

DOI: 10.20103/j.stxb.202411122770

赵浩翔, 郑雪丽, 彭敏锐, 夏继刚. 高体鲮代谢与行为表型的昼夜差异及捕食者效应. 生态学报, 2025, 45(18): - .

Zhao H X, Zheng X L, Peng M R, Xia J G. Day-night differences and the predator effects on metabolic and behavioral plasticity of *Rhodeus ocellatus*. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(18): - .

高体鲮代谢与行为表型的昼夜差异及捕食者效应

赵浩翔^{1,2}, 郑雪丽¹, 彭敏锐¹, 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 重庆师范大学进化生理与行为学实验室, 动物生物学重庆市高校重点实验室, 淡水鱼类资源保护与利用重庆市重点实验室, 重庆 401331

摘要:表型可塑性是生物适应环境变化的重要机制,而不同环境变化对鱼类生理功能可能存在相悖的需求,昼夜差异与捕食者效应交互作用如何影响鱼类表型性状是一个有趣且重要的科学问题。以淡水生态系统常见的高体鲮(*Rhodeus ocellatus*)为猎物鱼,选取乌鳢(*Channa argus*)为捕食者并以鲫鱼(*Carassius auratus*)作为非捕食者对照处理,设置空白对照组、捕食者处理组、非捕食者对照组,进行为期 6 个月的同质园实验。之后,分别在日间和夜间测定不同处理组高体鲮的代谢性能[日常代谢率(Routine metabolic rate, RMR_{out})、最大代谢率(Maximal metabolic rate, MMR)、代谢空间(Metabolic scope, MS)]、无氧运动能力[运动力竭时间、代谢率到达峰值时间、运动后过量耗氧(Excess post-exercise oxygen consumption, EPOC)、EPOC 恢复历时、EPOC 总量]、日常行为特征以及化学预警响应。结果显示,(1)捕食者效应和昼夜差异及其交互作用对实验鱼 RMR_{out} 影响显著($P<0.05$)、对 MMR 无显著影响($P>0.05$),昼夜差异显著影响 MS($P<0.05$)而捕食者效应对 MS 无影响($P>0.05$);(2)昼夜差异对实验鱼 EPOC 恢复历时和 EPOC 总量影响显著($P<0.05$),而捕食者效应消除了 EPOC 总量的昼夜差异($P>0.05$);(3)捕食者效应和昼夜差异对实验鱼底栖时间和水面活动时间影响显著($P<0.05$),捕食者效应导致夜间底栖时间下降和日间水面活动时间增加($P<0.05$);(4)捕食者效应显著影响实验鱼化学预警响应($P<0.05$)而昼夜差异对化学预警响应无影响($P>0.05$),捕食风险信息导致猎物鱼静止时间显著增加($P<0.05$)。研究结果提示,高体鲮生理生态性能具有显著的昼夜差异,而捕食者效应可以增强或消除这种差异性;高体鲮代谢与行为表型具有高度的生态可塑性,易受昼夜差异与捕食者效应等群落环境变动的影响。

关键词:表型可塑性;昼夜差异;捕食者效应;代谢率;化学预警通讯

Day-night differences and the predator effects on metabolic and behavioral plasticity of *Rhodeus ocellatus*

ZHAO Haoxiang^{1,2}, ZHENG Xueli¹, PENG Minrui¹, XIA Jigang^{1,2,*}

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

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

Abstract: Phenotypic plasticity represents a crucial mechanism by which organisms adapt to environmental variability; however, conflicting environmental pressures may place opposing demands on fish physiological functions. Understanding how diurnal differences interact with predator effects to influence fish phenotypic traits is thus intriguing and essential. Fish metabolic and behavioral phenotypes, which are important components of their eco-physiological functional traits, are susceptible to diurnal physicochemical environmental changes, such as water temperature fluctuations, and also sensitive to biological environmental changes, such as changes in feeding or predatory pressure. Fish physiology tends to be down-

基金项目:国家自然科学基金面上项目(32470511);重庆市自然科学基金创新发展联合基金(CSTB2024NSCQ-LZX0061);重庆师范大学“博望学者”领军人才计划

收稿日期:2024-11-12; 网络出版日期:2025-00-00

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

regulated at night due to lower temperatures compared to daytime; however, for some prey fish, increased predation pressure at night places higher demands on physiological functions. In this study, a common garden experiment was conducted for 6 months with a blank control group, a non-predator control group, and a predator treatment group, using *Rhodeus ocellatus*, a widely distributed small fish in freshwater ecosystems, as the prey fish, and *Channa argus* as the predator and *Carassius auratus* as the non-predator. After that, the metabolic characteristics, including routine metabolic rate (RMR_{out}), maximal metabolic rate (MMR), metabolic scope (MS), and the anaerobic performance, including exhaustive exercise time, excess post-exercise oxygen consumption (EPOC), EPOC recovery duration, EPOC magnitude, as well as the spontaneous behavior and chemical alarm responses of *R. ocellatus* were measured under diurnal and nocturnal conditions, respectively. The results showed that: (1) Both predator, day-night differences and their interactions had significant effects on RMR_{out} ($P < 0.05$) and non-significant effects on MMR ($P > 0.05$) of *R. ocellatus*. Besides, diurnal differences significantly affected MS ($P < 0.05$) whereas predator treatment had no effect on MS ($P > 0.05$); (2) Day-night differences significantly impacted EPOC recovery duration and EPOC magnitude ($P < 0.05$), while predator effects eliminated the day-night differences in EPOC magnitude ($P > 0.05$); (3) Both predator and day-night differences significantly influenced bottom-dwelling time and the time spent on surface ($P < 0.05$), with predator effects reducing nocturnal bottom-dwelling time and increasing diurnal time spent on surface ($P < 0.05$); (4) Predator treatment imposed significant influence on the chemical alarm responses of *R. ocellatus* ($P < 0.05$) whereas day-night differences had no effect on the chemical alarm responses. The risky chemical cues led to a significant increase in motionless time of *R. ocellatus* under all treatments ($P < 0.05$). The results suggest that the eco-physiological functional traits of *R. ocellatus* have remarkable diurnal variation, which can be enhanced or eliminated by predator effects. We highlighted that both metabolic and behavioral phenotypes of *R. ocellatus* are highly plastic and responsive to changes in community environments, such as diurnal variation and predator effects.

Key Words: phenotypic plasticity; day-night differences; predator effect; metabolic rate; chemical alarm communication

表型可塑性(Phenotypic plasticity)是指同一基因型的个体在不同环境条件下,通过调节形态、生理和行为等表型特征,以适应环境变化的能力^[1-3]。这一现象广泛存在于自然界中,是生物体提高生存和繁殖成功率的重要机制^[4-5]。研究发现,生活在发电厂附近水温较高(30℃)湖泊中的大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)相比于生活在周围正常水温(24℃)湖泊中的同种个体,表现出更高的热耐受阈值和冷耐受阈值^[6];孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)在高捕食压力下表现出更强的警戒行为和较少的社交行为,而在捕食者较少的水域中则表现出更高的社交性与活跃度^[7]。可见,鱼类作为水生生态系统中的关键类群,表现出显著的表型可塑性,特别是在应对水温波动和捕食压力等环境因素时,能够通过调整代谢率和行为策略以提升生存适合度^[8-10]。研究鱼类在昼夜节律与捕食压力双重作用下的代谢与行为表型可塑性,对于理解鱼类面对复杂环境的生态适应策略具有重要意义。

