水生生物学报
ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA

个性对中华倒刺群体运动特征和食物占有能力的影响

付翔 付成 樊捷 肖玲韬 付世建

PERSONALITY ON COLLECTIVE MOVING CHARACTERISTICS AND FOOD COMPETITIVENESS ABILITY OF QINGBO (*SPINIBARBUS SINENSIS*)

FU Xiang, FU Cheng, FAN Jie, XIAO Ling-Tao, FU Shi-Jian

在线阅读 View online: https://doi.org/10.7541/2022.2021.136

---

doi: 10.7541/2022.2021.136

个性对中华倒刺鲃群体运动特征和食物占有能力的影响

付 翔 付 成 樊 捷 肖玲韬 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: 为了探讨鱼类个性特征(勇敢性和社会性)对集群行为的影响及其与食物占有能力之间的关联, 实验选取中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为实验对象, 分别测定其勇敢性、社会性和单尾饲养条件下的食物占有能力(摄食率)和生长、集群时每尾鱼个体运动特征及其食物占有能力(摄食率)。研究发现: (1)中华倒刺鲃的勇敢性和社会性具有较好的重复性, 且两者呈显著负相关, 但均与食物占有能力无关联; (2)社会性高的个体集群时运动时间比和速度同步性较低。(3)集群时较为活跃且距离鱼群质心距离较远的个体往往具有较高的食物占有能力。研究表明: (1)中华倒刺鲃的社会性在集群运动时能够很好的保留, 且个性差异会对集群运动特征产生重要影响。(2)在集群行为中, 群体成员运动特征的异质性会导致其食物占有能力出现差异, 这进一步表明个性分化对鱼类的集群生活具有重要的影响。

关键词: 个性特征; 勇敢性; 社会性; 食物占有能力; 集群运动; 中华倒刺鲃
中图分类号: Q178.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2022)06-0838-09

动物不同个体在不同的时空背景下表现出的稳定的行为差异被称为“个性”(Personality), 研究动物的个性特征有利于理解其行为产生和维持的机制, 具有重要的生态意义[1, 2]。动物个性特征包括勇敢性、社会性等。勇敢性可定义为机体愿意接受一定程度的风险, 以换取相应的收益(比如觅食、繁殖等)[3], 衡量勇敢性的参数包括实验对象从隐蔽场所进入开阔区的次数[4], 潜伏时间比等[5]。社会性是指该动物对同类表现出的除攻击性之外的行为反应[6, 7], 常用参数有靠近同伴的时间比和距离等[4, 8, 9]。动物的个性在一定条件下是关联的, 有研究者把这种关联称为“行为综合征”(Behavioral syndrome)[10—12]。例如, 橘斑娇丽鱼(*Amatitlania siquia*)的勇敢性与探索性呈正相关[13], 而驼背太阳鱼(*Lepomis gibbosus*)的勇敢性和社会性呈负相关[14]。

生长是鱼类重要的生理特征, 快速生长对于动物个体而言具有重要的适应性意义。动物在自然界中的食物占有能力通常会对其生长起到决定性作用。一般而言, 体型较大的个体其个性特征会表现的更为积极主动(Proactive), 即更活跃且更具好斗性[15, 16], 具有较强的食物占有能力, 反过来又会促进其生长。因此, 研究者认为, 个性和食物占有能力及生长存在着一定的关联[17, 18]。例如, 马苏大麻哈鱼(*Oncorhynchus masou*)的攻击性与食物占有能力和生长呈正相关[19], 三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)的勇敢性与食物占有量和生长呈正相关[3], 但褐鳟(*Salmo trutta*)中胆小的个体反而生长较快[20]。因此, 个性特征与食物占有能力、生长的关联需要在更多的鱼类种类中开展研究。

集群行为在鱼类中普遍存在[21]。集群生活使群体内部个体在增加觅食能力和降低被捕食的风险方面获得收益[21—23], 但代价则是群体内部食物资源等竞争加剧[24]。集群的成本和收益并非在群体所有成员间均分, 不同个体能够通过占据鱼群中不同的空间位置来获得各自的成本-收益比率[25—28]。鱼类个性的差异是由其自身的生理状态(如能量代谢、生长性能等)不同引起的[29], 鱼群中不同个性成员可能在运动特征上表现出一定的独特性, 进而对集群行为产生不同的影响。研究发现, 较为胆大的三刺鱼在集体运动时拥有较强的领导能力, 位于

收稿日期: 2021-07-13; **修订日期:** 2022-03-15
基金项目: 国家自然科学基金 (31670418和31700340)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670418 and 31700340)]
作者简介: 付翔(1994—), 女, 硕士研究生; 主要研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: 1062952970@qq.com
通信作者: 付世建(1973—), 男, 博士; 主要研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: shijianfu9@cqnu.edu.cn

群体的前方, 因此能够获得较高的觅食机会[25, 30, 31]。

为了探讨个性对鱼类集群时的运动特征以及食物占有能力的影响, 本研究以喜好群体生活的中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼作为实验对象[32—34]。首先测定了单尾实验鱼的勇敢性和社会性特征, 随后测定了其在单尾饲养条件下的食物占有能力以及生长情况, 最后在群体条件下(6尾鱼)测定了每尾鱼的活动轨迹和食物占有状况。在个性特征上我们选择了勇敢性和社会性, 是因为以往大量研究表明社会性和勇敢性在群体摄食行为中起着重要作用[35—37]。

1　材料与方法

1.1　实验鱼来源与驯养

实验鱼于2020年5月购买于重庆北碚鱼类养殖基地, 将买回的实验鱼放置于自净化循环控温养殖系统(体积约为250 L)中驯养6周。驯养过程使用曝气充足的自来水, 并保证水中溶氧维持在7 mg/L以上, 水温控制在(25±1)℃, 每天换水约10%, 光周期为12L∶12D。每天在上午10:00时用红线虫进行饱足投喂, 30min后, 用虹吸管清除养殖水槽内残存的食物和鱼类粪便。在驯养结束后, 选取大小适宜的实验鱼进行实验。

