

DOI: 10.20103/j.stxb.202406241460

曹冰, 曾令清. 经历捕食胁迫后鲫对化学预警信息的行为响应特征. 生态学报, 2025, 45(7): 3520-3533.

Cao B, Zeng L Q. The effects of predation stress and chemical pheromones on individual and collective behavior of crucian carp. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3520-3533.

经历捕食胁迫后鲫对化学预警信息的行为响应特征

曹 冰¹, 曾令清^{1,2,3,*}

1 重庆师范大学进化生理与行为学实验室, 重庆 401331

2 淡水鱼类资源保护与利用重庆市重点实验室, 重庆 401331

3 动物生物学重庆市高校重点实验室, 重庆 401331

摘要: 诸如化学预警信息 (Chemical alarm cues, CAC) 之类的外部线索已被证明对鱼类的个体行为响应具有深刻的影响, 然而化学预警信息对鱼类集群行为影响的研究鲜有关注。由于栖息环境中捕食者的存在, 鱼类面临巨大的被捕食风险, 而捕食胁迫已被证实可改变鱼类个体水平的行为响应, 进而影响鱼群的群体凝聚力和协调性。以喜集群的鲫 (*Carassius auratus*) 幼鱼为实验对象, 测定不同捕食胁迫处理下 (无捕食者、有捕食者) 鲫幼鱼对三种化学信息素 (食物、CAC、捕食者信息) 和水的个体和群体水平的行为响应特征。结果显示: (1) 在无捕食胁迫处理组 (对照组) 中, 食物信息素和水的添加导致个体水平上的个体游泳速度和运动时间比均显著降低, 捕食者信息素的添加导致个体水平上的个体游泳速度和运动时间比均显著增加; 添加三种化学信息素和水后, 个体水平的静止时间显著增加。 (2) 对照组中, 食物信息素和水的添加导致鱼群的群体运动速度均显著减慢, CAC 和捕食者信息素的注入导致鱼群的群体运动速度增加, 而 CAC 的注入降低了鱼群的个体游泳速度同步性和群体极性。 (3) 在有捕食胁迫处理组 (实验组) 中, 添加 CAC 和捕食者信息素后鱼群的群体运动速度和群体运动时间比均显著增加, 而食物信息素和 CAC 的加入增加了鱼群的个体间距离和最近邻距离; 食物信息素和水的添加降低了鱼群的个体游泳速度同步性, 而捕食者信息素的添加降低鱼群的个体游泳速度同步性和群体极性。研究表明: 在个体水平上, 捕食胁迫会降低鲫幼鱼个体对化学信息素的行为响应程度, 而在群体水平上, 捕食胁迫和化学信息素均会降低鲫鱼群的群体凝聚力和协调性。在捕食胁迫条件下鲫鱼群对化学信息素的敏感性相对较高, 但在游泳过程中鱼群排列更加无序和分散。

关键词: 鲫; 化学预警信息; 捕食胁迫; 个体行为; 集群行为

The effects of predation stress and chemical pheromones on individual and collective behavior of crucian carp

CAO Bing¹, ZENG Lingqing^{1,2,3,*}

1 Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

2 Chongqing Key Laboratory of Conservation and Utilization of Freshwater Fishes, Chongqing 401331, China

3 Animal Biology Key Laboratory of Chongqing Education Commission, Chongqing 401331, China

Abstract: External cues such as Chemical alarm cues (CAC) have been shown to have a profound impact on individual behavioral responses of fish, yet the impact of such cues on collective fish behavior has received scant attention. Due to the presence of predators in the habitat, fish are at great risk of predation, and predation stress has been proven to change the behavioral response of fish at the individual level, thus affecting the group cohesion and coordination of fish. The aim of this study was to investigate the effects of predation stress and chemical pheromones on individual and cluster behavior of juvenile caucian carp (*Carassius auratus*). The study measured the individual and cluster behavioral responses of juvenile

基金项目: 国家自然科学基金青年项目 (31300341); 重庆市自然科学基金项目 (cstc2021jcyj-msxmX0124); 重庆市教委科学技术研究项目 (KJQN201900540, KJQN202000539)

收稿日期: 2024-06-24; **网络出版日期:** 2025-01-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lingqingzeng@cqnu.edu.cn

crucian carp to four chemical pheromones (e.g., water, food, CAC, and predator information) under different predation stress intensities (predator-free and predator-present). Our results showed that: (1) In the predator-free stress treatment group (control group), the introduction of water and food pheromones significantly decreased individual swimming speed and activity duration, whereas predator pheromones significantly increased these parameters; following the introduction of all four chemical pheromones, individual rest time notably increased. (2) In this control treatment, the individual swimming speed and group movement speed of fish were significantly reduced by addition of water and food pheromones. The injection of CAC and predator pheromones resulted in an increase in group movement speed, while the injection of CAC resulted in a decrease in individual swimming speed synchronization and group polarity. (3) In the predator stress treatment group (experimental group), the addition of CAC and predator pheromone significantly increased the group movement speed and group movement time ratio, while the addition of food pheromone and CAC increased the distance between individuals and the nearest neighbor distance of fish. The addition of water and food pheromones decreased the synchronicity of speed, while the addition of predator pheromones decreased the synchronicity of speed and group polarization. Our results suggested that at the individual level, predation stress decreased the behavioral response to chemical pheromones, and at the population level, predation stress and chemical pheromones both decreased the group cohesion and group coordination of crucian carp. Crucian carp exhibited heightened sensitivity to chemical pheromones under predation stress as opposed to non-predator stress conditions, and the group formation of fish under predator stress displayed increased disorder and dispersion in their movement.

Key Words: *Carassius auratus*; chemical alarm cues; predatory stress; individual behaviour; group behaviour

鱼类集群行为的研究内容是辅助学习鱼类行为学的重要方式之一。自然界一半以上的鱼类在其生活史阶段都出现过集群行为^[1]。与独居个体相比,集群生活的个体通过调整自己的游泳行为使其配合群体运动从而能够给鱼群成员带来许多生态益处,如集群生活可以提高觅食效率^[2]、快速获取周围信息^[3]、降低运动和警戒的能量成本^[4-5]以及被捕食的风险^[6]等。此外,大量同种个体聚集形成密集的群体,能更快的发现某些定位标记,找到洄游路线^[7]。然而,随着群体中成员数量的增加,也会产生一些附加的代价与风险,如对食物资源和配偶分配的竞争增加,群体能量消耗和个体感染寄生虫的概率增加^[8]。鱼类群体特征通常用协调性(Coordination)和凝聚力(Cohesion)来表征,协调性主要通过个体游泳速度的同步性和鱼群排列的极性(Polarization)来衡量^[9-10],而凝聚力主要通过个体间距离(Inter-individual distance, IID)和最近邻距离(Nearest neighbor distance, NND)来衡量^[11-12]。

化学通讯(Chemical communication)是动物通过释放一些化学物质继而影响或者控制其他动物的行为和运动,这种物质被接收者感受后,能够在生理与行为做出一系列反应的过程。对于水生动物而言,化学通讯是其最原始、最常见、最主要的通讯方式之一^[13-14]。由于水体浑浊、透明度低、流速较快等生态因素,水生动物之间进行信息交流的方式受到限制。因此,通过依靠嗅觉系统的化学通讯方式是鱼类生存和繁殖的必要选择^[15]。化学预警信息(Chemical alarm cues, CAC)的释放及其功能是由 Frisch 通过研究欧洲真鲢(*Phoxinus phoxinus*)所发现的^[16]。在大多数骨鲮鱼类中,当鱼体受到外界机械损伤,如遭遇捕食者攻击、垂钓和人类捕捞等外界机械损伤,鱼类的表皮棒状细胞会快速分泌并释放 CAC 到水体,可提供快速警告或引发同伴鱼的反捕食行为^[14,17]和诱导防御^[18]。例如,肖松尼鲮鱼(*Cyprinodon nevadensis shoshone*)对 CAC 具有预警的行为反应,而对食物信息素无反应^[19]。此外,鱼类对 CAC 的预警响应还表现在生理水平上,例如,当斑马鱼(*Danio rerio*)暴露在 CAC 中时,其体内的皮质醇水平提高 7.9 倍,从而增加个体的恐惧感和警惕性^[20];CAC 可致使尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)皮质醇水平和呼吸频率显著上升,个体游泳速度加快,并降低进食率^[21]。

鱼类捕食者-猎物的相互作用可产生各种不同的化学信息素。由于自然界水体环境的不稳定性,捕食者的威胁无处不在。由于栖息地的不同,猎物鱼所面临的被捕食风险不尽相同。与低捕食胁迫环境相比,生存

