

不同营养水平下中华倒刺鲃觅食和隐匿行为间的权衡*

刘 胜, 付世建

(重庆师范大学 生理与行为学实验室 重庆市动物生物学重点实验室, 重庆 401331)

摘要:【目的】考查营养水平对鱼类觅食和隐匿行为的影响。【方法】将80尾体质量为 (3.83 ± 0.03) g的中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼在 (25 ± 1) °C条件下驯化14 d后分为不同营养水平的4组,即摄食后2 h组(消化状态)、禁食2 d组(空腹状态)、14 d短期饥饿组及56 d长期饥饿组。随后记录分析各处理组实验鱼在觅食环境和隐蔽环境之间的选择行为。【结果】摄食后2 h组的实验鱼的觅食潜伏期明显大于其他处理组,而56 d长期饥饿组在隐蔽场所的停留时间有所缩短。不同处理组的实验鱼在选择区的游泳行为没有明显差异;56 d长期饥饿组在食物区的停留时间和移动距离均大于其他处理组,并在 $p < 0.05$ 水平具有统计学意义;摄食后2 h组、禁食2 d组和14 d短期饥饿组在选择区停留时间和移动距离均大于食物区,并在 $p < 0.05$ 水平具有统计学意义;56 d长期饥饿组在食物区停留时间较其他处理组更长且在 $p < 0.05$ 水平具有统计学意义,但在食物区与选择区的移动距离无统计学意义上的差异。【结论】长时间的饥饿会影响中华倒刺鲃在觅食行为和隐匿行为之间的权衡。

关键词: 隐匿行为; 饥饿; 表型可塑性; 中华倒刺鲃; 权衡

中图分类号: Q958.118

文献标志码: A

文章编号: 1672-6693(2017)05-0032-06

饥饿是鱼类生活史中经常面临的环境胁迫。在饥饿状况下,动物常常会通过改变生理活动或行为方式来适应现状。为了生存,动物必须花费大量的时间用于觅食,以获得必需的能量和营养物质^[1]。但是环境变化引起食物资源短缺和捕食压力增加往往使动物获取食物的代价增加^[2-4]。对栖息生境缺乏了解^[5]、身体条件虚弱、性格缺陷(如胆小)^[6]以及社群地位低下^[7]均会导致觅食效率下降。因此,当鱼类处于上述生理状态时,行为方式会产生复杂的适应性变化。

隐匿行为是鱼类主要的反捕食策略之一^[8-9]。研究发现栖息地水草的存在会使鲈鱼(*Brachyistius frenatus*)幼鱼避敌能力明显提高,存活率上升20%~40%^[10]。然而,当饥饿迫使动物离开隐蔽环境进入觅食状态,它遭遇捕食者的概率也随之增加^[11]。此时,动物更加专注于觅食行为,对捕食者的警觉性也大大降低^[12-13]。另外,研究发现相对于觅食状态,潜藏在隐蔽场所还可以大大减少维持日常代谢的消耗^[14-16]。因此,动物可能时常面临觅食活动和躲避捕食者的选择困境^[17],而食物资源短缺(或动物的能量储备较低)和捕食压力的上升均会加剧二者的矛盾,进而改变机体觅食行为和隐匿行为之间的权衡^[11]。

在动物的栖息环境中,时常会发生食物资源的波动^[1]。理论上,鱼会根据机体能量储备状况来权衡觅食和隐匿行为,且该权衡可能持续存在于多数鱼类的整个生活史周期^[18-19]。例如:在饥饿条件下,食蚊鱼(*Gambusia affinis*)会增强探索行为和觅食行为^[20];虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)会表现出更多的冒险行为以获取足够的食物^[21]。因此,本研究以中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为实验对象,比较经过饱足摄食后2 h(消化状态)、禁食2 d(空腹状态)、短期饥饿(禁食14 d)、长期饥饿(禁食56 d)等处理后实验鱼的觅食行为和隐蔽场所的利用情况。中华倒刺鲃是主要分布于中国长江上游及其支流的常见鲤科(Cyprinidae)鱼类,营底栖杂食性。该物种野生环境食物资源的波动较大、捕食压力在幼鱼阶段持续存在且栖息地遍布水生植物和卵石等隐蔽场所^[22]。本研究的实验目标为:1)考察营养水平是否以及如何影响中华倒刺鲃的觅食和隐蔽行为;2)考察中华倒刺鲃觅食和隐蔽行为之间的权衡是否会根据营养水平的差异而发生变化。

