

营养状态和代谢范围对锦鲤幼鱼群体行为的影响

凌鸿 王春花 付世建 曾令清

NUTRITIONAL STATUS AND AEROBIC SCOPE ON GROUP BEHAVIOUR OF JUVENILE GOLDFISH (*CARASSIUS AURATUS*)

LING Hong, WANG Chun-Hua, FU Shi-Jian, ZENG Ling-Qing

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2023.2022.0339>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

群体成员大小差异对不同生境鲤科鱼类集群行为的影响

EFFECT OF BODY SIZE VARIATION OF GROUP MEMBERS ON SHOAL BEHAVIOR OF TWO CYPRINIDS PREFERRING DIFFERENT HABITATS

水生生物学报. 2017, 41(3): 552–559 <https://doi.org/10.7541/2017.71>

金鱼胰蛋白酶原基因的克隆及镉和过氧化氢暴露对其基因表达的影响

MOLECULAR CLONING AND CHARACTERIZATION OF TRYPSINOGEN GENE IN GOLDFISH (*CARASSIUS AURATUS*) AND ITS EXPRESSION PROFILES IN RESPONSE TO CADMIUM AND OXIDATIVE STRESS

水生生物学报. 2018, 42(1): 68–76 <https://doi.org/10.7541/2018.009>

有氧运动训练和摄食对中华倒刺幼鱼力竭运动后代谢特征的影响

THE EFFECT OF AEROBIC EXERCISE TRAINING AND FEEDING ON EXCESS POST-EXERCISE OXYGEN CONSUMPTION IN JUVENILE QINGBO (*SPINIBARBUS SINENSIS*)

水生生物学报. 2017, 41(2): 277–284 <https://doi.org/10.7541/2017.34>

水流对草鱼幼鱼趋光行为的影响

THE EFFECT OF WATER FLOW ON THE PHOTOTAXIS OF JUVENILE GRASS CARP

水生生物学报. 2019, 43(6): 1253–1261 <https://doi.org/10.7541/2019.149>

异育银鲫易钓性的表型基础和生态结果及饥饿响应

THE PHENOTYPIC BASIS, ECOLOGICAL CONSEQUENCES AND FASTING RESPONSES TO ANGLING OF JUVENILE GIBEL CARP (*CARASSIUS AURATUS GIBELIO*)

水生生物学报. 2018, 42(4): 751–761 <https://doi.org/10.7541/2018.092>

基于MATLAB轨迹跟踪研究重金属铜对鲢幼鱼自发游泳行为的影响

THE EFFECT OF COPPER ON THE SWIMMING ABILITY OF JUVENILE SILVER CARP BASED ON MATLAB TRAJECTORY TRACKING

水生生物学报. 2018, 42(1): 148–154 <https://doi.org/10.7541/2018.019>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

doi: 10.7541/2023.2022.0339

营养状态和代谢范围对锦鲤幼鱼群体行为的影响

凌 鸿 王春花 付世建 曾令清

(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)

摘要: 为考察营养状态和代谢范围对鱼类群体行为的影响, 研究以锦鲤(*Carassius auratus*)幼鱼为实验对象, 在 $(25.4 \pm 0.2)^\circ\text{C}$ 条件下先测定其摄食代谢和能量代谢(标准代谢率, SMR; 最大代谢率, MMR)计算代谢范围 ($AS=MMR-SMR$), 再测定5个“营养-AS”处理组的锦鲤鱼群体中的个体空间位置、摄食量及个体特征(如个体游泳速度和加速度)和群体特征(如个体游泳速度同步性、个体间距离、最近邻距离和群体极性)。研究发现: 营养状态、饥饿、代谢范围、摄食和消化对鱼群中的个体空间位置均无影响。饥饿和消化对锦鲤群体的凝聚力并无影响, 但饥饿降低该种鱼群体协调性的现象仅在消化期间存在, 即群体中个体食物获取能力导致消化策略并非相同, 由此引发个体游泳运动同步性更加紊乱, 最终导致群体协调性下降。在正常营养状态的锦鲤群体中, 群体前部的空间可赋予个体获得更多食物资源的生态收益, 但饥饿消除该群体中个体空间分布生态收益的异质性。对照组摄食量与摄食水平与预测剩余的AS呈负相关, 饥饿组摄食量与摄食水平与预测剩余的AS不相关。研究表明: 在正常营养状态的锦鲤群体中, 群体前部的空间可赋予个体获得更多食物资源的生态收益, 但饥饿消除该群体中个体空间分布生态收益的异质性。饥饿和消化对锦鲤群体的凝聚力并无影响, 但饥饿降低该种鱼群体协调性的现象仅在消化期间存在, 即群体中个体食物获取能力导致消化策略并非相同, 由此引发个体游泳运动同步性更加紊乱, 最终导致群体协调性下降。

关键词: 集群行为; 营养状态; 凝聚力; 协调性; 排列

中图分类号: Q178.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2023)06-0958-15



自然界中众多动物个体聚集成群、个体间协调合作从而表现出复杂的群体行为, 是动物在长期自然选择中逐渐进化形成的一种行为策略^[1, 2]。与独居个体相比较, 动物通过调节个体行为而达到与其他群体成员保持配合的群体行为, 可为个体带来更大的生态收益, 但也附加一定的风险代价。例如, 群体行为有利于提高觅食效率^[3-5], 增强防御能力或攻击力以降低被捕食概率^[6-8], 减少游泳运动阻力以减少能量消耗^[9, 10]及提高繁殖效率^[11]。然而, 群体行为增加个体对食物和配偶等资源的竞争强度^[12, 13], 提高群内个体感染寄生虫的概率^[14, 15]。因此, 动物如何平衡群体行为所带来的益处与坏处及处理其与栖息环境之间的关系是行为生态学的重要科学问题之一。

鱼类通过摄食获得营养物质和能量, 为个体的生存、生长、发育和繁殖等生命过程提供物质和能量基础。由于季节更替、逃避捕食者或者种内竞争等因素使得野外条件下鱼类常面临环境中食物资源变动的影响(如饥饿)^[16]。即使在人工养殖条件下, 养殖密度的高低、个体间的竞争和投喂技术等因素也会导致鱼类面临食物资源的变化, 影响鱼类个体的营养状态^[17]。研究显示, 饥饿可以降低鱼类的能量代谢、改变机体组织结构^[18, 19], 降低存活率、繁殖力和酶活性等^[16, 18, 19], 影响鱼类行为并导致其行为策略发生改变^[20-22]。个体的营养状态与其生理行为特征联系密切, 进而影响鱼群的群体行为, 这种影响主要通过行为特征和营养状态的个体间差异影响个体与社会群体之间相互作用而实现的^[23, 24]。

收稿日期: 2022-08-22; **修订日期:** 2022-09-22

基金项目: 国家自然科学基金(31300341); 重庆市自然科学基金(cstc2021jcyj-msxm0498); 重庆市教委科学技术研究项目(KJQN201900540和KJQN202000539)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31300341); the Project of the Natural Science Foundation of Chongqing (cstc2021jcyj-msxm0498); the Science and Technology Research Program of Chongqing Municipal Education Commission (KJQN201900540 and KJQN202000539)]

作者简介: 凌鸿(1993—), 女, 硕士; 研究方向为鱼类生理生态与行为学。E-mail: 1281370395@qq.com

通信作者: 曾令清, E-mail: lingqingzeng@cqu.edu.cn

在鱼类能量代谢研究中, 鱼类的标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)是众多学者的关注点^[25, 26]。SMR是指鱼类在静止、空腹的状态下满足机体正常生理功能的最低能量代谢强度^[26, 27]。在代谢尺度的另一方面, 鱼类能量代谢的最大水平称为最大代谢率(Maximum metabolic rate, MMR), MMR与SMR之间差值称为代谢范围(Aerobic scope, AS=MMR-SMR), 它表示鱼类机体除满足基本生理功能需求外的其他有氧生理活动的最大代谢潜能^[28]。当鱼类个体摄入食物后, 其能量代谢率(即特殊动力作用, Specific Dynamic Action, SDA)明显增加, 挤压了用于其他生理功能(如运动或警惕)的代谢范围^[19]。被某种机体生理活动(如运动、摄食或食物消化)所占据后的代谢范围称之为剩余代谢范围(Remaining AS)。当运动和食物消化两种生理功能同时出现时, 代谢范围因运动和食物消化的挤压作用而明显减少, 潜在影响了个体的生理功能和行为表现^[29]。因此, 对于群体觅食的鱼类而言, 个体在群体中的空间占位和个体行为及群体特征会因上述两种生理功能的协同作用而展现出特定的个体或群体行为特征。

鱼群中每尾鱼所占据的空间位置并非具有相同的生态学优势^[30]。理论上, 饥饿的鱼类个体可能因较强的食欲而去占据群体的前端并抢夺更多的食物^[31, 32]。当鱼类个体的AS越大时, 可分配用于觅食或运动的代谢范围可能越大。因此, AS越大或饥饿个体可能倾向于占据鱼群的前部空间以获得更多的食物。锦鲤(*Carassius auratus*)是一种常见的观赏性鲤科鱼类, 喜集群且具有较强的适应能力, 因此是一种理想的实验动物模型^[33, 34]。为考察营养状态和代谢范围对鱼类群体行为的影响, 本研究以锦鲤幼鱼为实验对象, 厘清代谢范围与鱼群个体空间位置及其食物获取的关系, 探究营养状态(如饥饿和消化)对鱼群中个体空间位置和群体行为的影响, 有助于理解鱼类群行为的生态功能及其与环境变动的关系, 具有重要的理论研究价值。

1 材料与方法

1.1 实验鱼及其驯化

锦鲤购买于重庆市南岸区鱼类养殖基地, 购回后将鱼置于重庆师范大学进化生理与行为学实验室的3个循环控温水槽(长×宽×高=1.2 m×0.55 m×0.55 m, 水量约250 L)中驯化2个月。在驯化期间, 每天用红线虫于早晚(10:00和22:00)对实验鱼饱足投喂一次。为降低循环流水和曝气对鱼摄食的影响, 投喂之前5 min关闭充气泵和水槽的循环水泵,

