

DOI: 10.12264/JFSC2022-0157

生态情境及其测定次序对镜鲤幼鱼群体行为的影响

曹冰, 罗桢, 曾令清

重庆师范大学生命科学学院, 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: 鱼类个体因为社会原因而聚集的现象称为鱼类群体行为, 受到多种因素的影响。为考察生态情境及其测定次序对镜鲤(*Cyprinus carpio* var. *specularis*)幼鱼群体行为的影响, 本研究以喜集群的镜鲤幼鱼为研究对象, 将大小相近且健康的实验鱼随机分成固定组和随机组, 将每个处理组的鱼群放在不同的生态情境(开放水域环境、食物环境和食物+避难所环境)条件下拍摄实验鱼的群体行为, 并且采用抽签的方式确定随机组的拍摄顺序以模拟生态情境转变。结果发现: (1) 生态情境复杂性的增加和测定次序的改变降低了个体游泳速度及其同步性。(2) 生态情境复杂性的增加会增大最近邻距离和个体间距离, 然而测定次序的改变降低了非开放水域环境(食物环境和食物+避难所环境)的最近邻距离。(3) 生态情境复杂性的增加降低了开放水域环境和食物+避难所环境的群体游泳速度和群体运动时间比。(4) 镜鲤的个体间距离和群体极性呈负相关, 而随机顺序增强了其在开放水域环境和食物+避难所环境中的负相关程度。结果表明, 生态情境复杂度越高, 其群体凝聚力和协调性越低; 而随机顺序增强了镜鲤幼鱼的凝聚力和其在非开放水域环境的协调性, 降低了镜鲤幼鱼群体在开放水域的协调性, 从而显示了该鱼显著的集群行为, 对群体运动中个体成员的信息交流有着积极的影响。

关键词: 镜鲤; 生态情境; 测定次序; 群体行为; 凝聚力; 协调性

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)12-1759-09

大量动物成群结队的活动是自然界中普遍的现象之一, 动物个体的行为相对简单, 而集群的动物能表现出更为复杂的行为。集群行为是个体由于社会因素而自发产生个体聚集的现象, 广泛存在于整个动物界中。鱼类集群行为是鱼类行为学研究的重要内容之一, 自然界有超过 50% 的鱼类种类在整个生活史或生活史特定时期表现出集群行为^[1]。研究发现集群生活的个体在躲避敌害、觅食、寻找配偶等方面有益^[2], 但是可能会造成食物资源竞争的现象, 从而加剧种内竞争^[3], 此外集群生活会增加个体感染寄生虫的概率^[4]。目前研究主要是关注个体行为及其交互作用如何影响鱼类的群体特征, 相关参数主要为群体的凝聚力(cohesion)和协调性(coordination)。其中凝聚力主要通过群体的最近邻

距离(nearest neighbor distance, NND)来衡量^[4], 协调性主要是通过不同个体的游泳速度同步性和鱼群排列的极性(polarity)等来衡量^[5]。

栖息环境条件的不断改变是鱼类表型进化的重要驱动力之一^[6]。鱼类的栖息环境多种多样且复杂多变, 同时会随着气候变化和季节更替而随之改变。鱼类受到自然环境变化的影响, 从而进化出各种生存策略。例如, 有避难所的保护会降低鱼类个体被捕食的风险和日常能量消耗^[7]。然而当群体遇到食物资源、避难所或捕食者追捕时, 群体的结构也会发生改变。研究表明, 在有避难所的环境中三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)群体的凝聚力和协调性显著提高^[8]。鱼类个体间相互独立但又通过社交信息共同决定群体决策, 因此群

收稿日期: 2022-04-21; **修订日期:** 2022-07-08.

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: 曹冰(1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向为鱼类生理生态与行为学. E-mail: 1242946027@qq.com

通信作者: 曾令清, 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

体行为特征会通过个体行为特征表现出来^[9]。目前,大多数群体行为的研究都主要关注单一环境类型下群体行为的表现^[10],缺乏对多种环境类型下群体行为的比较研究。鱼群面对不同的环境会产生自发探索新异环境的行为,在以往的研究中,测试鱼群依次经历开放水域环境、食物环境和食物+避难所环境,这种测试顺序的基本原理是,在测试鱼群熟悉的开放环境中逐步添加新物体(即先添加食物,然后添加隐蔽场所),以避免出现当新物体离开后鱼群去寻找它们的现象。在上述研究中发现,群体在开放水域环境的凝聚力显著高于在有食物的环境,且鱼群在找到食物后其凝聚力较之前会提高^[10]。在这些研究中对环境类型的测定都是有一个固定的顺序,即从简单的开放环境到更加复杂的环境,然而关于改变生态情境的测定次序(固定 vs 随机)对鱼类集群行为的影响迄今未见报道,相关研究工作具有重要的理论价值和实践意义。

