

群体密度对中华倒刺鲃幼鱼数量辨别力的影响*

赵鑫, 唐中华, 柏杨, 彭姜岚, 付世建
(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室, 重庆 401331)

摘要:【目的】考察单尾中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼对不同数量比的两个刺激鱼群的偏好以及该偏好是否受群体密度的影响。【方法】利用该鱼倾向加入较大群体的行为习性,采用自行设计的鱼类行为观测装置,通过改变仪器两端的刺激鱼群(Stimulus shoal)的数量以及密度大小,进行二元选择(Binary choice test)实验,计算目标实验鱼对两刺激鱼群的选择率。【结果】在密度相同的条件下,当数量比为12:12,12:6或6:6时,目标实验鱼对两刺激鱼群的偏好没有统计学意义上的差异。在密度不同的条件下,当数量比为12:12和12:6时,目标实验鱼偏好高密度刺激鱼群;然而当数量比为6:6时,目标实验鱼对两刺激鱼群的偏好没有统计学意义上的差异。【结论】中华倒刺鲃不能单独通过离散型数量信息(刺激鱼群的个体数)辨别鱼群的大小;当刺激鱼群的个体数较少而实验装置的刺激区空间较大时,两刺激鱼群之间的密度差异可能达不到中华倒刺鲃连续型数量信息(密度)辨别的阈值;中华倒刺鲃幼鱼可能采取了模拟数量的机制处理大量信息而使用了对象文件系统机制处理小数量信息。

关键词:集群;中华倒刺鲃;群体密度;连续型数量;离散型数量

中图分类号:Q958.118

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2018)01-0031-05

集群行为是由于社会原因产生的个体聚集现象,广泛存在于动物界,也是鱼类常见的生存策略之一^[1-4]。集群有助于降低动物被捕食的概率,使之更快地获取食物源信息进而提高觅食效率^[5-8]。在集群过程中,动物经常通过数量辨别能力选择大小适宜的群体^[9-10]。数量辨别过程中,动物利用的数量信息包括两类:离散型数量信息(Discrete quantities)和连续型数量信息(Continuous quantities)。离散型数量信息指目标对象的个体数量,如食物颗粒的数目、动物的个体数等;连续型数量信息指随着数量的改变而变化的信息,如面积、物体占据的空间、密度等^[11]。自然界中事物的离散型数量线索和连续型数量线索密切相关。例如,较多的食物通常占据较多的空间,较大的社会群体一般表现为较大的累积表面积。有研究表明,鱼类具备评估群体大小的能力,而且在面临不同大小的群体时通常偏好加入较大群体^[12]。研究还发现某些鱼类如食蚊鱼(*Gambusia affinis*)可能借助连续型数量线索进行数量辨别^[13]。目前,大量关于数量辨别能力的研究同时涉及到两种数量信息线索,鱼类是否能通过单一的数量信息辨别事物之间的大小差异的研究较少。因此,探索鱼类是否能通过连续型数量信息辨别群体大小是本研究的主要目的。

已有研究表明中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)拥有数量辨别能力,而且数量辨别在1:2以上^[14]。然而,之前的研究中,离散型信息和连续型信息(即群体数量和密度)同步变化,因而无法区分数量辨别所利用的数量信息类型。本研究选取中华倒刺鲃的幼鱼为研究对象,利用该物种高度集群和偏好加入较大群体的行为特性,通过改变实验装置两端刺激鱼群数量和密度的大小,考察实验鱼在仪器两端不同数量和密度大小群体偏好区停留的时间来判定该物种的数量辨别能力。由于之前的研究发现当选择对为12:6时,目标中华倒刺鲃选择正确率均大于60%,且利于控制群体密度;因此本研究将单尾实验目标鱼放入数量比为12:12,12:6和6:6密度比为2:1和1:1的选择装置中,以此来考察单尾中华倒刺鲃对两个鱼群的数量辨别能力。

* 收稿日期:2017-06-07 修回日期:2017-12-03 网络出版时间:2018-01-18 15:21

资助项目:国家自然科学基金(No.31670418)

