

不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼群体行为的影响^{*}

毕瑾秋¹, 何 衍¹, 王春花¹, 刘小玲¹, 陈 欢¹, 蒲德永², 曾令清¹

(1. 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;

2. 西南大学 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要:为探究不同光色环境对鲤科(Cyprinidae)鱼类群体行为的影响,以喜集群的中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为实验对象,将体型相近且身体健康的实验鱼随机平均分到白光组(对照组)、绿光组、红光组等3个不同光色处理组中,每组包括20个鱼群,每个鱼群包含6尾实验鱼。在水温为(27.2±0.3)℃的开放水域环境下拍摄每个光色处理组的实验鱼群行为并分析它们的个体行为和群体行为特征参数。结果显示:1)与白光处理下的实验鱼群相比,在绿光和红光处理下实验鱼群的个体游泳速度和个体移动总距离均具有统计学意义上的增大($p<0.05$),且红光组实验鱼群的这2项参数增幅更大;2)与白光处理相比,红光处理使实验鱼群的个体游泳同步性有统计学意义上的降低($p<0.05$),但绿光处理对实验鱼群该项参数没有统计学意义上的影响;3)与白光处理下的实验鱼群相比,红光处理下实验鱼群的个体间距离和最近邻距离具有统计学意义上的增大($p<0.05$),而绿光处理下实验鱼群的这2项参数则有统计学意义上的减小($p<0.05$);4)在红光和绿光处理下,实验鱼群的群体运动速度同在白光处理下相比均具有统计学意义上的增大($p<0.05$),且只有白光和红光处理下的实验鱼群的群体运动时间百分比具有统计意义上的差异($p<0.05$);5)绿光组与白光组实验鱼群的群体极性具有统计学意义上的差异($p<0.05$),但红光组和白光组实验鱼群的该项参数则无统计学意义上的差异。上述结果提示:与白光处理相比,红光处理可引起中华倒刺鲃幼鱼鱼群的群体协调性和凝聚力降低,群体表现更加松散和杂乱;绿光处理则能明显提高该鱼种幼鱼的群体协调性和凝聚力,这可能与绿光处理对群体运动中个体成员间的信息交流具有积极影响有关。

关键词:群体排列;光色环境;集群;凝聚力;协调性

中图分类号:Q175

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2024)03-0037-10

自然界中鱼类个体因社会原因而聚集在一起的现象被称为鱼类集群,自然界有上万种的鱼类在生活史的一定阶段或整个生活史中均会呈现明显的群体行为^[1]。与独自行动的鱼类个体相比,集群中的鱼类个体具有更多的生态优势,如觅食成功率提高、反捕食能力增强、成功找到配偶概率增加、游泳效率提高等^[2]。因此,鱼类群体行为研究一直受到研究者的高度关注。除常规运动特征如鱼群游泳速度等常被用于描述鱼类群体行为以外,群体凝聚力和群体协调性也是评价鱼类群体行为特征的重要参数^[3-4]。群体凝聚力常以个体间距离(inter-individual distance)和最近邻距离(nearest neighbor distance)为评价指标,而游泳速度的同步性(synchronization of speed)和群体极性(group polarization)通常用于评价群体协调性^[3-4]。

光是一种关键的生态因子,光照强度和光质对鱼类的生长以及摄食、繁殖、躲避敌害等行为均有重要影响^[5-7]。鱼类对光照刺激产生定向运动的特性称为趋光性,与自身视觉密切相关。鱼类对不同颜色的光作出反应,主要依赖于它眼球内层视网膜中视锥细胞的视觉功能,其中由视黄醇类物质组成的视蛋白即视觉色素起到了重要作用。以视黄醛 I 为基础形成的视觉色素被称为视紫红质,主要与暗视觉有关,它在如波长为 500 nm 的绿光中具有最高的灵敏度^[8-9];以视黄醛 II 为基础形成的视觉色素与明视觉有关,属于视锥蛋白,而视锥蛋白包括中长波(或红光)敏感色素、短波(或紫光)敏感色素、短波类(或蓝光)敏感色素、中波类(或绿光)敏感色素等 4

^{*} 收稿日期:2023-05-23 修回日期:2023-12-04 网络出版时间:2024-08-01T09:34

资助项目:国家自然科学基金青年科学基金项目(No. 31300341);淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室开放课题项目(No. FFRD-2022-01)

第一作者简介:毕瑾秋,女,研究方向为鱼类生理生态与行为学,E-mail:1090454046@qq.com,通信作者:曾令清,男,副教授,博士,E-mail:lingqingzeng@cqnu.edu.cn

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/50.1165.N.20240731.1624.008

种类型^[10-11]。有研究表明,具有特定吸光度的视觉色素决定了鱼类眼的光谱敏感度^[12-13]。多数昼行性鱼类在部分或整个发育阶段是视觉捕食者,这些鱼类在不同光照条件下进行觅食和反捕食行为^[14]。此外,鱼类对不同波长范围光谱的趋光行为具有明显的种间差异^[15],甚至同种鱼类的趋光行为存在发育阶段效应^[16]。研究发现:白光在对鲤(*Cyprinus carpio*)的引诱效果方面明显强于蓝光和绿光^[17];尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)对黄光有明显的趋光反应^[18];而勃氏银汉鱼(*Atherina bleekeri*)对红光趋光反应明显^[19]。然而,某些鱼类对不同光色无辨别能力,表现为无光色选择性,如瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachelli*)和金鱼(*Carassius auratus*)对不同环境色均未表现出明显的趋光行为^[20-21]。上述研究表明,鱼类的趋光行为受不同光色的影响程度存在明显的种间差异。目前,关于不同光色对鲤科(Cyprinidae)鱼类群体行为影响的相关研究鲜有报道。

