



垂钓胁迫对中华倒刺鲃幼鱼群体行为的影响

曾令清, 刘小玲, 何衍, 陈欢

重庆师范大学生命科学学院, 动物生物学重庆市重点实验室, 进化生理与行为学实验室, 重庆 401331

摘要: 自然界中鱼类个体因为社会原因集聚的现象称为鱼类群体行为。为考察垂钓胁迫对鲤科鱼类群体行为的影响, 本研究以喜集群的中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为研究对象, 将大小相近且健康的实验鱼随机分成对照组和垂钓组, 每个处理组包括 18 个鱼群。在(27.3±0.2) °C 水温条件下, 两处理组于垂钓胁迫前(第 0 天)后(第 14 天)在开放水域环境条件下各拍摄 1 次 15 min 的群体行为视频。实验期间, 垂钓组连续垂钓 14 d, 每天垂钓 4 h, 对照组在此期间不进行垂钓。研究发现: (1)垂钓胁迫增加中华倒刺鲃的个体游泳运动速度和个体移动总路程, 降低个体游泳同步性。(2)垂钓胁迫会增加中华倒刺鲃的个体间距离和最近邻距离。(3)虽然垂钓胁迫对中华倒刺鲃的群体运动速度和群体运动时间百分比无影响, 但导致其群体极性下降。(4)中华倒刺鲃的最近邻距离和群体极性呈负相关, 而垂钓胁迫增强二者的相关性。结果表明, 垂钓胁迫降低中华倒刺鲃鱼群的协调性和凝聚力, 对群体运动中个体成员间的信息交流可能产生负面影响。该种鱼群体凝聚力和协调性之间的权衡强度在垂钓胁迫后明显增强, 暗示群体的整体外部轮廓由短梭形向长梭形调整。

关键词: 中华倒刺鲃; 垂钓; 群体行为; 最近邻距离; 群体极性; 个体游泳同步性

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)10-1281-10

群体行为是群体中的个体成员通过一定的社交规则而呈现的自组织结构特征。鱼类的群体行为是鱼类行为学研究的重要内容, 自然界超过 50% 鱼类种类在整个生活史或生活史特定时期表现出集群现象^[1]。鱼类集群行为特征的维持在一定程度上是通过个体对其近邻的位置和活动的反应来实现的^[2]。研究者通常关注个体行为及其交互作用如何影响群体特征^[2]。最重要的群体特征为凝聚力和协调性, 前者主要通过群体的最近邻距离来衡量, 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的极性来衡量^[3-4]。通过鱼群中个体间的信息交流和共识决策的形成, 群体能够提高认知水平和解决特定问题的能力, 产生集体智慧, 例如鱼群受到环境刺激时, 通过个体对邻近个体行为的反应而产生一致的个体行

为, 从而产生迅速扩散的群体行为反应^[5-6]。

自然界鱼类不断遭受人类垂钓活动的影响, 垂钓不仅对鱼类的种类、性别、外部形态等生物学特征产生定向的选择压力^[7], 同时还对生理和行为表型产生重要影响^[8]。垂钓等对鱼类行为的直接选择可推动鱼类个体表型(如生长或繁殖)的进化, 因为更活跃更大胆的个体往往也生长得更快^[9-11]。垂钓还会对鱼的警惕性产生选择性的压力^[12], 降低个体的勇敢性^[13], 表明垂钓可能导致鱼类具备较高的警惕性和较低的勇敢性。另外, 经过特定训练后的鱼类具有一定的记忆力^[14], 特别是在遭遇大的胁迫后, 再次面临相似环境时会呈现较为谨慎行为, 最终呈现出随着垂钓强度的增加, 鱼类易钓性明显下降的变化趋势^[15]。理论上, 在高强度的垂钓活动下, 鱼类再次面对人工

收稿日期: 2021-07-13; 修订日期: 2021-09-13.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31300341); 重庆市教委科学技术研究项目(KJQN201900540, KJQN202000539); 重庆市留学人员回国创业创新支持计划项目(cx2019153).

作者简介: 曾令清(1981-), 博士, 副教授, 研究方向为鱼类生理生态与行为学. E-mail: lingqingzeng@cqnu.edu.cn

诱饵的摄食行为将更加谨慎,由于个体易钓性的稳定表型差异可能影响其摄食行为,进而作用于鱼类的群体结构和功能发挥。然而,有关高强度垂钓活动对鲤科鱼类群体行为影响的研究迄今未见报道,相关研究工作具有重要的理论价值和实践意义。

中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)是一种底栖性的鲤科鱼类,性活泼,喜欢成群栖息于底层多为乱石的流水环境中。为考察垂钓胁迫对鲤科鱼类群体行为的影响,本研究以中华倒刺鲃幼鱼为实验对象,考察在连续垂钓 14 d 后该种鱼的群体行为对垂钓胁迫的响应特征,不仅可为鱼类生理生态学和行为生态学研究提供基础数据,也为渔政部门制定合理的垂钓指南或政策提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 实验鱼及其驯化

中华倒刺鲃购于重庆市某人工繁殖基地,运回后在重庆师范大学进化生理与行为学实验室 2 个循环控温水槽(约 900 L)驯化。在每个水槽底部安置 15 株 30 cm 高的不同类型人工水草,以模拟隐蔽场所并提高驯化水体的环境丰富度。食物驯化 1 个月,每天 12:00 用饵料(前期用饲料,后期用小个体蚯蚓)对鱼饱足投喂 1 次,以提高实验鱼对垂钓诱饵的适口性及上鱼率。为减少水体充氧对鱼群摄食的影响,在每次投喂前 10 min 关闭充气泵和过滤水阀以使水面平静。投喂 30 min 后,用虹吸管清除水中残饵、残渣和粪便,同时清洗过滤棉以维持水体清洁。驯化用水为曝气控温 3 d 的去氯自来水,日换水量约为水体总量的 10%。溶氧水平维持在 7.0 mg/L 以上,水温控制在 (27.3 ± 0.2) °C,光周期设定为 14 L : 10 D。