* 收稿日期:2017-03-09 修回日期:2017-06-28 网络出版时间:2017-06-15 11:23

资助项目:国家自然科学基金(No.31670418)

第一作者简介:刘胜,女,研究方向为鱼类行为生态学,E-mail:1915953291@qq.com;通信作者:付世建,教授,E-mail:shijianfu9@hotmail.com

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20170615.1123.014.html>

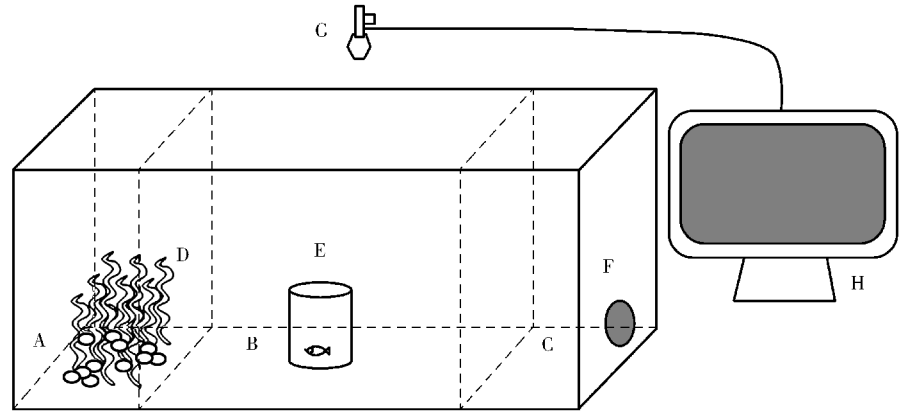
1 材料与方法

1.1 实验鱼来源与驯养

实验鱼于2015年12月购于重庆永川区西南水产养殖基地,在容积为250 L的循环控温水槽中驯养14 d。水温控制在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,光周期为12 h光照:12 h黑暗。驯养期间每日10:00以商业饲料饱足投喂实验鱼,在实验鱼摄食1 h后清除水槽中的粪便和残饵。

1.2 行为装置

实验竞技场为白色不透明的方形水槽(长 \times 宽 \times 高为75 cm \times 40 cm \times 45 cm),水深为10 cm。竞技场的一边为隐蔽区(长 \times 宽为15 cm \times 45 cm),放置人工水草和碎石;相反方向为食物区(长 \times 宽为15 cm \times 45 cm,投掷食物)。在中间区域为选择区,其中放置透明的转移适应室(直径为13.5 cm,高为15 cm)。水槽上方设置摄像头,并连接计算机(图1)。



注:A为隐蔽区(长 \times 宽为15 cm \times 45 cm);B为选择区(长 \times 宽为45 cm \times 45 cm);C为食物区(长 \times 宽为15 cm \times 45 cm);D为人工水草和碎石;E为转移适应装置(直径为13.5 cm,高为15 cm);F为食物;G为摄像头;H为计算机。

图1 实验行为选择装置

Fig. 1 Experimental behavior selection device

1.3 实验方法

将经过14 d的驯化、大小相似且鱼体健康的实验鱼(样本个数 $n=80$,体长为 (0.94 ± 0.03) cm,体质量为 (3.83 ± 0.03) g)随机平均分为4组:消化组、空腹组、短期饥饿组和长期饥饿组。消化组为饱足摄食后2 h的实验鱼。之前的研究表明,鱼类摄食后2~3 h达到代谢峰值^[23]。空腹组在禁食2 d即摄食48 h后进行测定,以消除食物的消化和同化作用。对于短期和长期饥饿组的实验鱼则分别禁食14,56 d后进行测定。

