

DOI: 10.5846/stxb201808191764

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): - .

Xia J G, Liu X, Huang Y. The link between chemical alarm cue-induced behavioral responses and personality in *Rhodeus ocellatus*. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17): - .

高体鲮化学预警响应与“个性”行为的关联

夏继刚*, 刘香, 黄艳

进化生理与行为学实验室, 重庆市动物生物学重点实验室, 重庆师范大学生命科学院, 重庆 401331

摘要: 化学通讯是水生动物最原始、最普遍和最主要的通讯方式之一。对捕食风险源的回避可以使猎物减少被捕食风险, 但如果出现的化学信息并不代表真正的威胁, 那么就会导致猎物减少觅食或求偶的机会, 从而降低适合度。因此基于能量代价-生态收益的权衡可能导致动物行为决策与化学通讯模式的分化。“个性”行为(Personality)已被证实与动物的行为决定有关, 然而, 有关鱼类化学预警通讯与“个性”行为关联的研究至今鲜见报道。我们推测: “个性”行为是鱼类的化学通讯模式多样化的重要内因。本研究采捕了广泛分布于我国淡水水域的野生高体鲮(*Rhodeus ocellatus*)并于半自然状态下探究了: (1) 实验鱼对不同化学信息(池水对照组、柠檬新奇信息组、高浓度和低浓度化学预警信息(Cheical alarm cues, CAC)组)的行为响应, (2) 实验鱼在新异环境(被转入新栖息地)、新奇刺激(新奇物理刺激)、新奇食物资源下的“个性”行为及其与化学预警响应的关联。结果发现: (1) 不同溶液化学信息对实验鱼静止时间与爆发游泳的变化以及摄食个体的比例等参数均有显著影响($P < 0.05$)。其中, 柠檬组(未知“假风险”)与对照组相比无显著差异($P > 0.05$), 实验鱼对不同浓度 CAC(已知“真风险”)表现出不同程度的行为响应, 高浓度和低浓度 CAC 均导致摄食个体比例下降($P < 0.05$), 但只有高浓度 CAC 导致静止时间和爆发游泳的变化增加($P < 0.05$)。可见, 实验鱼对外源化学信息有准确高效的行为应答。(2) 实验鱼静止时间比对不同溶液化学预警响应的变化与新奇刺激下的活跃度显著负相关($P < 0.05$), 但与新奇环境下的活跃度无关($P > 0.05$), 提示“个性”行为与化学预警响应有关但这种关联可能又有一定的环境依赖性(例如测试环境的稳定性与可预测性)。

关键词: 化学通讯; 预警信息; 个性; 鱼类行为; 高体鲮

The link between chemical alarm cue-induced behavioral responses and personality in *Rhodeus ocellatus*

XIA Jigang*, LIU Xiang, Huang Yan

Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Chemical communication is one of the most ancestral, pervasive, and dominant form of communication for aquatic animals. Sensitive avoidance of predation risk sources allows the prey to increase their probability of survival by detecting and avoiding potential predators, but is costly in terms of reduced foraging or mating opportunities if the emerging chemical cues do not represent an actual threat. Therefore, trade-offs based on energetic costs-ecological benefits may lead to differences in an animal's behavioral decision-making and chemical communication patterns. Personality has been shown to be involved in an animal's behavioral decisions; however, research on the link between fish personality and the chemical alarm communication has rarely been undertaken. We hypothesized that personality is an important internal cause in the diversity of fish chemical communication patterns. In the present study, wild rose bitterling, *Rhodeus ocellatus*, a small

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31770442); 重庆师范大学青年拔尖人才培养计划(14CSBJ08); 重庆师范大学研究生科研创新项目(YKC18032)

