

鱼群中饥饿个体比例和模拟捕食风险对德玛森小岩鲷群体行为的影响

张娜 李佳倩 付成 付世建

PERCENTAGE OF STARVED INDIVIDUALS IN A GROUP AND SIMULATED PREDATION RISK ON THE COLLECTIVE BEHAVIOR OF *CHINDONGO DEMASONI*

ZHANG Na, LI Jia-Qian, FU Cheng, FU Shi-Jian

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2023.2022.0378>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

捕食驯化对胭脂鱼和中华倒刺游泳行为、应激和免疫功能的影响

THE EFFECT OF PREDATION ACCLIMATION ON SWIMMING BEHAVIOR, STRESS AND IMMUNE RESPONSES OF JUVENILE *MYXOCYPRINUS ASIATICUS* AND *SPINIBARBUS SINENSIS*

水生生物学报. 2021, 45(5): 1112–1119 <https://doi.org/10.7541/2021.2020.015>

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>

四种鲤科鱼类对捕食胁迫行为响应的种间比较

INTERSPECIFIC COMPARISON OF THE BEHAVIORAL RESPONSES TO PREDATION STRESS IN FOUR CYPRINIDS

水生生物学报. 2021, 45(5): 1154–1163 <https://doi.org/10.7541/2021.2020.285>

岩原鲤遗传多样性和种群历史动态研究

STUDY ON GENETIC DIVERSITY AND POPULATION HISTORICAL DYNAMICS OF *PROCYPRIS RABAUDI* (TCHANG) ENDEMIC IN THE UPPER YANGTZE RIVER

水生生物学报. 2020, 44(2): 330–338 <https://doi.org/10.7541/2020.040>

大亚湾养殖鱼类寄生车轮虫的种类组成与季节动态

SPECIES COMPOSITION AND SEASONAL DYNAMICS OF PARASITIC TRICHODINIDS OF CULTURED FISHES IN DAYA BAY

水生生物学报. 2020, 44(6): 1256–1262 <https://doi.org/10.7541/2020.146>

基于线粒体DNA控制区序列的重庆岩原鲤人工养殖群体遗传多样性分析

ANALYSIS ON GENETIC DIVERSITY OF CULTURED ROCK CARP (*PROCYPRIS RABAUDI*) FROM CHONGQING CITY BASED ON THE MTDNA D-LOOP SEQUENCES

水生生物学报. 2021, 45(4): 846–850 <https://doi.org/10.7541/2021.2020.082>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

doi: 10.7541/2023.2022.0378

鱼群中饥饿个体比例和模拟捕食风险对德玛森小岩鲷群体行为的影响

张 娜 李佳倩 付 成 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: 研究旨在探讨同质(所有个体均正常摄食或饥饿)或异质(由不同饥饿个体比例组成的鱼群)鱼群的隐蔽所利用及觅食行为差异, 以及上述行为对模拟捕食刺激的响应。实验选取喜好集群的德玛森小岩鲷(*Chindongo demasoni*)幼鱼为研究对象, 以设置了隐蔽所臂和食物臂的六臂迷宫为竞技场, 考察不同饥饿个体比例鱼群(8尾成员, 分别为8F0S、7F1S、4F4S、1F7S和0F8S, F为正常投喂个体, S为饥饿个体), 在自发状态及遭遇模拟捕食刺激下在迷宫不同区域的分布和成群动态。研究发现: (1)8F0S鱼群偏好隐蔽所臂; 随着鱼群饥饿个体成员比例上升, 鱼群在食物臂分布呈线性增加趋势, 0F8S鱼群在隐蔽所臂和食物臂的分布已不再存在差异; (2)隐蔽所臂的鱼群成群频率随饥饿鱼比例的上升呈下降趋势, 但食物臂的鱼群成群频率并未随饥饿鱼比例上升而上升, 且鱼群单次持续时间和总体时间占比均不受鱼群内部饥饿个体占比的影响; (3)模拟捕食刺激导致实验鱼在隐蔽所臂分布显著上升, 应激状态下几乎所有集群均发生在隐蔽所臂, 且该变化不受鱼群组成的影响。研究表明: (1)在陌生环境下德玛森小岩鲷的行为策略是优先避敌, 其次才是营养需求; (2)在实验条件下德玛森小岩鲷的集群行为可能主要由多数群体成员共同决定。

关键词: 成群动态; 捕食压力; 集群; 鱼群组成; 德玛森小岩鲷

中图分类号: Q178.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2023)06-0989-08



觅食是动物最重要的行为之一, 动物通过觅食活动为机体提供营养物质^[1,2]。当食物资源匮乏时, 不良的营养状况还会造成动物机体运动性能和逃避捕食者能力的下降^[3]。因此鱼类通常会增加觅食活动以避免遭受饥饿胁迫^[4]。然而, 频繁的觅食活动不仅会加剧能量的消耗, 还会导致被捕食者发现的概率上升^[5]。因此, 鱼类在觅食和生存之间存在权衡, 而自身营养状况可能成为影响该权衡平衡点的重要因素^[6]。此外, 环境中的捕食压力同样可能影响该权衡^[7,8]。因此, 鱼类如何衡量机体能量储备状况和捕食压力, 评估风险并调整相应的反捕食策略, 与其生存和繁衍息息相关。

动物常通过集群行为来有效地提高觅食效率并降低被捕食的风险^[9,10]。例如鱼群在遭遇饥饿或捕食压力时, 通常会在成群的频率和持续时间等集群特征上发生改变, 以应对饥饿或捕食胁迫^[4,11,12]。

