

DOI: 10.13376/j.cbls/2019111

文章编号: 1004-0374(2019)09-0902-06

鱼类报警物质的研究进展

曹小龙^{1,2,3}, 张秋月^{1,2,3}, 李伟明^{4*}

(1 上海海洋大学海洋生物科学国际联合研究中心(中国科学技术部), 上海 201306; 2 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306; 3 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306; 4 密歇根州立大学渔业与野生动物学系, 密歇根 48824)

摘要: 化学报警信号在鱼类的行为、生态以及与环境的作用中发挥重要作用, 直接关系到鱼类的生存。根据释放条件的不同, 可将鱼类化学报警信号分为焦虑物质和报警物质两种, 两者均具有提醒同种个体躲避捕食风险的作用, 功能上相互促进。截至目前, 仅在少数几种鱼类中发现了焦虑物质, 且化学本质未见报道, 关于化学报警信号的研究主要集中在报警物质上。该文从报警物质的作用范畴、来源及化学特性方面, 对鱼类报警物质的研究进展进行综述, 以期对报警物质的进一步研究提供参考。

关键词: 鱼类; 化学报警信号; 焦虑物质; 报警物质

中图分类号: S931.1 **文献标志码:** A

Recent research progress in fish alarm substances

CAO Xiao-Long^{1,2,3}, ZHANG Qiu-Yue^{1,2,3}, LI Wei-Ming^{4*}

(1 International Research Center for Marine Bioscience of Ministry of Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2 Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources of Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3 National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 4 Michigan State University Department of Fisheries and Wildlife, East Lansing, MI 48824, USA)

Abstract: Chemical alarm signals play an important role in fish behavior, ecology and interaction with the environment, and are vital to the survival of fishes. According to their release conditions, fish chemical alarm signals can be classified into disturbance cues and alarm substances. Both types of the cues can warn conspecific individuals of risk of predation. These two cues complement each other functionally. To date, disturbance cues have been documented in only a few fish species, and their chemical nature has not been reported. Researches on chemical alarm signals have been mainly focusing on alarm substances. This review introduces the research history and progress of fish alarm substances from three aspects: action category, origin, and chemical characteristics. Our goal is to provide a summary of references for further research on alarm substances.

Key word: fish; chemical alarm signals; disturbance cues; alarm substances

动物界中, 报警信号是普遍存在的。当个体遭到捕食者袭击时, 会主动或被动发出报警信号, 以提醒同种其他个体躲避潜在的捕食风险, 从而提高种群或家族的适应性^[1-3]。一般情况下, 陆生动物主要通过报警叫声 (alarm calls) 或报警信息素 (alarm pheromone) 来传递报警信息, 如多数啮齿类、鸟类以及灵长类等均通过叫声来传递危险信号^[4-8], 而一些昆虫通过报警信息素来传递危险信号^[9-10], 生

活在水环境中的鱼类, 则主要通过化学通讯来传递危险信息。当个体受伤时, 破损的表皮会向周围的环境中释放化学信号物质, 引发同种其他个体的反捕食行为, 这些化学信号物质被称为报警物质 (alarm

收稿日期: 2019-04-22; 修回日期: 2019-06-03

基金项目: 中美海洋研究中心项目(A1-0209-13-0805)

*通信作者: E-mail: liweim@msu.edu

substance)^[11-12]。关于鱼类报警物质的研究始于20世纪30年代。1938年, von Frisch^[13]最早在真鲷(*Phoxinus phoxinus*)中观察到了鱼类的报警反应, 并对此做了详尽的描述。从此, 人们开启了鱼类化学报警系统的研究^[12-15]。近80年来, 对鱼类化学报警系统的研究也取得了一定的进展。然而, 近年来关于报警反应的报道很多, 而有关报警物质的化学本质问题却鲜有报道。本文结合了国内外报警物质的研究成果, 对鱼类报警物质的研究进展进行了归纳和总结, 旨在为报警物质的进一步研究提供一些理论参考。