在高捕食胁迫环境的鱼类可能会保持较高的警惕性、激素水平和勇敢性^[22]。在水体环境中,猎物往往通过感知两种化学信息素来评估潜在的捕食风险。第一种是直接来自捕食者身体上释放的化学信息,通常称为“捕食者信息”,该种信息可以来自捕食者的皮肤分泌物或者排泄物等^[23]。第二种是猎物鱼释放的信息,称为“化学预警信息”。这两种信息都能引起猎物鱼的快速预警与反捕食响应。由于警报物质在水中保持的时间可能较短,所以警报物质浓度不够导致其无法到达群体全体成员,并且同种鱼类个体的预警行为响应有时是错误的(例如个体只是在岩石上擦伤皮肤而释放预警物质),以及鱼类个体间存在稳定差异,这些现象都表明警报物质释放的信号是模糊的^[24–25]。因此可能会出现两种情况,第一是鱼群的某些个体可能会检测到预警信息但是观察到其他个体没有预警行为反应,第二是观察到其他个体表现出预警行为反应但是未检测出预警信息,这两种情况都可能增加未知的风险。本研究关注的科学问题一是不同化学信息素对于个体和群体引发的预警行为反应是否存在差异,二是在经历长期高捕食风险条件后鱼类面对不同化学信息素的响应规律。

为回答上述两个问题,本研究以淡水水域生态系统广泛分布的鲫(*Carassius auratus*)为实验对象,考察并比较不同化学信息素和捕食胁迫对鲫幼鱼个体和集群行为的响应特征。鲫隶属鲤科(Cyprinidae),鲫属,为温水性的喜集群鱼类,其适应能力强,是杂食性鱼类,常游动在水体底层,在中国分布于除青藏高原以外所有的江河湖泊等水域之中。本研究采用乌鳢(*Channa argus*)作为鲫的捕食者,这是因为二者在水域生态系统中是天然的捕食者与猎物关系。本研究推测:(1)处于低捕食压力(无捕食者)的生境中,鲫幼鱼群体对化学信息素的行为响应较微弱,或者丧失对化学信息素的响应;(2)无论是否受到捕食胁迫,化学信息素对猎物鱼鲫集群行为的影响较个体行为显著。本研究不仅为鱼类化学信息素和群体行为的相关研究提供基础资料,还为不同环境压力下鱼类群体或个体行为表现提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 实验鱼及其驯化

实验鱼购买于重庆市永川区当地的水产养殖场,500尾鲫幼鱼运回重庆师范大学后放在实验室养殖基地的4个循环控温水槽(长200 cm×宽100 cm×高50 cm,水深40 cm)内驯养一个月,每个水槽中含有125尾鲫鱼。捕食者乌鳢同样长期驯化于同一实验室的另外两个水槽之中。其中2个水槽是用于进行捕食者胁迫处理,每个水槽放养1尾乌鳢(体重 (291.4 ± 1.66) g,体长 (35.55 ± 1.31) cm, $n=2$),用带孔隔板将每尾乌鳢固定于水槽的一端,使之与同一水槽驯养的鲫进行有效空间隔离。驯化期间,每天于10:00用商业颗粒饲料对鲫进行饱足投喂一次,并定期往乌鳢的水体空间投放数尾鲫,以满足捕食者的营养需求。每次投喂前关闭驯化水槽的循环水泵和气泵,以有利于鱼的自由摄食。在投饵1 h后,用塑料虹吸管对水体中剩余饵料、鱼粪和残渣等进行清理并及时补水至正常水位。水温用控制在 (25.5 ± 0.3) °C,溶氧水平保持在7.0 mg/L以上,光周期设定为14 D:10 L。

1.2 实验设计

本研究考察捕食者胁迫和不同化学信息素对鲫幼鱼在个体水平和群体水平上的行为特征的影响,即分别在有捕食胁迫处理组(实验组)和无捕食胁迫处理组(对照组)下,观察鲫幼鱼对三种化学信息素(即食物、CAC、捕食者信息,水作为控制条件)在个体和群群水平层面的行为响应特征。捕食胁迫结束后,筛选出体格健康、大小相近的240尾鲫幼鱼作为实验对象。本研究将鱼随机分入单尾测试和群体测试(表1),其中群体测试的两个处理组均包括20个鱼群,每个鱼群包括5尾鱼;单尾测试的两个处理组也包括20尾鱼。实验前将个体测试和群体测试的鱼放置在各自的养殖单元格并用马克笔进行编号。个体测试的单尾鱼是放置于2个大型水槽之中,每个水槽含有一个以4排×5列方式组成的20个单元格(长20 cm,宽15 cm,高20 cm)的架式网格箱,每个单元格仅放置1尾鱼。群体测试的单个鱼群是放置于2个大型水槽之中,每个水槽均匀安置了20个带多网孔的圆柱形水箱(直径18 cm,高25 cm),每个水箱仅放置1个鱼群。这些养殖单元(单元格和圆柱形水箱)的水体可与其大水槽的水体保持充分交换连通,因此其溶氧水平均处于正常溶氧水平(大于

7.0 mg/L),不会对鱼造成低氧胁迫。两处理组的单尾鱼或单个鱼群需要分别进行三种化学信息素和水的行为响应观察实验,最后暂养于实验室的其他备用水槽之中,不再使用。

表 1 实验鱼的体重和体长 ($n=240$, 平均值 $\pm$ 标准误)
Table 1 The body mass and body length of the experimental fish ($n=240$, Means $\pm$ S.E)

实验参数 Parameters	实验组 Experimental treatment		对照组 Control treatment		显著性 Significance	
	单尾测试	群体测试	单尾测试	群体测试	<i>F</i>	<i>P</i>
样本量 Sample size/ <i>n</i>	20	20 $\times$ 5	20	20 $\times$ 5	/	/
体重 Body weight/g	3.93 $\pm$ 0.08	5.15 $\pm$ 0.34	4.55 $\pm$ 0.07	5.98 $\pm$ 0.45	1.089	0.344
体长 Body length/cm	5.30 $\pm$ 0.05	5.88 $\pm$ 0.15	5.45 $\pm$ 0.04	6.09 $\pm$ 0.18	1.537	0.075

1.3 行为学测试

1.3.1 信息素制备

(1)水:直接取用充分曝气 24 h 的实验用的自来水,该水的温度和溶氧水平与实验驯化环境中水体保持一致。

(2)食物信息素制备:制备食物信息素采取浸泡法,即用电子天平称取驯化用的商业饲料 100 g 后倒入烧杯中,加入经过充分曝气的水至 2000 mL。根据预实验结果浸泡 12 h 后过滤去除颗粒物质,配置成 1:20 的食物信息素溶液。

(3)CAC 制备:选取剩余的鲫(体重(5.12 $\pm$ 0.22) g、体长(5.68 $\pm$ 0.05) cm, $n=45$)用于 CAC 溶液的制备。首先,将麻醉后实验鱼切断头部,并在低温条件下(冰上操作)迅速剥离身体两侧皮肤组织,并计算出面积。然后将剥离后的皮肤碎片放在研磨棒中加入适量低温自来水充分研磨使表皮细胞破碎、内容物有效流出,过滤配置成 20 mL/cm²含有鲫的 CAC 溶液。将制成的溶液分装到干净的玻璃瓶中并置于-20 ℃冷冻冰箱中保存备用^[26]。

(4)捕食者信息素制备:由于乌鳢的外分泌物中及含有捕食者信息又有食物残渣的信息,为了保证捕食者信息标准化,本研究采用二次浸泡法收集捕食者信息,浸泡期间不对乌鳢投喂食物。首先选取一条健康的捕食者乌鳢(体重 289.05 g,体长 33.7 cm)按 1 g/150 mL 的重量体积比置于曝气自来水中 24 h,消除捕食者排泄物的信息干扰。期间温度、溶液、光照等条件与驯化期间完全保持一致。再将乌鳢转移至同体积大小的曝气自来水中浸泡 24 h。最后将浸泡过乌鳢的液体分装至 50 mL 的容量瓶中并置于-20 ℃冷冻冰箱保存备用。