在自然环境中,鱼类通常同时面临昼夜节律和捕食压力变化的双重影响。昼夜节律是生物适应自然光周期和温度变化的关键机制^[11-12]。对于鱼类而言,昼夜节律调节其代谢水平和行为模式,反映了鱼类对自然光照环境和水温变化的响应^[13-14]。通常,鱼类在日间表现出较高的代谢率和行为活动,而夜间则由于温度和光照度的降低,代谢水平和行为活动显著下降。例如,墨西哥盲鱼(*Astyanax mexicanus*)日间的氧气消耗量比夜间高出约20%^[15];斑马鱼(*Danio rerio*)在日间摄食和活动性显著增强,夜间则进入相对静止的状态^[16]。然而,昼夜节律对鱼类代谢与行为的影响因物种、生态位及生活史特征的不同而有所差异^[17],一些夜行性鱼类在夜间则可能表现出更高的代谢率和捕食频率。例如,南方鲂(*Silurus meridionalis*)作为典型的昼伏夜出鱼类,其夜间标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)比日间高出27%^[18]。这种节律性调节有助于鱼类更有效地分配能量以适应环境变化^[19]。另一方面,伴随温度等昼夜节律的变化,捕食压力变化也会对猎物鱼生理

与行为产生重要影响^[20-22]。Lehtiniemi 发现三刺鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 所处环境存在捕食者时,为保持较高的警惕性,其游泳活动减少了 38%,觅食行为减少了 39%^[23]。这些反应不仅是行为上的改变,还伴随有生理上的调整,特别是代谢率的变化^[24-25]。研究表明,在捕食者存在时,中华倒刺鲃 (*Spinibarbus sinensis*) 幼鱼日常代谢率 (Routine Metabolic Rate, RMR_{rout}) 显著升高^[26],宽鳍鱲 (*Zacco platypus*) 的代谢空间 (Metabolic scope, MS) 明显降低^[25]。此外,鱼类还可以通过感知环境中的化学预警信息 (Chemical alarm cues, CAC) 来调整其代谢和行为^[27-29]。这些化学信号通常由同类受到捕食者攻击时释放,能有效预警其他个体,从而促使它们表现出更强的反捕食行为^[30-32]。

尽管昼夜节律与捕食压力对鱼类代谢和行为的单一作用已有较多研究,但二者交互作用对鱼类表型可塑性的影响仍缺乏系统性探讨。值得注意的是,猎物鱼一方面在遭遇夜间低温时会下调生理机能,而另一方面在遭遇夜间捕食压力增加时又需要通过上调生理机能来保持一定的警觉性以及快速逃逸能力从而降低被捕食风险^[33-34],因此猎物鱼生理与行为表型在不同捕食压力下表现出何种昼夜调节模式是一个有趣而值得探究的科学问题。

高体鳊 (*Rhodeus ocellatus*)、鲫鱼 (*Carassius auratus*)、乌鳢 (*Channa argus*) 是淡水生态系统中的常见鱼类,主要栖息于透明度不高、缓流或静止的中下层以及底层水域^[22, 35-36]。调查研究发现,乌鳢昼伏夜出,成体以小型鱼类为主要食物,作为凶猛的肉食性鱼类是引起高体鳊捕食压力的主要来源^[36];然而夜间温度下降又导致高体鳊的生理机能下调。这种夜间捕食压力下“降温抑制-捕食激活”的矛盾生理需求迫使高体鳊可能通过表型可塑性平衡能量分配与行为响应策略,因此该物种可作为鱼类表型可塑性研究的理想模型。本研究通过模拟自然捕食情境,设置空白对照组、捕食者处理组 (乌鳢) 和非捕食者对照 (鲫鱼),探讨昼夜节律与捕食压力及其交互作用对高体鳊代谢与行为表型的影响,旨在揭示该物种代谢与行为表型的昼夜差异及捕食者效应,为鱼类表型可塑性以及水域生态系统捕食者-猎物种间关系动态研究提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 实验鱼

高体鳊、鲫鱼、乌鳢均于 2020 年 1 月底采集自重庆师范大学三春湖水域 (29°61'N, 106°30'E; 该水域生态系统已稳定存在 15 年以上,面积约 70 余 hm^2)。将采集到的高体鳊转移至实验室野外研究基地三个相同规格的生态池 (5.5 m×4.3 m×1.3 m, 水深 0.7 m), 每个水池内随机放入 1000 尾高体鳊 (雌:雄 = 1:1; 性二态显著, 雌性体色较淡、繁殖期产卵管显著延长, 雄性体色丰富、艳丽、体高比更大)。生态池内环境模拟实验鱼的自然生境, 分别在每个水池内放置 45 个背角无齿蚌 (*Anodonta woodiana*), 用以改善生态池底质环境并为高体鳊提供适宜繁殖场所。为使池内水体理化环境与实验鱼自然生境基本保持一致, 生态池内的水体起初抽取自实验鱼采集水体三春湖, 之后每周定期更换 10% 水体 1 次, 以维持水质的相对稳定性。

1.2 实验设计

采用同质园实验分别对三个生态池给予空白对照、捕食者 (乌鳢; 实地调研发现乌鳢是高体鳊的主要捕食压力来源) 和非捕食者对照 (鲫鱼) 处理。其中, 非捕食者处理投放 2 尾鲫鱼 (19.8 cm、212.84 g; 16.2 cm、107.04 g; 规格与乌鳢相近、用于消除/平衡捕食者日常物理扰动的效应); 捕食者处理组投放 2 尾乌鳢 (28.3 cm、210.3 g; 21.2 cm、158.8 g)。选择投放 2 尾捕食者的主要原因是: (1) 提供稳定且可持续的捕食压力, (2) 避免多捕食者过度捕食造成猎物种群数量显著下降, (3) 避免单一捕食者个体差异对实验结果的影响。实验处理 6 个月后, 随机选取各处理组中机体状况良好、大小相近的高体鳊 (F0, 雌:雄 = 1:1), 分别于日间 (14:00—17:00) 和夜间 (01:00—04:00) 对其代谢 ($n=12$) 与行为 ($n=12$) 表型进行测定。测试时间段的选取依据实验测定前对生态池内连续多日的温度测量结果而定, 该两个时间段温度相对稳定 (0.5℃ 以内) 且昼夜温差大 (图 1); 测试期间严格控制光照条件, 日间实验水槽光照强度保持在 65 Lux, 夜间光照强度 <1 Lux。为避免取样应激, 测试前 20 min 采用地笼诱捕法从生态池中采集实验鱼, 地笼内采用特制的双层诱

饵盒放置诱饵(实验鱼可以探测到诱饵被吸引进入地笼但取食不到食物,以避免摄食对实验测定的影响),实验鱼采集后置于小桶内并轻轻转移至实验测定装置。

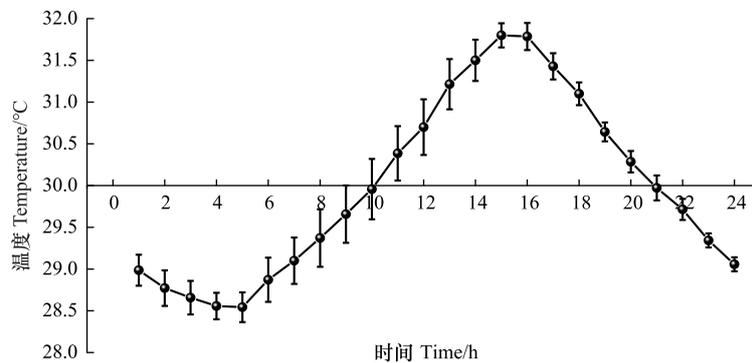


图 1 实验测定期间生态池内连续 7 日的水温变动曲线

Fig.1 Variation of water temperature in the ecological pool for 7 consecutive days during the experimental measurement period