1.2　实验方案

首先选取108尾身体健康、大小均匀的中华倒刺鲃幼鱼[体重: (5.04±0.06) g; 体长: (6.43±0.03) cm 麻醉(MS-222, 80 mg/L)]后注射PIT体内标签, 恢复2周后, 拍摄实验鱼的勇敢性和社会性, 待上述个性指标测定完成后, 将实验鱼放入不同的单元格中以红线虫为饵料单独喂养5d。在喂养结束后, 将实验鱼随机分为18组(每组6尾, 分别在背部给予不同的颜色标记)。随后在集群状态下分别记录视频中6尾鱼的摄食情况以及运动轨迹。整个实验过程中溶氧、水温等条件均与驯养期间一致。

1.3　个性(勇敢性和社会性)的测定

勇敢性和社会性的测定装置(图 1)均由实验室自行研制[38]。为了消除人为活动对实验测定的影响, 所有实验装置被白色的幕布所遮盖。勇敢性测定的实验装置为有机玻璃板构成的长方形水槽(图 1a)。该装置的内壁和底部均用白色广告纸覆盖, 并被一块不透明的有机玻璃隔板分隔成开阔区和隐蔽区。隔板底部正中央有一个可以拆卸的小门。隐蔽区域内放置有塑料水草和砂石, 可为实验鱼提供安全隐蔽的环境。在开阔区域的正上方固定有一个罗技摄像头(Logitech Webcam C900, 15 帧/秒), 实验水深为10 cm。实验时, 首先将实验鱼放置于实验装置的隐蔽区并关闭隔板中央的小门, 待实验鱼在隐蔽区内适应30min后, 轻轻地打开小门并拍摄记录实验鱼进入开阔区的状况, 视频拍摄30min。实验鱼于第2天进行勇敢性的重复测定, 以此确定其勇敢性的稳定性, 最后取两次测量的平均值来衡量实验鱼的勇敢性。勇敢性的参数包括: 开阔区停留的时间比(%)、进入开阔区次数(Times)[38]。计算方法如下:

开阔区停留时间比(%): 中华倒刺鲃幼鱼在开阔区停留的总时长与拍摄时间(30min)的百分比。该值越大表示个体越为勇敢。

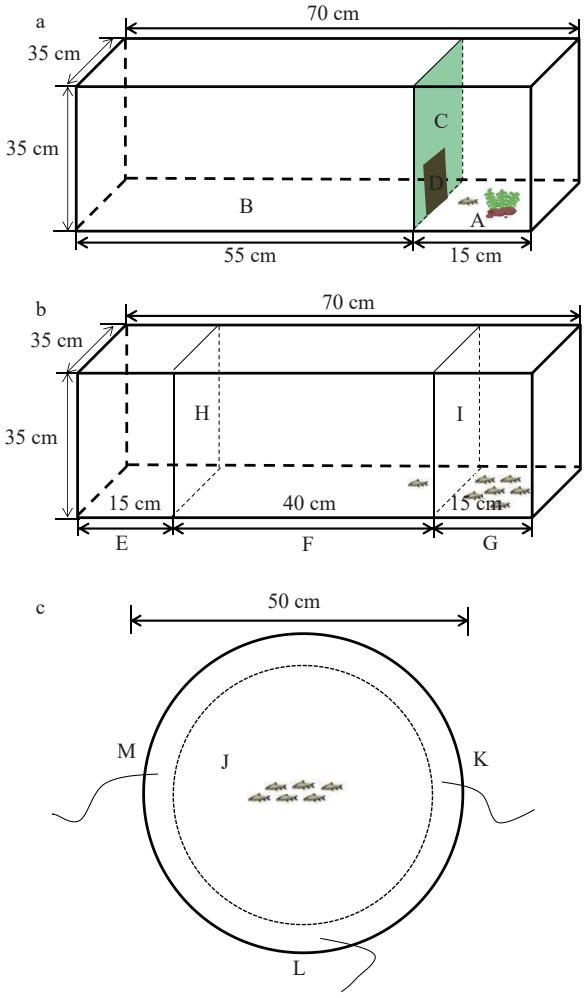

图 1　用于勇敢性(a)、社会性(b)和集群行为(c)测定的实验装置示意图

Fig. 1　The structure of the devices used to observe the boldness, sociability and schooling behavior

A. 隐蔽区; B. 开阔区; C. 不透明隔板; D. 可拆卸小门; E、G. 刺激区; F. 选择区; H、I. 透明隔板; J. 圆形水槽; K、L、M. 塑料管

A. Acclimatization area; B. Open area; C. Opaque partition; D. Removable door; E, G. Stimulus area; F. Selection area; H, I. Transparent partition; J. Circular tank; K, L and M. Plastic pipe

进入开阔区次数(Times): 中华倒刺鲃幼鱼从隐蔽区进入开阔区的次数。实验鱼从隐蔽区通过小门时, 背鳍进入开阔区时即认为实验鱼进入了开阔区。该值越大表示个体越为勇敢。

社会性测定的实验装置(图 1b)同为有机玻璃板组成的长方形水槽[38], 但整个实验装置被两块透明的有机玻璃板分隔为3部分, 位于装置两侧的是两个大小一致的刺激区域, 装置的中间部分为选择区。同上, 实验水深为10 cm。实验时, 首先随机选取6尾中华倒刺鲃作为刺激鱼群置于实验装置的任一刺激区, 而另一刺激区无刺激鱼群。待刺激鱼群在实验装置中适应60min后, 将单尾实验鱼轻轻的转入实验装置中间的选择区并立即进行视频拍摄17min(分析时前2min不纳入统计)。实验鱼于第2天进行社会性的重复测定, 以次确定其社会性的稳定性, 最后取两次测量的平均值衡量实验鱼的社会性。拍摄的视频(15 帧/秒)用qq音影转码后, 用idTracker软件分析, 获取每尾实验鱼每一帧的质心坐标点以确定运动轨迹。衡量社会性的参数包括: 与距离刺激鱼群的平均距离(cm)及靠近刺激鱼群的时间比(%)。计算公式如下:

$$\overline{D}=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{i=n}D(t) \tag{1}$$

$$D(t)=\sqrt{(x(t)-x_1(t))^2} \tag{2}$$

式中, D为目标实验鱼与距离刺激鱼群的距离(cm); 式(2)中的$x(t)$、$x_1(t)$分别表示目标实验鱼和放有刺激鱼群(图 1b中的G区域)的一侧隔板(图 1b中的I)在t时刻(t指代行为学视频中任一帧图像对应的时刻)的横坐标, n 表示视频的总帧数。该值越大表示个体社会性越低。

