

# 群体大小对麦穗鱼幼鱼凝聚力和协调性的影响\*

柏 杨, 覃英莲, 彭姜岚, 付世建

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

**摘要:**为探讨群体大小对麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)幼鱼集群特征的影响,在(25±1)℃水温下对分别由1,2,4,8,16尾实验鱼组成的5个群体(每群体8个重复)进行视频拍摄及轨迹分析,计算和分析了游泳速度及群体中不同个体空间分布的相关数据,据此得到群体的凝聚力和协调性。结果显示:麦穗鱼的最近邻距离介于3~6 cm(1~2倍体长)之间,且2个体组显著大于4,8,16个体组( $p<0.05$ );群体排列的极性随群体增大而显著下降( $p<0.05$ );麦穗鱼自发游泳速度多为0~10 cm·s<sup>-1</sup>,且随着群体的增大有下降的趋势;群体中不同个体间游泳速度的同步性随着群体的增大而显著下降( $p<0.05$ )。结果提示:麦穗鱼的最近邻距离随群体增大而下降,即凝聚力增加,从而显示出该鱼具有典型的集群行为;随着群体增大,群体游泳速度同步性和极性的下降则说明该鱼协调性随群体增大而下降。

**关键词:**集群行为;群体大小;极性;最近邻距离;麦穗鱼

**中图分类号:**Q958.118

**文献标志码:**A

**文章编号:**1672-6693(2016)04-0022-05

集群行为普遍存在于整个动物界,也是鱼类常见的生存策略。自然界有超过一半的鱼类种类在整个生活史或生活史某一阶段出现集群行为<sup>[1]</sup>。集群生活的个体与独居个体相比,前者能更容易找到食物、避开捕食者和寻找配偶<sup>[2-3]</sup>,但同时也会增大感染寄生虫的概率以及造成食物资源竞争加剧<sup>[4]</sup>。个体间如何交互作用形成群体水平的行为特征是研究集群行为的核心问题<sup>[5]</sup>,相关参数主要包括群体的凝聚力(Cohesion)和协调性(Coordination),凝聚力主要通过群体的最近邻距离(Nearest neighbor distance, NND)来衡量<sup>[6]</sup>,协调性通常通过不同个体间的游泳速度同步性和鱼群排列的极性(Polarity)等来衡量<sup>[7-8]</sup>。

近些年来,有关鱼类集群行为及其作用机制的研究成为鱼类行为学的热点领域之一,而国内鱼类集群行为的研究还鲜见报道<sup>[8-11]</sup>。麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)为鲤科(Cyprinidae)、鮡亚科(Gobioninae)、麦穗鱼属(*Pseudorasbora*)鱼类,分布广泛且在自然界存在集群现象。因此,本研究选取该鱼幼鱼作为研究对象,拍摄不同大小群体中麦穗鱼幼鱼的运动行为,并且运用最新的视频跟踪系统软件获取运动轨迹<sup>[12]</sup>,从而分析不同群体的速度、空间分布等群体水平的行为学特征,并由此进一步探讨群体大小对群体特征的影响及其内在行为学机制,为鱼类行为生态学研究及鱼类物种保护提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼的驯化和处理

实验所用的麦穗鱼幼鱼捕自重庆北碚当地池塘,实验测定前在室内循环控温水槽中驯养14 d。每日9:00以商业饲料饱足投喂1次,1 h后用虹吸管吸出残饵和粪便;驯化用水为曝气控温的自来水,并用充气泵向水体中持续充入空气以保证水体溶氧量在90%饱和和溶氧量以上。日换水量约为水体总量的10%,水温为(25±1)℃。光照周期为12 h光照:12 h黑暗。驯化结束后选取体质量为(0.52±0.04) g、体长为(3.29±0.06) cm共240尾身体健康的幼鱼作为实验对象。

### 1.2 实验方案

设置5个分别由1,2,4,8和16尾鱼组成的群体,每个群体分别设置8个重复,因此一共设置5个实验组即1,2,4,8,16个体组;在分组后立即观测。实验水体温度为(25±1)℃。为消除昼夜节律的影响,所有实验测定

