

鱼群成员大小对中华倒刺鲃集群行为的影响^{*}

樊捷, 肖玲韬, 龙家兴, 赵浩翔, 曾令清, 付世建

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

摘要:【目的】考察各群体中成员大小差异对鱼类集群行为学特征的影响。【方法】以中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼作为实验对象,比较分析5组不同群体组成(分别为10尾大鱼、9尾大鱼1尾小鱼、5尾大鱼5尾小鱼、9尾小鱼1尾大鱼和10尾小鱼)的实验群体的游泳速度、空间分布等集群行为参数。【结果】1)群体组成对绝对游泳速度和相对游泳速度均无统计学意义上的影响。2)群体组成对绝对最近邻距离的影响具有统计学意义($p < 0.05$)而对相对最近邻距离的影响无统计学意义。3)5组鱼群在速度同步性方面均无统计学意义上的差异,在排列方向的极性差异具有统计学意义($p < 0.05$)。【结论】群体成员大小差异不会对鱼群速度造成影响,不同大小鱼群成员能在整体上协调运动的速度,但群体成员大小差异对鱼群的凝聚力和协调性会产生一定影响。

关键词:集群行为; 中华倒刺鲃; 群体组成; 凝聚力; 协调性

中图分类号:Q178.1

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2021)06-0015-05

集群行为是指动物个体由于社会原因聚集在一起、相互合作的集体行动,它是自然界普遍存在的现象。集群是鱼类重要的行为特征之一,自然界有一半以上的鱼类物种在整个生活史中都表现出集群行为^[1]。与个体的独自活动相比,鱼类的集群行为具有提高觅食成功率、增强反捕食能力、增加交配几率、提高游泳效率等优势^[2-5]。已有的相关研究主要关注集群特征如何被个体的行为和社会互动所影响。这些研究指出,除鱼群的游泳速度等基本运动特征外,凝聚力和协调性也是描述鱼群特征的重要参数,其中:群体的个体间最近邻距离(Nearest neighbor distance)通常被作为凝聚力的一个重要表征,群体中不同个体间速度的同步性(Synchronization of speed)和排列极性(Polarity)是反映群体协调性的常见指标^[6-7]。

群体表型组成是指群体中不同个体成员在形态、行为、生理、种类等方面的异同^[5]。研究发现异质性群体在自然界多数动物类群中普遍存在^[8],而群体异质性可能对于塑造动物集体行为起着重要作用。然而,目前包括群体大小异质性在内的群体异质性研究却鲜见报道。从理论上讲,群体成员的个体大小不同,各自在集群时的生态效益和生态成本也会出现差异,鱼群成员的大小异质性可能对集群行为的运动特征(如协调性和凝聚力)产生重要影响^[9]。

中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)的幼鱼偏好群体生活,它们在自然界和人工养殖条件下均呈现明显的集群行为。以往研究发现,该种鱼类在集群运动时凝聚力较高并能较好地方向和速度上协调自身运动^[10-11]。因此,本研究为了探讨鱼群成员大小异质性对实验鱼集群行为特征的影响,选取中华倒刺鲃幼鱼为研究对象,设置了多组不同大小实验鱼个体组成的鱼群,运用视频轨迹跟踪软件,拍摄每组实验鱼群成员的运动并通过分析得到它们的运动轨迹,进而计算不同群体的速度、空间分布等相关行为学特征,揭示出这一物种群体行为的变化。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源及驯化

实验用中华倒刺鲃幼鱼购于重庆市永川区人工养殖基地。实验开始前所有实验鱼在室内自制的250 L控温水槽中驯化约14 d,在此期间水温控制为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,自净化循环水槽中用水为曝气除氯自来水,保证水体溶氧

* 收稿日期:2021-04-12 修回日期:2021-06-17 网络出版时间:2021-11-17 14:55

资助项目:国家自然科学基金(No. 31670418);重庆市教育委员会科学技术研究项目(No. KJQN201900540)

第一作者简介:樊捷,女,研究方向为鱼类行为学,E-mail:1245199220@qq.com;通信作者:付世建,男,教授,博士,E-mail:shijianfu9@hotmail.com