1.4 测定方法和视频分析

实验过程中,首先让实验鱼在转移适应室中适应10 min,使它们充分感知周围的环境条件。适应结束后移除转移适应装置,随即用摄像头记录实验鱼在不同区域的游泳行为。为了消除昼夜节律的影响,实验均在10:00—17:00进行。整个视频拍摄时间从适应结束开始持续30 min,视频为15帧 \cdot s⁻¹。所拍视频经音像格式转换软件“格式工厂”(http://format-factory.softonic.cn)由wmv格式转换为avi格式,并导入到自动跟踪程序idtracker (V2.1)^[24]进行视频分析。程序自动跟踪视频中实验鱼的位置,得出每一帧实验鱼的坐标。该坐标单位被转换成厘米进行相关参数计算。

1.5 实验参数

实验中描述实验鱼行为的相关参数为:1) 觅食潜伏期(单位:min)。该参数指实验鱼首次进入食物区所对应的时间。2) 觅食频率(单位:次 \cdot min⁻¹)。该参数计算公式为“觅食频率=实验鱼进入食物区的总次数/总观测时间”。3) 单次觅食持续时间(单位:min)。该参数计算公式为“单次觅食时间=实验鱼食物区停留总时间/实验鱼进入食物区的次数”。4) 区域停留时间占比(单位:%)。该参数计算公式为“不同区域停留时间占比=100% \times (停留给定区域时间/总观测时间)”。5) 移动距离和游泳速度。两个参数的计算公式分别为:

$$D(t) = \sum_{t=1}^{27000} \sqrt{(x(t) - x(t-1))^2 + (y(t) - y(t-1))^2},$$

$$v(t) = \sqrt{(x(t) - x(t-1))^2 + (y(t) - y(t-1))^2} / d(t).$$

其中: $D(t)$ 为移动距离(单位:m), $v(t)$ 为游泳速度(单位:cm \cdot s⁻¹); $x(t)$ 和 $y(t)$ 为 t 时间点对应的实验鱼X轴和Y轴坐标, $d(t)$ 是长度的时间间隔($d(t)=1/15$ s)。

1.6 数据统计

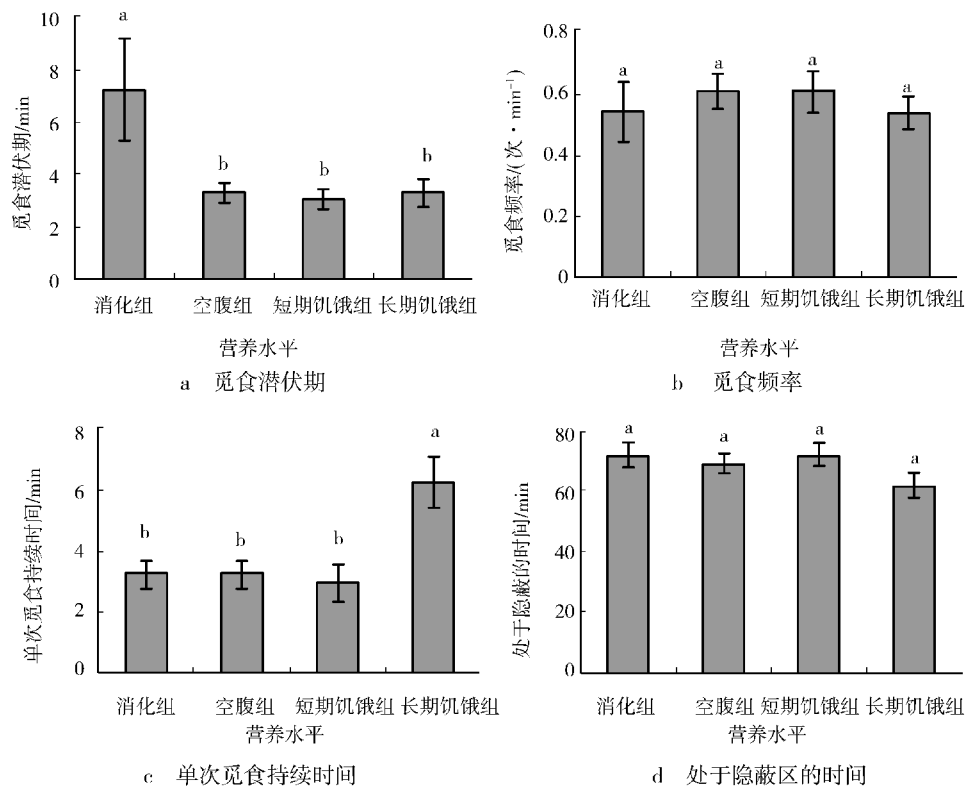
实验数据经Excel 2007进行计算后采用SPSS 17.0进行统计分析。实验处理对觅食潜伏期、觅食频率、单

