

鱼群大小对慈鲷幼鱼集群行为动态的影响*

龙家兴,付世建

(重庆师范大学 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 401331)

摘要:【目的】探讨慈鲷幼鱼在辐射迷宫中群体形成动态以及鱼群大小的影响。【方法】分别设置由6,8,10和12尾德玛森小岩鲷(*Chindongo demasoni*)组成的不同大小鱼群,每种规模鱼群均有10个重复;在水温为(25±0.5)℃条件下对分别上述鱼群在辐射形六臂迷宫的群体动态进行视频拍摄和轨迹分析,得到不同大小鱼群形成多数群体(超过一半数量成员位于同一臂)和完全群体(全部成员位于同一臂)的频率、持续时间、时间占比等群体形成动态参数。【结果】除12尾鱼群单次形成两种类型群体的持续时间没有统计学意义上的差异以外,不同大小鱼群多数群体的形成频率、持续时间和时间占比的数值均在统计学意义上大于完全群体的这3个群体形成动态参数值($p < 0.05$);相对于6尾鱼群和12尾鱼群,8尾鱼群和10尾鱼群的群体形成频率有统计学意义上的提升($p < 0.05$),且数据变异较小。【结论】辐射形六臂迷宫可作为鱼类群体决策研究的实验装置。由于个体差异和拥挤程度变化,相比于完全群体而言多数群体的形成动态参数更能解释群体决策机制。在进行特定鱼类的群体决策研究前,可能需要确定适宜的鱼群大小。

关键词:群体动态;六臂迷宫;多数群体;完全群体;分群合群;慈鲷

中图分类号:Q175

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2022)03-0021-05

动物个体聚集成群、相互合作的现象被称作集群行为,它是动物在自然选择过程中逐渐进化形成的生存策略^[1-3]。研究者认为,集体生活是机体长期适应生境的结果,有利于它们提高生存能力、觅食效率、繁殖有效性等^[4]。研究发现,至少一半以上种类的鱼类存在集群行为,且呈集群状态的鱼群往往表现出复杂的群体行为模式^[5-7]。数十年前,有关鱼类集群行为的研究就已经关注到群体成员的行为及这些行为的交互作用如何影响鱼类的群体特征,进而形成复杂多变的集体行为^[8]。不但如此,研究者还通过数学建模的方式在群体决策机制方面取得了一定的理论突破^[9-10]。如研究者提出了精英决策和民主决策这两种群体决策机制:前者的主要特征是群体中的全部成员可以通过领导力不成比例地影响群体决策的形成^[1,11];后者主要通过群体成员频繁交换信息产生群体智慧,成员对群体行为的贡献显得更为平均和平等^[12]。相对于较为丰富的数学建模和理论研究,目前尚缺乏对相关概念和理论体系进行实验验证的标准实验设备和方法体系。迷宫通常作为研究动物集群行为的实验设备。不久以前,有研究者提出了一个辐射形六臂迷宫设备体系,并认为该设备提供了动物群体内不同个体在一组离散备选方案中的可能范式;六臂迷宫相比于T迷宫和Y迷宫具有更多的选择,可以在不同的臂进行不同的处理,探究动物在不同环境下的集群行为特征,是进行群体决策理论验证及相关实验的理想设备^[13]。然而迄今为止,尚未见有使用该设备进行此类实验的报道。

慈鲷是慈鲷科(Cichlidae)鱼类的统称,隶属硬骨鱼纲(Osteichthyes)鲈形目(Perciform),是鱼类行为学研究的理想材料^[14]。慈鲷外形美观,易于饲养,且具有复杂的社会群体行为^[15]。目前关于慈鲷的研究主要集中在慈鲷的食性、生长、生物入侵、繁殖行为方面^[16],尚未见有关慈鲷群体决策的系统研究。本研究选取来自马拉维湖的德玛森小岩鲷(*Chindongo demasoni*)幼鱼为研究对象,考察了鱼群大小对慈鲷幼鱼在六臂迷宫群体形成动态即分群、合群动态的影响。本研究目的的一方面在于为今后有关鱼类群体决策机制的研究确定和优化实验参数以及操作方法,另一方面在于考察在使用该设备进行群体决策研究时适宜鱼群的大小。