第一作者简介:赵鑫,男,研究方向为鱼类生理生态及行为,E-mail:1683046997@qq.com;通信作者:付世建,教授,E-mail:shijianfu9@cqu.edu.cn

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20180118.1521.010.html>

1 材料与方法

1.1 实验鱼及来源

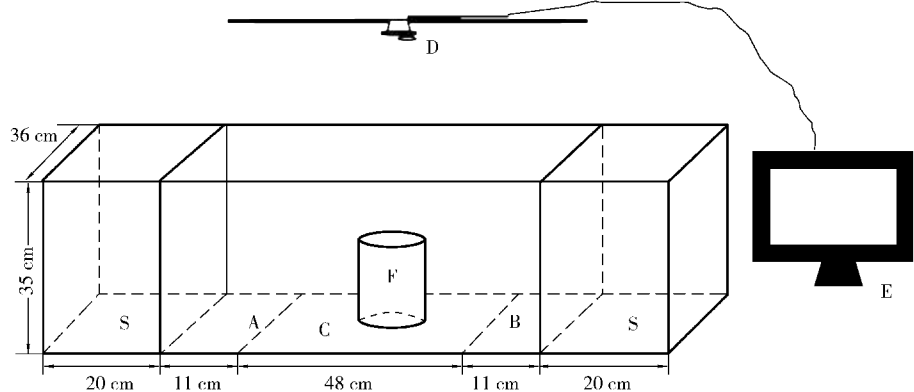
2016年6月在重庆本地渔场购得质量为 (3.71 ± 0.05) g、体长为 (5.59 ± 0.02) cm的中华倒刺鲃幼鱼,运回后在长 \times 宽 \times 高为 150 cm \times 80 cm \times 50 cm、水深为 30 cm的方形水槽中驯养 14 d。实验养殖用水为曝气除氯后的自来水,实验期间持续向水中充入空气以保证水体溶氧质量浓度在 7 mg \cdot L $^{-1}$ 以上,水温维持在 (23 ± 1) $^{\circ}$ C,光照周期为 12 h光照: 12 h黑暗。驯养期间,每天用商业浮性饲料颗粒饱足投喂 1 次, 1 h后用虹吸管清除食物残渣和粪便并换掉约 30% 体积的水。驯养结束后,挑选出大小类似的 140 尾目标实验鱼。

1.2 实验设备

实验装置(图1)分为3部分,即位于中间部分的空间大小为 36 cm \times 70 cm \times 35 cm的“实验对象区”和位于该区两端的原始空间大小为 36 cm \times 20 cm \times 35 cm的“刺激区”(Stimulus tank)。实验对象区又包括与两端刺激区相邻的两个“偏好区”(Preference area)和位于中间的“选择区”(Selection or hesitation area)。刺激区可以用可移动的有机玻璃板分隔成不同体积的小室,从而改变刺激区鱼群的群体密度。为了避免外界干扰,行为观测装置的四壁都贴有无毒的广告纸。罗技摄像头(Logitech Webcam Pro9000)与监测器相连位于装置的正上方。实验前 1 h,所有实验鱼均饱足投喂,然后将刺激鱼群放入刺激区适应 30 min,实验水深在 10 cm左右。实验过程中,水温控制在 (23 ± 0.5) $^{\circ}$ C,实验光源由白炽灯提供。

