

## 高体鲮鱼幼鱼集群行为研究

覃英莲, 柏 杨, 彭姜岚, 李秀明, 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:**为了探究高体鲮鱼(*Rhodeus ocellatus*)幼鱼的集群行为,选取248尾幼鱼,分别组成了单独1尾个体和2、4、8和16尾高体鲮鱼幼鱼的群体( $N=8$ ),在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ 水温条件下进行15 min的视频拍摄,随后进行运动轨迹的提取和分析,得到游泳速度以及空间分布特征的相关数据。结果显示:(1)高体鲮鱼的自发游泳速度在0~10 cm/s,1、2、4、8和16个体组的速度中位数分别为4.3 cm/s、4.1 cm/s、3.6 cm/s、3.2 cm/s和4.6 cm/s,其中8个体组的速度中位数显著低于1和16个体组( $P<0.05$ )。各组游泳速度的同步性较高,且随群体大小的上升呈显著下降的趋势( $P<0.05$ );(2)焦点鱼和群体中其它个体的最近邻距离(NND)出现在0~10 cm,2和4个体组的NND分别为3.1 cm和2.7 cm,显著大于8和16个体组的1.9 cm和2.4 cm( $P<0.05$ );(3)2和4个体组排列的极性为91.5%和91.2%,显著高于8和16个体组的82.6%和77.2%( $P<0.05$ )。研究结果表明,高体鲮鱼幼鱼具有显著的集群性特征,可能为其适应复杂的生境、提高觅食效率和降低捕食压力的结果;群体大小对高体鲮鱼集群行为特征有显著影响,随群体大小的上升,其群体凝聚力上升,但协调性下降。

**关键词:**高体鲮鱼;集群行为;极性;同步性

**中图分类号:**Q331 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2017)04-0071-06

在自然界的生态系统中,动物个体的行为相对简单,而集群后的动物群体却能表现出复杂的群体行为。个体行为是群体行为的基础,个体间的组织结构及个体行为之间的关系是研究动物集群现象的关键因素。集群为自然界普遍存在的现象,有学者以蝗虫、蚂蚁、蜜蜂和鸟类为研究对象,进行了集群行为的相关研究(Krause, 1994; Grünbaum, 1998),发现这些群体生活的动物具有迥然不同且复杂协调的时空格局。而这些看似毫无关联的生物现象拥有共同的属性,复杂的群体行为由相对简单的群体成员之间相互协调,表现出自组织结构特征(Self organization)(Sumpter, 2006);同陆生动物类似,许多鱼类在其生活史的特定时期(甚至整个生活史周期)呈现出集群行为,近年来相关研究引起广泛关注(Grand & Dill, 1999; Miller et al, 2013; Thünken et al, 2014)。这些研究通常关注个体行为及其交互作用如何影响鱼类的群体特征(Shaw, 1978);其中最

主要的群体特征为凝聚力(Cohesion)和协调性(Coordination)(石小涛等, 2013)。前者主要通过群体的最近邻距离(Nearest neighbor distance, NND)来衡量;而后者通常通过不同个体之间游泳速度的同步性和鱼群排列极性来衡量(Pitcher et al, 1982)。

研究表明,集群的生态收益包括增强鱼类的防御能力和攻击力、更快地获取食物源信息、提高觅食效率、集聚成有威慑力的大生物团体以威吓捕食者、降低被捕食概率等(Domeier et al, 1997)。因此,集群生活对某些鱼类繁衍后代和维持种群有着重要的意义。然而,随着群体规模的增加,资源的竞争也随之加剧(Grand et al, 1999);因此,鱼类的集群行为特征可能与群体大小密切相关,了解群体大小和集群行为的特征是研究群体行为机制的基础。

目前,有关鱼类集群行为的研究主要集中在斑马鱼(*Danio rerio*)等几种行为学模式动物上,而对于我国淡水鱼类中最大类群鲤科鱼类的集群行为研究较少。高体鲮鱼(*Rhodeus ocellatus*)属于鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、鲮亚科(Acheilognathinae),常见于湖泊、池塘以及河湾水流缓慢的浅水区,集群行为明显,是研究鱼类行为的理想材料。因此,本研究选取高体鲮鱼幼鱼为实验对象,探讨群体大小对高体鲮鱼群体特征的影响。