* 收稿日期:2021-09-07 修回日期:2021-09-22 网络出版时间:2022-05-17 10:04

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:龙家兴,女,研究方向为鱼类行为学,E-mail:1329334366@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.20220516.1813.022.html

1 材料与方法

1.1 实验鱼的驯化和处理

实验鱼于 2020 年 11 月购自重庆市沙坪坝区马氏水族馆。将实验鱼用质量分数为 1%~2% 的氯化钠溶液消毒后放入自净化循环控温水槽中进行室内驯养 14 d。每个水槽的体积约为 250 L,长×宽×高为 1.2 m×0.55 m×0.55 m。驯养用水为曝气自来水,驯养期间用充气泵向水体中持续充入空气以保证水体溶氧量维持在 $7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上,且水温控制在 $(25 \pm 1) \text{ } ^\circ\text{C}$ 。每日 9:00 用商业饲料饱足投喂 1 次实验鱼,1 h 后用虹吸管吸出残存的食物和排泄物。每日换水量约为驯养水体总体积的 10%。光照周期为 12 h 光照:12 h 黑暗。驯化结束后选取体质量为 $(3.00 \pm 2.11) \text{ g}$ 、体长为 $(4.50 \pm 1.05) \text{ cm}$ 共 360 尾身体健康的幼鱼用于后续实验。

1.2 实验方案

本研究共设置 4 组分别由 6,8,10 和 12 尾个体组成的不同群体大小的鱼群,每组鱼群分别设置 10 个重复。每次实验前在驯养养殖单元随机选取上述特定数量的群体,立即移入六臂迷宫进行观测。实验迷宫水体温度为 $(25 \pm 1) \text{ } ^\circ\text{C}$ 。为消除昼夜节律的影响,所有实验观测均在白天(9:00—17:00)进行;为消除消化活动对鱼类行为的影响,所有实验鱼均在禁食 2 d 后进行相关测定。

1.3 实验装置和行为测定方法

实验装置为根据文献[13]自制的六臂迷宫(图 1)。该装置每个臂为长方体结构,长×宽×高为 $42 \text{ cm} \times 20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$;中间的正六棱柱体底面边长亦为 20 cm;迷宫的水深为 5 cm。实验光源由 6 盏日光灯提供,以保证拍摄场地光照均匀。每次实验开始前,实验鱼放在不透明的圆柱形的适配器适应 10 min 后,移除适配器。用罗技(中国)科技有限公司生产的 Logitech C920 Pro 摄像头以 $15 \text{ 帧} \cdot \text{s}^{-1}$ 持续拍摄 20 min,随后导入图像计数软件 Matlab 对图像进行分析^[17]。当超过群体一半的个体位于迷宫的某一臂时,即为形成多数群体;当所有群体成员位于某一臂时,即为形成完全群体;此外中央区域一般被认为不是大多数群体的有效选择,故不纳入计算。根据每尾实验鱼拍摄期间每帧的运动轨迹计算得到它们形成多数或完全群体的频率(后简称形成频率)、单次形成多数或完全群体的持续时间(后简称持续时间)以及 20 min 拍摄时间内呈现多数或完全群体状态的时间占比(后简称时间占比)。

