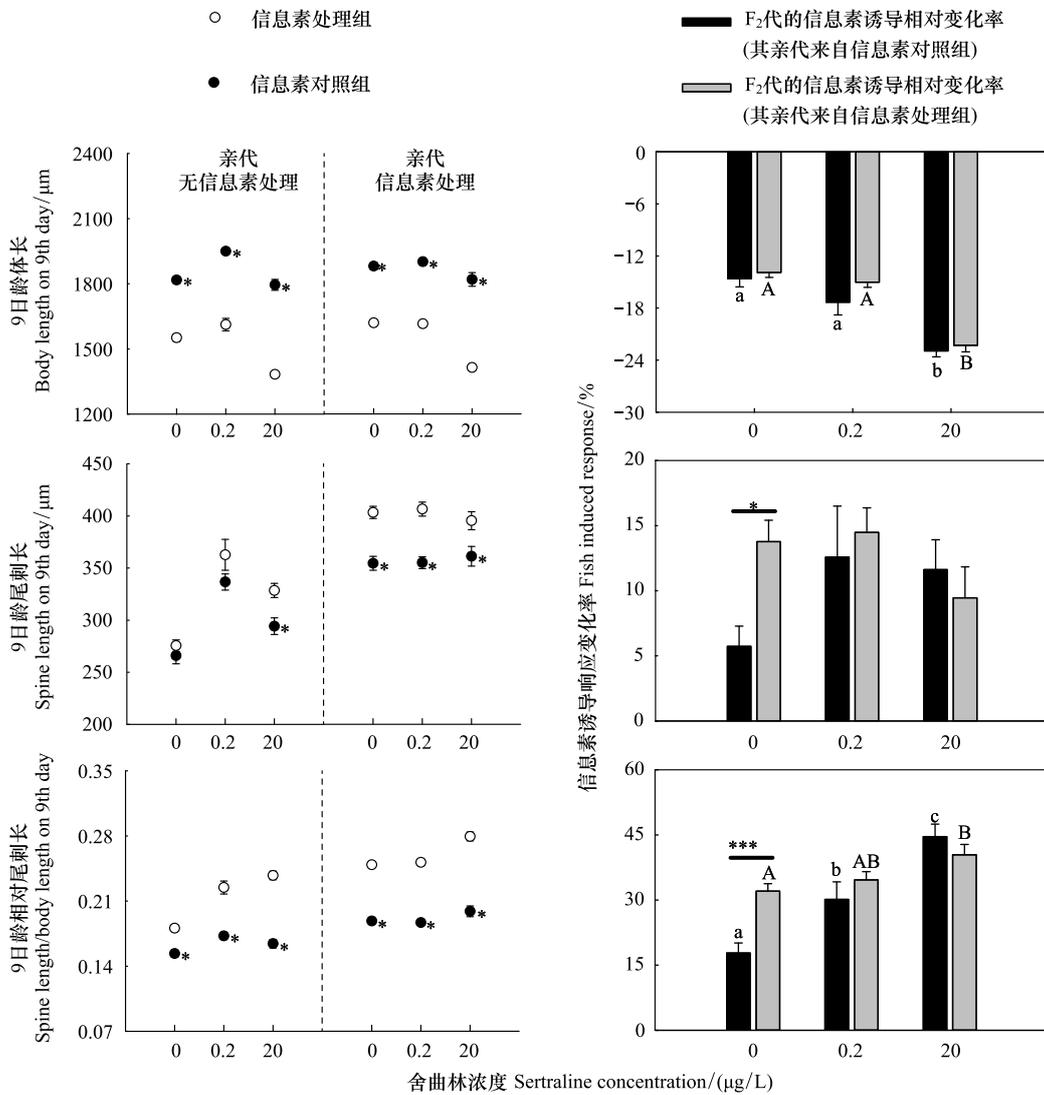


图 6 不同舍曲林浓度和信息素(FK)处理下蚤状溞 F₂ 代 9 日龄体长、性成熟尾刺长、相对尾刺长及其相对变化率

Fig.6 Body length, spine length and relative spine length at the 9th day of *Daphnia pulex* F₂ generation and relative change rate under different sertraline concentrations with or without fish kairomone

是对世代时间无交互作用(图 7;表 2)。在三个舍曲林浓度下,相比于无信息素组,添加信息素显著缩短种群世代时间,抑制种群净繁殖率,以及种群内禀增长率($P < 0.05$)。然而,相对变化率结果:相比于从未经历舍曲林胁迫,连续两代暴露于 20 $\mu\text{g/L}$ 舍曲林浓度加强了反捕食防御干扰种群净繁殖率和内禀增长率的作用($P < 0.05$)。