1.2 实验设计

驯化结束后,挑选大小相近且机体健康的 216 尾中华倒刺鲃[体重 (11.09 ± 0.18) g,体长 (8.39 ± 0.05) cm]幼鱼作为实验对象。本研究设定 2 个处理组,即对照组:实验期间,无任何垂钓胁迫影响;垂钓组:每天对鱼群实施固定时间(8:00~12:00,共 4 h)的垂钓胁迫。垂钓处理前,对

两处理组的鱼进行开放水域的群体行为拍摄(第 0 天)。然后对垂钓组进行连续 14 d 的垂钓活动,每天垂钓活动结束后将被钓个体全部放对应应的垂钓桶内。在此期间,对照组不进行任何垂钓活动,只进行日常饵料投喂和水质维持工作。垂钓处理后,再次对两处理组的鱼进行开放水域的群体行为拍摄(第 14 天)。在两次群体测定中,每个处理组包括 18 个鱼群,每个鱼群包括 6 尾鱼。预备研究发现,由 6 尾中华倒刺鲃组成的鱼群可呈现出明显的群体行为。本研究设定的开放水域环境是指一个圆形水槽(直径 80 cm,水深 5 cm)中无食物和隐蔽场所。

1.3 垂钓胁迫与群体行为

本研究采用的垂钓装置是 6 个完全相同的蓝色垂钓桶(高 94 cm,直径 68 cm,水深 80 cm),将 6 个垂钓桶分两行(3 桶为行为垂钓组,另 3 桶为行为对照组)等距放置。每个垂钓桶均配有一个微循环系统、一个充氧砂头和一个控温设备。每个垂钓桶的底部均匀放置适量的绿色塑料水草及鹅卵石,同时在每个垂钓桶中加入充分曝气 2 d 后的自来水。垂钓期间,在每个垂钓桶旁都配有一个含有阿莫西林的小水桶(带有充氧砂头)用于放置被钓个体;垂钓人员距离垂钓桶 1.2 m,以减少垂钓人员的操作对鱼群可能产生的影响。为减少人为误差,进行充分的预备实验并在实验期间垂钓人员对每个被钓桶拥有相同的垂钓操作次数。本研究于每天上午 8:00~12:00 进行 4 h 的垂钓,共持续 14 d。垂钓胁迫采用完全一致的垂钓渔具和垂钓诱饵(长度为 7~8 mm 的新鲜蚯蚓段)。垂钓时将装有饵料的鱼钩沉入水体中部位置,同时保证浮漂浮于水面。垂钓期间保证周围环境的安静,当看到浮漂因鱼咬钩沉入水里后,迅速将鱼钓出并快速取出鱼钩,尽量减少鱼钩对鱼体的伤害,随后将鱼放入小水桶中。每天垂钓结束后将小水桶的鱼放回对应垂钓桶中,并进行投喂鱼群 2% 总重量的蚯蚓段以维持正常的营养状态和机体功能,然后开启微循环系统,并测定记录两个处理组的水桶的溶氧水平和水温。实验期间,无个体死亡。

群体行为的观测装置由两个圆形水槽(水深 5 cm)组成, 外水槽直径 100 cm, 内水槽 80 cm, 通过内水槽壁上的小孔使得内外水域相通。将控温设备放入外水槽, 以控制内水槽的水温。内水槽内壁和底部均为白色, 水槽外沿安装 9 个 5 W 的 LED 灯, 可形成稳定且均匀的光强环境。水槽四周安装 1.5 m 高的绿色布帘, 为鱼类群体行为的真实表现提供稳定的环境背景并消除外部影响。在观测水槽的正上方安置有一个索尼高清摄像机(HDR-PJ820E, 25 帧/s), 用于拍摄鱼群的群体行为。

垂钓组和对照组在垂钓胁迫前后测定中均执行相同的群体行为拍摄程序: 拍摄当天, 将每个群体(随机组合的 6 尾鱼)转移至圆形水槽正中央处的一个非透明的圆柱形桶中适应 5 min, 然后轻轻提升圆柱形桶使鱼群自由游出, 然后用摄像机连续拍摄 15 min, 每个鱼群在开放水域环境中只拍摄 1 次。拍摄完毕, 将圆形水槽的水体清除排空, 重新加入充分曝气的自来水, 用于下一个鱼群的群体行为拍摄, 以清除上一个鱼群可能留下的各类信息素(如化学预警物质)。实验期间, 所有环境条件(如声音、光照、温度等)与驯化期间保持一致。

1.4 实验参数及其计算

本研究评价个体行为的实验参数包括个体游泳速度(velocity, V)和个体运动总路程(total movement distance, TSD), 而群体行为的实验参数包括个体游泳速度同步性(synchronization of speed, S_v)、个体间距离(inter-individual distance, IID)、最近邻距离(nearest neighbor distance, NND)、群体运动速度(group speed, G_c)、群体运动时间百分比(group percent time on moving)和群体极性(polarization)^[16-17]。

将 AVI 格式视频导入软件 ImageJ 对图像进行分析。得到每尾实验鱼拍摄期间每秒的运动轨迹的坐标点。根据像素和实物的相对大小(单位: 10.912 pixels/cm)转化为实验鱼的实际位置的坐标点。然后进行自发游泳速度和空间位置特征的相关计算。对于鱼群的轨迹数据分析, 舍弃前

5 min 的视频, 所有相关统计数据只分析 6~15 min 的轨迹数据, 以消除转运、提取圆柱桶等因素可能对鱼群产生的影响。实验参数的计算公式如下:

(1) 个体游泳速度(v , cm/s)

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

式中, v 为个体游泳速度(cm/s); x_t 和 x_{t-1} 分别为实验鱼 i 在 t 、 $t-1$ 时刻的横坐标值; y_t 和 y_{t-1} 分别为实验鱼 i 在 t 、 $t-1$ 时刻的纵坐标值; Δt 为两个坐标点的时间间隔(1 s)。

(2) 个体游泳总距离(TSD, cm)

$$TSD_i = \sum_{n=1}^{600} V_i(t) \times \Delta t \quad (2)$$

式中, Δt 是时间间隔(本研究 t 为 1 s); 600 为视频分析的总时间(s)。

(3) 游泳速度同步性(S_v , 无单位)

S_v 评价个体游泳速度的同步性, 介于 0~1 之间。该数值越大, 表明鱼群中个体游泳速度的同步性就越高^[18]。

$$S_v = 1 - \left| \frac{v_i - v_j}{v_i + v_j} \right| \quad (3)$$

式中, S_v 为个体游泳速度同步性(无单位); v_i 和 v_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼的瞬时游泳速度。

(4) 个体间距离(IID, cm)

IID 表示鱼群中所有个体之间的平均距离(cm), 用于评价群体凝聚力。

$$IID(t) = \frac{1}{n} \sum_{i \neq j}^n \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (4)$$

式中, IID 为个体间距离(cm); x_i 和 x_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的横坐标值; y_i 和 y_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的纵坐标值; $n = 6$ 。

(5) 最近邻距离(NND, cm)

NND 表示鱼群中某一个体与其他所有个体距离中的最小距离(cm), 用于衡量群体凝聚力。

$$NND_i(t) = \min_{i \neq j} \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (5)$$

式中, NND 为最近邻距离(cm); x_i 和 x_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的横坐标值; x_i 和 x_j 为鱼群中第 i 、 j 鱼在 t 时刻的纵坐标值。

(6) 群体中心 (G_x, G_y)

$$G_x(t) = \frac{x_1(t) + x_2(t) + x_3(t) + x_4(t)}{6}$$

$$G_y(t) = \frac{y_1(t) + y_2(t) + y_3(t) + y_4(t)}{6} \quad (6)$$

式中, G_x 为群体中心的横坐标值, $x_1(t)$ 、 $x_2(t)$ 、 $x_3(t)$ 、 $x_4(t)$ 分别为 6 尾鱼在 t 时刻的横坐标值; G_y 为群体中心的纵坐标值, $y_1(t)$ 、 $y_2(t)$ 、 $y_3(t)$ 、 $y_4(t)$ 分别为 6 尾鱼在 t 时刻的纵坐标值。

(7) 群体运动速度 (G_c , cm/s)

$$G_c(t) = \frac{\sqrt{[G_x(t) - G_x(t-1)]^2 + [G_y(t) - G_y(t-1)]^2}}{\Delta t} \quad (7)$$

式中, G_c 为群体游泳速度 (cm/s); $G_x(t)$ 和 $G_x(t-1)$ 分别为群体中心在 t 、 $t-1$ 时刻的横坐标值; $G_y(t)$ 和 $G_y(t-1)$ 分别为群体中心在 t 、 $t-1$ 时刻的纵坐标值; Δt 为两个坐标点的时间间隔 (1 s)。

(8) 群体运动时间比 (PTM, %)

$$PTM_C = \frac{T_{\text{moving}}}{T_{\text{total}}} \times 100 \quad (8)$$

式中, T_{moving} 表示鱼群处于运动状态 ($V_c \geq 1.75$ cm/s) 的总时间; T_{total} 表示观察鱼群的总时间 (600 s)。

(9) 群体极性 (polarization, P)

极性表示鱼群个体排列的整齐程度, 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; 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^[12,19]。

$$P(t) = \frac{1}{n} \left| \sum_{i \neq j}^n v_i(t) \right| \quad (9)$$

式中, $v_i(t)$ 为单尾鱼 i 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, $n=6$ 。

1.5 数据统计与分析

ImageJ 软件所获得的数据经 Excel2010 软件进行计算后, 再用 SPSS26.0 对 Excel 中的坐标数据进行统计分析。采用双因素方差分析考察垂钓胁迫和测定时间对个体特征参数 (个体游泳速度、个体移动总距离等) 以及群体特征参数 (个体游泳速度同步性、个体间距离、最近邻距离、群体运动速度、群体运动时间百分比、群体极性等) 的影响, 若组间 (或内) 存在显著差异, 则采用独立样本 T 检验比较组间或组内差异。采用 Pearson 相关分析考察最近邻距离与极性之间的相关性。所有实验数据以平均值 $\pm$ 标准误 ($\bar{x} \pm \text{SE}$) 表示, 显著性水平为 0.05。

2 结果与分析

2.1 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃个体行为和个体游泳速度同步性的影响

垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃幼鱼的个体游泳速度 (cm/s)、个体移动总路程 (cm) 和个体游泳速度同步性均有影响 (图 1A, 图 1B, 表 1), 在