网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20211116.1915.012.html

量为 $7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上。另选取 1 个容积更大的水槽作为换水池,自来水在换水池中曝气 24 h 以上才作为更换用水添加到驯化用水槽中,每日换水量为驯化水槽中水体体积的 10% 左右。驯化期间的光周期为自然光照周期(12 h 光照,12 h 黑暗),每日 9:00 使用商业颗粒饲料对实验鱼进行饱足投喂 1 次,并在投喂 30 min 后用捕捞网捞出剩余的饲料残渣并用虹吸管吸除水槽底部的粪便。为了避免消化活动对实验鱼群体运动产生影响,在实验前对所有实验鱼都采取 24 h 的禁食措施。

1.2 实验方案与操作方法

实验鱼在驯化结束后,根据鱼体成员大小将它们分为 5 个实验组,分别称为 10 大组(含 10 尾大鱼)、9 大 1 小组(含 9 尾大鱼 1 尾小鱼)、5 大 5 小组(含 5 尾大鱼 5 尾小鱼)、9 小 1 大组(含 9 尾小鱼 1 尾大鱼)和 10 小组(含 10 尾小鱼)。各实验组鱼体质量和体长数据如表 1 所示。将 5 个实验组的幼鱼分别放入实验室自制长方体行为观察装置内,并将装置内水深设为 5 cm 以避免实验鱼在垂直方向上的移动,在装置上方放置 BMPCC 6K 型摄像机(Blackmagic Design 公司,日本)进行拍摄(图 1)。实验开始时,将实验鱼放入装置中适应 10 min,打开摄像机连续拍摄 20 min,帧率为 $50 \text{ 帧} \cdot \text{s}^{-1}$ 。实验过程中尽量保证实验场所安静以防影响实验鱼的行为,同时实验环境的物理条件如溶氧量、水温等均与驯化时保持一致。

拍摄结束后将所有拍摄视频文件用上海格诗网络科技有限公司出品的“格式工厂”软件由“.mov”格式转化为“.avi”格式(帧率为 $15 \text{ 帧} \cdot \text{s}^{-1}$),随后使用最新视频轨迹跟踪软件 idTracker.ai 对视频进行批量分析^[12],获取每尾实验鱼每帧的像素坐标点,即运动轨迹。

表 1 不同实验组的鱼体大小

Tab. 1 The body size of the experimental fish in different groups

组别	体质量/g		体长/cm		组别	体质量/g		体长/cm	
	大鱼	小鱼	大鱼	小鱼		大鱼	小鱼	大鱼	小鱼
10 大组	9.30 ± 0.36		7.98 ± 0.11		9 小 1 大组	8.02 ± 0.34	2.12 ± 0.09	7.6 ± 0.14	5.05 ± 0.07
9 大 1 小组	9.06 ± 0.44	2.44 ± 0.16	7.84 ± 0.12	5.21 ± 0.16	10 小组	2.87 ± 0.06		5.53 ± 0.04	
5 大 5 小组	8.73 ± 0.68	2.13 ± 0.18	7.68 ± 0.20	4.86 ± 0.17					

注:表中数据以“平均值±标准误”表示

1.3 实验鱼行为学特征参数计算

1.3.1 游泳速度 绝对游泳速度(V_t , 单位: $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)的计算公式如下:

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

式中: x_t, y_t 及 x_{t-1}, y_{t-1} 分别为实验鱼在 t 和 $t-1$ 时刻的实际横、纵坐标点, d_t 为每两帧图像间的时间间隔(单位: s)。绝对游泳速度除以体长可得到相对游泳速度(单位: $\text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$, BL 即体长)。

1.3.2 最近邻距离 两个实验鱼个体间距离(D_t , 单位: cm)用公式

$$D_t = \sqrt{(x_{t1} - x_{t2})^2 + (y_{t1} - y_{t2})^2}$$

加以计算, 式中 x_{t1}, y_{t1} 和 x_{t2}, y_{t2} 分别为鱼群中任意两个个体在 t 时刻的实际横、纵坐标点。任意两尾鱼间的距离的最小值即为两者的绝对最近邻距离。用该值除以体长可得到相对最近邻距离。