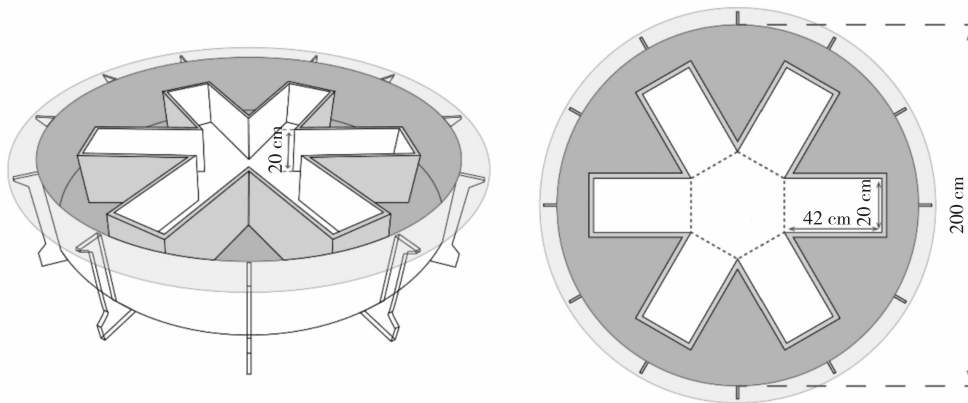


图 1 本研究采用的六臂迷宫装置示意图

Fig. 1 Schematic drawing of the radial six-arms maze used in the present study

1.4 数据统计与分析

原始数据采用 Excel 2003 软件进行常规计算后,再用 SPSS 26.0 软件进行统计分析。以每次观测为随机因子,以鱼群大小和群体类型(即多数群体、完全群体)为处理因子,对实验鱼在迷宫中群体形成动态参数即形成频率、持续时间和时间占比进行线型混合模型分析。如上述分析结果具有统计学意义,则采用 Duncan 法对组间差异进行多重比较,采用配对 t 检验比较同一群体在组成多数群体和完全群体时的有关差异。所有结果数据均以“平均值±标准误”表示,统计学检验水准定为 $\alpha = 0.05$ 。

2 实验结果

2.1 对形成频率的影响

表 1 显示:鱼群大小($F_{3,36} = 9.850, p < 0.001$)和群体类型($F_{1,36} = 569.4, p < 0.001$)对形成频率的影响均有统计学意义,且二者存在着具有统计学意义的交互作用($F_{3,36} = 3.688, p = 0.021$)。从图 2a 可知:4 个不同大小鱼群组的多数群体形成频率为 4.52~6.04 次·min⁻¹,而完全群体形成频率为 0.83~2.98 次·min⁻¹。就形成多数群体而言,8 尾鱼群和 10 尾鱼群的形成频率与 6 尾鱼群和 12 尾鱼群的形成频率相比有统计学意义上的升高($p < 0.05$);就形成完全群体而言,12 尾鱼群的形成频率与其他 3 组鱼群的形成频率相比有统计学意义上的降低($p < 0.05$)。此外,4 个不同大小鱼群的多数群体形成频率均高于完全群体形成频率,两个参数值的差异在各组鱼群中均具有统计学意义($p < 0.05$)。

2.2 对持续时间的影响

由表 1 可知:群体大小($F_{3,36} = 8.987, p < 0.001$)和群体类型($F_{1,36} = 10.98, p = 0.002$)对持续时间的影响均有统计学意义,且二者的交互作用具有统计学意义($F_{3,36} = 7.387, p = 0.001$)。图 2b 显示:4 个不同大小鱼群组单次形成多数群体的持续时间为 1.83~2.57 s,而单次形成完全群体的持续时间为 1.26~3.01 s。无论是形成多数群体还是形成完全群体,12 尾鱼群的持续时间均长于其他 3 组鱼群的持续时间,前者与后三者的差异具有统计学意义($p < 0.05$)。另外,除 12 尾鱼群外,其他 3 组鱼群形成多数群体的持续时间均长于形成完全群体的持续时间,两个参数值的差异在这 3 组鱼群中均具有统计学意义($p < 0.05$)。

