

# 日本沼虾可通过同种个体释放的报警信息感知捕食压力

卜荣平 蒋妮 谢海 武正军\*

(广西师范大学生命科学学院/广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西桂林 541004)

**摘要** 许多水生动物在遭受被捕食的压力时,会释放报警信息,传送警示,其同种个体通过感知报警信息,可对捕食者作出恰当的反捕食反应。日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)是目前淡水养殖业中重要的养殖对象和最有发展前途的品种之一,能否有效识别外来捕食者,对其生存尤为重要。为探究日本沼虾对同种个体释放的报警信息的识别能力,本实验以克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)为捕食者,研究日本沼虾对同种个体视觉识别克氏原螯虾后释放的报警信息的识别情况。结果表明:实验组日本沼虾的躲避数量( $3.20 \pm 0.94$ 只,  $n = 80$ )显著高于对照组( $2.81 \pm 0.80$ 只,  $n = 80$ ) (重复测量方差分析,  $F_{1,156} = 7.753$ ,  $P = 0.006$ );初反应阶段实验组日本沼虾跨越中线的次数( $28.90 \pm 21.19$ ,  $n = 40$ )显著低于对照组( $69.08 \pm 21.58$ ,  $n = 40$ ) (非参数检验,  $Z = -5.498$ ,  $P < 0.01$ )、终反应阶段实验组跨越中线次数( $19.93 \pm 12.44$ ,  $n = 40$ )也同样显著低于对照组( $36.33 \pm 21.17$ ,  $n = 40$ ) (配对检验,  $t_{39} = 6.618$ ,  $P < 0.01$ );日本沼虾可通过同种个体释放的报警信息感知捕食压力,并采取提高遮蔽物的使用率、降低活动水平等反捕食反应;日本沼虾对报警信息的识别将能提高其对危险的警惕性,从而提高生存率。

**关键词** 日本沼虾;报警信息;反捕食反应

**Macrobrachium nipponense can recognize predation through the alarm cues released by conspecifics.** BU Rong-ping, JIANG Ni, XIE Hai, WU Zheng-jun\* (College of Life Science/Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541004, Guangxi, China).

**Abstract:** Many aquatic animals can release alarm cues to transmit warning when stressed by a predator. Recognizing the cues released from their conspecifics, aquatic animals will response with anti-predation appropriately. *Macrobrachium nipponense* is a key and one of the most promising aquaculture species in China. Whether they can recognize their predator is important for their survival. In the present study, we used *M. nipponense* as a model species to explore whether it can recognize the alarm cues released by their conspecifics which have visually recognized by their shared alien predator *Procambarus clarkii*. Our results indicated that the number of *M. nipponense* ( $3.20 \pm 0.94$ ,  $n = 80$ ) (mean  $\pm$  SD) in the experimental group trying to hide under the shelter was significantly higher than that in the control group ( $2.81 \pm 0.80$ ,  $n = 80$ ) (repeated measures ANOVA:  $F_{1,156} = 7.753$ ,  $P = 0.006$ ). In the initial stage, the number of *M. nipponense* ( $28.90 \pm 21.19$ ,  $n = 40$ ) crossing the midline in the experimental group was significantly lower than that of the control group ( $69.08 \pm 21.58$ ,  $n = 40$ ) (Wilcoxon signed ranks test:  $Z = -5.498$ ,  $P < 0.01$ ). In the final stage, the number of *M. nipponense* ( $19.93 \pm 12.44$ ,  $n = 40$ ) crossing the midline in the experimental group was significantly lower than that of the control group ( $36.33 \pm 21.17$ ,  $n = 40$ ) (paired  $t$ -tests:  $t_{39} = 6.618$ ,  $P < 0.01$ ). The results suggest that *M. nipponense* can detect alien predator cues released by their conspecifics, and have anti-predation behaviors by in-

creasing the usage of shelter and decreasing their activity level. We predict that *M. nipponense* will therefore increase its vigilance to predators and survival by recognizing its congener's chemical cues.

