

DOI: 10.20103/j.stxb.202312212774

王丽英, 夏静怡, 邓楚可, 黄青峰, 赵浩翔, 陶渝镇, 吴奇, 夏继刚. 秦岭细鳞鲑与同域物种拉氏鲮的光偏好: 生活史阶段效应及种间差异. 生态学报, 2024, 44(17): 7859-7870.

Wang L Y, Xia J Y, Deng C K, Huang Q F, Zhao H X, Tao Y Z, Wu Q, Xia J G. Comparative studies on light color preference of Qinling lenok *Brachymystax tsinlingensis* and sympatric fish *Phoxinus lagowskii* in different life history stages. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(17): 7859-7870.

秦岭细鳞鲑与同域物种拉氏鲮的光偏好: 生活史阶段效应及种间差异

王丽英^{1,2}, 夏静怡¹, 邓楚可^{1,2}, 黄青峰^{1,2}, 赵浩翔^{1,2}, 陶渝镇^{1,2}, 吴奇^{1,2}, 夏继刚^{1,2,*}

1 重庆师范大学鱼类生态与保护研究中心, 重庆 401331

2 重庆师范大学生命科学学院, 淡水鱼类资源保护与利用重庆市重点实验室, 进化生理与行为学实验室, 重庆 401331

摘要: 基于不同生态情境下鱼类光偏好研究, 可望为人工种群培育、野外种群保护与栖息地管理等提供重要理论基础。秦岭细鳞鲑(*Brachymystax tsinlingensis*) 为国家 II 级重点保护野生动物, 与拉氏鲮(*Phoxinus lagowskii*) 共同栖息于秦岭山涧溪流并依生活史阶段不同可能存在一定程度的生态位重叠。为探究(1)在种间水平上, 作为同域分布物种, 二者光偏好是否表现出趋同进化?(2)在种内水平上, 鱼类的视觉发育、生态需求等往往存在生活史阶段效应, 这种效应是否驱动种内光偏好差异并在不同物种中表现出相似的种内变异模式?(3)不同生活史阶段鱼类的集群程度不同, 那么鱼类的光偏好又是否受群体大小(个体或群体测试水平)的影响? 研究采用自制的鱼类光偏好测定装置, 分别在个体与群体测试水平下对不同生活史阶段秦岭细鳞鲑与拉氏鲮的光偏好进行了测定, 结果发现:(1)个体测试水平下, 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好存在显著的种间差异($P < 0.05$); 不同生活史阶段秦岭细鳞鲑均喜蓝光区与黑区, 而拉氏鲮均喜黑区并对除黑区以外的其他光色无显著偏好;(2)群体水平下, 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好存在显著的种间差异($P < 0.05$); 不同生活史阶段秦岭细鳞鲑均喜蓝光区与黑区、且在蓝光区的分布有伴随发育状态而增加的趋势, 拉氏鲮喜黑区并对其他光色无规律性的偏好。结果表明:(1)在种间水平上, 同域分布物种也可能由于微生境选择与自身环境适应性差异而表现出光偏好的趋异适应;(2)在种内水平上, 鱼类在不同生活史阶段的光偏好存一定的种内分化, 但种内变异程度可能因不同生活史阶段群体分离或混合程度不同而表现出相异的模式;(3)在个体和群体测试水平下, 鱼类的光偏好并不完全一致, 对鱼类光偏好研究应明确区分个体或群体测试水平。

关键词: 光偏好; 生活史阶段; 同域物种; 秦岭细鳞鲑; 拉氏鲮

Comparative studies on light color preference of Qinling lenok *Brachymystax tsinlingensis* and sympatric fish *Phoxinus lagowskii* in different life history stages

WANG Liying^{1,2}, XIA Jingyi¹, DENG Chuke^{1,2}, HUANG Qingfeng^{1,2}, ZHAO Haoxiang^{1,2}, TAO Yuzhen^{1,2}, WU Qi^{1,2}, XIA Jigang^{1,2,*}

1 Fish Ecology and Conservation Research Center, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

2 Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Conservation and Utilization of Freshwater Fishes, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Studies on light color preferences of fishes based on different ecological situations are expected to provide an important theoretical basis for artificial population cultivation, field population conservation and habitat management. However, little research has been reported on the intra- and inter-specific differences in light preferences of sympatric species. Qinling lenok *Brachymystax tsinlingensis*, a threatened salmonid species endemic to the Qinling Mountain Range, is

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31770442); 重庆师范大学“博望学者”领军人才计划; 质兰基金会项目(2022100211B)

收稿日期: 2023-12-21; **网络出版日期:** 2024-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiangxia@163.com

currently experiencing population decline and is a second-class state-protected wild animal in China Red List of Endangered Animals. It is land-locked and cold-water adapted, specifically occurring in Qinling streams together with *Phoxinus lagowskii* and has a certain degree of ecological niche overlap with it. This study aims to answer following scientific questions: (1) At the interspecific level, do sympatric species show convergent evolution in light color preference? (2) At the intraspecific level, does the effect of life history stage drive intraspecific light color preference differences and show similar patterns of intraspecific variation across sympatric species? (3) Since fish cluster differently at different life history stages, are fish light color preferences the same at individual and group test levels? Studies were conducted to determine the light preferences of *B. tsinlingensis* and its sympatric species (i.e. *P. lagowskii*) in different life history stages at the individual and population test levels, respectively, by using a homemade fish light color preference measuring device. The results showed that: (1) there were significant interspecific differences ($P < 0.05$) in light color preferences between *B. tsinlingensis* and *P. lagowskii* at the individual test level. *B. tsinlingensis* preferred blue and black zone at all life history stages, whereas *P. lagowskii* preferred black zone and showed no significantly regular preference for light colors other than black zone; (2) there were also significant interspecific differences ($P < 0.05$) in light color preferences between *B. tsinlingensis* and *P. lagowskii* at the group test level. *B. tsinlingensis* preferred blue and black zone at all life history stages, and the temporal dynamics of the number of individuals distributed in blue light areas tended to increase along with developmental status in shoaling *B. tsinlingensis*, while *P. lagowskii* preferred black zone and did not have a significantly regular preference for other light colors. Our findings suggest that: (1) sympatric species may still exhibit divergent adaptations to light color preferences due to the differences in their own habits and microenvironments; (2) there is some divergence in light color preferences of fish at different life history stages, but the degree of intraspecific variation would show different patterns depending on the degree of separation or mixing of populations at different life history stages; (3) the fish light color preferences are not identical at the individual and group test levels, so the research on fish light color preferences should clearly distinguish between the level of individual or group testing.