以往有关饥饿和捕食压力对鱼群成群动态影响的研究主要关注同质性鱼群(例如, 群体中全部为饥饿成员)的行为变化。然而在自然界中, 早期生活史及资源竞争能力的个体差异使得鱼群中不同成员很可能在饥饿程度上存在差异, 个体间进行觅食和避敌行为的生态收益和代价也会因此而不同。既然群体中不同成员的利益可能存在严重分歧, 那此时群体形态如何变化, 群体如何决策则是非常有意义的科学问题。由此, 研究饥饿个体占比不同鱼群的集群行为具有重要的生态学意义, 然而相关研究却鲜见报道。

为了探知饥饿个体占比对鱼群成群动态的影响, 本研究选取喜好集群生活的德玛森小岩鲷(*Chindongo demasoni*)幼鱼为实验对象。德玛森小岩鲷为慈鲷科, 小岩鲷属, 原产自非洲坦桑尼亚的 Malawi 湖, 为淡水、底栖、热带鱼类, 生境结构复

收稿日期: 2022-09-07; 修订日期: 2022-12-30

基金项目: 国家自然科学基金(31670418和31700340); 重庆市自然科学基金(cstc2021jcyj-msxmX0835)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670418 and 31700340); the Natural Science Foundation of Chongqing (cstc2021jcyj-msxmX0835)]

作者简介: 张娜(1998—), 女, 硕士研究生; 主要研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: 394988542@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@cqu.edu.cn

杂^[13]。研究采用设置了隐蔽所臂和食物臂的六臂迷宫,观测无干扰及捕食刺激[白鹭(*Egretta garzetta*)模型]条件下不同鱼群(8尾构成一个鱼群,共包含5种鱼群,其中饥饿个体分别占0、1、4、7和8尾)在迷宫不同区域(包括隐蔽所臂、食物臂、空白臂和中心区域)的分布状况、群体成群频率和持续时间等集群参数。本研究旨在探究(1)鱼群的空间分布和成群动态是否受鱼群中饥饿个体占比的影响?(2)饥饿个体占比不同的鱼群对捕食风险的反应是否存在差异?(3)通过鱼群组成和行为反应的关联探讨鱼群决策的可能机制。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源及驯化

德玛森小岩鲷幼鱼购于当地市场。将实验鱼放入实验室自净化循环控温水槽[(25±1)℃,容水量约150 L]中驯养3周,实验用水为曝气24h的自来水,使用充气泵增氧保证溶氧水平≥7 mg/L,日换水量约为水体的10%,光周期为12L:12D。在驯养期间每日9:00用商业颗粒饲料饱足投喂1次,1h后用虹吸法清除残饵与粪便。

1.2 实验装置

本实验的装置为实验室自制六臂径向迷宫(图1)^[12]。该迷宫由1.5 cm厚的白色PVC板组成,中心区域是一个边长为20 cm的规则六边形,周围为6个长方形的辐射臂(长42 cm×宽20 cm×高20 cm)。迷宫内部覆盖一层白色广告纸,以减少外界干扰。将塑料水草和鹅卵石随机放入迷宫的一个臂中作为隐蔽所臂,再将自制食物供给装置随机固定在迷宫的另外任一臂中作为食物臂^[14]。在实验时,水深

保持在10 cm^[12],温度控制在(25±1)℃。将高清摄像头(罗技C920)安装在装置正上方进行拍摄。

1.3 实验方案

驯养结束后挑选身体健康,大小接近的德玛森小岩鲷幼鱼[体重:(1.66±0.54) g; 体长:(4.21±0.54) cm]用于后续正式的实验测定。分别选取饥饿(禁食10d)或正常摄食(禁食24h)的实验鱼组成5种不同的异质性鱼群(5种鱼群正常摄食和饥饿鱼比例分别为:8:0、7:1、4:4、1:7和0:8,以下简称8F0S、7F1S、4F4S、1F7S和0F8S, F为正常投喂个体, S为饥饿个体)。将实验鱼群(每组8尾)带水转移到迷宫中心区域的适应装置(不透明塑料管,直径约15 cm)中适应10min,随后小心移除适应装置进行20min拍摄。在拍摄的第17min通过移动金属杆控制捕食者白鹭(*Egretta garzetta*)模型(白鹭标本,长28 cm,固定在一根金属杆的一端)在迷宫上方实现盘旋和俯冲,对实验鱼进行持续10s的模拟捕食刺激^[14]。每种鱼群组成测定8个重复。视频经格式转换后使用Matlab分析以获取每尾实验鱼的位置,用于评估迷宫中每个部分(中心区域和每个臂)中包含的个体数量^[15]。视频的前10min作为不同鱼群在无干扰条件下的成群动态,而模拟捕食刺激前后1min的数据^[16]用来比较捕食风险对不同鱼群成群动态的影响。

1.4 实验参数的计算

臂密度:每个区域(分隐蔽所臂、食物臂、空白臂和中心区域)平均每帧视频所含个体数。鱼群成群动态参数的计算如下:当某一臂中个体数 $n \geq N/2+1$ ($N=8$)时,即认为实验鱼当前处于成群状态^[17]。成群频率(次/h)为实验鱼在单位时间内达到成群状态的次数;成群持续时间(s)为实验鱼达到成群状态的累计时间;成群时间占比(%)为成群持续时间占成群动态总观测时间(10min)的百分比。