靠近刺激鱼群的时间比(%): 目标实验鱼与刺激鱼群距离小于20 cm对应的总时间与拍摄的总时间(15min)的百分比。该值越大表示个体社会性越高。

勇敢性和社会性拍摄完一次后, 要对所有装置进行清洗并换水, 实验测定水温控制在(25±1)℃。

1.4 单尾饲养条件下食物占有能力的测定

将108尾实验鱼放入不同单元格中单独饲养5d, 在5d的食物处理前后对实验鱼的体重和体长进行测量, 并记录每尾实验鱼每日的摄食量(大小均匀的红线虫), 用于计算每尾鱼的食物占有能力和生长。食物占有能力的衡量参数为摄食率(*FR*, %/d); 生长性能的参数包括饲料效率(*FE*, %)和生长率(*SGR*, %/d), 计算公式如下:

$$FR(\%/\mathrm{d})=100\times I/[(M1+M2)/2]/T \tag{3}$$

$$FE(\%)=100\times(M_2-M_1)/I \tag{4}$$

$$SGR(\%/\mathrm{d})=100\times[ln(M_2)-ln(M_1)]/T \tag{5}$$

式中, M_1和M_2分别表示食物处理前后实验鱼的体重(g); I (g)表示实验鱼总的摄食量; T表示食物处理时间(5d)。

1.5 集群时个体运动特征和食物占有能力的测定

单尾鱼喂养实验结束后, 将108尾实验鱼随机分为18组, 每组6尾。首先将6尾实验鱼放入实验圆形水槽J装置(图 1c)中适应30min[38]。在适应结束后, 用注射器吸取大小相近的红线虫, 随机逐条注射到K、L和M三根塑料管中进行食物投喂。当实验鱼将进入水槽J中的单条红线虫吞食后, 立刻进行下一条红线虫的投喂, 整个食物投喂过程持续30min, 在食物投喂的同时进行视频拍摄。每拍完1次, 要对所有装置进行清洗并换水。最后通过视频观测确定单尾实验鱼的摄食量。拍摄的视频(15 帧/秒)用qq音影转码后, 用idTracker ai软件分析, 获取每尾实验鱼每一帧的质心坐标点以确定其运动轨迹。群体中单尾鱼摄食量的测定在每天的9:00—19:00进行。为了减少外界干扰, 该实验装置被白色的幕布所遮盖。共拍摄18组实验鱼的群体行为, 但其中有一组鱼群轨迹未能成功提取, 因而废弃。在鱼群中每尾实验鱼的运动参数有实验鱼距离鱼群质心的距离、速度中值、运动时间比与速度同步性, 相关参数的计算方法参照以往相关研究。计算公式如下:

$$\begin{aligned} x_G&=(x_1+x_2+x_3+x_4+x_5+x_6)/6;\\ y_G&=(y_1+y_2+y_3+y_4+y_5+y_6)/6 \end{aligned} \tag{6}$$

$$D_G(t)=\sqrt{(x_t-x_G)^2+(y_t-y_G)^2} \tag{7}$$

式中, x_G 和y_G分别为t时刻鱼群的平均质心坐标; x_1、x_2、x_3、x_4、x_5、x_6和 y_1、y_2、y_3、y_4、y_5、y_6为t时刻6尾鱼的横、纵坐标。D_G为每尾实验鱼距离鱼群质心的距离(cm), x_t和y_t为t时刻某一尾鱼的横纵坐标。D_G在30min内的平均值用于评价鱼群的凝聚力[38]。

每尾实验鱼的速度中值: 每尾实验鱼移动速度的中间值。

每尾实验鱼的运动时间比(PTM, %): 每尾实验鱼速度大于1.75 cm/s的帧数除以总帧数。

每尾实验鱼的速度同步性(S_v)使用以下公式计算:

$$S_v=1-\left|\frac{v_i-v_j}{v_i+v_j}\right| \tag{8}$$

式中, v_i和v_j是鱼群中任意两尾实验鱼的t时刻的游泳速度。用于评价鱼群运动时在游泳速度上的协调性。

群体中单尾实验鱼的食物占有能力以群体中每尾鱼的摄食率表示, 计算公式如下:

$$FR\,(\%/\mathrm{d}) = 100 \times I / M_3 \tag{9}$$

式中, M_3表示实验鱼的体重(g); I表示实验鱼的摄食量(g)。

1.6　数据统计分析

本实验数据采用Excel 2010进行统计和计算后, 使用SPSS 22.0进行统计分析, 所有统计值用平均值±标准误(Mean±SE)表示, 显著水平P<0.05。首先检验数据的正态性和方差齐性, 如果不满足, 则使用非参数检验。勇敢性和社会性的可靠性采用度量内的可靠性分析; 个性特征、单尾鱼的食物占有能力、生长能力、集群中个体运动参数及群体中食物占有能力之间的关联采用Pearson或Spearman相关性分析。

2　结果

2.1　中华倒刺鲃的个性特征

中华倒刺鲃勇敢性的参数即开阔区的停留时间比和进入开阔区的次数分别为(27.72±1.85)%和(11.33±0.68)次。社会性的参数与刺激鱼群的距离和靠近刺激鱼群的时间比分别为(8.16±0.22) cm和(87.66±0.61)%。所有四个参数均具有较高的重复性(表 1; P<0.05), 且这些个性特征参数之间相互关联。首先, 勇敢性和社会性各自的两个指标显著相关(图 2; P<0.05); 其次, 两个勇敢新指标与距刺激鱼群距离正相关, 与靠近刺激鱼群的时间比负相关(P<0.05)。即勇敢性和社会性指标的相关关系为勇敢性越高社会性越低。