1 鱼类报警物质

1.1 报警物质定义

鱼类遭到捕食攻击后, 破损的表皮会释放出大量的化学信号物质, 从而诱发同一物种其他个体的报警反应, 这些化学信号物质称为报警物质^[12]。1938年, von Frisch在一项真鲷听觉能力的研究中意外地发现, 当把表皮破损的鱼释放到鱼群中时, 其余个体显得十分惊恐并有躲避反应。这个现象引起了 von Frisch 极大的兴趣, 此后, 他又用真鲷展开了一系列的相关实验, 证实是破损的皮肤释放了一些化学信号物质, 引起了鱼群的惊恐和逃离反应。他把观察到的这一现象称为“Schreckreaktion”, 即惊恐反应, 又叫报警反应(alarm response), 同时, 将皮肤中释放的引起鱼群报警反应的未知化学物

质称为“Schreckstoff”, 即惊恐物质, 又叫报警物质^[13-15], 如图1。

1.2 焦虑物质和报警物质

根据释放条件来划分, 鱼类化学报警信号可以归为两类, 其中一类是焦虑物质(disturbance cues), 另一类则是报警物质, 这两类物质在功能上是相互促进的^[16]。

一些鱼类在发现天敌但尚未受伤时, 通常处在一种焦虑的状态, 这种情况下释放的信号物质叫作焦虑物质。焦虑物质的作用是警告同一物种其余个体保持警戒, 从而能够有效地躲避捕食^[17]。目前为止, 已经发现包括细镖鲈(*Etheostoma exile*)、九间始丽鱼(*Amatitlania nigrofasciata*)以及古比鱼(*Poecilia reticulata*)在内的多种鱼类中存在焦虑物质, 但其化学本质尚未见报道^[18-19]。而鱼类在受到捕食攻击后, 破损的皮肤会将大量的报警物质释放到环境中, 以此提醒同种的其他个体躲避危险。截至目前, 发现大多数骨鲮鱼类都有报警物质, 而骨鲮总目的鱼类数量约占已知所有鱼类总数的三分之一, 在淡水鱼类中更是占到已知数量的三分之二。由此可见, 化学报警系统在鱼类中的广泛分布^[20]。

1.3 报警物质作用范畴

1.3.1 种内作用

一般来讲, 报警物质的作用主要发生在同种之间, 即触发同种其他个体的反捕食行为, 具有物种特异性^[12,15]。报警物质的作用通常受到多种因素

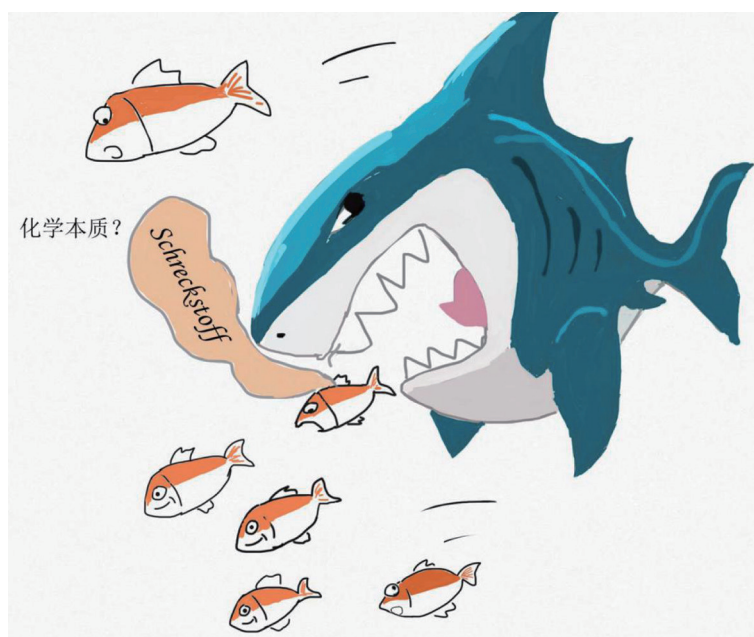


图1 鱼类报警物质^[15]

的影响,包括环境、浓度以及个体的性别和年龄等^[21-26]。例如,给予不同浓度的报警物质刺激,单个黑头呆鱼(*Pimephales promelas*)会表现出探索、慢游、猛冲、呆滞等行为特征(部分个体无明显反应),若此时个体周围有鱼群,它们就会快速逃入到集群里^[25]。当给予同种个体的报警物质刺激时,大多数集群生活的鱼类会快速逃离并将自身藏匿起来,长须属(*Esomus*)的一些鱼类则会迅速集群并快速游动,同时不停地跳出水面,而蓝镖鲈(*Etheostoma caeruleum*)表现为活动明显减少,这些鱼类在报警行为中表现出的差异与其生活史及自然生境密切相关^[27-29]。