1.3 实验方案及测定方法

为考查中华倒刺鲃数量辨别能力是否受到群体密度的影响,本研究设置了密度比为 $1:1$ 和 $1:2$ 共两个密度梯度。为了探索数量比是否会影响实验目标鱼群体密度的偏好,本实验选取了 $12:12$, $12:6$ 和 $6:6$ 共3个选择对。具体操作是从刺激鱼群养殖单元选取 24 尾大小类似的中华倒刺鲃幼鱼,其中 12 尾随机放置于实验装置的任一刺激区,另外 12 尾放置于相对的另一刺激区,从而组成两刺激鱼群数量比为 $12:12$ 而密度比为 $1:1$ 的选择对;另外选取大小类似的中华倒刺鲃幼鱼 24 尾,其中 12 尾随机放置于实验装置的任一刺激区,另外 12 尾放置于另一空间大小减半的刺激区(空间大小变为 36 cm \times 10 cm \times 35 cm)组成两刺激鱼群数量比为 $12:12$,而密度比为 $1:2$ 的选择对。数量比为 $6:6$ 的选择对的实验操作与 $12:12$ 的选择对相同,仅仅是将两个刺激区中实验鱼的个体改为 6 尾。数量比为 $12:6$ 的选择对则是从刺激鱼群养殖单元选取 18 尾大小类似的中华倒刺鲃幼鱼,其中 12 尾随机放置于实验装置的任一刺激区,另外 6 尾放置于另一空间大小减半的刺激区(空间大小变为 36 cm \times 10 cm \times 35 cm)组成两刺激鱼群密度比为 $1:1$ 的选择对;另外选取大小类似的中华倒刺鲃幼鱼 18 尾,其中 6 尾随机放置于实验装置的任一刺激区,另外 12 尾放置于另一与之空间大小相同的刺激区组成两刺激鱼群密度比为 $1:2$ 的选择对。刺激鱼群适应 5 min后,将单尾目标实验鱼转移至实验区中间的圆筒(直径为 12 cm)中适应 2 min,适应结束后将圆筒轻轻拿开,并立即打开摄像头持续拍摄 20 min。实验期间目标实验鱼只用 1 次,刺激鱼在相邻 3 d内不重复使用。每组实验选取 20 尾目标实验鱼进行拍摄。拍摄的视频用QQ影音视频播放软件将图像由.wmv转换为.avi格式,然后将视频导入idTracker软件分析实验鱼的运动轨迹并得到目标鱼每帧图像的像素坐标。根据像素和实物的相对大小计算实验目标鱼实际位置的坐标点,据此获取它在偏好区(集群偏好区为距刺激区小于 11 cm的区域,图1)的停留时间数据,进而进行各偏好区停留时间百分比的计算。停留时间百分比(P)的计算公式为 $P = [T_x / (T_A + T_B)] \times 100\%$,其中: T_A 和 T_B 分别表示在A,B偏好区内停留的时间, T_x 表示 T_A 或 T_B 。



注:A,B为偏好区;C为选择区;D为摄像头;E为监测器;F为圆筒;S为刺激区。

图1 鱼类行为选择监测装置

Fig. 1 The structure of fish choice behavior monitoring apparatus

1.4 数据分析

所有数据结果以“平均值±标准误”表示,采用 Excel 和 SPSS 17.0 软件进行相关统计分析。实验鱼对两偏好区的停留时间百分比之间的差异采用配对 t 检验检测,当 $p < 0.05$ 时,统计结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 等密度条件下,目标实验鱼对不同数量比刺激鱼群的偏好

在群体密度比为 1:1 的条件下,目标实验鱼在数量比为 0:0,12:12,12:6 和 6:6 的两刺激鱼群的偏好区停留的时间没有统计学意义上的差异(图 2)。

2.2 在密度比为 2:1 的条件下,目标实验鱼对不同数量比刺激鱼群的偏好

在群体密度比为 2:1 且数量比为 12:12 和 12:6 时,目标实验鱼在与密度较大的刺激鱼群相邻偏好区内停留的时间高于在另一偏好区停留的时间,差异具有统计学意义($p < 0.05$);而当群体密度为 2:1 且数量比为 6:6 时,目标实验鱼在两刺激鱼群的偏好区停留的时间没有统计学意义上的差异(图 3)。