Key Words: light color preference; life history stage; sympatric species; *Brachymystax tsinlingensis*; *Phoxinus lagowskii*

光是自然界最重要的环境因子之一,对动物的生长、发育、繁殖和生存等生命活动具有多方面直接或间接的影响^[1-2]。环境光谱变化是影响动物行为与感觉系统的重要因素,已成为动物健康养殖、保护及其栖息地适宜性评估的关键内容^[3-4]。环境光谱变化在水域生态系统尤其明显,其中光谱传输非常复杂,因为水分子、浮游生物和溶解颗粒等选择性地散射和吸收波长,从而在每个特定的微生境中创造独特的光环境^[5]。研究表明,鱼类能够进化出适合其栖息地光谱条件的视觉系统以实现觅食、防御、洄游、择偶等活动^[6],并表现出明显的光偏好。例如,斑马鱼(*Danio rerio*)喜蓝色区域而躲避黄色区域^[7];淡黑镊丽鱼(*Labidochromis caeruleus*)个体偏好与其体色一致的黄色区域,而群体水平下则无此规律^[8]。深入理解鱼类的光偏好及其适应性,可望为鱼类种群野外调研、人工培育、资源保护等提供重要的科学依据与行动指南。

鱼类对光的反应主要与视觉系统相关,其视网膜中有视杆和视锥两种感光换能系统。视杆系统属于暗系统,在光线较暗下起作用^[9];视锥系统属于明系统,具有分辨光色和环境颜色的能力,在视锥细胞中含有多种具有特定吸收峰的视觉色素^[10],不同视蛋白的种类和表达丰度共同决定了鱼类的光谱敏感度^[11]。鱼类视觉系统功能伴随发育历程而改变。例如,遮目鱼(*Chanos chanos*)仔鱼和幼鱼具有不同的摄食模式和栖息地,Chang 等^[12]研究了色彩感知能力在该物种个体发育过程中的变化,发现遮目鱼仔鱼有杆体细胞和红、绿、蓝、紫视锥细胞,然而伴随发育进程幼鱼则丢失了紫视锥细胞;Sabbah 等^[13]发现,尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)晶状体透射率、光感受器敏感性、视网膜回路等随个体发育而变化。可见,鱼类的视觉发育、生态需求等往往存在生活史阶段效应。本研究推测:生活史效应可能驱动鱼类种内光偏好差异并在同域物种中表现出相似的变异模式。

同域物种是指分布地区全部或部分重叠的物种。探究同域分布物种间的生态适应性,对追溯物种进化历程、开展种群保护以及揭示鱼类群落动态具有重要意义。生态位分化和平均适合度差异的相对大小决定了群落种间关系动态^[14]。研究发现,同域物种的身体颜色往往存在趋同现象,这种身体颜色的趋同进化被认为是对栖息地光环境适应的结果^[15-16]。然而,值得注意的是,尽管同域物种长期生活在相似的环境下,但由于它们在资源利用上存在竞争关系,为减少资源竞争,同域物种又往往表现出在形态、行为、生理、生态等方面的适应性差异^[17]。例如, Montenegro 等^[18]发现苏拉威西岛两种同域淡水鱼类群(正鲮属 *Nomorhamphus* 和青鲮属 *Oryzias*)表现出体色趋同,但并不伴随着视蛋白敏感性的趋同; Miyagi 等^[19]发现维多利亚湖同域分布的六种慈鲷通过利用不同颜色信号选择配偶的机制实现生殖隔离、防止同域种间杂交,从而维持维多利亚湖鱼类物种多样性。不同生活史阶段同域物种的光偏好是否趋同进化尚无研究报道。本研究推测:伴随生活史变动的生态位重叠程度差异同域物种的光偏好将表现出生活史阶段依赖的趋异适应。

秦岭细鳞鲑 (*Brachymystax stinlingensis*) 和拉氏鲮 (*Phoxinus lagowskii*) 是秦岭溪流生态系统最为常见(且通常情况下仅有)的鱼类同域分布物种,是探究鱼类种间关系动态的理想模型。其中,秦岭细鳞鲑是国家Ⅱ级重点保护水生野生动物、中国特有种、全球分布最南端的几种鲑鱼之一,拉氏鲮为长江以北较为常见的野生小型经济鱼类^[20-23]。二者种间关系复杂,通常认为,秦岭细鳞鲑是秦岭溪流生态系统的顶级捕食者,拉氏鲮则为秦岭细鳞鲑的主要饵料生物之一;然而,由于不同生活史阶段体型大小的相对差异,拉氏鲮也可能对秦岭细鳞鲑构成食物资源和空间位置的竞争^[23-24]。野外调研发现,不同生活史阶段秦岭细鳞鲑通常分离成群,幼体与成体栖息地差异明显;而不同生活史阶段拉氏鲮常形成混合种群。本研究以秦岭细鳞鲑和拉氏鲮为实验模型,分别在个体和群体测试水平下揭示两物种光偏好的种内种间差异,旨在为秦岭细鳞鲑人工种群培育、野生种群保护与栖息地管理提供理论基础并为鱼类光适应的方法学研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源及驯养

秦岭细鳞鲑与拉氏鲮于2022年8月采集自陕西陇县秦岭细鳞鲑国家级自然保护区科研基地(34°42'27"N, 106°41'1"E)。根据体长和体重特征将实验鱼划分为不同生活史阶段^[23](表1),并将其依据种类与生活史阶段不同而分离饲养于规格相同的圆形循环控温水槽(直径200 cm,水深60 cm)。驯养时间1周,驯养期间,饲养用水为来自实验鱼自然栖息地且经过沉淀过滤后的山涧溪流,水体温度(17 ± 0.2)℃,水体溶氧大于7.0 mg/L,采用自然光照。每日以黄粉虫(*Tenebrio molitor*)幼虫和红线虫(*Tubifex* spp.)混合饲料(比例1:1)投喂三次(9:00 AM、13:00 PM、19:00 PM),投喂1 h后用虹吸管清除食物残渣与粪便并更换1/3水体。

表1 实验鱼规格(平均值±标准差)

Table 1 The body size of the experimental fish (Mean±SD)

测试水平 Test level	种类 Species	生活史阶段 Life history stage	体长/cm Body length	体重/g Body weight	样本量 <i>N</i> Sample size
个体 Individual	秦岭细鳞鲑	幼体	6.92±0.71	4.35±1.06	19
		亚成体	14.04±1.88	41.01±14.16	13
		成体	20.06±2.09	114.90±27.29	18
	拉氏鲮	幼体	4.43±1.95	1.12±0.52	22
		亚成体	6.53±0.50	4.87±1.20	17
		成体	9.79±1.03	14.42±3.33	14
	秦岭细鳞鲑	幼体	7.20±0.50	4.35±0.92	24
		亚成体	13.51±1.76	38.60±15.14	24
		成体	19.38±1.77	109.01±29.02	24
群体 Group	拉氏鲮	幼体	3.45±0.52	0.98±0.48	24
		亚成体	6.67±0.71	5.25±1.79	24
		成体	9.69±0.78	13.65±3.19	24

1.2 实验装置

光偏好测试装置由水槽系统、单色光源、监视记录系统等组成(图1)。水槽系统主体为白色圆形水槽(直径200 cm,高50 cm),水槽中央为活动隔离网(直径110 cm,高60 cm)围成的适应区,由隔板(长30 cm,宽5 cm,高25 cm)将水槽内壁等分为7个区域。其中,一个区域为未放置灯管的无光区域(以下简称“黑区”);其余6个区域内壁上方(距水槽底部22 cm处)分别安装有等功率(5 W)但光色不同的LED灯管,包括红(波长605—700 nm)、黄(波长580—595 nm)、绿(波长500—560 nm)、蓝(波长450—480 nm)、紫(波长400—435 nm)、白(波长450—465 nm),为了使每个区域内的光色及强度相对均匀,各区域均等距离设置灯管2个(每个灯管长30 cm)。监视系统由摄像机(Logitech Webcam Pro 920)及电脑组成,摄像机放置于水槽正上方3.3 m处,电脑放置于距离水槽2 m以外的行为观测室以便观察记录实验进程并消除人为干扰。