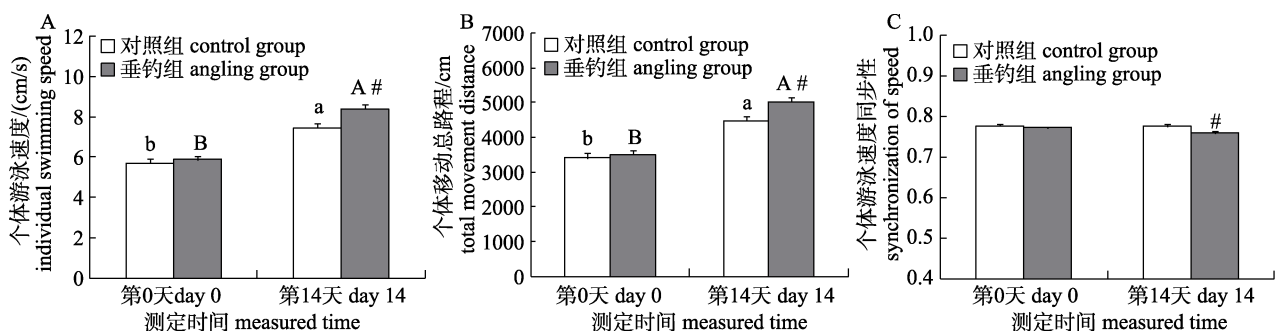


图 1 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃幼鱼个体行为和个体游泳速度同步性的影响

图中小写字母 (a, b) 表示对照组在第 0 天的数据与第 14 天之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 大写字母 (A, B) 表示垂钓组在第 0 天的数据与第 14 天之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 而 # 表示在同一测定时间下对照组的数据与垂钓组之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。

Fig. 1 Effects of angling stress and measured time on individual behaviour of juvenile Qingbo

lowercase letters (a, b) indicate that there are significant differences between day 0 and day 14 in the control group ($P < 0.05$), and capital letters (A, B) indicate that there are significant differences between day 0 and day 14 in the angling group ($P < 0.05$), while # indicates that there are significant differences between the control group and the angling group at the same measured time ($P < 0.05$).

表 1 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃个体和群体行为影响的双因素方差分析结果
Tab. 1 Statistical results for the effects of angling stress and measurement time on individual and collective behaviour of Qingbo based on two-way analysis of variance

实验参数 experimental parameter	垂钓胁迫 angling stress	测定时间 measurement time	交互作用 interaction
个体游泳速度/(cm/s) individual swimming speed	$F_{1,71} = 5.850, P = 0.018$	$F_{1,71} = 88.561, P < 0.001$	$F_{1,71} = 2.671, P = 0.107$
个体移动总距离/cm total movement distance	$F_{1,71} = 5.756, P = 0.019$	$F_{1,71} = 89.904, P < 0.001$	$F_{1,71} = 2.724, P = 0.103$
个体游泳速度同步性 synchronization of speed	$F_{1,71} = 5.396, P = 0.023$	$F_{1,71} = 2.589, P = 0.112$	$F_{1,71} = 1.498, P = 0.225$
个体间距离/cm inter-individual distance	$F_{1,71} = 7.767, P = 0.007$	$F_{1,71} = 56.803, P < 0.001$	$F_{1,71} = 18.311, P < 0.001$
最近邻距离/cm nearest neighbor distance	$F_{1,71} = 11.591, P = 0.001$	$F_{1,71} = 77.511, P < 0.001$	$F_{1,71} = 23.413, P < 0.001$
群体运动速度/(cm/s) group speed	$F_{1,71} = 0.916, P = 0.342$	$F_{1,71} = 25.204, P < 0.001$	$F_{1,71} = 0.211, P = 0.647$
群体运动时间比/% group percent time on moving	$F_{1,71} = 0.329, P = 0.568$	$F_{1,71} = 18.705, P < 0.001$	$F_{1,71} = 0.211, P = 0.647$
群体极性 group polarization	$F_{1,71} = 3.146, P = 0.081$	$F_{1,71} = 7.728, P = 0.007$	$F_{1,71} = 0.015, P = 0.902$

个体游泳速度同步性方面, 垂钓组呈下降的趋势(图 1C)。垂钓处理前, 对照组的个体游泳速度和个体移动总路程与垂钓组无差异(图 1A, 图 1B)。然而, 与垂钓处理前相比, 两个处理组的个体游泳速度和个体移动总路程均明显增加。同时, 在垂钓处理后, 垂钓组的个体游泳速度和个体游泳总路程明显大于对照组(图 1A, 图 1B, $P < 0.05$)。另外, 处理前对照组的游泳速度同步性与垂钓组并无差异(图 1C), 而在垂钓处理前后, 垂钓组的个体游泳速度同步性明显低于对照组(图 1C, $P < 0.05$)。

2.2 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃凝聚力的影响

垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃幼鱼的个体间距离和最近邻距离均产生影响, 且使得两者

均呈现增加的趋势(图 2, 表 1)。垂钓处理前, 垂钓组的个体间距离和最近邻距离与对照组无差异, 但在垂钓胁迫后, 垂钓组的个体间距离和最近邻距离均明显大于对照组(图 2, $P < 0.05$)。

2.3 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃群体运动速度、群体运动时间百分比及群体极性的影响

垂钓处理前, 两处理组鱼的群体运动速度和群体运动时间百分比无显著差异(图 3A, 图 3B, 表 1), 但在垂钓处理后, 两处理组的群体运动速度和群体运动时间百分比均明显提高。然而, 垂钓组在此时的群体运动速度和群体运动时间百分比与对照组仍无差异。此外, 两处理组鱼在垂钓处理前的群体极性方面无差异, 便在垂钓处理前后, 对照组的群体极性维持不变, 而垂钓组的群体极性却下降, 导致垂钓组的群体极性低于对照