表 1　勇敢性和社会性的可靠性检验

Tab. 1　Intraclass correlation coefficient results for boldness and sociability

指标 Index	勇敢性 Boldness		社会性 Sociability	
	开阔区停留时间比(%)	进入开阔区次数	与刺激鱼群的距离	靠近刺激鱼群时间比(%)
N	108	108	108	108
R	0.175	0.308	0.215	0.246
P	**0.034**	**0.001**	**0.005**	**0.005**

注: 加粗的数值表示相关指标第1天与第2天测定的结果显著相关, 即结果可重复

Note: Bold numbers indicate significant correlation of the index between the first day and the second day, the result is repeatable

2.2　个性与单尾饲养条件下食物占有能力、生长的关联

中华倒刺鲃特定生长率、摄食率和饲料利用率分别为(1.47±0.07)%、(15.49±0.19)%和(9.45±0.42)%。三者与所有个性参数均不相关(表 2)。

2.3　个性与集群时个体运动参数及群体中食物占有能力的关联

集群运动时中华倒刺鲃距离质心的距离、速度中值、运动时间比和速度同步性分别为(8.49±0.20) cm、(4.65±0.12) cm/s、(86.88±0.96)%和0.68±0.00。鱼群平均摄食率为(2.97±0.21)%。勇敢性与集群时运动特征均不关联。但社会性指标中的与刺激鱼群的距离与集群时的运动时间比和速度同步性正相关, 靠近刺激鱼群时间比与集群时的运动时间比和速度同步性负相关(表 3和图 3; P<0.05)。即社会性较高的个体表现为较低的运动时间比和速度同步性。

中华倒刺鲃的勇敢性和社会性参数与其在群体中食物占有能力均不关联。

2.4　群体中食物占有能力与集群时个体运动参数的关联

群体中食物占有能力和距离质心的距离、速度中值和运动时间比均显著正相关(图 4; P<0.05), 但与速度同步性关联不显著。

3　讨论

3.1　中华倒刺鲃的个性及个性指标间的关联

中华倒刺鲃的勇敢性和社会性具有较高的重复性, 这种稳定的个性特征具有重要的生态和进化意义[10]。此外, 本研究发现中华倒刺鲃的勇敢性与社会性呈显著负相关, 这与大多数研究较为一致, 例如, 在睛斑扁隆头鱼(*Symphodus ocellatus*)、三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)及驼背太阳鱼中勇敢性和社会性为负相关[3, 14]。研究者认为这种个性之间的相关性具有重要的适应意义, 对个体适合度、物种分布(包括物种入侵)和物种形成都有重要影响[10]。本研究结果提示, 越为勇敢的中华倒刺鲃个体往往越不喜欢靠近同类, 更有可能发现食物, 但离同类个体越远, 也意味着越容易被捕食者发现[3, 39]。然而, 也有研究发现某些鱼类的勇敢性与社会性无关[36], 甚至表现为正相关[40, 41]。因此, 个性之间的关联可能存在种间差异。这是因为物种个性间的关联与否及其性质可能会限定其行为的可塑性, 而拥有较高行为可塑性的物种能够更好得应对环境的变化(如人为活动影响等), 进而使得该物种不至于衰退[10, 42]。

3.2 个性与食物占有能力和生长之间的关联

有研究表明鱼类的个性和生长存在关联[43], 一般而言, 越勇敢、越具攻击性的个体往往生长更快[15]。例如, 在大西洋银汉鱼(*Menidia menidia*)中, 勇敢性与食物占有能力和生长呈正相关[44]。而在本研究中, 勇敢性和社会性与食物占有能力和生长参数均不关联, 研究者在其他一些鱼类中也观察到类似现象。例如, 在三刺鱼中社会性与摄食率不关联[45], 而在白斑狗鱼(*Esox lucius*)中勇敢性和生长率不关联[46]。这可能与实验条件相关。我们猜测本次实验出现该种现象是由于在实验时, 每尾实验鱼均是单独隔开饲养, 且饱足投喂, 实验鱼之间不存食物竞争, 进而使得彼此之间都在最大的利用食物进行生长, 反而使得生长和个性之间不存在关联。其次, 中华倒刺鲃栖息于流水生境中, 往往会遭遇一些潜在的生存威胁(如捕食风险等), 然而, 实验鱼在整个饲养过程中, 没有这些潜在的风险存在, 进而可能弱化了个性与生长之间的关联。因此, 环境因子等微小的变化可能会对中华倒刺鲃个性与生长之间的关联产生影响, 其内在机制还需进一步研究。当然, 生长实验时间较短可能也是原因之一。尽管中华倒刺鲃摄食量大, 生长较快, 5d的饲养时间可能仍未能使得生长性能在种内水平表现出足够的差异。