中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)是一种分布于中国长江流域的杂食性鱼类,大多栖息于底质为砾石的流水生境中,以水生植物和小型底栖动物为食,是一种重要的经济养殖鱼类^[22]。为考察不同光环境对鲤科鱼类群体行为的影响,本研究设定了白光、绿光、红光等 3 个不同的光色处理,研究了喜集群的中华倒刺鲃幼鱼对不同光色环境的群体行为响应特征,旨在为鱼类行为生态学累积基础资料,同时为水产养殖实践、生态鱼道设计等提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源和驯化

实验用中华倒刺鲃幼鱼来源于重庆市永川区当地的鱼类繁殖基地。将鱼带回重庆师范大学校内生态园实验室中用质量分数为 1%~2%的氯化钠溶液对鱼体表面进行 30 min 消毒后,再将它们放入 2 个长×宽×高均为 2 m×1 m×0.5 m 且盛水量约 450 L 的循环控温水槽中驯化 30 d 以上。为增加驯化水体的环境丰富度,在每个水槽底部安置 10 株 10~30 cm 高的塑料水草。驯化期间,每日 12:00 对实验鱼饱足投喂 1 次中国通威公司生产的直径约 1 mm 的商业浮性颗粒饲料。为减少充氧和水体流动对实验鱼摄食的影响,每次投喂前 5 min 关闭充氧泵和循环水泵,待到水面平静后,再投放饲料。投喂饲料 30 min 后,用塑料虹吸管清除驯化水体中残饵、残渣和排泄物。由于每日的水体清理工作会导致驯化水体容量减少,因此用曝气控温 3 d 及以上的自来水加以补充至正常水位,每次换水体积约为水体总体积的 5%。驯化水体的溶氧质量浓度维持在 7.5 mg·L⁻¹ 以上,水温控制在(27.2±0.3)℃,光周期为 14 h 光照:10 h 黑暗。

1.2 实验设计

驯化结束后,挑选大小相近且身体健康的 360 尾实验鱼随机平均分配到 3 个光色处理组即白光组(对照组)、绿光组和红光组中,3 组实验鱼的体质量、体长等具体参数如表 1 所示。研究发现,鲤科鱼类 4~6 尾鱼聚集时即可呈现典型的鱼类群体行为^[23];为呈现出较好的鱼类群体行为,本研究中每个鱼群均由 6 尾鱼组成,因此各光色处理组均包括 20 个鱼群重复。在开放水域环境条件下对每个鱼群的行为进行视频拍摄。在本研究中,开放水域环境是指在 1 个直径 80 cm、水深 6 cm 的圆形水槽中且不存在与实验无关物体的实验场所。

表 1 中华倒刺鲃的体质量和体长
Tab. 1 The morphological parameters of the Qingbo

参数	样本量/尾	体质量/g	体长/cm	肥满度/(g·cm ⁻³)
白光组	120	5.92±0.15	6.62±0.06	2.00±0.06
绿光组	120	5.92±0.15	6.75±0.06	1.86±0.05
红光组	120	5.93±0.17	6.73±0.06	1.96±0.07
<i>F</i> _{2,359} 值		0.000	0.816	0.169
<i>p</i> 值		1.000	0.443	0.845

1.3 鱼群行为的拍摄

本研究采用的鱼类行为观测装置是由 2 个圆形水槽组成,外、内水槽直径分别为 100、80 cm,槽内水深均为

6 cm;内水槽壁上有圆形小孔,使内外槽中水体可以流通,从而有助于通过外水槽的控温设备控制内水槽的水温达到稳定。将2个功率均为500 W的恒温加热棒和2个功率均为6 W微循环水泵对称地放置于外水槽中。内水槽内壁和底部均粘贴无毒无味的白色纸,以增强鱼的体背色与环境之间的色差。水槽外沿高10 cm,安装有5个功率均为4 W的LED灯。在不同光色下进行拍摄时,仅更换目标颜色的LED灯即可,并确保灯光照射范围覆盖整个圆形水槽,形成相对稳定且均匀的光强环境;白光组、绿光组和红光组的光照强度平均值分别为804、244和128 lx。此外,本研究在行为观测水槽外围布置1块高1.5 m的纯绿色布帘,以便为真切展现实验鱼群的行为提供稳定均质的背景环境,并在最大程度上减少外部因素如各种声音或观测者动作对鱼群行为的潜在影响。对实验鱼群行为的拍摄通过1台安装在行为观测装置正上方1.2 m处的索尼HDR-PJ820E型高清摄像机来进行,拍摄帧率、分辨率分别为25 帧·s⁻¹、1 080 像素×720 像素。

3个光色处理组均严格执行以下拍摄程序:首先用1个小塑料水桶以无空气暴露方式将单个实验鱼群转移至圆形水槽中心处的1个非透明的圆柱筒中适应5 min,随后人工轻轻地提起圆柱筒让鱼群可自由游出,同时用摄像机连续拍摄15 min鱼群的行为,每个鱼群的行为在上述开放水域环境中只拍摄1次。对1个实验鱼群的行为拍摄结束后,将水槽内的水体及残留的各类环境信息素如化学预警物质、粪便等全部清除,重新注入充分曝气的等温自来水,槽内维持相同的水深,然后再拍摄下一个鱼群的行为。整个实验期间室内所有环境条件如光照、水体温度、溶氧质量浓度等均与驯化期间保持一致。