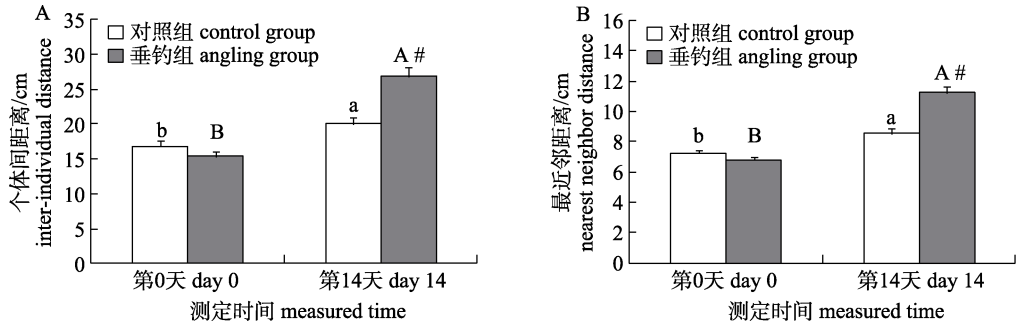


图 2 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃幼鱼个体间距离及最近邻距离的影响

图中小写字母(a, b)表示对照组在第 0 天的数据与第 14 天之间存在显著差异($P < 0.05$), 大写字母(A, B)表示垂钓组在第 0 天的数据与第 14 天之间存在显著差异($P < 0.05$), 而#表示在同一测定时间下对照组的数据与垂钓组之间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of angling stress and measured time on inter-individual distance and nearest neighbor distance of juvenile Qingbo. Small letters (a, b) indicate that there are significant differences between day 0 and day 14 in the control group ($P < 0.05$), and capital letters (A, B) indicate that there are significant differences between day 0 and day 14 in the angling group ($P < 0.05$), while # indicates that there are significant differences between the control group and the angling group at the same measured time ($P < 0.05$).

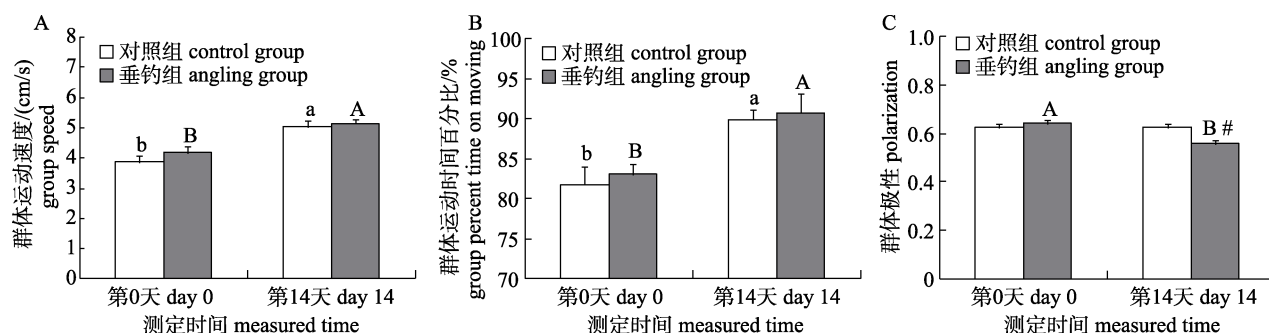


图 3 垂钓胁迫和测定时间对中华倒刺鲃幼鱼群体运动速度、群体运动时间百分比及群体极性的影响

图中小写字母(a, b)表示对照组在第 0 天的数据与第 14 天之间存在显著差异($P < 0.05$), 大写字母(A, B)表示垂钓组在第 0 天的数据与第 14 天之间存在显著差异($P < 0.05$), 而#表示同一时间下对照组的数据与垂钓组之间存在显著差异($P < 0.05$).

Fig. 3 Effects of angling stress and measured time on group speed, group percent time on moving, and group polarization of juvenile Qingbo. Small letters (a, b) indicate that there are significant differences between day 0 and day 14 in the control group ($P < 0.05$), and capital letters (A, B) indicate that there are significant differences between day 0 and day 14 in the angling group ($P < 0.05$), while # indicates that there are significant differences between the control group and the angling group at the same measured time ($P < 0.05$).

组(图 3C, 表 1, $P < 0.05$).

2.4 垂钓处理前后中华倒刺鲃最近邻距离与极性的相关性

垂钓处理前, 两处理组鱼的最近邻距离与极性均呈负相关性(图 4A, 图 4B, $P < 0.05$). 而在垂钓处理后, 两处理组的最近邻距离与极性仍均呈负相关性, 并且相关强度明显强于垂钓处理前(图 4C, 图 4D, $P < 0.05$).

3 讨论

个体代谢水平较高的鱼类个体, 其有氧游泳能力越强, 能保证较高的能量输出, 满足高强度运动的需要, 运动适应性较强^[20], 如鲫(*Carassius auratus*)的标准代谢率与静止代谢率、游泳速度和移动距离均呈正相关, 表明自发运动及其运动过程中的行为特征不仅在个体间存在显著性差异,