1.3.2 种间作用

某些鱼类的报警物质不仅可以在同种之间发挥作用,还可以作用于异种。不同物种之间的报警作用及强度通常与亲缘关系、自然生境密切相关,如黑头呆鱼和溪刺鱼(*Culaea inconstans*)。自然环境中,这两种鱼类的生存区域发生重叠,因而可能面临相同的捕食者。当给予对方的皮肤碾碎液刺激时,两者均有明显的躲避反应,尽管在分类上两者分属不同的总目,并且具有不一样的化学报警系统^[12]。此外,报警物质还能标记捕食者,如捕食过黑头呆鱼的白斑狗鱼(*Esox lucius*),其表皮黏液、尿液以及其他类型代谢物中都可能含有黑头呆鱼的报警物质,从而使得其他个体能够识别并躲避这类捕食者^[30-31]。在某些情况下,黑头呆鱼释放的报警物质能够将其他的白斑狗鱼吸引过来,造成捕食者之间的竞争,黑头呆鱼则趁机逃走^[29]。

2 鱼类报警物质来源

2.1 表皮特化细胞“club cell”

最早 von Frisch 在对真鲷的研究中发现,表皮没有受损时,不能引起同种其他个体的报警反应。与此同时,他用皮肤碾碎液(无肉眼可见颗粒)做了相关行为实验,发现可以诱发其他个体的报警反应,此外,肠、胃、肝、脾以及肌肉等器官和组织碾碎液都不能诱发同种其他个体的报警反应^[14,32]。此后,相关组织学研究发现,鱼类皮肤中分布着一种特化的“club cell”细胞可能含有报警物质,这种细胞也因此被命名为报警物质细胞^[12,33]。2017年,Hintz等^[34]在对黑斑须雅罗鱼(*Semotilus atromaculatus*)的研究中发现,培养的表皮细胞包含了报警物质,能够诱发个体的报警反应。这些研究表明,皮肤表皮中包含了报警物质^[12,35]。

关于鱼类报警物质细胞数量,对黑头呆鱼的研究表明,单个细胞中包含的报警物质足以在水体中产生 80 L 的效力空间。照此估算,1 cm² 皮肤包含的报警物质足以形成 5.8 × 10⁴ L 的效力空间,这等同于一个边长 3.9 m 的正方体的容积^[23]。此外,Gandolfi等^[36]对斑马鱼(*Danio rerio*)也进行了此类研究,发现每平方厘米的斑马鱼皮肤中含有的报警物质大约能够在水体中形成 10⁴ L 的有效空间。对于一些集群性鱼类来说,自然环境下当个体受到捕食者攻击后其释放的报警物质能够迅速被同种其他个体识别^[12,23]。

此外,Smith等^[37]研究发现,报警物质细胞存在性别差异,如斑马鱼中雄性相对于雌性个体而言,报警物质细胞较少。当对斑马鱼个体给予雄激素处理时,雌鱼和雄鱼个体的报警物质细胞均出现明显减少。最早 Gandolfi等^[36]在研究斑马鱼的时候发现,雄性个体比雌性个体对报警物质的感受更为灵敏。换言之,在斑马鱼中,报警物质细胞的数量和嗅觉灵敏性具有明显的性别分化。但至今为止,尚缺少研究证明,斑马鱼在野生条件下是否存在单一性别的集群。同时,在其他鱼类中,对于报警物质细胞以及报警物质嗅觉感受的灵敏性尚缺少相关研究^[36]。

有趣的是,一些鱼类的报警物质细胞在繁殖期会发生季节性丢失。对珍珠鲈鱼的研究发现,这些细胞的丢失不受雄激素的调控^[38];而黑头呆鱼则明显不一样,雄性个体到了繁殖季节其皮肤中报警物质细胞的丢失是由雄激素调控的^[39]。此外,Pfeiffer^[40]调查的 16 种鱼类中,有 6 种在用雄激素处理后,报警物质细胞的数量明显减少,另外 10 种鱼类则没有表现出明显差异,并且由雄激素引起的报警物质细胞数量的减少仅发生在鲤科鱼类中,对鲶科、脂鲤科鱼类的调查中则没有观察到这种现象。据此推测,鱼类在繁殖季节发生的报警物质细胞丢失很有可能是一种适应性机制,由于求偶过程中常伴随身体摩擦,此时如果皮肤中存在报警物质细胞,就可能释放报警物质,同种其他个体可能会做出躲避反应^[12,39]。此外,Smith^[39]研究发现,尽管到了繁殖季节雄性黑头呆鱼会丢失报警物质细胞,但仍能识别其他个体释放的报警物质。