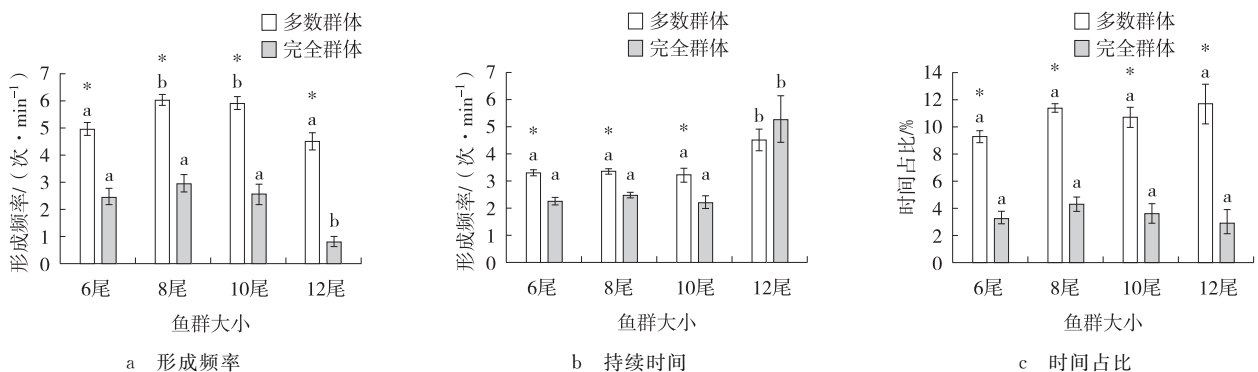
2.3 对时间占比的影响

鱼群大小对时间占比无统计学意义上的影响($F_{3,36} = 0.688, p = 0.566$);群体类型($F_{1,36} = 1040, p < 0.001$)对鱼群时间占比有统计学意义上的影响(表 1),具体表现为:4 个不同大小鱼群形成多数群体的时间占比(9.29%~11.72%)与形成完全群体的时间占比(2.97%~4.31%)相比均有统计学意义上的增加($p < 0.05$)(图 2c)。

表 1 鱼群大小对群体形成动态参数影响的线型混合模型统计结果

Tab.1 Statistical results of the linear mixed model of fission-fusion dynamics in the present study

参数	鱼群大小	群体类型	交互作用
形成频率	$F_{3,36} = 9.850, p < 0.001$	$F_{1,36} = 569.4, p < 0.001$	$F_{3,36} = 3.688, p = 0.021$
持续时间	$F_{3,36} = 8.987, p < 0.001$	$F_{1,36} = 10.98, p = 0.002$	$F_{3,36} = 7.387, p = 0.001$
时间占比	$F_{3,36} = 0.688, p = 0.566$	$F_{1,36} = 1040, p < 0.001$	$F_{3,36} = 6.373, p = 0.001$



注:图中不同小写字母表示形成同一群体类型的不同大小鱼群的群体形成动态参数值差异具有统计学意义($p < 0.05$), * 表示形成不同群体类型的同一鱼群的群体形成动态参数值差异具有统计学意义($p < 0.05$)

图 2 鱼群大小对慈鲷幼鱼群体形成动态参数的影响

Fig. 2 The effect of group size on the variables of the fission-fusion dynamics of cichlid juvenile

3 讨论

鱼类是进行集群行为和群体决策研究的理想材料。相关研究发现,鱼类集群状态的维持依赖于一些基本规则;在这些简单的规则作用下,鱼群可能涌现出优越的群体水平特性^[17-19]。与集体运动相比,有关鱼群面对不同选择时所做出的群体决策和其中内在机制的研究工作十分匮乏。本研究以不久以前提出的多臂辐射迷宫为实验装置,以慈鲷幼鱼为研究对象观测了鱼类在该装置中的分群与合群动态。本研究发现,慈鲷在辐射形六臂迷宫中表现出较多的分群、合群行为,这表明该装置可以用于今后的鱼类群体决策机制研究。另外,本研究还发现群体大小对群体动态产生了一定的影响。