随后使实验鱼自由摄食30 min。摄食之后用虹吸管清除水槽中剩余饵料、残渣和粪便, 以维持水体环境。最后向驯化水槽补充曝气3 d的自来水, 以维持循环系统中水量维持在正常水位。用充气泵持续向水体中泵入空气, 保持溶氧水平大于7.0 mg/L。使用恒温加热棒以控制水温在(25.4±0.2)℃, 光周期为12 L:12 D。

1.2 实验设计

在驯化2个月后, 选取大小相近、机体健康的760尾[体重(4.61±0.03) g、体长(5.14±0.01) cm]作为实验对象。首先分别测定40尾正常营养状态下的锦鲤和40尾饥饿1周锦鲤的摄食代谢(Specific Dynamic Action, SDA), 构建摄食代谢率与摄食水平、摄食时间和体重的数学方程, 以预测某一体重个体在摄食了一定摄食水平的饵料后的剩余AS。剩余的实验鱼随机分成5个“营养-AS”处理组: 对照组(正常营养状态下3尾高AS+3尾低AS)、饥饿组(饥饿1周的3尾高AS+3尾低AS)、混合1组(饥饿1周的3尾高AS+正常营养状态的3尾低AS)、混合2组(正常营养状态的3尾高AS+饥饿1周的3尾低AS)和混合3组(饥饿1周和正常营养状态下AS相近的锦鲤各3尾)。对于5个“营养-AS”处理组的所有鱼而言, 执行相同的能量代谢测定程序: 对实验鱼进行SMR和MMR测定, 根据体重校正方程对单尾鱼的SMR和MMR进行校正并计算得到其AS; 根据校正后AS进行AS大小组合成一个鱼群, 每个鱼群包括3尾高AS和3尾低AS或等AS的6尾鱼; 分别对单个鱼群的6尾鱼进行背鳍与头部之间的鳞片下不同颜色的VIF(Visible implant fluorescence)荧光标记, 可区分高低AS表型个体, 最后拍摄单个鱼群的群体行为。

1.3 实验方法

SMR 本研究采用实验室自行研制的4台流水式鱼类呼吸代谢仪测定SMR^[35, 36]。每台呼吸代谢仪有10个鱼室, 一个空白室。第1天将每批次的40尾鱼装入呼吸室中隔夜适应12 h以上, 随后在第2天的8:00至第3天的2:00期间, 采用溶氧仪(HQ_{30d}, 美国哈希公司)测定每个呼吸室出水口的溶氧水平并测量流量, 随后计算耗氧率。单尾鱼的SMR以测定期间19个时间点的最小3个耗氧率的平均值表征^[22, 37—39]。实验期间, 实验室环境需保持安静以减少环境噪声和实验人员的测量操作对鱼生理代谢的影响。SMR的计算公式如下所示:

$$\text{SMR} = \Delta\text{O}_2 \times v \quad (1)$$

式中, SMR为标准代谢率(mg/h), ΔO_2 为实验鱼呼吸室出水口的溶氧水平与空白呼吸室出水口的溶氧水平的差值(mg/L)。v为实验呼吸室的水流流量

(L/h), 通过秒表测定装满50 mL容量瓶时间的方式并计算得到该流量, 人为误差控制在1s以内。

MMR 本研究通过“运动力竭法”测定实验鱼的MMR。在SMR测完后, 将单尾鱼放入力竭运动驱赶装置系统中(Φ 外=66 cm、 Φ 内=30 cm, 水深为12 cm, 水体容量约为30 L, 流速大于60 cm/s的圆形水槽)进行力竭运动以诱导出MMR^[36]。鱼在环形跑道进行快速逆流游泳运动, 并对鱼进行人工追赶直至运动力竭。为诱导出实验鱼的MMR, 将鱼置于渔网内空气曝露30s, 随后将鱼迅速转移至1个体积0.52 L的间隙式呼吸室中测量鱼的耗氧率。该呼吸室放置于一个较大的水浴箱内, 水体温度保持稳定(25.0 ± 0.2) $^{\circ}\text{C}$, 通过水泵充氧维持水体饱和的溶氧水平。每间隔10s记录1次呼吸室内部水体的溶氧水平, 测定时间为6min。最后将所有测得的溶氧数据与测定时间进行线性方程拟合, 以获取单尾鱼在整个测定过程中的溶氧水平的平均下降斜率 S_{slope} 。MMR的计算公式如下所示:

$$\text{MMR} = S_{\text{slope}} \times V \times 3600 \quad (2)$$

式中, MMR为最大代谢率(mg/h), S_{slope} 为间隙式呼吸室水中溶氧值的下降斜率(mg/L/s); 3600是时间单位的换算系数; V 为呼吸室的内部体积在扣除鱼体积后的实际水体体积(L), 本研究将1 g鱼的体积定为1 mL。

AS表型分类 由于鱼类的能量代谢率与体重呈非线性关系, 所以需对鱼的体重(BM)、标准代谢率(SMR)和最大代谢率(MMR)求lg转换后的对数值。随后运用软件Statistics7.0软件分别线性拟合 $[\lg(\text{SMR或MMR})=a+b\times\lg(\text{BM})]$ 对数的BM和SMR、BM和MMR, 可得到单尾鱼的SMR和MMR的残差, 从而得到根据体重校正后的SMR和MMR, 最后计算得到单尾鱼的AS(MMR-SMR)。将40尾鱼的AS按大小顺序排列, 筛选出3尾高AS、3尾低AS的锦鲤个体, 组成一个AS差值大于50%的锦鲤鱼群。混合组的实验鱼包括20尾的正常营养状态和20尾的饥饿1周的个体。混合组的AS代谢表型分类包括3种, 混合1组的每个鱼群均包括3尾饥饿

组高AS和3尾对照组低AS锦鲤个体; 混合2组的每个鱼群均包括3尾饥饿组低AS和3尾对照组高AS锦鲤个体; 混合3组的每个鱼群均包括3尾对照组和3尾饥饿组锦鲤, 但两种AS表型之间的AS差值小于10%(表1)。

锦鲤SDA 本研究采用上述鱼类呼吸代谢仪分别测定了40尾正常营养状态和饥饿1周锦鲤的SDA。实验第1天将禁食24h或饥饿1周鱼置于呼吸室过夜驯化12h以上, 于第2天早上8点开始测定摄食前的耗氧率, 5h后在各个呼吸室的投饵孔投喂红线虫。通过预实验可知锦鲤最大摄食量为70条红线虫, 据此设定投喂梯度分别为0、20、40、50和70条红线虫, 每个摄食水平实验鱼样本量为8尾。投喂工作在30min内完成并密闭呼吸室的投饵孔。30min后开始测定单尾鱼的耗氧率(MO_2), 每1h测定1次呼吸室出水口的溶氧水平, 一共测定30h, 以摄食后24h期间的最小3个 MO_2 的平均值表征单尾鱼的SMR。在摄食之后会出现一个 MO_2 的代谢峰值, 为量化SDA反应过程中代谢率的增加量与体重、摄食量的关系, 构建一个多元回归方程来估算特定体重锦鲤幼鱼在特定时间下因摄食特定数量红线虫而增加的 MO_2 。

对照组构建的方程为:

$$\lg \text{MO}_{2\text{increase}} = -0.626 + (-0.010t) + (0.075)B + (0.619\lg \text{BM}) \quad (3)$$

饥饿组构建的方程为:

$$\lg \text{MO}_{2\text{increase}} = -0.466 + (0.045t) + (0.025)B + (0.374\lg 10\text{BM}) \quad (4)$$

式中, $\text{MO}_{2\text{increase}}$ 表示基于SMR的 MO_2 的增加量; t 表示餐后的时间(h); B 是摄食水平(Meal size, %), 所摄饵料湿重除以鱼体重的百分比; BM表示实验鱼的体重(g)。

群体行为 本研究采用高清摄像头拍摄在流水测定仪中锦鲤的群体行为。该装置放于1个四周安装1.5 m高的纯绿色布帘的大水槽之中, 以提供稳定的环境背景并消除外部影响^[36, 38]。为消除

表1 锦鲤能量代谢表型参数

Tab. 1 Energy metabolic parameters of juvenile crucian carp (*Carassius auratus*)

参数 Metabolic rate	对照组 Control group	饥饿组 Fasting group	混合组1 Mixed group 1	混合组2 Mixed group 2	混合组3 Mixed group 3
鱼群数量Fish groups (n)	16	13	12	13	13
SMR (mg/h)	0.91 $\pm$ 0.02	0.64 $\pm$ 0.01	0.89 $\pm$ 0.03	0.86 $\pm$ 0.03	0.88 $\pm$ 0.03
MMR (mg/h)	2.98 $\pm$ 0.04	2.50 $\pm$ 0.05	2.73 $\pm$ 0.05	2.74 $\pm$ 0.08	2.73 $\pm$ 0.03
AS (mg/h)	2.07 $\pm$ 0.05	1.86 $\pm$ 0.03	1.84 $\pm$ 0.06	1.88 $\pm$ 0.06	1.85 $\pm$ 0.03
AS差值Difference in AS (%)	58.51 $\pm$ 3.51	66.54 $\pm$ 4.35	77.80 $\pm$ 6.81	59.94 $\pm$ 6.08	6.27 $\pm$ 1.12

实验装置对实验鱼产生的潜在的生理影响, 将单个锦鲤鱼群轻轻地移至流水测定仪的游泳区中驯化 1h。游泳区的水流速度约为 3 BL/s。此速度由预实验获得, 为锦鲤临界游泳速度的 30%—40%。在驯化结束之后, 先用广角高清摄像头(中国罗技公司)对鱼群的群体行为拍摄 20min, 即摄食前的行为视频。随后用由细管连接到流水游泳仪前端筛板的注射器持续注入 200 条大小相近的红线虫, 整个投喂过程也被拍摄记录, 即摄食期间的行为视频。最后分别在摄食后 1h(30—50min)、2h(90—110min)、3h(150—170min)对鱼群拍摄集群行为, 即摄食后的行为视频。游泳仪的水温(25.0±0.2)℃通过外部大水槽的恒温加热棒控制, 水体的溶氧水平通过水型充氧泵维持接近饱和水平。在每次实验鱼群拍摄完后, 用干净去氯的自来水仔细清洗实验装置, 并更换装置内水体, 以去除水体中的食物信息素对下一个鱼群水槽驯化的潜在影响。