收稿日期: 2018-08-19; **网络出版日期:** 2019-00-00

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

freshwater fish widely distributed in China and mainly inhabiting the bottom water with low transparency, slow flow, or quiescence, were used as a model and were experimentally tested under semi-natural conditions. We aimed to (1) investigate the behavioral response of experimental fish to different chemical cues, including pool water (control group), lemon odor (novel chemical cue group), and high and low concentrations of chemical alarm cues (CAC) (risky chemical cue groups), and (2) explore personality traits of the experimental fish in novel environments (being transferred to new habitats), novel stimulus (being injected with novel physical stimulus), and novel food resources (being provided with novel food resources), and their correlations with chemical alarm cue-induced behavioral responses. Our results showed that (1) the change in time spent motionless, the change in times of burst swimming, and the percentage of feeding individuals were significantly affected by different chemical cues ($P < 0.05$). No significant difference was found between lemon odor group (unknown “chemical cue”) and the control group ($P > 0.05$). The experimental fish showed different degrees of behavioral responses to different concentrations of CAC (known “risk cue”). Both high and low concentrations of CAC resulted in a decrease in the proportion of feeding individuals ($P < 0.05$), but only high concentrations of CAC led to an increase in the time spent motionless and a change in the times of burst swimming ($P < 0.05$). It could be seen that the experimental fish had accurate and efficient behavioral responses to external chemical cues. Besides, our results showed that (2) the chemical alarm cue-induced behavioral responses were negatively correlated with the activity (measured as the percentage of time spent motionless) of experimental fish under novel stimulus ($P < 0.05$), but were not related to the activity of experimental fish under a new environment ($P > 0.05$). The results suggested that fish personality was related to chemical alarm communication but the association may be changed with environmental contexts (e.g. the stability and predictability of the test environment).

Key Words: chemical communication; alarm cues; personality; fish behavior; *Rhodeus ocellatus*

化学通讯是水生动物最原始、最普遍和最主要的通讯方式之一^[1-7]。与陆生动物相比,由于受到水环境透明度、浊度等生态因子的制约,水生动物的视觉通讯往往受到很大限制,依赖于嗅觉系统的化学通讯成为水生动物生存的必然选择^[5,8-9]。然而,水域生态系统的化学信息是极其复杂多样的^[10];动物对外源化学信息的行为应答本身又可能是一种较为耗能的生理/生态过程^[11-13],而且不当的行为应答还将导致动物失去拓展适宜生境、寻找食物资源以及配偶等机遇,降低适合度^[14];因此,动物对外源信息的精准识别与有效应答至关重要^[4,7-8],体现了动物应对环境变动的行为策略。

对大多数鱼类而言,当鱼体受到来自捕食者攻击等外界的机械性损伤时,表皮棒状细胞便分泌化学预警信息(Chemical alarm cues, CAC)并释放至水体,从而引起同伴迅速的预警与反捕食响应,提高种群的整体适合度^[4-5,7,15]。这种现象可以看作是长期自然选择的结果,是鱼类种群应对被捕食风险一种有效的生态机制。有趣的是,野外和室内实验研究均发现,种群中个体对化学信息的行为应答程度通常存在较大差异,某些个体的行为应答可能更多地取决于同伴个性的行为表现而非外源化学信息,甚至单独测试时某些个体并未对化学预警信息产生显著的行为应答^[3-5,7]。基于以上研究背景,我们提出如下假说:“个性”行为(Personality)是鱼类的化学通讯模式多样化的重要内因。

鱼类“个性”行为指不同时空条件下个体间行为的稳定差异^[16-17]。尽管种内个体间行为的表型变异无处不在,然而这种现象很长时间以来被认为是进化选择的噪音,未受到科学家应有的关注^[18]。近年来,越来越多的研究证据表明动物的“个性”行为与其生活史对策紧密关联,具有非常重要的进化和生态学意义,相关研究已逐渐成为研究热点领域^[19-20]。目前,已有学者探究了特立尼达孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)对新奇化学信息的响应与其“个性”行为的关系^[14],有关鱼类化学预警通讯模式与“个性”行为关联的研究鲜见报道。

为深入揭示鱼类化学预警通讯的行为学机制,验证本文提出的科学假说,本研究选取广泛分布于我国淡水水域的高体鳊鱼(*Rhodeus ocellatus*)作为实验对象。该物种隶属于鲤形目、鲤科、鳊亚科、鳊属,主要栖

