

实验室条件下鱼类视角与个体邻近距离关系的探究

王 军¹, 李玉伟^{2,3,4}, 周应祺^{2,3,4*}, 曹道梅^{2,3,4}

(1. 上海市海洋管理事务中心, 上海 200050;

2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

3. 上海海洋大学国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

4. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海海洋大学, 上海 201306)

摘要: 在麦穗鱼鱼群中, 随着邻居鱼的靠拢, 其影像在本鱼眼睛中占的视角会变大。为了进一步探究其他的鱼群是否存在相同的规律, 本实验选用个体体长较小的喜成群的红吻半线脂鲤[由 30 尾组成, 平均体长: $(20.3 \pm 0.2) \text{ mm}$] 作为对比研究对象, 将其放置在水深 5 cm 的水族缸 ($78.0 \text{ cm} \times 52.0 \text{ cm} \times 65.0 \text{ cm}$) 中, 使用摄像机从正上方拍摄鱼群影像。逐幅提取鱼群影像中各个体的头部、质心(近头部 1/3 处)、尾部的二维数据, 经过数据处理, 分析视角与 NND 间的关系。结果表明: 1) 红吻半线脂鲤与麦穗鱼的视角均集中在 80° 内, 即本鱼观察邻居鱼的视角不大于 80° 。2) 在体长差异较大的两种鱼群中, 邻近个体占据本鱼的视野范围不会因为鱼体的增大而增加。3) 邻近个体占据本鱼视野的最大视角与二者 NND 间满足以下关系: $xy = A$, y 为视角(用弧度表示), x 为 NND(单位: BL), A 为常数。该规律适用于麦穗鱼与红吻半线脂鲤群体。4) 该关系式表示, 当邻居鱼靠近本鱼时, 为了避免碰撞, 鱼类个体用视角作为控制的主要参数, 调整相互距离。研究表明, 视觉在起主导作用, 而侧线、嗅觉、电感觉、磁感觉等即使起作用, 也处于次要的地位。

关键词: 最近邻近距离; 视角; 鱼群结构; 鱼群

中图分类号: Q 149; S 917.4

文献标志码: A

在研究鱼类集群行为时, 鱼群个体的空间分布以及群体分布动态是重点探究的对象^[1], 个体间距是研究鱼群的空间分布、结构和行为的重要因子^[2-6], 而控制个体间距的手段主要靠视觉和侧线^[7-12]。Hermings^[7]认为鱼群的结构是通过吸引力和排斥力的平衡保持的, 鱼群结构的吸引形式白天靠视觉, 晚上靠嗅觉, 排斥形式靠侧线。Partridge 等^[8-9]也有着相似的结论, 鱼与鱼之间距离和方位的保持靠视觉系统, 邻居鱼速度和方向的确定与侧线系统相关, 侧线和视觉共同决定了集群的结构和动力学。在对大量鱼群影像资料进行观察后, 发现鱼群中个体之间的距离逼近到达某种程度时, 个体会出现惊慌和逃逸现象; 鱼群

模拟结果也同样如此^[13]。在一般情况下, 鱼群中相邻个体间经常会保持一定的距离, 而且某些距离出现的频率较高, 我们称之为“偏好距离”。个体鱼与自己最邻近的个体保持的距离称之为“最近邻近距离”(nearest neighbor distance, NND)。而这些距离与鱼类的什么感觉能力最为密切, 即何种感觉能力影响这类距离的大小是学者们正在不断探索的内容。

王军等^[14]在实验室条件下对麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)群体结构的表达进行了探究, 结果表明: 在麦穗鱼群体中, 本鱼将自己的邻近个体锁定在一个比较固定的方位角上, 并与之保持一定的距离(0.5~2.0 BL)运动。它们的相

收稿日期: 2015-04-15

修回日期: 2015-08-12

资助项目: 上海海洋大学科技发展专项(A2-0209-15-200002); 浙江省海洋渔业装备技术研究重点实验室资助(MFET201409); 上海高校青年教师培养资助计划(A1-2035-14-0010-14); 上海海洋大学博士科研启动基金(A-0209-13-0105418); 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室(上海海洋大学)开放基金(A1-0209-15-0503-7)