1.3.2 测定方法

本研究采用 2 个有机玻璃制成的圆形水槽(内径 50 cm,壁高 20 cm,水深 8 cm)作为个体和集群行为的测试装置(图 1)。该水槽的底部和内壁贴有无毒的白色贴纸,以增加鱼体颜色和水槽底部之间的颜色差异,便于视频中的鱼被轨迹分析软件精确识别。在该水槽周围设置长为 3.0 m、宽为 1.5 m 和高为 1.5 m 的方形支架,架子上安装有 1.5 m 高的蓝色布帘,以提供稳定的实验环境。在圆形水槽正上方安装一个与计算机相连的高清摄像头(Logitech Webcam Pro 920,25 帧/s),用于拍摄单尾鱼或鱼群在三种化学信息素和水注入后个体和集群行为的变化特征。水槽内壁按照其周长等距离在四个方向用胶带固定内径为 4 mm、长为 1.5 m 的硅胶注射管,其注射管底端距离水面 0.5 cm 并且注射管的一端连接到布帘外面。

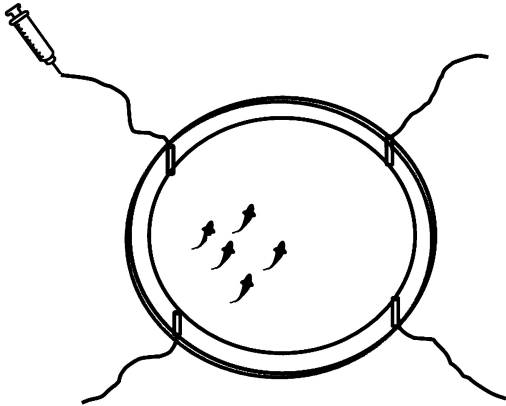


图 1 本研究采用的行为学测试装置
Fig.1 Behavioural test device used in the present study

测试前,先将单尾鱼或单个鱼群禁食 24 h。将单尾鱼(或鱼群)转移至测试水槽适应 15 min。适应结束后用摄像头拍摄单尾鱼(或鱼群)的行为特征作为 3 种信息素和水注入前的本底水平,拍摄时间为 5 min。随后通过加样管道向水槽的水体注入水共 40 mL(操作时间大概为 30 s,预实验发现墨水扩散整个水体的时间约为 2 min)。加样后,继续拍摄 8 min。后面的 3 种信息素(依次为食物信息素、CAC、捕食者信息素)的实验程序与空白水的严格保持一致。每拍摄 1 尾鱼(或 1 个鱼群)后将所有测试装置冲洗 3 遍,以最大程度上清除各类化学信息素。每尾鱼(或鱼群)在三种化学信息素(食物、CAC、捕食者信息)和水注入前后的行为特征均拍摄两次,行为的各参数以两次实验数据的平均值表征。

1.4 行为参数及其计算

行为视频拍摄完成后,采用格式工厂(5.9.0)软件将所有拍摄的视频转化为 AVI 格式。视频编码选择 MJPEG,帧数为每秒 25 帧,然后利用 idTacker 软件分析获得每尾鱼每帧的坐标数据。利用 ImageJ(1.1.3.67)软件获取视频的像素,根据像素和实物的相对尺寸换算实际位置,最后计算的到个体或群体行为参数。本研究计算分析时只提取注射前 5 min 和注射后的 5 min 数据。通过坐标数据计算单尾鱼的个体行为特征包括个体游泳速度(Individual swimming speed)、运动时间比(percent time spent moving, PTM)、静止时间(Freezing time)、个体运动总距离(Total movement distance)等参数,群体行为特征包括个体游泳速度、个体游泳速度同步性(Synchronization of speed)、个体间距离(IID)、最近邻距离(NND)、群体运动速度(Group speed)、群体运动时间比(Group PTM)、群体极性(Group polarization)等参数,上述行为参数计算如下^[12]:

(1) 个体游泳速度(v , cm/s)

$$v_i(t) = \frac{\sqrt{(x_t - x_{t-1})^2 - (y_t - y_{t-1})^2}}{d_t} \quad (1)$$

式中, x_t 和 y_t 分别表示鱼 i 在 t 时刻的横、纵坐标值, x_{t-1} 和 y_{t-1} 分别表示鱼 i 在 $t-1$ 时刻的横、纵坐标值; d_t 为两帧的时间间隔(1/25 s)。

(2) 个体游泳速度同步性(S_v , 无单位)

S_v 评价群体中个体游泳速度的同步性,介于 0—1 之间。

$$S_v = 1 - \left| \frac{v_i - v_j}{v_i + v_j} \right| \quad (2)$$

式中, v_i 和 v_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼的瞬时个体游泳速度。

(3) 个体间距离(IID, cm)

IID 表示鱼群中所有个体之间的平均距离(cm),以评价群体凝聚力^[12,27]。

$$\text{IID}(t) = \frac{1}{n} \sum_{i \neq j}^n \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (3)$$

式中, x_i 和 x_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的横坐标值; y_i 和 y_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的纵坐标值; $n=5$ 。

(4) 最近邻距离(NND, cm)

NND 表示鱼群中某一尾鱼与鱼群中其他所有个体距离的最小值(cm),以衡量群体凝聚力^[12,27]。

$$\text{NND}(t) = \min_{i \neq j} \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (4)$$

式中, x_i 和 x_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的横坐标值; y_i 和 y_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的纵坐标值。

(5) 群体中心(G_x , G_y)

$$G_x(t) = \frac{x_1(t) + x_2(t) + x_3(t) + x_4(t) + x_5(t)}{5} \quad (5)$$

$$G_y(t) = \frac{y_1(t) + y_2(t) + y_3(t) + y_4(t) + y_5(t)}{5} \quad (6)$$

式中, $x_1(t)$ 、 $x_2(t)$ 、 $x_3(t)$ 、 $x_4(t)$ 、 $x_5(t)$ 分别为 5 尾鱼在 t 时刻的横坐标值; $y_1(t)$ 、 $y_2(t)$ 、 $y_3(t)$ 、 $y_4(t)$ 、 $y_5(t)$ 分别

为 5 尾鱼在 t 时刻的纵坐标值。

(6) 群体运动速度 (G_c , cm/s)

$$G_c(t) = \frac{\sqrt{[G_x(t) - G_x(t-1)]^2 + [G_y(t) - G_y(t-1)]^2}}{d_t} \quad (7)$$

式中, $G_x(t)$ 和 $G_x(t-1)$ 分别表示群体中心在 t 、 $t-1$ 时刻的横坐标值; $G_y(t)$ 和 $G_y(t-1)$ 分别表示群体中心在 t 、 $t-1$ 时刻的纵坐标值; d_t 表示两帧的时间间隔 (1/25 s)。

(7) 群体运动时间比 (Group PTM, %)

$$\text{GroupPTM} = \frac{T_{\text{moving}}}{T_{\text{total}}} \times 100 \quad (8)$$

式中, T_{moving} 表示鱼群运动速度 ($G_c \geq 1.75$ cm/s) 的总时间; T_{total} 表示观察鱼群的总时间 (300 s)。

(8) 群体极性 (Group polarization, P)

极性评价鱼群个体排列的整齐程度, 介于 0—1 之间。当鱼群中所有个体以朝向绝对一致方向排列时, P 值为 1; 当鱼群中所有个体以方向相反且完全抵消的方式而排列时, P 值为 0。

$$P(t) = \frac{1}{n} \left| \sum_{i=1}^n v_i(t) \right| \quad (9)$$

式中, $v_i(t)$ 为单尾鱼 i 的单位时间内的运动向量, 运动方向是从 $t-1$ 时刻的坐标点指向 t 时刻的坐标点, $n=5$ 。

(9) 单尾鱼的运动总距离 (TSD, cm)

$$\text{TSD}_i = \sum_{n=1}^{300} v_i(t) \times \Delta t \quad (10)$$

式中, Δt 是时间间隔 (1/25 s); 300 为视频总时间 (s)。

(10) 静止时间 (Freezing time, s)

静止状态的判断标准是指单尾测试下鱼的游泳运动速度小于 1.0 cm/s 时的行为状态, 其时间是在视频中所有静止状态的时间总和。

1.5 数据统计与分析

本研究所有实验数据采用 Excel (Office 2020) 软件进行常规计算和 SPSS 25.0 进行统计分析。采用一般线性模型来考察捕食胁迫和化学信息素对个体行为和集群行为的影响。该模型将捕食胁迫和化学信息素及测试时间作为固定效应, 个体和群体行为的参数 (如个体游泳速度、个体游泳速度同步性、静止时间、个体移动总距离、个体间距离、最近邻距离、群体速度、群体运动时间比和群体极性) 及其变化值 (即 $100 \times (\text{最终值} - \text{初始值}) / \text{初始值}$) 作为因变量。若组间或组内有差异则采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 并使用 Duncan's 多重范围检验进行事后比较。采用配对 T 检验对注射前后的实验参数进行差异检验。所有统计值均以“平均值 $\pm$ 标准误 (Mean $\pm$ SE)”表示, 显著性水平定为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 捕食胁迫和化学信息素对鲫幼鱼个体行为的影响