收稿日期:2016-05-24

基金项目:国家自然科学基金项目(No. 31172096);重庆市基础与前沿研究计划项目(cstc2015jcyjA80007);重庆市教育委员会科学技术研究项目(KJ1400506)。

作者简介:覃英莲,1991年生,女,硕士研究生,研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: 308516197@qq.com

通信作者:付世建,教授。E-mail: shijianfu9@cqu.edu.cn

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

实验鳊鱼幼鱼捕捞于重庆当地鱼塘,在实验室自净化循环控温水槽(250 L)中驯养2周。驯养水温为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ 。实验用水为曝气后的自来水,溶解氧饱和度 $\geq 90\%$ 。驯养期间,每天09:00以商业饵料饱足投喂1次,日换水量约为驯养水体的10%,光周期为12L:12D。驯养结束后,选取身体健康、大小相似的248尾实验鱼为实验对象,体重 $(0.56 \pm 0.03)$  g,体长 $(3.02 \pm 0.04)$  cm。

### 1.2 实验方案

实验设计了1、2、4、8和16共5个群体大小的实验组,每组8个重复。实验水体温度与驯养温度一致,实验水深为5 cm以消除垂直方向的移动(Sumpter et al, 2008);为消除昼夜节律的影响,所有实验均在白天进行(08:00 - 17:00)。为消除食物消化对集群行为的影响,所有实验鱼禁食48 h后进行实验拍摄。

### 1.3 实验竞技场、实验鱼运动轨迹获取

实验观察设备为实验室自制方形容器(60 cm  $\times$  35 cm  $\times$  15 cm)。光源由6组日光灯提供,以保证光照均匀。实验鱼转入竞技场后,用摄像头(Logitech Webcam Pro 9000)持续拍摄15 min(15帧/s)。拍摄结束后将视频导入图像跟踪软件idTracker对视频进行分析(Pérez-Escudero et al, 2014),获取每尾实验鱼拍摄期间每帧的运动轨迹,得到每尾实验鱼每帧图像的坐标点。根据像素和实物的相对大小转化为实验鱼实际位置的坐标点,随后进行自发游泳速度和空间位置特征的相关计算。为消除转运对实验鱼的影响,相关统计数据仅采用6~15 min的轨迹数据。

### 1.4 相关参数计算

除单尾鱼实验组外,其余各实验组随机选取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。

有关焦点鱼游泳速度( $V_i$ , cm/s)、同步性( $H$ , %)、距离( $D_i$ , cm)和排列极性( $P$ , %)的相关参数计算公式如下:

$$V_i = \sqrt{(x_i - x_{i-1})^2 + (y_i - y_{i-1})^2} / dt \quad (1)$$

式中: $x_i$ 和 $y_i$ 分别为焦点鱼在 $t$ 时刻的横、纵坐标点; $dt$ 为每帧图像的时间间隔。

$$H = (1 - \frac{|V_F - V_G|}{V_G}) \times 100\% \quad (2)$$

式中: $V_F$ 为焦点鱼游泳速度, $V_G$ 为群体所有鱼的平均游泳速度。

$$D_i = \sqrt{(x_{i_1} - x_{i_2})^2 + (y_{i_1} - y_{i_2})^2} \quad (3)$$

式中: $x_i$ 和 $y_i$ 分别为焦点鱼和计算距离的另一尾鱼在 $t$ 时刻的横、纵坐标点。4、8和16个体组计算出焦点鱼和其余实验鱼的距离后,其最小的数值即为焦点鱼的NND。

$$P = \frac{m}{n} \times 100\% \quad (4)$$

式中: $m$ 表示与领头鱼方向一致个体数, $n$ 表示群体总个体数;进行极性计算时,每1 min选取15帧图像,随后逐帧观察群体中不同实验鱼个体的运动方向。

### 1.5 统计分析

数据采用Excel(2003)进行常规计算后,再用SPSS17.0软件进行相关统计分析。群体大小对自发游泳速度及空间分布的相关数据采用单因素方差分析,如果差异显著,采用Duncan多重比较各组间的统计差异。所有数据结果均以平均值 $\pm$ 标准误(Mean  $\pm$  SE)表示,显著水平为 $P < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 群体大小对自发游泳速度的影响