息于透明度不高、缓流或静止的底层水域,性活泼,喜集群,是鱼类化学通讯与“个性”行为研究理想的实验动物模型。

1 材料与方法

1.1 实验动物

野生高体鲮于 2018 年 5 月捕捞自重庆师范大学进化生理与行为学实验基地鱼塘,该鱼塘面积大约为 7 亩,自然生态系统已维持 10 年以上。将实验鱼于 1000 L(2 m×1 m×0.5 m)的实验水槽(实际水深 30 cm)驯养适应 24 h。驯养用水抽取自池塘,驯养期间,水温(25.2±1)℃,溶解氧大于 6 mg/L,驯养密度低于 0.1 g/L,自然光照;每日早晚(07:00 am 和 07:00 pm)分别以商业饵料(山东化氏鱼饵有限公司原塘颗粒)饱足投喂 1 次。驯养结束后,开展行为学实验,由于雄性鲮在拓展适宜生境、寻找优质产卵场等方面起主导作用^[21],用于行为学测试的实验鱼均为性成熟雄性鲮(实验鱼的体型参数见表 1,各组数据无显著差异)。

表 1 实验鱼的体型参数
Table 1 The body morphological parameters of the experimental fish

处理组 Treatment groups	体长 Body length/ cm	体重 Weigh/g	肥满度 Condition factor/ (100 g/cm ³)	样本量 Sample size
对照 Pool water	3.54±0.055	0.88±0.042	1.97±0.049	32
柠檬 Lemon odour	3.39±0.068	0.79±0.060	1.95±0.077	28
低浓度 CAC Low concentration of CAC	3.46±0.065	0.85±0.060	2.01±0.077	30
高浓度 CAC High concentration of CAC	3.39±0.067	0.82±0.068	2.02±0.086	26

CAC: 化学预警信息 Chemical alarm cues. 数据以平均值±标准误表示。

1.2 化学信息制备

选取 4 个大小相近(约 160 g)的新鲜柠檬(*Citrus limon*)用于制备柠檬信息。将柠檬汁挤出、过滤并与池水按 1: 4 配制成含有柠檬信息的目标溶液(Lemon odour)。

选取高体鲮雌雄各 10 尾(雄鱼:体重(1.00±0.131) g、体长(3.63±0.151) cm;雌鱼:体重(0.80±0.118) g、体长(3.35±0.154) cm)用于制备化学预警信息。将实验鱼处死后,迅速剥离两侧皮肤组织并计算面积大小,将获得的皮肤组织(75 cm²)加入池水低温研磨匀浆、过滤,最终分别配置成 10 ml/cm²和 40 ml/cm²的高浓度与低浓度化学预警信息目标溶液(High concentration of CAC、Low concentration of CAC)^[5]。

1.3 实验方案

实验共设置 4 个处理组,分别为对照组(池水,Pool water)、柠檬组(池塘水体无此信息,作为“新奇”化学信息组)、低浓度和高浓度 CAC 组(低和高捕食风险信息组)。

测试装置(图 1)主要包括实验水槽(2 m×1 m×0.5 m),不锈钢网(45 cm×30 cm×50 cm),加样管道(1.8 m),电脑以及连接的摄像头(Logitech Webcam Pro 9000,30 帧/s)。不锈钢网固定并悬置于(底部浸没于水面下 15 cm)装满水的实验水槽(1000 L)。所有实验用水均抽取自池塘。

实验主要流程如下:①将单尾实验鱼转移至不锈钢网内,拍摄记录 1 min(检测实验鱼对“新异环境”的行为响应);②之后,给予实验鱼 15 min 的适应期,适应结束后,用注射器通过加样管道注入 10 ml 的池水,拍摄记录 5 min(Pretest)(将其中的第 1 min 单独分析,用于检测实验鱼对“新异刺激”的行为响应);③之后,再次用注射器通过加样管道分别注入 10 ml 的池水或其他化学信息(柠檬、低浓度 CAC、高浓度 CAC)并拍摄记录 5 min(Posttest)(检测实验鱼对化学信息的行为响应);④最后,将冰冻红虫(*Tubifex tubifex*)用一根细线吊住并缓缓投放至不锈钢网的中心位置,拍摄记录 5 min(检测 5 min 内实验鱼的摄食情况,并将其中的第 1 min 单独分析,用于检测实验鱼对不同环境刺激后出现的“新异食物资源”的行为响应)。为避免人为干扰,所有实验操作均与行为测试室隔离。视频录制期间,水温水质条件与驯养期间保持一致。