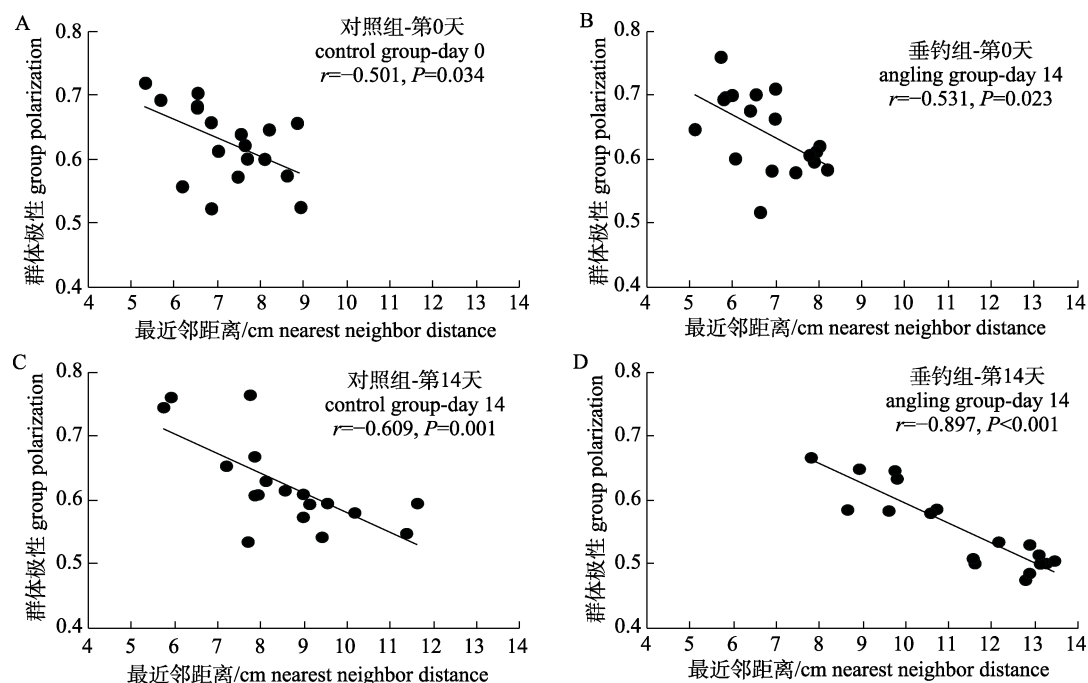


图 4 不同测定时间下中华倒刺鲃最近邻距离与群体极性的相关性

Fig. 4 The relationships between nearest neighbor distance and group polarization of juvenile Qingbo at different measured times

并且与个体的维持代谢水平有关^[21]。本研究发现, 垂钓胁迫导致鱼个体游泳运动速度和个体移动总距离均增加, 推测垂钓胁迫可能导致鱼的维持代谢水平增加。在垂钓过程中, 鱼类为摆脱鱼钩而激烈挣扎, 伴随着空气暴露等过程, 常导致鱼体出现大量能量消耗^[22]。前期研究显示不同垂钓强度组的鲫幼鱼均呈现负生长现象, 显示被垂钓鱼群中鱼类个体的日常能量消耗可能大于非垂钓鱼群^[15]。研究发现, 中华倒刺鲃有较高的刺激反应敏锐性和行为决策协调一致性^[23], 即显示中华倒刺鲃更容易对外界刺激做出快速反应。被垂钓的鱼类个体表现出更明显的生理应激反应^[24], 其警惕性更高, 更容易对于陌生环境做出应激反应, 也更容易对外界水体刺激(如其他鱼个体游泳造成的水体波动)做出应激反应, 表现在个体游泳速度增加等方面。此外, 作者还发现, 处理后垂钓组的鱼跳出水面的次数明显变多, 而这也是鱼出现应激的表现之一; 同时鱼跳出水面造成的水体波动和声音等对鱼群中的其他个体来说也是一种刺激, 也可能导致个体游泳运动速度加快。

开放水域环境的中华倒刺鲃群体呈现出较强的群体行为协调性和凝聚力, 但环境复杂性的提高(如食物或隐蔽场所的出现)降低了该种鱼群的协调性和凝聚力^[16]。此外, 相比较于开放水域环境, 大颏细锯脂鲤(*Pristella maxillaris*)^[25]和三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)^[18]在食物环境中的鱼群个体间距离更大, 鱼群结构更为松散。上述研究表明环境的复杂性影响鱼类群体的协调性和凝聚力。本研究发现, 处理前后所采用测试环境均为开放水域(无食物和隐蔽物环境), 但是在垂钓处理后(即经历了垂钓胁迫)鱼群的个体间距离和最近邻距离均明显变大, 鱼群的凝聚力出现降低, 鱼群结构较为松散, 表明鱼群的前期经历(如本研究的垂钓胁迫)也会降低其凝聚力, 具有类似环境复杂性增加的影响特征。对于这种由前期经历导致鱼群的凝聚力下降的可能原因包括以下两个方面: 一是鱼群的能量消耗随着个体间距离的增加而明显增强^[19], 可能提高鱼群中大部分个体的食欲。因此, 鱼群中的某些个体可能在食欲的驱动下向群体外围游动, 以寻找食物而满足机体较高

的能量需求。二是这些个体还通过提高游泳速度的策略以降低遭遇外部水域风险的概率。然而, 当鱼群中的个体游泳速度较高时, 为了避免个体间的碰撞, 个体间距离也会相应增大^[26], 最后导致鱼群的凝聚力出现下降。

本研究发现, 中华倒刺鲃的群体运动速度随着个体游泳运动速度的提高而相应提高, 这与前期研究结果相似^[16-17]。群体行为的涌现是基于群内的个体行为及个体间的相互作用, 某些个体行为的调整必然影响其邻近个体, 这种信息可较快扩散于整个鱼群, 导致群体行为做出相应的变化^[2], 这就是中华倒刺鲃的个体运动速度增加导致其群体运动速度相应增加的重要原因。本研究还发现, 虽然群体运动速度及其运动时间百分比不受垂钓胁迫的影响, 但对照组和垂钓组在第二次测定的这两个参数值均高于第一次测定; 此外, 其他数据指标(如个体运动速度及运动总距离等)也出现上述测定时间的参数值差异现象, 由此推测实验中可能存在其他潜在因素造成这种表型增加的趋势。研究发现, 过强的光照强度会导致团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)出现一定的应激反应^[27]。垂钓胁迫期间, 本研究的两个处理组的实验鱼均在垂钓桶中(带孔的桶盖防止鱼蹦出)处于较低光照强度的环境条件, 在测定时开放水域较强的光照可能导致鱼群出现应激, 导致个体游泳速度、群体游泳速度等增强, 以逃离这种较亮的水域环境。此外, 还有可能是因为在第二次测定时, 鱼群较第一次测定对设备环境更加熟悉而产生一定程度的习惯化(habituation), 呈现出个体和群体游泳速度增加的变化特征。