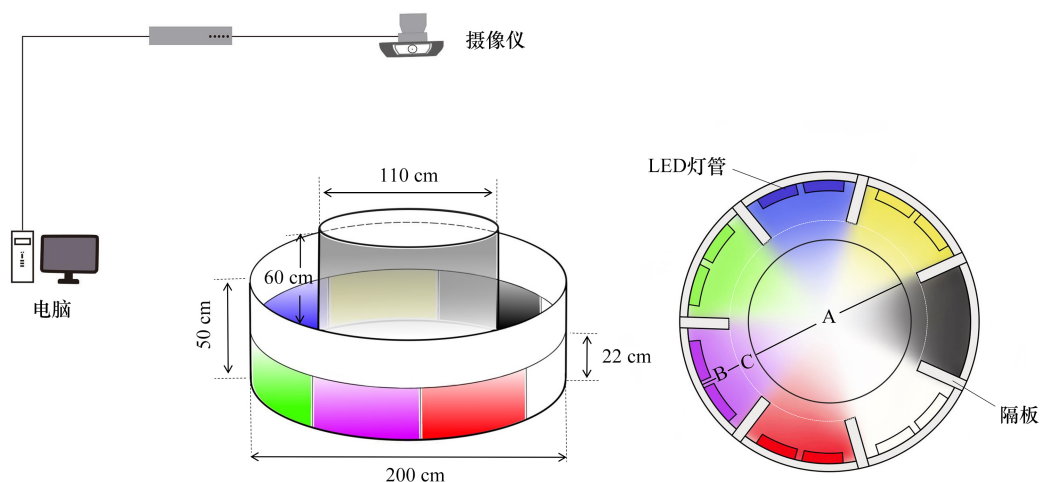


图1 光偏好测定装置示意图

Fig.1 Diagram of the device for light color preference determination

A: 适应区, B: 选择区, C: 未明确选择区(过渡区)

1.3 光偏好测定

为避免实验鱼光偏好可能存在的昼夜差异,所有实验测定均于夜晚(20:00 PM—6:00 AM)开展。测试期间,实验装置内水深20 cm,水体温度及理化环境与实验鱼驯养期间保持一致。实验前将实验鱼禁食8 h,随机选取实验鱼(个体水平测试为1尾,群体水平测试为4尾)放入光偏好测试装置,使其在装置适应区(图1)适应5 min(此期间的光环境与饲养水槽一致,光照度为0 lux),接着打开测试光源使其在测试装置中继续适应5 min;适应结束后,缓缓拉起隔离网并给予实验鱼30 s的恢复期,随后对实验鱼的行为选择偏好进行录制。依据预实验研究结果,将距离光源0—30 cm的范围定义为实验鱼的光偏好选择区(图1)。由于个体水平测试下单尾鱼在实验录制10 min以后部分个体表现出较频繁的跳跃行为(在各个光区随机出现),为了测试环境稳定与统一,对个体测试水平下所有实验鱼光偏好的录制时间均为10 min,对群体测试水平下所有实验鱼的光偏好均录制20 min。录制结束后,使用MS-222(Sigma-Aldrich, Saint Louis, USA)麻醉,称量并记录实验鱼的体重及体长。个体测试水平下,共有50尾秦岭细鳞鲑和53尾拉氏鲮用于实验测定(表1);群体测试水平下,用于测试的秦岭细鳞鲑和拉氏鲮均为72尾(各生活史阶段均为24尾)(表1),由于群体测试水平下实验鱼以4尾为群体进行测试,因此群体测试水平下各组测试的统计样本量均为 $n=6$ 。实验鱼在不同生态情境下的群体大小差异很大,野外调研发现成体形成的群体大小通常少于5尾,为统一标准,本研究中各组均以4尾实验鱼作为一个群体进行测试。

1.4 数据提取与分析

采用双盲法录制实验视频与解析,对每个视频均分析两次并将平均值用于统计分析。

(1) 对个体测试水平下的光偏好参数提取如下:

累积时间比(%):鱼体一半以上进入某一光区的总停留时间占拍摄时间(10 min)的百分比;

进入次数(次):实验鱼进入某一光区的总次数;

特定光区偏好占比(%):实验鱼进入某一光区的总停留时间占其进入所有光区的总停留时间比。

(2) 对群体测试水平下的光偏好参数提取如下:

累积时间比(%):所有实验鱼(4尾)全部进入某一光区的总停留时间占拍摄时间(20 min)的百分比;

进入次数(次):所有实验鱼(4尾)进入某一光区的总次数;

特定光区偏好占比(%):所有实验鱼(4尾)进入某一光区的总停留时间占其进入所有光区的总停留时间比;

光区分布时间动态:实验鱼在各光区分布随时间的变化,通过每隔 10 s 提取视频静态画面内各光区实验鱼的尾数进行统计。

数据采用 Excel 2016 进行常规计算,采用统计软件 SPSS 26.0 进行统计分析。采用一般线性模型检验物种、生活史阶段、光色对实验鱼光偏好参数(累积时间比、进入次数、特定光区偏好占比)的影响,之后采用双因素方差分析分别对两物种各自不同生活史阶段的光色选择偏好参数进行检验,并在必要的情况下采用最小显著性差异法(Least significant difference)进行组间多重比较。数据以平均值 $\pm$ 标准差(Mean $\pm$ SD)表示,显著性水平设为 $P<0.05$ 。

2 结果

2.1 个体测试水平下实验鱼的光偏好

2.1.1 不同生活史阶段的实验鱼对光色的选择偏好

生活史阶段对两物种进入次数影响显著($P<0.05$),光色对两物种所有行为选择参数均影响显著($P<0.05$)。光色与生活史阶段交互作用对秦岭细鳞鲑进入次数和特定光区偏好占比影响显著($P<0.05$),对拉氏鲮特定光区偏好占比影响显著($P<0.05$)(表 2)。

表 2 生活史阶段、光色对个体测试水平下实验鱼行为选择的影响

Table 2 Effects of life history stage and light color on the behaviors of the experimental fish under individual test level

物种 Species	因素 Factor	累积时间比 Percent of cumulative time	进入次数 Times of entries	特定光区偏好占比 Percent of specific light color preferences
秦岭细鳞鲑 <i>Brachymystax tsinlingensis</i>	生活史阶段	$F=1.199, P=0.303$	$F=41.019, P<0.001$	$F=0.000, P=1.000$
	光色	$F=15.722, P<0.001$	$F=19.082, P<0.001$	$F=24.270, P<0.001$
	生活史阶段 $\times$ 光色	$F=1.357, P=0.185$	$F=3.201, P<0.001$	$F=2.183, P=0.012$
拉氏鲮 <i>Phoxinus lagowskii</i>	生活史阶段	$F=0.714, P=0.490$	$F=18.830, P<0.001$	$F=0.000, P=1.000$
	光色	$F=28.402, P<0.001$	$F=20.680, P<0.001$	$F=48.418, P<0.001$
	生活史阶段 $\times$ 光色	$F=1.519, P=0.115$	$F=0.521, P=0.901$	$F=1.989, P=0.024$

除黑区外,不同生活史阶段秦岭细鳞鲑均喜蓝光区(且在黑区和蓝光区之间无选择差异)(图 2)。其中,幼体在黑区与蓝光区的累积时间比、特定光区偏好占比显著高于其他光色($P<0.05$);亚成体在黑区与蓝光区的累积时间比、特定光区偏好占比、进入次数均显著高于其他光色($P<0.05$);成体在黑区与蓝光区的进入次数、特定光区偏好占比显著高于其他光色($P<0.05$)(图 2)。相较而言,不同生活史阶段拉氏鲮均喜黑区,在黑区的特定光区偏好占比显著高于其他光区($P<0.05$)(图 3)。

2.1.2 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好的种间差异

秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好存在显著的种间差异($P<0.05$)。总体上,秦岭细鳞鲑更喜蓝光区,而拉氏鲮对除黑区以外的其他光色无显著的具有规律性的偏好(图 2、图 3)。