**Key words:** *Macrobrachium nipponense*; alarm cues; anti-predation response.

在动物众多的通讯方式中,化学通讯在从单细胞动物、昆虫到脊椎动物中广泛存在。动物的化学通讯主要依靠信息素来传递信号(刘定震等,2010)。陆生动物的化学通讯研究已经越来越深入,各种信息物质也已陆续被分离、纯化、鉴定出来(Dawson *et al.*, 1987; Dewhirs *et al.*, 2004),而水生动物的化学通讯研究起步较晚。Chivers 等(1998)将化学警报信号系统分为两类:一类是同类受伤信号,即当被捕食时,受伤的被捕食者释放出的化学信号;另一类是干扰信号,即虽然没有被捕食,但是被捕食者受到捕食者的干扰或者遭受被捕食的压力时释放出的化学信号。干扰信号的释放和识别在捕食者和被捕食者的相互作用中起着十分重要的作用。一些对水生动物的研究表明,当捕食者或被捕食危险出现时,水生动物可以通过释放各种各样的化学信号,传送警示(Wisenden *et al.*, 2010),这些化学信号包括捕食者利他外激素、化学警觉信号、同类骚动信号(同种个体受惊或被扰动时释放的化学信号)和捕食者食物信号(Ferrari *et al.*, 2010)。这些信号被其同种个体识别后,会对捕食者做出恰当的反捕食反应,如降低活动水平(Lawler, 1989)、利用遮蔽物(Rahe *et al.*, 1990)、远离捕食者区域(Jordão, 2004; Mirza *et al.*, 2002)。对捕食者的早期发现可提高被捕食者的警惕性,进而提高其生存率。

克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)又名克氏螯虾,红色沼泽克氏原螯虾或淡水龙虾,隶属于节肢动物门,甲壳纲,软甲亚纲,十足目,蝼蛄科(堵南山, 1992)。原产于中、南美洲和东北部地区,后由美国移植到日本,20世纪30年代末期由日本引入中国南京附近(唐鑫生, 2001),已在中国大面积入侵成功(Liu *et al.*, 2011)。克氏原螯虾为杂食性动物,摄食绿色植物、动植物碎屑、水生附着生物、浮游生物、农作物、水生无脊椎动物和小型脊椎动物如两栖类等(Huner, 1977; Ilhéu *et al.*, 1993; Kats *et al.*, 2003)。在引入地会对当地的水生植物、两栖类、无脊椎动物的生存造成很大的威胁,并使湿地生态系统生境质量下降,显著降低引入地的生物多样性(唐鑫生, 2001; Rodriguze *et al.*, 2005)。

日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*),俗称青虾、河虾。在动物分类学上隶属于节肢动物门(Arthropoda)、甲壳纲(Crustacea)、十足目(Decapoda)、长臂虾科(Palaemonidae)、沼虾属(*Macrobrachium*)。主要分布于中国和日本,具有食性杂、生长快、繁殖力高、抗病能力强等特点,是目前淡水养殖业中重要的养殖对象和最有发展前途的品种之一(董俊等, 2010)。研究表明,日本沼虾能够通过视觉信号识别捕食者克氏原螯虾(蔡凤金, 2011),做出恰当的反捕食反应,以降低其被捕食的几率,从而提高生存能力。日本沼虾能否感知同种个体释放的报警信息并做出相应的反捕食反应?本文通过研究日本沼虾对同种个体释放出的报警信息的识别反应,来揭示日本沼虾对被捕食风险的感知能力。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

日本沼虾(460只)和克氏原螯虾(30只)于2014年8月在桂林市七星区菜市场购买。将无受伤迹象的日本沼虾放入经过改装的水池(100 cm×20 cm×60 cm)中,由水龙头一边加入新鲜自来水,由水槽出水口排水,并且在实验期间不间断充氧,及时清除死虾。克氏原螯虾则养于不透明塑料大盆(50 cm×37 cm×20 cm)中,饲养盆内的水深约10 cm。在实验期间,用市售的金鱼饲料投喂日本沼虾,用空心莲子草喂养克氏原螯虾。