本研究将实验鱼被新转入行为测试装置、适应期后被注入池水刺激、化学信息响应后被给予冰冻红虫的各自第 1 min 内的生态表现分别看作实验鱼对新异环境、新异刺激、新异食物资源的行为应答,并以此评估实验鱼的“个性”行为。通过比较注入不同化学信息前后实验鱼的行为变化(例如静止时间的变化、爆发游泳的变化,由注入信息后 5 min 内的行为参量值减去注入信息前 5 min 内的行为参量值所得)(Posttest-Pretest)测定实验鱼的化学预警响应。通过相关分析检测“个性”行为与化学预警响应的关联。

1.4 数据分析

采用 SPSS 软件 (SPSS 19.0 Inc., USA) 对数据进行统计分析。首先对实验数据进行正态性 (Shapiro-Wilks 检验) 和方差齐性检验。若数据满足正态性和方差齐性,采用单因素方差分析和最小显著极差法 (LSD) 检验差异显著性, Pearson 相关分析检测实验鱼行为变量之间的关联;若数据不满足正态性和方差齐性,采用 Kruskal-Wallis 检验差异显著性, Spearman 相关分析检测实验鱼行为变量之间的关联。 χ^2 -检验对实验鱼“摄食”与否进行统计分析。数据均以平均值 $\pm$ 标准误表示,显著性水平设为 $P<0.05$ 。

2 结果

2.1 高体鲮鱼对不同化学信息的行为响应

不同溶液化学信息对高体鲮鱼静止时间的变化、爆发游泳的变化以及摄食个体的比例等参数均有显著影响 ($P<0.05$, 图 2)。其中,柠檬组与对照组相比无显著差异 ($P>0.05$),引入 CAC 导致实验鱼摄食个体的比例显著降低 ($P<0.05$),高浓度 CAC 导致实验鱼静止时间的变化、爆发游泳的变化显著增加 ($P<0.05$)。

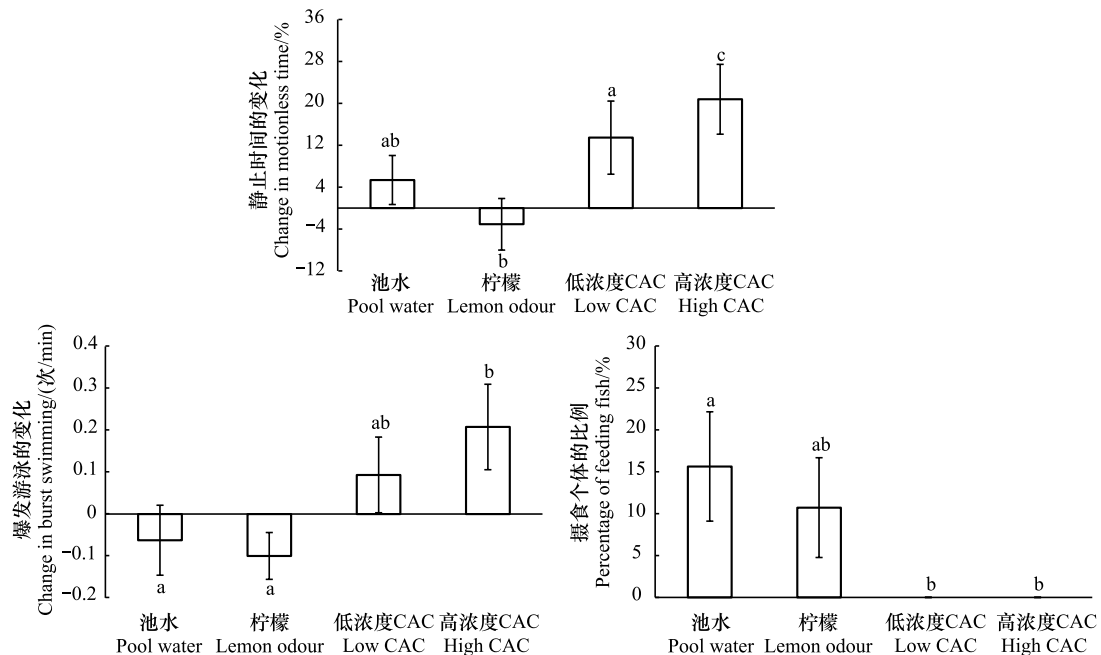


图 2 高体鲮鱼对不同溶液信息行为响应的变化 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.2 Change in behavioral responses of *Rhodius ocellatus* after cue introduction (Mean $\pm$ SE)