通信作者: 周应祺, E-mail: yqzhou@shou.edu.cn

对方位、相对位置比较稳定,形成了一个稳定的群体。邻近个体间距与视角呈现这样的规律:邻近个体间距随着视角(vision angle, VA)的增大而减小;视角越大,反映出个体间距越靠近;个体视角越大,邻近个体间距越近。据此推断:视角和距离是研究鱼群结构的重要参数。那么其他的鱼群中邻近个体间距与视角是否具有同样的规律?本研究将在实验室条件下,采用红吻半线脂鲤(*Hemigrammus rhodostomus*)作为研究对象,探究其邻近个体间距与视角的关系,在将其与麦穗鱼鱼群结构^[14]对比分析的基础上,力求用函数式表达此关系。

1 材料与方法

1.1 实验材料

红吻半线脂鲤,俗称红鼻剪刀鱼,脂鲤目(Characiformes),脂鲤科(Characidae),半线脂鲤属(*Hemigrammus*),集群性强,好聚集成簇状。2013年11月2日,从上海五角场花鸟市场购买100尾3月龄红吻半线脂鲤,体长18.3 mm~22.4 mm,平均体长为(20.3 ± 0.2) mm,体宽7.3 mm~8.5 mm,平均体宽为(7.9 ± 0.1) mm。在实验室暂养2 d后用于实验。

1.2 实验方法

暂养期间,水温(20 ± 0.1) °C,光照均匀。每天在同一时间投食,投食量一定,一天1次。投食采用自动投饵器,投食位置每天改变,以保持鱼类运动的随机性。

实验水族缸规格为78.0 cm × 52.0 cm × 65.0 cm。水族缸长×宽相当于38.4 BL × 25.6 BL (BL, body length),水深5.0 cm,相当于6 BW (BW, body wide)。水族缸底部以及缸壁外部均贴有淡蓝色胶纸,缸四周用高度为1.8 m的黑色卡纸围住,实验室天花板和墙壁均为黑色,避免不必要的光亮或反射影响实验对象的行为。采用佳能600 D单反照相机的摄像功能对缸内的红吻半线脂鲤群体进行实验室外遥控录像,照相机设置在池底正上方1.5 m处。采用2支平行的白色LED灯为光源,减少照相机阴影,该灯离缸底1.8 m。

随机选择30尾红吻半线脂鲤进行实验。2 h后开始录像,录像时长约30 min。整个实验过程中,保证光照和亮度均匀,保持水温(20 ± 0.1) °C不变,暂停曝氧装置,保证无噪音、振动和气味等

干扰。为了防止对实验造成人为干扰,实验和录像控制分别在不同的房间里进行。

1.3 数据获取

使用Video Snapshots Genius软件,对所获录像每隔10 s提取一张影像,共得184张。障碍物会影响鱼群的空间结构,故剔除红吻半线脂鲤群体靠近缸壁游动的影像,取用其在水族缸中部的影像,有99张可供分析使用。

实验表明,红吻半线脂鲤组成的群体喜欢在同一水层游动,且其不贴底游动。实验时水深仅为水族缸长度的1/16,宽度的1/10,故可将红吻半线脂鲤群体游动近似看作二维运动。使用Getdata软件获取影像中各个体的吻端、质心(近似为离吻端1/3处)、尾部的二维位置数据。由于红吻半线脂鲤的尾部较薄,在图像中分辨的精确度较低,故采用其尾柄的位置代替。对获得的位置数据进行畸变矫正^[15]后待用。

1.4 数据处理

NND计算方法 由于红吻半线脂鲤个体较小,且游动时尾巴摆幅不大,故可将每尾红吻半线脂鲤个体看做是一条头尾相连的有向线段。其吻端为该有向线段端点,尾部为终点。两个体间的NND即为平面上2条有向线段间的最小距离。

假设本鱼头部吻端在直角坐标系中为(x_{head} , y_{head}),尾部坐标为(x_{tail} , y_{tail});邻近个体头部坐标在直角坐标系中为(u_{head} , v_{head}),尾部坐标为(u_{tail} , v_{tail})。

则本鱼个体所表示的有向线段上的点(X , Y)可表示为

$$\begin{cases} X = x_{head} + s(x_{tail} - x_{head}) \\ Y = y_{head} + s(y_{tail} - y_{head}) \end{cases} \quad (1)$$