次觅食持续时间和停留在隐蔽区的时间占比的影响采用单因素方差分析。实验处理和区域对停留时间占比、游泳速度和移动距离的影响以实验鱼编号作为随机因子做一般线性混合模型分析。如统计结果具有统计学意义则分别采用 Duncan 多重比较或配对 t 检验分析各处理组或不同区域的统计差异。所有数据结果均以“平均值±标准误”表示,统计结果在 $p < 0.05$ 时具有统计学意义。

2 结果

2.1 不同营养状况的中华倒刺鲃在隐蔽区与食物区之间的权衡

消化组实验鱼觅食潜伏期明显较长,与其他处理组实验鱼觅食潜伏期相比差异具有统计学意义($p < 0.05$),而其他各处理组间这一参数的差异无统计学意义(图 2a)。各处理组实验鱼的觅食频率差异没有统计学意义(图 2b),但长期饥饿组实验鱼单次觅食时间明显长于其他实验处理组实验鱼,且数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)(图 2c)。另外,不同实验组实验鱼在隐蔽区的停留时间不具有统计学意义上的差异(图 2d)。



注:不同小写字母表示不同处理组数据间差异具有统计学意义($p < 0.05$)

图 2 不同营养状况中华倒刺鲃的觅食行为和隐蔽场所利用

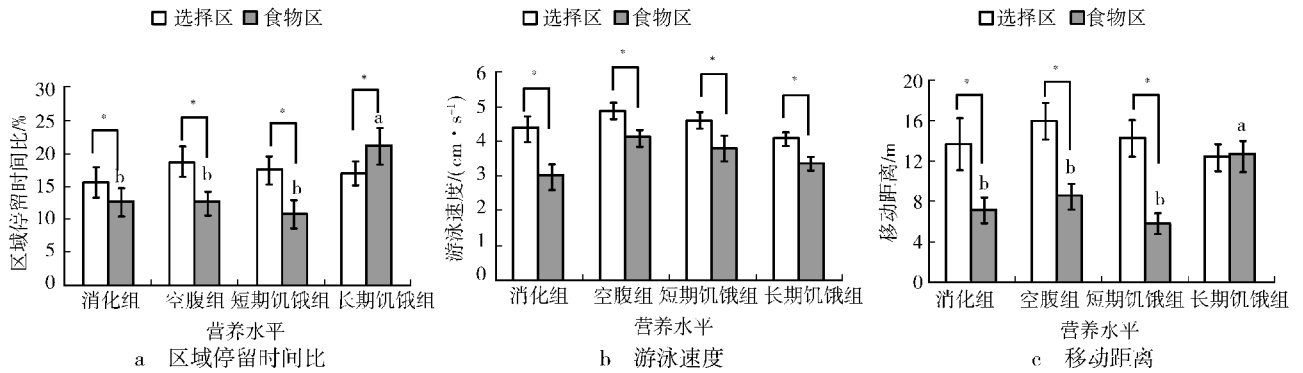
Fig. 2 The effect of nutritional status on foraging behavior and shelter use of Qingbo

2.2 不同营养状况的中华倒刺鲃的游泳行为

实验鱼在不同区域停留时间的差异具有统计学意义($p < 0.05$),且实验处理与停留区域这两个因素存在具有统计学意义的交互作用($p < 0.01$)(表 1)。消化组、空腹组和短期饥饿组实验鱼位于选择区的时间比例均高于位于食物区的时间比例,且数据差异具有统计学意义($p < 0.05$);而长期饥饿组实验鱼位于选择区的时间比例却低于位于食物区的时间比例,数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)(图 3a)。另外,长期饥饿组实验鱼在食物区的停留时间高于其他处理组实验鱼,数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