CAC: 化学预警信息 Chemical alarm cues. 无共同上标字母表示数值间差异显著 ($P<0.05$)

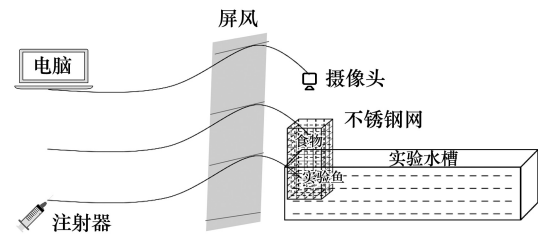


图 1 行为学测定装置示意图

Fig.1 Diagram of the behavioral testing device

2.2 不同环境下高体鲮的“个性”行为及其相关性

不同环境刺激下高体鲮的活跃性显著正相关 ($P<0.05$, $r=0.225$, 图 3), 但逃逸次数无显著相关性 ($P>0.05$, $r=0.122$)。

2.3 高体鲮化学预警响应与其“个性”行为的关联

高体鲮静止时间比对不同溶液化学预警响应的变化与其新异环境下的活跃性无显著相关性 ($P>0.05$; 表 2; 图 4a), 但与其新异刺激下的活跃性均显著负相关 ($P<0.05$; 表 2; 图 4b)。引入食物信息后, 仅对照组实验鱼的活跃性与静止时间的变化显著正相关 ($P<0.05$; 表 2; 图 4c)。此外, 高体鲮爆发游泳对不同溶液化学预警响应的变化与其在不同环境刺激下的逃逸无显著相关性 ($P>0.05$; 表 2; 图 4d, 4f) 或无明显的规律性(表 2; 图 4e)。

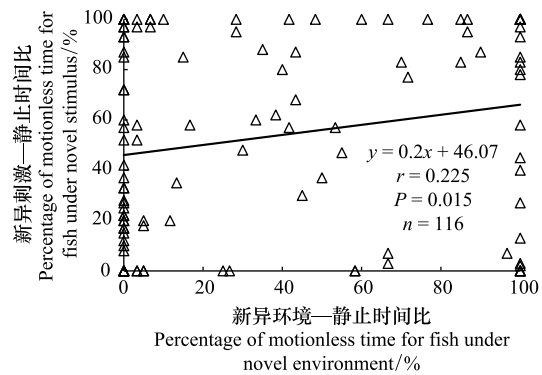


图 3 不同环境刺激下高体鲮的活跃性及其相关性
Fig.3 The relationships of activities in *Rhodeus ocellatus* under novel environment and novel stimulus

表 2 高体鲮化学预警响应的变化与“个性”行为的相关性

Table 2 Correlation analyses of personality and the changes of behavioral responses to CAC in <i>Rhodeus ocellatus</i>							
处理组 Treatment groups	预警行为 CAC-induced behavioral responses	“个性”行为 Personality					
		活跃性 Activity			逃逸 Escape		
		新异环境 Novel environment	新异刺激 Novel stimulus	新异食 物资源 Novel food resources	新异环境 Novel environment	新异刺激 Novel stimulus	新异食 物资源 Novel food resources
对照 Pool water	静止时间的 变化/%	$r=0.051$, $P=0.783$	$r=-0.423$, $P=0.016^*$	$r=0.686$, $P<0.001^*$			
柠檬 Lemon odour		$r=-0.090$, $P=0.648$	$r=-0.433$, $P=0.021^*$	$r=0.214$, $P=0.274$			
低浓度 CAC Low concentration of CAC		$r=-0.226$, $P=0.230$	$r=-0.454$, $P=0.012^*$	$r=0.156$, $P=0.410$			
高浓度 CAC Low concentration of CAC		$r=-0.247$, $P=0.223$	$r=-0.565$, $P=0.003^*$	$r=0.220$, $P=0.280$			
对照 Pool water	爆发游泳的 变化/(次/min)				$r=-0.257$, $P=0.156$	—	$r=-0.137$, $P=0.453$
柠檬 Lemon odour					$r=-0.352$, $P=0.066$	$r=-0.378$, $P=0.048^*$	$r=-0.273$, $P=0.160$
低浓度 CAC Low concentration of CAC					$r=0.230$, $P=0.222$	—	$r=0.202$, $P=0.284$
高浓度 CAC High concentration of CAC					$r=-0.379$, $P=0.056$	$r=0.376$, $P=0.059$	$r=0.123$, $P=0.549$