邻近个体所表示的有向线段上的点(U , V)可表示为

$$\begin{cases} U = u_{head} + t(u_{tail} - u_{head}) \\ V = v_{head} + t(v_{tail} - v_{head}) \end{cases} \quad (2)$$

本鱼与邻近个体间的NND可表示为

$$NND = \sqrt{(X-U)^2 + (Y-V)^2} \quad (3)$$

即:

$$f(s, t) = (NND)^2 \quad (4)$$

要使NND最小,则 $f(s, t)$ 取最小值。若要使 $f(s, t)$ 取最小值,则

$$\begin{cases} \frac{\partial f(s, t)}{\partial s} = 0 \\ \frac{\partial f(s, t)}{\partial t} = 0 \end{cases} \quad (5)$$

若式(5)同时满足 $0 \leq s \leq 1$ 和 $0 \leq t \leq 1$, 则本鱼与邻近个体间的 NND 为式(3)所得。若不能同时满足, 则当 $s < 0$ 时, 本鱼与邻近个体间的 NND 为本鱼吻端坐标到邻近个体所在有向线段上的距离, 即:

$$NND = \sqrt{(X - x_{head})^2 + (Y - y_{head})^2} \quad (6)$$

则当 $s > 1$ 时, 本鱼与邻近个体间的 NND 为本鱼尾部坐标到邻近个体所在有向线段上的距离, 即:

$$NND = \sqrt{(X - x_{tail})^2 + (Y - y_{tail})^2} \quad (7)$$

此方法与张仲秋等^[16]的线段法类同, 不同之处在于本实验采用二维数据计算, 其采用三维数据

计算。

视角的计算采用王军等^[14]的定义。由于红吻半线脂鲤眼睛较小, 故采用其吻端坐标代替眼睛坐标, 计算方法同王军等^[14]。即在 NND 情况下, 邻近个体占据本鱼视野的多少, 用角度表示。

2 结果与分析

红吻半线脂鲤体长较短, 游动时尾巴与身体的摆动幅度不大, 且近似在二维空间中游动, 故将其吻端至尾端的连线近似看作其计算体长。红吻半线脂鲤计算体长分布如图 1 所示; 其平均计算体长为 19.5 mm, 与真实平均体长相差 3.94%。

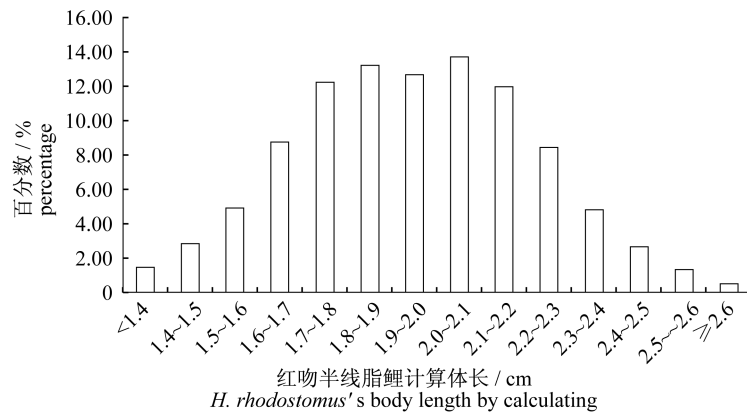


图 1 红吻半线脂鲤计算体长分布

Fig. 1 The distribution of *H. rhodostomus*'s body length by calculating

2.1 红吻半线脂鲤视角

在红吻半线脂鲤鱼群中, 本鱼最大视角为 133.32° 。当本鱼与邻近个体靠近时, 邻近个体占据本鱼视野 80° 内占 98.35%, 70° 内占 97.76% (图 2)。由于邻近个体占据红吻半线脂鲤本鱼视野 70° 以上占比很少 (2.24%), 可说明, 红吻半线脂鲤鱼群在游动时, 群体中各个体将邻近个体保持在自己视野不大于 70° 的范围内, 由此来调节和控制各个体间的距离。

在麦穗鱼鱼群中, 邻近个体占据本鱼视野 80° 内的情况为 95.83%^[14]。由此, 可以得出: 1) 红吻半线脂鲤与麦穗鱼鱼群中本鱼视角分布差异不大, 且均集中在 80° 内; 2) 在不同大小的 2 种不同种类鱼群中, 邻近个体占据本鱼的视野范围不会因为鱼体的增大而增加。