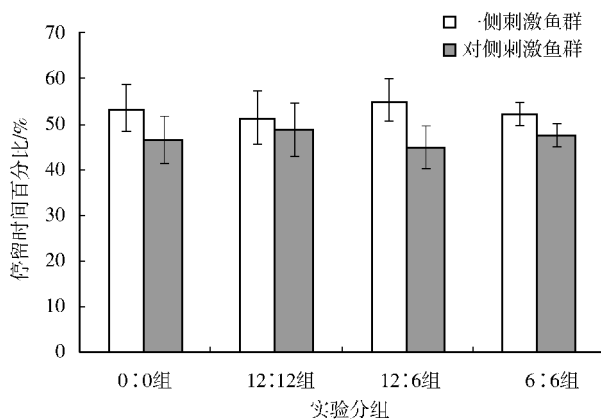
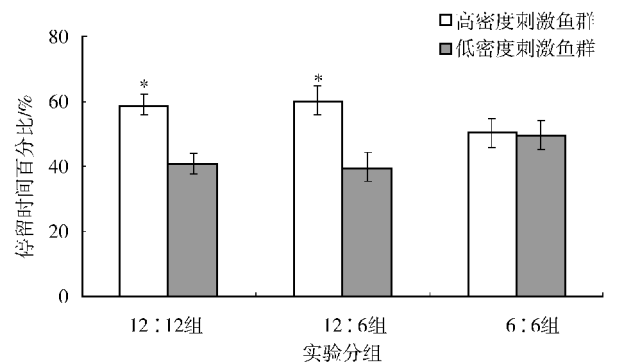


图 2 目标鱼在不同数量比等密度刺激鱼群中的停留时间百分比

Fig. 2 The influence of different ratio of stimulus school with the same density on selection of focal fish



注: * 表示同一数量比条件下,两个密度刺激鱼群偏好区停留的时间百分比有统计学意义上的差异($p < 0.05$)。

图 3 目标鱼在不同数量比且不同密度刺激鱼群中的停留时间百分比

Fig. 1 The influence of different ratio and density of stimulus school on selection of focal fish

3 讨论

鱼类是较为低等的脊椎动物,常常通过集群提高觅食效率,降低被捕食风险。理论上,集群优势会随着群体大小的增加而显得更为明显。本研究发现,无论是离散型数量信息相同(数量比为 12:12 或 6:6),还是离散型数量信息不同(数量比为 12:6),只要两刺激鱼群的密度相同,目标实验鱼对两刺激鱼群的偏好就没有统计学意义上的差异。以上结果表明:在本研究的实验条件下(当刺激鱼群的个体数超过 6 个时),目标实验鱼中华倒刺鲃不能单独通过离散型数量信息即刺激鱼群的个体数辨别鱼群的大小。这与以往对食蚊鱼的研究结果类似,即食蚊鱼不能通过单独的离散型数量线索辨别两刺激鱼群之间的差异:无论刺激鱼群的个体数为 2:3 还是 4:8,只要两刺激鱼群的总表面积相同,食蚊鱼则不会表现出对某一刺激鱼群的偏好^[13]。另外,对三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)的研究也发现,当连续型数量线索相同但离散型数量线索不同时,三刺鱼对两刺激鱼群偏好无统计学意义上的差异^[15]。

本研究还发现:当鱼群密度不同、离散型数量信息相同且数量比为 12:12 时,目标实验鱼偏好于高密度刺激鱼群集群,这与笔者的预期一致。有趣的是,当离散型数量信息相同但数量比为 6:6 时,目标实验鱼对两刺激鱼群的偏好没有统计学意义上的差异,该结果与笔者的预期不甚一致。这极有可能是本实验装置两端刺激鱼群的个体数较少而实验装置的刺激区空间较大,因此两刺激鱼群之间的密度差异不能达到中华倒刺鲃连续型数量信息(密度)辨别的阈值。另一种可能的解释是中华倒刺鲃幼鱼采取了不同的机制处理大数量信息和小数量信息。在处理大数量信息时,中华倒刺鲃可能采取了“模拟数量的机制”(Analogue number system, ANS)比较两刺激鱼群之间的数量差异^[16-18]。在这种机制中,辨别活动遵循韦伯定律(Weber's law)^[19],即数量比较的基础