在本实验中, 中华倒刺鲃的勇敢性和社会性与群体中食物的占有能力均不关联, 这可能是因为位于群体边缘和运动水平较高的个体获取食物机率

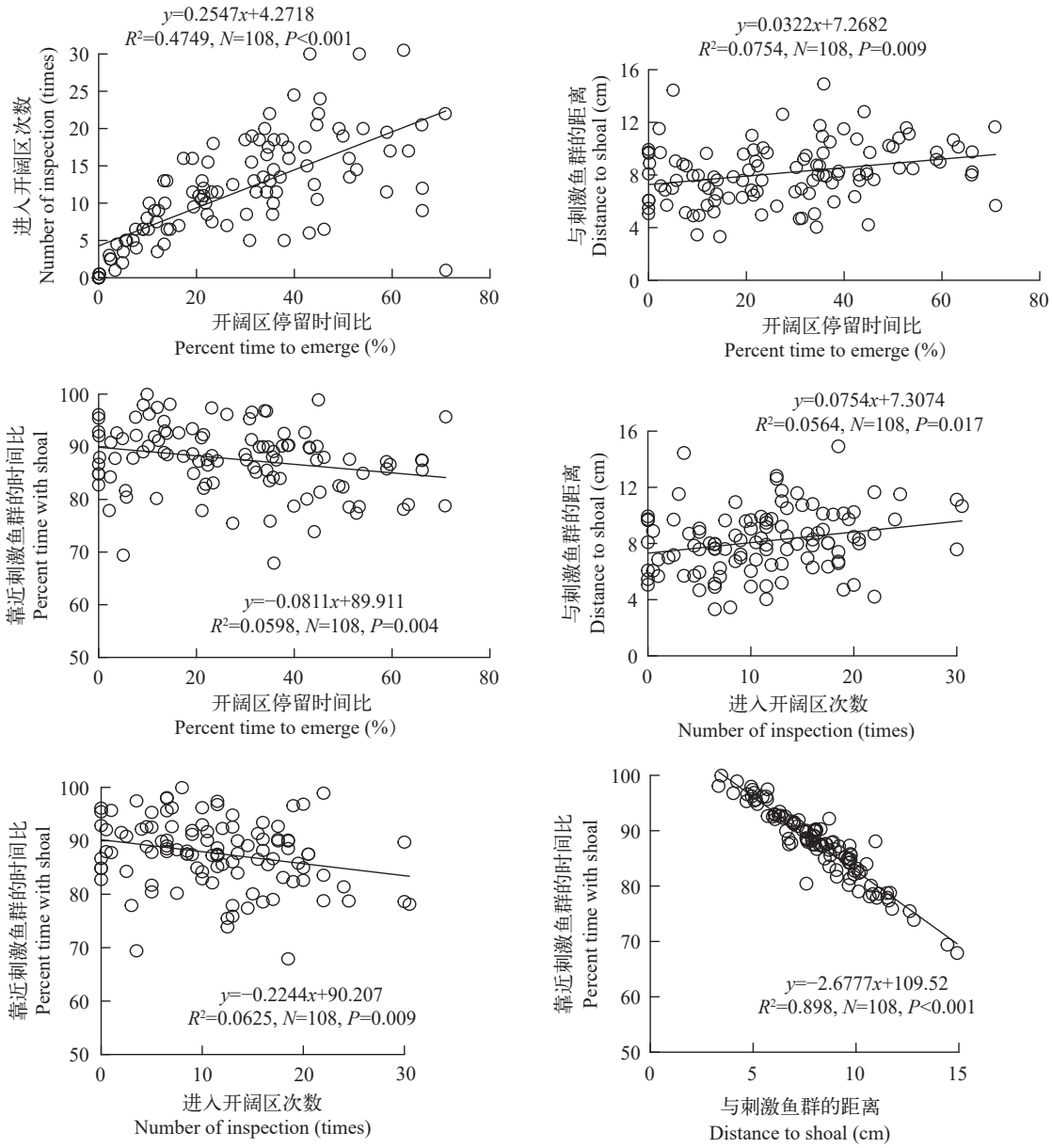

图 2 勇敢性和社会性之间的关联

Fig. 2 The relationship between boldness and sociability

更高(详见3.3讨论部分), 不愿意冒险和社会性较强的个体可能较多的停留在投喂食物的塑料管底部, 等待食物的到来, 这对于获取此处投放的食物有利。但这些个体较低的运动水平限制了其获取其他来源的食物, 因为群体食物的来源是多方向性的, 进而使得个性与食物占有之间不关联。

表 2　个性与单尾饲养条件下食物占有能力、生长的关联

Tab. 2　The relationship between personality traits and food competitiveness ability and growth performance in singleton

指标 Index	勇敢性 Boldness		社会性 Sociability	
	开阔区停留时间比 (%)	进入开阔区次数	与刺激鱼群的距离 (cm)	靠近刺激鱼群时间比 (%)
样本量 Sample	*N*=108	*N*=108	*N*=108	*N*=108
食物占有能力 Food competitiveness ability* (%/d)	*R*=–0.094 *P*=0.331	*R*=–0.028 *P*=0.774	*R*=–0.122 *P*=0.208	*R*=0.021 *P*=0.831
饲料利用率 Feed efficiency (%)	*R*=0.054 *P*=0.580	*R*=0.085 *P*=0.384	*R*=0.004 *P*=0.966	*R*=–0.017 *P*=0.865
生长率 Specific growth rate (%/d)	*R*=0.029 *P*=0.766	*R*=0.063 *P*=0.515	*R*=–0.036 *P*=0.712	*R*=0.004 *P*=0.967

注: *食物占有能力为单尾饲养条件下实验鱼的摄食率

Note: *Food competitiveness ability means the feeding rate of experimental fish in singleton

表 3　个性与集群时个体运动参数以及群体中食物占有能力的关联

Tab. 3　The relationship between personality, motion parameters of fish in schooling and food competitiveness ability

指标Index	勇敢性Boldness		社会性Sociability	
	开阔区停留时间比 (%)	进入开阔区次数	与刺激鱼群的距离 (cm)	靠近刺激鱼群时间比 (%)
样本量 Sample	*N*=102	*N*=102	*N*=102	*N*=102
距离质心的距离 Distance from the left (cm)	*R*=–0.061 *P*=0.544	*R*=–0.143 *P*=0.151	*R*=–0.093 *P*=0.353	*R*=0.060 *P*=0.547
速度中值 Median speed (cm/s)	*R*=–0.106 *P*=0.287	*R*=–0.036 *P*=0.722	*R*=0.147 *P*=0.140	*R*=–0.160 *P*=0.108
运动时间比 Percent time moving (%)	*R*=–0.085 *P*=0.393	*R*=0.003 *P*=0.978	*R*=0.215 ***P*=0.030**	*R*=–0.200 ***P*=0.044**
速度同步性 Synchronization of speed	*R*=–0.094 *P* =0.346	*R*=–0.040 *P*=0.691	*R*=0.235 ***P*=0.018**	*R*=–0.211 ***P*=0.033**
群体中食物占有能力 Food competitiveness ability* (%)	*R*=–0.032 *P*=0.752	*R*=–0.015 *P*=0.880	*R*=–0.023 *P*=0.816	*R*=0.030 *P*=0.764