本研究发现, 垂钓胁迫导致中华倒刺鲃鱼群的群体极性和个体游泳速度同步性下降, 说明鱼群的排列更不整齐, 暗示垂钓胁迫导致中华倒刺鲃鱼群协调性出现降低。研究表明, 较强的好斗性可能是导致美新亮丽鲷(*Neolamprologus pulcher*)群体协调性降低的重要原因^[28], 并且高的食物丰度可降低虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的好斗性^[29]。本研究在每天垂钓胁迫过程中无投喂任何饵料, 仅有装有鱼钩的人工诱饵, 故推测中华倒刺鲃因食物资源的相对匮乏而增强个体的好斗性,

导致其群体的调协性出现下降。由于鱼群反应的一致性部分体现在个体间信息交流是否顺畅^[30],当个体间距离增大时,这种个体间信息交流可能会受到影响,即个体间交流被阻碍,信息传递较慢,从而出现协调性降低的现象。另有研究发现,大个体中华倒刺鲃处于领头鱼位置的概率高于小个体^[23],即鱼群中较大的个体更容易成为群体的领导者,占据领头位置^[31],而且中华倒刺鲃更倾向于低游泳速度个体提高自身游泳速度以保持群体一致性^[23]。同时,大个体具有更强的易钓性^[32-33],当垂钓胁迫导致这些高易钓性个体游泳速度明显增加时,小个体鱼可能会出现跟不上的现象,也会导致群体的协调性降低。此外,由于混淆效应^[34],即捕食者很难在群体中发现并选择一个单独的猎物^[35],而这种环境并不一定需要鱼群具有完全协调的统一行为^[36],即在一定程度上鱼群协调性的降低并不会降低鱼群中个体的被捕获率。

本研究发现,垂钓胁迫导致群体极性降低,而最近邻距离增加。经过相关性分析可见,垂钓处理前后,两处理组中华倒刺鲃的群体极性与最近邻距离均呈负相关。因此,评价群体的凝聚力与协调性时,二者的评价方向并不统一,即极性的降低表明协调性出现降低,而最近邻距离的增加表明凝聚力的下降。虽然极性与最近邻距离的负相关不受垂钓胁迫的影响,但垂钓胁迫明显加强的二者之间的相关程度(由 $P<0.05$ 增强到 $P<0.001$)。研究表明,在某些特定环境(如新异环境)中,个体更依赖于从群体其他成员那里收集社会信息而非依赖于其自身^[37]。因为当遭遇捕食者时,群体生活可能会减少个体被捕食者攻击的风险,降低捕食者追踪和成功攻击个体的能力,并存在个体通过使用鱼群传播的风险信息躲避捕食者的情况^[38-40]。由于垂钓胁迫带给鱼群的类似捕食风险刺激,鱼群在新的环境中更依赖于群体信息,可能导致鱼群更依赖于个体间的信息交流来维持群体的协调性,潜在增强了鱼群的凝聚力与群体极性的负相关强度。

综上所述,本研究发现,在个体行为方面,垂钓胁迫会导致中华倒刺鲃幼鱼的个体游泳速度增加,个体移动总距离增加,表明该种鱼在垂钓

胁迫后的活跃性增加,可能伴随着更高的警觉性;在集群方面,垂钓胁迫导致中华倒刺鲃鱼群的凝聚力(如最近邻距离)和协调性降低(如个体游泳速度同步性和群体极性),可能对于群体结构及其功能的发挥产生影响。垂钓胁迫对鱼类个体的生理与行为及其种群动态产生较多影响,未来研究不仅仍需关注鱼类个体生理行为在面对环境变化时的可塑性,还需考察野外条件下鱼类集群行为对人为活动的响应特征,具有重要的理论价值和实践保护意义。

参考文献:

- [1] Shaw E. Schooling fishes[J]. American Scientist, 1978, 66(2): 166-175.
- [2] Herbert-Read J E, Krause S, Morrell L J, et al. The role of individuality in collective group movement[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 280(1752): 20122564.
- [3] 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. [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.]
- [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] Conradt L, Roper T J. Consensus decision making in animals[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(8): 449-456.
- [6] Krause J, Ruxton G D, Krause S. Swarm intelligence in animals and humans[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2010, 25(1): 28-34.
- [7] Philipp D P, Cooke S J, Claussen J E, et al. Selection for vulnerability to angling in largemouth bass[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2009, 138(1): 189-199.
- [8] Arlinghaus R, Cooke S J, Lyman J, et al. Understanding the complexity of catch-and-release in recreational fishing: An integrative synthesis of global knowledge from historical, ethical, social, and biological perspectives[J]. Reviews in Fisheries Science, 2007, 15(1-2): 75-167.
- [9] Biro P A, Post J R. Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(8): 2919-2922.