是刺激物的幅度之间的比率而不是绝对差值。因此,随着数量的增加,个体需要更大的视差才能辨别两刺激物之间的差异;随着刺激物之间比例的变小,比较二者的差别变得更困难^[20]。在处理小数量信息时,中华倒刺鲃可能采用了“对象文件系统机制”(Object-file system, OFS)比较两刺激鱼群之间的数量差异。在该机制中,对象能逐个数出数量,即“计数”。对象文件系统为精确的数量辨别,它通过跟踪单个元素进行运作,所以只能识别少量的个体(最多 3~4 个)^[21-24]。但是本研究中的最小刺激鱼群的个体数是 6 个,超过了精确数量辨别的阈值,因此第一个解释似乎更合理。与本研究类似的研究还发现:当离散型数量线索相同但连续型数量线索不同,如数量比为 10:10 时,三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)偏好低密度刺激鱼群;而数量比为 8:8 时,三刺鱼对两刺激鱼群的偏好无统计学意义上的差异^[15]。对于这一结果,研究者的推测是:低密度的种群意味着低的捕食风险,因此目标实验鱼偏好与低密度种群集群;而当数量比为 8:8 时,两刺激鱼群的密度都比较低,因此目标实验鱼对两刺激鱼群的偏好没有差异。

总之,当两刺激鱼群的密度相同时,中华倒刺鲃不能单独通过离散型数量信息即刺激鱼群的个体数辨别鱼群的大小。当两刺激鱼群的密度不同,数量比为 12:12 时,目标实验鱼偏好与高密度刺激鱼群集群,然而当数量比为 6:6 时,目标实验鱼对两刺激鱼群的偏好没有统计学意义上的差异;这可能是刺激鱼群的个体数较少而实验装置的刺激区空间较大造成两刺激鱼群之间的密度差异不能达到中华倒刺鲃连续型数量信息(密度)辨别的阈值;另一种可能的解释是中华倒刺鲃幼鱼采取了模拟数量的机制处理大数量信息而使用对象文件系统机制处理小数量信息。

参考文献:

- [1] SHAW E. Schooling fishes[M]. American Scientist, 1978, 66(2):166-175.
- [2] STRANDBURG-PESHKIN A, FARINE D R, COUZIN I D, et al. Shared decision-making drives collective movement in wild baboons[J]. Science, 2015, 348(6241):1358-1361.
- [3] WEBSTER M M. Experience and motivation shape leader-follower interactions in fish shoals[J]. Behavioral Ecology, 2017, 28(1):77-84.
- [4] ZAITOUNY A, STEMLER T, SMALLI M. Modelling and tracking the flight dynamics of flocking pigeons based on real GPS data (small flock)[J]. Ecological Modelling, 2017, 344:62-72.
- [5] PITCHER T J, MAGURRAN A E, WINFIELD I J. Fish in larger shoals find food faster[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1982, 10(2):149-151.
- [6] PARTRIDGE B L, JOHANSSON J, KALISH J. The structure of schools of giant bluefin tuna in Cape Cod Bay[J]. Environmental Biology of Fishes, 1983, 9(3):253-262.
- [7] NØTTESTAD L, AKSLAND M, BELTESTAD A, et al. Schooling dynamics of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) in a coastal spawning area[J]. Sarsia, 1996, 80(4):277-284.
- [8] DOMEIER M L, COLIN P L. Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed[J]. Bulletin of Marine Science, 1997, 60(3):698-726.
- [9] GARLAND A, LOW J, BURNS K C. Large quantity discrimination by North Island robins (*Petroica longipes*)[J]. Animal Cognition, 2012, 15(6):1129-1140.
- [10] BISAZZA A, AGRILLO C, BUTTERWORTH B, et al. Collective enhancement of numerical acuity by meritocratic leadership in fish[J]. Scientific Reports, 2014, 4(4):514-521.
- [11] PETRAZZINI M E M, AGRILLO C, PIFFER L, et al. Otogeny of the capacity to compare discrete quantities in fish[J]. Developmental Psychobiology, 2014, 56(3):529-536.
- [12] KEENLEYSIDE M H A. Some aspects of the schooling behaviour of fish[J]. Behaviour, 1955, 8(1):183-248.
- [13] AGRILLO C, DADDA M, SERENA G, et al. Do fish count? spontaneous discrimination of quantity in female mosquitofish[J]. Animal Cognition, 2008, 11(3):495-503.
- [14] 唐中华, 付世建. 集群有利于提高中华倒刺鲃幼鱼的数值辨别能力. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2016, 33(6):32-36.
- [15] TANG Z H, FU S J. Numerical discrimination of juvenile qingbo improved by shoaling[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2016, 33(6):32-36.
- [16] FROMMEN J G, HIERMES M, BAKKER T C M. Disentangling the effects of group size and density on shoaling decisions of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2009, 63(8):1141-1148.
- [17] FEIGENSON L, DEHAENE S, SPELKE E. Core systems of number[J]. Trends Cognitive Sciences, 2004, 8(7):307-314.
- [18] HAUSER M D, SPELKE E. Evolutionary and developmental foundations of human knowledge[J]. Journal of Cognitive Neuroscience, 2004, 19(1):853-864.