注: *即为群体中单尾实验鱼的摄食率(%); 加粗的数值表示显著相关

Note: * indicates the feeding rate of individual fish in schooling. Bold numbers indicate significant correlation between different index

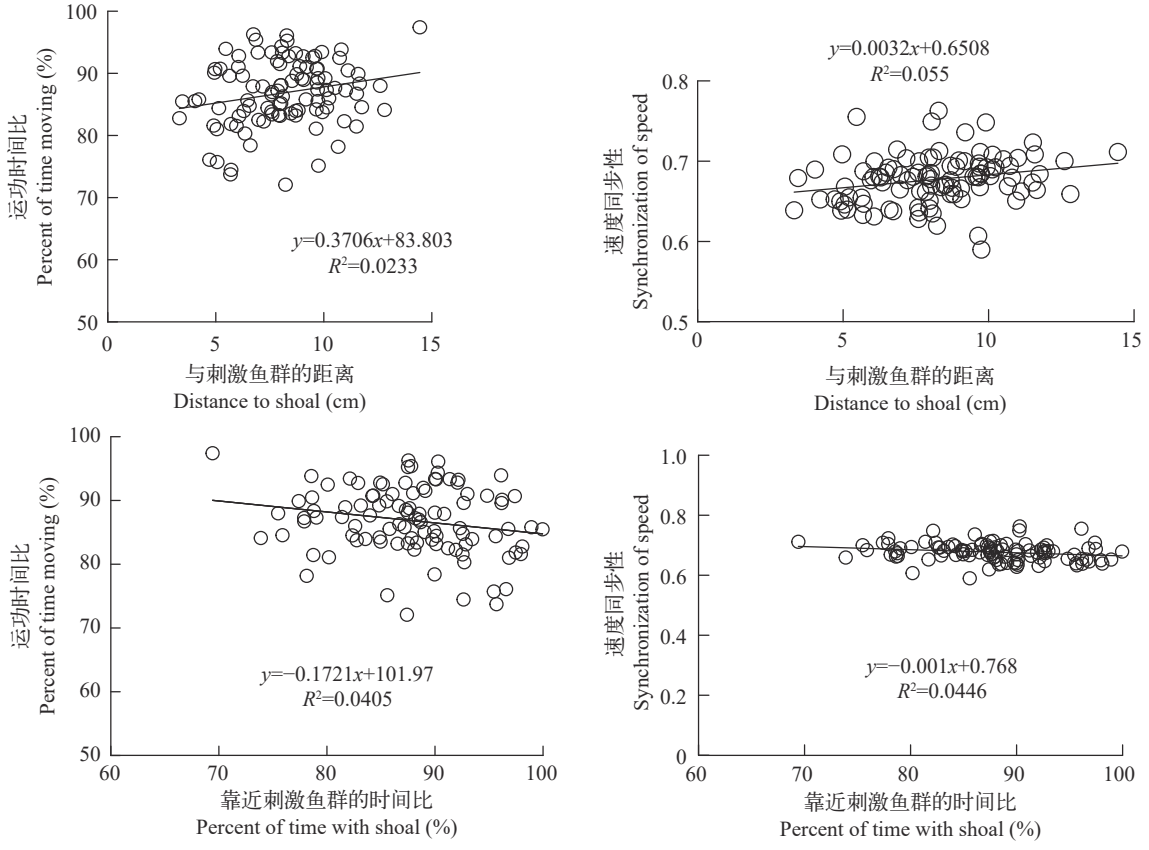

图 3　社会性与集群时个体运动参数的关联

Fig. 3　The relationship between sociability and motion parameters of fish in schooling

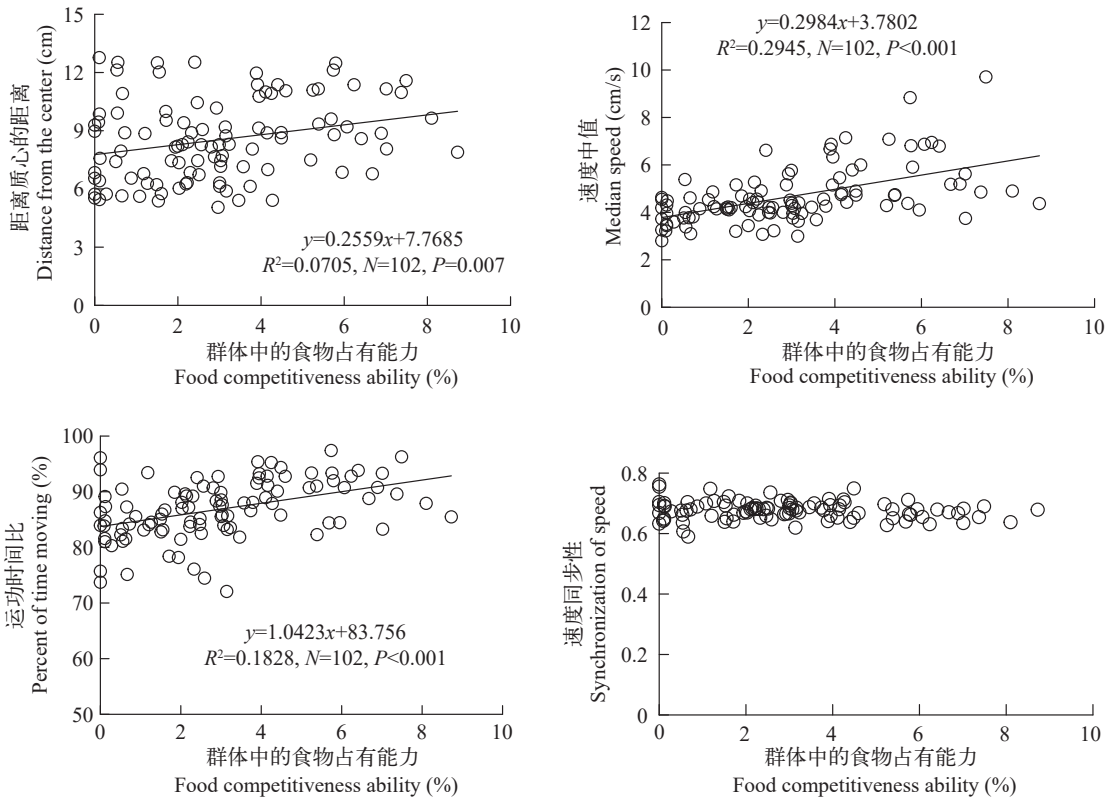

图 4 集群时个体运动参数与群体中食物占有能力的关联

Fig. 4 The relationship between food competitiveness ability and motion parameters of fish in schooling