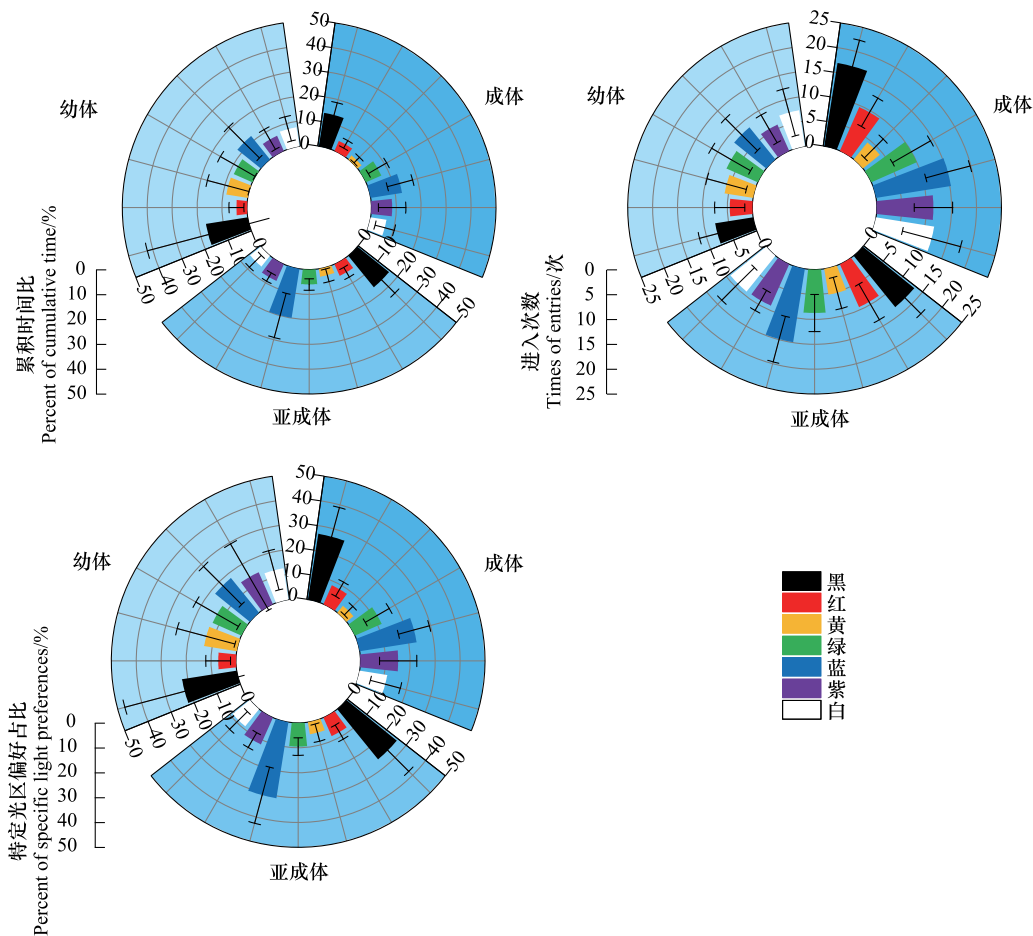


图 2 个体测试水平下不同生活史阶段秦岭细鳞鲑的光偏好

Fig.2 Light color preferences of individual *Brachymystax tsinlingensis* at different life history stages

2.2 群体测试水平下实验鱼的光偏好

2.2.1 不同生活史阶段的实验鱼对光色的选择偏好

生活史阶段对两物种累积时间比和进入次数均影响显著 ($P < 0.05$), 光色对实验鱼的所有行为选择参数均影响显著 ($P < 0.05$)。光色与生活史阶段交互作用对秦岭细鳞鲑累积时间比和进入次数影响显著 ($P < 0.05$), 对拉氏鲮无显著影响 ($P > 0.05$) (表 3)。

表 3 生活史阶段、光色对群体测试水平下实验鱼行为选择的影响

Table 3 Effects of life history stage and light color on the behaviors of the experimental fish under group test level

物种 Species	因素 Factor	累积时间比 Percent of cumulative time	进入次数 Times of entries	特定光区偏好占比 Percent of specific light color preferences
秦岭细鳞鲑 <i>Brachymystax tsinlingensis</i>	生活史阶段	$F = 30.876, P < 0.001$	$F = 41.761, P < 0.001$	$F = 0.004, P = 0.996$
	光色	$F = 20.977, P < 0.001$	$F = 16.247, P < 0.001$	$F = 28.101, P < 0.001$
	生活史阶段×光色	$F = 3.129, P = 0.001$	$F = 2.302, P = 0.012$	$F = 1.625, P = 0.096$
拉氏鲮 <i>Phoxinus lagowskii</i>	生活史阶段	$F = 29.486, P < 0.001$	$F = 31.919, P < 0.001$	$F = 0.000, P = 1.000$
	光色	$F = 9.267, P < 0.001$	$F = 2.553, P = 0.024$	$F = 12.760, P < 0.001$
	生活史阶段×光色	$F = 0.782, P = 0.668$	$F = 0.395, P = 0.963$	$F = 0.506, P = 0.907$

除黑区外,不同生活史阶段秦岭细鳞鲑均喜蓝光区(图 4)。其中,幼体在黑区与蓝光区的特定光区偏好

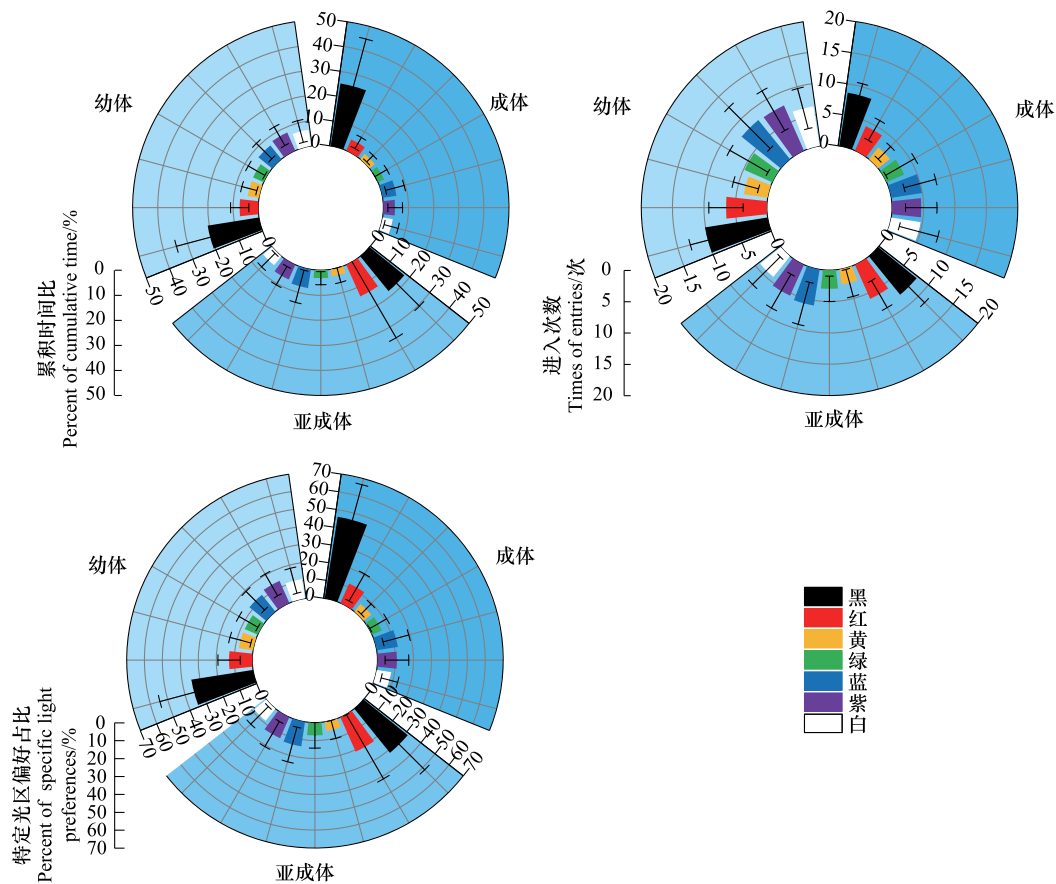


图3 个体测试水平下不同生活史阶段拉氏鲮的光偏好

Fig.3 Light color preferences of individual *Phoxinus lagowskii* at different life history stages