2.2 其他来源

长期以来,研究人员认为皮肤表层的报警物质细胞包含报警物质,并且该细胞极有可能是一个最主要的来源^[12]。不过,近来的一些研究显示,事实可能并非如此。在一项大西洋马鲛(*Pseudoplatystoma*

corruscans) 的研究中, 研究人员发现, 与那些饲喂条件较差的个体相比, 饲喂条件较好的个体皮肤中报警物质的含量更高, 并且组织学观察表明这与报警物质细胞数量没有直接关系^[41]。在另一项对黑头呆鱼的研究中发现, 在幼鱼表皮中出现可见报警物质细胞之前, 其皮肤碾碎液一样能够诱发成鱼的报警反应^[24]。此外, 在尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 中进行的一项研究发现, 血液也可以诱发同种其他个体的反捕食行为^[42]。这些研究证明, 报警物质可能并非仅来源于皮肤中的报警物质细胞, 极有可能存在其他的来源。另外, 一些研究发现, 报警物质细胞很有可能与机体免疫功能相关, 报警物质的最初作用也许是抵御病菌和紫外线辐射等伤害, 在皮肤表皮受到机械损伤后释放到水环境中, 被同种其他个体的嗅觉系统感受, 从而进化出了化学报警功能^[43]。

3 报警物质的化学特性

3.1 骨鳔鱼类的报警物质

研究显示那些含有报警物质的鱼类基本上都是骨鳔鱼类。截至目前, 在所有的骨鳔鱼类中, 仅裸背电鳗目 (*Gymnotiformes*) 除外, 其余均存在报警物质^[27]。骨鳔鱼类中的报警物质包含在皮肤表层的报警物质细胞中。此外, 研究人员将骨鳔鱼类的皮肤成分进行比较分析发现, 其报警物质很可能是多种成分的混合物, 而其中起决定作用的可能是嘌呤或者蝶呤类化合物。根据已有的嘌呤比例假说 (*purine-ratio hypothesis*), 骨鳔总目鱼类的报警物质所具有的物种特异性关键取决于嘌呤化合物在总成分中所占的比例^[44-45]。行为研究发现, 异黄蝶呤 (*isoxanthopterin*) 以及多种蝶呤衍生物均能够引起大斑马 (*Danio malabaricus*) 明显的惊恐反应^[46]。同时, 次黄嘌呤-3N-氧化物 (*hypoxanthine-3N-oxide*, H3NO) 和吡啶-N-氧化物 (*pyridine-N-oxide*) 能够引起多种骨鳔总目鱼类明显的报警反应, 这种报警物质活性功能主要依靠氮氧官能团, 其中 H3NO 能够引起黑头呆鱼产生惊恐反应的嗅觉极限浓度达到 4×10^{-10} mol/L^[46-47]。虽然 H3NO 的报警物质活性已经通过一些行为实验得到证明, 而且可以引起多种鱼类的报警反应, 但截至目前, 研究人员并没有在任何一种鱼类中真正地检测出这种成分。因而, 这种报警物质活性极有可能来源于别的未知成分^[12,15]。近年来的一些研究提供了一些新的线索, 如 2012 年新加坡国立大学 Mathuru 等^[48] 的一项研究表明, 皮

肤黏液中的一些寡糖片段能够引起斑马鱼的恐惧反应。此外, 研究发现一些化学试剂, 如二元胺类物质、尼古丁等也能诱发斑马鱼的一些回避反应, 这与报警物质引起的行为相似^[49-51]。在研究鱼类报警物质时, 应引起足够的重视, 排除这些干扰。