镜鲤(*Cyprinus carpio* var. *specularis*)是一种底栖性的鲤科鱼类,本研究采用的是我国从德国引进后经黑龙江水产研究所选育而养殖的德国镜鲤,其分布广泛且在自然界中存在集群现象。因此本研究选取镜鲤幼鱼作为研究对象,考察生态情境类型(开放水域环境、食物环境、食物+避难所环境)及其测定次序对该种鱼群个体空间位置和群体行为的影响,探讨不同生态情境下镜鲤幼鱼的测定次序与群体行为的关系,为鱼类行为生态学研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验鱼及其驯化

实验所用的镜鲤购于重庆市合川区当地鱼类水产养殖场,运回后在实验室两个循环控温水槽中驯化 1 个月。在每个水槽底部放置一定数量的绿色塑料水草和砾石,以模拟隐蔽场所并提高驯化水槽环境的富集度。驯化期间,前半个月每天 9:00 用商业饲料对鱼饱足投喂 1 次。后半个月为提高镜鲤对红线虫的适口性,每天 9:00 用红线虫对鱼饱足投喂 1 次。为减少水体充氧对鱼群摄食的影响,在每次饵料投喂前 5 min,关闭循环水槽

的水泵和充氧泵以待水面恢复平静,在投喂 30 min 后,用虹吸管清除养殖水槽中的残饵、残渣和粪便,以较好地维持驯化水体环境。驯化用水为曝气 3 d 的去氯自来水,日换水量约为总水量的 10%。溶氧水平维持在 7.0 mg/L 以上,水温控制在 (26.3 ± 0.2) °C,光周期设定为 14L:10D。

1.2 实验设计

驯化结束后,挑选大小相近且机体健康的 168 尾镜鲤[体重 (8.75 ± 0.2) g,体长 (6.42 ± 0.05) cm]幼鱼作为实验对象。本研究设定 3 种生态情境:(1) 无食物和避难所的开放水域环境;(2) 有食物、无避难所的食物环境;(3) 有食物和避难所(水草)的环境。此外,本研究设定 2 个测定次序的处理组,即(1) 固定组:在实验中,鱼群连续 5 d 依次经历开放水域环境(1 d)、食物环境(2 d)和食物+避难所环境(2 d);(2) 随机组:鱼群在 5 d 中随机经历开放水域环境(1 d)、食物环境(2 d)和食物+避难所环境(2 d),通过抽签的方式确定每个随机组的拍摄顺序。其中每个处理组由 14 个鱼群组成,每个鱼群包括 6 尾鱼。本研究将 6 尾鱼组成一个群体是因为在预实验中发现,由 6 尾鱼组成的鲤科鱼群可出现明显的集群行为。所有实验环境中的溶解氧、水温及光周期与驯化期间相同。

1.3 群体行为拍摄

本研究采用的群体行为拍摄装置为一个有机玻璃制成的圆形水槽(直径 80 cm,壁高 20 cm)。考虑该发育阶段镜鲤幼鱼的体高并尽量减少鱼群中不同个体在游泳时的垂直重叠概率,水槽的水深控制在 6 cm。水槽的底部和内壁贴上了白色无毒的纸,以增加鱼体颜色和水槽底部的颜色差异。在圆形水槽周围设置长 1.5 m、宽 1.5 m 和高 2.0 m 的方架子,架子上安装有 1.5 m 高的绿色窗帘,保持测试环境稳定并减少外部环境的潜在影响。将一台高清索尼摄像机(25 帧/秒)直接放置在圆形水槽中央上方,用于拍摄镜鲤在 3 种环境[开放水域环境、食物环境、食物+避难所(水草)环境]下的群体行为。3 个相同大小的九宫格食物盘(直径为 10 cm,高度为 1 cm)被均匀地放置在圆形水槽的底部边缘。在下一个鱼群实验之前,水槽内的水全部更换以消除上一个鱼群任何潜在的食物

信息素等。每个鱼群在 3 种环境下的测试全部结束后, 将该鱼群移至另一个水槽中暂养, 本研究所有的鱼群只使用 1 次。

固定组拍摄: 第 1 天, 每个鱼群从独立养殖单元被转移到位于圆形水槽中间的一个圆柱形桶(直径 12 cm)中适应 10 min。然后, 轻轻提起圆柱形桶并离开拍摄视野, 连续拍摄 20 min 鱼群的群体行为。第 2 天和第 3 天, 每天在食物环境中测试同一鱼群的群体行为。在圆柱形桶内的适应期间, 人工用镊子向每个食物盘中的九宫格共添加 6 只红线虫。适应 10 min 后, 取走适应桶, 再连续拍摄 15 min 鱼群的群体行为。第 4 天和第 5 天, 每天测定鱼群在食物+避难所(水草)环境中的群体行为。适应期间, 一个由 4 根 10 cm 高的绿色塑料水草做成的避难所被放置在圆形水槽的中心。待水面平静后, 同样将 6 只红线虫分别放入每个食物盘中。圆柱形桶取走后, 对鱼群的群体行为连续拍摄 15 min。