1.5 数据统计和分析

实验数据采用SPSS软件进行统计分析。所有统计值用平均值±标准差(mean±SD)表示。数据在分析之前先进行正态分布(K-S检验)和方差齐性检验(Levene检验),如不符合则采用非参数检验。鱼群组成对在不同迷宫区域成群动态参数的影响采用一般线性模型的双因素多变量分析,如差异显著,采用Duncan多重比较检验差异显著性。模拟捕食刺激对不同组成鱼群成群动态参数的影响采用线性混合模型(以测定序号为随机变量)分析。鱼群在不同臂(或区域;由于空白臂的分布数很低,3个空白臂合并分析)的密度分布差异使用Fisher精确检验。

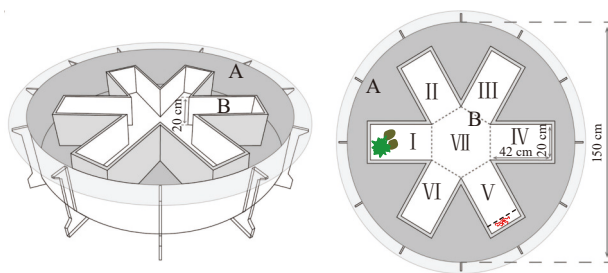


图1 本研究使用的六臂径向迷宫结构示意图

Fig. 1 Schematic drawing of the radial arm maze used in the present study

A. 圆形水槽; B. 六臂径向迷宫; 图示中 I. 隐蔽所臂; II、III、IV、VI. 空白臂; V. 食物臂; VII. 中心区域。每次实验前隐蔽所臂和食物臂的位置在6个臂中进行随机更换。

A. circular water tank; B. radial arm maze; I. shelter arm; II, III, IV, VI. blank arm; V: food arm; VII. center area. For each test, arms are chosen randomly to serve as shelter arm or food arm

2 结果

2.1 不同饥饿个体占比对鱼群分布和成群动态的影响

密度分布 总体上, 实验鱼在隐蔽所臂的分布最为密集, 其次是食物臂和迷宫中心区域, 最低为空白臂(图 2A)。具体而言: 8F0S、7F1S 和 4F4S 组实验鱼在隐蔽所臂的分布密度显著高于其他区域($P<0.05$); 1F7S 组在隐蔽所臂的分布显著高于食物臂和中心区域, 另外在食物臂的分布还显著高于空白臂($P<0.05$); 0F8S 组在隐蔽所臂和食物臂分布大致相当, 且均显著高于空白臂($P<0.05$)。

成群频率 鱼群组成和迷宫区域对成群频率均有显著影响(表 1 和图 2B)。隐蔽所臂的成群频率随着群体内饥饿鱼个体数量的增加呈下降趋势, 其中 8F0S 组和 7F1S 组显著高于 1F7S 组($P<0.05$)。食物臂和空白臂的成群频率值为 7F1S 组最高, 显著高于 1F7S 组和 0F8S 组($P<0.05$)。所有实验组隐蔽所臂的成群频率均显著高于空白臂, 且 8F0S 组、7F1S 组和 0F8S 组的隐蔽所臂还显著高于食物臂($P<0.05$)。

成群持续时间 仅迷宫区域对成群的持续时间有显著影响(表 1 和图 2C), 8F0S 组的隐蔽所臂

的持续时间显著长于食物臂和空白臂, 其余组别表现为隐蔽所臂和食物臂显著高于空白臂($P<0.05$)。

成群时间占比 鱼群组成和迷宫区域对成群时间占比均有显著影响(表 1 和图 2D; $P<0.05$)。除 0F8S 组的食物臂与隐蔽所臂和空白臂相比没有差异外, 其余各组均为隐蔽所臂显著大于食物臂, 而后者显著大于空白臂($P<0.05$)。另外, 8F0S 组的隐蔽所臂的成群时间占比显著大于其他各组($P<0.05$); 而空白臂的最大值出现在 7F1S 组, 显著大于除 4F4S 组外的其他各鱼群组($P<0.05$)。

2.2 模拟捕食刺激对不同组成鱼群分布和成群动态的影响

密度分布 鱼群组成对不同迷宫区域鱼群的分布均没有显著影响。刺激后各实验组在隐蔽所臂的分布均显著上升($P<0.05$), 而空白臂和迷宫中心的分布均显著下降($P<0.05$); 食物臂的分布在刺激后未发生显著变化(图 3)。

成群频率 由于迷宫的空白臂和食物臂刺激后多数没有出现成群的现象, 无法对单次成群的持续时间进行有效统计, 因此本结果只统计了模拟捕食刺激前后成群频率与成群时间比的数据。鱼群组成仅对隐蔽所臂成群频率有显著影响($P=0.025$, 表 2), 表现为 8F0S 组显著高于 1F7S 组和 0F8S 组