### 1.2 实验方法

参照 Kiesecker 等(1996)的实验方法,运用重力流系统进行。此系统由一个透明玻璃缸(75 cm×60 cm×20 cm)和一个不透明塑料盆(50 cm×37 cm×20 cm)组成(图1),在透明玻璃缸的长2/3处用透明玻璃片将其分隔成①(50 cm×60 cm×20 cm)和②(25 cm×60 cm×20 cm)两部分,使①②两部分间的水不流通,以确保无化学信息交流。将上述透明玻璃缸、不透明塑料盆呈阶梯式放置,并将塑料盆编号为盆③。在盆③长的底面中线画一白线,并以此为界,靠近玻璃缸记为近端,远离玻璃缸端记为远端。在远端距离底面5 cm处水平插入薄木板(25 cm×37 cm),作为日本沼虾的遮蔽物。在玻璃缸①号和

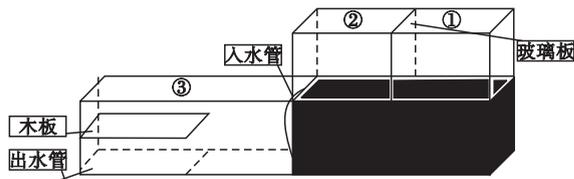


图1 实验装置示意图

Fig.1 Sketch of experimental device

②号、盆③中加入隔夜自来水,水深均为10 cm。在玻璃缸②号与盆③近端之间连接带开关的输液管作为进水管,盆③远端处连同样的接输液管作为出水管。在盆③正上方安装摄像头,并与远端的监视器连接,监视日本沼虾的行为。

实验分为对照组和实验组。在对照组中,玻璃缸①中仅注入清水,不放入任何动物,在玻璃缸②中放入5尾大小相近的成年健康日本沼虾,作为报警信息释放者。在盆③中央放入另外5尾大小相近的成年健康日本沼虾,作为报警信息接受者。同时打开输液管开关,水流速度约为 $0.6 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ 。让其适应环境10 min后开始通过监视器观察记录。实验分三个阶段:初反应阶段(最初5 min)、过渡阶段(中间5 min)、终反应阶段(最后5 min)。记录③号盆中日本沼虾的活动情况,每30 s记录一次日本沼虾在避护所的数量,以及记录初反应阶段和终反应阶段日本沼虾跨中线的次数。

在实验组中,挑选5尾大小相近的成年克氏原螯虾,将这些虾放入玻璃缸①中,在玻璃缸②中仍为对照实验中玻璃缸②中的5尾日本沼虾,40 min后开始实验,以便确保玻璃缸②中的日本沼虾释放足够的报警信息。③号盆中仍为对照实验中原盆③中的5尾日本沼虾。按照对照组的实验步骤开展实验,记录日本沼虾躲避数量以及初反应阶段和终反应阶段跨中线次数。

每次实验结束时,立即将玻璃缸、盆③清洗干净,换上清水。每次实验后,均换上新的日本沼虾进行下一次实验,确保每个个体仅参加一次实验。对照组和实验组实验均进行40次重复。

### 1.3 数据处理

利用SPSS 13.0、Microsoft Excel软件分析日本沼虾初反应阶段与终反应阶段的躲避数量,以及两组实验中日本沼虾跨中线次数的差异。用重复测量方差分析(repeated measures ANOVA)分别检验对照组与实验组,以及这两组的初、终反应阶段中日本沼虾躲避数量的差异。用 $t$ 检验分析初反应与终反应

的跨中线次数是否有显著性差异,如果没有显著性差异,则将初、终反应阶段的数据合并进一步分析;如果有显著性差异,则将初反应阶段与终反应阶段的数据分开进一步分析。进行下一步分析前,用Kolmogorov-Smirnov检验数据的正态性,如服从正态分布,则采用配对 $t$ 检验(paired  $t$ -tests)分析对照组与实验组之间日本沼虾跨中线次数是否有显著性差异;如不服从正态分布,则采用非参数的Wilcoxon Signed Ranks Test分析。显著性差异水平为 $P < 0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 报警信息对日本沼虾躲避数量的影响

重复测量方差分析结果表明,初反应阶段与终反应阶段利用遮蔽物的日本沼虾个体数无显著性差异( $F_{1,156} = 3.215, P = 0.075$ ),初反应阶段的数据与终反应阶段的数据可以合并进行分析。报警信息出现后,实验组日本沼虾利用遮蔽物的数量( $3.20 \pm 0.94$ 只,  $n = 80$ ) ( $\text{mean} \pm \text{SD}$ , 下同)显著高于对照组( $2.81 \pm 0.80$ 只,  $n = 80$ ) ( $F_{1,156} = 7.753, P = 0.006$ ) (表1,图2)。同时,在反应阶段与不同处理的交互作用下,利用遮蔽物的日本沼虾个体数无显著性差异( $F_{1,156} = 1.436, P = 0.233$ ) (表1),表明两个反应阶段(初反应与终反应)中,两种处理下日本沼虾利用遮蔽物的个体数差异趋势是一致的。