\* 收稿日期:2015-12-18 修回日期:2016-03-03 网络出版时间:2016-07-07 16:34

资助项目:国家自然科学基金(No. 31172096)

作者简介:柏杨,女,研究方向为鱼类行为生态学,E-mail: 408265918@qq.com;通信作者:付世建,教授,E-mail: shijianfu9@cqnu.edu.cn

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20160707.1634.046.html>

都在白天进行(9:00~17:00)。为消除消化活动对行为的影响,所有实验鱼都禁食2 d后进行相关测定。

### 1.3 实验竞技场、实验鱼运动轨迹的获取及参数计算

实验竞技场为实验室自制的规格为60 cm×35 cm×15 cm的方形行为观察设备。实验光源由6盏日光灯提供,保证竞技场光照均匀。实验鱼转入竞技场后,用摄像设备(Logitech Webcam Pro 9000)以15 帧·s<sup>-1</sup>速度持续拍摄15 min,随后导入图像跟踪软件idTracker对图像进行分析<sup>[12]</sup>。得到每尾实验鱼拍摄期间每帧的运动轨迹的坐标点。根据像素和实物的相对大小(像素转换率为19.8 像素·cm<sup>-1</sup>)转化为实验鱼的实际位置(单位:cm)的坐标点。然后进行自发游泳速度和空间位置特征的相关计算。所有相关统计数据只采用5~15 min共10 min的轨迹数据,以消除转运过程可能对鱼产生的影响。除1个体组外,2,4,8,16个体组随机选取1尾鱼作为焦点鱼(Focal fish),仅对焦点鱼的游泳速度和空间分布参数进行统计。有关焦点鱼相关参数计算公式如下。

#### 1) 游泳速度:

$$v_t = \frac{\sqrt{(x_t - x_{t-1})^2 + (y_t - y_{t-1})^2}}{d_t} \quad (1)$$

其中 $v_t$ 为游泳速度(单位:cm·s<sup>-1</sup>); $x_t, x_{t-1}$ 分别为焦点鱼在 $t, t-1$ 时刻的横坐标点; $y_t, y_{t-1}$ 分别为焦点鱼在 $t, t-1$ 时刻的纵坐标点; $d_t$ 为每帧图像的时间间隔。

#### 2) 游泳速度的同步性:

$$S = \left(1 - \frac{|v_{\text{focalfish}} - v_{\text{group}}|}{v_{\text{group}}}\right) \times 100\% \quad (2)$$

其中 $S$ 为游泳速度的同步性(单位:%), $v_{\text{focalfish}}$ 为焦点鱼游泳速度, $v_{\text{group}}$ 为群体所有鱼的平均游泳速度。

#### 3) 距离:

$$D_t = \sqrt{(x_{1t} - x_{2t})^2 + (y_{1t} - y_{2t})^2} \quad (3)$$

其中 $D_t$ 为距离(单位:cm); $x_{1t}, x_{2t}$ 分别为焦点鱼和计算距离的另一尾鱼在 $t$ 时刻的横坐标点; $y_{1t}, y_{2t}$ 分别为焦点鱼和计算距离的另一尾鱼在 $t$ 时刻的纵坐标点。4,8,16个体组在计算出焦点鱼和其余实验鱼的距离后,取其中最小的数值即为该组焦点鱼的最近邻距离。

4) 群体排列的极性。为了进一步探究麦穗鱼的集群性,选取每1 min最后15帧图像,逐帧观察群体中不同个体运动方向,得到群体排列的极性( $P$ ,单位:%),具体计算方式为:

$$P = \frac{\text{与领头鱼方向一致个体数}}{\text{群体总个体数}} \times 100\% \quad (4)$$

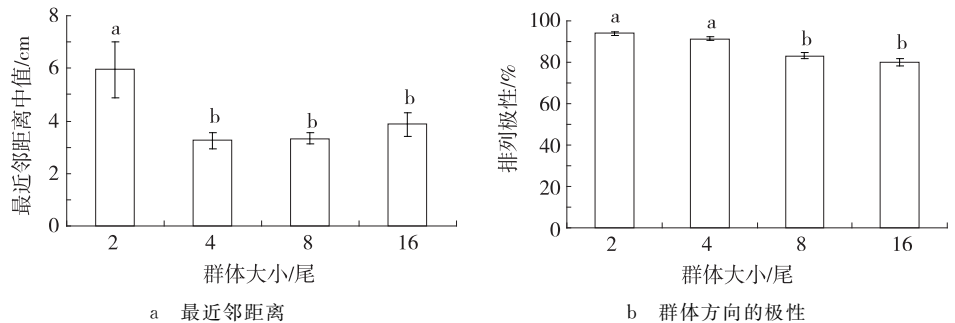
### 1.4 数据统计与分析

数据采用Excel 2003进行常规计算后,再用SPSS 17.0软件进行统计分析。群体大小对游泳速度和空间分布的相关数据采用单因素方差分析,如差异显著则采用Duncan多重比较分析各组间的统计差异。所有数据结果均以“平均值±标准误”表示,显著性水平为 $p < 0.05$ 。

## 2 实验结果

### 2.1 群体大小对空间分布的影响

从图1a可知,2个体组的焦点鱼与群体内其他个体的最近邻距离中值为5.94 cm(接近2倍体长),显著高于4,8,16个体组(此3组鱼体长多介于3~4 cm之间)( $p < 0.05$ )。2,4,8,16个体组的极性分别为94%,91%,83%和80%,其中2和4个体组显著大于8和16个体组( $p < 0.05$ )(图1b)。



注:不同小写字母表示组间差异显著( $p < 0.05$ ),下同。

图1 不同群体大小麦穗鱼的最近邻距离及群体方向的极性  
Fig. 1 The effect of group size on nearest neighbor distance and the polarity of orientation in juveniles of *P. parva*

### 2.2 群体大小对自发游泳的影响

无论群体大小,实验鱼的自发游泳速度多介于  $0 \sim 10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  之间(图 2)。1,2 个体组的自发游泳速度在  $5 \sim 10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  的出现频率最高;4,8,16 个体组的自发游泳速度最高频率则出现在  $0 \sim 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同群体大小自发游泳运动速度中值有下降的趋势,但统计分析结果显示其中没有显著差异(图 3a);图 3b 则显示 2 个体组的游泳速度的同步性数值最大,显著高于 4,16 个体组( $p < 0.05$ )。