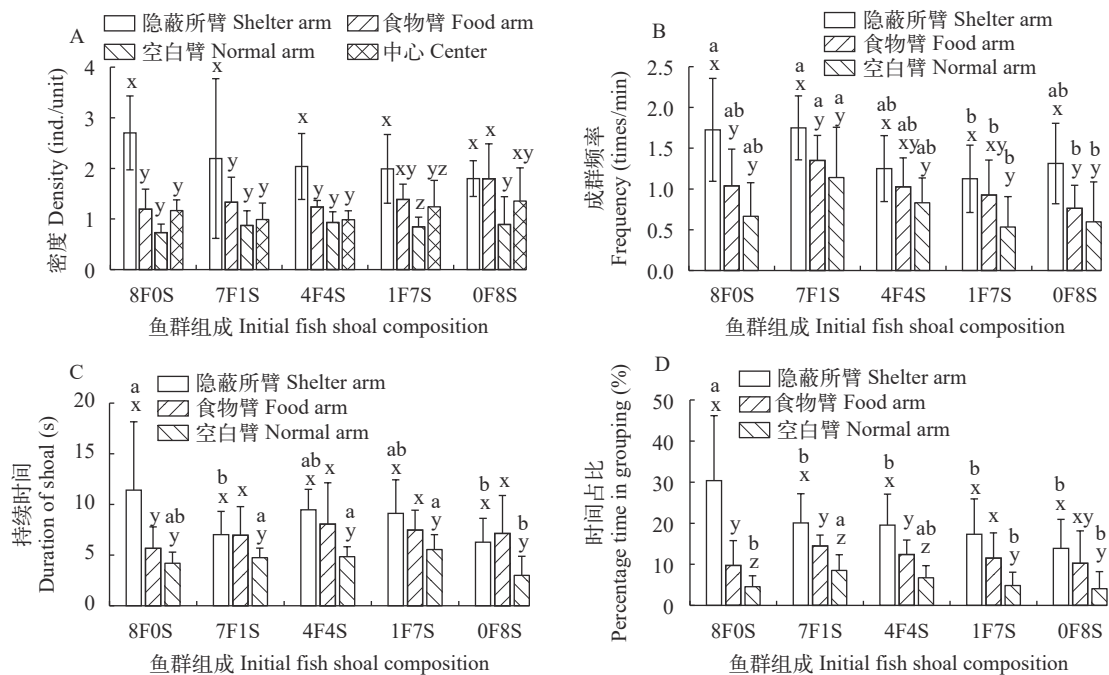


图 2 鱼群组成对实验鱼群在迷宫区域分布和成群动态参数的影响($N=8$, 平均值 $\pm$ 标准差)

Fig. 2 Effect of different initial fish shoal compositions on the distribution and fission-fusion dynamic of the fish shoal in different maze zones ($N=8$, mean $\pm$ SD)

a, b, c. 不同字母表示不同鱼群组成间差异显著($P<0.05$); x, y, z. 不同字母表示同一鱼群组成不同区域间差异显著($P<0.05$)

a, b, c. Different letters indicate significant difference among different groups ($P<0.05$); x, y, z. Different letters indicate significant difference among maze zones within the same group ($P<0.05$)

(图 4A—C)。模拟捕食刺激对食物臂和空白臂成群频率均有显著影响, 表现为实验鱼受到捕食刺激后在食物臂和空白臂的成群频率显著下降 ($P<0.05$)。另外, 在刺激后鱼群在隐蔽所臂基本上一直处于成群状态, 频率接近于1, 因此刺激对成群频率的影响表现为8F0S组和7F1S组有下降趋势, 而7F1S组和0F8S组有上升趋势。

成群时间比 模拟捕食刺激对所有臂成群时间占比均有显著影响(图 4D—F), 表现为捕食刺

表 1 鱼群组成和迷宫区域对鱼群成群动态影响的双因素分析统计表

Tab. 1 Results of Two-way ANOVA for the effect of different initial fish shoal compositions on the distribution and the fission-fusion dynamics in different maze zones

指标Index	成群频率 Grouping frequency	群体持续 时间 Duration of shoal	成群时间比 Percentage time in grouping
鱼群组成 Group composition, G	$F_{4,105}=6.343$ $P<0.001^*$	$F_{4,105}=2.063$ $P=0.091$	$F_{4,105}=2.645$ $P=0.038^*$
迷宫区域 Maze zone, M	$F_{2,105}=24.708$ $P<0.001^*$	$F_{2,105}=21.174$ $P<0.001^*$	$F_{2,105}=45.729$ $P<0.001^*$
组成×区域 G×M	$F_{8,105}=0.786$ $P=0.616$	$F_{8,105}=1.750$ $P=0.096$	$F_{8,105}=2.549$ $P=0.014^*$

注: *影响显著 ($P<0.05$); 下同
Note: *Significant effect ($P<0.05$). The same applies below

激导致隐蔽所臂的成群时间占比显著上升, 但食物臂和空白臂显著下降($P<0.05$)。另外, 鱼群组成对空白臂的成群时间占比亦有显著影响($P=0.025$), 在无捕食刺激条件下, 7F1S组在空白臂的分布显著高于4F4S组($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 实验鱼在迷宫的分布偏好及鱼群组成的影响

从正常摄食的德玛森小岩鲷鱼群(即8F0S组)的数据来看, 实验鱼偏好分布于隐蔽所臂, 隐蔽所臂密度分布是食物臂和空白臂的2—4倍。这说明在陌生环境中, 逃避敌害为德玛森小岩鲷在行为上的首要选择。这与大多数鱼类的研究结果相似^[18, 19]。通过8F0S组的成群动态的数据分析发现, 该鱼群隐蔽所臂鱼群成群频率较高, 持续时间较长, 因此处于成群状态的时间占比远高于食物臂和普通臂。这说明鱼群密度分布主要是受鱼群成群动态变化的影响。集群是鱼类逃避敌害的主要行为策略之一, 德玛森小岩鲷在隐蔽场所集群的行为方式, 可能会有效降低其被捕食的概率^[20, 21]。这可能是因为作为慈鲷科鱼类的德玛森小岩鲷起源于非洲热带湖泊, 其自然生境捕食压力高, 生境结构复杂, 隐蔽物多^[22]。另外, 以往的研究还发现, 鱼类可以利用隐蔽所减少活动, 降低能量消耗^[23]。因此, 有效