### 2.2 报警信息对日本沼虾活动水平的影响

初反应阶段实验组日本沼虾跨越中线的次数( $28.90 \pm 21.19, n = 40$ )显著低于对照组( $69.08 \pm 21.58, n = 40$ ) (非参数检验,  $Z = -5.498, P < 0.01$ )、终反应阶段实验组跨越中线次数( $19.93 \pm 12.44, n = 40$ )也同样显著低于对照组( $36.33 \pm 21.17, n = 40$ ) (配对检验,  $t_{39} = 6.618, P < 0.01$ )。

$t$ 检验结果表明,对照组初反应阶段日本沼虾

表1 重复测量方差分析日本沼虾对报警信息的识别反应结果

Table 1 Results of the recognition of *Macrobrachium nipponensis* to the alarm cues by repeated measurements analysis of variance tests

来源	df (自由度)	MS (均方)	F值	P值
反应阶段(初反应×终反应)	1	24.751	3.215	0.075
刺激实验(对照组×实验组)	1	59.676	7.753	0.006
反应阶段×刺激实验	1	11.058	1.436	0.233
误差	156	7.698		

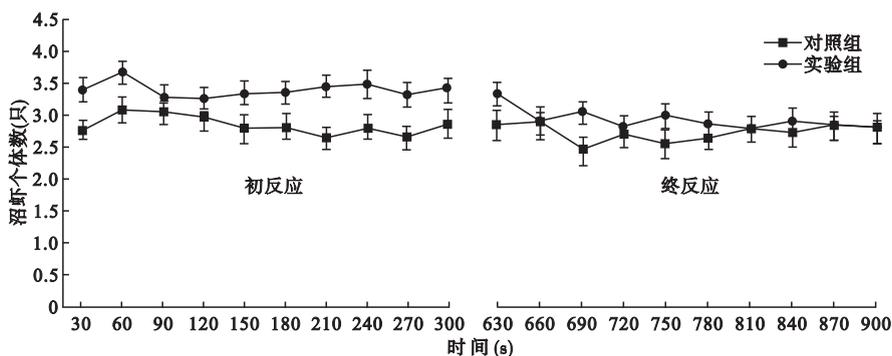


图2 对照组和实验组不同反应阶段日本沼虾利用遮蔽物的个体数量 (Mean±SD)

Fig.2 Number of *Macrobrachium nipponense* under the shelter at different responses in control groups and experimental groups (mean ±SD)

的活动次数 ( $69.08 \pm 21.58$ ,  $n = 40$ ) 与终反应阶段日本沼虾的活动次数 ( $36.33 \pm 21.17$ ,  $n = 40$ ) 有显著性差异 ( $t_{78} = 6.853$ ,  $P < 0.001$ ); 实验组初反应阶段日本沼虾的活动次数 ( $28.90 \pm 21.19$ ,  $n = 40$ ) 与终反应阶段日本沼虾的活动次数 ( $19.93 \pm 12.44$ ,  $n = 40$ ) 有显著性差异 ( $t_{78} = 2.700$ ,  $P = 0.024$ )。所以, 初反应阶段的数据与终反应阶段的数据被分开进行分析。经正态分布检验分析, 对照组的初反应阶段、对照组的终反应阶段和实验组的终反应阶段的数据均符合正态分布, 而实验组的初反应阶段的数据不符合正态分布。因此, 要采用不同的分析方法进一步分析。非参数检验 (Wilcoxon Signed Ranks Test) 结果表明, 初反应阶段中实验组日本沼虾跨中线次数显著低于对照组 ( $Z = -5.498$ ,  $P < 0.01$ ); 配对  $t$  检验结果表明, 终反应阶段中实验组日本沼虾跨中线次数显著低于对照组 ( $t_{39} = 6.618$ ,  $P < 0.01$ ) (图3)。这说明日本沼虾能感知同类释放的报警信息, 降低活动水平。