1.3.3 速度同步性 速度同步性(S_v)的数值在 0~1 之间, 数值越大表示同步性越高, 它的计算公式为:

$$S_v = 1 - \left| \frac{v_1 - v_2}{v_1 + v_2} \right|$$

式中: v_1 和 v_2 分别为鱼群中任意两个个体在 t 时刻的瞬时速度。

1.3.4 极性 群体内极性(P)的值在 0~1 之间, 数值越大表示鱼群方向上的同步性越高。特别地, 极性等于 1 时表示鱼群中所有个体都朝同一方向运动; 极性等于 0 时表示鱼群中所有个体的运动方向在各个方向上正好相

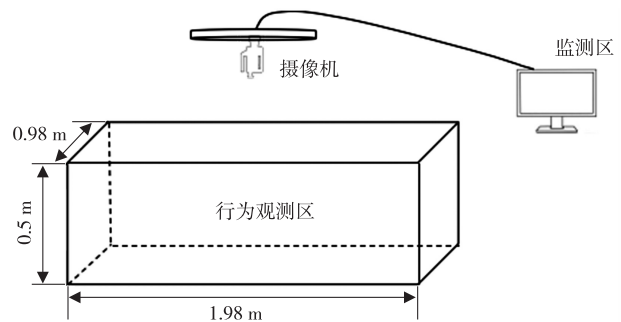


图 1 鱼类集群行为测定装置结构

Fig. 1 The structure of the device used to determine fish schooling behavior in the present study

互抵消。极性的计算公式如下:

$$P=\frac{1}{N}\left|\sum_{i=1}^N v_i(t)\right|。$$

式中: $v_i(t)$ 为实验鱼*i*的单位运动矢量; N 是群体成员数量,本研究中 $N=10$ 。

1.4 数据统计和分析

用 Excel 2013 软件对实验数据作常规数据计算,并用 SPSS 21.0 软件进行统计分析。群体成员大小对各行行为学特征参数的影响采用多变量协方差分析(以体长为协变量);若组间差异存在统计学意义,则采用多重比较(Duncan 法)对各组间数据的差异进行分析。所有行为学特征参数数据以“平均值±标准误”表示,当 $p<0.05$ 时,有关统计结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 群体组成对鱼群游泳速度的影响

表 2 和图 2a,b 显示,体长和群体组成对实验鱼群绝对游泳速度和相对游泳速度的影响均无统计学意义。

2.2 群体组成对鱼群凝聚力的影响

由表 2 可知,体长对绝对最近邻距离的影响有统计学意义($p<0.05$),对相对最近邻距离的影响无统计学意义。群体组成对绝对最近邻距离的影响有统计学意义($p<0.05$)(表 2),其中 10 大组和 9 大 1 小组的这一参数数值较其他 3 组而言更大,且与其他 3 组的数据差异具有统计学意义($p<0.05$)(图 2c)。群体组成对相对最近邻距离的影响也有统计学意义($p<0.05$)(表 2),其中 9 小 1 大组该参数数值明显大于其他 4 组,且在 $p<0.05$ 水平上与其他 4 组的数据差异具有统计学意义(图 2d)。

2.3 群体组成对鱼群协调性的影响

群体组成对速度同步性无统计学意义上的影响,但体长对速度同步性有统计学意义上的影响($p<0.05$)(表 2)。因此,鱼群速度同步性随着鱼群中较大个体数量的下降有升高趋势(图 2e)。此外,体长和群体组成均对鱼群排列的极性均有统计学意义上的影响($p<0.05$)(表 2),其中 10 大组的极性明显比 5 小 5 大组、9 小 1 大组和 10 小组的极性更小,与后 3 者的差异均具有统计学意义($p<0.05$)(图 2f)。