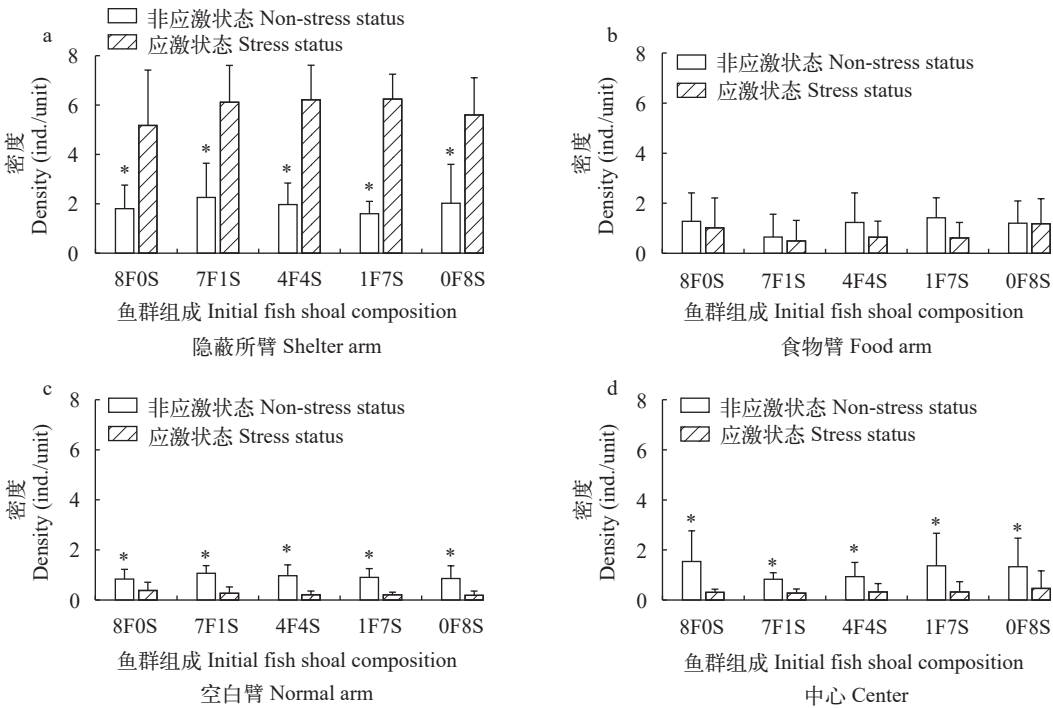


图 3 模拟捕食刺激对不同组成鱼群密度分布的影响($N=8$, 平均值±标准差)

Fig. 3 Effects of simulated predation risk on the distribution of fish shoal with different composition in the maze ($N=8$, mean±SD)

*表示同一鱼群组成不同状态间差异显著($P<0.05$); 下同

* indicates significant difference between non-stress and stress status ($P<0.05$). The same applies below

利用隐蔽物进化为鱼类以及其他类群动物高效的反捕食策略^[19, 24]。

本实验发现随着饥饿个体比例增加, 鱼群在隐蔽所臂和食物臂密度分布的差异逐渐缩小, 直至没有差异。这说明在饥饿条件下德玛森小岩鲷觅食

需求上升^[12, 25]。值得指出的是, 即使是全饥饿的同质性鱼群(0F8S组)依然在隐蔽所臂有较高的密度分布和成群频率。这进一步说明德玛森小岩鲷对隐蔽所依赖性较高。鱼群的群体决策机制研究近年来受到广泛关注^[26, 27]。研究发现, 鱼群的行为可

表 2 鱼群组成和模拟捕食刺激对实验鱼群不同迷宫臂成群动态参数影响的线性混合模型(以测量编号为随机变量)分析统计表

Tab. 2 The statistical results of linear mixed model for the effects of different initial fish shoal compositions and simulated predation stimulation on fission-fusion dynamics of the experimental fishes (measurement numbers as random variables)

指标Index	隐蔽所臂Shelter arm		食物臂Food arm		空白臂Normal arm	
	成群频率 Frequency	时间占比 Percentage time	成群频率 Frequency	时间占比 Percentage time	成群频率 Frequency	时间占比 Percentage time
组成 Composition, C	$F_{4,70}=2.962$ $P=0.025^*$	$F_{4,70}=0.096$ $P=0.983$	$F_{4,70}=0.635$ $P=0.641$	$F_{4,70}=0.282$ $P=0.154$	$F_{4,70}=1.004$ $P=0.412$	$F_{4,70}=2.982$ $P=0.025^*$
刺激 Stimulation, S	$F_{1,70}=0.024$ $P=0.878$	$F_{1,70}=141.141$ $P<0.001^*$	$F_{1,70}=15.059$ $P<0.001^*$	$F_{1,70}=10.848$ $P=0.002^*$	$F_{1,70}=30.244$ $P<0.001^*$	$F_{1,70}=18.169$ $P<0.001^*$
组成×刺激C×S	$F_{4,70}=1.696$ $P=0.161$	$F_{4,0}=0.981$ $P=0.423$	$F_{4,70}=0.802$ $P=0.532$	$F_{4,70}=0.133$ $P=0.969$	$F_{4,70}=1.475$ $P=0.219$	$F_{4,70}=1.766$ $P=0.146$