3 讨论

诱导型反捕食防御对维持种间互作的结构与功能稳定具有重要的作用。诱导型反捕食防御的表达与被捕食者发育阶段、生理内稳态有关,因此包括舍曲林在内的化学药物能够干扰浮游动物的反捕食防御的触发和维持^[35, 37, 39-41]。本研究分别从代内可塑性与代际可塑性层面探讨连续两代舍曲林暴露对蚤状溞响应鱼类信息素的诱导型防御的影响。研究结果表明,连续两代舍曲林暴露导致诱导型防御代内可塑性发生变化:舍曲林暴露放大了鱼类信息素诱导的蚤状溞体长减小趋势以及相对尾刺长度增大趋势,并且对鱼类信息素作

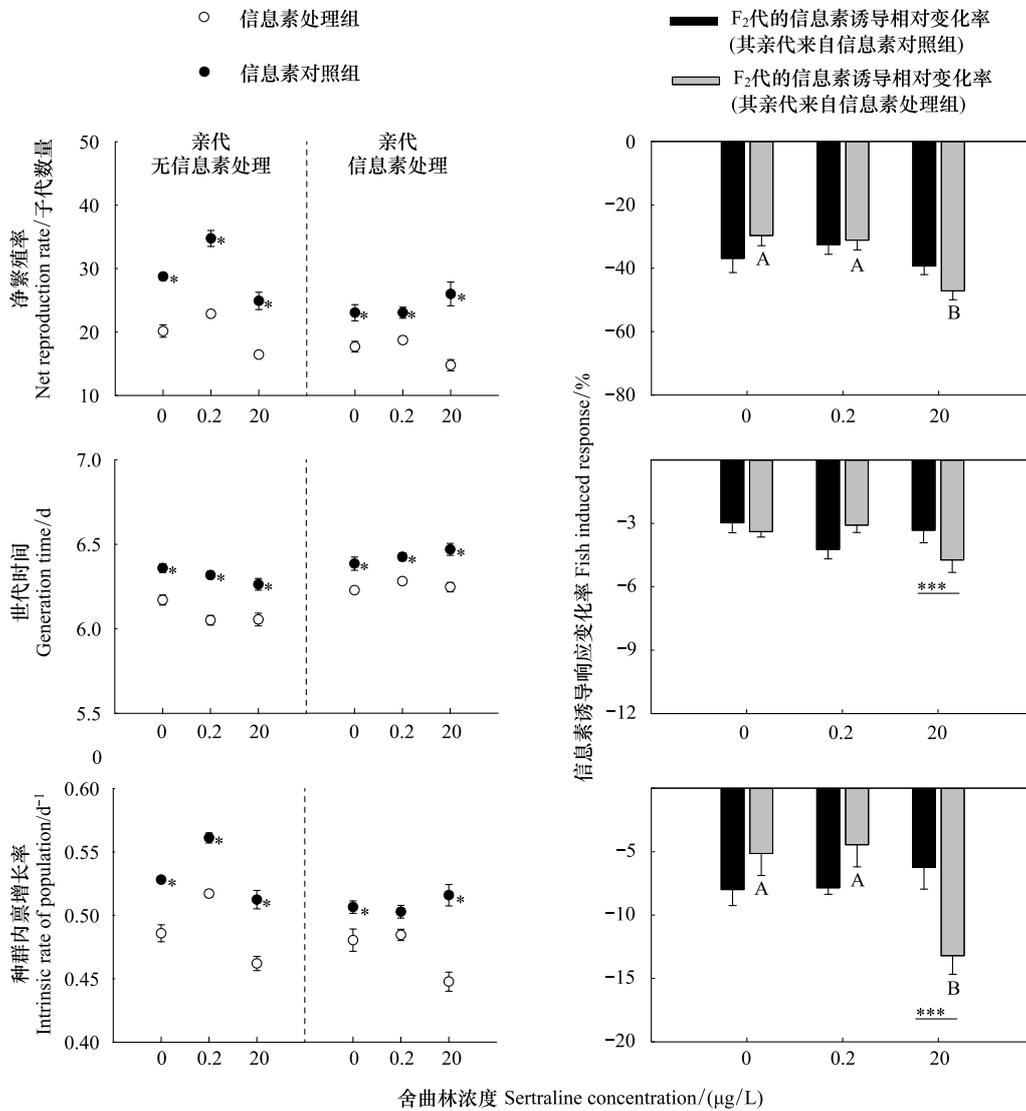


图 7 不同舍曲林浓度和信息素(FK)处理下蚤状溷 F₂代种群净繁殖率、世代时间、种群内禀增长率及其相对变化率

Fig.7 Net reproduction rate, generation time and intrinsic rate of population growth of *Daphnia pulex* F₂ generation and relative change rate under different sertraline concentrations with or without fish kairomone