1.4 视频分析及参数计算

将拍摄视频通过视频转码软件格式工厂转码成 AVI 格式, 视频编码选择 MJPEG, 帧率为 15 帧/s。将转码后的视频通过 ImageJ(<https://imagej.nih.gov/ij/>)软件打开, 即可看到该视频每帧中的图片, 在工具栏中选择点工具, 对锦鲤头与身体连接处的背面进行标记, 标记点代表该尾鱼的位置, 根据颜色标记区分 6 尾鱼, 按照筛选的 6 尾鱼进行 1—6 的编号, 按照编号对鱼进行点工具标记, 每 5s 获取一次坐标点, 每个视频获取 20min 的坐标点, 每个鱼群分析 5 个视频, 最后根据坐标数据得到锦鲤的空间排列位置, 以纵轴 y 值的大小对锦鲤群体的前后位置进行排序。锦鲤摄食数量直接通过视频播放器观看, 以统计每尾鱼的实际摄食的红线虫数量。

根据每小组实验鱼的坐标数据根据像素和实物的相对尺寸换算成其实际位置(cm)的坐标点^[36, 40]。之后将各组实验鱼的速度等指标计算出来并汇总到一起。本研究评价锦鲤鱼群的集群行为, 包括个体特征和群体特征, 前者指标包括个体游泳速度(Individual swimming speed, v)和个体游泳加速度(Acceleration, a), 后者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 neighbour distance, NND)和群体极性(Group polarization, P)。相关参数的计算公式如下所示:

个体游泳速度(v , cm/s):

$$v(t) = \sqrt{(x(t) - x(t-1))^2 + (y(t) - y(t-1))^2} / (dt \times 19.5) \quad (5)$$

式中, x_t 和 y_t 是实验鱼在 t 时刻的横、纵坐标点, dt 为每两秒图像间的时间间隔, dt 为 5s, 19.5 表示像素转换值。

加速度(a , cm/s²):

$$a = (v_t - v_{t-1}) / \Delta t \quad (6)$$

式中, v_t 和 v_{t-1} 是实验鱼在 t 时刻和 $t-1$ 时刻的速度, Δt 为时间间隔。加速度评价个体的游泳速度的变速能力。

个体游泳速度同步性(S_v):

$$S_v = 1 - \left| \frac{v_i - v_j}{v_i + v_j} \right| \quad (7)$$

式中, S_v 为个体游泳速度同步性(无单位), v_i 和 v_j 为群中第 i 、 j 鱼的瞬时游泳速度。 S_v 评价个体游泳速度的同步性, 介于 0—1, 该值越大, 个体游泳速度的同步性就越高。

个体间距离(IID, cm):

$$Lv(t) = \sqrt{(Lx(t) - Lx(t-1))^2 + (Ly(t) - Ly(t-1))^2} / (dt \times 19.5) \quad (8)$$

式中, x_t 和 y_t 分别表示在 t 时刻时单尾实验鱼 t 的横、纵坐标点, x_{t-1} 和 y_{t-1} 分别表示在 t 时刻时单尾实验鱼 $t-1$ 的横、纵坐标点。计算出任意两尾鱼间的距离值后, 其中最小的数值即为鱼群中相邻两尾鱼的 NND。

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^[24]。

$$NND(t) = \min_{i \neq j} \sqrt{[x_i(t) - x_j(t)]^2 + [y_i(t) - y_j(t)]^2} \quad (9)$$

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。

群体极性(P): 描述鱼群运动时, 群体中个体的排列情况^[41, 42]

$$P(t) = \frac{1}{N} \left| \sum_{i=1}^N v_i(t) \right| \quad (10)$$

式中, $P(t)$ 表示极性值(0—1), 当群体中所有实验鱼的运动方向在各个方向上相互抵消时, 极性为 0; 当群体中所有实验鱼都朝同一方向运动时, 极性为 1; 极性数值越高, 鱼群的协调能力就越强; N 表示群体成员数量, 本实验中 N 等于 6; i 为实验鱼, $v_i(t)$ 表示该鱼的单位运动矢量, 其方向为 $t-1$ 时刻的位置指向 t

时刻(后1s)的位置。

1.5 数据统计与分析

所有数据先采用Excel进行常规计算,然后采用软件SPSS(Statistical Product and Service Solutions, 19.0)进行统计分析。所有统计的数值均用“平均值±标准误(mean±SE)”表示,显著性水平为 $P<0.05$ 。首先对实验数据进行正态分布检验,再采用双因素方差分析(Two-way analysis of variance)考察营养状态和代谢范围对锦鲤鱼群中个体空间位置以及集群参数的影响,若组间存在显著性差异,再采用单因素方差(One-way analysis of variance)分析考察有氧代谢范围或营养状态组合间的差异,若组内有差异,每一个组内不同摄食消化阶段再进行单因素方差分析。采用Pearson相关性分析考察锦鲤的摄食量、摄食水平与剩余AS、个体空间位置和位置的变化量等参数之间的相关性。

2 结果

2.1 营养状态和代谢范围对个体空间位置的影响

高AS与低AS个体的个体空间平均位置并无差异;对饥饿组、对照组两组间的平均位置和混合3的组内平均位置进行比较,发现营养状态对个体空间位置无影响(图1和表2);通过在投喂红线虫过程的平均位置进行分析,发现食物刺激对鱼群的空间位置也无影响(图1和表2)。

在摄食期间,尽管各组内个体的平均位置没有改变,但在饥饿组中个体与对照组及其他3个混合组比较,饥饿组的总摄食量少于其他组(图2,营养状态: $F=4.880$, $P=0.028$; 代谢范围: $F=6.232$, $P=0.101$; 交互作用: $F=4.260$, $P=0.015$)。在混合3组中,饥饿个体与对照个体的AS相近,饥饿的个体摄食量也低于对照组(图2)。在混合2组中,饥饿的个体获得的食物也更少(图2)。

2.2 剩余AS对个体空间位置的影响

通过在摄食代谢中锦鲤个体增加的 MO_2 ,由SDA曲线可得对照组个体和饥饿组个体达到SDA峰值的平均时间。对照组的到达摄食代谢峰值时间比饥饿组的短,摄食较多的个体摄食峰值较大(图3)。根据SDA曲线构建多元回归方程来估算实验鱼在摄食后增加的 MO_2 ,预测出实验过程中剩余的AS,摄食量和摄食水平与剩余AS关系图如图4所示。除了饥饿组外,其余4个处理组中摄食量与摄食水平平均与剩余AS呈负相关(图4,所有 $P<0.05$),饥饿组摄食量与摄食水平与剩余AS不相关(图4)。

在摄食后3h期间,鱼群中个体的平均位置无显著改变(表3和图5)。对每个组内1号位置占比分析

可知,只有在混合组2中低AS饥饿的个体在1号位的占比高于高AS对照个体(图6)。另外,在对照组中,除了餐后90min,摄食期间、餐后30min、餐后150min的摄食量、摄食水平与锦鲤的个体平均空间位置呈负相关。然而,在饥饿组、混合1组、混合2组、混合3组都不存在个体平均空间位置与摄食量、摄食水平的相关性(表4)。

2.3 营养状态和代谢范围对锦鲤鱼群个体及群体特征的影响

对照组的个体游泳速度与饥饿组及3个混合组均无差异,表明饥饿不改变群体在流水状态下的个

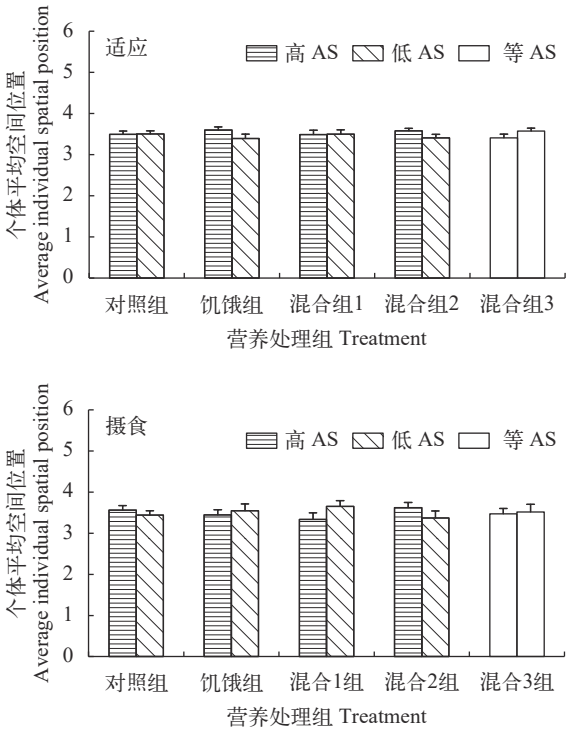


图1 适应和投喂期间营养状态和代谢范围对锦鲤个体平均空间位置的影响

Fig. 1 Effect of fasting and aerobic scope on mean spatial position of individuals in juvenile goldfish during acclimation and feeding

表2 营养状态和代谢范围对鱼群中个体空间位置影响的双因素方差统计结果

Tab. 2 Statistical results of Two-way ANOVA for spatial position of *Carassius auratus* under different aerobic scopes and starvation treatments

时间 Time	营养状态 Nutritional state	代谢范围 Aerobic scope	交互作用 Interaction
适应 Acclimation	$F=0.182$ $P=0.670$	$F=2.697$ $P=0.101$	$F=0.379$ $P=0.539$
摄食 Feeding	$F=0.780$ $P=0.378$	$F=0.152$ $P=0.697$	$F=0.079$ $P=0.778$
餐后30min Postprandial 30min	$F=0.352$ $P=0.553$	$F=0.009$ $P=0.924$	$F=0.079$ $P=0.778$
餐后90min Postprandial 90min	$F=2.584$ $P=0.109$	$F=3.734$ $P=0.054$	$F=0.221$ $P=0.639$
餐后150min Postprandial 150min	$F=3.336$ $P=0.069$	$F=0.108$ $P=0.742$	$F=0.499$ $P=0.480$