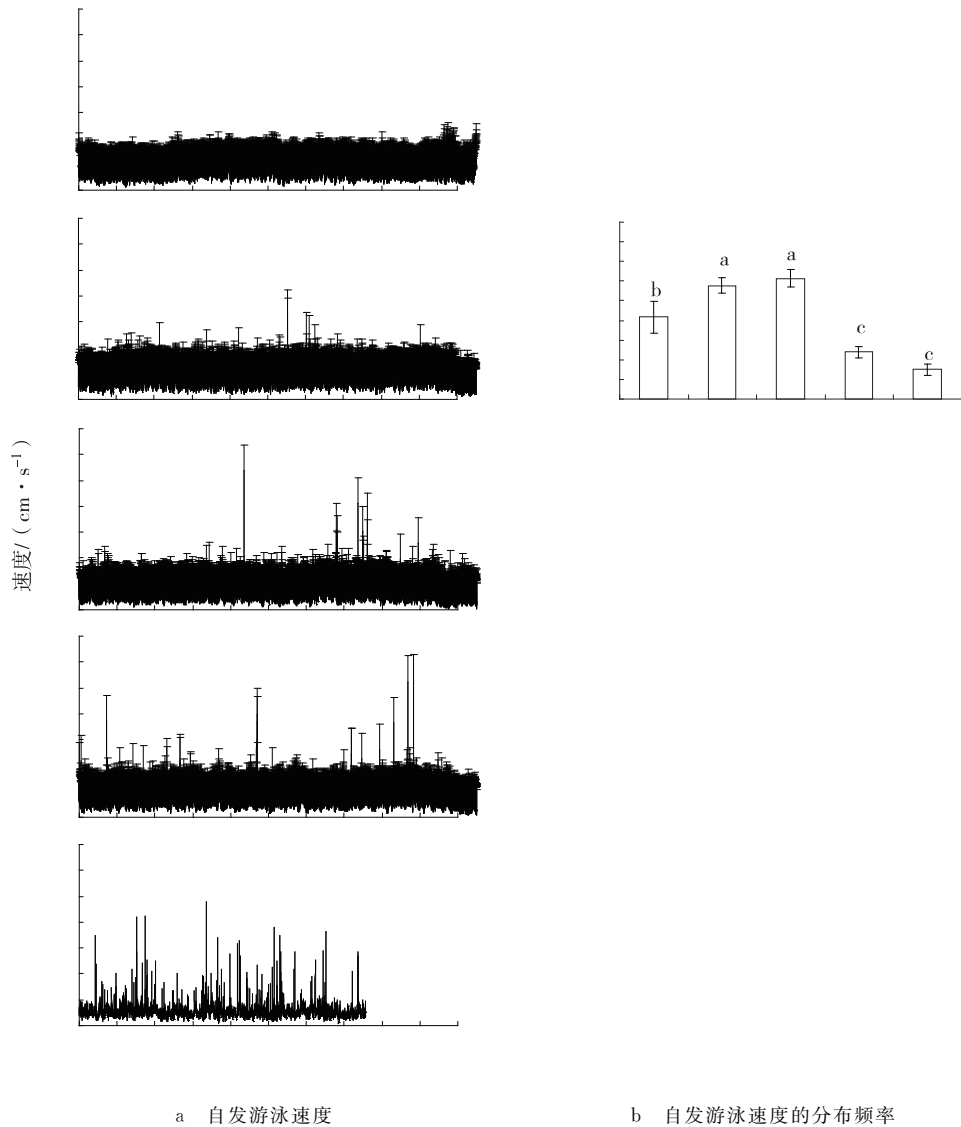


图 2 不同群体大小麦穗鱼的自发游泳速度及其分布频率

Fig. 2 The spontaneous swimming speed and its frequency distribution of *P. parva* juveniles with different group sizes

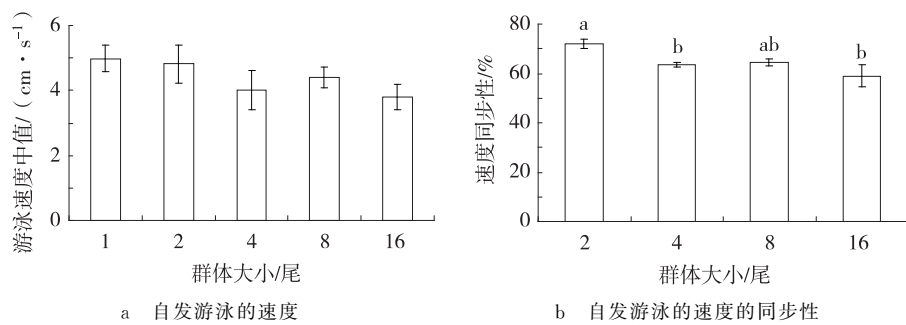


图 3 不同群体大小麦穗鱼自发游泳的速度及其同步性

Fig. 3 The effect of group size on mean swimming speed and its synchronization of swimming speed in juveniles of *P. parva*