表 2 鱼群群体组成对实验鱼群体行为学特征影响的协方差统计分析

Tab.2 Covariance statistical analysis of the effect of fish group composition on schooling behavior characteristics of Qingbo

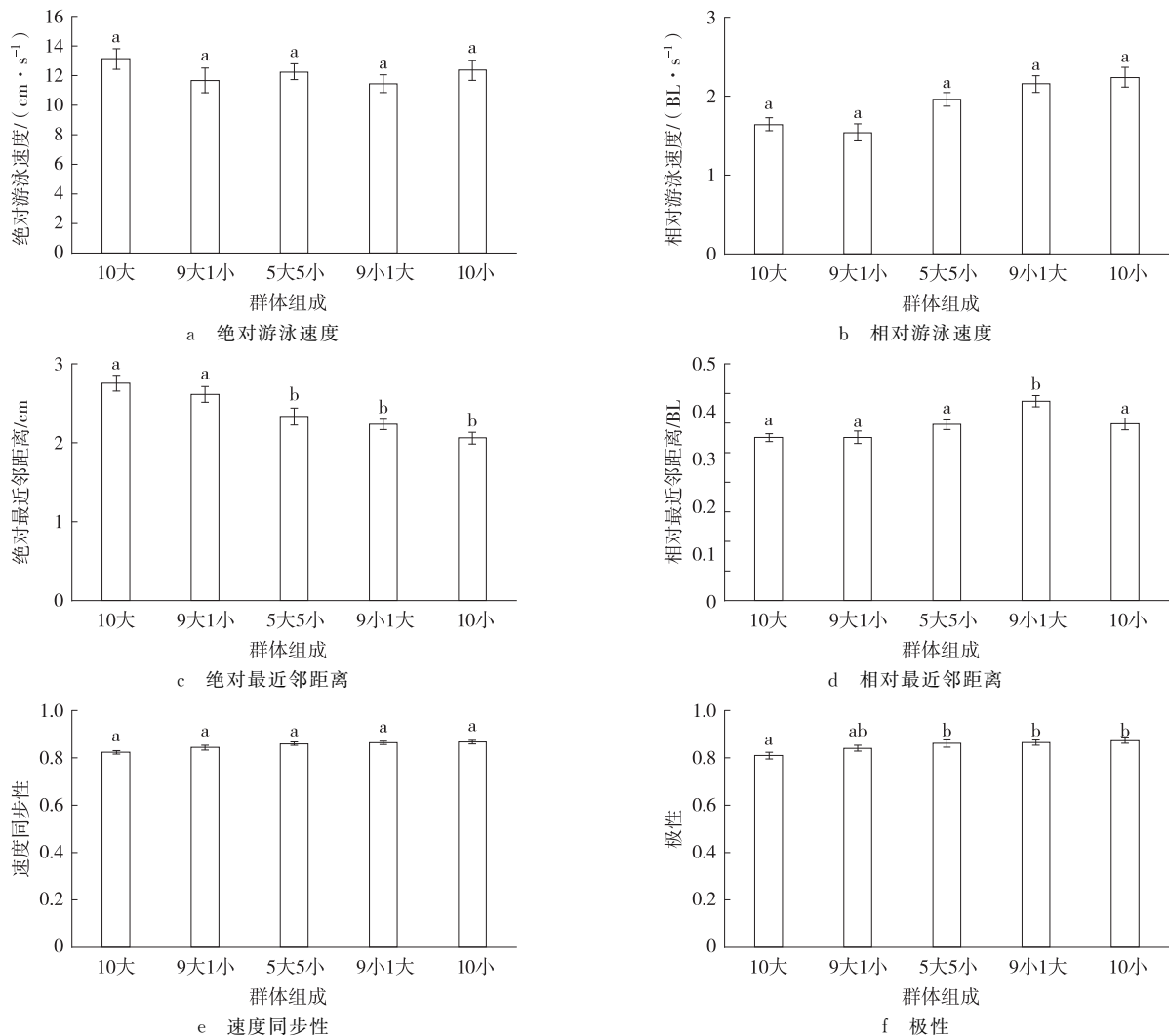
参数	体长	群体组成	参数	体长	群体组成
绝对游泳速度	$F_{1,39}=1.768, p=0.191$	$F_{4,39}=0.996, p=0.421$	相对最近邻距离	$F_{1,39}=1.712, p=0.198$	$F_{4,39}=3.412, p=0.017$
相对游泳速度	$F_{1,39}=0.108, p=0.745$	$F_{4,39}=1.079, p=0.380$	速度同步性	$F_{1,39}=9.128, p=0.004$	$F_{4,39}=1.344, p=0.271$
绝对最近邻距离	$F_{1,39}=21.328, p<0.001$	$F_{4,39}=2.692, p=0.045$	极性	$F_{1,39}=17.178, p<0.001$	$F_{4,39}=2.876, p=0.035$