3.2 其他硬骨鱼类的报警物质

除骨鳔鱼类外, 原棘鳍鱼类和棘鳍鱼类中同样存在报警物质, 但目前这些研究尚停留在探索阶段, 其化学本质也未见报道, 尚有大量工作需要做^[12]。研究显示, 棘鳍总目鱼类皮肤中含有的报警物质细胞与骨鳔总目鱼类的报警物质细胞在进化上来源不同, 因而两者包含的报警物质在化学成分上可能也并不相同^[12]。例如, 骨鳔鱼类的报警物质其化学成分一般认为是 H3NO, 而 H3NO 对一些具有化学报警系统的非骨鳔鱼类, 如九间始丽鱼 (*Archocentrus nigrofasciatus*) 并不起作用^[52]。

4 总结和展望

从 von Frisch 首次在真鳊中意外发现鱼类的报警反应, 迄今已有 80 多年。尽管该领域每年都有不少新的研究成果发表, 但未来的研究可能还需要从不同的方向着手。化学信号物质诱发的报警响应现象在鱼类中广泛分布。同时, 对捕食者和猎物两者之间相互的应对策略也所知甚少^[28]。另外, 报警反应可能还在改变 (或塑造) 同种其他个体的体型方面发挥着一定的作用^[53-55], 这也是一个十分有趣的问题, 有待进一步的研究。至于报警物质的物种特异性问题, 目前的研究尚不足以给出合理的解释, 还有待在化学基础及作用机制等方面对报警物质进行更为深入的研究。

此外, 由于鱼类皮肤成分可能极为复杂, 想要在这样复杂的混合物中筛选出报警物质成分无疑是大海捞针。也正因如此, 报警物质的化学成分问题成了该领域的世纪难题, 至今未能解决。因而, 今后的研究可能需要关注报警物质的发生, 即在鱼类的生活史中是否存在某个阶段报警物质出现或消失。如果存在这样一个时间节点, 就可以取该时间节点前后的皮肤样品进行成分的差异分析, 那将极大简化筛选过程。另外, 哪些受体专门负责识别这些信号以及报警信号在中枢神经系统中的传递机制等等这些问题尚未解决, 需要进一步的研究。近年来, 由于化学分离、分析技术 (包括高效液相色谱、质谱等) 的飞速发展, 尤其是结构鉴定技术准确性和灵敏度的迅速提升, 为将来鱼类报警物质结构鉴

定提供了可靠的技术支持^[56]。同时, 细胞及分子技术的快速发展, 也为报警物质嗅觉受体的结构鉴定提供了方便。此外, 神经示踪技术的快速发展, 势必促进鱼类化学报警信号神经传递机制的研究。

[参 考 文 献]