实验鱼的自发游泳速度为0~10 cm/s(相当于0~3 BL/s)。无论群体大小,其最高频率值出现在0~5 cm/s(0~2 BL/s)(图1)。不同群体大小的实验鱼自发游泳速度的中位数有显著差异,其中1和16个体组显著大于8个体组(图2-A,  $P < 0.05$ )。不同群体大小游泳速度的同步性也存在显著差异,2个体组游泳速度的同步性显著高于4和16个体组(图2-B,  $P < 0.05$ )。

### 2.2 群体大小对空间分布的影响

焦点鱼和群体中其它个体的NND多出现在0~10 cm(0~3 BL),且不同群体大小NND出现的最高频率均为0~5 cm(0~2 BL)(图3)。各个体组间NND的差异显著,2和4个体组的NND显著大于8和16个体组的NND( $P < 0.05$ ),且4个体组的NND显著大于8个体组(图4-A)。2和4个体组的极性显著高于8和16个体组的极性(图4-B,  $P < 0.05$ )。

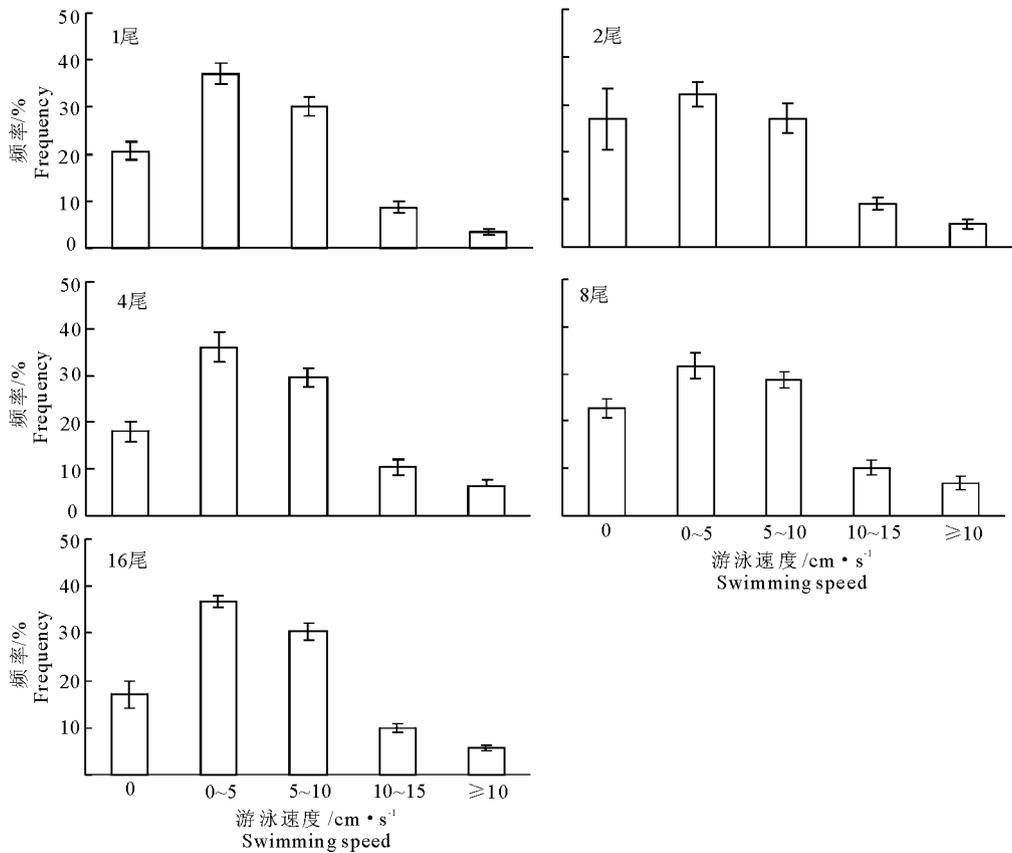
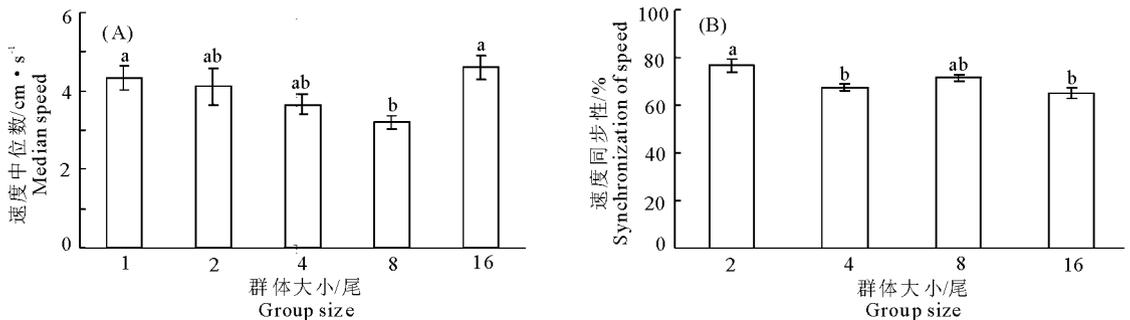