2.2 红吻半线脂鲤个体邻近距离

在红吻半线脂鲤群体中, 邻近个体之间的距离较为一致, 波动不大, $0.2 \sim 2.0$ BL 占 89.18%。在本鱼与邻近个体间的邻近距离统计中, $0 \sim 3.0$ BL 占 98.56%。将 $0 \sim 3.0$ BL 每隔 0.20 BL 进行统计, 分布如图 3。其中 $0.60 \sim 1.00$ BL 分布最多, 为 27.83%。根据偏好最近邻近距离的定义, 红吻半线脂鲤偏好最近邻近距离为 $0.60 \sim 0.80$ BL。

红吻半线脂鲤个体间邻近距离变化不大, 均集中在 3 BL 以内。麦穗鱼个体间邻近距离均集中在 5 BL 内 ($0 \sim 3$ BL, 占 90.13%; $0 \sim 5$ BL, 占 96.04%)^[14]。将红吻半线脂鲤鱼群与麦穗鱼鱼群的个体邻近距离进行 t 检验, 二者存在显著性差异 ($P = 0.00 < 0.05$, 置信区间 95%), 说明红吻半线脂鲤鱼群的个体分布与麦穗鱼存在显著的差异。

红吻半线脂鲤群体中各个体间邻近距离比较均匀 (均值为 1.20 BL, SD = 0.14), 而麦穗鱼群体中各

个体间邻近距离较为分散 (均值为 1.54 BL, SD = 0.37), 红吻半线脂鲤比麦穗鱼的集群性更强。

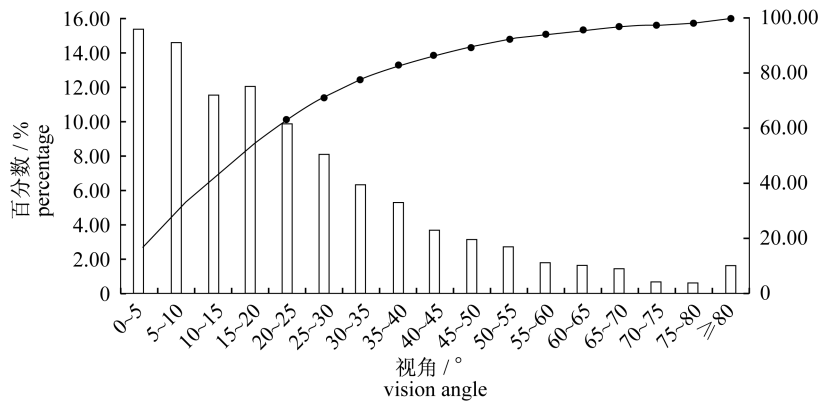


图 2 红吻半线脂鲤鱼群中本鱼视角分布

Fig. 2 The distribution of own fish's VA in *H. rhodostomus* school

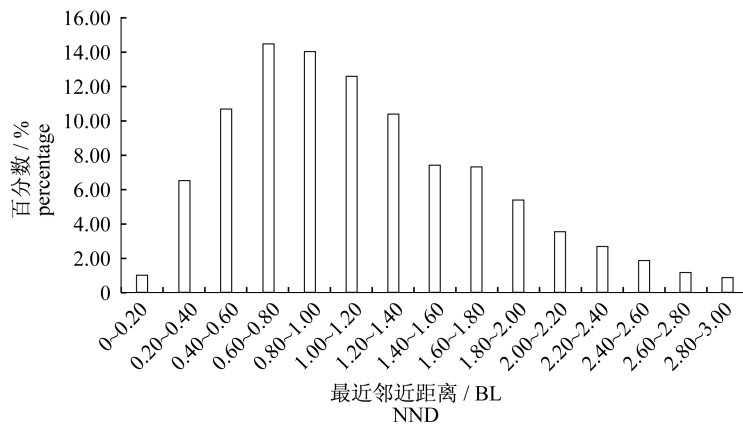


图 3 红吻半线脂鲤鱼群个体间 NND 分布

Fig. 3 The distribution of NND in *H. rhodostomus* school

2.3 红吻半线脂鲤个体邻近距离与视角间的关系

在红吻半线脂鲤群体中, 各个体将邻近个体绝大部分控制在自己视野的 60° 以内, 个体间邻近距离保持在 3.0 BL 以内, 而经常保持的邻近个体间距为 0.2 ~ 2.0 BL。视角随着个体间邻近距离的增大而减小。可以推断: 红吻半线脂鲤个体在集群维持时, 与视觉有关。