体的游泳速度,但是营养状态异质性群体中个体游泳速度会降低;摄食期间的个体的游泳速度,显著低于适应、餐后30min、餐后90min、餐后150min,而在适应期间的个体游泳速度最大;在摄食后的消化阶段,各个组的个体的游泳速度降低(图7和表5)。在适应期间,营养状态不影响个体的加速度,但在

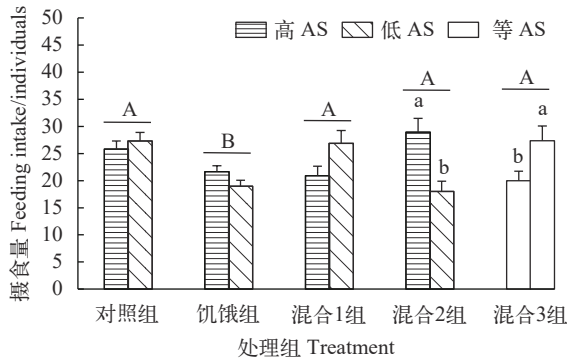


图2 营养状态和代谢范围对锦鲤摄食量的影响

Fig. 2 Effect of fasting and aerobic scope on food intake in goldfish

A, B 表示不同组间具有显著差异 ($P < 0.05$); a, b 表示同一组内具有显著性 ($P < 0.05$)

A and B indicate significant differences in different groups ($P < 0.05$); a and b indicate significant differences in the same group ($P < 0.05$)

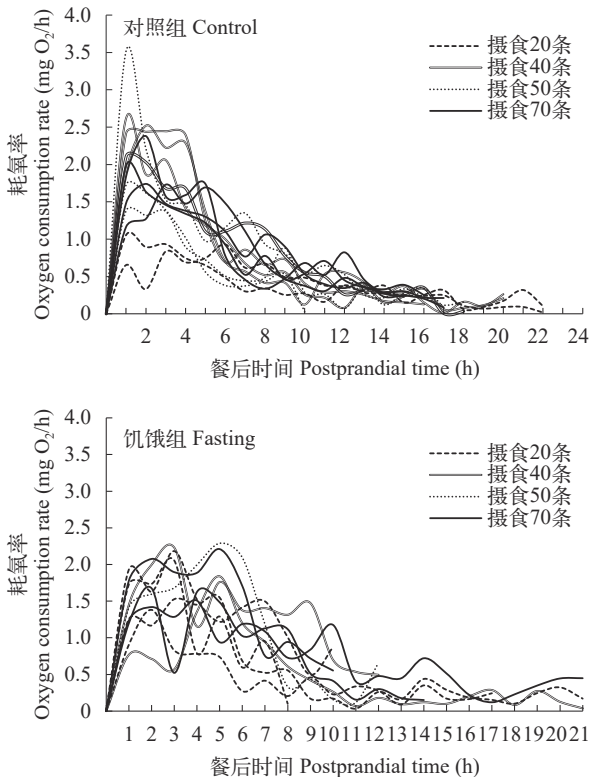


图3 摄食水平对锦鲤餐后耗氧率的影响

Fig. 3 Effect of feeding level on postprandial oxygen consumption rate in goldfish

摄食、消化期间导致个体加速度下降(图7和表5)。

各个组群体之间的IID和NND均无差异(图8和表5)。饥饿组和对照组的游泳速度同步性无显著差异,表明饥饿不影响群体游泳速度的同步性,摄食消化对于对照和饥饿组的游泳速度同步性基本无影响,但是对于营养状态异质性的群体中,存在一定的影响(图8和表5)。饥饿对群体极性无影响,在摄食过程中群体的极性较低;在消化阶段,饥饿组的群体极性低于对照组,且基本摄食消化过程群体的极性下降(图8和表5)。

3 讨论

3.1 代谢范围和营养状态对个体空间位置的影响

鱼类常面临觅食和避免被捕食者攻击两种活动的巨大冲突,为了更好地安全觅食并避免被捕食,鱼类必须能够权衡这些相互冲突的需求^[43]。随饥饿程度的增加,鱼类对食物的需求也相应增加。研究发现,饥饿个体为获取更加丰富优质的食物资源而更经常出现于鱼群的前部或者外围^[44, 45]。例如,相较于那些营养生理正常的个体,在流水环境下饥饿的斜齿鲃(*Rutilus rutilus*)较多地出现在鱼群前部,但是这种现象在2d后消失^[44];在静水环境下,由8尾全部饱足投喂或者全部饥饿的杜氏虹银汉鱼(*Melanotaenia duboulayi*)的鱼群并不存在明显的个体空间位置长期偏好的现象,但混合组(饥饿+饱足)具有个体成员的空间位置偏好现象^[45]。本研究发现,无论是对照组、饥饿组还是三个混合组,群体中个体空间位置均无显著差异,表明代谢范围和饥饿均未导致锦鲤鱼群出现明显的个体空间位置长期占据或偏好的现象。出现该结果的可能原因是在锦鲤群体中,饥饿虽会影响个体的能量代谢、游泳能力及行为表现,饥饿或较大AS的个体应更频繁出现鱼群前部^[46],但在群体活动中,鱼群中个体空间位置是一个复杂的动态过程,还受更多其他因素(如社群等级)的影响,群体内部成员经过相互协调,在短时间内不断调节个体空间位置以均衡个体的运动能量消耗,有利于节约群体运动的能量消耗。

食物获取是鱼类集群的一个重要的明确动机,是对机体能量消耗的必要补充^[3, 47]。本研究发现,饥饿群体的获取食物能力明显低于对照组个体,表明饥饿的锦鲤个体对食物的敏感性和获取能力均降低。该结果与现有研究报道并不一致,多数研究是在实验室静水环境完成的,如金体美鲃(*Pimephales Notatus*)在饥饿的情况下,其觅食率更高^[48]。本研究出现这种现象的可能原因是在流水环境中,短期饥饿的个体分配能量用于食物获取与消化的比例

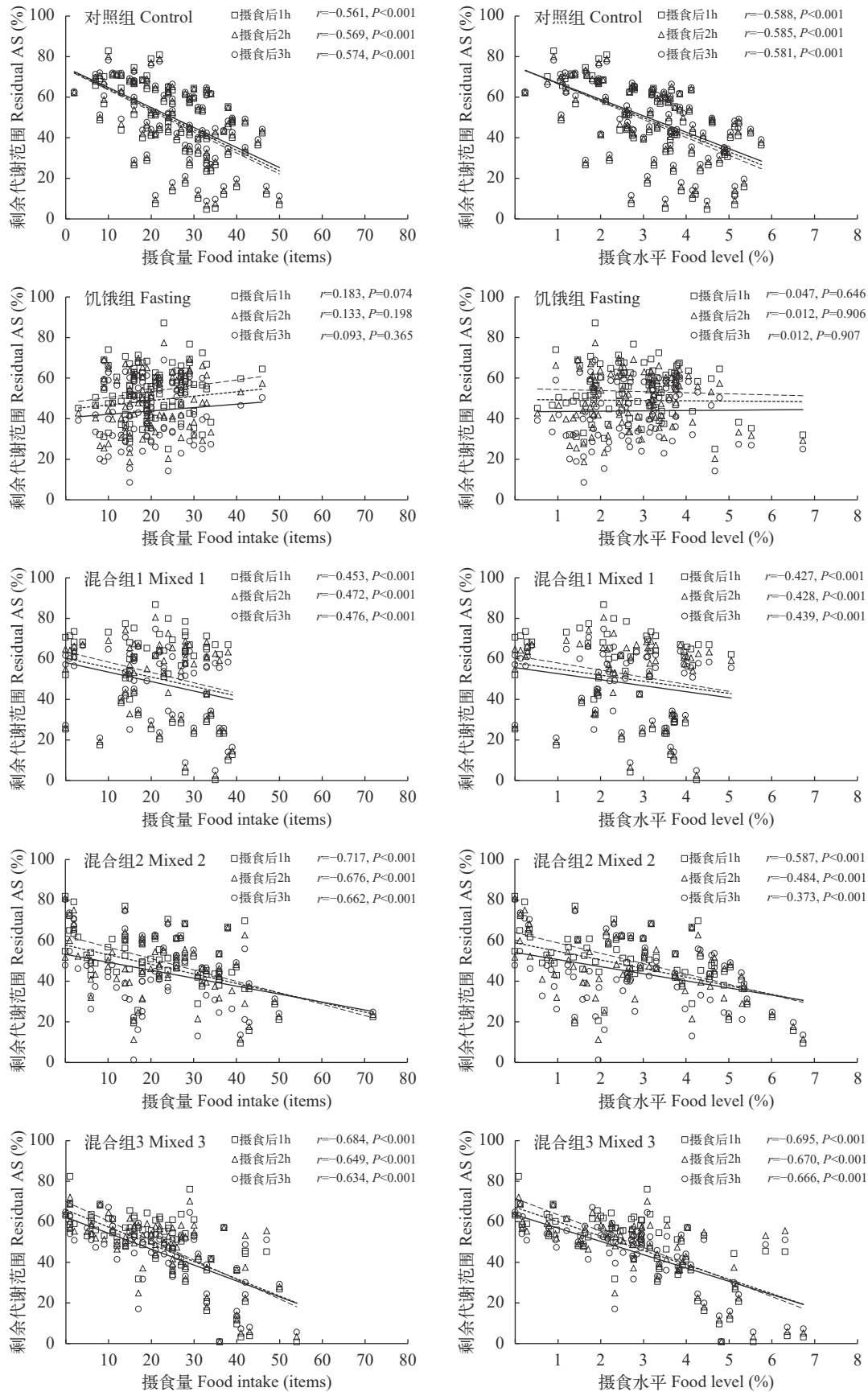


图4 锦鲤剩余代谢范围与摄食量及摄食水平的相关性

Fig. 4 The relationships between remaining aerobic scope and food intake, and food level in juvenile goldfish