随机组拍摄: 随机模式是根据上述固定组 5 d 的实验内容按随机排序拍摄群体行为, 但以同一环境为一个组合, 即① 1 d 开放水域环境、② 2 d 的食物环境、③ 2 d 的食物+避难所(水草)环境各为一个组合。随机模式包括②→③→①($n=2$)、②→①→③($n=3$)、①→③→②($n=2$)、①→②→③($n=2$)、③→②→①($n=3$)、③→①→②($n=2$)。详细记录好单个鱼群的测试顺序。在一种测试环境结束后, 用虹吸管去除残留粪便和剩饵, 再换上充分曝气后的自来水至固定水位。为尽量减少实验操作等环境因素对鱼群的影响, 实验室内在录像过程中保持相对安静。所有的实验都在上午 9 点到下午 5 点之间进行, 以减少鱼的昼夜节律的影响。

1.4 实验参数及其计算

将本实验中拍摄的视频转换成 AVI 格式, 将 AVI 格式视频导入软件 IdTackerai 进行图像分析^[11], 获取每尾鱼在每帧运动轨迹的坐标点。然后进行自发游泳速度和空间位置特征的相关计算。为消除放置红线虫、水草和提桶动作对鱼群扰动的影响, 本研究仅分析每个视频第 5~15 min 的共 10 min 视频数据。通过坐标数据计算单尾鱼的个

体特征(如个体游泳速度、个体移动总距离)和群体特征(包括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、群体极性等群体行为参数)。上述实验参数的计算公式如下:

(1) 个体游泳速度(v , cm/s)

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

式中, v_i 表示实验鱼 i 个体游泳速度(cm/s); x_t 和 x_{t-1} 分别表示实验鱼 i 在 t 、 $t-1$ 时刻的横坐标; y_t 和 y_{t-1} 分别表示实验鱼 i 在 y 、 $y-1$ 时刻的纵坐标; d_t 为两个坐标点的时间间隔(1 s)。

(2) 个体移动总距离(TD, cm)是 10 min 内个体游泳的总距离。

(3) 个体游泳速度同步性(S_v , 无单位)

$$S_v = \left| \frac{v_i - v_j}{v_i + v_j} \right| \quad (2)$$

式中, S_v 为个体游泳速度同步性, 介于 0~1 之间; 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^[12]。

$$IID(t) = \frac{1}{n} \sum_{i \neq j}^n \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (3)$$

式中, IID 为个体间平均距离(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鱼群中所有个体距离的最小值(cm), 用于衡量群体凝聚力^[12]。

$$NND(t) = \min_{i \neq j} \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (4)$$

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; y_i 和 y_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)

$$G_x(t) = \frac{x_1(t) + x_2(t) + x_3(t) + x_4(t) + x_5(t) + x_6(t)}{6} \quad (5)$$

式中, G_x 为群体中心的横坐标值, $x_1(t)$ 、 $x_2(t)$ 、 $x_3(t)$ 、 $x_4(t)$ 、 $x_5(t)$ 、 $x_6(t)$ 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, $y_1(t)$ 、 $y_2(t)$ 、 $y_3(t)$ 、 $y_4(t)$ 、 $y_5(t)$ 、 $y_6(t)$ 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)

$$G_c(t) = \frac{\sqrt{[G_x(t) - G_x(t-1)]^2 + [G_y(t) - G_y(t-1)]^2}}{d_t} \quad (6)$$

式中, G_c 为群体运动速度; $G_x(t)$ 和 $G_x(t-1)$ 分别表示群体中心在 t 、 $t-1$ 时刻的横坐标值; $G_y(t)$ 和 $G_y(t-1)$ 分别表示群体中心在 t 、 $t-1$ 时刻的纵坐标值; d_t 表示两个坐标点的时间间隔(1s)。