在无捕食胁迫组中, 水和食物信息素的添加导致单尾测试的鲫幼鱼个体游泳速度和 PTM 均显著降低, 但是捕食者信息素的添加提高了单尾测试的鲫幼鱼个体游泳速度和 PTM, 并且加入食物信息素后单尾测试的鲫幼鱼个体游泳速度和 PTM 相应低于加入捕食者信息后的个体游泳速度和 PTM ($P < 0.05$, 图 2, 表 2)。捕食胁迫对单尾测试的鲫幼鱼个体游泳速度和 PTM 均无影响 ($P > 0.05$, 图 2, 表 2)。

在无捕食胁迫组中, 加入三种化学信息素和水后单尾测试的鲫静止时间均显著增加 ($P < 0.05$, 图 3, 表 2), 而个体移动总距离却均显著降低 ($P < 0.05$, 图 3, 表 2)。在有捕食胁迫组中, 在添加水后单尾测试的鲫静止时间也显著增加 ($P < 0.05$, 图 3, 表 2), 但在加入食物信息素和捕食者信息素和水后单尾测试的鲫个体移动

总距离均显著降低($P<0.05$,图 3,表 2)。

表 2 捕食者胁迫和化学信息素对鲫鱼个体行为影响的统计结果

实验参数 Experimental parameters	捕食者处理 Predator	化学信息 Chemical pheromones	交互作用 Interactions
个体游泳速度 Individual swimming speed/(cm/s)	$F=1.968, P=0.162$	$F=5.274, P=0.002^*$	$F=1.130, P=0.337$
运动时间比 Percentage time on moving/%	$F=1.017, P=0.314$	$F=5.035, P=0.002^*$	$F=0.792, P=0.499$
静止时间 Freezing time/s	$F=0.166, P=0.684$	$F=2.921, P=0.035^*$	$F=1.186, P=0.307$
个体运动总距离 Total movement distance/cm	$F=0.742, P=0.390$	$F=5.364, P=0.001^*$	$F=0.756, P=0.520$

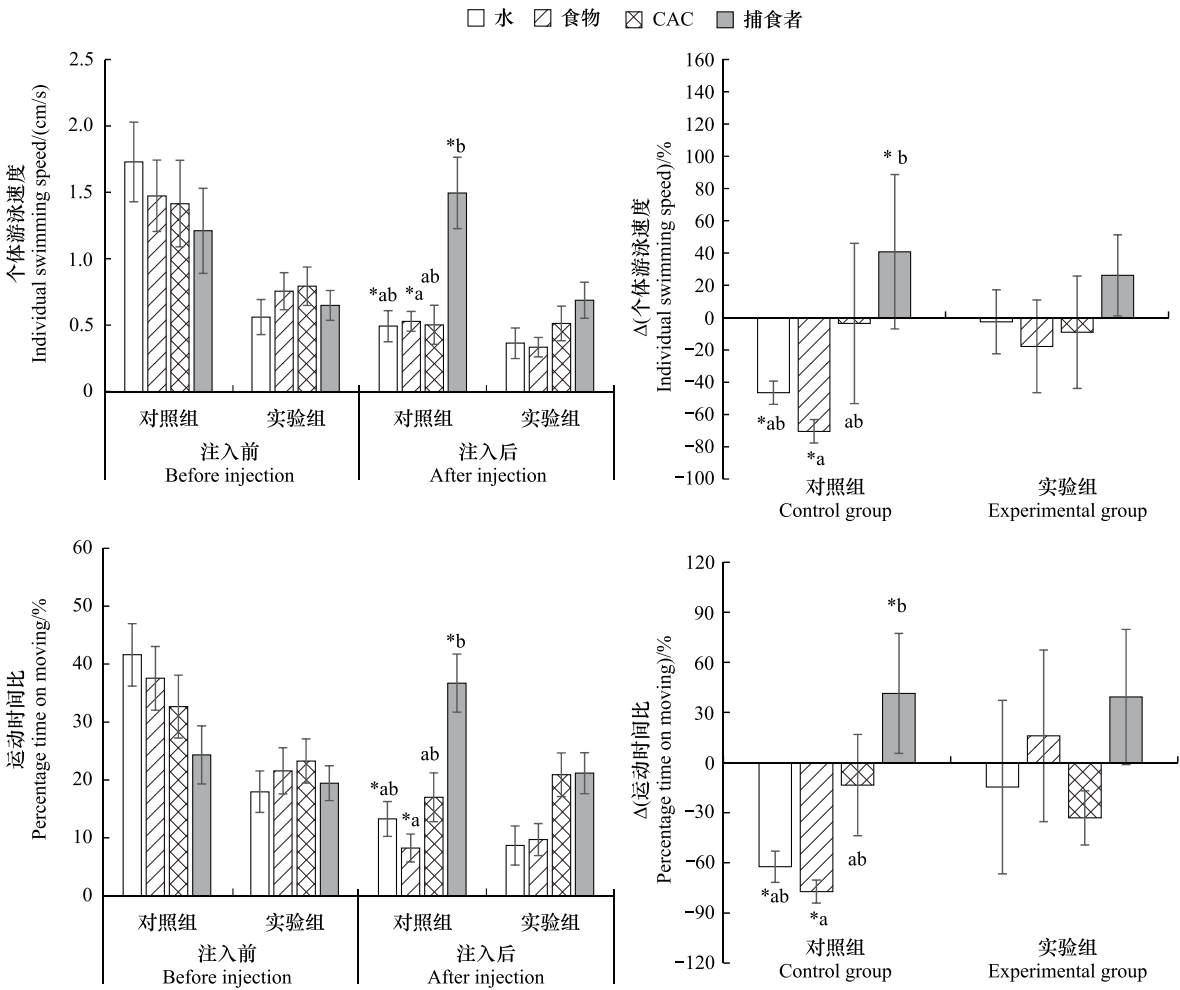


图 2 单尾测试下鲫个体游泳速度和运动时间比的变化特征

Fig.2 Changes in individual swimming speed and group percentage time spent moving of juvenile crucian carp tested in individual fish

*表示在添加化学信息素前后的参数差异($P<0.05$),不同小写字母表示同一处理组的鲫鱼在添加化学信息素后有显著差异($P<0.05$); CAC: 化学预警信息

2.2 捕食胁迫和化学信息素对鲫鱼集群行为的影响

在无捕食胁迫组中,食物和水的添加导致群体测试的鲫鱼个体游泳速度和群体运动速度均显著降低($P<0.05$,图 4,表 3);注入 CAC 和捕食者信息素后群体测试的鲫鱼群体运动速度均显著增加($P<0.05$,图 4,表 3)。加入水后群体测试的鲫鱼群体运动时间比降低,但是分别加入食物和捕食者信息素后群体测试的鲫鱼群体运动时间比却增加($P<0.05$,图 4,表 3)。