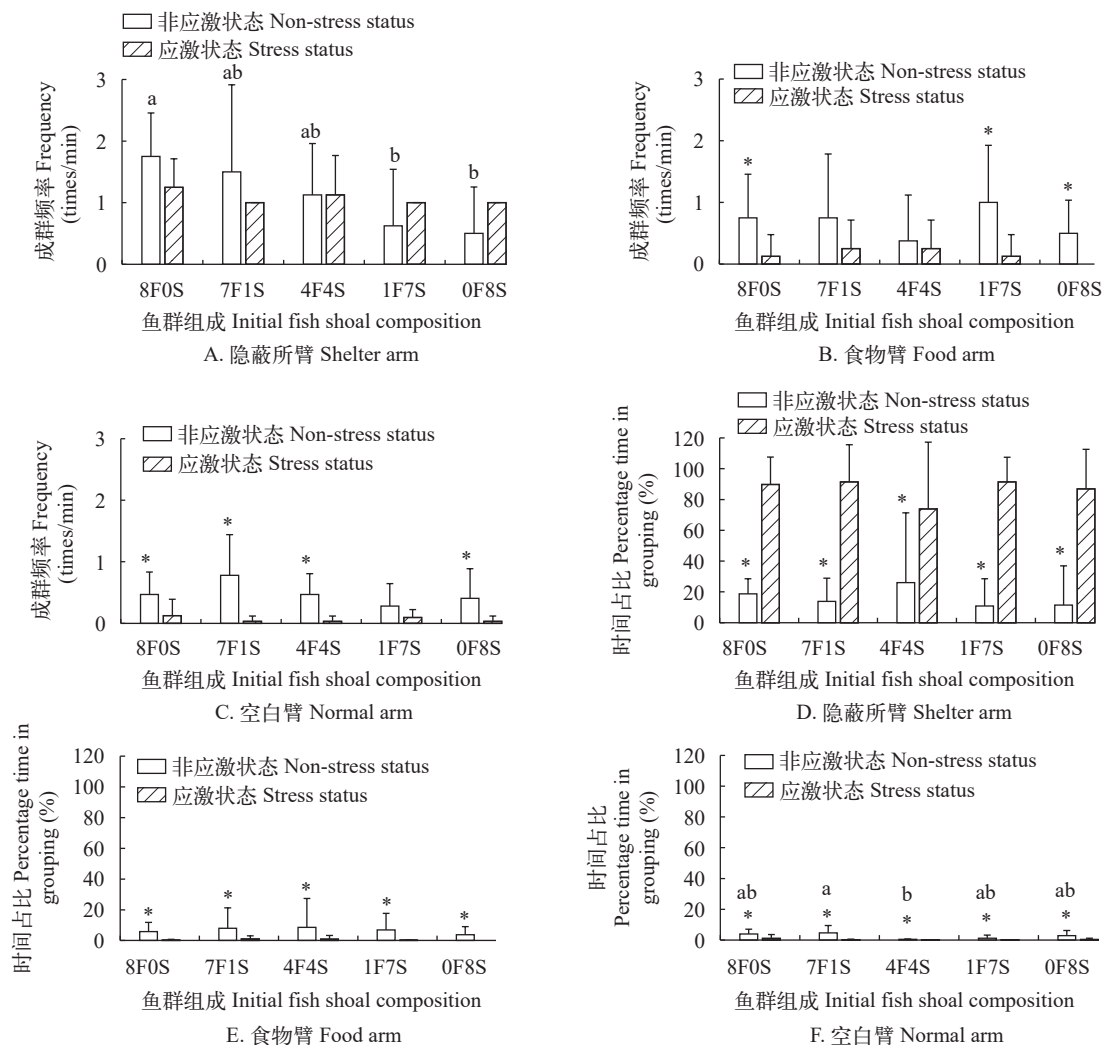


图 4 模拟捕食刺激对不同鱼群的成群频率和持续时间的影响($N=8$, 平均值±标准差)

Fig. 4 Effect of different initial fish shoal compositions and simulated predation stimulation on the grouping frequency and percentage time in grouping ($N=8$, mean±SD)

能主要由少数个体决定或群体成员共同决定^[28]。如果群体行为主要由少数个体决定的话,少数异质性个体的加入可能导致鱼群产生较大的变化。然而,本实验的研究结果发现鱼群在隐蔽所和食物臂分布密度的差异随鱼群饥饿成员比例的上升,整体上呈线性下降趋势。这表明在本实验设定的生态场景下,德玛森小岩鲷的群体行为可能为群体共同决定。这和以往德玛森小岩鲷在完成空间探索任务时的决策方式一致^[27]。

以往的研究发现,鱼类可能通过改变成群频率和持续时间以解决逃避敌害和觅食需求的矛盾^[12]。虽然鱼群密度分布整体上随鱼群中饥饿成员比例的上升呈线性变化趋势,然而从成群动态参数来看:鱼群成群频率、持续时间和成群时间占比与鱼群组成关系较为混乱。二者的变化并非完全一致,这说明随着饥饿成员比例的上升,非成群状态实验鱼的觅食行为对鱼群整体的分布产生了较大的影响。

3.2 模拟捕食刺激对鱼群动态的影响

本实验的结果发现模拟捕食刺激导致鱼群在隐蔽所臂的分布大幅度上升,在空白臂、迷宫中心和食物臂的分布下降。这一方面进一步说明利用隐蔽场所是德玛森小岩鲷的重要反捕食策略。另一方面说明德玛森小岩鲷有较高的方位感,即空间认知能力。这在以往的研究中也得到证实:德玛森小岩鲷在遭遇捕食刺激后能够100%迅速进入隐蔽场所,而该比例在多数鲤科鱼类不足50%^[29]。研究者认为,这种高的空间认知能力与生境复杂程度密切相关^[30]。值得一提的是与空白臂和中心相比,模拟捕食刺激导致食物臂下降的幅度较小。可能因素包括:(1)食物的吸引作用部分抵消了反捕食行为;(2)食物臂的结构可能对于少数个体也能起到一定程度的隐蔽所作用;(3)部分鱼群受刺激后先逃逸至隐蔽所,但随后又重新回到食物臂。需要指出的是模拟捕食刺激后隐蔽所臂密度分布和成群时间占比远远高于食物臂(5—12倍),表明绝大多数德玛森小岩鲷能够正确区分本实验设置的隐蔽所臂和食物臂。