- [1] Stephan C, Zuberbühler K. Alarm Calling and Kinship [M]// Weekes-Shackelford V, Shackelford T, Weekes-Shackelford V. Encyclopedia of evolutionary psychological science. Cham: Springer, 2016
- [2] Smith RJF. Evolution of alarm signals: role of benefits of retaining group members or territorial neighbors. *Am Nat*, 1986: 604-10
- [3] de Assis LME, de Assis RA, Ceconello M, et al. Models for alarm call behaviour. *Theor Ecol*, 2018, 11: 1-18
- [4] Chao YC, Fleischer J, Yang RB. Guanylyl cyclase-G is an alarm pheromone receptor in mice. *EMBO J*, 2018, 37: 39-49
- [5] Farrow LF, Doohan SJ, McDonald PG. Alarm calls of a cooperative bird are referential and elicit context-specific antipredator behavior. *Behav Ecol*, 2017, 28: 724-31
- [6] Sherman PW. Nepotism and evolution of alarm calls. *Science*, 1977, 197: 1246-53
- [7] Klump GM, Shalter MD. Acoustic behavior of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Z Tierpsychologie*, 1984, 66: 189-226
- [8] Macedonia JM, Evans CS. Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology*, 1993, 93: 177-97
- [9] McClenaghan B, Schlaf M, Geddes M, et al. Behavioral responses of honey bees, *Apis cerana* and *Apis mellifera*, to *Vespa mandarinia* marking and alarm pheromones. *J Apicult Res*, 2018, 58: 141-8
- [10] Norman VC, Butterfield T, Drijfhout F, et al. Alarm pheromone composition and behavioral activity in fungus-growing ants. *J Chem Ecol*, 2017, 43: 225-35
- [11] Thomson S. Anti-predator responses of fathead minnows to alarm substance pheromone. *JUR Minnesota State Univ*, 2012, 12
- [12] Smith RJF. Alarm signals in fishes. *Rev Fish Biol Fish*, 1992, 2: 33-63
- [13] von Frisch K. Zur psychologie des fisch-schwarmes. *Naturwissenschaften*, 1938, 26: 601-6
- [14] v Frisch K. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Z vergleichende Physiol*, 1942, 29: 46-145
- [15] Stensmyr MC, Maderspacher F. Pheromones: fish fear factor. *Curr Biol*, 2012, 22: 183-6
- [16] Brown GE, Adrian JC Jr, Erickson J, et al. Responses to nitrogen-oxides by Characiforme fishes suggest evolutionary conservation in Ostariophysan alarm pheromones[M]// Marchlewska-Koj A, Lepri JJ, Müller-Schwarze D, et al. Chemical signals in vertebrates, 9. New York: Plenum, 2001: 305-12
- [17] Vavrek MA, Elvidge CK, De Caire R, et al. Disturbance cues in freshwater prey fishes: do juvenile convict cichlids and rainbow trout respond to ammonium as an-early warning signal? *Chemecology*, 2008, 18: 255-61
- [18] Brown GE, Jackson CD, Malka PH, et al. Disturbance cues in freshwater prey fishes: Does urea function as an 'early warning cue' in juvenile convict cichlids and rainbow trout? *Curr Zool*, 2012, 58: 250-9
- [19] Goldman JA, Singh A, Demers EEM, et al. Does donor group size matter? The response of guppies (*Poecilia reticulata*) and convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) to disturbance cues from conspecific and heterospecific donors. *Can J Zool*, 2018, 97: 319-25
- [20] Nelson JS. Fishes of the World[M]. 2nd ed. New York: Wiley-Interscience, 1984
- [21] Speedie N, Gerlai R. Alarm substance induced behavioral responses in zebrafish (*Danio rerio*). *Behav Brain Res*, 2008, 188: 168-77
- [22] Parra KV, Adrian JC Jr, Gerlai R. The synthetic substance hypoxanthine 3-N-oxide elicits alarm reactions in zebrafish (*Danio rerio*). *Behav Brain Res*, 2009, 205: 336-41
- [23] Lawrence BJ, Smith RJF. Behavioral response of solitary fathead minnows, *Pimephales promelas*, to alarm substance. *J Chem Ecol*, 1989, 15: 209-19
- [24] Carreau-Green ND, Mirza RS, Martinez ML, et al. The ontogeny of chemically mediated antipredator responses of fathead minnows *Pimephales promelas*. *J Fish Biol*, 2008, 73: 2390-401
- [25] Irving PW, Magurran AE. Context-dependent fright reactions in captive European minnows: the importance of naturalness in laboratory experiments. *Anim Behav*, 1997, 53: 1193-201
- [26] Mirza RS, Chivers DP. Brook char (*Salvelinus fontinalis*) can differentiate chemical alarm cues produced by different age/size classes of conspecifics. *J Chem Ecol*, 2002, 28: 555-64
- [27] Smith RJE. The evolution of chemical alarm signals in fishes[M]// Duvall D, Miiller-Schwarze D, Silverstein RM. Chemical signals in vertebrates 4. New York: Plenum, 1986: 99-115
- [28] Wisenden BD. Chemically mediated strategies to counter predation[M]// Collin SP, Marshall NJ. Sensory processing in aquatic environments. New York: Springer-Verlag, 2003: 236-51
- [29] Chivers DP, Brown GE, Smith RJF. The evolution of chemical alarm signals: attracting predators benefits alarm signal senders. *Am Nat*, 1996, 148: 649-59
- [30] Stabell OB, Lwin MS. Predator-induced phenotypic changes in crucian carp are caused by chemical signals from conspecifics. *Environ Biol Fish*, 1997, 49: 145-9
- [31] Friesen RG, Chivers DP. Underwater video reveals strong avoidance of chemical alarm cues by prey fishes. *Ethology*, 2006, 112: 339-45
- [32] Pfeiffer W. Alarm substance. *Experientia*, 1963, 19: 113-23