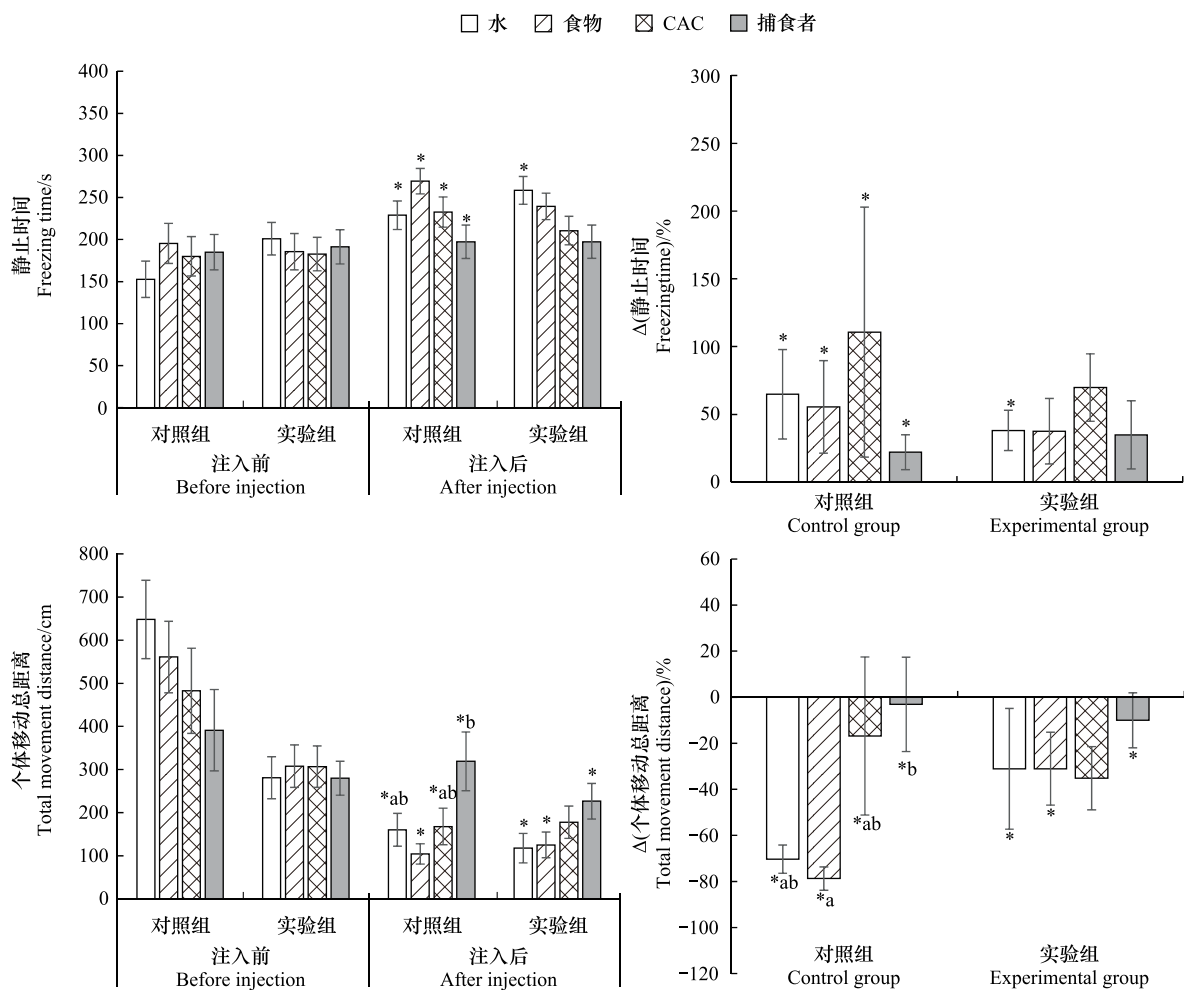


图3 单尾测试的鲫幼鱼静止时间和个体移动总距离的变化特征

Fig.3 Changes in the static time and total distance of juvenile crucian carp tested in individual fish

* 表示在添加化学信息素前后的参数差异 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一捕食者处理组的鲫幼鱼在添加化学信息素有显著差异 ($P < 0.05$)

在有捕食胁迫组中,加入水后群体测试的鲫幼鱼个体游泳速度、群体运动速度和群体运动时间比均显著降低 ($P < 0.05$, 图4, 表3);加入食物、CAC 和捕食者信息素后群体测试的鲫幼鱼个体游泳速度均显著增加 ($P < 0.05$, 图4, 表3);加入 CAC 和捕食者信息素后群体测试的鲫幼鱼群体运动速度和群体运动时间比均升高 ($P < 0.05$, 图4, 表3)。此外,三种化学信息素和水的添加分别导致有捕食胁迫组的个体游泳速度、群体运动速度和群体运动时间比与无捕食胁迫组存在差异 ($P < 0.05$, 图4, 表3)。

表3 捕食胁迫和化学信息素对鲫幼鱼集群行为影响的统计结果

Table 3 Statistical results of the impact of predatory stress and chemical pheromones on the shoaling behaviour of juvenile crucian carp

实验参数 Experimental parameters	捕食者处理 Predator	化学信息处理 Chemical pheromones	交互作用 Interactions
个体游泳速度 Individual swimming speed/(cm/s)	$F = 12.192, P = 0.001^*$	$F = 1.539, P = 0.205$	$F = 2.106, P = 0.099$
群体运动速度 Group speed/(cm/s)	$F = 12.729, P < 0.001^*$	$F = 2.145, P = 0.095$	$F = 0.910, P = 0.437$
群体运动时间比 Group percentage time on moving/%	$F = 14.398, P < 0.001^*$	$F = 2.395, P = 0.068$	$F = 1.689, P = 0.169$
个体间距离 Inter-individual distance/cm	$F = 0.015, P = 0.904$	$F = 1.069, P = 0.363$	$F = 2.834, P = 0.038^*$
最近邻距离 Nearest neighbor distance/cm	$F = 17.963, P < 0.001^*$	$F = 0.867, P = 0.459$	$F = 4.699, P = 0.003^*$
个体游泳速度同步 Synchronization of speed	$F = 10.125, P = 0.002^*$	$F = 1.105, P = 0.347$	$F = 3.705, P = 0.012^*$
群体极性 Group polarization	$F = 26.619, P < 0.001^*$	$F = 4.141, P = 0.007^*$	$F = 3.310, P = 0.020^*$

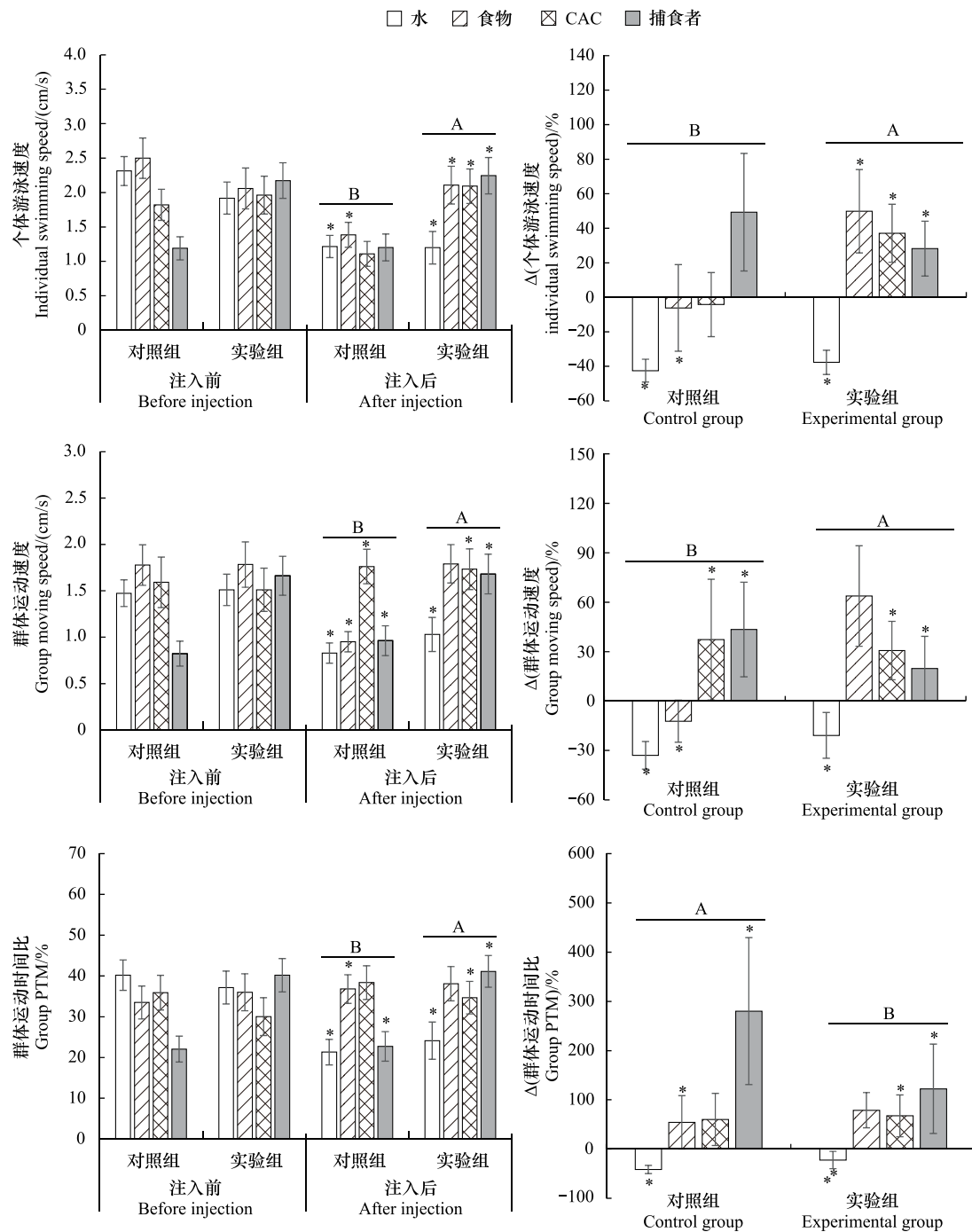


图4 群体测试的鲫鱼个体游泳速度、群体运动速度和群体运动时间比的变化特征

Fig.4 Changes in individual swimming speed, group speed, and group percentage time spent moving of juvenile crucian carp tested in groups