3 讨论

一般来说,当群体中的成员个体增大,鱼类的游泳速度会随之上升,但本研究发现 5 组不同大小组成的中华倒刺鲃鱼群在绝对游泳速度和相对游泳速度上的差异均没有统计学意义。其中原因之一可能是本研究中鱼体的大小差异还不够大,由图 2 可以看出,鱼群的绝对游泳速度从 10 大组到 10 小组有下降的趋势,而在相对游泳速度方面则呈现相反的趋势。这是由于组内鱼群的游泳速度差异较大从而使组间差异被掩盖。另一方面,也可能是鱼群中各成员为了保证群体运动更具协调性,调整了自身的个体自发游泳行为,使自身与群体运动保持一致^[13-14]。

过去的研究发现,偏好集群的鱼类物种往往具有较短的最近邻距离,即鱼群的凝聚力较高^[11]。本研究通过比较发现,10 小组的绝对最近邻距离最小,即凝聚力可能最高。这是因为绝大多数群居生活的鱼类在反捕食和觅食等方面拥有较高的生态学效益^[9],而小个体鱼类面临的捕食和生长的压力更大,因此高凝聚力群体的生态收益将会更高。然而,进一步的结果分析发现这种凝聚力的差异主要受鱼群成员鱼体大小所影响。在消除体长影响后比较 5 组鱼群间的相对最近邻距离,可以发现 9 小 1 大组的相对最近邻距离最大。该结果提示当大小异质性群体存在时,单个大鱼对群体特征的影响可能十分明显。这可能因为较大的个体在群体中统治力较强,导

致较小的个体在群体中的作用被弱化^[8,15-16]。由上述结果还能看出,衡量群体凝聚力应该综合各方面因素而非简单以最近邻距离衡量^[11],而且两种最近邻距离指标中哪一个更能代表群体的凝聚力,还需要进一步研究来确定。总之,本研究表明了鱼群的大小异质性可能会对凝聚力产生一定影响。



注:图中不同小写字母表示组间的数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)

图 2 群体组成对中华倒刺鲃群体行为的影响

Fig. 2 Effects of group composition on the schooling behavior of Qingbo

本研究还发现鱼群成员大小差异对各组鱼群速度上的协调性无统计学意义上的影响,但体长对速度同步性有统计学意义上的影响($p < 0.05$)。这可能因为鱼体越小鱼群的最近邻距离越小,成员间的游泳速度可能更容易协调一致。此外本研究还通过分析群体排列的极性来考察群体协调性,结果发现 10 小组的极性最高。其中原因一方面在于鱼体体长较小凝聚力较高更有利于鱼群成员在方向上的协调。另一方面则在于本研究发现,鱼群成员大小组成在消除体长影响后仍对群体排列极性有一定影响。这种不同鱼群组间方向协调性的差异机制还需通过进一步的实验设计来探究。

综上所述,本研究发现中华倒刺鲃幼鱼表现出明显的集群行为,当群体成员大小组成出现差异时,都能较好地协调整体的运动速度,但鱼群凝聚力和方向上的协调性会出现差异。

参考文献:

- [1] SHAW E. Schooling fishes[J]. American Scientist, 1978, 66(2): 166-175.
- [2] TANAKA H, FROMMEN J G, KOHDA M. Helpers increase food abundance in the territory of a cooperatively breeding fish [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2018, 72(3): 51.