* $P<0.05$, 差异显著

3 讨论

3.1 高体鲮对不同化学信息的行为响应

对捕食风险源的敏锐应答无疑可以使猎物减少被捕食概率, 但是如果出现的化学信息并非真正的捕食风险, 那么就会导致猎物丧失觅食、求偶、拓展适宜生境等机遇, 从而降低适合度^[14]。本研究发现, 不同化学信息处理对高体鲮静止时间的变化、爆发游泳的变化以及摄食个体的比例等影响显著。高体鲮对不同浓度的 CAC(已知的“真风险”)表现出不同程度的行为响应, 高浓度和低浓度 CAC 均导致高体鲮摄食个体的比例显著下降(为 0%), 但只有高浓度 CAC 导致高体鲮静止时间和爆发游泳的变化显著增加, 研究结果与

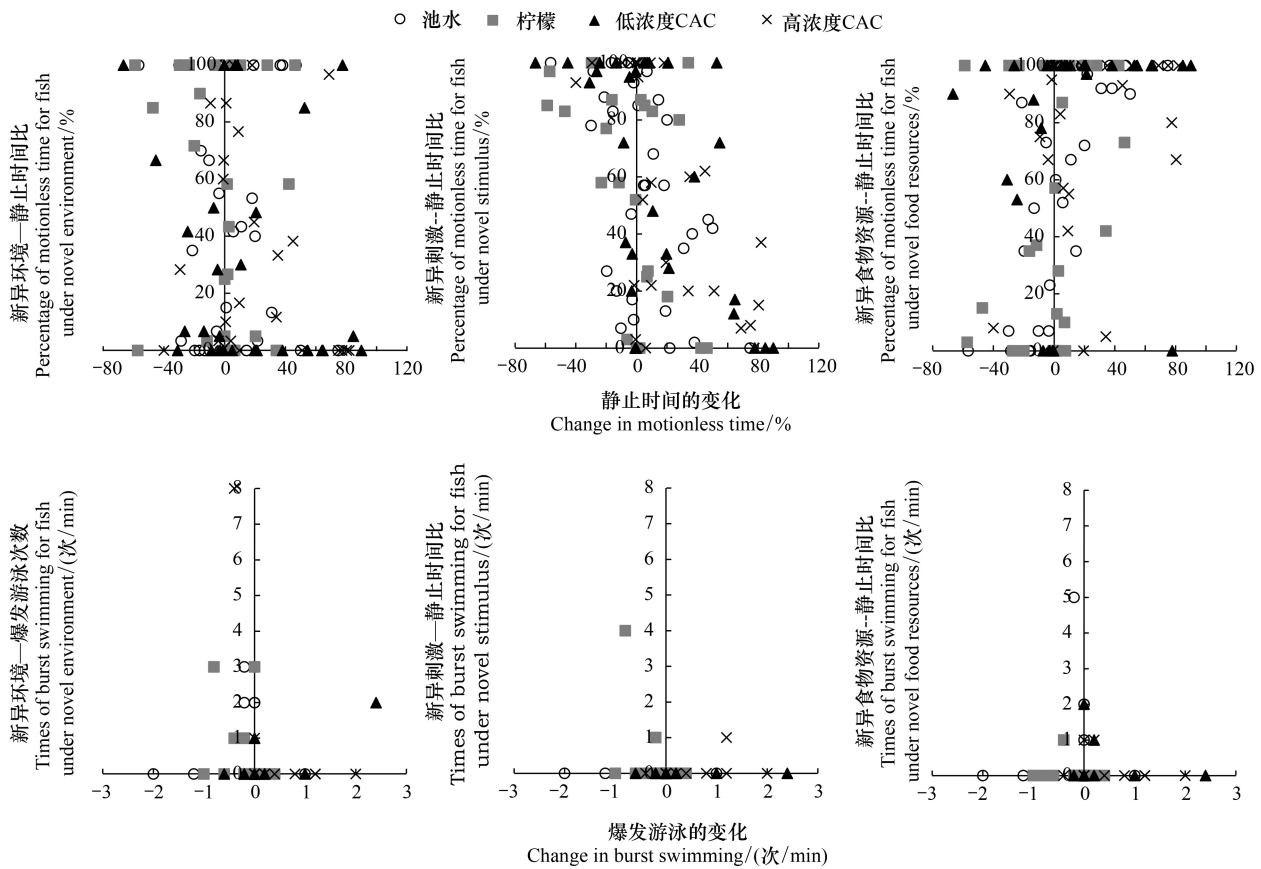


图4 高体鲫化学预警响应与“个性”行为的关联

Fig.4 The relationships between personality and the changes of behavioral responses to CAC in *Rhodeus ocellatus*

Brown 等^[22]相一致;另一方面,柠檬组与对照组相比无显著差异,表明柠檬气味并未引发高体鲫显著的反捕食响应,是一种“假风险”的化学信息。可见,高体鲫对外源化学信息有准确而高效的行为应答。当然,这种行为应答策略还可能与实验鱼长期以来生存的环境背景有关。例如,无论在野外还是实验室状况下,来自于高被捕食压力(High-predation)种群的特立尼达孔雀鱼对新奇化学信息都表现出逃避响应,而来自于低被捕食压力(Low-predation)种群的特立尼达孔雀鱼却无此现象^[13]。

3.2 高体鲫化学预警响应与其“个性”行为的关联