用的种群适合度参数(种群净繁殖率、种群世代时间、种群内禀增长率)无显著性影响效果。在代际可塑性方面,随着连续两代舍曲林的浓度上升,亲代经历鱼类信息素产下的子代继续响应鱼类信息素时,体长减小、相对尾刺长度增大、种群净繁殖量以及种群内禀增长率下降的趋势得到进一步加强。结合舍曲林使用量大并且在水中难以被降解的特征,长期舍曲林污染可能会干扰以蚤状溷为代表的浮游动物响应鱼类的捕食风险行为与种群维持策略^[29]。由于适应性表型可塑性(如繁殖输出、个体发育大小)上的细小变化都会对小型猎物(尤其是 r-对策者)种群增长率产生明显的影响^[42-43],因此环境中的捕食风险以及污染胁迫因素通常会明显增加猎物适应环境的难度。另外,枝角类对捕食者的响应(包括形态、行为和生理)通常存在克隆依赖性分化^[18,23]。诱导型防御的克隆变异可以促使种群产生局部适应,从而维持捕食者和猎物之间共同进化的军备竞赛关系。因此,基于本研究的架构,建议可以进一步开展包含更多克隆、更多物种的研究,分析比较舍曲林干扰诱导型防御的克隆保守性程度。

表 2 信息素与舍曲林联合处理对蚤状溥 F_2 代体长、尾刺长、相对尾刺长、净繁殖率、世代时间以及种群内禀增长率的双因素方差分析Table 2 Summary of two-way ANOVA on the body size, spine length, relative spine length, net reproductive rate, generational time and intrinsic growth rate of population in *Daphnia pulex* F_2 simultaneously affected by fish kairomone and sertraline

指标 Trait	代内可塑性 Within-generational plasticity			代际可塑性 Trans-generational plasticity		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
性成熟体长 BL at maturity						
信息素处理 FK	1	239.320	<0.001	1	757.798	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	267.935	<0.001	2	35.790	<0.001
FK×SC	2	268.481	<0.001	2	41.707	<0.001
性成熟尾刺长 SL at maturity						
信息素处理 FK	1	30.579	<0.001	1	3.612	0.059
舍曲林浓度 SC	2	48.452	<0.001	2	0.784	0.458
FK×SC	2	41.707	0.940	2	0.564	0.570
性成熟相对尾刺长 SB at maturity						
信息素处理 FK	1	501.621	<0.001	1	127.379	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	36.953	<0.001	2	18.514	<0.001
FK×SC	2	8.382	<0.001	2	8.341	<0.001
第 9 天体长 BL on 9th day						
信息素处理 FK	1	331.488	0.070	<0.001	664.872	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	32.365	<0.001	<0.001	45.935	<0.001
FK×SC	2	8.433	0.577	<0.001	10.978	<0.001
第 9 天尾刺长 SL on 9th day						
信息素处理 FK	1	9.394	0.003	1	55.354	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	35.755	<0.001	2	0.0656	0.937
FK×SC	2	1.469	0.236	2	0.664	0.517
第 9 天相对尾刺长 SB on 9th day						
信息素处理 FK	1	137.613	<0.001	1	450.901	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	34.868	<0.001	2	14.355	<0.001
FK×SC	2	14.541	<0.001	2	2.988	0.05
净繁殖率 Net reproduction rate						
信息素处理 FK	1	160.692	<0.001	1	59.174	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	38.151	<0.001	2	0.000196	1.000
FK×SC	2	2.139	0.14	2	4.242	0.026
世代时间 Generation time						
信息素处理 FK	1	80.495	<0.001	1	60.764	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	6.640	0.005	2	2.139	0.140
FK×SC	2	0.914	0.414	2	1.196	0.320
种群内禀增长率 IRP						
信息素处理 FK	1	118.147	<0.001	1	46.245	<0.001
舍曲林浓度 SC	2	52.171	<0.001	2	2.039	0.152
FK×SC	2	0.347	0.711	2	7.906	0.002

3.1 诱导型防御代内可塑性的响应

代内可塑性赋予单一基因型生物在发育过程中改变表型的能力,来应对短期内环境变化的影响^[44]。枝角类的反捕食防御在表型上的调整涉及形态、行为以及生活史方面,这些防御表型的改变能够有效降低猎物被捕食的概率。在本研究中, F_1 代受鱼类信息素的影响下,个体体长缩短、相对尾刺增加,世代周期缩短(繁殖时间提前)以及种群适合度上升(图 2—4),这些结果与先前的报道相似^[18, 20, 45],说明鱼类信息素有效诱导