1.3 实验方法

1.3.1 代谢特征测定

测定前,将实验鱼禁食 24 h,之后将单尾实验鱼置于密闭式鱼类临界氧压测定仪的呼吸室(直径 7 cm, 体积 520 mL)中适应 1 h。适应结束后,使用溶氧仪(HQ30d,美国哈希公司)测定呼吸室内环境溶氧水平,每分钟测定一次、连续测定 30 min。实验鱼日常代谢率(Routine Metabolic Rate, RMR_{rouit}) ($\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$)的计算公式如下:

$$RMR_{\text{rouit}} = (DO_1 - DO_2) \times V/m \quad (1)$$

式中, DO_1 为空白对照呼吸室(无鱼)的溶氧值(mg/L), DO_2 为装有实验鱼的呼吸室内的溶氧值(mg/L); V 为呼吸室与实验鱼体积的差值(L); m 为实验鱼的体重(kg)。

随后将实验鱼从呼吸室取出,移至鱼类力竭运动装置的环形水道中(水道外环直径为 50 cm,内环直径为 30 cm,水深为 12 cm),使实验鱼逆流游泳(水流速度为 55 cm/s),直至其达到力竭运动状态(鱼体失去平衡且人工驱赶时不再有明显的应激反应),记录实验鱼力竭运动时间(Exhaustive time)。之后,再次将实验鱼迅速转移至密闭式呼吸室内,连续 30 min 测定呼吸室内的环境溶氧水平,用于测定最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR)和力竭运动后过量耗氧(Excess post-exercise oxygen consumption, EPOC),MMR 的计算公式和方法与 RMR_{rouit} 一致。代谢空间(Metabolic scope, MS)为 MMR 与 RMR_{rouit} 的差值。实验鱼 EPOC 总量($\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$)的计算公式如下:

$$\text{EPOC magnitude} = \sum (MO_{2i} \times \Delta_{ti}) \quad (2)$$

式中, MO_{2i} 为代谢恢复过程各测量时段在 RMR_{rouit} 以上的耗氧率, Δ_{ti} 为代谢恢复过程各次测量的间隔时间。代谢恢复的判定标准为持续测量过程中该尾实验鱼的耗氧率连续 3 次下降到其 RMR_{rouit} 的 110% 以下。

实验结束后,测量实验鱼体重、体长等参数并计算其肥满度(Condition factor, CF; 表 1)。

1.3.2 行为表现测定

乌鳢与鲫鱼化学信息制备 采用隔夜浸泡法,称量乌鳢与鲫鱼的体重(采集自生态池),分别按 1g:150 mL 比例进行浸泡。为了使捕食者信息采集标准化,首先将乌鳢或鲫鱼浸泡 24 h,消除乌鳢排泄物信息对实验的影响,然后再次将乌鳢或鲫鱼转移至含有相同体积的水中浸泡 24 h,浸泡期间禁食。最终收集二次浸泡液并分装至 20 mL 的试管中,放于 4°C 冰箱中保存备用^[27-28]。

高体鳊鱼化学预警信息(CAC)制备 采用破损皮肤组织研磨法制备猎物鱼 CAC。首先将高体鳊鱼(采集自生态池)置于冰袋上断头处死,迅速剥离身体两侧皮肤组织并精确计算其面积大小,加入低温处理过的

水中研磨,最终配制成 10 mL/cm^2 的目标溶液。将 CAC 溶液分装于 20 mL 的试管中,放于 4°C 冰箱中保存备用^[29-30]。

行为表现测定 化学预警行为测定装置(自制)主体为方形水槽($60 \text{ cm} \times 11 \text{ cm} \times 36 \text{ cm}$),外侧用黑色记号笔标记出底栖行为判定线(距底部 5 cm 处)和水面活动行为判定线(距水面 5 cm 处)。装置前方 1 m 处架设与电脑连接的用海康威视红外摄像头实时监控并录制实验鱼的行为。将单尾实验鱼移至装置并给予 15 min 的适应期,适应结束后,拍摄记录各组实验鱼的自发行为,时长 5 min (Pre-test); 5 min 后分别使用注射器将 20 ml 对照(水)、捕食者信息(乌鳢)、非捕食者信息(鲫鱼)、猎物鱼化学预警信息(高体鲮 CAC)通过软管缓慢推入实验水槽(操作时长为 30 s);注射完成后,继续录制实验鱼的化学预警行为,时长 5 min (Post-test)。视频录制完成后,分析各组实验鱼的行为特征并记录体重、体长等参数(表 1)。各行为参数的判断标准为(1)静止时间:实验鱼保持静止不动的累积时间;(2)底栖时间:实验鱼位于距离水槽底部 5 cm 范围内的累积时间;(3)水面活动时间:实验鱼位于距离实验水面 5 cm 范围内的累积时间。

1.4 数据提取与分析

使用 SPSS 26.0 软件进行显著性分析。首先对实验数据进行正态性(Shapiro-Wilk test)检验和方差齐性检验。若数据满足正态性和方差齐性,采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验昼夜差异及捕食者效应对实验鱼代谢表型的影响,三因素方差分析(Three-way ANOVA)检验昼夜差异、捕食者效应与化学信息对实验鱼化学预警行为的影响, t 检验分析不同处理组实验鱼代谢与化学预警行为的昼夜差异。若数据不满足正态性和方差齐性,则用 R 语言(R 4.0.2)中的“lmPerm”包进行双因素方差分析和三因素方差分析。数据以平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE)表示,显著性水平设定在 $P < 0.05$ 。

表 1 实验鱼形态参数(平均值 \pm 标准误)

Table 1 Morphological parameters of the experimental fish (Mean \pm SE)

处理 Treatment	昼夜 Day-night	代谢特征测定 Measurement for metabolic characteristics				行为表现测定 Measurement for behavioral performance			
		样本量 N Sample size	体重/g Body mass	体长/cm Body length	肥满度 CF Condition factor	样本量 N Sample size	体重/g Body mass	体长/cm Body length	肥满度 CF Condition factor
		空白对照组 Control group	昼	$N = 12$	3.01 ± 0.08	5.33 ± 0.07	1.99 ± 0.05	$N = 48$	2.25 ± 0.04
	夜	$N = 12$	2.68 ± 0.11	5.06 ± 0.04	2.06 ± 0.06	$N = 48$	2.15 ± 0.05	4.84 ± 0.05	1.91 ± 0.04
非捕食者组 Non-predator group	昼	$N = 12$	3.23 ± 0.08	5.19 ± 0.07	2.32 ± 0.08	$N = 48$	2.24 ± 0.05	4.80 ± 0.04	2.05 ± 0.05
	夜	$N = 12$	3.42 ± 0.16	5.14 ± 0.13	2.56 ± 0.15	$N = 48$	2.28 ± 0.04	4.85 ± 0.05	2.02 ± 0.05
捕食者组 Predator group	昼	$N = 12$	2.73 ± 0.09	5.25 ± 0.06	1.91 ± 0.10	$N = 48$	2.24 ± 0.07	4.91 ± 0.06	1.89 ± 0.04
	夜	$N = 12$	2.67 ± 0.06	5.43 ± 0.05	1.68 ± 0.05	$N = 48$	2.21 ± 0.08	4.97 ± 0.05	1.79 ± 0.05

2 结果

2.1 高体鲮代谢表型的昼夜差异及捕食者效应

2.1.1 耗氧率曲线

力竭运动后各组实验鱼的耗氧率均在短时间内达到峰值,随后迅速下降并在 $20-30 \text{ min}$ 左右恢复至日常代谢水平。各实验组在前 30 min 内均表现出日间耗氧率高于夜间(图 2),但总体上捕食者组日间和夜间耗氧率的差异相对较小(昼夜代谢曲线更为接近,图 2)。

2.1.2 代谢特征

捕食者效应和昼夜差异及其交互作用对实验鱼 $\text{RMR}_{\text{rouit}}$ 影响显著($P < 0.05$; 表 2)。捕食者效应导致 $\text{RMR}_{\text{rouit}}$ 显著升高($P < 0.05$),且 $\text{RMR}_{\text{rouit}}$ 具有昼夜差异($P < 0.05$),各组均表现为日间 $\text{RMR}_{\text{rouit}}$ 高于夜间($P < 0.05$; 图 3)。捕食者效应和昼夜差异对实验鱼的 MMR 无显著影响($P > 0.05$; 表 2)。昼夜差异显著影响 MS ($P < 0.05$; 表 2)而捕食者效应对 MS 无显著影响($P > 0.05$; 表 2),各组夜间 MS 有高于日间的趋势(图 3)。