- [10] Biro P A, Stamps J A. Are animal personality traits linked to life-history productivity?[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23(7): 361-368.
- [11] Walsh M R, Munch S B, Chiba S, et al. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: Impediments to population recovery[J]. Ecology Letters, 2006, 9(2): 142-148.
- [12] Garrett G P. Behavioral modification of angling vulnerability in largemouth bass through selective breeding[M]//Black Bass: Ecology, Conservation, and Management. American Fisheries Society, 2002: 387-392.
- [13] Claireaux M, Jørgensen C, Enberg K. Evolutionary effects of fishing gear on foraging behavior and life-history traits[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(22): 10711-10721.
- [14] Hjelm J, Persson L. Size-dependent attack rate and handling capacity: Inter-cohort competition in a zooplanktivorous fish[J]. Oikos, 2001, 95(3): 520-532.
- [15] Chen H, He Y, Liu X L, et al. Effect of angling intensity on the vulnerability to angling and growth of juvenile crucian carp[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45(5): 1145-1153. [陈欢, 何衍, 刘小玲, 等. 垂钓强度对鲫幼鱼易钓性和生长的影响[J]. 水生生物学报, 2021, 45(5): 1145-1153.]
- [16] 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. [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.]
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] Marras S, Killen S S, Lindström J, et al. Fish swimming in schools save energy regardless of their spatial position[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2015, 69(2): 219-226.
- [20] Xia D Y. The relationship between metabolic characteristics and swimming performance, hypoxia tolerance and growth performance in common carp[D]. Chongqing: Southwest University, 2020. [夏丹阳. 鲤的代谢特征与游泳能力、低氧耐受及生长性能的关联[D]. 重庆: 西南大学, 2020.]
- [21] Tang G W. The relationship between temperature, inter-species variation in standard metabolic rate and excess post-exhaustive exercise oxygen consumption, routine metabolic rate, spontaneous swimming in juvenile *Carassius carassius*[D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2014. [唐国伟. 温度与个体标准代谢对鲫鱼运动后过量耗氧、常规代谢及自发运动的影响[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2014.]
- [22] Milligan C L. Metabolic recovery from exhaustive exercise in rainbow trout[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 1996, 113(1): 51-60.
- [23] 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. [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.]
- [24] Anderson W G, Booth R, Beddow T A, et al. Remote monitoring of heart rate as a measure of recovery in angled Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.)[J]. Hydrobiologia, 1998, 371-372: 233-240.
- [25] Schaerf T M, Dillingham P W, Ward A J W. The effects of external cues on individual and collective behavior of shoaling fish[J]. Science Advances, 2017, 3(6): e1603201.
- [26] 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 of the United States of America, 2011, 108(46): 18720-18725.
- [27] Tian H Y. Effect of light management and feeding strategy on food intake, growth performance and innate immunity function of blunt snout bream[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018. [田红艳. 光照与投喂策略对团头鲂幼鱼摄食、生长及免疫的影响研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2018.]
- [28] Hess S, Fischer S, Taborsky B. Territorial aggression reduces vigilance but increases aggression towards predators in a cooperatively breeding fish[J]. Animal Behaviour, 2016, 113: 229-235.
- [29] Toobaie A, Grant J W A. Effect of food abundance on aggressiveness and territory size of juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. Animal Behaviour, 2013, 85(1): 241-246.
- [30] Brown C, Laland K N. Social learning of a novel avoidance task in the guppy: Conformity and social release[J]. Animal Behaviour, 2002, 64(1): 41-47.
- [31] 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.
- [32] Vainikka A, Tammela I, Hyvärinen P. Does boldness explain vulnerability to angling in Eurasian perch *Perca fluviatilis*?[J]. Current Zoology, 2016, 62(2): 109-115.
- [33] Redpath T D, Cooke S J, Suski C D, et al. The metabolic and biochemical basis of vulnerability to recreational angling af-

- ter three generations of angling-induced selection in a teleost fish[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2010, 67(12): 1983-1992.
- [34] Krakauer D C. Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: A connectionist model of the confusion effect[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1995, 36(6): 421-429.
- [35] Landeau L, Terborgh J. Oddity and the 'confusion effect' in predation[J]. Animal Behaviour, 1986, 34(5): 1372-1380.
- [36] Ruxton G D, Jackson A L, Tosh C R. Confusion of predators does not rely on specialist coordinated behavior[J]. Behavioral Ecology, 2007, 18(3): 590-596.
- [37] Ward A J W, Herbert-Read J E, Sumpter D J T, et al. Fast and accurate decisions through collective vigilance in fish shoals[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(6): 2312-2315.
- [38] Handegard N O, Boswell K M, Ioannou C C, et al. The dynamics of coordinated group hunting and collective information transfer among schooling prey[J]. Current Biology, 2012, 22(13): 1213-1217.
- [39] Milinski M. Experiments on the selection by predators against spatial oddity of their prey[J]. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1977, 43(3): 311-325.
- [40] Turner G F, Pitcher T J. Attack abatement: A model for group protection by combined avoidance and dilution[J]. The American Naturalist, 1986, 128(2): 228-240.

Effect of angling stress on the collective behavior of juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*)

ZENG Lingqing, LIU Xiaoling, HE Yan, CHEN Huan

Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Group living is a widespread social phenomenon in animals (e.g., insect swarms, fish shoals, bird flocks, and mammal herds), and their collective behavior is affected by various environmental factors. Intensive human activities, such as angling, have different effects on the group structure and function of the targeted fish shoals. To investigate the effects of angling stress on the collective behavior of cyprinid fish, healthy juvenile Qingbo (*Spinibarbus sinensis*) with similar body mass were selected as the experimental fish. Our study included two angling treatments (control and angling stress), with each treatment being performed on 18 fish shoals comprising six observers. The collective behavior of shoals subjected to the two treatments in an open water environment was initially videotaped for 15 min before the angling stress (day 0) and again after 14 days of angling stress. The fish in the angling stress group were fished daily for 14 days, whereas those in the control group were not subjected to angling stress. Our results revealed that angling stress can increase the swimming speed of Qingbo individuals and their total individual movement distance; however, it reduced the synchronization of speed. Additionally, angling stress was found to increase both the inter-individual distance and nearest neighbor distance of Qingbo. However, it had no significant effect on the group speed or percentage of time spent on movement in this fish species. Therefore, angling stress could lead to a decline in the group polarization of Qingbo. Furthermore, we detected a negative correlation between the nearest-neighbor distance and group polarization of Qingbo, and the intensity of this correlation was enhanced by angling stress. Our findings suggest that angling stress can reduce the coordination and cohesion of Qingbo shoals, which may have negative effects on information exchange and transmission during group movement. Moreover, in this fish species, the strength of the trade-off between group cohesion and coordination could be enhanced under angling stress.

Key words: *Spinibarbus sinensis*; angling; collective behaviour; nearest neighbor distance; group polarization; synchronization of speed

Corresponding author: ZENG Lingqing. E-mail: lingqingzeng@cqnu.edu.cn