(8) 群体运动时间比(PTM, %)

$$PTM_c = \frac{T_{\text{moving}}}{T_{\text{total}}} \times 100\% \quad (7)$$

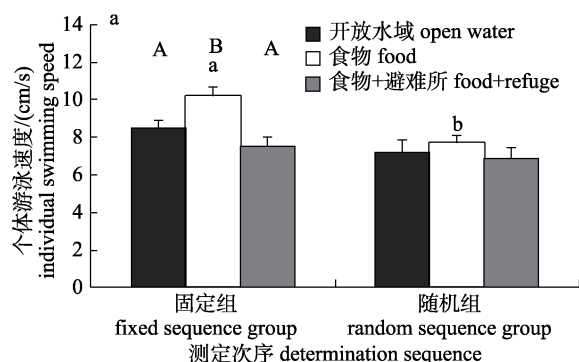
式中, T_{moving} 表示鱼群处于运动状态($G_c \geq 1.75$ cm/s)的总时间; T_{total} 表示观察鱼群的总时间(600 s)。

(9) 群体极性(polarization, P)

极性评价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朝向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]。

$$P(t) = \frac{1}{n} \left| \sum_{i \neq j}^n v_i(t) \right| \quad (8)$$

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

IdTackerai 软件得到的所有数据先用 Excel (2010) 进行计算并通过平均值制图, 然后用 SPSS(25.0)对 Excel 中的坐标数据进行分析。采用双因素方差分析的线性模型考察生态情境类型和测定次序对个体特征参数(个体游泳速度、个体移动总距离)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、群体运动时间比、群体极性等)的影响, 若组间(内)存在显著差异, 则采用独立样本 T 检验比较组间差异, 或采用单因素方差分析比较组内差异。采用 Pearson 相关分析考察群体极性与个体间距离之间的相关性。所有实验数据以“平均值±标准误差”($\bar{x} \pm SE$)表示, 显著性水平为 0.05。

2 结果与分析

2.1 生态情境和测定次序对镜鲤个体行为和个体游泳速度同步性的影响

生态情境与测定次序对镜鲤幼鱼的个体游泳速度及其同步性均有影响(图 1, 表 1)。固定组在食物环境下的个体游泳速度显著高于开放水域环境和食物+避难所环境(图 1a, $P < 0.05$), 但随机组无此现象。然而, 固定组在食物环境下的个体游泳速度显著高于随机组(图 1a, $P < 0.05$)。生态情境对固定组的个体游泳速度同步性无影响, 但随机

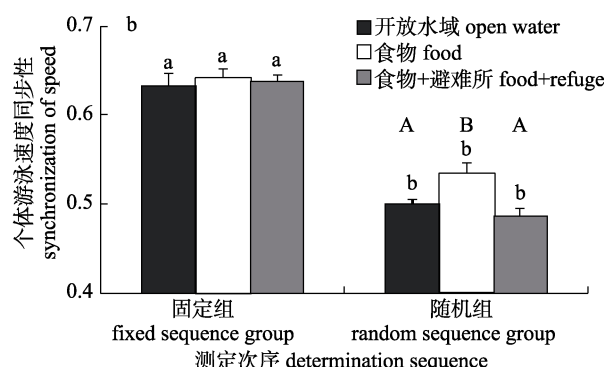


图 1 生态情境和测定次序对镜鲤个体游泳速度(a)及其同步性(b)的影响

图中不同小写字母表示固定组在 3 种生态情境中与随机组之间存在显著差异($P < 0.05$), 不同大写字母表示同一处理组内的 3 种生态情境之间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 1 Effect of ecological situation and determination sequence on individual swimming speed (a) and synchronization (b) of *Cyprinus carpio* var. *specularis*

Different lowercase letters indicate significant difference between the fixed group and the random group in the same ecological scenarios ($P < 0.05$), and different uppercase letters indicate significant difference between the three ecological situations in the same experimental group ($P < 0.05$).

表 1 生态情境和测定次序对镜鲤个体和群体行为影响的双因素方差分析结果

Tab. 1 Analysis results of two factor variance analysis of ecological situation and determination sequence on behavior of *Cyprinus carpio* var. *specularis* individuals and groups

实验参数 experimental parameter	组别 group	生态情境 ecological situation	交互作用 interaction
个体游泳速度/(cm/s) individual swimming speed	$F=14.055, P<0.001$	$F=8.424, P=0.011$	$F=2.659, P=0.075$
个体移动总距离/cm total movement distance	$F=8.479, P=0.004$	$F=10.903, P<0.001$	$F=1.906, P=0.154$
个体游泳速度同步性 synchronization of speed	$F=226.818, P<0.001$	$F=3.824, P=0.025$	$F=2.966, P=0.056$
个体间距离/cm inter-individual distance	$F=8.023, P=0.006$	$F=7.187, P=0.001$	$F=8.791, P<0.000$
最近邻距离/cm nearest neighbor distance	$F=52.632, P<0.001$	$F=10.903, P<0.001$	$F=5.053, P=0.008$
群体运动速度/(cm/s) group moving speed	$F=14.516, P<0.001$	$F=15.521, P<0.001$	$F=2.541, P=0.083$
群体极性 polarization of the group	$F=0.536, P=0.466$	$F=25.049, P<0.001$	$F=7.533, P=0.001$
群体运动时间比/% percentage time on moving of the group	$F=0.516, P=0.474$	$F=7.573, P=0.001$	$F=0.094, P=0.910$