占比显著高于其他光色 ($P < 0.05$); 亚成体在黑区与蓝光区的累积时间比显著高于其他光色 ($P < 0.05$); 成体在蓝光区的累积时间比、特定光区占比显著高于其他光色 ($P < 0.05$) (图 4)。相较而言, 不同生活史阶段拉氏鲮均喜黑区, 在黑区的特定光区占比显著高于其他光区 ($P < 0.05$) (图 5)。

2.2.2 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好的种间差异

秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好存在显著的种间差异 ($P < 0.05$)。总体上, 秦岭细鳞鲑更喜蓝光区 (图 4), 而拉氏鲮对除黑区以外的其他光色无显著的具有规律性的偏好 (图 5)。

2.2.3 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光区分布时间动态

秦岭细鳞鲑在蓝光区分布的个体数高于除黑区以外的其他光区, 且在蓝光区的分布有伴随发育状态而增加的趋势, 分布趋势与实验鱼行为选择参数的测试结果一致。实验鱼光区分布状态随观测时间变化表现出一致性, 表明其选择偏好较为稳定, 在观测时间内无明显的时间效应 (图 6)。相较而言, 各生活史阶段拉氏鲮在黑区分布的个体数显著高于其他光区, 且在其他光区分布无明显规律性, 随时间动态表现出杂乱的无规则变化 (图 6)。

3 讨论

3.1 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好的种间差异

同域物种共存机制及其适应性差异一直是生态学者关注的重要科学问题。有研究发现苏拉威西岛两种同域淡水鱼类体色趋同^[18]; 也有研究表明, 生活在同一水域的淡水鱼类可利用不同颜色信号选择配偶并拥有不同的视蛋白敏感性^[19]。蓝光对很多鱼类的生态适应与生长发育都有重要影响。例如, 蓝光对草鱼

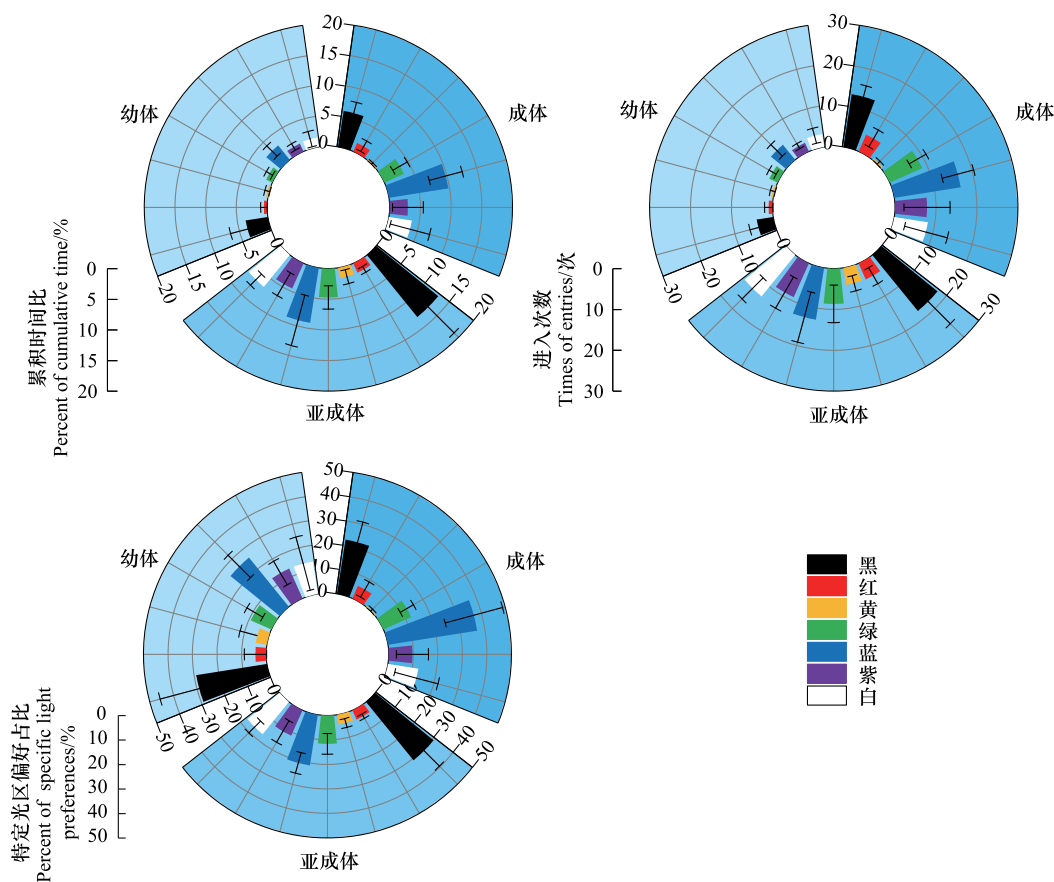


图4 群体测试水平下不同生活史阶段秦岭细鳞鲑的光偏好

Fig.4 Light color preferences of shoaling *Brachymystax tsinlingensis* at different life history stages

(*Ctenopharyngodon idella*)有吸引作用,在蓝光条件通过鱼道的概率较红、白、绿等光条件下更高^[25];Noureldin等研究了金鱼(*Carassius auratus*)在蓝、红、绿和白色LED下的生长性能,发现蓝光条件下效果最好^[26];蓝光可促进金头鲷(*Sparus aurata*)生长,但对虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)生长性能却有负面影响^[27]。本研究中,个体测试水平下不同生活史阶段秦岭细鳞鲑均喜蓝光和黑区(且在黑区和蓝光区之间无选择差异),而其同域物种拉氏鲮则最喜黑区并对除黑区以外的其他光色无显著的具有规律性的偏好。这种同域物种光偏好的种间差异可能与其生态习性及其微生境选择分化有关。野外调研发现,秦岭细鳞鲑通常有跃出水面捕食昆虫的行为,而拉氏鲮则以取食浮游生物和底栖动物为主。此外,秦岭细鳞鲑偏好黑区与张林等对该物种稚鱼偏好黑色底质的结果相近,但本研究中秦岭细鳞鲑显著偏好蓝光与张林等报道的个体水平下该物种无颜色偏好的结果显著不同^[28],推测秦岭细鳞鲑的蓝色偏好可能与其捕食习性及其昼夜活动节律等有关。