1.4 实验参数计算

本研究从个体行为和群体行为这2个水平来评价光色与实验鱼群行为的关系。个体行为的评价参数包括个体游泳速度(individual swimming speed)和个体移动总距离(total movement distance),群体行为的评价参数包括游泳速度的同步性、个体间距离、最近邻距离、群体运动速度(group moving speed)、群体运动时间百分比(group percent time on moving)和群体极性^[24-26]。由于轨迹分析软件(idTrackerai)对不同光色处理组的数据分析效果不够理想,故在本研究中采用人工分析来处理这些数据。首先将转化成“.avi”格式的视频导入ImageJ软件,然后对视频进行人工逐秒分析,得到某个实验鱼群每尾鱼在视频分析期间每1 s运动轨迹数据即在直角坐标系中的坐标值。再根据实物长度1 cm相当于视频中10.912个像素的转换比例将上述坐标值转化为实验鱼的实际位置。此外,由于鱼群转移、圆柱桶提取等人工操作因素可能对鱼群产生影响,因此在进行上述分析时只对视频中00:03:00—00:13:00段共计10 min时长的鱼群运动轨迹数据进行统计。

1) 个体游泳速度的计算公式如下:

$$v_i(t) = \sqrt{(x_t - x_{t-1})^2 + (y_t - y_{t-1})^2} / \Delta t,$$

其中: $v_i(t)$ 为鱼群中第*i*尾鱼的个体游泳速度值(单位cm·s⁻¹); x_t 和 x_{t-1} 、 y_t 和 y_{t-1} 分别为该尾鱼在*t*和*t*-1时刻的横、纵坐标值(单位cm); Δt 为*t*和*t*-1时刻间的时间间隔,本研究中为1 s。

2) 个体移动总距离的计算公式如下:

$$D_i = \sum_{n=1}^{600} v_i(t) \times \Delta t,$$

其中: D_i 为鱼群中第*i*尾鱼的个体移动总距离值(单位cm),600为视频分析的总时间数值(单位s)。

3) 个体游泳速度同步性的数值介于0~1之间,且数值越大表明鱼群中个体间游泳速度的同步性就越强,反之同步性就越弱。采用以下公式计算个体游泳速度同步性:

$$S_v = 1 - |(v_i(t) - v_j(t)) / (v_i(t) + v_j(t))|,$$

其中: S_v 为个体游泳速度同步性, $v_i(t)$ 和 $v_j(t)$ 为鱼群中第*i*尾和第*j*尾鱼在*t*时刻的瞬时个体游泳速度值。

4) 个体间距离表示鱼群中所有鱼群成员之间的平均距离,用于评价群体凝聚力^[24],该参数的计算公式如下:

$$D(t) = \sum_{i \neq j}^n \sqrt{(x_i(t) - x_j(t))^2 + (y_i(t) - y_j(t))^2} / n,$$

其中: $D(t)$ 为鱼群个体间距离值(单位cm); x_i 和 x_j 、 y_i 和 y_j 分别为鱼群中第*i*尾和第*j*尾鱼在*t*时刻的横、纵坐标值(单位cm);*n*为组成鱼群的实验鱼尾数,在本研究中*n*=6。

5) 最近邻距离表示鱼群中某一成员与其他所有成员距离中的最小距离,用于衡量群体凝聚力^[23],它的计算公式为:

$$D_{N,i}(t) = \min_{i \neq j} \sqrt{(x_i(t) - x_j(t))^2 + (y_i(t) - y_j(t))^2},$$

其中: $D_{N,i}(t)$ 为鱼群中第*i*尾鱼在*t*时刻的最近邻距离值(单位 cm)。

6) 群体中心的计算公式如下:

$$G_x(t) = \sum_{i=1}^n (x_i(t)) / n, G_y(t) = \sum_{i=1}^n (y_i(t)) / n,$$

其中: $G_x(t)$ 、 $G_y(t)$ 分别为鱼群在*t*时刻群体中心的横、纵坐标值(单位 cm)。

7) 群体运动速度的计算公式如下:

$$G_v(t) = \sqrt{(G_x(t) - G_x(t-1))^2 + (G_y(t) - G_y(t-1))^2} / \Delta t,$$

其中: $G_v(t)$ 为鱼群在*t*时刻的群体运动速度值(单位 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$), $G_x(t)$ 和 $G_x(t-1)$ 、 $G_y(t)$ 和 $G_y(t-1)$ 分别为鱼群中心在*t*和*t-1*时刻的横、纵坐标值(单位 cm)。

8) 群体运动时间比的计算公式为:

$$P_{TM} = (t_M / t_T) \times 100\%,$$

其中: P_{TM} 为群体运动时间比; t_M 表示鱼群处于 $G_v(t) \geq 1.75 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 运动状态的总时间数值(单位 s); t_T 表示观察鱼群的总时间数值(单位 s),本研究中 $t_T = 600$ 。

9) 群体极性表示鱼群个体排列的整齐程度,该数值介于 0~1 之间。当鱼群中所有个体以绝对一致方向排列时, P 值为 1;而当鱼群中所有个体以方向相反且完全抵消的方式而排列时, P 值为 0^[27]。该参数的计算公式为:

$$P(t) = \left| \sum_{i=1}^n v_i(t) \right| / n,$$

其中: $P(t)$ 为鱼群在*t*时刻群体极性值, $v_i(t)$ 为鱼群中第*i*尾鱼的单位时间内的运动向量,运动方向是从*t-1*时刻的坐标点指向*t*时刻的位置坐标点。