- [3] HEMELRIJK C K, REID D A P, HILDENBRANDT H, et al. The increased efficiency of fish swimming in a school[J]. *Fish and Fisheries*, 2015, 16(3): 511-521.
- [4] KILLEN S S, FU C, WU Q Y, et al. The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food deprivation[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(8): 1358-1365.
- [5] RODGERS G M, DOWNING B, MORRELL L J. Prey body size mediates the predation risk associated with being “odd”[J]. *Behavioral Ecology*, 2015, 26(1): 242-246.
- [6] GOLDENBERG S U, BORCHERDING J, HEYNEN M. Balancing the response to predation—the effects of shoal size, predation risk and habituation on behaviour of juvenile perch[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2014, 68(6): 989-998.
- [7] KRAUSE J, RUXTON G D. *Living in groups*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- [8] JOLLES J W, KING A J, KILLEN S S. The role of individual heterogeneity in collective animal behaviour[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2020, 35(3): 278-291.
- [9] 付世建, 聂丽娟, 吴慧, 等. 群体大小对青幼鱼群体特征的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(19): 6062-6070.
FU S J, NIE L J, WU H, et al. The effect of group size on school structure in juvenile black carp[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(19): 6062-6070.
- [10] FU S J. Effects of group size on schooling behavior in two cyprinid fish species[J]. *Aquatic Biology*, 2016, 25: 165-172.
- [11] 吴慧, 唐中华, 付世建, 等. 群体成员大小差异对不同生境鲤科鱼类集群行为的影响[J]. *水生生物学报*, 2017, 41(3): 552-559.
WU H, TANG Z H, FU S J, et al. Effect of body size variation of group members on shoal behavior of two cyprinids preferring different habitats[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41(3): 552-559.
- [12] ROMERO-FERRERO F, BERGOMI M G, HINZ R C, et al. idtracker. ai: tracking all individuals in large collectives of unmarked animals[J]. *Nature Methods*, 2018, 16(2): 179-182.
- [13] HEBERT-READ J E, PERNA A, MANN R P, et al. Inferring the rules of interaction of shoaling fish[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(46): 18726-18731.
- [14] KATZ Y, TUNSTRØ M K, IOANNOU C C, et al. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish[J]. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(46): 18720-18725.
- [15] BERGER J, CUNNINGHAM C. Size-related effects on search times in north American grassland female ungulates[J]. *Ecology*, 1988, 69(1): 177-183.
- [16] PITCHER T, MAGURRAN A, WINFIELD I. Fish in larger shoals find food faster[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1982, 10(2): 149-151.

Animal Sciences

Effects of Group Body Size Heterogeneity on Schooling Behavior of Juvenile Qingbo

FAN Jie, XIAO Lingtao, LONG Jiaying, ZHAO Haoxiang, ZENG Lingqing, FU Shijian

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

Abstract: [Purposes] To investigate the influence of body size heterogeneity on the schooling behavior characteristics. [Methods] Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) was used as the experimental subject. The swimming speed and spatial distribution of five experimental groups (10 large individuals, 9 large individuals and 1 small individual, 5 large individuals and 5 small individuals, 9 small individuals and 1 large individual, 10 small individuals) were compared and analyzed. [Findings] The body size composition of Qingbo had no significant effect on the absolute and relative swimming speed among five groups. Group composition had a significant effect on the absolute nearest neighbor distance ($p < 0.05$), whereas it had no significant effect on the relative nearest neighbor distance. There was no significant difference in the synchronization of speed among five fish groups, while the polarity showed significant variation among experimental groups ($p < 0.05$). [Conclusions] The size heterogeneity of the group members has no effect on the swimming speed of the fish. The group members with different size can compromise and coordinate their movement speed, however, the cohesion and coordination of direction are profoundly affected by the size heterogeneity of group members.

Keywords: shoaling; *Spinibarbus sinensis*; group composition; cohesion; coordination

(责任编辑 方 兴)