3.2 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好的生活史阶段效应

光作为一个关键的环境因子伴随鱼类从胚胎发育到性成熟的各个生活史阶段^[13,29-30]。鱼类视觉色素随着个体发育而变化,且不同生活史阶段生物个体视觉发育程度不同导致不同的生态需求,进而可能驱动种内光偏好差异^[29-31]。斑马鱼先天性偏好红光,但伴随发育进程表现出动态的颜色选择偏好^[32]。Wu等^[33]通过对不同光谱下大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)仔鱼生长、应激、非特异性免疫的研究认为,在变态发育前以全光谱饲养较佳,而变态发育后以蓝光饲养最好。此外,视网膜蛋白变化与鱼类对特定环境的视觉适应有关。在不同发育阶段西部食蚊鱼(*Gambusia affinis*)视锥视蛋白表达水平不同,幼体对短波光更敏感,而成体对长波光更敏感^[34];布氏棘鲷(*Acanthopagrus butcheri*)视锥细胞光谱敏感性的变化与个体发育过程中视蛋白表达水平的不同有关,幼体主要表达的视蛋白为SWS1、SWS2B和Rh2A α ,而成体主要表达的视蛋白为SWS2A、Rh2A β 和LWS^[35]。本研究中,实验鱼的光偏好随发育阶段不同而出现差异,个体和群体测试水平下秦岭细

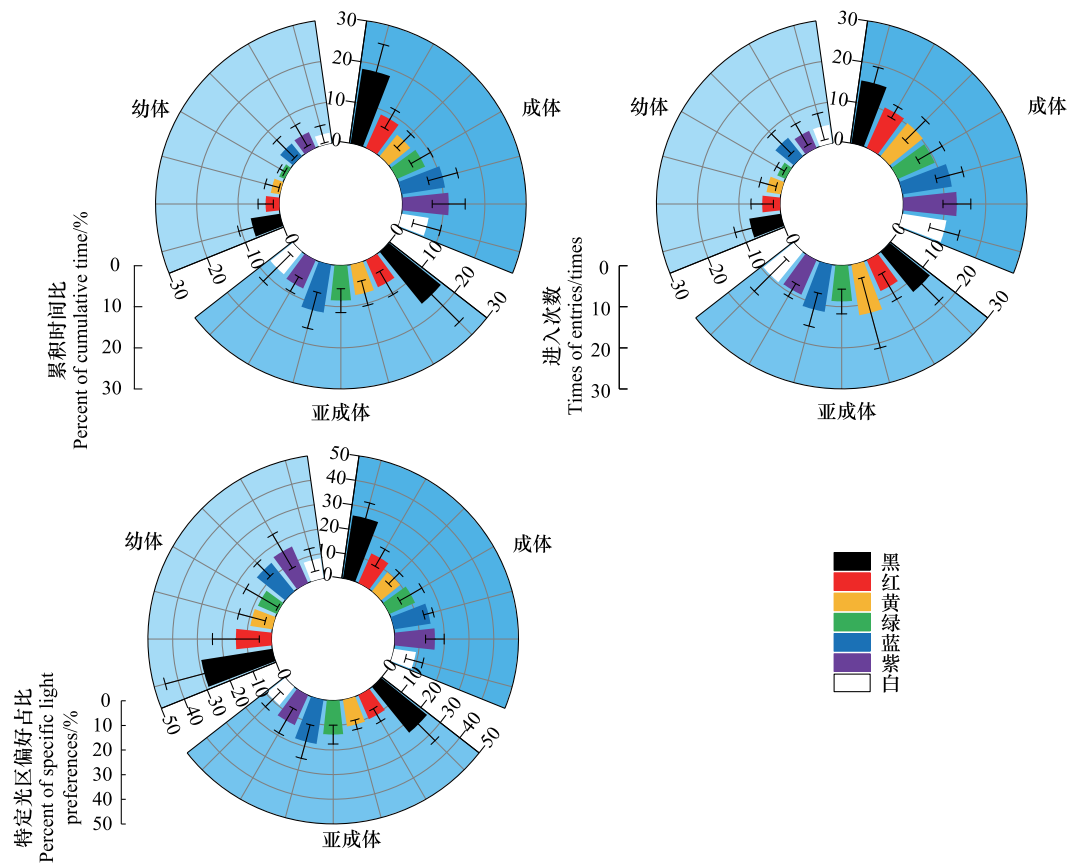


图5 群体测试水平下不同生活史阶段拉氏鲮的光偏好

Fig.5 Light color preferences of shoaling *Phoxinus lagowski* at different life history stages

鳞鲑均喜蓝光区与黑区,但个体水平下进入蓝光区与黑区的次数呈现为幼体<亚成体<成体,且群体水平下在蓝光区的分布有伴随发育状态而增加的趋势;个体和群体测试水平下拉氏鲮均喜黑区,但群体水平下幼体进入黑区的次数与累积时间比小于亚成体和成体。由于不同生活史阶段秦岭细鳞鲑野外种群通常分离成群、幼体与成体栖息地差异明显,而不同生活史阶段拉氏鲮野外种群则易形成混合种群、栖息地较为相似。从生态学的视角,推测这种种内变异程度的差异主要与不同生活史阶段群体分离或混合程度不同有关,而与视觉发育关联度较小。

3.3 个体与群体测试水平下实验鱼光偏好的比较

群体生活在鱼类中普遍存在,群体内的个体通过调整自身行为特征以期达到群体收益最大化^[36]。然而,目前绝大对数鱼类光偏好研究均在个体水平下进行测试,因此研究结果可能具有局限性。鱼类在个体与群体水平下可能表达出相异的行为模式。例如,与成对的虾虎鱼相比独居的虾虎鱼可以更快、更大程度地改变体色以适应环境^[37];重口裂腹鱼(*Schizothorax davidi*)在个体水平下偏好白光,而在群体水平下却更偏好蓝光^[38]。本研究中,在个体与群体测试水平下两种实验鱼光偏好的研究结果较为一致但并不完全相同(表4)。例如,个体测试水平下秦岭细鳞鲑喜黑区和蓝光区,幼体对红光偏好最弱、亚成体和成体对黄光偏好最弱;群体测试水平下幼体和亚成体偏好黑区与蓝光区,成体对蓝光区偏好最强,对其他光区的偏好次序也与个体测试水平下有差异。个体与群体测试水平下实验鱼光偏好秩序存在差异,提示群体水平下部分个体可能由于集群需要而牺牲了自身的偏好选择。

4 总结与展望

综上,无论个体还是群体测试水平,秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好均存在显著的种间差异,不同生活史阶段

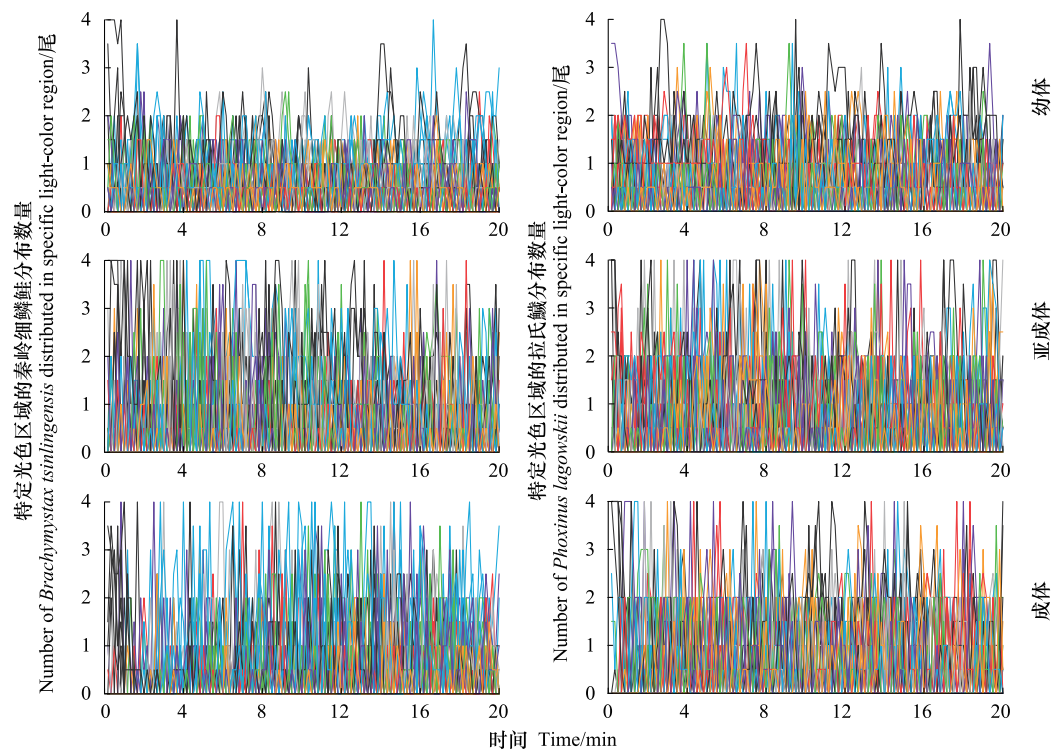


图 6 不同生活史阶段秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光区分布时间动态

Fig.6 Temporal dynamics of the number of individuals distributed in different light-color regions in shoaling *Brachymystax tsinlingensis* and shoaling *Phoxinus lagowski* at different life history stages