鱼类的“个性”行为主要包括勇敢性、探索性、活跃性、攻击性、社会性等,其测定方法也是多样化的^[17, 20, 23]。本研究重点考查了不同环境背景下(新异环境、新异刺激、新异食物资源),高体鲫的活跃性以及逃逸表现。新异环境与新异刺激下高体鲫的活跃性显著正相关,表明活跃性作为体现高体鲫“个性”行为的参数是可重复的。然而,值得注意的是,高体鲫的化学预警通讯(引入化学信息后静止时间比的变化)仅与新异刺激下的活跃性显著负相关,与新异环境下的活跃性并不相关,提示:高体鲫“个性”行为的展现及其与化学通讯的关联性还可能与环境稳定性(可预测性)有关。被突然引入新异的栖息地环境(环境变动大、相对而言是不可预测的),高体鲫的行为响应可能有一定的随机性;而当给予一定时间的适应期(15 min)之后,再次给予新异刺激(即通过加样管道给予的注水刺激,环境变动小、相对而言是可预测的),高体鲫的行为响应已能够较充分体现其“个性”特征。与本文研究结果相似,Brown 等^[22]等发现,特立尼达孔雀鱼对其自身 CAC 的行为响应与其“个性”行为(以从隐蔽所浮出的时间为主要指标)有关,胆小害羞型的孔雀鱼对 CAC 表现出强烈的回避行为,而胆大冒险型的个体对该 CAC 却无显著的行为响应。类似地,Brown 等^[14]还发现,在遭遇新奇化学信息(柠檬气味)重复刺激后,胆大冒险型的个体不再表现出显著的行为应答,而胆小害羞型的个体则一直保持逃逸响应。此外,本研究还发现,引入食物信息后,对照组实验鱼的活跃性与静止

时间的变化显著正相关,表明胆大的个体(静止时间的变化小)应对出现的新异资源更为积极(静止时间比少),这一结果与 David 等^[24]相近;然而,其余各信息处理组实验鱼的活跃性与静止时间的变化均不相关,提示环境扰动程度影响动物对新异资源的行为响应,不管是 CAC 还是柠檬气味,均可能影响实验鱼的摄食响应。