### 3 讨论

#### 3.1 群体大小对麦穗鱼群体凝聚力的影响

本研究中,2个体组的麦穗鱼最近邻距离显著高于其余实验组( $p < 0.05$ ),这与以往的大多数研究结果一致:研究发现唐鱼(*Tanichthys albonubes*)的2个体组的最近邻距离显著高于5,10个体组,神仙鱼(*Pterophyllum scalare*)的2个体组最近邻距离显著高于3,5个体组<sup>[13]</sup>。因此可以说明,群体数量的上升导致麦穗鱼群体凝聚力增加。然而本研究也发现4,8,16个体组麦穗鱼的最近邻距离没有显著差异,说明4尾鱼组成的群体已经具备典型的集群特征。另外这3个实验组麦穗鱼的最近邻距离均接近1倍体长,与喜好集群的金枪鱼(*Thunnus albacares*)(最近邻距离约为1倍体长)<sup>[14]</sup>、蓝带海鲫(*Embiotoca lateralis*)(5个体组中最近邻距离接近1倍体长)<sup>[15]</sup>、金体美洲鳊(*Notemigonus crysoleucas*)(6个体组中最近邻距离为1~1.5倍体长)<sup>[16]</sup>等相似。此外,研究还发现所有实验组麦穗鱼均在排列方向上保持较高的极性(均不低于80%)。这些结果均表明麦穗鱼具有典型的集群行为。

#### 3.2 群体大小对麦穗鱼群体自发游泳速度及群体协调性的影响

不同群体大小的麦穗鱼幼鱼自发游泳速度介于 $3.8 \sim 5.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,即每秒1~2倍体长,这和食蚊鱼(*Gambusia holbrooki*)(自发游泳速度约每秒2倍体长)的结果相似<sup>[8]</sup>。有研究还发现食蚊鱼自发游泳速度随着群体增大而显著增加<sup>[10]</sup>,而本研究则发现麦穗鱼随个体数量的上升,自发游泳速度下降达20%,但统计分析没有显著差异,这可能与本研究中实验鱼速度变幅较大从而实验误差较高有关。但有关汤鲤(*Kuhlia mugil*)的研究发现,自发游泳速度随群体增大而下降<sup>[18]</sup>,这是因为自发游泳速度降低更有利于提高汤鲤鱼群行动的协调性、减少能量的损失并有助于获得更多环境信息。群体中个体间的游泳速度的同步性和群体排列的极性是考察群体协调性的常用指标,本研究发现随群体数量上升,麦穗鱼群体游泳速度同步性和排列的极性均显著下降( $p < 0.05$ ),说明该鱼协调性随群体增大而下降。在对食蚊鱼和大鲮(*Danio aequipinnatus*)的研究中也有相似结果<sup>[10,19]</sup>,而对狭鳕(*Theragra chalcogramma*)的研究却发现协调性不受群体大小的影响<sup>[20]</sup>。因此群体大小对群体游泳行为及其协调性的影响存在种类差异,可能与不同种类鱼类的生境条件及其生态习性相关,值得进一步深入研究。

综上所述,麦穗鱼幼鱼有集群行为,且随群体中个体数量的增加,凝聚力有所上升。但当尾数超过4后,群体大小对凝聚力不再有影响;随群体数量上升,麦穗鱼群体速度间的同步性以及群体排列的极性均有所下降,提示该鱼协调性随群体数量的上升而下降。在不同生态习性鱼类间进行群体大小和群体凝聚力和协调性的影响及其与环境的关联将可能获得更有价值的研究成果。

#### 参考文献:

- [1] Shaw E. Schooling fishes[J]. American Scientist, 1978, 66(2):166-175.
- [2] Clark C W, Marc M. The evolutionary advantages of group foraging[J]. Theoretical Population Biology, 1986, 30(1):45-75.
- [3] Magurran A E. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish[J]. Annales Zoologici Fennici, 1990, 27(2):51-66.
- [4] Krause J, Ruxton G D. Living in groups[M]. Oxford, UK: Oxford University Press, 2002.
- [5] Sumpter D J T. Collective animal behaviour[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2010.
- [6] Clark P J, Evans F C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations[J]. Ecology, 1954, 35(4):445-453.
- [7] 石小涛, 王博, 王雪, 等. 胭脂鱼早期发育过程中集群行为的形成[J]. 水产学报, 2013, 37(5):705-710.
- [8] Shi X T, Wang B, Wang X, et al. Ontogenetic changes in schooling behaviour during larval and early juvenile stages of Chinese sucker(*Myxocryprinus asiaticus*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(5):705-710.
- [9] Herbert-Read J E, Pern A, Mann R P, et al. Inferring the rules of interaction of shoaling fish[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108(46):18726-18731.
- [10] Katz Y, Tunström K, Ioannou C C, et al. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108(46):18720-18725.
- [11] Herbert-Read J E, Krause S, Morrell L J, et al. The role of individuality in collective group movement[J]. Proceedings Biological Sciences, 2013, 280(1752):1-9.
- [12] Shelton D S, Price B C, Ocasio K M, et al. Density and