通过对慈鲷幼鱼在辐射形六臂迷宫的 6 个臂和中心区域的群体动态分析,本研究发现:慈鲷对于迷宫不同区域表现为较为积极的探索状态,且有较为频繁和明显的分群、合群行为。实验鱼处于多数群体和完全群体的时间占比分别约为 10% 和 4%,1 min 内分别约有 5~6 次多数群体和 1~3 次完全群体形成。由于该实验装置在 2018 年提出^[13],目前尚无相关研究结果可与本研究结果进行比较。但本研究结果表明至少对于慈鲷幼鱼而言,辐射形六臂迷宫可作为群体决策研究的理想实验场所。值得一提的是,本研究发现除 12 尾鱼群的两种类型群体的持续时间没有统计学意义上的差异以外,其他情况下多数群体的形成频率、持续时间和时间占比数值均明显大于完全群体的这 3 个群体形成动态参数值。这表明在本研究中,慈鲷相对不愿意或不太容易形成较大的群体。其中原因可能有两个:一是群体成员中不同个体可能在生理、行为等特征存在差异,例如其中某一个体偏好离群就会导致很少或无法形成完全群体^[20];二是随着群体数量的增加,每个臂形成完全群体时的群体密度增大,成员间相对拥挤程度上升,从而成为了引起完全群体的 3 个群体形成动态参数值下降的因素。由此可见,将来的群体决策研究可能采用多数群体的动态分析更加合适。

本研究发现的另一个有价值的现象是:尽管 8 尾鱼群和 10 尾鱼群的群体形成次数相对较多,但不同大小鱼群所组成的两种群体类型的时间占比没有统计学意义上的差异。其中部分原因在于 12 尾鱼群单次成群持续时间较长。另外从实验数据的标准误来看,6 尾鱼群和 8 尾鱼群不同重复的数据间变异较小。因此综合上述分析,可以认为在利用本研究中的实验装置进行群体决策研究时,对于像本研究中这种大小的慈鲷幼鱼,可能由 8~10 尾鱼组成的鱼群是较为合适的群体规模。

总之,本研究发现辐射形六臂迷宫可作为鱼类群体决策研究的实验装置。由于成员个体差异等偶然因素,建议使用多数群体的分群合群动态进行群体决策的研究。另外,群体决策研究可能需要合适的群体大小:群体成员数目过小则分群、合群形成频率偏低;群体成员数目过大则可能造成群体内部过于拥挤或其他异常现象产生。今后,通过操纵群体成员的生理或行为特征等异质性来研究鱼类在群体面临捕食胁迫、觅食、搜寻隐蔽场所等不同的生态场景下如何进行群体决策可能是下一步研究的方向。

参考文献:

- [1] DELCOURT J, PONCIN P. Shoals and schools: back to the heuristic definitions and quantitative references[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2012, 22(3): 595-619.
- [2] PITCHER T J. The behaviour of teleost fishes[M]. New York: Springer, 1986: 294-337.
- [3] 尚玉昌. 动物行为学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2005: 160-174.
SHANG Y C. Animal behavior[M]. Beijing: Peking University Press, 2005: 160-174.
- [4] DOMEIER M L, COLIN P L. Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed[J]. *Bulletin of Marine Science*, 1997, 60(3): 698-726.
- [5] GRAND T C, DILL L M. The effect of group size on the foraging behaviour of juvenile coho salmon: reduction of predation risk or increased competition?[J]. *Animal Behaviour*, 1999, 58(2): 443-451.
- [6] MILLER N, GARNIER S, HARTNETT A T, et al. Both information and social cohesion determine collective decisions in animal groups[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(13): 5263-5268.
- [7] THÜNKEN T, EIGSTER M, FROMMEN J G. Context-dependent group size preferences in large shoals of three-spined sticklebacks[J]. *Animal Behaviour*, 2014, 90(4): 205-210.
- [8] SHAW E. Schooling fishes[J]. *American Scientist*, 1978, 66(2): 166-175.
- [9] COUZIN I D, KRAUSE J, FRANK N R, et al. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move[J].