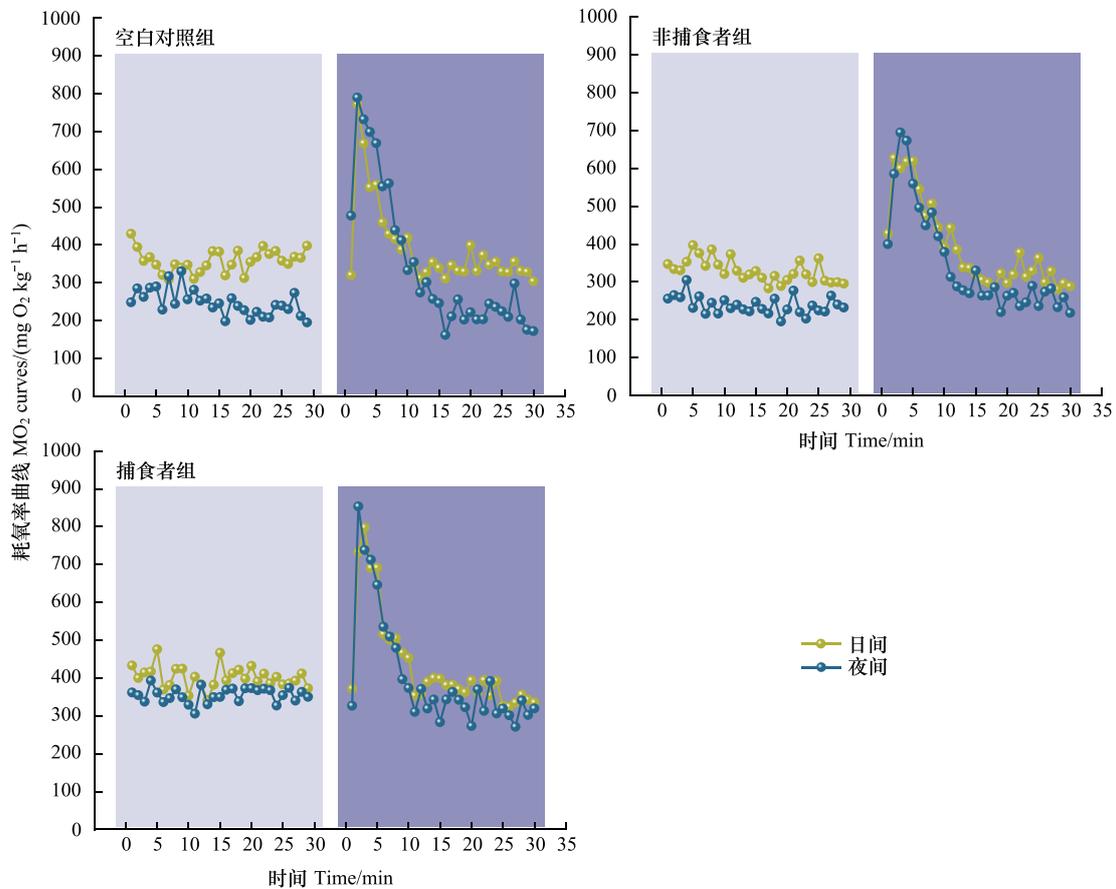


图 2 不同处理组实验鱼力竭运动前后的耗氧率变化曲线

Fig.2 Curves of oxygen consumption rate (MO_2) of the experimental fish in different treatment groups before and after exhaustive exercise

前 30 min (灰白色)为力竭运动前的日常代谢曲线,后 30 min (浅紫色)为力竭运动后的代谢恢复曲线

表 2 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼代谢特征的影响

Table 2 Day-night differences and the predator effects on metabolic characteristics of the experimental fish

因素 Factor	日常代谢率 RMR _{rou}	最大代谢率 MMR	代谢空间 MS
捕食者效应 Predator effect	$F = 20.650, P < 0.001$	$F = 2.449, P = 0.090$	$F = 0.054, P = 0.948$
昼夜差异 Day-night differences	$F = 91.333, P < 0.001$	$F = 0.154, P = 0.696$	$F = 9.368, P = 0.003$
捕食者效应×昼夜差异 Predator effect×Day-night differences	$F = 3.203, P = 0.047$	$F = 0.012, P = 0.989$	$F = 0.297, P = 0.744$

RMR_{rou}: 日常代谢率 Routine metabolic rate; MMR: 最大代谢率 Maximum metabolic rate; MS: 代谢空间 Metabolic scope

2.1.3 力竭运动后过量耗氧

捕食者效应对实验鱼力竭运动时间显著影响($P < 0.001$),昼夜差异对实验鱼 EPOC 恢复历时和 EPOC 总量影响显著($P < 0.05$),二者交互作用对实验鱼力竭运动时间和 EPOC 总量影响显著($P < 0.05$; 表 3)。捕食者组力竭运动时间存在昼夜差异($P < 0.05$),且夜间力竭运动时间高于空白对照组和非捕食者组($P < 0.05$; 图 4)。捕食者效应导致实验鱼日间 EPOC 总量增加而夜间 EPOC 总量减少,同时导致 EPOC 总量的昼夜差异消失($P > 0.05$) (图 4)。

2.2 实验鱼行为表型的昼夜差异及捕食者效应

2.2.1 自发行为

捕食者效应和昼夜差异对实验鱼底栖时间和水面活动时间影响显著($P < 0.05$; 表 4),对静止时间无显著

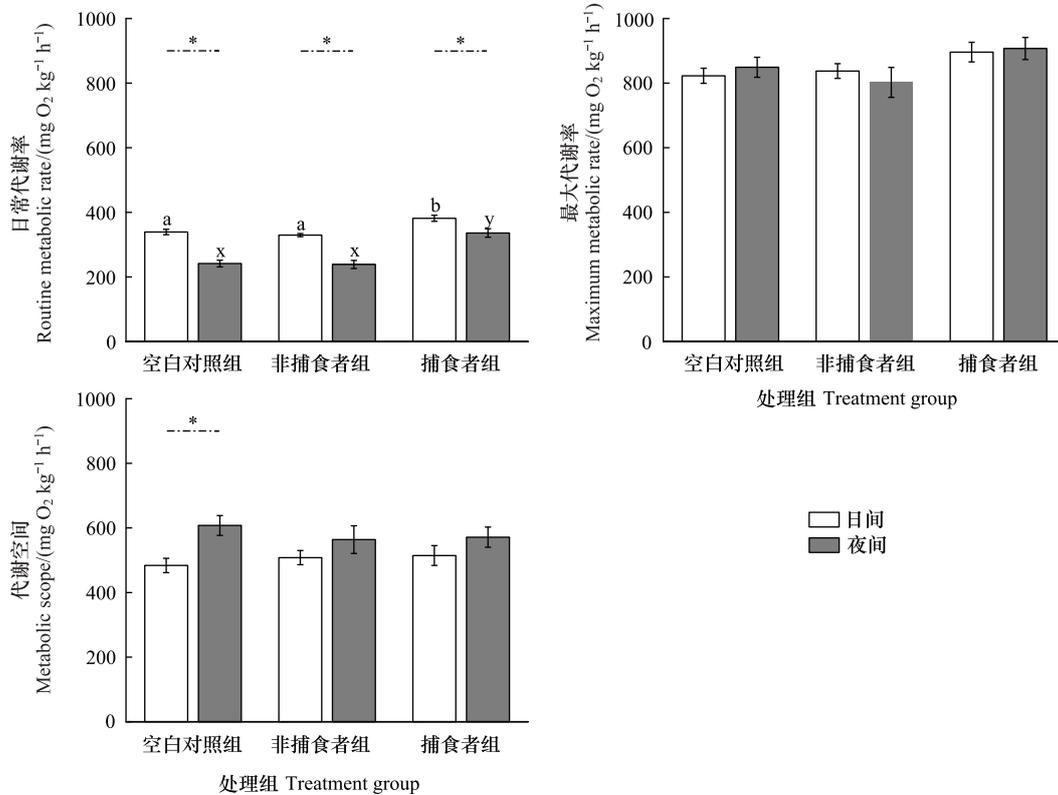


图3 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼代谢特征的影响

Fig.3 Day-night differences and the predator effects on metabolic characteristics of the experimental fish