实验鱼在不同区域的游泳速度的差异有统计学意义($p < 0.05$),各处理组实验鱼在选择区的游泳速度均高于在食物区的游泳速度,数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)(图 3b)。

实验鱼在不同区域总移动距离的差异具有统计学意义($p < 0.05$),且实验处理与停留区域这两个因素存在具有统计学意义的交互作用($p < 0.01$)。消化组、空腹组和短期饥饿组实验鱼在选择区的移动距离均明显大于在食物区的移动距离,数据差异具有统计学意义($p < 0.05$);但长期饥饿组实验鱼在选择区和食物区的移动距离无统计学意义上的表差异(图 3c)。另外,长期饥饿组实验鱼在食物区的移动距离明显大于其他处理组实验鱼,数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。



注:不同小写字母表示不同处理组数据间差异具有统计学意义($p < 0.05$), * 表示选择区和食物区的数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

图 3 不同实验处理组实验鱼在选择区和食物区的游泳行为

Fig. 3 The swimming activities in choice area and food area of Qingbo with different nutritional statuses

3 讨论

在本研究中,笔者预计饥饿和消化作用会引起实验鱼在隐蔽区和食物区的选择上出现相反的行为特征。与其他处理组相比,消化作用仅仅导致消化组的觅食潜伏期大于其他处理组。同样长期饥饿组与其他处理组相比不仅单次觅食时间明显增加,而且在食物区的停留时间和移动距离均有所增加,且长期饥饿组在隐蔽区的停留时间也减少了 12%。

表 1 营养状况和区域对实验鱼游泳行为影响的线性混合模型分析

Tab. 1 The effects of nutritional status and aquaria area on measured variables of swimming activities based on the results of a generalized linear mixed model analysis

因素	df	区域停留时间		游泳速度		移动距离	
		F	p	F	p	F	p
处理	3,76	1.485	0.225	2.407	0.074	0.665	0.576
区域	1,76	8.890	0.004	54.909	<0.001	76.561	<0.001
处理×区域	3,76	6.368	0.001	1.432	0.240	9.313	<0.001

3.1 消化作用对觅食和隐匿行为的影响

本研究中,中华倒刺鲃幼鱼 60% 以上的时间停留在隐蔽区,这大于其他大多数鱼类^[25-28],表明中华倒刺鲃偏好隐蔽环境。各处理组的实验鱼在隐蔽区和食物区的选择偏好上均显示出明显差异,这表明中华倒刺鲃的觅食行为和隐蔽场所的利用具有高度的表型可塑性^[29]。与空腹组相比,消化组实验鱼的觅食频率和隐蔽场所的利用均没有明显变化,这并不符合笔者的预期。这可能是因为中华倒刺鲃幼鱼生存环境捕食压力较大、勇敢性较低(这由隐蔽场所停留时间可以看出),当消化组和空腹组实验鱼进入陌生环境时,需花费较多的时间用于潜藏在隐蔽区内侦测外部环境,故而难以检测到二者间的差异。然而,消化组的觅食潜伏期较其他处理组增加了 120%,这表明由于营养状况的差异,消化组与空腹组实验鱼相比依然存在细微的行为差异。另外,消化组和空腹组实验鱼的觅食活动没有差异,可能是因为消化组实验鱼比空腹组实验鱼有更高的能量储备^[29],更倾向于进行探索性行为。相关研究表明,摄食后动物不仅生理活动增强,自发活动也有所增加——有研究表明摄食后可能会因皮质醇分泌刺激饱腹感而引起动物除生理活动以外自发活动的增加^[30],而这种探索行为和食物区的觅食行为很难从行为上区分开来。消化组和空腹组实验鱼停留在选择区较停留在食物区的时间更长,这也表明了实验鱼在隐蔽区以外的运动不只是觅食行为。值得注意的是,消化组的实验鱼的游泳速度比空腹组大约低 12%~38%,虽然这种差异并没有统计学意义。