通常情况下,鱼类的化学预警通讯是一种较为耗能的生理/生态过程^[13]。因此基于能量代价-生态收益(Energetic cost-Ecological benefit)权衡(Trade-offs)的个体发生、营养状况与生理状态等因素可能影响种群中个体的行为决策,从而导致化学通讯模式的分化^[3-5]。然而,前期研究结果表明,高体鳊化学预警行为的变化与其生理状态(性腺指数、肥满度、产卵管长度)等无显著相关性,推测:高体鳊的“个性”行为很可能掩盖了繁殖生理状况的效应,进而导致化学预警行为与生理状态不相关^[5]。本研究发现,引入化学信息后高体鳊的静止时间比的变化与新异刺激下的活跃性负相关,证实了这一推测,并支持本文提出的科学假说:“个性”行为是鱼类的化学通讯模式多样化的重要内因。

综上所述,高体鳊对外源化学信息有准确高效的行为应答,该物种“个性”行为与其化学预警通讯模式有关,但这种关联可能又有一定的环境依赖性(例如,物种的生活史背景以及测试环境的稳定性与可预测性等),因此,未来研究应进一步关注水域环境变迁背景下鱼类的化学通讯模式与“个性”行为进化及其内在关联。

参考文献(References):

- [1] Hara T J. Overview and introduction//Hara T J, ed. Fish Chemoreception. Netherlands: Springer, 1992: 1-12.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] 张婧,付世建,夏继刚.繁殖期高体鳊对化学预警信息的行为响应及其与生理状态的关联. *生态学报*, 2018, 38(20): 7223-7230.
- [6] Goodale E, Beauchamp G, Magrath R D, Nieh J C, Ruxton G D. Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(6): 354-361.
- [7] 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.
- [8] Chivers D P, Smith R J F. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience*, 1998, 5(3): 338-352.
- [9] Wisenden B D. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, 355(1401): 1205-1208.
- [10] 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.
- [11] Skelly D K. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology*, 1992, 73(2): 704-708.
- [12] Hammill E, Rogers A, Beckerman A P. Costs, benefits and the evolution of inducible defences: a case study with *Daphnia pulex*. *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, 21(3): 705-715.
- [13] Brown G E, Ferrari M C O, Elvidge C K, Ramnarine I, Chivers D P. Phenotypically plastic neophobia: a response to variable predation risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 280(1756): 20122712.
- [14] Brown G E, Chuard P J C, Demers E E M, Ramnarine I W, Chivers D P, Ferrari M C. Personality and the retention of neophobic predator avoidance in wild caught Trinidadian guppies. *Behaviour*, 2018, 155(4): 265-278.
- [15] Smith R J F. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1992, 2(1): 33-63.
- [16] Budaev S V, Mikheev V N, Pavlov D S. Individual differences in behavior and mechanisms of ecological differentiation on the example of fish. *Biology Bulletin Reviews*, 2015, 5(5): 462-479.
- [17] 张婧,付世建,夏继刚.鱼类“个性”行为及其研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(12): 3623-3628.

- [18] Sih A, Mathot K J, Moirón M, Montiglio P O, Wolf M, Dingemanse N J. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(1): 50-60.
- [19] Beekman M, Jordan L A. Does the field of animal personality provide any new insights for behavioral ecology? *Behavioral Ecology*, 2017, 28(3): 617-623.
- [20] Yuen C H, Schoepf I, Schradin C, Pillay N. Boldness: are open field and startle tests measuring the same personality trait? *Animal Behaviour*, 2017, 128: 143-151.
- [21] Smith C, Reichard M, Jurajda P, Przybylski M. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology*, 2004, 262(2): 107-124.
- [22] Brown G E, Elvidge C K, Ramnarine I, Chivers D P, Ferrari M C O. Personality and the response to predation risk: effects of information quantity and quality. *Animal Cognition*, 2014, 17(5): 1063-1069.
- [23] Conrad J L, Weinersmith K L, Brodin T, Saltz J B, Sih A. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology*, 2011, 78(2): 395-435.
- [24] David M, Auclair Y, Giraldeau L A, Cézilly F. Personality and body condition have additive effects on motivation to feed in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *Ibis*, 2012, 154(2): 372-378.