表 4 秦岭细鳞鲑与拉氏鲮光偏好相对秩序

Table 4 Relative order of light color preferences in *Brachymystax tsinlingensis* and *Phoxinus lagowski*

测试水平 Test level	物种 Species	生活史阶段 Life history stage	累积时间比 Percent of cumulative time	进入次数 Times of entries	特定光区偏好占比 Percent of specific light color preferences
个体 Individual	秦岭细鳞鲑	幼体	黑>蓝>黄>绿>白>紫>红	蓝>黑>白>绿>黄>紫>红	黑>蓝>紫>黄>白>绿>红
		亚成体	蓝>黑>紫>绿>白>红>黄	蓝>黑>红>白>紫>绿>黄	蓝>黑>紫>绿>白>红>黄
		成体	黑>蓝>紫>绿>白>红>黄	黑>蓝>白>紫>绿>红>黄	黑>蓝>紫>绿>白>红>黄
	拉氏鲮	幼体	黑>紫>红>蓝>白>绿>黄	黑>蓝>紫>红>白>绿>黄	黑>紫>红>蓝>白>黄>绿
		亚成体	黑>红>蓝>紫>白>绿>黄	黑>红>蓝>紫>白>绿>黄	黑>红>蓝>紫>白>绿>黄
		成体	黑>蓝>红>紫>白>黄>绿	黑>蓝>白>紫>红>绿>黄	黑>红>蓝>紫>白>绿>黄
群体 Group	秦岭细鳞鲑	幼体	黑>蓝>白>紫>绿>红>黄	蓝>黑>白>紫>绿>红>黄	黑>蓝>紫>白>绿>黄>红
		亚成体	黑>蓝>白>绿>紫>黄>红	黑>白>蓝>紫>绿>红>黄	黑>蓝>白>绿>紫>红>黄
		成体	蓝>黑>白>绿>紫>红>黄	蓝>黑>绿>白>紫>红>黄	蓝>黑>白>绿>紫>红>黄
	拉氏鲮	幼体	黑>紫>蓝>红>白>黄>绿	黑>蓝>紫>白>红>黄>绿	黑>紫>蓝>红>黄>绿>白
		亚成体	黑>蓝>绿>紫>黄>红>白	黑>黄>蓝>白>紫>绿>红	黑>蓝>绿>紫>黄>红>白
		成体	黑>紫>蓝>红>绿>黄>白	黑>紫>蓝>红>白>黄>绿	黑>紫>蓝>红>绿>黄>白

秦岭细鳞鲑均喜蓝光区与黑区,而拉氏鲮均喜黑区并对除黑区以外的其他光色无规律性的偏好。在种间水平上,尽管秦岭细鳞鲑和拉氏鲮作为同域分布物种且存在一定程度的生态位重叠,但二者也可能由于自身环境适应性及环境选择压力表现出光偏好的趋异适应;在种内水平上,实验鱼不同生活史阶段的光偏好存在一定程度的种内差异,这种种内变异程度可能因不同生活史阶段群体分离或混合程度不同而表现出相异的模式;此外,在不同测试水平下鱼类的光偏好秩序并不完全一致,提示对鱼类的光偏好研究应明确区分个体与群体

测试水平。

秦岭细鳞鲑等珍稀濒危鱼类种群数量科学有效的调查评估已成为物种保护的瓶颈。由于网捕法、电捕法等均对鱼类的伤害较大,且已被国家和多地政府管理部门禁用,近年来逐渐兴起的基于水声学的资源总体评估法以及 eDNA 等鱼类资源调查技术又难以对特定物种种群数量进行精确的定量评估。在对鱼类光偏好系统性研究的基础上,利用鱼类光偏好特性及其诱集技术,由于对鱼类无损伤且操作方便,将可能成为未来鱼类种群调研重要的辅助技术。

本研究分别在个体和群体测试水平上证实了不同生活史阶段物种光偏好存在分化现象。未来研究中,对秦岭细鳞鲑和拉氏鲮混合种群光偏好性的研究是十分必要的,特别是基于两物种本身光偏好的差异,在特定实验光条件下秦岭细鳞鲑和拉氏鲮是否表现出对空间的选择分离将对未来基于鱼类光偏好的诱集以及种群调研技术提供关键的研究基础。此外,结合与鱼类适合度密切关联的发育、繁殖、摄食与御敌等关键生态过程,建立不同生态情境和生态需求下系统的鱼类光偏好模型,可望为鱼类野外种群保护以及人工种群培育提供重要理论与技术支撑。

参考文献 (References):

- [1] 李为, 荣宽, 覃丽蓉, 李威威, 段明, 张堂林, 刘家寿. 水产动物行为及其在渔业中的应用研究进展. 水生生物学报, 2021, 45(5): 1171-1180.
- [2] Keep J K, Watson J R, Cramp R L, Jones M J, Gordos M A, Ward P J, Franklin C E. Low light intensities increase avoidance behaviour of diurnal fish species; implications for use of road culverts by fish. Journal of Fish Biology, 2021, 98(3): 634-642.
- [3] 颜志刚, 杨范利. 光唇鱼对单色光偏好的性别差异及相关生理机制. 中国水产科学, 2021, 28(10): 1263-1271.
- [4] Fife-Cook I, Franks B. Positive welfare for fishes; rationale and areas for future study. Fishes, 2019, 4(2): 31.
- [5] Carleton K L, Escobar-Camacho D, Stieb S M, Cortesi F, Marshall N J. Seeing the rainbow; mechanisms underlying spectral sensitivity in teleost fishes. Journal of Experimental Biology, 2020, 223(Pt 8): jeb193334.
- [6] Temple S, Hart N S, Marshall N J, Collin S P. A spitting image; specializations in archerfish eyes for vision at the interface between air and water. Proceedings Biological Sciences, 2010, 277(1694): 2607-2615.
- [7] Peeters B W M M, Moeskops M, Veenliet A R J. Color preference in *Danio rerio*; effects of age and anxiolytic treatments. Zebrafish, 2016, 13(4): 330-334.
- [8] Zhao H X, Zhang J H, Gong W A, Fu S J. *Labidochromis caeruleus* cichlid preference for background colour varied between individuals and groups but did not vary for body colour of other fish. Journal of Ethology, 2024, 42(1): 9-18.
- [9] Kusmic C, Gualtieri P. Morphology and spectral sensitivities of retinal and extraretinal photoreceptors in freshwater teleosts. Micron, 2000, 31(2): 183-200.
- [10] Ward M N, Churcher A M, Dick K J, Laver C R, Owens G L, Polack M D, Ward P R, Breden F, Taylor J S. The molecular basis of color vision in colorful fish: four Long Wave-Sensitive (LWS) opsins in guppies (*Poecilia reticulata*) are defined by amino acid substitutions at key functional sites. BMC Evolutionary Biology, 2008, 8(1): 210.
- [11] Damjanovi ć I, Byzov A L, Bowmaker J K, Gačić Z, Utina I A, Maximova E M, Mićković B, Andjus R K. Photopic vision in eels; evidences of color discrimination. Annals of the New York Academy of Sciences, 2005, 1048(1): 69-84.
- [12] Chang C H, Chiao C C, Yan H Y. Ontogenetic changes in color vision in the milkfish (*Chanos chanos* Forsskal, 1775). Zoological Science, 2009, 26(5): 349-355.
- [13] Sabbah S, Hui J, Hauser F E, Nelson W A, Hawryshyn C W. Ontogeny in the visual system of Nile tilapia. Journal of Experimental Biology, 2012, 215(Pt 15): 2684-2695.
- [14] HilleRisLambers J, Adler P B, Harpole W S, Levine J M, Mayfield M M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2012, 43: 227-248.
- [15] Dick C, Hinh J, Hayashi C Y, Reznick D N. Convergent evolution of coloration in experimental introductions of the guppy (*Poecilia reticulata*). Ecology and Evolution, 2018, 8(17): 8999-9006.
- [16] Schneider R F, Rometsch S J, Torres-Dowdall J, Meyer A. Habitat light sets the boundaries for the rapid evolution of cichlid fish vision, while sexual selection can tune it within those limits. Molecular Ecology, 2020, 29(8): 1476-1493.
- [17] Esin E V, Markevich G N, Pichugin M Y. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to