蚤状蚤产生形态与种群(生活史)方面的防御特征。在此基础上,舍曲林的存在改变 F_1 代的诱导型防御特征:一方面,舍曲林放大了信息素诱导的体长缩小以及相对尾刺变长的趋势;另一方面舍曲林干扰个体繁殖输出、世代时间,抑制种群内禀增长率(图 4),由此降低蚤状蚤种群(生活史)防御作用。该结果表明,当存在鱼类捕食风险以及舍曲林联合胁迫时,蚤状蚤的诱导型防御以削弱种群(生活史)防御为代价,加强个体形态防御效果。先前的研究发现,低浓度的舍曲林能够强化网纹蚤的形态防御特征^[37],推测是由于低浓度的神经干扰物影响化学信息的传导并导致了信号系统和接收器的适应性响应^[35]。Bell 等^[20]观察食物中磷元素含量对蚤状蚤诱导型防御的影响,结果发现磷含量比例下降导致鱼类信息素诱导的性成熟体长缩小趋势增强,同时抑制了种群内禀增长率。不同的是,Mirza 等^[46]报道了铜离子污染导致蚤状蚤形态防御受损,但对生活史防御无明显影响。另外,研究发现,体长缩小的趋势分别在个体性成熟以及第九日龄阶段皆与舍曲林的浓度呈正相关。不同的是,在性成熟阶段不存在信息素诱导尾刺长和相对尾刺长增长的趋势被舍曲林放大的现象(图 2),而在个体达到九日龄时,舍曲林放大了信息素诱导尾刺长和相对尾刺长增长的趋势(图 3),这说明由舍曲林触发的形态防御效果的增强与个体发育进程有关,继而表现出舍曲林对诱导型防御代内可塑性的调控作用。

当 F_1 代在舍曲林干扰下产下的幼体(即 F_2 代)面临鱼类信息素与舍曲林联合作用时,鱼类信息素诱导的体长缩小、相对尾刺变长的趋势被连续两代舍曲林暴露所放大(图 5 和 6),同时对种群(生活史)防御无明显干扰影响(图 7),这个结果与 F_1 代诱导型防御受到舍曲林作用存在一定的差别:舍曲林的单一代内暴露方式以及连续两代暴露方式都导致蚤状蚤形态防御效果的增强,但是,单一代内舍曲林暴露同时对种群(生活史)防御造成干扰;连续两代舍曲林暴露并没有表现对种群(生活史)防御干扰效果。根据诱导型防御代价理论:诱导型防御的形成以及维持是一种耗能过程,诱导型防御形成的背后往往存在着某一些形式的代价^[47-48]。然而,有些情况代价的形式可能难以被检测。所以,连续两代舍曲林暴露在强化形态防御的同时并没有削弱种群(生活史)防御,并不能表示防御强化所产生的代价不存在。生理研究发现,舍曲林能够抑制乙酰胆碱酯酶(AChE)的活性^[49],而 AChE 活性与枝角类的游泳能力正相关^[50]。因此,需要更多的后续研究验证连续两代舍曲林暴露在强化形态防御的同时是否会干扰蚤状蚤的游动能力,由此判断形态防御的强化是否以行为防御代价为基础。

3.2 诱导型防御代际可塑性的响应

目前表型可塑性研究认为,如果当前环境条件可以准确反映未来环境的变化时,代际可塑性通常表现为对环境的适应倾向:亲代修饰子代的功能性状,以帮助子代尽可能地适应环境。枝角类连续世代暴露鱼类信息素时,后代依然能表现诱导型防御特征^[16],甚至形态防御随着亲代暴露代数增加而得到加强^[22],体现出诱导型防御的代间可塑性对捕食风险的适应特征。在这些研究结果的基础上,进一步发现连续两代的舍曲林暴露导致子代的形态防御加强,表现为随着舍曲林浓度上升,子代的性成熟以及第九日龄的体长缩小以及相对尾刺长度增加,但是绝对尾刺长度不发生变化;同时,结果显示子代的种群净繁殖率受抑制程度被放大(图 7),由此形成了形态防御增强的代价体现在抑制种群适合度方面(图 7)。基于转录组技术,Hales 等^[51]证实枝角类诱导型防御的代际可塑性可能与外骨骼组分上调表达相关。由于枝角类的形态防御的体现需要外骨骼不断地蜕皮与重生来维持,因此,枝角类的形态防御效果直接受到外骨骼组分功能基因表达的影响。有研究发现舍曲林处理组导致甲壳动物小龙虾发生 22 次蜕皮(对照组为 15 次)^[52],提示舍曲林可能促进外骨骼的重生过程。因此,推测这种形态防御代际可塑性的加强可能与舍曲林进一步上调外骨骼组分功能基因表达有关。相似的研究结果也见于农药对轮虫反捕食防御的代际可塑性影响。Heine-Fuster 等^[53]发现农药甲胺磷不会引起亲代响应捕食者信息素时种群增长率下降,却引起子代在增强形态防御的同时,种群内禀增长率受到抑制。然而,水体二氧化碳上升不仅抑制蚤状蚤子代的形态防御,同时对子代生活史防御的表达也产生干扰效应,这可能是由于二氧化碳抑制了蚤状蚤嗅觉感知能力,使得蚤状蚤对鱼类信息素的敏感性下降^[54]。