3.3 集群时个体运动特征与个性和食物占有能力之间的关联

在个性特征中仅社会性与集群时个体的运动特征存在关联, 这表明社会性在群体中保留的特征比较多, 主要表现为社会性越高的个体, 运动时间比、速度同步性越低。这表明个性差异会对集群产生重要影响, 包括群体层面的行为[35], 这与孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)和食蚊鱼(*Gambusia affinis*)中的研究较为一致[39, 47]。有研究表明社会性越强的个体更重视群体的凝聚力[36], 进而使得他们可能会服从群体其他成员的行为, 压制他们自身的个性在其他方面的表达[48]。

在群体中的食物竞争力与集群时个体的运动特征是关联的, 离群体质心越远的个体, 食物占有能力越强, 食物摄入的越多, 游的越快。这是因为整个过程, 食物是从装置边缘进行注射投喂的, 离质心越远, 越能够更快的获得更多的食物。群体觅食是一种自组织结构行为, 有研究表明动物群体可能会随着捕食风险的增加而变得更加聚拢, 但觅食时却会变得分散[49—51], 有研究表明, 速度的异质性对群体运动等有重要影响, 由于游泳速度的差异, 群体中游的较快的成员会到达群体的边缘或者在群体的前面[35], 而这些个体更容易发现食物, 导致其食物摄入的更多[25, 48]。因此, 群体成员运动特征的异质性最终会导致他们的食物获得能力出现差异, 这进一步表明, 个体的异质性对集群生活的重要性[52]。

综上所述, 中华倒刺鲃的社会性的个体差异在集群运动时能够很好的保留, 进而造成其在集体觅食过程中空间位置的异质性以及运动水平的差异, 最终影响中华倒刺鲃个体在群体生活中的食物占有和生长。

参考文献:

[1] Sih A, Cote J, Evans M, *et al*. Ecological implications of behavioural syndromes [J]. *Ecology Letters*, 2012, **15**(3): 278-289.

[2] Wolf M, Weissing F J. Animal personalities: consequences for ecology and evolution [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, **27**(8): 452-461.

[3] Ward A J W, Thomas P, Hart P J B, *et al*. Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2004, **55**(6): 561-568.

[4] Tang J Y, Fu S J. The relationship between personality and the collective motion of schooling fish [J]. *Journal of Ethology*, 2020, **38**(3): 333-341.

[5] Wang L, Tang J Y, Qin Y L, *et al*. Effect of starvation on energy metabolism, fish behavior, and schooling behavior of *Spinibarbus sinensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*,

2019, **39**(3): 1095-1104. [王蕾, 唐金玉, 覃英莲, 等. 饥饿对中华倒刺鲃幼鱼代谢、个性和集群的影响 [J]. 生态学报, 2019, **39**(3): 1095-1104.]

[6] Réale D, Reader S M, Sol D, *et al*. Integrating animal temperament within ecology and evolution [J]. *Biological Reviews*, 2007, **82**(2): 291-318.

[7] Careau V, Garland T Jr. Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2012, **85**(6): 543-571.

[8] Cote J, Fogarty S, Tymen B, *et al*. Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, **280**(1773): 20132349.

[9] Bevan P A, Gosetto I, Jenkins E R, *et al*. Regulation between personality traits: individual social tendencies modulate whether boldness and leadership are correlated [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2018, **285**(1880): 20180829.

[10] Sih A, Bell A, Johnson J C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, **19**(7): 372-378.

[11] Bell A M. Future directions in behavioural syndromes research [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, **274**(1611): 755-761.

[12] Colléter M, Brown C. Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups [J]. *Animal Behaviour*, 2011, **81**(6): 1231-1237.

[13] Mazué G P F, Dechaume-Moncharmont F X, Godin J G J. Boldness-exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*) [J]. *Behavioral Ecology*, 2015, **26**(3): 900-908.

[14] Wilson D S, Coleman K, Clark A B, *et al*. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 1993, **107**(3): 250-260.

[15] Réale D, Garant D, Humphries M M, *et al*. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2010, **365**(1560): 4051-4063.

[16] Näslund J, Johnsson J I. State-dependent behavior and alternative behavioral strategies in brown trout (*Salmo trutta* L.) fry [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2016, **70**(12): 2111-2125.

[17] Stamps J A. Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals [J]. *Ecology Letters*, 2007, **10**(5): 355-363.

[18] Adriaenssens B, Johnsson J I. Personality and life-history productivity: consistent or variable association [J]? *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, **24**(4): 179-180.

[19] Yamamoto T, Ueda H, Higashi S. Correlation among dominance status, metabolic rate and otolith size in Masu salmon [J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, **52**(2): 281-290.

[20] Adriaenssens B, Johnsson J I. Shy trout grow faster: exploring links between personality and fitness-related traits in the wild [J]. *Behavioral Ecology*, 2011, **22**(1): 135-143.

[21] Krause J, Ruxton G D. Living in groups [J]. *Behaviour*, 1983, **87**(1): 120-144.

[22] 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.

[23] Romano D, Elayan H, Benelli G, *et al*. Together we stand-analyzing schooling behavior in naive newborn guppies through biorobotic predators [J]. *Journal of Bionic Engineering*, 2020, **17**(1): 174-184.

[24] Cote J, Fogarty S, Sih A. Individual sociability and choosiness between shoal types [J]. *Animal Behaviour*, 2012, **83**(6): 1469-1476.