数据以平均值±标准误 (Mean±SE) 表示, * 表示同一处理组日间和夜间差异显著 ($P<0.05$); a-b 上标字母不同表示日间不同处理组间差异显著 ($P<0.05$); x-y 上标字母不同表示夜间不同处理组间差异显著 ($P<0.05$)

影响 ($P>0.05$; 表4)。捕食者处理导致实验鱼夜间的底栖时间显著下降和日间的水面活动时间显著增加 ($P<0.05$; 图5)。

表3 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼力竭运动后过量耗氧的影响

Table 3 Day-night differences and the predator effects on excess post-exercise oxygen consumption of the experimental fish

因素 Factor	力竭运动时间 Exhaustive time	到达峰值时间 Time to peak	EPOC 恢复历时 EPOC recovery duration	EPOC 总量 EPOC magnitude
捕食者效应 Predator effect	$F=9.667, P<0.001$	$F=0.305, P=0.738$	$F=1.208, P=0.305$	$F=0.204, P=0.816$
昼夜差异 Day-night differences	$F=1.090, P=0.300$	$F=0.061, P=0.805$	$F=5.979, P=0.017$	$F=52.535, P<0.001$
捕食者效应×昼夜差异 Predator effect×Day-night differences	$F=5.136, P=0.009$	$F=0.583, P=0.561$	$F=0.838, P=0.437$	$F=6.925, P=0.002$

EPOC 恢复历时: 力竭运动后过量耗氧恢复历时 Excess post-exercise oxygen consumption recovery duration; EPOC 总量: 力竭运动后过量耗氧总量 Excess post-exercise oxygen consumption magnitude

表4 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼自发行为的影响

Table 4 Day-night differences and the predator effects on spontaneous behavior of the experimental fish

因素 Factor	静止时间 Motionless time	底栖时间 Bottom-dwelling time	水面活动时间 Time spent on surface
捕食者效应 Predator effect	$F=1.685, P=1.187$	$F=7.113, P=0.001$	$F=6.924, P=0.001$
昼夜差异 Day-night differences	$F=0.291, P=0.590$	$F=46.735, P<0.001$	$F=4.908, P=0.028$
捕食者效应×昼夜差异 Predator effect×Day-night differences	$F=0.028, P=0.973$	$F=1.724, P=0.180$	$F=2.016, P=0.135$

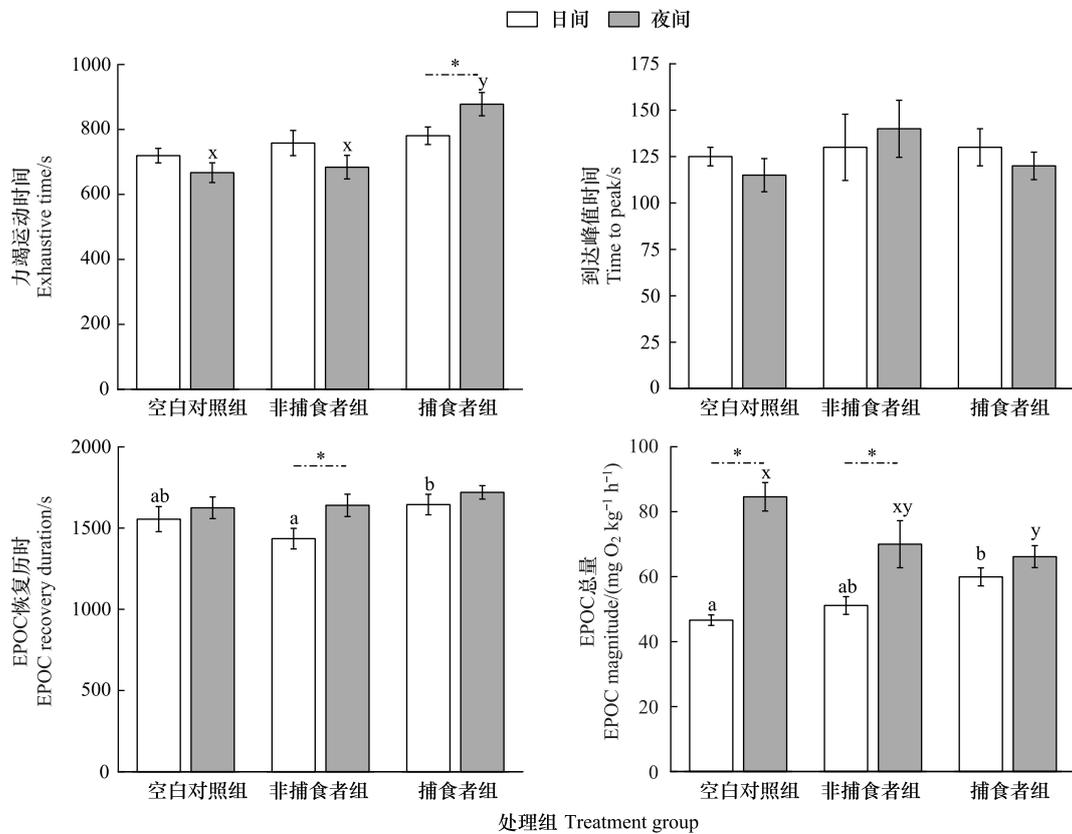


图4 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼力竭运动后过量耗氧的影响

Fig.4 Day-night differences and the predator effects on excess post-exercise oxygen consumption of the experimental fish

数据以平均值±标准误 (Mean±SE) 表示, * 表示同一处理组日间和夜间差异显著 ($P < 0.05$); a-b 无共同上标字母表示日间不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$); x-y 无共同上标字母表示夜间不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2.2 化学预警响应

捕食者效应对实验鱼静止时间的变化和水面活动时间的变化影响显著 ($P < 0.05$; 表 5), 昼夜差异对实验鱼化学预警响应无显著影响 ($P > 0.05$; 表 5), 化学信息对实验鱼静止时间的变化和底栖时间的变化影响显著

表 5 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼化学预警响应的影响

Table 5 Day-night differences and the predator effects on chemical alarm responses of the experimental fish

因素 Factor	静止时间的变化 Change in motionless time	底栖时间的变化 Change in bottom-dwelling time	水面活动时间的变化 Change in time spent on surface
捕食者效应 Predator effect	$F = 4.078, P = 0.018$	$F = 0.649, P = 0.524$	$F = 5.243, P = 0.006$
昼夜差异 Day-night differences	$F = 0.119, P = 0.730$	$F = 1.530, P = 0.217$	$F = 3.016, P = 0.084$
化学信息 Chemical cues	$F = 130.250, P < 0.001$	$F = 16.994, P < 0.001$	$F = 0.750, P = 0.523$
捕食者效应×昼夜差异 Predator effect×Day-night differences	$F = 3.434, P = 0.034$	$F = 1.534, P = 0.218$	$F = 1.013, P = 0.365$
昼夜差异×化学信息 Day-night differences×Chemical cues	$F = 6.983, P < 0.001$	$F = 3.978, P = 0.009$	$F = 0.576, P = 0.631$
捕食者效应×化学信息 Predator effect×Chemical cues	$F = 791, P = 0.578$	$F = 1.570, P = 0.156$	$F = 0.564, P = 0.759$
捕食者效应×昼夜差异×化学信息 Predator effect×Day-night differences×Chemical cues	$F = 2.987, P = 0.008$	$F = 0.719, P = 0.635$	$F = 0.188, P = 0.980$