对红吻半线脂鲤视角 (y^*) 与最近邻近距离 (x) 呈现的关系进行拟合, 作出包络线 (图 4), 该曲线将 99.96% 的数据点包含在其下方。其表明: 同一邻近距离, 对应的最大视角为该距离在此包络线上对应的视角, 其他的视角均小于该角度。该曲线可表示为

$$y^* = 67.934 x^{-1} \tag{8}$$

即符合以下形式:

$$y^* = A^* x^{-B} \tag{9}$$

A^* 为常数, 取值范围较大; B 取值接近于 1。

当 B 取 1 时, 则红吻半线脂鲤鱼群 NND 与视角间的关系可表示为

$$y^* = A^* x^{-1} \tag{10}$$

即:

$$xy^* = A^* \tag{11}$$

A^* 为常数。在该式中, 视角的单位是度, 即 y^* 的单位为度。

由于度与弧度是可以相互转换的, 故将公式 (11) 中的视角的单位度转化为弧度后, 该公式可以表示为

$$xy = A \quad (12)$$

式中, y 为邻居鱼在本鱼视野中所占的弧度, x 为个体间的 NND, A 为常数。

当度转化为弧度时,公式(12)就具有非常明确的物理意义了。公式(12)的意义在于:个体鱼视角对应的弧度与 NND 之间呈现正比例相关,二者乘积为该弧度对应的弧长。由于邻居鱼的体型呈现柳叶型,“摇头摆尾”,故该弧长可以看作是邻居鱼的体长。这可说明:在不考虑嗅觉、电感觉、磁感觉等,只考虑视觉、侧线的情况下,当红吻半线脂鲤鱼群中个体鱼非常靠近本鱼时,为了避免碰撞,仅有视觉在起作用——调控个体间的相互位置。

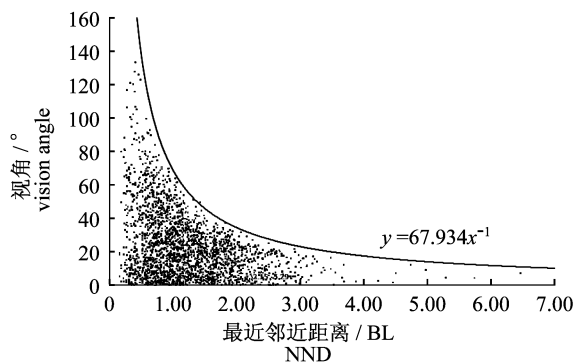


图 4 红吻半线脂鲤鱼群 NND 与视角间的关系
包络线下方包含 99.96% 的数据点,下同

Fig. 4 The relationship of NND and VA in *H. rhodostomus* school

99.96% of data are covered by the curve line, the same below

3 讨论

3.1 不同种鱼群中视角与 NND 间的关系

红吻半线脂鲤鱼群中个体鱼视角随着个体

间邻近距离的增大而减小,这与王军等^[14]在探究麦穗鱼群体结构时,发现麦穗鱼鱼群中个体鱼视角与个体间邻近距离所呈现的规律相似(图 5)。图 5 中的曲线以下包含了麦穗鱼 99.91% 的数据点,该曲线可用公式(13)表示。

$$y^* = 81.312 x^{-1} \quad (13)$$

其也符合公式(9)。为了使更多的数据点落在包络线下方,即提高包罗率,对不同种鱼群的 A^* 和 B 反复不断取值。结果发现:包罗率越大时, B 越接近于 1,而 A^* 波动较大(表 1)。

故当 B 取 1 时,不同种鱼群 NND 与视角均满足以下关系:

$$y^* = A^* x^{-1} \quad (10)$$

式中, y^* 为视角, x 为 NND。不同种类的鱼群, A^* 值有所不同, A^* 值可能与鱼的体长有关。红吻半线脂鲤鱼群中 A^* 的取值为 63 ~ 68, 而麦穗鱼鱼群中的系数 A^* 取值为 79 ~ 82。