* 表示在添加化学信息素前后的参数差异 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同捕食者处理的鲫幼鱼在添加化学信息素后有显著差异 ($P < 0.05$); PTM = 运动时间比。

在无捕食胁迫组中,加入水后群体测试的鲫幼鱼个体间距离无变化,但最近邻距离降低 ($P < 0.05$,图 5,表 3)。在有捕食胁迫组中,食物、CAC 和捕食者信息素的添加使群体测试的鲫幼鱼个体间距离均增大 ($P < 0.05$,图 5,表 3);食物和 CAC 的分别加入后群体测试的鲫幼鱼最近邻距离均增加 ($P < 0.05$,图 5,表 3)。此外,三种化学信息素和水的加入,促使有捕食者胁迫组的最近邻距离整体水平大于无捕食者胁迫组 ($P < 0.05$,图 5,表 3)。

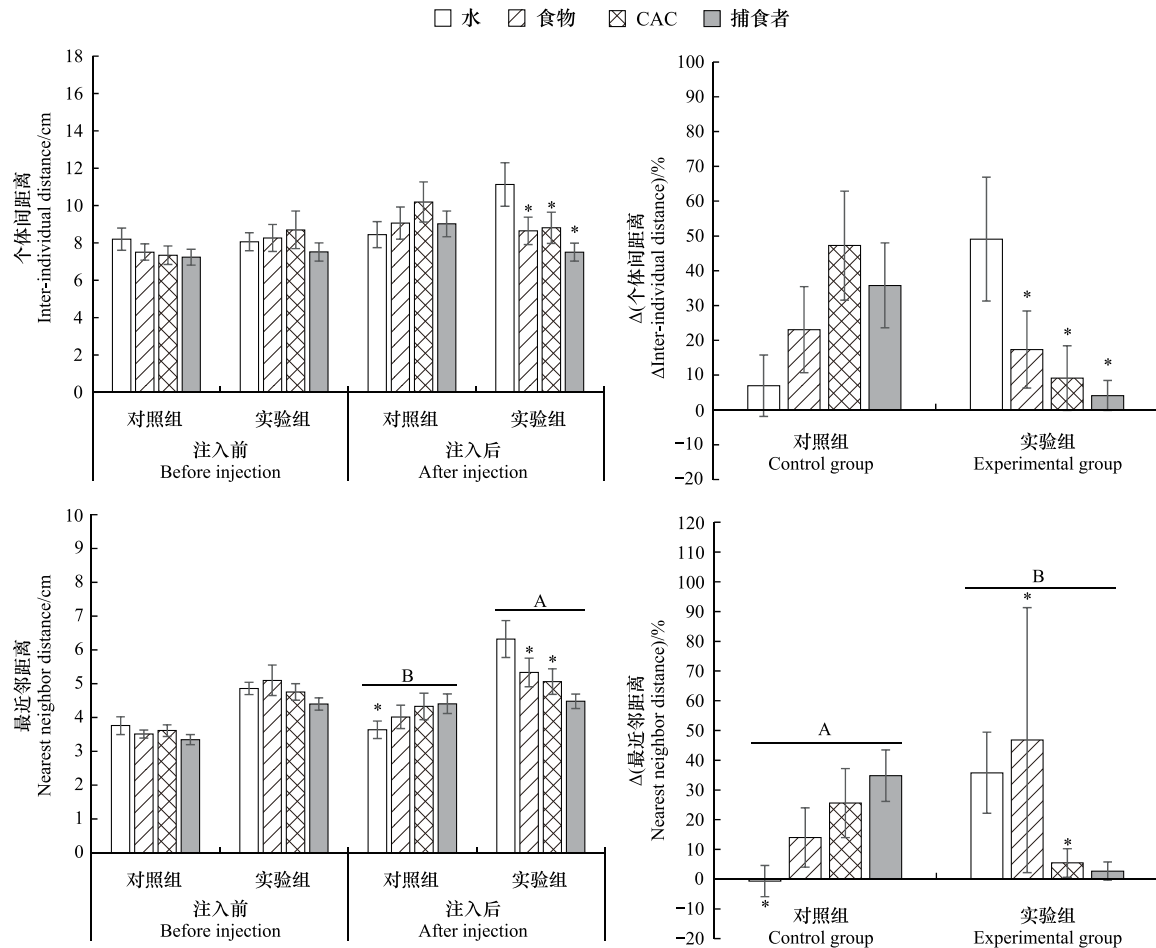


图5 群体测试的鲫幼鱼个体间距离和最近邻距离的变化特征

Fig.5 Changes in inter-individual distance and nearest-neighbor distance of juvenile crucian carp tested in groups

* 表示在添加化学信息素前后的参数差异 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同捕食者处理的鲫幼鱼在添加化学信息素后有显著差异 ($P < 0.05$)

在无捕食胁迫组中,加入水和 CAC 后群体测试的鲫幼鱼个体游泳速度同步性均降低 ($P < 0.05$, 图 6, 表 3);加入 CAC 后群体测试的鲫幼鱼群体极性显著降低 ($P < 0.05$, 图 6, 表 3)。在有捕食胁迫组中,添加水和食物信息素后群体测试的鲫幼鱼个体游泳速度同步性均增加 ($P < 0.05$, 图 6, 表 3);但加入捕食者信息素后群体测试的鲫幼鱼个体游泳速度同步性和群体极性均降低 ($P < 0.05$, 图 6, 表 3)。此外,三种化学信息素和水的加入,促使有捕食胁迫组个体游泳速度同步性和群体极性均显著高于无捕食者的对照组 ($P < 0.05$, 图 6, 表 3)。

3 讨论

3.1 捕食者胁迫和化学信息素对鲫幼鱼个体行为的影响

在自然环境中,鱼类通常需要不断改变它们的行为来适应环境变化,并提高其生存的可能性。随着人类活动和气候变化的影响,鱼类的栖息地严重改变,同时鱼类化学通讯网络也受到严重影响。鱼类完成繁殖、觅食、寻找栖息地等生存活动都会受到化学通讯的影响,然而人类活动导致的环境变化如修建堤坝、湿地公园等给鱼类化学通讯带来极大的挑战。此外,捕食作用也是影响个体生存的重要环境因素之一,捕食者对猎物的影响可以提高或降低猎物的部分激素水平、增加逃逸速度、增强其逃逸能力。由于自然环境的复杂多变,鱼类的反捕食行为是可塑的。在未知的环境中,猎物须在食物诱惑和被捕食风险之间进行权衡,为了提高觅食安全系数,猎物要根据被捕食的风险程度而调整其反捕食响应策略^[28]。鱼类可以通过两种方式调节反捕食响