1.5 数据分析

由 ImageJ 软件所获得的鱼群运动轨迹坐标数据经 Excel 2010 软件进行计算得到个体与群体行为特征参数,均以“平均值±标准误”表示,再使用 SPSS 19.0 统计软件对各项参数进行统计学分析。在数据分析前,首先对参数数据进行正态分布和方差齐性检验;如果参数数据分布不符合正态分布或者方差不具齐性,则使用非参数检验对参数数据的组间差异进行统计分析。本研究采用独立样本 *t*-检验考察各光色处理组之间个体与群体行为特征参数的数据差异,采用单因素方差分析考察不同光色环境对实验鱼群个体行为以及群体行为特征参数的影响。群体行为参数之间的表型关联则采用 Pearson 相关性进行分析。上述统计分析结果在 $p < 0.05$ 水平上具有统计学意义。

2 结果与分析

2.1 对个体行为和个体游泳速度同步性的影响

表 2 显示,不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼的个体游泳速度、个体移动总距离和个体游泳速度同步性均有统计学意义上的影响($p < 0.05$)。相较于在白光处理下的实验鱼群,在绿光和红光处理下的实验鱼群个体游泳速度和个体移动总距离均有统计学意义上的增大($p < 0.05$),且红光组实验鱼群的这 2 项参数增幅更大(图 1a、b)。此外,红光组实验鱼群在个体游泳速度同步性方面低于白光组实验鱼群,且差异具有统计学意义($p < 0.05$),但绿光组与红光组及白光组实验鱼群的该项参数差异均不具有统计学意义(图 1c)。

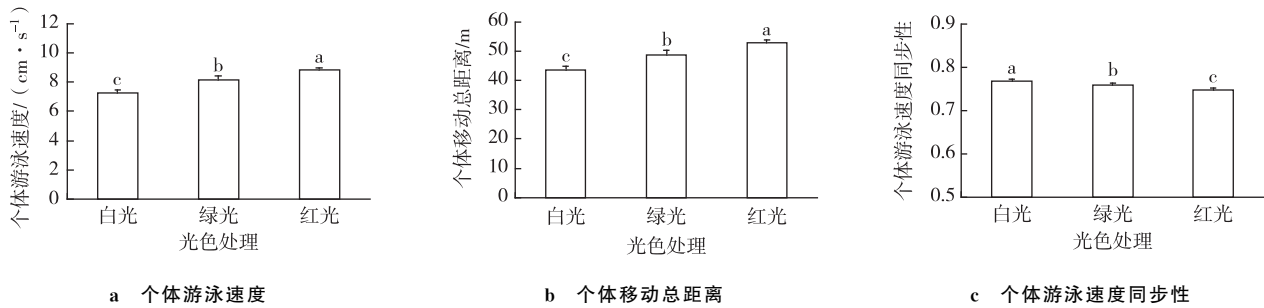
2.2 对个体间距离和最近邻距离的影响

从表 2 可知,不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼的个体间距离和最近邻距离的影响均有具有统计学意义($p < 0.05$)。相较于白光处理下的实验鱼,在红光的影响下实验鱼群个体间距离和最近邻距离均具有统计学意义上的增大($p < 0.05$),但在绿光的影响下实验鱼群上述 2 个指标具有统计学意义上的减小($p < 0.05$)(图 2)。

表 2 不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼个体和群体行为影响的单因素方差分析结果

Tab.2 Statistical results for the effects of different light color environment on individual and collective behaviour of juvenile Qingbo based on the one-way analysis of variance

实验参数	$F_{59,2}$ 值	p 值
个体游泳速度	11.908	<0.001
个体移动总距离	11.908	<0.001
个体游泳速度同步性	4.269	0.019
个体间距离	17.622	<0.001
最近邻距离	15.078	<0.001
群体运动速度	10.724	<0.001
群体极性	3.756	0.029
群体运动时间比	2.107	0.131



注:不同小写字母表示不同光色处理组之间的某项参数数值差异具有统计学意义($p<0.05$),下同。

图 1 不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼个体行为和个体游泳速度同步性的影响

Fig.1 Effects of different light color environment on individual behaviour and synchronization of speed of juvenile Qingbo

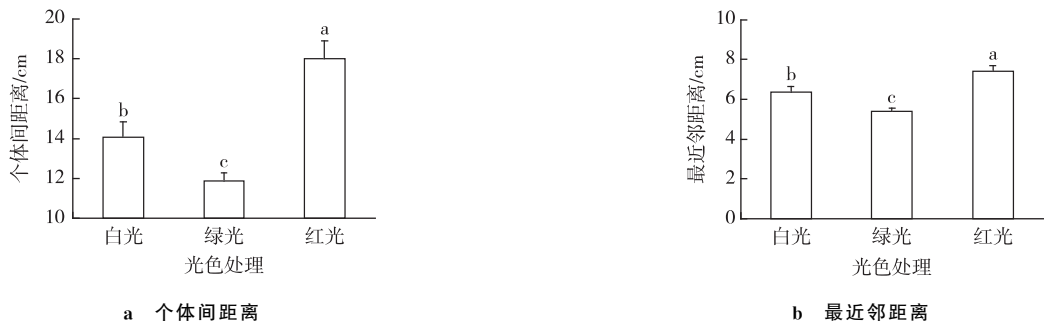


图 2 不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼个体间距离及最近邻距离的影响

Fig.2 Effects of different light color environment on inter-individual distance and nearest neighbor distance of juvenile Qingbo