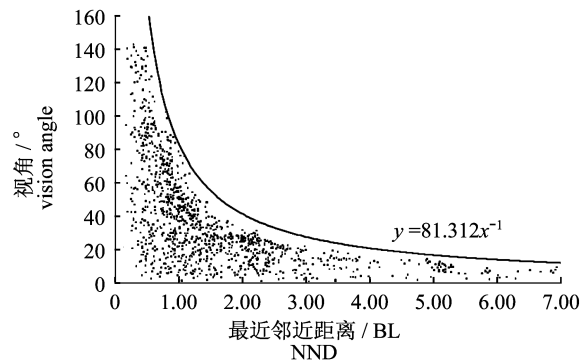


图 5 麦穗鱼鱼群 NND 与视角间的关系

Fig. 5 The relationship of NND and VA in *P. parva* school

表 1 不同取值下的不同种鱼群的包络率

Tab. 1 Envelope rate of different fish schools under different values

红吻半线脂鲤鱼群 <i>H. rhodostomus</i> school			麦穗鱼鱼群 <i>P. parva</i> school		
A^*	B	包络率 envelope rate	A^*	B	包络率 envelope rate
61.834	1.086	98.60%	70.312	1.091	97.37%
61.834	1	99.15%	70.312	1	98.73%
63.934	1	99.61%	78.312	1	99.58%
67.934	1	99.96%	81.312	1	99.91%

实验表明:两种不同种的鱼群,个体间邻近距离与视角间均满足相同的关系,即公式(12)。充

分说明:在不考虑嗅觉、电感觉、磁感觉等,只考虑视觉、侧线的情况下,当鱼群中个体鱼非常靠近本

鱼时,为了避免碰撞,仅有视觉在起作用,仅有视觉在调控个体间的相互位置。

在两种不同的鱼群中,视角与 NND 间所有的关系点均落在包络线下方(图 4、5)。该包络线充分说明视觉起主要作用,可用公式(10)表示。但该包络线还可能如下表达方式:

$$y = a + Ax^{-1} \quad (14)$$

或

$$y = Ax^{-B} \quad (15)$$

在公式(14)中, a 与 A 均为常数;在公式(15)中, A 与 B 均为常数, $B \neq 1$ 。

公式(10)说明仅有视觉对 NND 有影响,而公式(14)则说明还有一固定因素对 NND 有影响,公式(15)说明除了视觉以外,还可能其他的因素共同对 NND 有影响。采用的公式形式不同,则考虑的因素不同。至于是否有其他因素影响鱼群中个体间间距,有待进一步实验与验证。

在图 4、5 中,视角与 NND 对应的点均在包络线下方,说明同一 NND 下对应的视角最大不会超过包络线上对应的点,所以该包络线即为视角控制点线。

在麦穗鱼鱼群中,个体鱼之间保持的最小 NND 为 0.1 BL,在 0~0.2BL 仅占 0.67%;在红吻半线脂鲤鱼群中,个体鱼之间保持的最小 NND 为 0.15 BL,在 0~0.2 BL 间仅占 0.42%。最小 NND 是在个体鱼密度正常下,个体间保持的最小距离,即 0.1 BL 为麦穗鱼鱼群的 NND 极值,0.15 BL 为红吻半线脂鲤鱼群的 NND 极值。个体间的距离一旦达到 NND 极值,个体彼此间将发生快速转向,避免碰撞。

个体鱼一般双眼分开,处于头部两侧,视野被扩大,有利于感知四周情况。它们视角较大,一般单视野大于 160°,复视区(两眼视野交叉区域)为 20°~30°,盲区(看不见区域)约为 60°^[17]。单视主要用来发现和看到运动的物体,复视主要用来看清楚物体的形状,具有定位和测距的作用。在麦穗鱼和红吻半线脂鲤鱼群中,邻近个体占据本鱼视野在 80°内分别占比 88.51% 和 98.35%;同时在该范围内,群体中个体间的 NND 保持在偏好邻近距离范围内。可以推测,这可能是由个体鱼处于本鱼单视区引起,因为在该区域个体鱼与本鱼间不会出现碰撞。两种鱼群中,邻近个体占据本鱼视野最大约 140°(红吻半线脂鲤最大值为