3.2 饥饿对觅食行为和隐匿行为的影响

短期饥饿组和空腹组实验鱼在食物区的觅食行为和选择区的游泳行为均没有明显差异。这一现象表明中华倒刺鲃作为一种主动觅食鱼类,短期饥饿条件下不会下调相关生理功能。另一个可能的解释是中华倒刺鲃的觅食行为和探索行为在短期饥饿之后同时发生相反的变化,二者之间的行为表象相互抵消(即觅食行为增加而探索行为降低)。然而,长期饥饿组实验鱼在隐蔽区的时间减少了 14% 以上,停留在食物区的时间增加了

45%~115%。这与空腹组实验鱼的表现相反,表明长期饥饿对中华倒刺鲃的觅食行为和隐匿行为有重要的影响^[31]。

总之,营养状况对中华倒刺鲃的觅食行为和隐匿行为有明显影响。消化状态的实验鱼觅食延迟,但它们停留在隐蔽区的时间和食物区内的觅食活动没有表现出明显差异,这可能与该物种高度的个性可塑性变化有关。然而,饥饿对隐匿行为和觅食行为有明显的影 响,虽然这些影响只表现在长期饥饿组中。

参考文献:

- [1] DALL S R X, HOUSTON A I, MC NAMARA J M. The behavioral ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 734-739.
- [2] DRAGO E C. The physical dynamics of the river-lake floodplain system [M]. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2007: 83-122.
- [3] CARUSO G, MARICCHIOLO G, MICALÈ V, et al. Physiological responses to starvation in the European eel (*Anguilla anguilla*): effects on haematological, biochemical, non-specific immune parameters and skin structures [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2010, 36(1): 71-83.
- [4] OHASHI K, LESLIE A, THOMSON J D. Trapline foraging by bumble bees: VII. adjustments for foraging success following competitor removal [J]. *Behavior Ecology*, 2013, 24(3): 768-778.
- [5] KENDAL R L, COOLEN I, VAN BERGEN Y, et al. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning [J]. *Stress and Behavior*, 2005, 35(5): 333-379.
- [6] HANSEN M J, SCJHAERF T M, WARD A J W. The influence of nutritional state on individual and group movement behavior in shoals of crimson-spotted rainbow fish (*Melanotaenia duboulayi*) [J]. *Behavior Ecology Sociobiol*, 2015, 69(10): 1713-1722.
- [7] BEAUCHAMP G. Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches [J]. *Behavior*, 2000, 13(3): 301-314.
- [8] BROWN G E, COWAN J. Foraging trade-offs and predator inspection in an Ostariophysan fish: switching from chemical to visual cues [J]. *Behavior*, 2000, 137(2): 181-195.
- [9] FIGUEIREDO B R S, MORMUL R P, THOMAZ S M. Swimming and hiding regardless of the habitat: prey fish do not choose between a native and a non-native macrophyte species as a refuge [J]. *Hydrobiologia*, 2015, 746(1): 285-290.
- [10] ANDERSON T W. Predator responses, prey refuges, and density-dependent mortality of a reef fish [J]. *Ecology*, 2001, 82(1): 245-257.
- [11] ORROCK J L, PREISSER E L, GRABOWSKI J H, et al. The cost of safety: refuges increase the impact of predation risk in aquatic systems [J]. *Ecology*, 2013, 94(3): 573-579.
- [12] PEPIN P. Predation and starvation of larval fish: a numerical experiment of size- and growth-dependent survival [J]. *Biology Oceanography*, 1989, 6(1): 23-44.
- [13] KRAUSE J, RUXTON G D. Living in groups [M]. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- [14] MILLIDINE K, ARMSTRONG J, METCALFE N. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon [J]. *Functional Ecology*, 2006, 20(5): 839-845.
- [15] MAXIMINO C, BRITO T M, MORAES F D, et al. A comparative analysis of the preference for dark environments in five teleosts [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 2007, 20: 351-367.
- [16] MAXIMINO C, DE BRITO M T, CLOMANETTI R, et al. Parametric analyses of anxiety in zebrafish *scototaxis* [J]. *Behavioral Brain Research*, 2010, 210(1): 1-7.
- [17] SAVINO J F, STEIN R A. Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1989, 24(4): 287-293.
- [18] MORRIS D W. Adaptation and habitat selection in the evolutionary process [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2011, 278(1717): 2401-2411.
- [19] JERMACZ L, DZIERŻYŃSKA A, POZNAŃSKA M, et al. Experimental evaluation of preferences of an invasive Ponto-Caspian gammarid *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaroidea) for mineral and plant substrata [J]. *Hydrobiologia*, 2015, 746(1): 209-221.
- [20] ARIYOMO T O, WATT P J. Effect of hunger level and time of day on boldness and aggression in the zebrafish *Danio rerio* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2015, 86(6): 1852-1859.
- [21] TOMSON J S, WATTS P C, POTTINGER T G, et al. Plasticity of boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: do hunger and predation influence risk-taking behavior? [J]. *Hormones and Behavior*, 2012, 61(5): 750-757.
- [22] PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The effects of temperature and exercise training on swimming performance in juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2013, 183(1): 99-108.
- [23] PANG X, CAO Z D, FU S J. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*) [J]. *Comparative*

- Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2011, 159(3):253-260.
- [24] PÉREZ-ESCUADERO A, VICENTE-PAGE J, HINZ R C, et al. idTracker: tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals[J]. Nature Methods, 2014, 11(7):743-748.
- [25] KATIE L, STAMMLER, LYNDIA D C. Assessment of fish size on shelter choice and intra-specific interactions by round gobies *Neogobius melanostomus*[J]. Environmental Biology of Fishes, 2005, 73(2):117-123.
- [26] LACHANCE A, DUTIL J, LAROCQUE R, et al. Shelter use and behavior of juvenile spotted wolffish (*Anarhichas minor*) in an experimental context[J]. Environmental Biology Fish, 2010, 88(3):207-215.
- [27] CONALLIN J, JYDE M, FILRUP K, et al. Diel foraging and shelter use of large juvenile brown trout (*Salmo trutta*) under food satiation[J]. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 2012, 32(404):69-76.
- [28] D'ANNA G, GIACALONE V M, FERNÁNDEZ T V, et al. Effects of predator and shelter conditioning on hatchery-reared white sea bream *Diplodus sargus* (L., 1758) released at sea[J]. Aquaculture, 2012, 356/357(4):91-97.
- [29] SHAUN K, FU S J. The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food-deprivation[J]. Functional Ecology, 2016, 30(8):1358-1365.
- [30] KOTZ C M. Integration of feeding and spontaneous physical activity: role for orexin[J]. Physiology & Behavior, 2006, 88(3):294-301.
- [31] GODIN J J, CROSSMAN S L. Hunger-dependent predator inspection and foraging behaviors in the three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) under predation risk[J]. Behavior Ecology Sociobiol, 1994, 34(5):359-366.

Animal Sciences

The Trade-off between Foraging Behavior and Shelter Use in a Qingbo with Different Nutritional Statuses

LIU Sheng, FU Shijian

(Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: [Purposes] To investigate the effect of nutritional status on the trade-off between foraging and shelter use behaviors in fish species. [Methods] Qingbo (*Spinibarbus sinensis*), an active foraging fish species that used shelter to protect against predators while foraging in the wild, was selected as an experimental model. The foraging and shelter use behaviors of digesting fish (2 h after feeding to satiation), non-digesting fish (fasting for 2 d to eliminate digestive effects), short term starved fish (14 d of fasting) and long term starved fish (56 d of fasting) in a self-made behavioral observation arena were videoed for 30 min. Then, the behavior of the fish in the food area and the shelter area was analyzed. [Findings] The results showed that the foraging latency for the digesting group was significantly longer than those of other treatment groups, while the shelter use of long-term starvation group was about 10% shorter than other groups. There was no significant difference between the experimental fish swimming behavior of different groups in the choice area, whereas both the percent time stayed and the total moving distance in the food area of long-term starvation group were significantly larger than those of other treatment groups. Fish from digestion group, fasting group and short-term starvation group all stayed more time and traveled longer distance in the choice area compared to those in food area, whereas fish from the long-term starvation group showed lower percent time stayed but similar moving distance in choice area compared to those in food area. [Conclusions] *Spinibarbus sinensis*, nutritional status has profound effects on both shelter use and foraging behavior.

Keywords: hidden behavior; hungry; phenotypic plasticity; *Spinibarbus sinensis*; trade-off

(责任编辑 方 兴)