鱼群整体及群体内不同成员的营养状况不同,其逃避敌害能力可能存在差异^[5]。因此,鱼群在觅食和避敌策略上可能存在鱼群间的差异及内部的分歧^[12]。然而,除觅食需求的上升导致刺激前成群频率随饥饿个体比例的上升而下降外,鱼群组成并未显著影响鱼群对模拟捕食刺激的响应。这可能是因为捕食刺激是非常强烈的逆境刺激^[8],在本实验条件下,无论何种群体组成,均表现为较为一致的避敌反应。例如本实验鱼群成群动态数据发现模拟捕食刺激后,所有鱼群在隐蔽所臂的成群频率

均接近1,群体时间占比在80%以上,而其他臂的成群时间占比非常低。这说明在模拟捕食刺激后,德玛森小岩鲷基本成群隐匿于隐蔽所臂。

总之,德玛森小岩鲷幼鱼总体上偏好利用隐蔽所,但随着鱼群饥饿个体的增加,鱼群觅食需求逐渐上升。在捕食胁迫下,无论饥饿个体的占比如何,鱼群均对隐蔽所有极为强烈的偏好。该行为策略可能是德玛森小岩鲷在结构复杂、捕食压力高的生境中通过长期演化而形成的,且与其对复杂生境的认知能力密切相关。这一结论进一步佐证了鱼类行为表型与生境的高度协调性,探讨了鱼类在行为上的适应性进化,具有较为重要的理论意义。

参考文献:

- [1] Fu S J, Cao Z D, Xie X J. Feeding metabolism and locomotion metabolism in fishes [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2008, **43**(2): 150-159. [付世建, 曹振东, 谢小军. 鱼类摄食代谢和运动代谢研究进展 [J]. *动物学杂志*, 2008, **43**(2): 150-159.]
- [2] Tan G, Shi H Y, Chen Y J, *et al.* Feeding and fasting on swimming performance and hypoxia tolerance of *Microp-terus salmoides* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(6): 826-831. [谭淦, 史函颖, 陈拥军, 等. 摄食和饥饿对大口黑鲈游泳运动能力和低氧耐受的影响 [J]. *水生生物学报*, 2022, **46**(6): 826-831.]
- [3] Yan G J, He X K, Cao Z D, *et al.* Effects of fasting and feeding on the fast-start swimming performance of southern catfish *Silurus meridionalis* [J]. *Journal of Fish Bio-logy*, 2015, **86**(2): 605-614.
- [4] Wang L, Tang J Y, Qin Y L, *et al.* Effects of starvation on metabolism, personality and population of juvenile *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.]
- [5] Church K D W, Michel J M, Grant J W A. Territoriality modifies the effects of habitat complexity on animal behavior: a meta-analysis [J]. *Behavioral Ecology*, 2022, **33**(2): 455-466.
- [6] Tang Z H, Wu Q, Fu S J. Inspection behaviour and inter-individual cooperation in juvenile qingbo: the effects of prior predator exposure and food deprivation [J]. *Journal of Ethology*, 2018, **36**(2): 181-190.
- [7] Lehtiniemi M. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae [J]. *Journal of Fish Biology*, 2005, **66**(5): 1285-1299.
- [8] Fu C, Yi L C, Wu W P, *et al.* Qingbo, a common cyprinid fish, responds diversely in behavior and locomotion to predators with different hunting modes [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2021, **47**(5): 1415-1427.
- [9] Fu X, Fu C, Fan J, *et al.* Personality on collective moving