图 1 不同群体大小高体鳊鱼的自发游泳运动速度及速度频率分布 ( $N=8$ )

Fig. 1 Spontaneous swimming speed and frequency distribution of rose bitterlings in groups of different size



(a, b 不同上标字母表示不同群体大小间差异显著,  $P < 0.05$ ;  $N = 8$ )

图 2 不同群体大小鳊鱼的速度中位数 (A) 及其同步性 (B)

(a, b indicate a significant difference among different group sizes,  $P < 0.05$ ;  $N = 8$ )

Fig. 2 Effect of group size on median speed (A) and synchronization (B) of swimming speed for rose bitterlings in groups of different size

### 3 讨论

#### 3.1 群体大小对群体凝聚力的影响

集群行为在动物界中普遍存在,其主要生态受益包括群体生活的个体能够更快的发现食物和捕食者,这些优势通常被认为与群体大小相关 (Shelton et al, 2015); 其涉及机制包括猎物的“多眼效应” (Roberts, 1996) 及其对于捕食者的“稀释效应”和“混淆效应” (Krakauer et al, 1995)。

然而,集群生活的群体并非越大越有利。研究发现,大群体往往比小群体更容易受到捕食者的攻击,同时,随着群体规模的增加,食物和空间资源的竞争也必然加剧 (Grand & Dill, 1999)。因此,研究群体大小和群体特征的关系对理解鱼类集群行为的形成和维持机制至关重要。本研究发现,高体鳊鱼具有集群行为,随着群体大小的上升群体凝聚力上升 (即 NND 减小),但群体协调性下降 (即速度同步性和排列极性下降)。