133.32°;麦穗鱼最大值为 142.93°,大于 140°占 0.42%)时,邻近个体距离已经达到极小值。据此推测,当邻近个体处于本鱼视野 80°~140°时,邻近个体处于本鱼的复视区,因为邻近个体离本鱼的距离较近,对本鱼产生“胁迫”,导致本鱼需要对邻近个体进行定位和测距,以避免发生碰撞。同时根据影像观察发现,当视角在 80°~140°时,本鱼与邻近个体的空间位置大致接近相互垂直,故也可推测此时本鱼利用复视来控制“自己”与邻近个体间的距离。超出本鱼视野的最大值后,本鱼将无法观察到其邻近个体,故可推测超出本鱼视野最大值的范围区域是由盲区引起(图 6)。

在鱼群中,可能会出现由 3~10 尾个体组成的小聚合体,称之为次群体^[18]。它在一段时间会保持相对的独立和稳定,最终会融入到大群体。通过对麦穗鱼鱼群的大量观察和统计发现,本鱼与邻近个体间距超出 5 BL 时,要么两个体中一尾远离群体;要么两个体均处于两小群体的边缘。而红吻半线脂鲤鱼群在超出 3 BL 时,出现此种情况。据此推断,在麦穗鱼鱼群中,当两个体间 NND 超出 5 BL 时,次群体有可能存在;而在红吻半线脂鲤鱼群中,超出 3 BL 时,次群体有可能存在。在次群体可能存在区域,邻近个体在受到本鱼视野控制的情况很少,故可称此区为弱视觉区。两种鱼群的弱视觉区有着较大的差异,可能与两种不同个体的体长、眼睛结构、集群性等有关。

3.2 为改进鱼类群体行为模型提供方法

Breder^[19]首创了利用数学模型来研究鱼群动态结构和有生命个体的社会行为的方法。Grimm^[20]提出了基于个体行为模型(individual based models, IBMs)理念,该方法将群体中的个体作为独立单元进行处理,为鱼类群体仿真研究奠定了基础。Reynolds^[21]在 IBMs 模型的基础上,增加了排斥-平行-吸引规则,且将规避碰撞视为首要前提。现在,大多数学者均采用 IBMs 模型,在 Reynolds 模型的基础上进行改进^[6,13,22-23]。排斥-平行-吸引规则基于视觉能力,运用距离进行表达。本结果表明,鱼类在游动时,相邻个体间的视角可以控制两个体间的距离,根据邻近个体占据本鱼视野大小来进行距离调节,从而可以避免相互碰撞。在建立模型时,可通过控制邻近个体占据本鱼视野大小来控制两个体间距离,这种模型要比利用距离来约束个体行为达到互不碰撞更为简单。