3.3 舍曲林对相对尾刺长度的影响

尾刺是枝角类重要的形态防御“武器”^[45]。尾刺的作用是在捕食事件发生之前,枝角类利用较长的尾刺

“警告”捕食者,而不是在被捕食之后阻止鱼类消化过程^[55-56]。一些较大的浮游动物在响应鱼类信息素时,可以减小它们的体型,同时会拉长尾刺的长度,由此增加相对尾刺长^[23]。本研究发现,连续两代舍曲林暴露增强蚤状溞的形态防御,即强化体长缩小和相对尾刺长度增大的程度,但是并没有强化绝对尾刺长度增长的变化趋势,表明尾刺的长度存在天花板阈值。这与以下几个方面原因有关:首先,枝角类防御形态的维持需要不断的物质和能量来源。相对于缩小个体体长,延伸尾刺需要投入更多的资源,比如甲壳素(构建基本骨架)、钙离子(提升硬度)。同时,如前所述,尾刺的作用仅仅是为了“警告”捕食者,并不能作为真正的防御武器去阻挡捕食者进攻,造成尾刺延伸的“受益-投入”比过低。其次,研究表明处于孵育囊中的胚胎已经开始分化形态防御特征^[57]。延伸的尾刺增加折叠难度,尾刺也容易发生断裂,还可能在拥挤的孵育囊中“戳”到邻近幼体。所以,蚤状溞面对捕食者信息素以及舍曲林的联合暴露,选择在保持尾刺一定长度的同时,通过缩小个体体长的方式提高相对尾刺长度,尽管缩小的个体可能会带来繁殖输出受限,如本研究中种群净繁殖率下降。

3.4 舍曲林胁迫对胚胎的干扰效应

在 3.1 中提到,诱导型防御代内可塑性在连续两代舍曲林暴露与单代舍曲林暴露之间存在一定的差别:在加强形态防御效果的同时,后者同时削弱了种群(生活史)防御效果,而前者没有。推测产生这种差异的主要原因与亲代(即 F_1 代)受到舍曲林的影响有关,导致子代(即 F_2 代)的诱导型防御表型产生了分化。但是,值得注意的一点是,产生这种差异可能也与子代(即 F_2 代)在胚胎发育阶段直接受到舍曲林的干扰有关。具体地说,在连续两代舍曲林暴露实验中, F_2 代在“正式”受到舍曲林作用之前,其作为胚胎在 F_1 的孵育囊中已经受到舍曲林的影响。同时,收集的实验个体是 24 h 之内出生的幼体。有研究认为,处于胚胎发育时期以及离开母体阶段的枝角类对环境变化十分敏感^[8, 58]。因此, F_2 代在胚胎期以及出生后的 24 h 之内受到舍曲林的影响,也是导致连续两代舍曲林暴露与单代舍曲林暴露之间形成诱导型防御代内可塑性差别的原因之一。不过,更倾向于支持“母体受影响”因素,因为亲代(F_1)受到舍曲林暴露持续了 9 天(第三窝),而 F_2 代在胚胎期以及出生后的 24 h 内,其受舍曲林影响只持续了其中小部分时期。