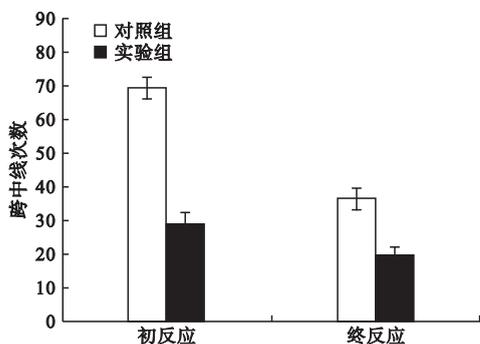


图3 日本沼虾跨越中线的次数 (Mean±SD)

Fig.3 Number of *Macrobrachium nipponense* crossing the centre line (Mean±SD)

### 3 讨论

实验结果表明, 日本沼虾在视觉识别克氏原螯虾后, 会释放报警信息, 传送警示, 同种的其他个体可通过对报警信息的识别, 对捕食者作出明显的反捕食反应, 即躲避数量增加、降低活动水平。说明日本沼虾能通过识别报警信息感知捕食者, 从而降低被捕食的风险, 提高生存几率。在自然状态下, 生存环境极其复杂, 捕食与被捕食随时都可能发生, 如果被捕食者能迅速识别捕食者, 则其将能成功的躲避捕食者, 免遭捕食 (Lima *et al.*, 1990)。因此, 日本沼虾为生存下来, 一些同种的个体在遇到捕食威胁时, 可通过释放报警信息, 警示同种的其他个体及早做出反捕食反应, 减少被捕食风险。

在自然界中, 大多数的生物在捕食压力的选择下, 会进化出 (或表现出) 一系列的反捕食机制, 以便避开捕食者, 提高其存活率。在实验过程中, 日本沼虾并未受伤或被克氏原螯虾捕食, 而是在遭受被捕食的压力, 释放出报警信息, 警示同种的其他个体捕食者的存在, 采取反捕食行为。这种对同类报警信息的识别在其他水生生物的研究中也得到证实, 例如, 对镖鲈 (*Etheostoma exile*) 的研究发现, 当同种个体的报警信息出现时, 镖鲈提高反捕食行为 (Smith, 1979; Wisenden *et al.*, 1995)。龙虾 (*Orconectes virilis*) 和寄居蟹 (*Calcinus lavimanus*) 在遭遇受到捕食压力的同种个体释放的化学信号时, 会提高反捕食行为 (Hazlett, 1985)。因此, 报警信号的释放和识别在捕食者和被捕食者的相互作用中起着十分重要的作用。

对很多动物来说, 有效地识别和躲避捕食者对

其生存至关重要。在捕食者-被捕食者长期的协同进化中,被捕食者可能在行为(Lima, 1998)、形态(Adler *et al.*, 1990)和生活史(Chivers *et al.*, 1999)上进化出一整套相应的反捕食策略,减少其与捕食者相遇的机会或提高其逃生能力。在本实验中,日本沼虾可通过同类释放的报警信息感知捕食者,采取提高遮蔽物的使用率、降低活动水平的反捕食反应。因此,这种识别机制无疑更有利日本沼虾的生存。从某种意义上说,化学识别是反捕食策略的基础,反捕食行为的产生有赖于识别机制的形成,识别能力越强,越有利于个体存活。

克氏原螯虾于20世纪30年代末引入中国(唐鑫生, 2001),由于其引入历史并不长,日本沼虾对其的识别可能不是基于遗传获得,而仅仅是一种无针对性的反捕行为反应,这种非特异性的行为反应极可能只是一种应激反应(蔡凤金, 2011)。而正是这种应激反应可使日本沼虾在即使不认识外来捕食者的情况下,能及时躲避外来捕食者的捕食。在本研究中,日本沼虾将这种应激反应进一步通过释放报警信息来警示同种其他个体,从而使日本沼虾能及时躲避外来捕食者克氏原螯虾的捕食,提高整个种群的存活率。

## 参考文献

蔡凤金. 2011. 克氏原螯虾对几种水生动物的捕食及其对克氏原螯虾的识别机制研究(硕士学位论文). 桂林: 广西师范大学.