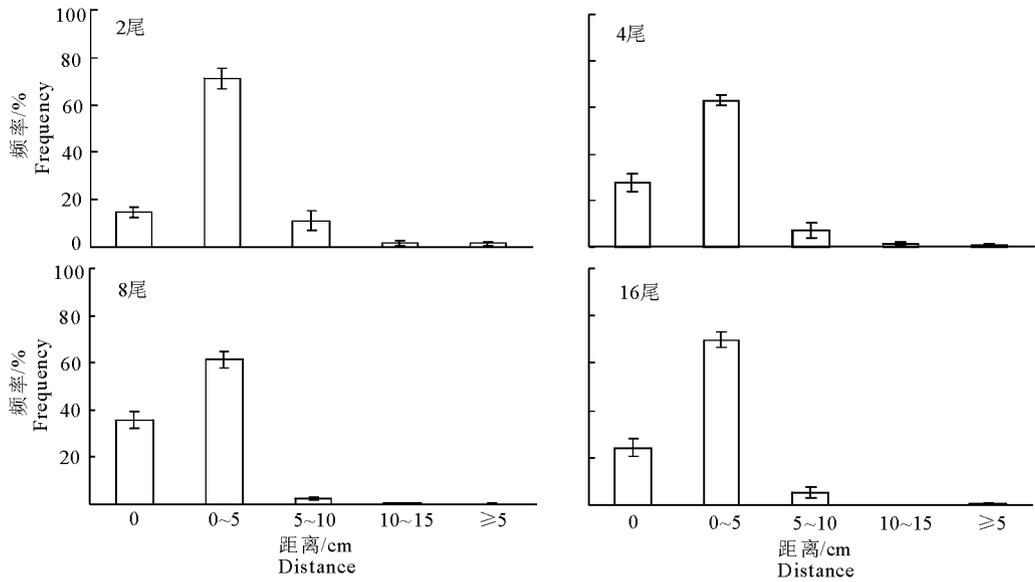
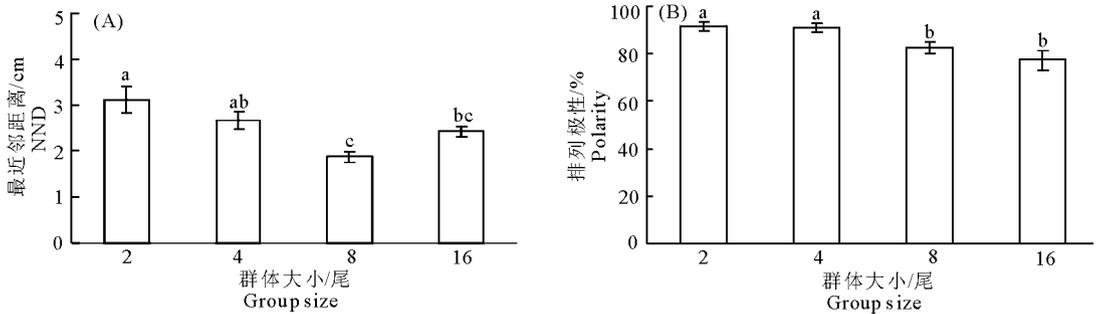


图3 不同群体大小鳊鱼的最近邻距离及其频率分布 ( $N=8$ )

Fig. 3 Nearest neighbor distance and frequency distribution for rose bitterlings in groups of different size



(a, b, c 不同上标字母表示不同群体大小间差异显著,  $P < 0.05$ ;  $N=8$ )

图4 不同群体大小鳊鱼的最近邻距离 (A) 及其排列极性 (B)

((a, b, c indicate a significant difference among different group sizes,  $P < 0.05$ ;  $N=8$ )

Fig. 4 Effect of group size on nearest neighbor distance (A) and orientation polarity (B) in rose bitterlings

本研究发现,超过 90% 高体鳊鱼幼鱼的 NND 出现在 0 ~ 10 cm (即 0 ~ 3 BL),这与食蚊鱼 (*Gambusia affinis*) (6 cm, 2 BL) 和金体美洲鳊 (*Notemigonus crysoleucas*) (1.5 ~ 2.0 BL) 相似 (Herbert-Read et al, 2011; Katz et al, 2011); 研究结果还显示,2 个体组的 NND 显著大于 8 和 16 个体组的 NND,且 4 个体组显著大于 8 个体组的 NND。即随着群体大小的增加,高体鳊鱼的 NND 有较显著的下降,表明其群体凝聚力随着群体大小的上升而上升;这与唐鱼 (*Tanichthys albonubes*)、虎皮鱼 (*Barbus tetrazona*)、神仙鱼 (*Pterophyllum scalare*) 和霓虹灯鱼 (*Paracheirodon innesi*) 的研究结果一致 (Saxby et al, 2010; Shelton et al, 2015)。