4 结论

生态学家们逐渐意识到发生在表型可塑性、遗传变异以及环境污染三者间的交联互动的重要性^[59-60]。然而,代内以及代际表型可塑性调控生态-演化响应进程的潜在作用仍缺乏足够的认识。本文分析了神经活性药品代表污染物舍曲林对常见枝角类的诱导型防御特征分别在代内以及代间维度的干扰作用。结果发现:(1)在代内可塑性方面,连续两代的舍曲林暴露放大了鱼类信息素诱导的蚤状溞体长减小趋势以及相对尾刺长度增大趋势,并且对鱼类信息素作用的种群适合度参数无显著性影响效果;(2)在代际可塑性方面,随着连续两代舍曲林的浓度上升,亲代经历鱼类信息素后产下的子代继续响应鱼类信息素时,体长减小、相对尾刺长度增大,说明形态防御得到加强;同时种群净繁殖量以及种群内禀增长率下降的趋势被放大,由此可能抑制鱼类捕食风险下蚤状溞的种群丰度。上述结果表明,尽管神经药品污染物对浮游动物没有直接的致死效应,但是神经活性污染物长期停留于水环境,会干扰浮游动物的反捕食防御行为,从而间接影响浮游动物与其捕食者种群互动。因此,本论文的研究结果强调了代内以及代际表型可塑性在“生态-演化-人类活动”之间互作进程中的作用。

参考文献(References):

- [1] Agrawal A A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 2001, 294(5541): 321-326.
- [2] 王小艺, 杨忠岐, 魏可, 唐艳龙. 昆虫翅型分化的表型可塑性机制. *生态学报*, 2015, 35(12): 3988-3999.
- [3] 王姝, 周道玮. 植物表型可塑性研究进展. *生态学报*, 2017, 37(24): 8161-8169.
- [4] Uller T. Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(8): 432-438.
- [5] Van Donk E, Ianora A, Vos M. Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: a review. *Hydrobiologia*, 2011, 668(1): 3-19.