Nature, 2005, 433(7025): 513-516.

- [10] WARD A J W, SUMPTER D T J, COUZIN I D, et al. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(19): 6948-6953.
- [11] BROWN C, LALAND K, KRAUSE J. Fish cognition and behavior[M]. UK: Blackwell, 2006: 166-185.
- [12] MORAND-FERRON J, QUINN J L. Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(38): 15898-15903.
- [13] DELCOURT J, MILLER N Y, COUZIN I D, et al. Methods for the effective study of collective behavior in a radial arm maze [J]. Behavior Research Methods, 2018, 50(4): 1673-1685.
- [14] 吴勳, 吉珂. 马拉维湖慈鲷专题之多彩的孔雀类马鲷[J]. 水族世界, 2009(1): 86-91.
WU M, JI K. Colorful peacock horsebream on lake Malawi cichlids[J]. Aquarium, 2009(1): 86-91.
- [15] 吴勳, White T, Elieson M, 等. 马拉维湖的孔雀类和其它中型慈鲷[J]. 水族世界, 2010(3): 26-49.
WU M, WHITE T, ELIESON M, et al. The peacocks and other medium-sized cichlids from the lake Malawi[J]. Aquarium, 2010(3): 26-49.
- [16] BIRCK T, MESSAGE H J, BAUMGARTNER G, et al. Foraging behavior interactions between the invasive Nile tilapia (Cichliformes: Cichlidae) and three large native predators[J]. Neotropical Ichthyology, 2019, 17(3): e180116.
- [17] SOSNA M M G, TWOMEY C R, BAK-COLEMAN J, et al. Individual and collective encoding of risk in animal groups[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(41): 20556-20561.
- [18] BISAZZA A, BUTTERWORTH B, PIFFER L, et al. Collective enhancement of numerical acuity by meritocratic leadership in fish[J/OL]. Scientific Reports, 2014. [2021-09-07]. <https://www.nature.com/articles/srep04560>.
- [19] TANG Z H, WU Q Y, FU S J. Inspection behaviour and inter-individual cooperation in juvenile qingbo: the effects of prior predator exposure and food deprivation[J]. Journal of Ethology, 2018, 36(2): 181-190.
- [20] 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.

Animal Sciences

Effect of Group Size on Fission-Fusion Dynamics of a Cichlid Juvenile

LONG Jiaying, FU Shijian

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

Abstract: [Purposes] In order to investigate the fission-fusion dynamics of cichlid juvenile in a radial maze and the effect of groups size on such dynamics. [Methods] There are 6, 8, 10 and 12 fish groups of different sizes composed of *Chindongo demasoni* respectively, and each fish group has 10 repetitions. Under the condition of water temperature of $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, video shooting and trajectory analysis were made on the colony dynamics of the above-mentioned fish groups in the radial six-arm maze, and the colony formation dynamic parameters such as frequency, duration and time proportion of the majority group (more than half of the members are located in the same arm) and the complete group (all members are located in the same arm) formed by different size fish groups were obtained. [Findings] Except that there is no statistically decrease difference in the duration of 12 fish group forming two types of groups at a time, the formation frequency, duration and time proportion of most groups of fish group of different sizes are larger than those of the three groups of complete group ($p < 0.05$). Compared with 6 fish group and 12 fish group, the colony formation frequency of 8 fish group and 10 fish group has increased ($p < 0.05$), and the data variation is small. [Conclusions] The radial six-arm maze can be used as an experimental device for fish group decision-making. Because of individual differences and congestion, the dynamic parameters of majority formation can explain the group decision-making mechanism better than the complete group. It may be necessary to determine the appropriate school size before the group decision-making study of a specific fish.

Keywords: group dynamics; six-arm maze; majority group; complete group; fission-fusion; cichlid

(责任编辑 方 兴)