### 3.2 群体大小对群体协调性的影响

本研究中,无论群体大小,实验鱼的自发游泳速度均在 0 ~ 10 cm/s (0 ~ 3 BL/s),且其最高频率值

出现在 0 ~ 5 cm/s (0 ~ 2 BL/s),与食蚊鱼 (2 ~ 3 BL/s) 的研究结论相似 (Herbert-Read et al, 2013); 这可能与实验鱼高体鳊鱼生活于静水水体有一定关系。而实验鱼游泳速度的中位数随着群体大小的增加呈减小的趋势,同时随着群体大小的上升,群体速度的同步性下降;这可能是因为随着群体的增大,为了保持较高的速度同步性 (>70%) 和群体的极性 (>80%) 而做出的权衡,即实验鱼通过降低速度来保持一定的群体协调性;但 16 个体组的速度中位数明显上升,可能是因为群体增大到一定程度后,其个体的个性差异增大,同时也可能是因为群体增大、实验竞技场大小的限制,导致信息传递受到干扰和数据分析的误差所致。通过分析群体的极性以及个体间游泳速度的同步性来考查群体大小对高体鳊鱼幼鱼协调性的影响,发现 2 和 4 个体组的极性显著高于 8 和 16 个体组的极性 ( $P < 0.05$ );

另外,其速度的同步性也随群体大小的上升而显著下降。说明高体鳉鱼群体的协调性随群体大小的上升而下降。有关群体大小与群体协调性的关联研究结果不一:(1)狭鳉(*Theragra chalcogramma*)群体协调性指标如排列的整齐度、个体间的同步性和群体的极性不受群体大小的影响(Miller et al, 2013);(2)随着斑马鱼(*Danio rerio*)群体大小的增加,其排列极性呈减小的趋势(Abaid & Porfiri, 2010);(3)食蚊鱼的速度同步性随群体大小上升而下降(Herbert-Read et al, 2013)。这可能与生境条件(水流状况、食物丰度等)和社群内部结构(如有无社群等级、社群成员的领域性强弱)及在某些特定条件下保持的群体结构有关(Miller & Gerlai, 2012)。

综上所述,高体鳉鱼幼鱼具有明显的集群行为,随着群体大小的增加,群体凝聚力上升(表现为NND减小),但群体协调性下降(即速度同步性和排列极性下降)。集群行为有助于其提高觅食效率和发现捕食者,可能是其不断进化以适应捕食压力大、生境结构复杂的环境所致。

#### 参考文献

石小涛, 王博, 王雪, 等, 2013. 胭脂鱼早期发育过程中集群行为的形成[J]. 水产学报, 37(5): 705 - 710.

Abaid N, Porfiri M, 2010. Fish in a ring: spatio-temporal pattern formation in one-dimensional animal groups[J]. The Royal Society Interface, 51(7): 1441 - 1453.

Domeier M L, Colin P L, 1997. Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed[J]. Bulletin of Marine Science, 60(3): 698 - 726.

Grand T C, Dill L M, 1999. The effect of group size on the foraging behaviour of juvenile coho salmon: reduction of predation risk or increased competition? [J]. Animal Behaviour, 58(2): 443 - 451.

Grünbaum D, 1998. Schooling as a strategy for taxis in a noisy environment [J]. Evolutionary Ecology, 12(5): 503 - 522.

Herbert-Read J E, Krause S, Morrell L J, et al, 2013. The role of individuality in collective group movement[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280: 1 - 8.

Herbert-Read J E, Pern A, Mann R P, et al, 2011. Inferring the rules of interaction of shoaling fish[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108(46): 18726 - 18731.

Katz Y, Tunström K, Ioannou C C, et al, 2011. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish[J].

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108(46): 18720 - 18725.

Krakauer D C, 1995. Groups confuse predators by exploiting perceptual bottle-necks: a connectionist model of the confusion effect[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 36(6): 421 - 429.

Krause J, 1994. Differential fitness returns in relation to spatial position in groups[J]. Biological Reviews, 6(2): 187 - 206.

Miller N, Garnier S, Hartnett A T, et al, 2013. 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, 110(13): 5263 - 5268.

Miller N, Gerlai, 2012. From schooling to shoaling: patterns of collective motion in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. Plos One, 7(11): e48865.

Pérez-Escudero A, Vicente-Page J, Hinz R C, et al, 2014. id Tracker: tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals [J]. Nature Methods, 11(7): 743 - 748.

Pitcher T, Magurran A, Winfield I, 1982. Fish in larger shoals find food faster[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 10(2): 149 - 151.