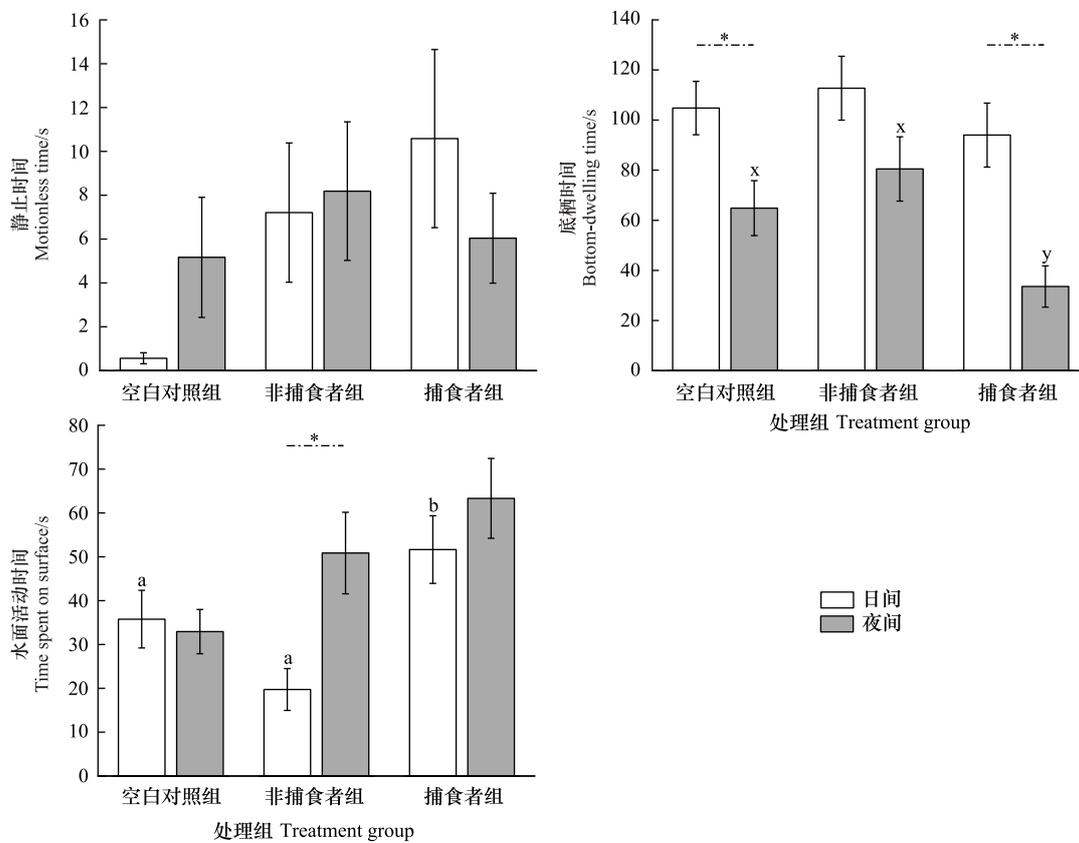


图5 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼自发行为的影响

Fig.5 Day-night differences and the predator effects on spontaneous behavior of the experimental fish

数据以平均值±标准误 (Mean±SE) 表示, * 表示同一处理组日间和夜间差异显著 ($P<0.05$); a-b 上标字母不同表示日间不同处理组间差异显著 ($P<0.05$); x-y 上标字母不同表示夜间不同处理组间差异显著 ($P<0.05$)

($P<0.05$; 表 5)。捕食风险信息(乌鳢化学信息、高体鲮 CAC) 导致各处理组实验鱼静止时间均显著增加 ($P<0.05$; 图 6), 且对夜间实验鱼底栖时间的变化影响显著 ($P<0.05$; 图 6), 但对实验鱼水面活动时间的变化无显著影响 ($P>0.05$; 图 6)。

3 讨论

表型可塑性是生物适应环境异质性的的重要机制。本研究基于同质园实验探究了昼夜差异与捕食者效应对高体鲮代谢和行为表型的影响。研究发现,高体鲮代谢与行为表型具有明显的昼夜差异,而捕食者效应可以消除或进一步加大这种表型差异。研究结果提示,作为淡水生态系统广泛存在的小型鱼类高体鲮的整体生理生态功能具有高度的可塑性。

昼夜节律对鱼类生理性能的调节往往伴随着代谢率的变化。日间由于光照强度和温度的升高,鱼类的日常代谢率往往升高,而夜间则通过降低代谢节约能量以应对温度降低等环境挑战^[37]。本实验中,高体鲮生活水体昼夜温差在 3℃ 以上,研究发现其日间 RMR_{roul} 显著高于夜间,这一结果与之前多数鱼类代谢昼夜变化的研究相吻合^[15-16],证实了昼夜节律对鱼类代谢的显著调控作用。同时,在捕食者存在的情况下,代谢昼夜节律的调节模式发生了明显改变。与空白对照组相比,捕食压力显著提高了实验鱼的 RMR_{roul} ,夜间 RMR_{roul} 的升高尤为明显(增加了 39.1%),这可能与乌鳢夜间捕食行为密切相关^[18]。实验鱼在面临夜间捕食风险增加时,增强了警觉性,夜间 RMR_{roul} 的提升有助于其维持较高的生理机能以应对捕食威胁。徐佳佳等^[26]发现,与无捕食者组相比,捕食者处理导致中华倒刺鲃幼鱼 RMR_{roul} 显著增加了 32%。此外,本研究中捕食者处理对