2.3 对群体运动速度、群体极性以及群体运动时间百分比的影响

相较于白光处理下的实验鱼群,绿光和红光处理下的实验鱼群的群体运动速度具有统计学意义上的增大($p<0.05$),但这 2 种光色处理下的实验鱼群的群体运动速度不具有统计意义上的差异(图 3a)。在绿光处理下,实验鱼群的群体极性相较于在白光处理下有统计学意义上的提升($p<0.05$),而红光处理相较于白光处理则对实验鱼群的群体极性无统计学意义上的影响(图 3b)。此外,不同光色环境对实验鱼群的群体运动时间比均无统计学意义上的影响(图 3c)。

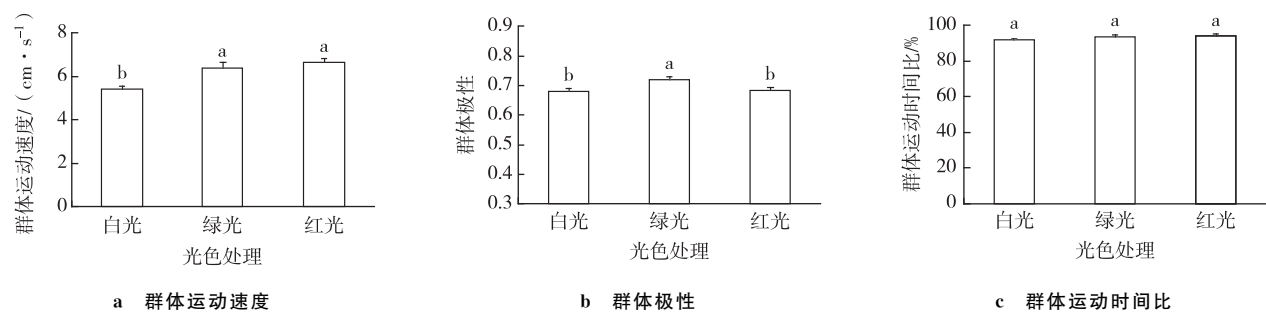


图 3 不同光色环境对中华倒刺鲃幼鱼群体运动速度、群体极性及群体运动时间百分比的影响

Fig.3 Effects of different light color environment on group moving speed, group polarization and group percent time on moving of juvenile Qingbo

2.4 群体行为参数的表型关联

作为群体运动重要的 3 个行为参数,个体间距离、群体速度和群体极性两两之间的表型关联在不同光色处理组存在差异。在白光组中,个体间距离仅与群体极性呈统计学意义上的负相关关系($p<0.001$);而在绿光组中,群体速度仅与群体极性呈统计学意义上的正相关关系($p<0.001$);此外在红光组中,群体极性与个体间距离、群体速度分别呈统计学意义上的负相关和正相关关系($p<0.001$)(表 3)。

表 3 中华倒刺鲃群体行为参数之间的表型关联

Tab.3 Links between the three key components of collective motion in juvenile Qingbo

光色处理组	群体行为参数	群体速度	群体极性
白光组	个体间距离	$r=0.358, p=0.121$	$r=-0.792, p<0.001$
	群体速度		$r=-0.010, p=0.967$
绿光组	个体间距离	$r=0.294, p=0.208$	$r=-0.269, p=0.252$
	群体速度		$r=0.711, p<0.001$
红光组	个体间距离	$r=-0.342, p=0.104$	$r=-0.745, p<0.001$
	群体速度		$r=0.830, p<0.001$

3 讨论

有研究表明,自然生境中鱼类的视觉环境通常为蓝、绿光或接近于红外光^[28]。当日光穿过水层时,波长最长的红光最容易被上层水体吸收,下层水体中主要为绿光和蓝光^[29],因此不同波长的光进入水体的深度存在明显差异。基于上述事实,在本研究中将实验水体的深度限定为 6 cm,以防止进入水体的光色产生变化。根据巴甫洛夫关于“探究反射”的原理,鱼类中可能也存在着这种先天性的非条件反射^[30],即鱼类会对不同光色作出相应的反应。当水体环境的光照条件发生了明显变化时,鱼类可能会感到好奇或受到惊吓,因而产生探索性或回避性反射,趋向或远离光源^[31]。本研究发现,实验鱼群的个体游泳速度和个体移动总距离在绿光和红光处理下均明显高于白光处理下的结果,且红光处理下实验鱼群的趋光性更加明显,表现出更强的应激反应。推测其中原因可能是:在光因子影响下绝大多数水体上层鱼类表现出正趋光反应,而底栖性鱼类大部分生活史阶段在水体底层,进而常表现出负趋光反应^[32]。另有研究报道,中华倒刺鲃对环境刺激的反应敏感程度和行为决策的协调一致性较高^[33],易对外界环境刺激例如水体波动和声音等环境扰动做出快速反应,这也可能引起该鱼种游泳速度的增加^[34]。