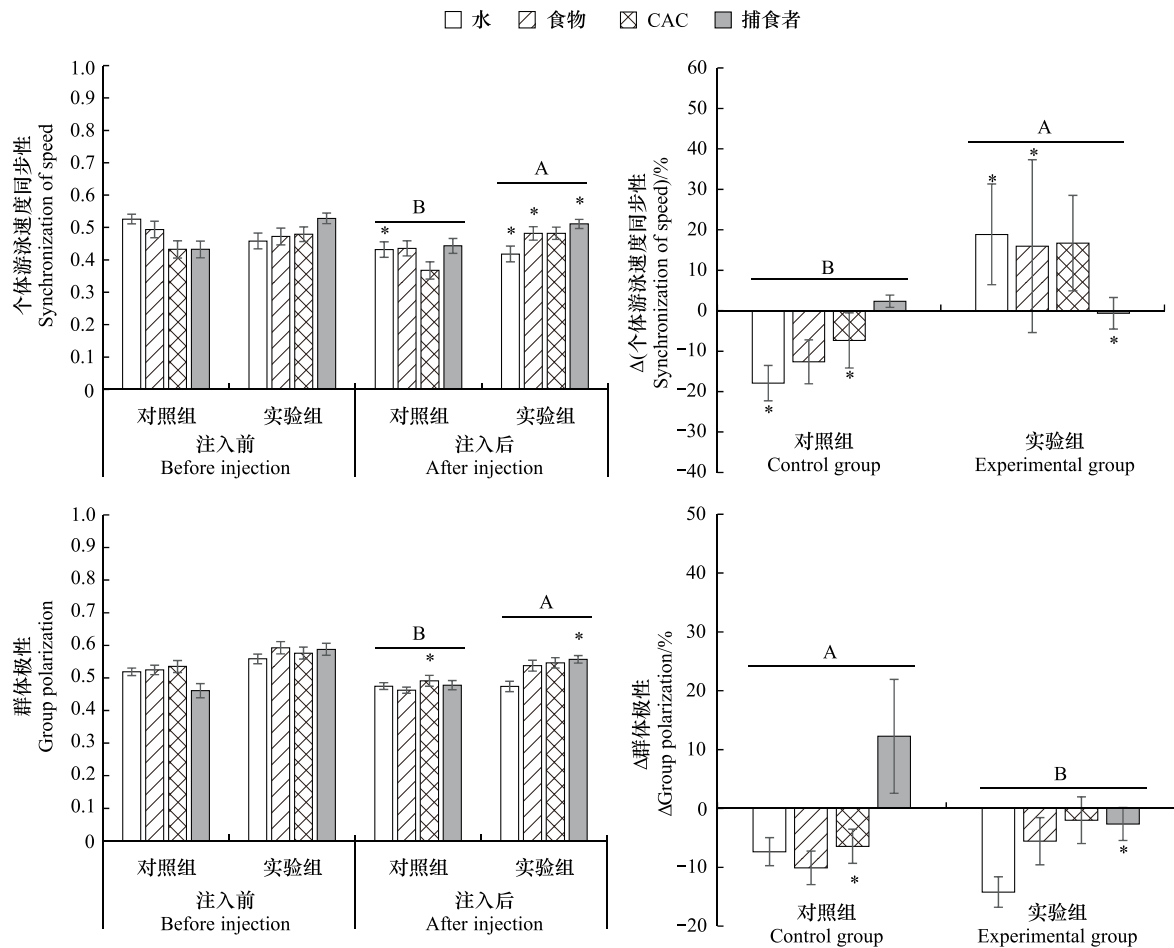


图6 群体测试的鲫鱼鱼个体游泳速度同步性和群体极性的变化特征

Fig.6 Changes in synchronization of speed and group polarization of juvenile crucian carp tested in groups after chemical pheromones injection

* 表示在添加化学信息素前后的参数差异 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同捕食者处理的鲫幼鱼在添加化学信息素后有显著差异 ($P < 0.05$)

应,一种是通过外界刺激(比如同伴鱼释放的化学信息)快速转化为反捕食本领;另一种是由内部激素控制。只有当个体的反捕食行为与所遭受的捕食风险一致时,才能在觅食过程中获得最大资源。例如,在食物资源匮乏、日照时间不足、温度不稳定等情况下,鱼类会避开危险系数高的区域寻找栖息地,提高运动速度;而当环境条件改变后,鱼类也会做出相应的行为响应。因此鱼类的反捕食策略通常根据环境的改变而变化。本研究发现,无捕食者胁迫处理组中,单尾测试的鲫幼鱼对四种化学信息素(水、食物、CAC、捕食者)均有明显的行为响应,具体表现为在此对照组中加入捕食者信息素后的个体游泳速度和群体运动时间比变化率显著高于加入食物信息素,加入其他三种信息素(水、食物、捕食者)后的个体游泳速度和群体运动时间比均有显著变化;并且在对照组中,加入化学信息素后单尾测试的鲫幼鱼静止时间均有显著变化,而实验组对化学信息素未表现出明显的预警行为响应。这与之之前关于高体鲫化学预警信息行为响应的研究结果相反^[26]。这可能与本研究用于化学信息素制备的水体均用相同时间曝气的自来水,并未有效消除水体中的氧化物质次氯酸钠的潜在作用有关。此外,当环境中没有捕食者存在或者没有明确风险时,猎物鱼的反捕食响应较弱;相反,当存在捕食者时,其反捕食响应会随之提高^[29]。本研究结果发现无捕食者存在时,鲫幼鱼个体的反捕食响应相对较强。其可能原因一是由于驯化期间捕食者的较高频率捕食作用而向共同的生存水体释放了化学预警信息,虽然鲫幼鱼经历了一定强度的非致命性的捕食胁迫,导致了这些鱼接受环境刺激的频率和强度明显大于对照组

的鱼,可能具有一定的习惯化作用,但该室内驯化条件可能提高了鲫幼鱼面对未知环境的探索能力和勇敢性;二是在自然水体中,鲫幼鱼接受到捕食者信息或化学预警信息的频率和强度理论上远小于本研究的捕食者驯化条件,并且水体流动较快、水的体积更大,而本研究中循环控温水槽的驯化水体体积相对较小且其中的信息素的浓度和更新频率也较低。因此,当再次接触到化学信息素的时候,它们并不会表现出明显的应激反应或反捕食行为。

在水体环境中不仅只有一种鱼类释放的化学信息,还会有其他鱼类的信息,因此鱼类应该具有能够识别出同种 CAC 的能力并做出行为反应,并且对异种 CAC 也应具有感知辨别能力。目前的相关研究表明,物种对不同来源信息的应答不尽相同。通常认为,物种对同种 CAC 的应答反应较强烈,对异种预警信息的响应程度随着发育程度的增加而减少^[30]。虽然对异种鱼释放的 CAC 不如对同种鱼释放的 CAC 表现明显,但是异种 CAC 可能会提供更多的捕食风险信息^[31]。例如,长腹𩚰鰕虎鱼(*Bathygobius soporator*)在面对捕食者信息和同种 CAC 的混合信息时,其反捕食响应会增加^[32]。然而我们的研究结果与上述研究结论相反,在本研究对照组中,加入 CAC 的单尾测试鲫幼鱼个体游泳速度与加入捕食者信息素的个体游泳速度没有显著差异;加入捕食者信息素后单尾测试的鲫幼鱼个体游泳速度显著增加,而加入 CAC 后没有显著变化。此外,在实验组中,加入捕食者信息素后单尾测试的鲫幼鱼个体移动距离存在显著差异,而对 CAC 没有明显变化。表明在捕食胁迫环境中,鲫幼鱼个体对捕食者信息素有强烈的防御反应,却对同种 CAC 无行为应答。

3.2 捕食者胁迫和化学信息素对鲫幼鱼群体行为的影响

群体生活付出的成本和获得的收益可能与群体中个体空间位置有关^[33]。处于群体前方的个体由于视野开阔通常具有较高的觅食率,但是处于群体领头位置的个体可能会产生更高的能量消耗^[34]。处于领头位置的个体受到更多捕食者的威胁和未知的风险,因此鱼群会表现出复杂的运动和集群行为以应对风险,例如快速逃跑、协调性降低、个体间距离增大等。这些群体水平的特征为鱼群提供运动优势,并通过信息交流执行特定的行为反应,例如改变运动方向和转弯速度,避免与群体成员或者环境障碍物发生冲撞^[33]。此外,环境也是改变群体运动的重要因素。在自然环境中,群体生活在不同程度的捕食胁迫中,会产生不同的生理行为,来自高捕食胁迫环境的鱼类可能会保持一种持续的生理准备状态,如提高警惕以躲避捕食者攻击。在栖息地的选择上,鱼类会通过选择低捕食压力胁迫的栖息地来逃避捕食者,而环境中的化学信息素对保持集群行为有重要影响,猎物鱼可以通过环境中的化学预警信息调整运动状态。本研究发现,在实验组中,加入化学信息素后群体的个体游泳速度和群体运动速度的变化趋势一致,并且捕食胁迫使群体的个体游泳速度和群体运动速度均显著高于对照组,表明捕食胁迫和化学信息素对群体的运动速度有显著影响。在捕食胁迫环境中的鱼类通过增加游泳速度和改变运动方向躲避捕食者,较高的加速运动和灵活的方向改变是增加逃逸成功概率的关键^[35]。