- [6] Dao T S, Do-Hong L C, Wiegand C. Chronic effects of cyanobacterial toxins on *Daphnia magna* and their offspring. *Toxicol*, 2010, 55(7): 1244-1254.
- [7] Reis P, Pereira R, Carvalho F P, Oliveira J, Malta M, Mendo S, Lourenço J. Life history traits and genotoxic effects on *Daphnia magna* exposed to waterborne uranium and to a uranium mine effluent—a transgenerational study. *Aquatic Toxicology*, 2018, 202: 16-25.
- [8] Walsh M R, Gillis M K. Transgenerational plasticity in the eye size of *Daphnia*. *Biology Letters*, 2021, 17(6): 20210143.
- [9] Jiang X D, Yang W, Zhao S Y, Liang H S, Zhao Y L, Chen L Q, Li R. Maternal effects of inducible tolerance against the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in the grazer *Daphnia carinata*. *Environmental Pollution*, 2013, 178: 142-146.
- [10] Galloway L F, Etterson J R. Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science*, 2007, 318(5853): 1134-1136.
- [11] Donelson J M, Salinas S, Munday P L, Shama L N S. Transgenerational plasticity and climate change experiments: where do we go from here? *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 13-34.
- [12] 马剑敏, 靳萍, 郭萌, 代克岩, 徐婷婷, 杨程, 蔺庆伟. 磷浓度对铜绿微囊藻、大型溞和金鱼藻三者相互作用的影响. *生态学报*, 2014, 34(6): 1520-1526.
- [13] 魏利军, 汤龙升, 李胜男, 周建, 孔繁翔, 史小丽. CO₂升高对枝角类群落结构影响的原位模拟. *生态学报*, 2016, 36(7): 1846-1853.
- [14] Reede T. Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research*, 1995, 17(8): 1661-1667.
- [15] Pijanowska J, Stolpe G. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *Journal of Plankton Research*, 1996, 18(8): 1407-1412.
- [16] Walsh M R, Cooley F, Biles K, Munch S B. Predator-induced phenotypic plasticity within-and across-generations: a challenge for theory? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1798): 20142205.
- [17] Qin S S, Ma L L, Li D, Huang J, Zhang L, Sun Y F, Yang Z. Rising temperature accelerates the responses of inducible anti-predator morphological defenses of *Ceriodaphnia cornuta* but decreases the responsive intensity. *Ecological Indicators*, 2021, 120: 106919.
- [18] Wilczynski W, Dynak P, Babkiewicz E, Bernatowicz P, Leniowski K, Maszczyk P. The combined effects of hypoxia and fish kairomones on several physiological and life history traits of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 2019, 64(12): 2204-2220.
- [19] Gu L, Qin S S, Zhu S S, Lu N, Sun Y F, Zhang L, Huang Y, Lyu K, Chen Y F, Yang Z. *Microcystis aeruginosa* affects the inducible anti-predator responses of *Ceriodaphnia cornuta*. *Environmental Pollution*, 2020, 259: 113952.
- [20] Bell A C, Murray D L, Prater C, Frost P C. Fear and food: effects of predator-derived chemical cues and stoichiometric food quality on *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 2019, 64(4): 1706-1715.
- [21] Coors A, De Meester L. Synergistic, Antagonistic and additive effects of multiple stressors: predation threat, parasitism and pesticide exposure in *Daphnia magna*. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(6): 1820-1828.
- [22] Pötter L, Krebs N, Horstmann M, Tollrian R, Weiss L C. Long-term effects of elevated pCO₂ levels on the expression of *Chaoborus*-induced defences in *Daphnia pulex*. *Zoology*, 2021, 146: 125909.
- [23] Diel P, Kiene M, Martin-Creuzburg D, Laforsch C. Knowing the enemy: inducible defences in freshwater zooplankton. *Diversity*, 2020, 12(4): 147.
- [24] Calisto V, Esteves V I. Psychiatric pharmaceuticals in the environment. *Chemosphere*, 2009, 77(10): 1257-1274.
- [25] Metcalfe C D, Chu S G, Judt C, Li H X, Oakes K D, Servos M R, Andrews D M. Antidepressants and their metabolites in municipal wastewater, and downstream exposure in an urban watershed. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2010, 29(1): 79-89.
- [26] Schultz M M, Furlong E T. Trace analysis of antidepressant pharmaceuticals and their select degradates in aquatic matrixes by LC/ESI/MS/MS. *Analytical Chemistry*, 2008, 80(5): 1756-1762.
- [27] Styrišev B, Halling-Sørensen B, Ingerslev F. Environmental risk assessment of three selective serotonin reuptake inhibitors in the aquatic environment: a case study including a cocktail scenario. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2011, 30(1): 254-261.
- [28] Brooks B W, Chambliss C K, Stanley J K, Ramirez A, Banks K E, Johnson R D, Lewis R J. Determination of select antidepressants in fish from an effluent-dominated stream. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2005, 24(2): 464-469.
- [29] Gornik T, Vozic A, Heath E, Trontelj J, Roskar R, Zigon D, Vione D, Kosjek T. Determination and photodegradation of sertraline residues in aqueous environment. *Environmental Pollution*, 2020, 256: 113431.
- [30] Richmond E K, Rosi-Marshall E J, Lee S S, Thompson R M, Grace M R. Antidepressants in stream ecosystems: influence of selective serotonin reuptake inhibitors (SSRIs) on algal production and insect emergence. *Freshwater Science*, 2016, 35(3): 845-855.
- [31] Yang Z P, Lu T, Zhu Y C, Zhang Q, Zhou Z G, Pan X L, Qian H F. Aquatic ecotoxicity of an antidepressant, sertraline hydrochloride, on microbial communities. *Science of the Total Environment*, 2019, 654: 129-134.
- [32] Chevalier J, Harscoët E, Keller M, Pandard P, Cachot J, Grote M. Exploration of *Daphnia* behavioral effect profiles induced by a broad range of toxicants with different modes of action. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2015, 34(8): 1760-1769.
- [33] Minguez L, Ballandonne C, Rakotomalala C, Dubreule C, Kientz-Bouchart V, Halm-Lemeille M P. Transgenerational effects of two antidepressants (sertraline and venlafaxine) on *Daphnia magna* life history traits. *Environmental Science & Technology*, 2015, 49(2): 1148-1155.
- [34] Weiss L C, Kruppert S, Laforsch C, Tollrian R. *Chaoborus* and gasterosteus anti-predator responses in *Daphnia pulex* are mediated by independent cholinergic and gabaergic neuronal signals. *Plos One*, 2012, 7(5): e36879.
- [35] Weiss L C, Leese F, Laforsch C, Tollrian R. Dopamine is a key regulator in the signalling pathway underlying predator-induced defences in