较少, 而将更多能量分配于维持群体共同的游泳状态, 也可能是因为短期饥饿使得个体间的社交活动更加频率, 对于流水条件下食物的敏感性和关注度下降。

个体间有氧代谢能力的差异对决定个体在群体中的空间位置至关重要。动物在进行协调群体运动时, 发现部分个体行为减少能量消耗而选择群体的后部位置^[49], 鱼群中的不同空间位置也被证明具有水动力优势^[50-53]。为节约游泳运动过程中的能量损耗, 理论上认为MMR、AS较大的个体可以抵抗自然水体中更高的水流速度^[54], 同时还利用鱼群的前部空间位置以获得更多的食物资源以平衡前部高能量消耗的劣势^[9, 55], 而有氧代谢能力较弱的个体可能占据鱼群后面的位置利用水动力的优势节约能量消耗, 获取食物的概率相应降低。然而,

本研究发现AS的大小并不影响锦鲤个体在群体中的平均位置, 这与中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)的研究结果一致^[39]。这种与理论相悖的可能原因是, 相较于独自生活的个体行为, 集群鱼类有更加复杂的群体成员关系^[12], 这就意味着个体在群体中的空间位置可能还受到生理特征和其他行为(如个体间信息交流)的影响, 而不是仅取决于个体的有氧代谢能力。

3.2 剩余AS与个体空间位置的关系

鱼类在进食后的能量代谢随摄食量的增多而增加, 占据较大部分的AS^[56, 57], 导致用于其他生理功能的剩余AS明显下降, 限制个体的运动能力^[29, 58]。因此, 食物消化对鱼群中个体空间位置的影响需考虑摄食量决定剩余AS的大小, 从生理层面影响鱼类的个体和群体行为表现。研究认为, 个体的摄食越多, 在消化吸收过程中的代谢成本相应越高, 为降低运动成本, 处于消化的鱼类个体会利用鱼群前部个体产生的涡流条件而调整自身的空间位置到群体后部^[10]。内在生理特征、进食动机或食物获取能力与SDA反应之间可能存在相互作用, 在食物充足的情况下, 较高AS的个体偏好鱼群前部并可能会摄取更多食物, 如褐鳟(*Salmo trutta*)幼鱼的研究发现AS越大的个体, 其摄食量越大^[59]。但与较低AS且吃得更多的个体相比, 较大AS的个体由于摄食大量的食物, SDA反应更加明显, 挤压有限的AS, 剩余的AS显著小于那些较小AS的个体, 所以食物消化可在能量代谢层面对鱼类个体空间占位产生影响。

在本研究中, 实验鱼群的不同个体在投饵过程中获得不同量的食物, 由消化引发的SDA必然导致个体AS发生明显的变化, 即个体的剩余AS逐渐减少。在对照组摄食期间, 餐后30min、150min摄食量与平均位置呈负相关, 但在其他处理组中, 没有出现这种相关性, 原因可能是对照组无饥饿处理的个体, 个体虽已禁食24h以上, 但其食欲可能得到一定的恢复, 维持较强的环境食物侦察能力, 表现出较高的食物敏感性, 为了节约能量在鱼群前部摄食的个体移向群体后方, 这与真鳊(*Phoxinus phoxinus*)的研究结果一致^[55]。而在其他处理组中存在饥饿个体, 这里可能存在饥饿个体与AS较大的个体相互竞争群体前方的位置, 导致群体内部个体空间位置交换频繁。

虽然锦鲤在摄食后剩余AS发生明显的规律性变化, 但群体内个体的AS差异并未导致其个体空间位置出现差异, 表明在流水条件下对于6尾锦鲤组成的AS异质性鱼群, 只要剩余的AS足以支持锦

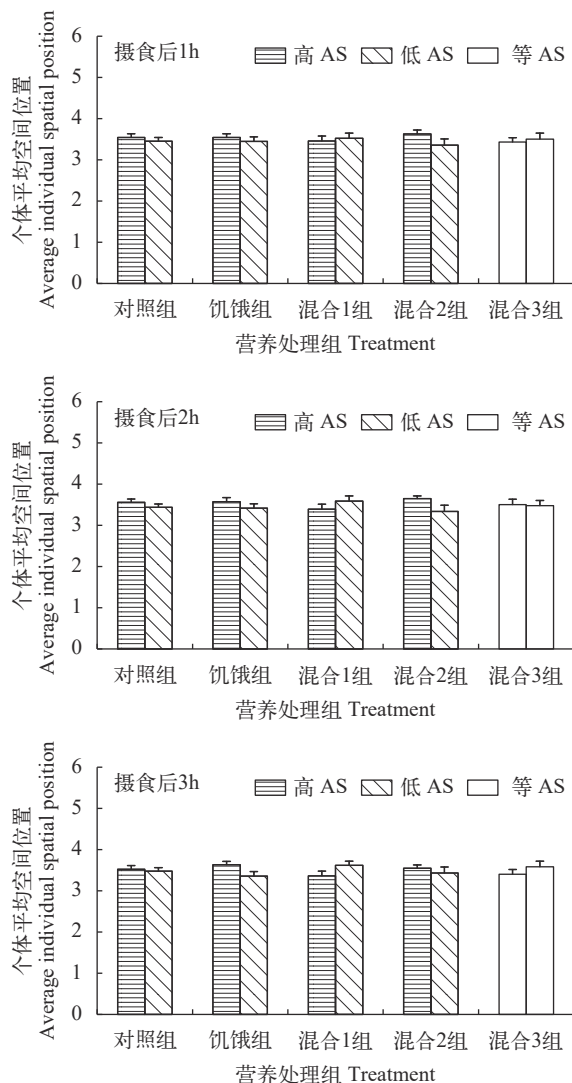


图5 摄食后营养状态和代谢范围对锦鲤幼鱼个体平均空间位置的影响

Fig. 5 Effect of fasting and aerobic scope on mean spatial position of individuals in juvenile goldfish after feeding

鲫在流水中运动,并不考虑自身的能量消耗而去权衡那些具有优势的群体空间位置。这可能是因为锦鲫是人工选择的鱼类品种,其生存环境一般是食物充足,缺乏捕食者,在它们形成一个鱼群的过程中,产生典型的自组织结构。在群体运动过程中,群体间个体通过有效的群体决策,以一个共同目标作为整个鱼群的核心“领导”,而群体中个体间通过协调运动作为“从属”,即在鱼群的共同目标下,出现在群体前端的少数个体只是临时的领导者,很快这个领导地位被群体后部的个体向前取代,所以这样的鱼群可能不存在固定的领导者,或始终统一处在群体前端的个体^[60-63]。这种自组织结构的群体

能够发挥超过单个个体独自所发挥的作用和功能^[63,64]。但在本研究中,个体间的消化策略存在差异,部分鱼的摄食代谢峰值较高,能快速地恢复到基础水平,部分鱼摄食代谢峰值较低,需要更长的时间来消化食物,所以导致个体受SDA时间相对较长,使得通过拟合方程预测摄食后的剩余AS造成个体间存在明显变化规律的差异,因此生理对行为表现的解释清晰程度降低。

3.3 营养状态和餐后时间对于鱼群中个体和群体特征的影响

研究发现,饱足摄食会使得鱼类个体的游泳速度显著减慢,而饥饿个体的游泳能力仍强于处于饱

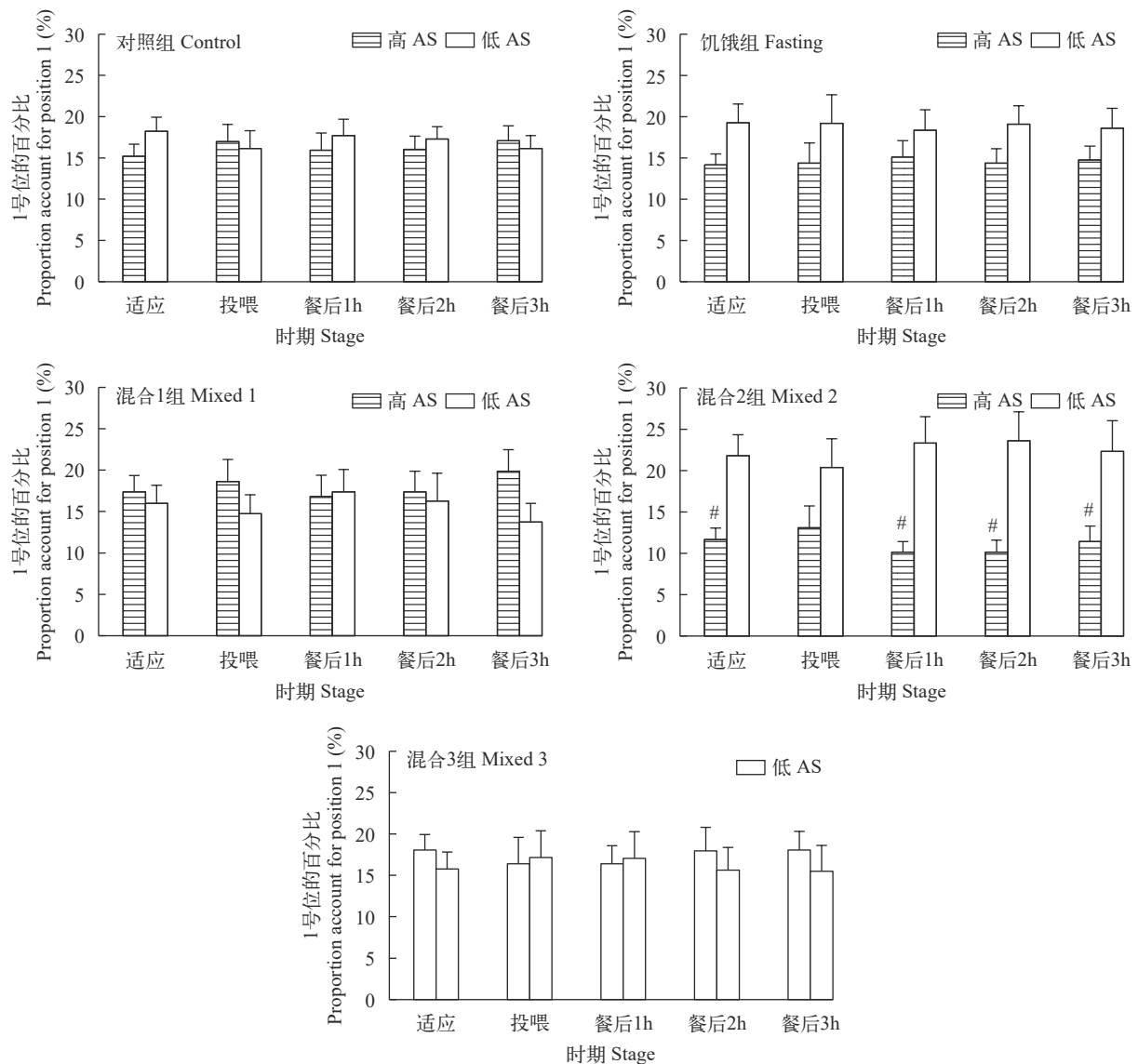


图6 不同处理组的AS表型个体在群体1号位的出现百分比

Fig. 6 The proportion account of AS for position 1 of the different treatments

井字号(#)表示在同一时间段高AS表型个体在1号位置的出现百分比与低AS表型个体存在显著差异($P < 0.05$)