本研究发现,在有捕食者胁迫处理组中,加入食物信息素和 CAC 后群体的个体间距离和最近邻距离均显著增大,然而对照组没有显著变化,表明捕食胁迫和化学信息素降低鲫幼鱼的群体凝聚力。本研究中,在捕食胁迫环境中加入食物信息素和 CAC 后,群体凝聚力降低,可能的原因是捕食胁迫环境中的个体长期处于预警状态中,当环境中加入食物信息素后,会使其增加个体游泳速度去觅食,会导致群体更加松散,以至于凝聚力降低。并且加入 CAC 后,由于实验鱼长期处于捕食胁迫环境中,对捕食者信息的敏感度更强,可能会降低对同种 CAC 的预警响应。有研究者提出集群行为会因为环境的变化而改变,随着捕食风险的增加,群体的凝聚力随着增加,然而当环境中加入食物后,群体会更加分散导致凝聚力降低^[36]。但是来自高捕食胁迫环境中的孔雀鱼个体间距离却缩短,因此研究者认为在捕食压力下,面对食物资源或同种 CAC 增加个体间距离是增加觅食机会和躲避捕食者的一种行为策略^[37]。此外,在无捕食者的对照中,加入 CAC 后群体测试的鲫幼鱼个体运动速度同步性和群体极性均显著下降;有捕食者的实验组中,加入捕食者信息素后群体测试的鲫幼鱼个体运动速度同步性和群体极性也显著下降,表明 CAC 和捕食者信息素会降低鲫幼鱼的群体协调性。说明化学信息素增加了群体内部运动速度的分化,无论是否处于捕食胁迫环境中,鲫幼鱼分别面对 CAC 和捕食者信

息均表现出预警响应,增加了运动速度和分配更多的精力去探索未知的捕食风险而使群体更加混乱,导致群体协调性降低。

4 结论

本研究发现,在单尾测试中对照组对化学预警信息的行为响应较实验组更加显著,并且在实验组中,加入捕食者信息后的个体移动距离较加入 CAC 后显著,表明捕食胁迫会降低鲫幼鱼个体对化学信息素的行为响应。而在群体测试中,捕食胁迫和化学信息素均会影响鲫幼鱼的群体凝聚力和协调性,并且比较个体行为和集群行为中的个体游泳速度,发现捕食者胁迫和化学信息素对集群行为的影响更加显著。值得注意的是,鱼类个体接触在到化学信息素后会将自身的这种预警行为响应传递给未接触到化学信息素的同伴鱼,可能导致这些同伴鱼迅速采取了同样的防御行为。因此,在本研究中发现单尾测试在面对化学信息素的行为表现较群体测试弱,可能的原因是群体中存在恐惧的社会传染,导致集群行为的变化程度更加明显。这一重要发现为深入理解化学预警信息对集群行为的影响提供了一个新的研究视角,也给研究人员全面剖析集群行为的影响因素提供了的启示。

参考文献 (References):

- [1] Shaw E. Schooling fishes. *American Scientist*, 1978, 66(2): 166-175.
- [2] Whiteside M A, Langley E J G, Madden J R. Males and females differentially adjust vigilance levels as group size increases: effect on optimal group size. *Animal Behaviour*, 2016, 118: 11-18.
- [3] Parrish J K, Edelstein-Keshet L. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 1999, 284(5411): 99-101.
- [4] Treherne J E, Foster W A. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the trawler effect. *Animal Behaviour*, 1981, 29(3): 911-917.
- [5] Killen S S, Marras S, Steffensen J F, McKenzie D J. Aerobic capacity influences the spatial position of individuals within fish schools. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1727): 357-364.
- [6] Rodgers G M, Downing B, Morrell L J. Prey body size mediates the predation risk associated with being "odd". *Behavioral Ecology*, 2015, 26(1): 242-246.
- [7] 周应祺, 王军, 钱卫国, 曹道梅, 张仲秋, 柳玲飞. 鱼类集群行为的研究进展. *上海海洋大学学报*, 2013, 22(5): 734-743.
- [8] Brown C R, Brown M B. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*, 1986, 67(5): 1206-1218.
- [9] Herbert-Read J E, Perna A, Mann R P, Schaefer T M, Sumpter D J T, Ward A J W. Inferring the rules of interaction of shoaling fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(46): 18726-18731.
- [10] 石小涛, 王博, 王雪, 陈求稳, 白艳勤, 高柱, 涂志英, 刘德富. 胭脂鱼早期发育过程中集群行为的形成. *水产学报*, 2013, 37(5): 705-710.
- [11] Clark P J, Evans F C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 1954, 35(4): 445-453.
- [12] Jolles J W, Boogert N J, Sridhar V H, Couzin I D, Manica A. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish. *Current Biology*, 2017, 27(18): 2862-2868.e7.
- [13] Wisenden B D, Millard M C. Aquatic flatworms use chemical cues from injured conspecifics to assess predation risk and to associate risk with novel cues. *Animal Behaviour*, 2001, 62(4): 761-766.
- [14] Elvidge C K, Brown G E. Size-based differences determine the contextual value of risky information in heterospecific information use. *Animal Behaviour*, 2015, 102: 7-14.
- [15] Wisenden B D. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2000, 355(1401): 1205-1208.
- [16] Frisch K. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 1942, 29(1): 46-145.
- [17] Smith R J F. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1992, 2: 33-63.
- [18] Schoeppner N M, Relyea R A. Damage, digestion, and defence: the roles of alarm cues and kairomones for inducing prey defences. *Ecology Letters*, 2005, 8(5): 505-512.
- [19] Wisenden B D, Anderson C M, Hanson K A, Johnson M I M, Stockwell C A. Acquired predator recognition via epidermal alarm cues but not

- dietary alarm cues by isolated pupfish. *Royal Society Open Science*, 2023, 10(9): 230444.
- [20] Barkhymer A J, Garrett S G, Wisenden B D. Olfactorily-mediated cortisol response to chemical alarm cues in zebrafish *Danio rerio*. *Journal of Fish Biology*, 2019, 95(1): 287-292.
- [21] Sanches F H C, Miyai C A, Pinho-Neto C F, Barreto R E. Stress responses to chemical alarm cues in Nile Tilapia. *Physiology & Behavior*, 2015, 149: 8-13.
- [22] Casillas E, Smith L S. Effect of stress on blood coagulation and haematology in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Fish Biology*, 1977, 10(5): 481-491.
- [23] Kats L B, Dill L M. The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Écoscience*, 1998, 5(3): 361-394.
- [24] Oliveira R F, Faustino A I. Social information use in threat perception: social buffering, contagion and facilitation of alarm responses. *Communicative & Integrative Biology*, 2017, 10(3): e1325049.
- [25] Pinho J S, Castilho M, Sollari J S, Oliveira R F. Innate chemical, but not visual, threat cues have been co-opted as unconditioned stimulus for social fear learning in zebrafish. *Genes, Brain, and Behavior*, 2020, 19(8): e12688.
- [26] 张宁, 夏继刚. 不同生活史阶段高体鲫化学预警通讯及其环境依赖性. *中国水产科学*, 2021, 28(10): 1303-1310.
- [27] 李武新, 马辉煌, 于长喧, 刘霜, 雷家鸣, 曾令清. 水体升温 and 生态情境对异育银鲫群体行为的影响. *生态学报*, 2022, 42(22): 9359-9370.
- [28] Walzer A, Schausberger P. Phenotypic plasticity in anti-intraguild predator strategies: mite larvae adjust their behaviours according to vulnerability and predation risk. *Experimental and Applied Acarology*, 2013, 60(1): 95-115.
- [29] Meuthen D, Ferrari M C O, Lane T, Chivers D P. High background risk induces risk allocation rather than generalized neophobia in the fathead minnow. *Behavioral Ecology*, 2019, 30(5): 1416-1424.
- [30] Kelly J M, Adrian J C, Brown G E. Can the ratio of aromatic skeletons explain cross-species responses within evolutionarily conserved ostariophysan alarm cues?: testing the purine-ratio hypothesis. *Chemoecology*, 2006, 16(2): 93-96.
- [31] Seppänen J T, Forsman J T, Mönkkönen M, Thomson R L. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*, 2007, 88(7): 1622-1633.
- [32] Pereira R T, Leutz J A C M, Valença-Silva G, Barcellos L J G, Barreto R E. Ventilation responses to predator odors and conspecific chemical alarm cues in the frillfin goby. *Physiology & Behavior*, 2017, 179: 319-323.
- [33] Krause J, Ruxton G D. *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- [34] DeBlois E M, Rose G A. Cross-shoal variability in the feeding habits of migrating Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Oecologia*, 1996, 108(1): 192-196.
- [35] 贺晓科. 摄食和饥饿对南方鲇(*Silurus meridionalis*)幼鱼快速启动能力及隐匿行为的影响[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2012.
- [36] Hoare D J, Couzin I D, Godin J G J, Krause J. Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, 2004, 67(1): 155-164.
- [37] Vanesyan A, Rodd F H, Ryu W S. Tracking the startle response of guppies *Poecilia reticulata* in three dimensions. *Journal of Fish Biology*, 2015, 87(4): 981-999.