- different lacustrine habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, 2018, 31(7): 1018-1034.
- [18] Montenegro J, Mochida K, Matsui K, Mokodongan D F, Sumarto B K A, Lawelle S A, Nofrianto A B, Hadiaty R K, Masengi K W A, Yong L, Inomata N, Irie T, Hashiguchi Y, Terai Y, Kitano J, Yamahira K. Convergent evolution of body color between sympatric freshwater fishes via different visual sensory evolution. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(11): 6389-6398.
- [19] Miyagi R, Terai Y, Aibara M, Sugawara T, Imai H, Tachida H, Mzighani S I, Okitsu T, Wada A, Okada N. Correlation between nuptial colors and visual sensitivities tuned by opsins leads to species richness in sympatric lake *Victoria* cichlid fishes. *Molecular Biology and Evolution*, 2012, 29(11): 3281-3296.
- [20] Xia J G, Ma Y J, Fu C, Fu S J, Cooke S J. Effects of temperature acclimation on the critical thermal limits and swimming performance of *Brachymystax lenok* tsinlingensis: a threatened fish in Qinling Mountain region of China. *Ecological Research*, 2017, 32(1): 61-70.
- [21] Xia J G, Peng M R, Huang Y, Elvidge C K. Acute warming in winter eliminates chemical alarm responses in threatened Qinling lenok *Brachymystax lenok* tsinlingensis. *Science of the Total Environment*, 2021, 764: 142807.
- [22] 彭敏锐, 郑雪丽, 李平, 李秀明, 夏继刚. 温度和重复测定对秦岭细鳞鲑快速启动反应、游泳性能及力竭后代谢特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(6): 2505-2514.
- [23] 黄青峰, 邓楚可, 夏静怡, 严红娟, 夏继刚. 秦岭细鳞鲑与同域物种拉氏鲮几何形态学特征: 生活史阶段效应及种间差异. *生态学杂志*, 2024, 43(4): 922-929.
- [24] 邓楚可, 黄青峰, 李平, 夏静怡, 夏继刚. 不同生活史阶段秦岭细鳞鲑与同域物种拉氏鲮爆发游泳能力比较研究. *生态学报*, 2024, 44(9): 3999-4008.
- [25] Mu X P, Zhen W Y, Li X, Cao P, Gong L, Xu F R. A study of the impact of different flow velocities and light colors at the entrance of a fish collection system on the upstream swimming behavior of juvenile grass carp. *Water*, 2019, 11(2): 322.
- [26] Noureldin S M, Diab A M, Salah A S, Mohamed R A. Effect of different monochromatic LED light colors on growth performance, behavior, immune-physiological responses of gold fish, *Carassius auratus*. *Aquaculture*, 2021, 538: 736532.
- [27] Karakatsouli N, Papoutsoglou S E, Pizzonia G, Tsatsos G, Tsopelakos A, Chadio S, Kalogiannis D, Dalla C, Polissidis A, Papadopoulou-Daifoti Z. Effects of light spectrum on growth and physiological status of gilthead seabream *Sparus aurata* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* reared under recirculating system conditions. *Aquacultural Engineering*, 2007, 36(3): 302-309.
- [28] 张林, 兰开勇, 宋荣群, 熊冬梅, 李瑞娇, 李军文, 姜海波, 邵俭. 秦岭细鳞鲑稚鱼对底质颜色、光照强度及光色的选择行为. *渔业科学进展*, 2023, 44(4): 179-187.
- [29] Villamizar N, Blanco-Vives B, Migaud H, Davie A, Carboni S, Sánchez-Vázquez F J. Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: a review. *Aquaculture*, 2011, 315(1/2): 86-94.
- [30] 冯广朋, 庄平, 章龙珍, 刘鉴毅. 长江口纹颌虾虎鱼早期发育对生态因子的适应性. *生态学报*, 2009, 29(10): 5185-5194.
- [31] Ina Y, Sakakura Y, Tanaka Y, Yamada T, Kumon K, Eba T, Hashimoto H, Konishi J, Takashi T, Gen K. Development of phototaxis in the early life stages of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis*. *Fisheries Science*, 2017, 83(4): 537-542.
- [32] Siregar P, Juniardi S, Audira G, Lai Y H, Huang J C, Chen K H C, Chen J R, Hsiao C D. Method standardization for conducting innate color preference studies in different zebrafish strains. *Biomedicine*, 2020, 8(8): 271.
- [33] Wu L L, Wang Y N, Han M M, Song Z C, Song C B, Xu S H, Li J, Wang Y F, Li X, Yue X L. Growth, stress and non-specific immune responses of turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae exposed to different light spectra. *Aquaculture*, 2020, 520: 734950.
- [34] Chang C H, Wang Y C, Shao Y T, Liu S H. Phylogenetic analysis and ontogenetic changes in the cone opsins of the western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *PLoS One*, 2020, 15(10): e0240313.
- [35] Shand J, Davies W L, Thomas N, Balmer L, Cowing J A, Pointer M, Carvalho L S, Trezise A E O, Collin S P, Beazley L D, Hunt D M. The influence of ontogeny and light environment on the expression of visual pigment opsins in the retina of the black bream, *Acanthopagrus butcheri*. *Journal of Experimental Biology*, 2008, 211(Pt 9): 1495-1503.
- [36] Ward A, Webster M. Distributions of costs and benefits within groups. *Sociality: The Behaviour of Group-Living Animals*. Cham: Springer, 2016: 111-124.
- [37] Encel S A, Ward A J W. Social context affects camouflage in a cryptic fish species. *Royal Society Open Science*, 2021, 8(10): 211125.
- [38] Li W W, Bao J H, Zhang C S, Mi X Y, Zhang D X, Jiang H, Twardek W M, Cooke S J, Duan M. Group size influences light-emitting diode light colour and substrate preference of David's Schizothoracin (*Schizothorax davidi*): relevance for design of fish passage facilities. *River Research and Applications*, 2022, 38(2): 280-292.