组在食物环境下的个体游泳速度同步性显著高于开放环境和食物+避难所环境(图 1b, $P<0.05$)。此外, 固定组的个体游泳速度同步性整体上高于随机组。

2.2 生态情境和测定次序对镜鲤群体凝聚力的影响

生态情境和测定次序对镜鲤幼鱼的个体间距离和最近邻距离均产生影响(图 2, 表 1)。固定组

在开放水域环境的个体间距离显著低于食物环境和食物+避难所环境(图 2a, $P<0.05$), 而随机组无此现象。然而, 固定组的个体间距离显著高于随机组(图 2a, $P<0.05$)。固定组在开放水域环境的最近邻距离显著低于食物环境和食物+避难所环境, 但随机组没有影响。固定组在食物环境和食物+避难所环境的最近邻距离均显著高于随机组(图 2b, $P<0.05$)。

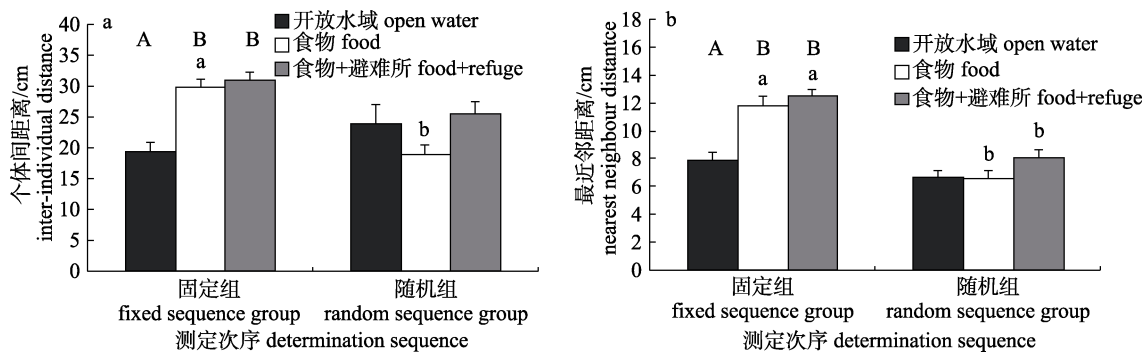


图 2 生态情境和测定次序对镜鲤个体间距离(a)和最近邻距离(b)的影响

Different lowercase letters indicate significant difference between the fixed group and the random group in the same ecological scenarios ($P<0.05$), and different uppercase letters indicate significant difference between the three ecological situations in the same experimental group ($P<0.05$).

Fig. 2 Effects of ecological situation and determination sequence on the inter-individual distance (a) and nearest neighbor distance (b) of *Cyprinus carpio* var. *specularis*

Different lowercase letters indicate significant difference between the fixed group and the random group in the same ecological scenarios ($P<0.05$), and different uppercase letters indicate significant difference between the three ecological situations in the same experimental group ($P<0.05$).

2.3 生态情境和测定次序对镜鲤群体运动速度、群体运动时间百分比和群体极性的影响

生态情境和测定次序对镜鲤群体运动速度、群体运动时间百分比和群体极性均产生影响(图 3, 表 1)。固定组在开放水域环境和食物环境的群体运动速度显著高于食物+避难所环境, 但随机组无此现象。此外, 固定组在开放水域环境和食物环境的群体运动速度显著高于随机组(图 3a, $P<0.05$)。固定组在开放水域环境和食物环境的群体运动时间百分比显著高于食物+避难所环境, 然而测定次序对随机组没有影响(图 3b, $P<0.05$)。固定组在开放水域环境的群体极性显著高于食物环

境和食物+避难所环境, 固定组在食物环境的群体极性显著高于食物+避难所环境。此外, 随机组在开放水域环境和食物环境的群体极性显著高于食物+避难所环境。然而固定组在食物环境的群体极性显著低于随机组(图 3c, $P<0.05$)。

2.4 两种处理组在不同生态情境下镜鲤的群体极性与个体间距离的相关性

固定组的 3 种生态情境下, 镜鲤的群体极性与个体间距离均呈现负相关。而随机组在 3 种生态情境下, 镜鲤的群体极性与个体间距离仍均呈现负相关, 且开放水域环境和食物+避难所环境的相关程度显著强于固定组(表 2, $P<0.05$)。