Roberts G, 1996. Why individual vigilance declines as group size increases [J]. Animal Behaviour, 51(5): 1077 - 1086.

Saxby A, Adamsa L, Snellgrove D, et al, 2010. The effect of group size on the behaviour and welfare of four fish species commonly kept in home aquaria[J]. Applied Animal Behaviour Science, 125(3/4): 195 - 205.

Shaw E, 1978. Schooling fishes [J]. American Scientist, 66(2): 166 - 175.

Shelton D S, Price B C, Ocasio K M, et al, 2015. Density and group size influence shoal cohesion, but not coordination in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. Journal of Comparative Psychology, 129(1): 72 - 77.

Sumpter D J T, Krause J, James R, et al, 2008. Consensus decision making by fish[J]. Current Biology, 18(22): 1773 - 1777.

Sumpter D J T, 2006. The principles of collective animal behaviour[J]. Philosophical Transactions: Biological Sciences, 361: 5 - 22.

Thünken T, Eigster M, Frommen J G, 2014. Context-dependent group size preferences in large shoals of three-spined sticklebacks[J]. Animal Behaviour, 90(4): 205 - 210.

## Schooling Behavior of Juvenile Rose Bitterling (*Rhodeus ocellatus*)

QIN Ying-lian, BAI Yang, PENG Jiang-lan, LI Xiu-ming, FU Shi-jian

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

**Abstract:** Schooling or shoaling is a commonly observed phenomenon in natural fish populations. Schooling behavior derives benefits that include defense against predators, improved swimming efficiency and more successful foraging. Rose bitterlings (*Rhodeus ocellatus*), belong to Cypriniformes, Cyprinidae and Acheilognathinae and primarily inhabit lakes, ponds and the shallow water of rivers. The species is ideal for fish behavior research because of evident schooling. In this study, we investigated the schooling behavior of juvenile rose bitterlings in groups of different size (1, 2, 4, 8 and 16 individuals per group), aiming to understand the effects of group size on behavior. Juvenile rose bitterlings with an average body weight of  $(0.56 \pm 0.03)$  g and body length of  $(3.02 \pm 0.04)$  cm were collected from local ponds in Chongqing and acclimated for two weeks in the laboratory at  $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$  and DO saturation  $\geq 90\%$ . After acclimation, the behavior of healthy juvenile rose bitterlings in differently sized groups were tested in containers ( $60\text{ cm} \times 35\text{ cm} \times 15\text{ cm}$ ) at  $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ , with eight repetitions per group. Video was captured for 15 min during each test and the swimming speed and spatial distribution characteristics of individuals were calculated and analyzed using trajectory tracking software (id Tracker). The effects of group size on median swimming speed, synchronization of swimming speed, nearest neighbor distance (NND) and orientation polarity were assessed. Results show that: (1) the spontaneous swimming speed of the rose bitterlings varied between 0 and 10 cm/s and the median swimming speeds were 4.3, 4.1, 3.6, 3.2 and 4.6 cm/s for groups of 1, 2, 4, 8 and 16 individuals, respectively. The median swimming speed was significantly lower in groups with 8 individuals compared to groups with 1 or 16 individuals. Swimming was highly synchronized but the degree decreased with increasing group size ( $P < 0.05$ ); (2) the range of NND was 0 – 10 cm and the NND of groups of 2, 4, 8 and 16 individuals were 3.1, 2.7, 1.9 and 2.4 cm, respectively. The NND of groups of 2 and 4 individuals were significantly higher than groups of 8 and 16 individuals ( $P < 0.05$ ); (3) the polarities in the groups of 2 and 4 individuals (91.5% and 91.2%) were significantly higher than those with 8 and 16 individuals (82.6% and 77.2%,  $P < 0.05$ ). Our findings indicate: (1) juvenile rose bitterlings exhibit significant schooling behavior, attributed to long term natural selection that enhances foraging efficiency and decreases risk of predation; (2) group size has profound effects on schooling behavior, characterized by an increase in group cohesion and a decrease in group coordination as group size increases.

**Key words:** *Rhodeus ocellatus*; schooling behavior; polarity; synchronization