栖息环境的变化会影响鱼类的生理状态和行为表现甚至适合度,同时自然选择会迫使鱼类产生相应的各种生存策略。不同栖息生境之间群体水平的行为差异及稳定性可能会对群体结构、功能作用和生态表现产生一定影响^[25],例如觅食和反捕食环境会引起鱼群内个体的生理状况及适合度出现明显差异^[24,35]。对三刺鱼(*Gasterosteus*

aculeatus)的研究结果显示,该鱼种组成的鱼群个体间距离和游泳速度同步性在有食物但无隐蔽场所的环境中明显小于在无食物无隐蔽场所的开放水域环境中,因而该鱼种的群体凝聚力明显增加但协调性降低^[36]。上述研究表明,鱼类群体的协调性和凝聚力明显受到生境变化的影响。还有研究发现,鱼群在受到人造光源刺激后常作出集群运动和向光源移动的反应^[37],由此导致鱼群的凝聚力发生相应改变。鱼类有自身所喜欢的光照强度,并经常在具有这种光照强度的水域集结成群^[30]。本研究发现:与白光处理下的实验鱼群相比,在红光处理下的实验鱼群个体间距离和最近邻距离均有明显增大,因而鱼群的凝聚力降低,鱼群结构更加松散,在绿光处理下的实验鱼群则与之相反。推测其中原因为:当实验鱼群进入红光环境后,由于负趋光性及先天的回避性反射的影响,实验鱼群对红光的适应能力较差,由此导致了个体游泳速度和个体间距离均有增大。过去的研究发现,鱼群的个体间距离与游泳速度成正比^[38]。当鱼群中的个体自发游泳速度较大时,可能为了避免个体间的相互碰撞,个体间距离也相应变大,因而鱼群的凝聚力也出现下降趋势^[39]。研究表明,趋光性的强弱主要是由于鱼类感光灵敏度不同所致,如深海大西洋鲑(*Salmo salar*)对蓝光较为敏感,而沿海鱼类对绿光趋光性更强^[40]。在本研究中,当实验鱼群处于绿光环境时,虽然鱼群的探索性反射会让个体游泳速度有所提升,但中华倒刺鲃对环境的快速适应能力强,个体间距离没有随之增加;且由于绿光对鱼群存在一定的诱集效应,鱼群凝聚力也因此呈现提升趋势。这可能是由于中华倒刺鲃作为底栖性鱼类,对生活环境的适应使得它对绿光的灵敏度较高,能更好地适应全新的测试光环境。

本研究发现,绿光 and 红光处理都使得中华倒刺鲃幼鱼的群体运动速度增大,但它们对这一参数的影响没有统计学意义上的差异。不同光色环境对实验鱼群的群体运动时间百分比没有统计学意义上的影响,但群体运动时间百分比达90%以上,说明鱼群可能在面对全新的光环境刺激下做出更高频率的运动反应。在3种光色处理中,绿光处理使得中华倒刺鲃幼鱼鱼群的群体极性上升,鱼群的排列更整齐,鱼群协调性上升。鱼群反应的一致性部分会体现在个体间信息交流是否顺畅上,当个体间距离减小时,这种个体间信息交流可能会被改变,即个体间交流更加顺畅,信息传递加快^[41],从而提高群体的协调性。此外,绿光影响下实验鱼群的个体间距离缩小幅度最大,从而致使个体之间信息交换速度更快,对群体协调性上升有更积极的影响。

有研究发现,三刺鱼的群体速度与群体极性、个体间距离均呈正相关关系,并且这种关联受到群体成员的个性如社会性的影响^[24];异育银鲫(*Carassius auratus gibelio*)的个体间距离与群体极性呈负相关关系^[38];中华倒刺鲃的群体极性与最近邻距离呈负相关关系,且这种关联不受垂钓胁迫的影响^[34]。本研究则发现,中华倒刺鲃幼鱼个体间距离、群体速度和群体极性之间的表型关联在不同光色处理组中存在差异,部分结果与文献^[34,38]结果相似,同时本研究结果也表明光色能够调节中华倒刺鲃幼鱼群体行为参数之间的表型关联。

综上所述,与白光处理相比,绿光和红光处理会引起中华倒刺鲃幼鱼群体的个体游泳速度和个体移动总距离增加,由此可能伴随着鱼群表现出更高的趋光性;绿光处理会导致鱼群的凝聚力和协调性均有提升,更倾向于集群运动,从而对群体结构及功能的发挥产生一定影响;而且鱼群对绿光环境的适应能力更强。由于红光环境与中华倒刺鲃幼鱼自然栖息的环境差异明显,故在该光色环境下鱼群可能受到惊吓并产生回避性反射,继而导致鱼群分散,群体凝聚力与协调性均有下降。有鉴于此,随着目前中国国内对水能与水利资源的不断开发,合理利用鱼类的避光性在水利设施的下水口前安置红色光源对靠近的鱼群进行驱赶,可能是一个有效的补充性的辅助拦鱼措施,也为解决因河坝修建而产生的鱼类生态问题提供了一个新的思路。此外,今后的相关研究除关注鱼类个体生理生态行为的可塑性 with 栖息环境之间的关系外,还应关注高强度人类活动对鱼类群体行为的影响。

参考文献:

- [1] SHAW E. Schooling fishes[J]. American Scientist, 1978, 66(2): 166-175.
- [2] KRAUSE J, RUXTON G D. Living in groups[M]. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- [3] 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.
SHI X T, WANG B, WANG X, et al. Ontogenetic changes in schooling behaviour during larval and early juvenile stages of Chinese sucker (*Myxocyprinus asiaticus*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(5): 705-710.
- [4] HERBERT-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.
- [5] 张硕, 陈勇, 孙满昌. 光强对刺参行为特性和人工礁模型集参效果的影响[J]. 中国水产科学, 2006, 13(1): 20-27.
ZHANG S, CHEN Y, SUN M C. Behavior characteristics of *Apostichopus japonicus* and attractive effects of artificial reef models under different light intensities[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(1): 20-27.
- [6] 张辉, 王印庚, 荣小军, 等. 刺参的趋光性以及对附着基颜色的感应行为[J]. 生态学杂志, 2009, 28(3): 477-482.
ZHANG H, WANG Y G, RONG X J, et al. Behavioral responses of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) to different light intensity and settlement substratum color[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(3): 477-482.
- [7] 宋昌斌, 李贤, 史策, 等. 基于水产动物视觉敏感性对人工光源选择的分析[J]. 照明工程学报, 2020, 31(5): 51-57.
SONG C B, LI X, SHI C, et al. Analysis of artificial light source selection based on visual sensitivity of aquatic animals[J]. China Illuminating Engineering Journal, 2020, 31(5): 51-57.
- [8] HÁROSI F I. An analysis of two spectral properties of vertebrate visual pigments[J]. Vision Research, 1994, 34(11): 1359-1367.
- [9] FLAMARIQUE I N. Temporal shifts in visual pigment absorbance in the retina of Pacific salmon[J]. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 2005, 191(1): 37-49.
- [10] SAKMAR T P, FRANKE R R, KHORANA H G, et al. Glutamic acid-113 serves as the retinylidene Schiff base counterion in bovine rhodopsin[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1989, 86(21): 8309-8313.
- [11] WARD M N, CHURCHER A M, DICK K J, et al. The molecular basis of color vision in colorful fish: four long wave-sensitive (LWS) opsins in guppies (*Poecilia reticulata*) are defined by amino acid substitutions at key functional sites[J]. BMC Evolutionary Biology, 2008, 8(1): 210.
- [12] STELL W K, HÁROSI F I. Cone structure and visual pigment content in the retina of the goldfish[J]. Vision Research, 1976, 16(6): 647-657.
- [13] BYZOV A L, DAMJANOVIĆ I, UTINA I A, et al. Electrophysiological and spectral properties of second-order retinal neurons in the eel[J]. Comparative Biochemistry & Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology, 1998, 121(2): 197-208.
- [14] 黄宇雯. 黄金鲈(*Perca flavescens*)在不同 LED 光谱下的光色偏好及生理响应的性别差异[D]. 金华: 浙江师范大学, 2019.
HUANG Y W. Color preference and gender differences in physiological responses of yellow perch *Perca flavescens* under different light-emitting diode (LED) spectra[D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2019.
- [15] 白艳勤, 陈求稳, 许勇, 等. 光驱诱技术在鱼类保护中的应用[J]. 水生态学杂志, 2013, 34(4): 85-88.
BAI Y Q, CHEN Q W, XU Y, et al. The application of light drive and trap technique in fish species protection[J]. Journal of Hydroecology, 2013, 34(4): 85-88.
- [16] 纪多亮. 不同蛋白源饲料对褐点石斑幼鱼生长利用、能量收支及血液学指标的影响[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2011: 34-35.
JI D L. Effect of different protein sources on growth performance, energy budget and hematology index of juvenile *Epinephelus fuscoguttatus*[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2011: 34-35.
- [17] 许传才, 伊善辉, 陈勇, 等. 不同颜色的光对鲤的诱集效果[J]. 大连水产学院学报, 2008, 23(1): 20-23.
XU C C, YI S H, CHEN Y, et al. Attraction of different colors of light to common carp *Cyprinus carpio*[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2008, 23(1): 20-23.
- [18] LUCHIARI A C, do AMARAL DUARTE C R, de MORAIS FREIRE F A, et al. Hierarchical status and colour preference in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. Journal of Ethology, 2007, 25(2): 169-175.
- [19] 何大仁, 罗会明, 郑美丽, 等. 孔沙丁鱼和勃氏银汉鱼趋光特性的研究: 对弥散性白光的反应及对等照度光谱色的适应过程[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1980, 19(2): 81-88.
HE D R, LUO H M, ZHENG M L, et al. A study on the phototactic behaviour of sardine (*Sardinella perforata* Cantor) and silverside (*Atherina bleekeri* Günther): response to diffused white light and the process of adaptation to iso-illuminative spectral colour[J]. Universitatis Amoiensis Acta Scientiarum Naturalium, 1980, 19(2): 81-88.
- [20] 白艳勤, 王雪, 刘德富, 等. 瓦氏黄颡鱼和鲢对光照强度和颜色的选择[J]. 水生生物学报, 2014, 38(2): 216-221.
BAI Y Q, WANG X, LIU D F, et al. The preferable light intensity and color for darkbarbel catfish and silver carp[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2014, 38(2): 216-221.
- [21] 张洪茂, 李昆仑, 陈喜群, 等. 红色草金鱼对不同颜色背景的选择偏好[J]. 四川动物, 2010, 29(3): 419-421.