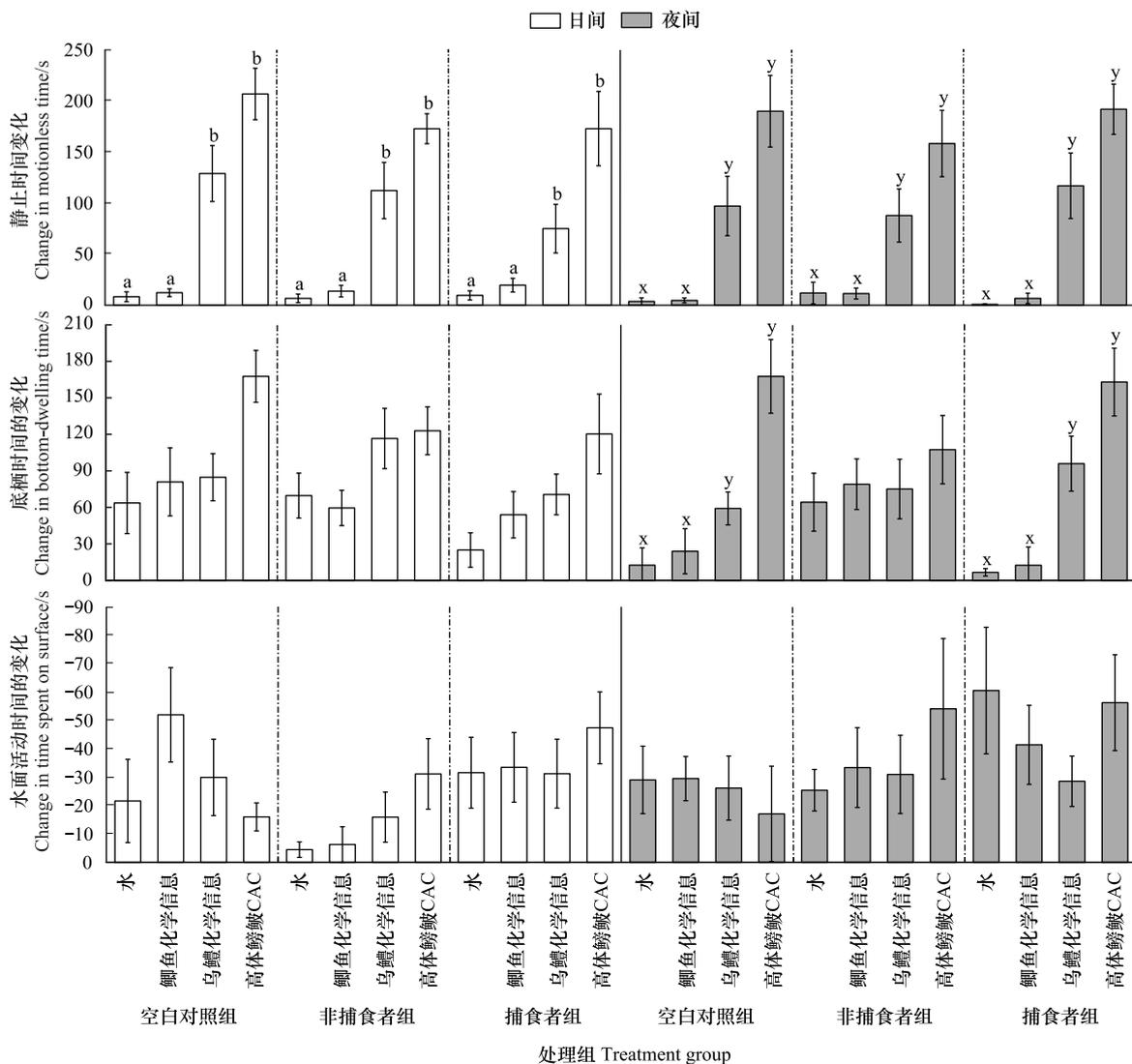


图 6 捕食者效应和昼夜差异对实验鱼化学预警响应的影响

Fig. 6 Day-night differences and the predator effects on chemical alarm responses of the experimental fish

数据以平均值±标准误 (Mean±SE) 表示, *a-b* 上标字母不同表示日间实验鱼对不同化学信息的行为响应差异显著 ($P < 0.05$); *x-y* 上标字母不同表示夜间实验鱼对不同化学信息的行为响应差异显著 ($P < 0.05$)

高体鳊 MMR 无显著影响,但消除了 MS 的昼夜差异,推测高体鳊的代谢上限 (MMR) 对捕食者效应不具有可塑性,在捕食压力下可能主要通过 RMR_{total} 的提升来改善生理机能维持其警觉性和逃逸能力^[25, 38]。

鱼类到达运动力竭的时间是其反映其无氧运动能力的重要指标之一^[39]。本研究中,捕食者处理后高体鳊在夜间的力竭运动时间显著增加。这一现象表明,捕食者效应增强了高体鳊的无氧运动能力,这可能是其对长期夜间捕食压力环境的适应^[40]。EPOC 不仅反映了鱼类的无氧代谢能力,也与鱼类在捕食、逃逸、洄游等生命活动中的运动表现直接相关^[41]。本研究发现,空白对照组和非捕食组的高体鳊 EPOC 总量呈现出明显的昼夜差异(夜间 EPOC 总量高于日间),然而捕食者处理组高体鳊 EPOC 总量并未呈现出昼夜差异,表明捕食者效应消除了昼夜环境波动对高体鳊的生理性能的调节作用,猎物鱼无氧代谢能力对捕食者效应表现出生态可塑性^[42]。此外,鱼类 EPOC 恢复历时也是其反映其无氧运动能力的重要参数,与鱼类代谢恢复与再次运动能力有关。在本研究中,不同处理下高体鳊运动力竭后的耗氧率急剧升高并在 2 min 左右到达峰值,捕食者效应对到达峰值时间和 EPOC 恢复历时均无显著影响,表明猎物鱼的代谢恢复速率对捕食

者效应不具有可塑性。

行为调节是鱼类响应环境变化的重要策略,特别是在捕食压力较高时,鱼类的行为调整尤为重要^[35]。本研究中,捕食者效应和昼夜差异显著影响高体鳊的底栖时间和水面活动时间,面对夜间捕食压力增大的环境胁迫,高体鳊主要采用改变空间分布状态的行为对策,表现为底栖时间减少和水面活动增加(或有增加的趋势)。这种行为调整有助于实验鱼减少与捕食者相遇的机会,从而提高其生存概率^[22]。类似的行为变化在其他鱼类中也有报道,Gotceitas 等人^[43]的研究表明,蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)在引入捕食者大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)后,倾向于迁移至水草密集的区域活动,以减少与捕食者相遇的机会。这些研究共同表明,鱼类在捕食压力下可以通过改变空间分布的行为策略降低被捕食风险。化学预警信息在捕食者-猎物种间关系中起着重要作用,尤其是在夜间,当视觉和其他感官的有效性受到限制时,鱼类依赖嗅觉系统感知捕食者的化学信息以及同伴释放的预警信息,从而调整其行为以规避捕食风险^[44-46]。Vanderpham 等人发现,新西兰鮡塘鳢(*Gobiomorphus cotidianus*)在捕食者存在的情况下对化学预警信息的行为应答显著增强^[47]。本研究表明,各处理组高体鳊均对乌鳢化学信息以及其自身 CAC 表现出极强的反捕食行为,并且捕食者处理导致夜间高体鳊对乌鳢信息表现出更高的化学预警响应。研究结果提示,捕食者效应提高了猎物鱼对风险信号源的敏感性与应答程度,并表现出明显的行为可塑性^[48]。

综上,高体鳊代谢与行为表型均具有显著的昼夜差异,而捕食者效应可以增强或消除昼夜环境波动对高体鳊的生理生态性能的调节作用,高体鳊的 RMR_{out} 、力竭运动时间、EPOC 总量以及表征化学预警响应的静止时间变化等指标均受到昼夜差异与捕食者效应交互作用的影响,表明其代谢与行为表型具有高度的生态可塑性,显示出小尺度日变化的时空动态调节特征。

参考文献 (References):

- [1] Burton T, Ratikainen I I, Einum S. Environmental change and the rate of phenotypic plasticity. *Global Change Biology*, 2022, 28 (18): 5337-5345.
- [2] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 1965, 13(1): 115-55.
- [3] Sultan S E. *Organism and Environment: Ecological Development, Niche Construction, and Adaptation*. New York; Oxford University Press, 2015.
- [4] Forsman A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity*, 2015, 115(4): 276-284.
- [5] Schneider H M. Characterization, costs, cues and future perspectives of phenotypic plasticity. *Annals of Botany*, 2022, 130(2): 131-148.
- [6] White D P, Wahl D H. Growth and physiological responses in largemouth bass populations to environmental warming: Effects of inhabiting chronically heated environments. *Journal of Thermal Biology*, 2020, 88: 102467.
- [7] Crane A L, Demers E E, Feyten L E A, Ramnarine I W, Ramnarine I W, Brown G E. Exploratory decisions of Trinidadian guppies when uncertain about predation risk. *Animal Cognition*, 2022, 25(3): 581-587.
- [8] Oufiero C E, Whitlow K R. The evolution of phenotypic plasticity in fish swimming. *Current Zoology*, 2016, 62(5): 475-488.
- [9] Rodriguez-Dominguez A, Connell S D, Coni E O C, Sasaki M, Booth D J, Nagelkerken I. Phenotypic responses in fish behaviour narrow as climate ramps up. *Climatic Change*, 2022, 171: 1-2.
- [10] Morgan R, Andreassen A H, Asheim E R, Finnøen M H, Dresler G, Brembu T, Loh A, Miest J J, Jutfelt F. Reduced physiological plasticity in a fish adapted to stable temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119 (22): e2201919119.
- [11] Kronfeld-Schor N, Bloch G, Schwartz W J. Animal clocks: when science meets nature. *Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences*, 2013, 280(1765): 20131354.
- [12] Dominoni D M, Borniger J C, Nelson R J. Light at night, clocks and health: from humans to wild organisms. *Biology Letters*, 2016, 12 (2): 20160015.
- [13] Pauers M J, Kuchenbecker J A, Neitz M, Neitz J. Changes in the colour of light cue circadian activity. *Animal Behaviour*, 2012, 83(5): 1143-1151.
- [14] Vera L M, de Alba G, Santos S, Szweczyk T M, Mackenzie S A, Sánchez-Vázquez F J, Planellas S R. Circadian rhythm of preferred temperature in fish: behavioural thermoregulation linked to daily photocycles in zebrafish and Nile tilapia. *Journal of Thermal Biology*, 2023, 113: 103544.
- [15] Moran D, Softley R, Warrant E J. Eyeless Mexican cavefish save energy by eliminating the circadian rhythm in metabolism. *PLOS ONE*, 2014, 9 (9): e107877.
- [16] Krylov V V, Izvekov E I, Pavlova V V, Pankova N A, Osipova E A. Circadian rhythms in zebrafish (*Danio rerio*) behaviour and the sources of their variability. *Biological Reviews*, 2020, 96(3): 785-797.