- [18] XU F, SPELKE E S, GODDARD S. Number sense in human infants [J]. *Developmental Science*, 2005, 8 (1): 88-101.
- [19] GALLISTEL C R. *The organization of learning* [M]. Cambridge: MIT Press, 1990.
- [20] GALLISTEL C R, GELMAN R. Non-verbal numerical cognition: from reals to integers [J]. *Trends in Cognitive Sciences*, 2000, 4(2): 59-65.
- [21] TRICK L M, PYLYSHYN Z W. Why are small and large numbers enumerated differently? a limited-capacity pre-attentive stage in vision [J]. *Psychological Review*, 1994, 101(1): 80-102.
- [22] ULLER C, CAREY S, HUNTLEYFENNER G, et al. What representations might underlie infant numerical knowledge? [J]. *Cognitive Development*, 1999, 14 (1): 1-36.
- [23] MUROFUSHI K. Numerical Matching Behavior by a chimpanzee (*Pan troglodytes*): subitizing and analogue magnitude estimation [J]. *Japanese Psychological Research*, 1997, 39(3): 140-153.
- [24] FEIGENSON L, CAREY S, HAUSER M. The representations underlying infants' choice of more: object files versus analog magnitudes [J]. *Psychological Science*, 2002, 13 (2): 150-156.

Animal Sciences

The Effect of Shoal Density on Numerical Discrimination of Juvenile Qingbo

ZHAO Xin, TANG Zhonghua, BAI Yang, PENG Jianglan, FU Shijian

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

Abstract: [Purposes] Qingbo (*Spinibarbus sinensis*), a highly gregarious cyprinid species, was selected as experimental animals to explore the effect of population density and numerical ratio on the selection rate of tested fish species on different stimulus shoals. [Methods] The numerical acuity of juvenile qingbo were measured by a binary choice test and selection accuracy was evaluated by proportion of time that focal fish stayed near one stimulus shoal versus another stimulus shoal. [Findings] The results showed that regardless of the number ratio (12 : 12, 12 : 6 or 6 : 6), the focal fish have no preference for either stimulus shoal when measured under the same density conditions. However, under the different stimulus shoal density conditions, when the number ratio was 12 : 12 or 12 : 6, the focal fish preferred to shoal with the denser stimulus shoal; whereas, when the number ratio was 6 : 6, the preference of focal fish was vanished. [Conclusions] It suggests that qingbo could not discriminate the difference between the two stimulus shoals solely by the discrete quantities information. The focal fish might not discriminate the density difference between two stimulus shoals when in condition of low shoal number with large hold space. In addition, it is likely that the qingbo discriminate the size difference between two big shoals by the 'analogue number system' whereas it discriminate the size difference between small shoals with 'object-file system'.

Keywords: shoaling; *Spinibarbus sinensis*; population density; continuous quantities; discrete quantities

(责任编辑 方 兴)