- [33] Pfeiffer W. Distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia*, 1977, 4: 653-65
- [34] Hintz HA, Weihing C, Bayer R, et al. Cultured fish epithelial cells are a source of alarm substance. *MethodsX*, 2017, 4: 480-5
- [35] Chivers DP, Smith RJE. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience*, 1998, 5: 338-52
- [36] Gandolfi G, Mainardi D, Rossi AC. The fright reaction of zebrafish. *Atti Soc alianadi Sci Nat*, 1968, 107: 74-88
- [37] Smith RJE. Reduced alarm substance cell counts in male and androgen treated zebra danios (*Brachydanio rerio*). *Can J Zool*, 1986, 64: 551-3
- [38] Smith RJE, Smith MJ. Predator-recognition behaviour in two species of gobies, *Asterropteryx semipunctatus* and *Gnatholepis anjerensis*. *Ethology*, 1989, 83: 19-30
- [39] Smith RJE. Male fathead minnows (*Pimephales promelas* Rafinesque) retain their fright reaction to alarm substance during the breeding season. *Can J Zool*, 1976, 54: 2230-1
- [40] Pfeiffer W. The fright reaction in North American fish. *Can J Zool*, 1963, 41: 69-77
- [41] Barreto RE, Junior AB, Hoffmann A, et al. Ventilatory responses to skin extract in catfish. *Aquat Biol*, 2012, 15: 205-14
- [42] Barreto RE, Miyai CA, Sanches FH, et al. Blood cues induce antipredator behavior in Nile tilapia conspecifics. *PLoS One*, 2013, 8: e54642
- [43] Chivers DP, Wisenden BD, Hindman CJ, et al. Epidermal 'alarm substance' cells of fishes maintained by non-alarm functions: possible defence against pathogens, parasites and UVB radiation. *Proc Biol Sci*, 2007, 274: 2611-9
- [44] Brown GE, Adrian JC, Smyth E, et al. Ostariophysan alarm pheromones: laboratory and field tests of the functional significance of nitrogen oxides. *J Chem Ecol*, 2000, 26: 139-54
- [45] Maximino C, do Carmo Silva RX, dos Santos Campos K, et al. Sensory ecology of ostariophysan alarm substances. *J Fish Biol*, 2019, 95: 274-86
- [46] Pfeiffer W. Heterocyclic compounds as releasers of the fright reaction in the giant danio *Danio malabaricus* (Jerdon) (Cyprinidae, Ostariophysa, Pisces). *J Chem Ecol*, 1978, 4: 665-73
- [47] Kelly, Jocelyn M, Adrian JC Jr, et al. Can the ratio of aromatic skeletons explain cross-species responses within evolutionarily conserved ostariophysan alarm cues? Testing the purine-ratio hypothesis. *Chemoecology*, 2006, 16: 93-6
- [48] Mathuru AS, Kibat C, Cheong WF, et al. Chondroitin fragments are odorants that trigger fear behavior in fish. *Curr Biol*, 2012, 22: 538-44
- [49] Hussain A, Saraiva LR, Ferrero DM, et al. High-affinity olfactory receptor for the death-associated odor cadaverine. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 19579-84
- [50] Oliveira TA, Koakoski G, Motta AC, et al. Death-associated odors induce stress in zebrafish. *Horm Behav*, 2014, 65: 340-4
- [51] Ziania PR, Müllera TE, Stefanello FV, et al. Nicotine increases fear responses and brain acetylcholinesterase activity in a context-dependent manner in zebrafish. *Pharmacol Biochem Behav*, 2018, 170: 36-43
- [52] Brown GE, Adrian JC, Naderi NT, et al. Nitrogen oxides elicit antipredator responses in juvenile channel catfish, but not in convict cichlids or rainbow trout: conservation of the ostariophysan alarm pheromone. *J Chem Ecol*, 2003, 29: 1781-96
- [53] Stabell OB, Lwin MS. Predator-induced phenotypic changes in crucian carp are caused by chemical signals from conspecifics. *Environ Biol Fishes*, 1997, 49: 145-9
- [54] Hammerschlag N, Barley SC, Irschick DJ, et al. Predator declines and morphological changes in prey: evidence from coral reefs depleted of sharks. *Marine Ecol Prog*, 2018, 586: 127-39
- [55] Meuthen D, Baldauf SA, Bakker TCM, et al. Neglected patterns of variation in phenotypic plasticity: age- and sex-specific antipredator plasticity in a cichlid fish. *Am Nat*, 2018, 191: 475-90
- [56] Li K, Buchinger TJ, Li W. Discovery and characterization of natural products that act as pheromones in fish. *Nat Prod Rep*, 2018, 35: 501-13