- group size influence shoal cohesion, but not coordination in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 2014, 129(1): 72-77.
- [12] Tunström K, Katz Y, Ioannou C C, et al. Collective states, multistability and transitional behavior in schooling fish [J]. *Plos Computational Biology*, 2013, 9(2): 187-211.
- [13] Litvak M K. Response of shoaling fish to the threat of aerial predation [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1993, 36(2): 183-192.
- [14] Perez-Escudero 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.
- [15] Brehmer P, Georgakarakos S, Josse E, et al. Adaptation of fisheries sonar for monitoring schools of large pelagic fish: dependence of schooling behaviour on fish finding efficiency [J]. *Aquatic Living Resources*, 2008, 20(4): 377-384.
- [16] Cook D G, Brown E J, Lefevre S, et al. The response of striped surfperch *Embiotoca lateralis* to progressive hypoxia: swimming activity, shoal structure, and estimated metabolic expenditure [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2014, 460(1): 162-169.
- [17] Saxby A, Adams L, Snellgrove D, et al. The effect of group size on the behaviour and welfare of four fish species commonly kept in home aquaria [J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2010, 125(3/4): 195-205.
- [18] Gautrais J, Ginelli F, Fournier R, et al. Deciphering interactions in moving animal groups [J]. *Plos Computational Biology*, 2012, 8(9): 193-202.
- [19] Viscido S V, Parrish J K, Grünbaum D. Individual behavior and emergent properties of fish schools: a comparison of observation and theory. [J] *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 273(1): 239-249.
- [20] Sogard S M, Olla B L. The influence of hunger and predation risk on group cohesion in a pelagic fish, walleye pollock *Theragra chalcogramma* [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 50(4): 405-413.

## Animal Sciences

### The Effect of Group Size on Shoal Cohesion and Coordination in Juvenile *Pseudorasbora parva*

BAI Yang, QIN Yinglian, PENG Jianglan, FU Shijian

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

**Abstract:** To explore the effect of group sizes on motion feature, eight repetitions of *Pseudorasbora parva* juveniles with different group sizes (1, 2, 4, 8 and 16 individuals per group) were videoed at water temperature of  $(25 \pm 1) ^\circ\text{C}$  for 15 min ( $15 \text{ frames} \cdot \text{s}^{-1}$ ), from which the coordinates of each individual were acquired and the swimming speed of individual spontaneous movements and the shoaling distribution structure of fish groups with different sizes were analyzed. The results showed that: 1) the median nearest neighbor distance (NND) mostly exhibited between 3 to 6 cm ( $1 \sim 2 \text{ BL}$ ), the NND of 2 individuals significantly larger than the other groups (4, 8 and 16 individuals groups); 2) the juvenile *Pseudorasbora parva* showed high levels of polarity of orientation within a group (80% to 94% individuals moving with the same direction), which significantly decreased with group sizes; 3) juvenile *Pseudorasbora parva* swam mostly at a speed between 0 to  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  (81% ~ 90%), with the median swimming speed showed no significant difference among different group sizes; 4) the synchronization of swimming speed among fish individuals within each group decreased with increased group sizes. The results suggested that: 1) juvenile *Pseudorasbora parva* showed typical shoaling behavior as shoal cohesion increased with group size indicated by NND; 2) the shoal coordination decreased to some extent with group size increased from 1 to 16 individuals as indicated by decreased synchronization of swimming speed and decreased orientation polarity in large size group.

**Key words:** shoaling behavior; group size; polarity; nearest neighbor distance; *Pseudorasbora parva*

(责任编辑 方 兴)