- ZHANG H M, LI L K, CHEN X Q, et al. Preferences for colored backgrounds in fish tanks in the goldfish *Carassius auratus* [J]. Sichuan Journal of Zoology, 2010, 29(3): 419-421.
- [22] 陈大庆, 朱峰跃. 三峡水库生态渔业[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2016.
- CHEN D Q, ZHU F Y. Ecological fisheries in the Three Gorges Reservoir[M]. Beijing: Science and technology of China Press, 2016.
- [23] 付世建, 聂利娟, 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.
- [24] JOLLES J W, BOOGERT N J, SRIDHAR V H, et al. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish[J]. Current Biology, 2017, 27(18): 2862-2868.
- [25] 杨亚, 凌鸿, 付世建, 等. 环境类型和代谢表型对中华倒刺鲃群体行为的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(11): 4447-4459.
- YANG Y, LING H, FU S J, et al. Effects of ecological context and metabolic phenotype on collective behaviour of qingbo *Spinibarbus sinensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4447-4459.
- [26] 李武新, 付世建, 秦丽萍, 等. 个体大小对草鱼耐高温能力及升温过程中群体行为的影响[J]. 水生生物学报, 2022, 46(6): 856-864.
- LI W X, FU S J, QIN L P, et al. Thermal tolerances and collective behavior during water temperature rising in juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2022, 46(6): 856-864.
- [27] GIMENO E, QUERA V, BELTRAN F S, et al. Differences in shoaling behavior in two species of freshwater fish (*Danio rerio* and *Hyphessobrycon herbertaxelrodi*)[J]. Journal of Comparative Psychology, 2016, 130(4): 358-368.
- [28] LEVINE J S, MACNICHOL J E. Color vision in fish[J]. Scientific American, 1982, 246(2): 140-149.
- [29] VOLPATO G L, BARRETO R E. Environmental blue light prevents stress in the fish Nile tilapia[J]. Brazilian Journal of Medical and Biological Research, 2001, 34(8): 1041-1045.
- [30] 何大仁, 蔡厚才. 鱼类行为学[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 1998.
- HE D R, CAI H C. Fish ethology[M]. Xiamen: Xiamen University Press, 1998.
- [31] 李国聪. 光照强度、波长对珍珠龙趸幼鱼行为、生理和生长的影响[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2015.
- LI G C. Effects of light intensity and wavelength on characteristics of activity, physiology and growth of juvenile hybridized grouper[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2015.
- [32] 王萍, 桂福坤, 吴常文, 等. 光照对眼斑拟石首鱼行为和摄食的影响[J]. 南方水产科学, 2009, 5(5): 57-62.
- WANG P, GUI F K, WU C W, et al. Effects of illumination conditions on the distributing and feeding of *Sciaemops ocellatus* [J]. South China Fisheries Science, 2009, 5(5): 57-62.
- [33] 吴慧, 唐中华, 黄清, 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, HUANG Q, 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.
- [34] 曾令清, 刘小玲, 何衍, 等. 垂钓胁迫对中华倒刺鲃幼鱼群体行为的影响[J]. 中国水产科学, 2021, 28(10): 1281-1290.
- ZENG L Q, LIU X L, HE Y, et al. Effect of angling stress on the collective behavior of juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(10): 1281-1290.
- [35] FARINE D R, MONTINGLIO P-O, SPIEGEL O, et al. From individuals to groups and back: the evolutionary implications of group phenotypic composition[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2015, 30(10): 609-621.
- [36] JOLLES J W, LASKOWSKI K L, BOOGERT N J, et al. Repeatable group differences in the collective behaviour of stickleback shoals across ecological contexts[J]. Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences, 2018, 285(1872): 20172629.
- [37] BEN-YAMI M. Fishing with light: FAO fishing manuals [M]. Farnham: News Books Ltd., 1976.
- [38] 李武新, 马辉煌, 于长暄, 等. 水体升温 and 生态情境对异育银鲫群体行为的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(22): 9359-9370.
- LI W X, MA H H, YU C X, et al. Effects of water temperature rising and ecological context on collective behaviour of gibel carp [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(22): 9359-9370.
- [39] KATZ Y, TUNSTROM K, IOANNOU C C, et al. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(46): 18720-18725.
- [40] MIGAUD H, COWAN M, TAYLOR J, et al. The effect of spectral composition and light intensity on melatonin, stress and

retinal damage in post-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar*[J]. Aquaculture, 2007, 270(1/2/3/4):390-404.

[41] 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.

Animal Sciences

Effect of Different Light Color Environment on Collective Behavior of Juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*)

BI Jinqiu¹, HE Yan¹, WANG Chunhua¹, LIU Xiaoling¹, CHEN Huan¹, PU Deyong², ZENG Lingqing¹

(1. Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior,

Chongqing Normal University, Chongqing 401331;

2. Key Laboratory of Fresh water Fish Reproduction and Development (Education of Ministry),

Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: Collective behaviour in animals is a widespread phenomenon at different groups and levels of complexity, and depends on local interactions between individuals that drive the emergence of coordination at the group level. To investigate the effects of different light environment on collective behavior of the Cyprinidae fish, juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) with similar weight and healthy were selected as animal model. These fish were randomly divided into one of three color light groups (i. e white light group, green light group and red light group). Each light group consisted of 20 shoals. Each shoal contains six test fish. The collective behavior of each group was filmed once for 15 minutes in open water environment at $(27.2 \pm 0.3) ^\circ\text{C}$. The individual swimming speed and the individual total movement distance of the green and red light groups were significantly higher than that of the white light group, and the difference was more significant in red light group ($p < 0.05$). Compared with white light treatment, the red light treatment resulted in a significant decrease in synchronization of speed of the shoals ($p < 0.05$), but the green light does not affect the synchronization of speed. The red light treatment resulted in a significant increase in inter-individual distance and nearest neighbor distance, whereas the green light treatment resulted in a significant decrease in both. The group swimming speed was significantly increased ($p < 0.05$) in both red and green light treatments, but there was no significant change in the group percentage movement time, and the group polarztion was significantly increased in the green light treatment ($p < 0.05$). Our results showed that the red light led to a significant decrease in group coordination and cohesion in the shoal of Qingbo, with the shoal more loose and chaotic, whereas the green light significantly increased group coordination and cohesion, and it is possible that the green light had a positive effect on the exchange of information between individual members in collective forging.

Keywords: group alignment; light color environment; collective behaviour; group coordination; group cohesion

(责任编辑 方 兴)