董俊, 李秀启. 2010. 东平湖日本沼虾的生物学研究. 齐鲁渔业, **27**(5): 15-17.

堵南山. 1992. 甲壳动物学(下). 北京: 科学出版社.

刘定震, 田红. 2010. 动物化学通讯及其功能与机制. 自然杂志, **32**(1): 33-39.

唐鑫生. 2001. 克氏原螯虾. 生物学通报, **35**(9): 19-20.

Adler FR, Harvell CD. 1990. Inducible defenses, phenotypic variability and biotic environments. *Trends of Ecology and Evolution*, **5**: 407-410.

Chivers DP, Kiesecker JM, Marco A, *et al.* 1999. Shifts in life history as a response to predation in western toads (*Bufo boreas*). *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 2456-2463.

Chivers DP, Smith RJF. 1998. Chemical alarm signaling in aquatic predator/prey interactions: A review and prospectus. *Ecoscience*, **5**: 338-352.

Dawson GW, Griffiths DC, Janes NF. 1987. Identification of an aphid sex pheromone. *Nature*, **325**: 614-616.

Dewhirs ST, Birkett MA, Hooper AM. 2004. Identification of two sex pheromone components of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *Journal of Chemical Ecology*, **30**: 819-834.

Ferrari MCO, Wisenden BD, Chivers DP. 2010. Chemical eco-

logy of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **88**: 698-724.

Hazlett BA. 1985. Disturbance pheromones in the crayfish *Orconectes virilis*. *Journal of Chemical Ecology*, **11**: 1695-1711.

Huner JV. 1977. Introductions of the Louisiana red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) (Girard): An update. *Freshwater Crayfish*, **3**: 193-202.

Ilhéu M, Bernardo JM. 1993. Experimental evaluation of food preference of red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*: Vegetal versus animal. *Freshwater Crayfish*, **9**: 359-364.

Jordão LC. 2004. Disturbance chemical cues determine changes in spatial occupation by the convict cichlid *Archocentrus nigrofasciatus*. *Behaviour Processes*, **67**: 453-459.

Kats LB, Ferrer RP. 2003. Alien predators and amphibian declines: Review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions*, **9**: 99-110.

Kiesecker JM, Chivers DP, Blaustein AR. 1996. The use of chemical cues in predator recognition by western toad *Bufo boreas* tadpoles. *Animal Behaviour*, **52**: 1237-1245.

Lawler SP. 1989. Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Animal Behaviour*, **38**: 1039-1047.

Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619-640.

Lima SL. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: Recent developments from behavioral, reproductive and ecological perspectives. *Advanced Study of Behaviour*, **27**: 215-290.

Liu X, Guo Z, Ke Z, *et al.* 2011. Increasing potential risk of a global aquatic invader in Europe in contrast to other continents under future climate change. *PLoS ONE*, **6**: e18429.

Mirza RS, Chivers DP. 2002. Behavioural responses to conspecific disturbance chemicals enhance survival of juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis*, during encounters with predators. *Behaviour*, **139**: 1099-1110.

Rahe FJ, Kolar CS. 1990. Trade-offs in the response of mayflies to low oxygen and fish predation. *Oecologia*, **84**: 39-44.

Rodriguez CF, Bécares E, Fernández-Aldeiz M, *et al.* 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions*, **7**: 75-85.

Smith RJF. 1979. Alarm reaction of Iowa and Johnny darters (*Etheostoma*, Percidae, Pisces) to chemicals from injured conspecifics. *Canadian Journal of Zoology*, **57**: 1278-1282.

Wisenden BD, Binstock CL, Knoll KE, *et al.* 2010. Risk-sensitive information gathering by cyprinids following release of chemical alarm cues. *Animal Behaviour*, **79**: 1101-1107.

Wisenden BD, Chivers DP, Smith RJF. 1995. Early warning of risk in the predation sequence: A disturbance pheromone in Iowa darters (*Etheostoma exile*). *Journal of Chemical Ecology*, **21**: 1469-1480.

作者简介 卜荣平,男,1990年生,硕士研究生,主要从事两栖动物生态研究。E-mail: 1194283746@qq.com  
责任编辑 李凤芹