[25] Bumann D, Rubenstein D, Krause J. Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in the front [J]. *Behaviour*, 1997, **134**(13/14): 1063-1076.

[26] Killen S S, Marras S, Nadler L, *et al*. The role of physiological traits in assortment among and within fish shoals [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:Biological Sciences*, 2017, **372**(1727): 20160233.

[27] Couzin I D, Ioannou C C, Demirel G, *et al*. Uninformed individuals promote democratic consensus in animal groups [J]. *Science*, 2011, **334**(6062): 1578-1580.

[28] Couzin I D, Krause J, Franks N R, *et al*. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move [J]. *Nature*, 2005, **433**(7025): 513-516.

[29] Svartberg K, Tapper I, Temrin H, *et al*. Consistency of personality traits in dogs [J]. *Animal Behaviour*, 2005, **69**(2): 283-291.

[30] Ioannou C C, Dall S R X. Individuals that are consistent in risk-taking benefit during collective foraging [J]. *Scientific Reports*, 2016(6): 33991.

[31] Nakayama S, Harcourt J L, Johnstone R A, *et al*. Who directs group movement? Leader effort versus follower preference in stickleback fish of different personality [J]. *Biology Letters*, 2016, **12**(5): 20160207.

[32] Ding R H. The Fishes of Sichuan, China [M]. Chengdu: Sichuan Scientific & Technical Publishers, 1994: 317-319. [丁瑞华. 四川鱼类志 [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1994: 317-319.]

[33] Fu S J. Effects of group size on schooling behavior in two cyprinid fish species [J]. *Aquatic Biology*, 2016(25): 165-172.

[34] Tang Z H, Wu H, Huang Q, *et al*. The shoaling behavior of two cyprinid species in conspecific and heterospecific groups [J]. *Peer J*, 2017(5): e3397.

[35] 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.

[36] Trompf L, Brown C. Personality affects learning and trade-offs between private and social information in guppies, *Poecilia reticulata* [J]. *Animal Behaviour*, 2014(88): 99-106.

[37] Hasenjager M J, Hoppitt W, Dugatkin L A. Personality composition determines social learning pathways within shoaling fish [J]. *Proceedings of the Royal Society B:Biological Sciences*, 2020, **287**(1936): 20201871.

[38] Fu X. The effects of personality on schooling behavior and growth performance of qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2021: 30-32. [付翔. 个性对中华倒刺鲃集群行为及生长性能

的影响 [D]. 重庆: 重庆师范大学, 2021: 30-32.]
[39] Tien J H, Levin S A, Rubenstein D I. Dynamics of fish shoals: identifying key decision rules [J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2004(6): 555-565.
[40] Cote J, Fogarty S, Brodin T, *et al*. Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish: group composition matters [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, **278**(1712): 1670-1678.
[41] Aimon C, le Bayon N, le Floch S, *et al*. Food deprivation reduces social interest in the European sea bass *Dicentrarchus labrax* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2019, **222**(Pt 3): jeb190553.
[42] Schlaepfer M A, Runge M C, Sherman P W. Ecological and evolutionary traps [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(10): 474-480.
[43] 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.
[44] 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.
[45] Jolles J W, Manica A, Boogert N J. Food intake rates of inactive fish are positively linked to boldness in three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, **88**(4): 1661-1668.
[46] Nyqvist M J, Gozlan R E, Cucherousset J, *et al*. Absence of a context-general behavioural syndrome in a solitary predator [J]. *Ethology*, 2013, **119**(2): 156-166.
[47] Brown C, Irving E. Individual personality traits influence group exploration in a feral guppy population [J]. *Behavioral Ecology*, 2014, **25**(1): 95-101.
[48] McDonald N D, Rands S A, Hill F, *et al*. Consensus and experience trump leadership, suppressing individual personality during social foraging [J]. *Science Advances*, 2016, **2**(9): e1600892.
[49] 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.
[50] 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.
[51] Zhou L Y, Li X M, Fu S J. The effect of predation acclimation on swimming behavior, stress and immune responses of juvenile *Myxocyprinus asiaticus* and *Spinibarbus sinensis* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(5): 1112-1119. [周龙艳, 李秀明, 付世建. 捕食驯化对胭脂鱼和中华倒刺鲃游泳行为、应激和免疫功能的影响 [J]. 水生生物学报, 2021, **45**(5): 1112-1119.]
[52] Jolles J W, King A J, Killen S S. The role of individual heterogeneity in collective animal behaviour [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, **35**(3): 278-291.

PERSONALITY ON COLLECTIVE MOVING CHARACTERISTICS AND FOOD COMPETITIVENESS ABILITY OF QINGBO (*SPINIBARBUS SINENSIS*)

FU Xiang, FU Cheng, FAN Jie, XIAO Ling-Tao and FU Shi-Jian

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

Abstract: In nature, the personality of animals is closely related to its food competitiveness ability, however, personality differences are beneficial to cooperation among group members and the formation of group decision-making. In order to explore the influence of fish personality characteristics (boldness, sociability) on schooling behavior and the potential correlation between personality and food competitiveness ability, juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) was selected to measure boldness, sociability, food competitiveness ability and growth performance in singleton, movement characteristics of individual fish during schooling and food competitiveness ability in schooling. The results indicated: (1) The boldness and sociability of qingbo had a good repeatability, and there was a negative correlation between them. However, there was no correlation between personality and food competitiveness ability. (2) Individuals with high sociability have lower percentage of movement time and synchronization of speed. (3) Individuals who were more active in schooling and farther away from the centroid of the shoal tended to have higher food competition ability. The results suggested that: (1) Sociability of experimental fish is well preserved in schooling, and the personality difference will have an important influence on collective moving characteristics. (2) In schooling behavior, the heterogeneity of movement characteristics of collective members can lead to differences in their food competitiveness ability, which further indicates the importance of individual heterogeneity to group life.

Key words: Personality; Boldness; Sociability; Food competitiveness ability; Collective movement; *Spinibarbus sinensis*