- [17] Bloch G, Barnes B M, Gerkema M P, Helm B. Animal activity around the clock with no overt circadian rhythms: patterns, mechanisms and adaptive value. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 280(1765): 20130019.
- [18] 曾令清, 付世建, 曹振东. 南方鲇幼鱼标准代谢的昼夜节律. *水产科学*, 2007, 26(10): 539-542.
- [19] Al-Emran M, Zahangir M M, Badruzzaman M, Shahjahan M. Influences of photoperiod on growth and reproduction of farmed fishes-prospects in aquaculture. *Aquaculture Reports*, 2024, 35: 101978.
- [20] Fu C, Cao Z D, Fu S J. Predation experience underlies the relationship between locomotion capability and survival. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 2019, 227: 32-38.
- [21] Lönnstedt O M, McCormick M I, Meekan M G, Ferrari M C O, Chivers D P. Learn and live: predator experience and feeding history determines prey behaviour and survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1736): 2091-2098.
- [22] 付成, 肖玲韬, 赵昕雨, 黄恩梅, 徐佳佳, 王亚, 付世建. 不同捕食者暴露对鲫幼鱼行为、运动和形态特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(11): 4436-4446.
- [23] Lehtiniemi M. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 2005, 66(5): 1285-1299.
- [24] Fu S J, Cao Z D, Yan G J, Fu C, Pang X. Integrating environmental variation, predation pressure, phenotypic plasticity and locomotor performance. *Oecologia*, 2013, 173(2): 343-354.
- [25] Fu C, Fu S J, Yuan X Z, Cao Z D. Predator-driven intra-species variation in locomotion, metabolism and water velocity preference in pale chub (*Zacco platypus*) along a river. *The Journal of Experimental Biology*, 2015, 218(2): 255-264.
- [26] Xu J J, Fu S J, Fu C. Physiological and behavioral stress responses to predators are altered by prior predator experience in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*). *Biology Open*, 2019, 8(5): bio041012.
- [27] 张宁, 夏继刚. 不同生活史阶段高体鲮化学预警通讯及其环境依赖性. *中国水产科学*, 2021, 28(10): 1303-1310.
- [28] Xia J G, Elvidge C K, Cooke S J. Niche separation, ontogeny, and heterospecific alarm responses in centrarchid sunfish. *Behavioral Ecology*, 2018, 29(4): 862-868.
- [29] 夏继刚, 张婧, 刘香, 张宁. 繁殖期 4 种淡水鱼类化学预警行为及其与性腺指数的关联. *生态学报*, 2021, 41(15): 6083-6090.
- [30] 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.
- [31] Zhang N, Elvidge C K, Li Q L, Fu S J, Xia J G. Does mutualism provide additional indirect benefits? Behavioral indicators of chemical communication in a temporally dynamic fish-mussel mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2024, 78(2): 21.
- [32] Xia J G, Cheng M L, Cai R Y, Fu S J, Cooke S J, Elvidge C K. Ontogenetic changes in chemical alarm cue recognition and fast-start performance in guppies (*Poecilia reticulata*). *Ethology*, 2017, 123(12): 916-923.
- [33] Pintos S, Lucon-Xiccato T, Vera L M, Bertolucci C. Daily rhythms in the behavioural stress response of the zebrafish *Danio rerio*. *Physiology & Behavior*, 2023, 268: 114241.
- [34] Lloyd E, Rastogi A, Holtz N, Aaronson B, Albertson R C, Keene A C. Ontogeny and social context regulate the circadian activity patterns of Lake Malawi cichlids. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical Systems and Environmental Physiology*, 2024, 194(3): 299-313.
- [35] 夏继刚, 刘香, 黄艳. 高体鲮化学预警响应与“个性”行为的关联. *生态学报*, 2019, 39(17): 6425-6432.
- [36] 李秦蕾, 刘香, 张宁, 夏静怡, 郑雪丽, 夏继刚. 两种生态相关猎物鱼个性的种间差异及其捕食者效应. *水生生物学报*, 2022, 46(06): 788-795.
- [37] Reeb S G. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2002, 12: 349-371.
- [38] 周龙艳, 李秀明, 付世建. 捕食驯化对胭脂鱼和中华倒刺鲃游泳行为、应激和免疫功能的影响. *水生生物学报*, 2021, 45(5): 1112-1119.
- [39] 张永飞, 黄可人, 罗玉莲, 刘倩莹, 庞旭, 付世建. 力竭运动胁迫对三种鲤科鱼类低氧耐受和热耐受的影响. *水生生物学报*, 2023, 47(12): 1986-1992.
- [40] Fu S J. Flow and stress acclimation both enhance predator avoidance in a common cyprinid fish. *Aquatic Biology*, 2015, 24(1): 1-8.
- [41] 侯起森, 付世建, 黄梯基, 李秀明. 摄食水平对大鲈幼体游泳能力和力竭运动后代谢的影响. *水生生物学报*, 2023, 47(12): 2028-2036.
- [42] Hall A E, Clark T D. Seeing is believing: metabolism provides insight into threat perception for a prey species of coral reef fish. *Animal Behaviour*, 2016, 115: 117-126.
- [43] Gotceitas V. Foraging and predator avoidance: a test of a patch choice model with juvenile bluegill sunfish. *Oecologia*, 1990, 83(3): 346-351.
- [44] Bourret S L, Caudill C C, Keefer M L. Diversity of juvenile Chinook salmon life history pathways. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2016, 26(3): 375-403.
- [45] Chung-Davidson Y W, Huertas M, Li W M. A Review of Research in Fish Pheromones. In: Breithaupt T, Thiel M (eds), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, NY, 2010.
- [46] Roggatz C C, Saha M, Blanchard S, Schirmacher P, Fink P, Verheggen F, Hardege JD. Becoming nose - blind-Climate change impacts on chemical communication. *Global Change Biology*, 2022, 28(15): 4495-4505.
- [47] Vanderpham J P, Nakagawa S, Closs G P. Diel variation in use of cover and feeding activity of a benthic freshwater fish in response to olfactory cues of a diurnal predator. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 93(4): 547-556.
- [48] Porteus C S, Hubbard P C, Webster T M U, van Aerie R, Canário A V M, Santos E M, Wilson R W. Near-future CO₂ levels impair the olfactory system of a marine fish. *Nature Climate Change*, 2018, 8(8): 737-743.