Pound sign (#) means that there is a difference in proportion account for position one between high AS and low AS phenotypes at the same stage ($P < 0.05$)

足消化的个体^[29, 65]。本研究发现适应期间同质型群体的对照组个体游泳速度与饥饿组并无差异,但在摄食期间前者的个体游泳速度高于后者。相比较其他4个时期,对照组和饥饿组在摄食期间的个

体游泳速度处于最小,可能原因是流水环境中食物的出现可能使得鱼群在游泳区的相对空间位置变化较少,从而降低了个体游泳速度。在营养异质型群体中,在同一摄食时期游泳速度无差异;但在适

表 3 摄食量和摄食水平与鱼群中个体空间位置的相关性

Tab. 3 The correlations between food ration, feeding level and mean spatial position

处理组 Treatment	时期 Stage	样本量 Sample size	摄食量 Food intake	摄食水平 Feeding level	剩余AS Remaining AS
对照组 Control	摄食	$n=96$	$r=-0.243; P=0.017$	$r=-0.321; P=0.002$	N/A
	餐后30min	$n=96$	$r=-0.250; P=0.014$	$r=-0.296; P=0.004$	$r=0.140; P=0.183$
	餐后90min	$n=96$	$r=-0.870; P=0.400$	$r=-0.115; P=0.277$	$r=0.099; P=0.350$
	餐后150min	$n=96$	$r=-0.288; P=0.004$	$r=-0.273; P=0.008$	$r=0.213; P=0.042$
饥饿组 Fasting	摄食	$n=96$	$r=0.042; P=0.682$	$r=0.096; P=0.350$	N/A
	餐后30min	$n=96$	$r=0.019; P=0.857$	$r=0.032; P=0.758$	$r=-0.066; P=0.524$
	餐后90min	$n=96$	$r=0.060; P=0.562$	$r=0.017; P=0.869$	$r=0.083; P=0.423$
	餐后150min	$n=96$	$r=0.171; P=0.097$	$r=0.081; P=0.433$	$r=0.057; P=0.582$
混合组1 Mixed 1	摄食	$n=72$	$r=-0.048; P=0.688$	$r=-0.090; P=0.453$	N/A
	餐后30min	$n=72$	$r=0.141; P=0.237$	$r=0.145; P=0.225$	$r=-0.116; P=0.367$
	餐后90min	$n=72$	$r=0.114; P=0.340$	$r=0.070; P=0.560$	$r=-0.296; P=0.019$
	餐后150min	$n=72$	$r=0.163; P=0.172$	$r=0.142; P=0.234$	$r=-0.246; P=0.054$
混合组2 Mixed 2	摄食	$n=78$	$r=-0.081; P=0.480$	$r=-0.080; P=0.488$	N/A
	餐后30min	$n=78$	$r=-0.057; P=0.621$	$r=-0.082; P=0.475$	$r=0.074; P=0.531$
	餐后90min	$n=78$	$r=-0.002; P=0.984$	$r=-0.015; P=0.877$	$r=0.105; P=0.375$
	餐后150min	$n=78$	$r=-0.009; P=0.939$	$r=0.016; P=0.881$	$r=0.144; P=0.220$
混合组3 Mixed 3	摄食	$n=78$	$r=0.003; P=0.977$	$r=0.049; P=0.669$	N/A
	餐后30min	$n=78$	$r=-0.136; P=0.236$	$r=-0.099; P=0.388$	$r=0.052; P=0.651$
	餐后90min	$n=78$	$r=0.069; P=0.548$	$r=0.050; P=0.663$	$r=-0.149; P=0.192$
	餐后150min	$n=78$	$r=0.055; P=0.635$	$r=0.081; P=0.482$	$r=0.024; P=0.833$

注: N/A表示此处无数据

Note: N/A means there is no data here

表 4 位置改变与摄食量、摄食水平及预测剩余AS的相关性

Tab. 4 The correlations between food ration, feeding level, predicted aerobic scope remaining and change in individual position

处理组 Treatment	时期 Stage	样本量 Sample size	摄食量 Food intake	摄食水平 Feeding level	剩余AS Remaining AS
对照组 Control	餐后30min	$n=96$	$r=-0.034; P=0.748$	$r=-0.056; P=0.596$	$r=0.033; P=0.757$
	餐后90min	$n=96$	$r=0.156; P=0.135$	$r=-0.126; P=0.227$	$r=-0.026; P=0.807$
	餐后150min	$n=96$	$r=-0.005; P=0.960$	$r=0.006; P=0.957$	$r=0.045; P=0.671$
饥饿组 Fasting	餐后30min	$n=96$	$r=0.089; P=0.389$	$r=0.065; P=0.532$	$r=0.189; P=0.065$
	餐后90min	$n=96$	$r=0.116; P=0.260$	$r=0.069; P=0.504$	$r=-0.023; P=0.824$
	餐后150min	$n=96$	$r=0.248; P=0.015$	$r=0.184; P=0.073$	$r=-0.057; P=0.579$
混合组1 Mixed 1	餐后30min	$n=72$	$r=0.243; P=0.057$	$r=0.249; P=0.051$	$r=0.167; P=0.194$
	餐后90min	$n=72$	$r=0.247; P=0.053$	$r=0.215; P=0.094$	$r=-0.324; P=0.010$
	餐后150min	$n=72$	$r=0.108; P=0.405$	$r=0.105; P=0.419$	$r=-0.018; P=0.889$
混合组2 Mixed 2	餐后30min	$n=78$	$r=-0.086; P=0.453$	$r=-0.110; P=0.337$	$r=0.037; P=0.745$
	餐后90min	$n=78$	$r=-0.047; P=0.680$	$r=-0.046; P=0.690$	$r=0.020; P=0.863$
	餐后150min	$n=78$	$r=-0.096; P=0.403$	$r=-0.088; P=0.443$	$r=0.253; P=0.025$
混合组3 Mixed 3	餐后30min	$n=78$	$r=-0.167; P=0.144$	$r=-0.186; P=0.103$	$r=-0.099; P=0.388$
	餐后90min	$n=78$	$r=-0.070; P=0.541$	$r=-0.066; P=0.568$	$r=0.050; P=0.663$
	餐后150min	$n=78$	$r=0.005; P=0.966$	$r=0.000; P=0.962$	$r=-0.102; P=0.372$

应阶段3个混合组的个体游泳速度低于同质型群体(对照组和饥饿组)。饱足摄食会使得鱼类个体游泳速度显著减慢,但是并不表现出饥饿个体的游泳能力强于消化个体。在流水状态下锦鲤在摄取食物时花费更多时间保持在固定区域,而不是进行较多

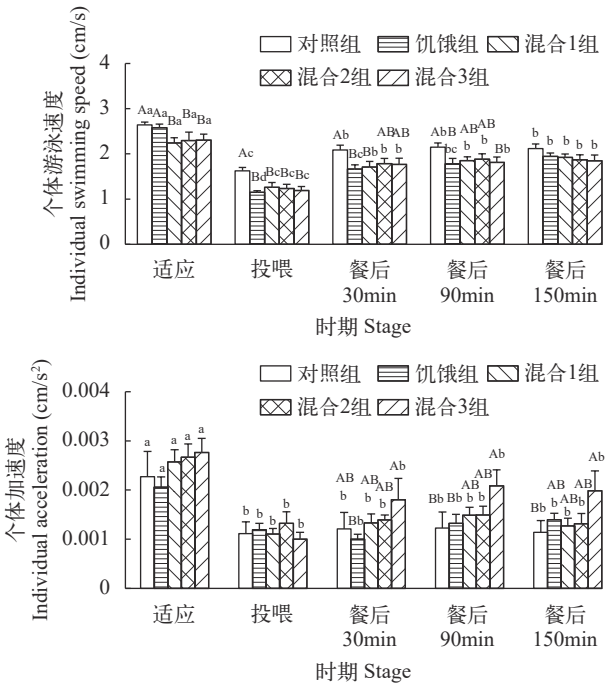


图 7 不同时期和营养状态对锦鲤幼鱼个体游泳速度和个体加速度的影响

Fig. 7 Effect of nutritional state on individual swimming speed and acceleration of juvenile goldfish among different stages

大写字母(A, B)表示同一时期不同组间有显著差异($P < 0.05$);小写字母(a, b)表示同一营养处理组别中在不同时期有显著差异($P < 0.05$);下同

Capital letters (A and B) indicate there are significant differences in parameters among five nutritional treatments at a given stage ($P < 0.05$); lowercase letters (a and b) indicate there are significant differences in parameters within the same nutritional treatment ($P < 0.05$). The same applies below