- Daphnia*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2015, 282(1816): 20151440.
- [36] 郭慧荣, 仇剑崙, 徐俊冕. 舍曲林与舒必利合用治疗早期精神分裂症 3 例. 上海精神医学, 2004, 16(2): 100-102.
- [37] Zhu, S S, Wu G J, Gu L, Sun Y F, Zhang L, Huang Y, Lyu K, Yang Z. Antidepressant sertraline impairs the induced morphological defense of *Ceriodaphnia cornuta* in response to *Chaoborus* larvae kairomone. Environmental Pollution, 2020, 266: 115092.
- [38] Lyu K, Zhang L, Gu L, Zhu X X, Wilson A E, Yang Z. Cladoceran offspring tolerance to toxic *Microcystis* is promoted by maternal warming. Environmental Pollution, 2017, 227: 451-459.
- [39] Bedrossiantz J, Fuertes I, Raldua D, Barata C. Pharmacological modulation of fish-induced depth selection in *D. magna*: the role of cholinergic and GABAergic signalling. Scientific Reports, 2021, 11(1): 19407.
- [40] Van Donk E, Peacor S, Grosser K, De Senerpont Domis L N, Lürling M. Pharmaceuticals may disrupt natural chemical information flows and species interactions in aquatic systems: ideas and perspectives on a hidden global change//Gunther F A, de Voogt P, eds. Reviews of Environmental Contamination and Toxicology. Cham: Springer, 2016: 91-105.
- [41] Hedgespeth M L, Nilsson P A, Berglund O. Ecological implications of altered fish foraging after exposure to an antidepressant pharmaceutical. Aquatic Toxicology, 2014, 151: 84-87.
- [42] Hansen L K, Frost P C, Larson J H, Metcalfe C D. Poor elemental food quality reduces the toxicity of fluoxetine on *Daphnia magna*. Aquatic Toxicology, 2008, 86(1): 99-103.
- [43] Frost P C, Ebert D, Larson J H, Marcus M A, Wagner N D, Zalewski A. Transgenerational effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna*. Oecologia, 2010, 162(4): 865-872.
- [44] Moczek A P, Sultan S, Foster S, Ledón-Rettig C, Dworkin I, Nijhout H F, Abouheif E, Pfennig D W. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 278(1719): 2705-2713.
- [45] Gu L, Xu Y, Yang T T, Qin S S, Zhang L, Sun Y F, Huang Y, Yang Z. Predator-induced allometric changes in the tail spine length of *Daphnia*: a distinct resource allocation strategy. Journal of Plankton Research, 2021, 43(6): 884-893.
- [46] Mirza R S, Pyle G G. Waterborne metals impair inducible defences in *Daphnia pulex*: morphology, life-history traits and encounters with predators. Freshwater Biology, 2009, 54(5): 1016-1027.
- [47] Black A R, Dodson S I. Demographic costs of *Chaoborus*-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*. Oecologia, 1990, 83(1): 117-122.
- [48] Riessen H P. Costs of predator-induced morphological defences in *Daphnia*. Freshwater Biology, 2012, 57(7): 1422-1433.
- [49] Müller T C, Rocha J B T, Morsch V M, Neis R T, Schetinger M R C. Antidepressants inhibit human acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase activity. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Basis of Disease, 2002, 1587(1): 92-98.
- [50] Ren Z M, Zhang X, Wang X G, Qi P P, Zhang B, Zeng Y, Fu R S, Miao M S. AChE inhibition: one dominant factor for swimming behavior changes of *Daphnia magna* under DDVP exposure. Chemosphere, 2015, 120: 252-257.
- [51] Hales N R, Schield D R, Andrew A L, Card D C, Walsh M R, Castoe T A. Contrasting gene expression programs correspond with predator-induced phenotypic plasticity within and across generations in *Daphnia*. Molecular Ecology, 2017, 26(19): 5003-5015.
- [52] Hossain S, Kubec J, Grabicová K, Grabic R, Randák T, Guo W, Kouba A, Buřič M. Environmentally relevant concentrations of methamphetamine and sertraline modify the behavior and life history traits of an aquatic invertebrate. Aquatic Toxicology, 2019, 213: 105222.
- [53] Heine-Fuster I, Aránguiz-Acuña A, Ramos-Jiliberto R. Pesticide increases transgenerational cost of inducible defenses in a freshwater rotifer. Hydrobiologia, 2017, 799(1): 249-260.
- [54] Weiss L C, Pötter L, Steiger A, Kruppert S, Frost U, Tollrian R. Rising pCO₂ in freshwater ecosystems has the potential to negatively affect predator-induced defenses in *Daphnia*. Current Biology, 2018, 28(2): 327-332.e3.
- [55] Engel K, Schreder T, Tollrian R. Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators. Journal of Plankton Research, 2014, 36(4): 1140-1145.
- [56] Engel K, Tollrian R. Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1663): 1865-1873.
- [57] Laforsch C, Tollrian R. Embryological aspects of inducible morphological defenses in *Daphnia*. Journal of Morphology, 2004, 262(3): 701-707.
- [58] Garbutt J S, Scholefield J A, Vale P F, Little T J. Elevated maternal temperature enhances offspring disease resistance in *Daphnia magna*. Functional Ecology, 2014, 28(2): 424-431.
- [59] Oostra V, Saastamoinen M, Zwaan B J, Wheat C W. Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. Nature Communications, 2018, 9(1): 1005.
- [60] Hendry A P. Key questions on the role of phenotypic plasticity in eco-evolutionary dynamics. Journal of Heredity, 2016, 107(1): 25-41.