- characteristics and food competitiveness ability of qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(6): 838-846. [付翔, 付成, 樊捷, 等. 个性对中华倒刺鲃群体运动特征和食物占有能力的影响 [J]. 水生生物学报, 2022, **46**(6): 838-846.]
- [10] Krause J, Ruxton G D. Living in Groups [M]. Oxford University Press, 2002: 23-27.
- [11] Hu Y, Tang J Y, Fu C, *et al.* The relationships between personality and maintenance metabolism, food intake rate and daily energy expenditure in *Zacco platypus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(6): 872-879. [胡月, 唐金玉, 付成, 等. 宽鳍鲷个性与维持代谢、食物占有能力和日常能量消耗的关联 [J]. 水生生物学报, 2022, **46**(6): 872-879.]
- [12] Zheng Y H, Fu S J. Effects of fasting on collective movement and fission-fusion dynamics in both homogeneous and heterogeneous shoals of a group-living cyprinid fish species [J]. *Journal of Fish Biology*, 2021, **99**(5): 1640-1649.
- [13] Li S, Konings A F, Stauffer J R Jr. A revision of the *Pseudotropheus elongatus* species group (Teleostei: Cichlidae) with description of a new genus and seven new species [J]. *Zootaxa*, 2016, **4168**(2): 353-381.
- [14] Li J Q. Effects of starvation and simulated predation on the crowding dynamics of experimental fish and *Spinibarbus sinensis* [D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2022: 1-45. [李佳倩. 饥饿和模拟捕食对实验鱼和中华倒刺鲃成群动态的影响 [D]. 重庆: 重庆师范大学, 2022: 1-45.]
- [15] Fu S J, Li J Q. The effect of simulated predation stimulation on shoaling behavior of *Spinibarbus sinensis* with different sociability [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, **41**(12): 2382-2387. [付世建, 李佳倩. 模拟捕食刺激对不同社会性中华倒刺鲃鱼群行为的影响 [J]. 生态学杂志, 2022, **41**(12): 2382-2387.]
- [16] Xia J G, Liu X, Huang Y. The link between chemical alarm cue-induced behavioral responses and personality in *Rhodeus ocellatus* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(17): 6425-6432. [夏继刚, 刘香, 黄艳. 高体鲫化学预警响应与“个性”行为的关联 [J]. 生态学报, 2019, **39**(17): 6425-6432.]
- [17] Delcourt J, Miller N Y, Couzin I D, *et al.* Methods for the effective study of collective behavior in a radial arm maze [J]. *Behavior Research Methods*, 2018, **50**(4): 1673-1685.
- [18] O'Connor C M, Reddon A R, Odetunde A, *et al.* Social cichlid fish change behaviour in response to a visual predator stimulus, but not the odour of damaged conspecifics [J]. *Behavioural Processes*, 2015, **121**(1): 21-29.
- [19] Therrien C A, Morbey Y E, Neff B D. Hide or seek: presence of stream shelter influences the foraging behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*, Linnaeus 1758) [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2022, **105**(1): 1-18.
- [20] Ruxton G D, Johnsen S. The effect of aggregation on visibility in open water [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, **283**(1839): 20161463.
- [21] Li A, Richardson J M L, Rodd F H. Shoaling in the Trinidadian guppy: costs, benefits, and plasticity in response to an ambush predator [J]. *Behavioral Ecology*, 2022, **33**(4): 758-766.
- [22] Bose A P H, Windorfer J, Böhm A, *et al.* Structural manipulations of a shelter resource reveal underlying preference functions in a shell-dwelling cichlid fish [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, **287**(1927): 20200127.
- [23] Chrétien E, Cooke S J, Boisclair D. Does shelter influence the metabolic traits of a teleost fish [J]? *Journal of Fish Biology*, 2021, **98**(5): 1242-1252.
- [24] Covarrubias-Camarillo T, Osorio-Beristain M, Legal L, *et al.* *Baronia brevicornis* caterpillars build shelters to avoid predation [J]. *Journal of Natural History*, 2016, **50**(35/36): 2299-2310.
- [25] Belleza D F C, Kawabata Y, Toda T, *et al.* Effects of dead conspecifics, hunger states, and seasons on the foraging behavior of the purple urchin *Heliocidaris crassispina* [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2021(664): 133-148.
- [26] Harpaz R, Aspiras A C, Chambule S, *et al.* Collective behavior emerges from genetically controlled simple behavioral motifs in zebrafish [J]. *Science Advances*, 2021, **7**(41): eabi7460.
- [27] Long J X, Fu S J. Spatial learning of individual cichlid fish and its effect on group decision making [J]. *Animals*, 2022, **12**(10): 1318.
- [28] 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.
- [29] Fan J. The relationships between personality and cognitive ability and evasion ability of freshwater fish species [D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2022: 1-56. [樊捷. 淡水鱼类个性与认知能力及逃避敌害能力的关联 [D]. 重庆: 重庆师范大学, 2022: 1-56.]
- [30] Závorka L, Koene J P, Armstrong T A, *et al.* Differences in brain morphology of brown trout across stream, lake, and hatchery environments [J]. *Ecology and Evolution*, 2022, **12**(3): e8684.

PERCENTAGE OF STARVED INDIVIDUALS IN A GROUP AND SIMULATED PREDATION RISK ON THE COLLECTIVE BEHAVIOR OF *CHINDONGO DEMASONI*

ZHANG Na, LI Jia-Qian, FU Cheng and FU Shi-Jian

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

Abstract: Fish are constantly under a dilemma to balance the behaviors of foraging and predator avoidance in their natural habitats. The present study aimed to investigate the balance between sheltering and foraging activities of fish shoal with different percentages of starved individuals, as well as their response to a simulated predation risk. The *Chindongo demasoni*, a group living cichlid fish species was selected as an experimental model, and a six-arm radius maze equipped with both shelters and food items was used as an observation arena. The fission-fusion dynamics of fish shoals composed of 8 members with different percentages of starved individuals (8F0S, 7F0S, 4F4S, 1F7S and 0F8S, F represents regularly fed member and S represents starved member) were videoed and analyzed. The main results are as follows (1) Regularly fed fish shoal (i.e., 8F0S) showed higher distribution density in the shelter arm compared to other regions of the maze. However, with the increase of starved member, the distribution density showed a linear increase tendency in the food arm, and there had been no significant difference between in shelter- and food-arms in 0F8S. (2) The grouping frequency in shelter arm decreased with the increased number of starved member, however, none of the variables about fission-fusion dynamics in food arm increased with the increased starved member. (3) Simulated predation risk elicited profound increase in grouping in the shelter arm no matter what the shoal composition is. These results suggested that (1) High priority of behavior strategy in *C. demasoni* is avoiding predation risk when explored in a novel environment. (2) Shoaling behavior of *C. demasoni* might be decided by majority of group members rather than minority individuals.

Key words: Fission-fusion dynamics; Predation pressure; Shoaling; Shoal composition; *Chindongo demasoni*