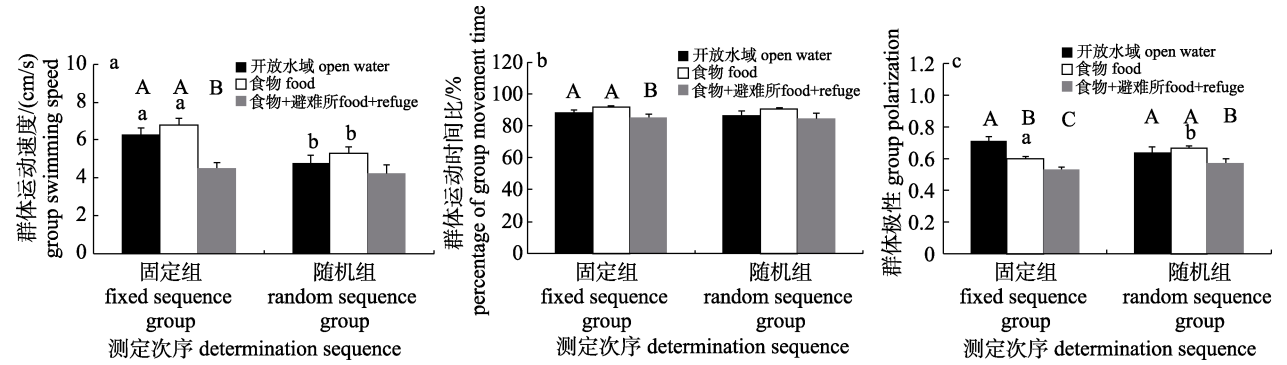


图 3 生态情境和测定次序对镜鲤群体运动速度(a)、群体运动时间百分比(b)和群体极性(c)的影响
不同小写字母表示固定组在 3 种生态情境中与随机组之间存在显著差异($P<0.05$), 不同大写字母表示同一处理组内的 3 种生态情境之间存在显著差异($P<0.05$)。

Fig. 3 Effects of ecological situation and determination sequence on group swimming speed (a), percentage of group movement time (b) and group polarity (c) of *Cyprinus carpio* var. *specularis* population
Different lowercase letters indicate significant difference between the fixed group and the random group in the same ecological scenarios ($P<0.05$), and different uppercase letters indicate significant difference between the three ecological situations in the same experimental group ($P<0.05$).

表 2 两种处理组在不同生态情境下镜鲤的群体极性与个体间距离的相关性

Tab. 2 Correlation between the population polarity of the two *Cyprinus carpio* var. *specularis* treatment groups and the distance between individuals under different ecological conditions

测定次序 determination sequence	生态情境 ecological context	相关性 correlation
固定组 fixed sequence group	开放水域 open water	$r=-0.698, P=0.006$
	食物 food	$r=-0.756, P<0.001$
	食物+避难所 food-refuge	$r=-0.605, P=0.001$
随机组 random sequence group	开放水域 open water	$r=-0.848, P=0.004$
	食物 food	$r=-0.625, P=0.006$
	食物+避难所 food-refuge	$r=-0.689, P=0.002$

3 讨论

鱼群是由不同的个体成员组成的群体, 在群体中个体行为会存在一定的异质性, 从而影响群体的行为表现。然而自然界动物的栖息环境复杂多变, 生存资源(如食物、隐蔽场所)及捕食者等具有明显的时空分布异质性, 因此鱼类的群体行为很大程度上取决于生态环境^[13]。研究表明, 三刺鱼在食物环境中的个体游泳速度明显高于开放水域环境, 但在食物+避难所环境中的个体游泳速度低于食物环境^[10]。本研究也发现, 固定组在开放水域和食物+避难所环境中的个体游泳速度均低于食物环境。该现象可能的原因是在食物环境

中, 鱼类个体渴望找到食物而提高了个体游动速度, 此外由于食物+避难所环境中存在避难所, 因此在一定程度上会增加个体进出避难所的时间和降低速度缓冲。本研究还发现, 固定组的镜鲤群体在开放水域环境表现出较强的群体行为凝聚力和协调性, 而在食物环境和食物+避难所环境中其凝聚力降低, 这与中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)的研究结果相同^[14]。原因可能是在食物环境中, 鱼群为了寻找食物增加个体游泳速度从而加大了个体间距离导致群体凝聚力降低。固定组的镜鲤在食物+避难所环境中群体极性明显低于开放水域环境和食物环境, 该结果与环境具有避难所降低了三刺鱼的群体极性的研究结果相同^[10]。