的前后位置变换去搜寻食物,这可能是鱼群在相近的空间位置共同获得食物,逆流下群体结构维持稳定,从而表现为群体较多地停留在游泳水槽的同一空间部位,明显降低摄食期间的个体游泳速度和群体运动速度。

虽然本研究饥饿群体的平均个体速度与对照组无显著差异,但在3个混合组群体中,不同营养状态的群体成员组成导致群体的移动速度降低。饥饿会导致牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)和欧洲鳗(*Anguilla anguilla*)等群体游泳速度明显降低^[66, 67],而饥饿后食蚊鱼(*Gambusia affinis*)和大西洋鲱(*Clupea harengus*)群体游泳速度增加^[68, 69];另外,饥饿后杜氏虹银汉鱼的群体极性和群体速度无明显变化^[45]。上述研究结果存在明显差异,表明在鱼类群体移动中,营养状态及消化导致群体移动速度产生不一样的结果。而在本研究中,群体结构依赖于个体之间的相互作用,异质型群体可能因为个体间相互作用程度更强而导致群体运动速度降低。

从能量学角度分析,群体中个体间距离越大,群体的能量消耗越多^[10],在静水测定条件下,金体美鳊和大西洋鲱在食物资源丰富的环境中鱼群的个体间距离显著小于饥饿状态下鱼群的个体间距离^[48, 69];在饥饿状态下群体凝聚力下降有助于降低个体对食物资源的竞争^[46]。此外,饥饿群体在饥饿或者食物刺激下,会增加它们的冒险行为,并导致饥饿个体的最近邻距离和平均近邻距离具有增大的趋势^[66]。但在流水状态下,本研究发现饥饿并未影响群体的个体间距离、最近邻距离等群体特征,这与在静水条件下的测定结果存在一定差异。1周的饥饿可能不影响锦鲤鱼群的群体行为,但是营养状态异质型群体中会发生变化。在本研究中,异质型群体的个体游泳速度低于对照组和饥饿组的同质型群体,表现出群体中各个成员间的共同作用影

表 5 营养状态和不同时期对锦鲤幼鱼个体和群体行为影响的双因素方差分析结果

Tab. 5 Two-way ANOVA on spatial characteristics of individual and groups of the *Carassius auratus* under post-time and aerobic metabolism

个体和群体行为参数 Individual and group behaviour parameter	时期 Stage	营养状态 Nutritional state	时期×营养状态Interaction
个体游泳速度 Individual swimming speed (cm/s)	$F=66.436; P<0.001$	$F=9.595; P<0.001$	$F=0.620; P=0.867$
个体加速度 Individual acceleration (cm/s ²)	$F=17.546; P<0.001$	$F=3.258; P=0.012$	$F=0.544; P=0.922$
游泳速度同步性 Synchronization of speed	$F=6.804; P<0.001$	$F=7.082; P<0.001$	$F=0.794; P=0.693$
个体间的距离 Inter-individual distance (cm)	$F=0.838; P=0.502$	$F=2.170; P=0.072$	$F=1.602; P=0.067$
最近邻距离 Nearest neighbour distance (cm)	$F=1.037; P=0.388$	$F=3.329; P=0.011$	$F=0.637; P=0.853$
群体极性 Group polarization	$F=31.002; P<0.001$	$F=7.644; P<0.001$	$F=0.613; P=0.873$

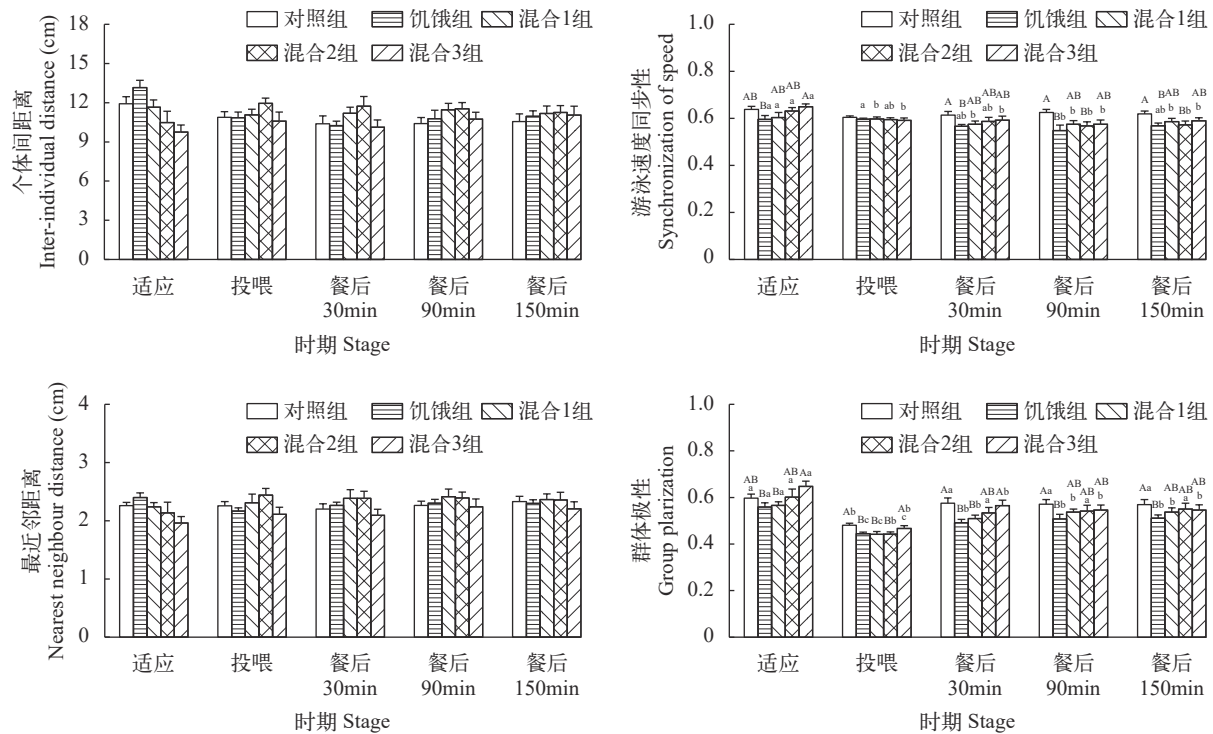


图 8 不同时期下营养状态对锦鲤幼鱼群体特征的影响

Fig. 8 Effect of nutritional state on group characteristics of juvenile goldfish among different stages

响群体运动。5个处理组群体在不同时期的个体间距离和最近邻距离均无显著差异,这可能是符合鱼类个体的平行原则,即和组内成员在一起时,保持一定的距离平行移动,在群体中每个个体的运动速度将会与它周围的个体速度趋同,每个个体将向周围个体的中心移动^[70]。

4 结论

本研究发现,营养状态和代谢范围对锦鲤群体中的个体空间位置无影响。饥饿和消化对锦鲤群体的凝聚力并无影响,在消化期间饥饿会降低该种鱼群体的协调性,即群体中个体间食物获取能力的差异导致消化速率并不相同,由此引发个体游泳运动更加混乱,最终导致群体的协调性下降。上述研究结果是从锦鲤的营养状态和能量代谢层面去研究二者对鱼类集群行为的影响特征,为今后流水状态下鱼类群体行为研究提供重要基础资料。

参考文献:

- [1] Delcourt J, Poncin P. Shoals and schools: back to the heuristic definitions and quantitative references [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2012, **22**(3): 595-619.
- [2] Shang Y C. Ethology [M]. Beijing: Peking University Press, 2005: 160-174. [尚玉昌. 动物行为学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 2005: 160-174]
- [3] 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.
- [4] Clark C W, Mangel M. The evolutionary advantages of group foraging [J]. *Theoretical Population Biology*, 1986, **30**(1): 45-75.
- [5] Creel S, Creel N M. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus* [J]. *Animal Behaviour*, 1995, **50**(5): 1325-1339.
- [6] Treherne J E, Foster W A. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the trawler effect [J]. *Animal Behaviour*, 1981, **29**(3): 911-917.
- [7] Magurran A E. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 1990, **27**(2): 51-66.
- [8] Fels D, Rhisiart A A, Vollrath F. The selfish crouton [J]. *Behaviour*, 1995, **132**(1/2): 49-55.
- [9] Killen S S, Marras S, Steffensen J F, et al. Aerobic capacity influences the spatial position of individuals within fish schools [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, **279**(1727): 357-364.
- [10] 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.
- [11] Westneat D F, Walters A, McCarthy T M, et al. Alternative mechanisms of nonindependent mate choice [J]. *Animal Behaviour*, 2000, **59**(3): 467-476.
- [12] Krause J, Ruxton G D. Living in Groups [M]. Oxford:

- Oxford University Press, 2002.
- [13] Webster M M, Hart P J B. Subhabitat selection by foraging threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): previous experience and social conformity [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2006, **60**(1): 77-86.
- [14] Brown C R, Brown M B. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*) [J]. *Ecology*, 1986, **67**(5): 1206-1218.
- [15] Van Vuren D. Ectoparasites, fitness, and social behaviour of yellow-bellied marmots [J]. *Ethology*, 1996, **102**(4): 686-694.
- [16] McCue M D. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2010, **156**(1): 1-18.
- [17] Kim M K, Lovell R T. Effect of restricted feeding regimens on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds [J]. *Aquaculture*, 1995, **135**(4): 285-293.
- [18] Zeng L Q, Li F J, Li X M, *et al.* The effects of starvation on digestive tract function and structure in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2012, **162**(3): 200-211.
- [19] Zeng L Q, Fu S J, Li X M, *et al.* Physiological and morphological responses to the first bout of refeeding in southern catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2014, **184**(3): 329-346.
- [20] Pulgar J, Bozinovic F, Ojeda F P. Behavioral thermoregulation in the intertidal fish *Girella laevis* (Kyphosidae): The effect of starvation [J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 1999, **32**(1): 27-38.
- [21] Killen S S, Marras S, McKenzie D J. Fuel, fasting, fear: Routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects in risk-taking in individual juvenile European sea bass [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, **80**(5): 1024-1033.
- [22] Killen S S, Fu C, Wu Q Y, *et al.* The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food deprivation [J]. *Functional Ecology*, 2016, **30**(8): 1358-1365.
- [23] 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.
- [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] Burton T, Killen S S, Armstrong J D, *et al.* What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences [J]? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, **278**(1724): 3465-3473.
- [26] Chabot D, Steffensen J F, Farrell A P. The determination of standard metabolic rate in fishes [J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, **88**(1): 81-121.
- [27] Metcalfe N B, Van Leeuwen T E, Killen S S. Does individual variation in metabolic phenotype predict fish behaviour and performance [J]? *Journal of Fish Biology*, 2016, **88**(1): 298-321.
- [28] Norin T, Clark T D. Measurement and relevance of maximum metabolic rate in fishes [J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, **88**(1): 122-151.
- [29] Fu S J, Cao Z D, Zeng L Q, *et al.* Fish Locomotion: Strategy and Adaptive Evolution [M]. Beijing: Science Press, 2014. [付世建, 曹振东, 曾令清, 等. 鱼类游泳运动-策略与适应性进化 [M]. 北京: 科学出版社, 2014]
- [30] 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 of London series B, Biological Sciences*, 2017, **372**(1727): 20160233.
- [31] Krause J, Bumann D, Todt D. Relationship between the position preference and nutritional state of individuals in schools of juvenile roach (*Rutilus rutilus*) [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1992, **30**(3): 177-180.
- [32] Krause J, Reeves P, Hoare D. Positioning behaviour in roach shoals: the role of body length and nutritional state [J]. *Behaviour*, 1998, **135**(8/9): 1031-1039.
- [33] Chen Y P, Cao Z D, Fu S J. Social status of juvenile *Carassius auratus* and its relationship with standard metabolic rate, critical swimming speed and blood glucose concentration [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(7): 1940-1945. [陈永鹏, 曹振东, 付世建. 锦鲤幼鱼的社群等级地位及其与标准代谢率、血糖和临界游泳能力的关系 [J]. 生态学报, 2010, **30**(7): 1940-1945.]
- [34] Pang X, Cao Z D, Fu S J. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2011, **159**(3): 253-260.
- [35] Zeng L Q, Wang L, Wang G N, *et al.* The relationship between growth performance and metabolic rate flexibility varies with food availability in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2017, **121**: 56-63.
- [36] 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.]
- [37] Zeng L Q, Fu C, Fu S J. The effects of temperature and

- food availability on growth, flexibility in metabolic rates and their relationships in juvenile common carp [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2018(217): 26-34.
- [38] 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.]
- [39] Zeng L Q, Fu C, Fu S J. Does aerobic capacity predict the spatial position of individuals within schools in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2017(214): 1-12.
- [40] 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. [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.]
- [41] Miller N, Gerlai R. From schooling to shoaling: patterns of collective motion in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. *PLoS One*, 2012, **7**(11): e48865.
- [42] 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.
- [43] Milinski M, Heller R. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) [J]. *Nature*, 1978, **275**(5681): 642-644.
- [44] Krause J. The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study [J]. *Oecologia*, 1993, **93**(3): 356-359.
- [45] Hansen M J, Schaerf T M, Krause J, *et al.* Crimson spotted rainbowfish (*Melanotaenia duboulayi*) change their spatial position according to nutritional requirement [J]. *PLoS One*, 2016, **11**(2): e0148334.
- [46] Robinson C, Pitcher T. Hunger motivation as a promoter of different behaviours within a shoal of herring: selection for homogeneity in fish shoal [J]? *Journal of Fish Biology*, 1989, **35**(3): 459-460.
- [47] Barelli C, Boesch C, Heistermann M, *et al.* Female white-handed gibbons (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority of access to food resources [J]. *Behaviour*, 2008, **145**(7): 965-981.
- [48] Morgan M J. The influence of hunger, shoal size and predator presence on foraging in bluntnose minnows [J]. *Animal Behaviour*, 1988, **36**(5): 1317-1322.
- [49] Cutts C, Speakman J. Energy savings in formation flight of Pink-footed Geese [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1994, **189**(1): 251-261.
- [50] Weihs D. Hydromechanics of fish schooling [J]. *Nature*, 1973, **241**(5387): 290-291.
- [51] Herskin J, Steffensen J F. Energy savings in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds [J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, **53**(2): 366-376.
- [52] Svendsen J C, Skov J, Bildsøe M, *et al.* Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions [J]. *Journal of Fish Biology*, 2003, **62**(4): 834-846.
- [53] Liao J C. A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2007, **362**(1487): 1973-1993.
- [54] Claireaux G, Lefrançois C. Linking environmental variability and fish performance: integration through the concept of scope for activity [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2007, **362**(1487): 2031-2041.
- [55] McLean S, Persson A, Norin T, *et al.* Metabolic costs of feeding predictively alter the spatial distribution of individuals in fish schools [J]. *Current Biology*, 2018, **28**(7): 1144-1149.e4.
- [56] Secor S M. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2009, **179**(1): 1-56.
- [57] Dupont-Prinet A, Claireaux G, McKenzie D J. Effects of feeding and hypoxia on cardiac performance and gastrointestinal blood flow during critical speed swimming in the sea bass *Dicentrarchus labrax* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2009, **154**(2): 233-240.
- [58] Priede I G. *Metabolic Scope in Fishes* [M]. Fish Energetics. Dordrecht: Springer Netherlands, 1985: 33-64.
- [59] Auer S K, Salin K, Anderson G, *et al.* Aerobic scope explains individual variation in feeding capacity [J]. *Bio-bio Letters*, 2015, **11**(11): 20150793.
- [60] Parrish J K, Viscido S V, Grünbaum D. Self-organized fish schools: an examination of emergent properties [J]. *The Biological Bulletin*, 2002, **202**(3): 296-305.
- [61] Couzin I D, Krause J. *Self-organization and Collective Behavior in Vertebrates* [M]. Advances in the Study of Behavior. Amsterdam: Elsevier, 2003: 1-75.
- [62] Mamei M, Menezes R, Tolksdorf R, *et al.* Case studies for self-organization in computer science [J]. *Journal of Systems Architecture*, 2006, **52**(8/9): 443-460.
- [63] Gautrais J, Jost C, Theraulaz G. Key behavioural factors in a self-organised fish school model [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 2008, **45**(5): 415-428.
- [64] Parrish J K. Using behavior and ecology to exploit schooling fishes [J]. *Environmental Biology of Fishes*,

- 1999, **55**(1/2): 157-181.
- [65] Hansen M J, Schaerf T M, Ward A J W. The effect of hunger on the exploratory behaviour of shoals of mosquitofish *Gambusia holbrooki* [J]. *Behaviour*, 2015, **152**(12-13): 1659-1677.
- [66] Gwak W S, Seikai T, Tanaka M. Evaluation of starvation status of laboratory-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles based on morphological and histological characteristics [J]. *Fisheries Science*, 1999, **65**(3): 339-346.
- [67] Rodríguez A, Gisbert E, Rodríguez G, *et al.* Histopathological observations in European glass eels (*Anguilla anguilla*) reared under different diets and salinities [J]. *Aquaculture*, 2005, **244**(1-4): 203-214.
- [68] Robinson C J, Pitcher T J. The influence of hunger and ration level on shoal density, polarization and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L. [J]. *Journal of Fish Biology*, 1989, **34**(4): 631-633.
- [69] Herbert-Read J E. Understanding how animal groups achieve coordinated movement [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2016, **219**(19): 2971-2983.
- [70] Zhou Y Q. Applied Fish Ethology [M]. Beijing: Science Press, 2011: 181-182. [周应祺. 应用鱼类行为学 [M]. 北京: 科学出版社, 2011: 181-182.]

NUTRITIONAL STATUS AND AEROBIC SCOPE ON GROUP BEHAVIOUR OF JUVENILE GOLDFISH (*CARASSIUS AURATUS*)

LING Hong, WANG Chun-Hua, FU Shi-Jian and ZENG Ling-Qing

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

Abstract: In order to investigate the effects of nutritional status and metabolic range on group behavior of fish, juvenile crucian carp (*Carassius auratus*) was conducted as the animal model, and its feeding metabolism (specific dynamics, SDA) and metabolic rates (Standard Metabolic Rate, SMR; Maximum Metabolic Rate, MMR) was determined to calculate metabolic scope ($AS=MMR-SMR$) at $(25.4\pm0.2)^{\circ}\text{C}$. Based on the combination of nutritional state and AS, five ‘nutritional state plus AS’ treatments were determined for their individual spatial position within a group, feeding intake, individual characteristics (e.g., individual swimming speed and acceleration), and group characteristics (e.g., synchronization of speed, inter-individual distance, nearest neighbour distance, and group polarization). Our results showed that nutritional status, starvation, aerobic scope, feeding and digestion had no effect on individual spatial position within a group. Starvation and digestion did not affect the group cohesiveness of juvenile crucian carp, but starvation reduced the group coordination of this species only during digestion, i.e., difference in individual food acquisition ability led to a different digestion strategy among group-mates, resulting in a lower synchronization of speed and eventually a decrease in group coordination. In the control group, the space in the front of the group confers the ecological advantage of individuals to obtain more food items, but starvation eliminated this ecological advantage in the front of the group. The feeding intake and feeding level of the control group were negatively correlated with the predicted remaining AS, and which of the starvation group were not correlated with the predicted remaining AS. Our results suggested that both the nutritional status and aerobic scope had no effect on the individual spatial position within schooling in gold fish. Occupying the spatial position at the front of the school can confer to the ecological benefits (e.g., more food resources), but starvation eliminates the heterogeneity of ecological benefits of individual spatial position distribution within the school. Starvation and digestion have no effect on group cohesion of the goldfish, but the phenomenon that starvation reduces the group coordination only appeared during the digestion stage. Individual difference in ability to obtain food within the group may lead to different digestive strategies among group-mates, resulting in more disordered swimming align of individuals, and finally leads to the decline of group coordination.

Key words: Group behaviour; Nutritional state; Cohesion; Coordination; Align