鱼类通过调整个体间相互作用的变化来对外部环境刺激做出反应, 而这些局部相互作用的变化反过来又与群体的属性相关^[15]。面对复杂多变的自然环境时, 鱼类往往采用调整形态、生理和行为表型等策略以适应其环境。在不同生态情境之间鱼类有着明显的形态和功能差异, 但其高度的可塑性可以提高其对环境的适应性^[16]。鱼类自发探索新异环境的反应判断为探索性, 表现为从最逃避到最探索的过程^[17]。本研究发现, 测定次序改变导致镜鲤个体游泳速度下降, 推测生态情境的测定次序改变可能导致鱼群个体的自发活动强度的变化。当鱼群最开始就经历食物环境或食物+避难所环境时, 在此圆形水槽的食物或避难所对鱼群来说是驯化期间的常见物体, 但食物与避难所的空间位置是鱼群所未经历的物理结构, 鱼群可能需一段时间去适应。研究发现, 能够快速适应具有新型结构环境的金体美鲮(*Notemigonus crysoleucas*)会成为鱼群的领导者^[18]。鱼类个体会对外界环境刺激做出生理应激反应, 在陌生的环境中, 鱼类个体会提高自身警惕性, 从而需要较长的时间去探索新环境, 因此表现为个体游泳速度降低等方面。此外, 本研究还发现, 随机组鱼群摄食红线虫所需的时间明显变长, 这也是因为在陌生环境中鱼类个体出现应激反应, 并且在有避难所存在时会增加其寻找食物的时间。研究表明, 中华倒刺鲃利用避难场所降低被捕食的风险,

但由于红线虫分布在测试环境四周且远离避难所, 鱼群不得不离开避难所去寻找食物^[14]。因此该原因也可能导致个体游泳速度降低。

研究发现, 在有食物和预警信息的测试环境中, 秀体底鳉(*Fundulus diaphanus*)在食物环境中的群体距离较大, 而在预警信息环境中却有收缩的趋势, 可能是个体根据环境变化改变群体内的最近邻距离^[19]。本研究发现, 随机组采用与固定组相同的 3 种生态情境但测定次序不同, 然而在食物环境和食物+避难所环境中随机组的最近邻距离下降, 在食物环境的个体间距离也降低, 鱼群的凝聚力出现增加的趋势, 鱼群结构变得更加紧密。当测定次序改变后, 有些鱼群第一次经历新的水槽环境, 与之前的环境相比, 新的环境中减少了食物或者避难所, 鱼群会出现应激反应并且更加警惕周围的环境, 还可能会出现鱼群寻找食物或者避难所的现象, 因此鱼群的最近邻距离变小。此外, 在摄食红线虫时, 鱼群的领头者发现食物后, 会产生鱼群中其他个体相继而来的现象。

本研究发现生态情境测定次序的改变导致镜鲤鱼群的个体游泳速度同步性降低, 但对于群体极性来说, 在食物环境中随机组呈上升趋势, 暗示测定次序的随机化可能导致镜鲤群体在食物环境的协调性增加。研究表明, 在感知风险或威胁水平较高的情况下, 三刺鱼群体的反应更快, 协调性更高^[20]; 鲈(*Lateolabrax japonicus*)在食物+避难所环境中摄取食物后便很快回到避难所中^[21]。本研究发现, 当测试环境中有避难所时, 鱼群最开始会躲避在避难所中, 在一段时间适应后才慢慢开始成群游出。在食物环境中随机组的个体间距离明显减少, 鱼群显得更加紧密, 个体间的信息交流更加频繁顺畅。此外, 当遭遇捕食者时, 群体生活会减少个体被捕食的风险, 降低捕食者追踪和攻击的能力, 因此群体的协调性会增加^[22-23]。经过相关性分析可见, 固定组在 3 种生态情境中镜鲤的群体极性和个体间距离均呈现负相关, 并且测定次序的随机化明显增强了在开放水域环境和食物+避难所环境中的群体极性与个体间距离的负

相关程度,表明鱼群在食物+避难所环境中可能更加依赖于个体间信息交流获得食物或者躲避捕食者来维持群体的协调性,从而增加了群体极性与凝聚力的关系。

综上所述,本研究发现,在个体水平,生态情境复杂性的增加和测定次序的改变均会导致镜鲤幼鱼的个体游泳速度降低,表明在增加生态情境复杂性和改变测定次序后个体的活跃性降低,对于陌生环境需要更多时间去适应。在群体水平,生态情境复杂性的增加会导致镜鲤群体的凝聚力和协调性降低,此外测定次序改变导致镜鲤群体的凝聚力增加和非开放水域环境的协调性增加,而开放水域环境的协调性降低,暗示着测定次序对 3 种生态情境中鱼群协调性的影响并不一致。生态情境及其测定次序的改变对鱼类个体的生理和群体行为的影响还可能涉及个体的认知能力,未来可关注该方面的相关研究。

参考文献:

- [1] Show E. Schooling fishes[J]. American Scientist, 1978, 66(2): 166-175.
- [2] Clark C W, Mangel M. The evolutionary advantages of group foraging[J]. Theoretical Population Biology, 1986, 30(1): 45-75.
- [3] Krause J, Ruxton G D. Living in groups[M]. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- [4] Vuren D. Ectoparasites, fitness, and social behaviour of yellow-bellied marmots[J]. Ethology, 2010, 102(4): 686-694.
- [5] Clark P J, Evans F C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations[J]. Ecology, 1954, 35(4): 445-453.
- [6] 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.]
- [7] Jonsson B, Jonsson N. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow[J]. Journal of Fish Biology, 2009, 75(10): 2381-2447.
- [8] Sih A. To hide or not to hide? Refuge use in a fluctuating environment[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1997, 12(10): 375-376.
- [9] Herbert-Read J E. Understanding how animal groups achieve coordinated movement[J]. The Journal of Experimental Biology, 2016, 219(Pt 19): 2971-2983.
- [10] 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 Biological Sciences, 2018, 285(1872): 20172629.
- [11] Romero-Ferrero F, Bergomi M G, Hinz R C, et al. Idtracker.ai: Tracking all individuals in small or large collectives of unmarked animals[J]. Nature Methods, 2019, 16(2): 179-182.
- [12] 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.
- [13] Ling H. The effects of nutritional status and aerobicscope on schooling behavior in goldfish (*Carassius auratus*)[D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2020: 36. [凌鸿. 营养状态和代谢范围对锦鲤集群行为的影响[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2020: 36.]
- [14] 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.]
- [15] 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.
- [16] Skinner M K. Environmental epigenetics and a unified theory of the molecular aspects of evolution: A neo-Lamarckian concept that facilitates neo-Darwinian evolution[J]. Genome Biology and Evolution, 2015, 7(5): 1296-1302.
- [17] Reale D, Reader S M, Sol D, et al. Integrating animal temperament within ecology and evolution[J]. Biological Review, 2007, 82(2): 291-318.
- [18] Reeb S G, Leblond C. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*)[J]. Behaviour, 2006, 143(10): 1263-1280.
- [19] Hoare D J, Couzin I D, Godin J G J, et al. Context-dependent group size choice in fish[J]. Animal Behaviour, 2004, 67(1): 155-164.
- [20] Ward A J W, Sumpter D J T, 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.
- [21] Magnhagen C, Bunnefeld N. Express your personality or go

- along with the group: What determines the behaviour of shoaling perch?[J]. Proceedings Biological Sciences, 2009, 276(1671): 3369-3375.
- [22] 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. [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.]
- [23] Milinski M. Experiments on the selection by predators against spatial oddity of their Prey1[J]. Zeitschrift Für Tierpsychologie, 2010, 43(3): 311-325.

Influence of ecological contexts and determination sequence on the behavior of juvenile mirror carp (*Cyprinus carpio* var. *specularis*)

CAO Bing, LUO Ya, ZENG Lingqing

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 of animals (e.g., insect swarms, fish shoals, bird flocks, and mammal herds), and collective behavior is affected by ecological contexts and its determination sequence. To investigate the ecological contexts and its determination sequence on the collective behavior of the Cyprinidae fish, the present study used mirror carp (*Cyprinus carpio* var. *specularis*) with similar body mass and healthy condition as the experimental fish at $(26.3 \pm 0.2) ^\circ\text{C}$. Our study included two treatment groups (i.e., the fixed sequence group and the random sequence group), with each treatment group containing 14 fish shoals of six individuals. The fish stock in each processing group was placed in different ecological contexts (i.e., the open water environment, the food environment, and food plus refuge). We determined the shooting sequence of the random group by drawing lots to simulate environmental changes. Our results showed that the ecological context and determination sequence could reduce the swimming speed and synchronization of Mirror carp individuals. Additionally, the ecological context can increase the distance between the nearest neighbor and the individual. However, the change in the determination sequence reduces the distance between the nearest neighbor in the non-open water environment (the food environment and the food plus shelter environment) of mirror carp. Furthermore, the ecological context and determination sequence could reduce the group swimming speed and percentage time on moving of the group. There was a negative correlation between inter-individual distance and population polarity of the mirror carp. Moreover, the random sequence enhanced this negative correlation between the open water environment and the food plus shelter environment. Our study suggested that ecological context can decrease the coordination and cohesion of fish shoal in the mirror carp. However, the random sequence enhances the coordination and cohesion of fish shoals and reduces the coordination of the open water environment, thus showing the significant cluster behavior of the fish. This positively impacts the information exchange of individual members in the group movement.

Key words: *Cyprinus carpio* var. *specularis*; ecological context; determination sequence; collective behavior; cohesion; coordination

Corresponding author: ZENG Lingqing. lingqingzeng@cqnu.edu.cn