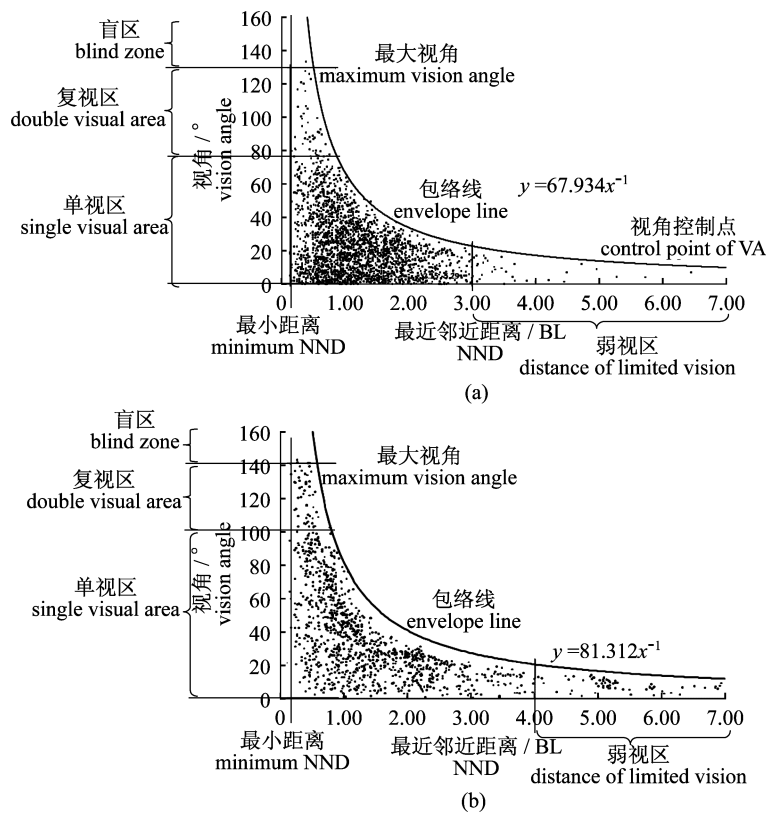


图 6 两种不同鱼群视角与 NND 相互关系示意图

(a) 红吻半线脂鲤鱼群中 NND 与视角间的关系; (b) 麦穗鱼鱼群中 NND 与视角间的关系

Fig. 6 The schematic diagram of the relationship between VA and NND in different fish schools

(a) the relation between VA and NND in *H. rhodostomus* school; (b) the relation between VA and NND in *P. parva* school

在本实验中,本鱼视角最小达到 0°,这是由于本鱼头部(本实验用头部坐标代替实验鱼眼睛的位置)在邻近个体体轴线(即邻近个体头部和尾部的连线)的延长线上所造成。在几何学中,若本鱼的视角为 0°,则本鱼与邻近个体的实际距离可能很近,可能无穷远。这在上述利用控制邻近个体占据本鱼视野大小来控制两个体间距离的模型中,需要引起注意。否则,会产生很大影响,造成实际距离与模拟距离结果相差很大。

3.3 视角的影响

Partridge^[9]对含有切断侧线和弄瞎双眼的绿青鳕(*Pollachius virens*)进行集群行为观察和探究,结果表明:视觉在保持个体鱼之间距离方面有着重要作用,而侧线在决定邻近个体的速度和方向方面很重要。当从这 2 个感觉系统传输的信息发生冲突时,视觉优先。Faucher^[12]利用氨基糖苷类抗生素(aminoglycoside antibiotics)使成群的 *Hemigrammus bleheri* 的侧线系统灭活,结果表明:经过抗生素处理的个体鱼不能形成鱼群;处

理结束之后,大约在一个半月之内,它们的组织形态和集群行为恢复正常。侧线系统在集群形成和维持方面起着重要的作用,鱼群的精确控制离不开侧线系统。本实验表明:视角和个体间最近邻近距离成正比,乘积为常数;当两个体非常靠近时,只有视觉在起作用。这与以上 2 位科学家的结果有所不同。当两个体的视角处于包络线下方且远离时,是视觉起主导作用还是视觉和侧线共同起作用,有待进一步观察和验证。

不同种鱼的眼球构造会有所不同,它们看运动物体时形成的视角也会有差异。在本实验的红吻半线脂鲤鱼群中,邻近个体占据本鱼视野 80°内占 98.35%,而麦穗鱼鱼群中,邻近个体占据本鱼视野 80°内占 88.51%。引起此种差异的原因,除两种鱼个体体长不同外,眼睛构造不同也可能是原因之一。

参考文献:

[1] Zhou Y Q, Wang J, Qian W G, et al. Review of fish schooling behavior study [J]. Journal of Shanghai

- Ocean University, 2013, 22(5): 734 - 743. [周应祺, 王军, 钱卫国, 等. 鱼类集群行为的研究进展. 上海海洋大学学报, 2013, 22(5): 734 - 743.]
- [2] Pitcher T J, Partridge B L. Fish school density and volume [J]. Marine Biology, 1979, 54 (4): 383 - 394.
- [3] Partridge B L. Internal dynamics and the interrelations of fish in schools [J]. Journal of comparative physiology, 1981, 144(3): 313 - 325.
- [4] Romey W L. Individual differences make a difference in the trajectories of simulated schools of fish [J]. Ecological Modelling, 1996, 92 (1): 65 - 77.
- [5] Viscido S V, Parrish J K, Grünbaum D. Factors influencing the structure and maintenance of fish schools [J]. Ecological Modelling, 2007, 206 (1 - 2): 153 - 165.
- [6] Liu L F, Zhou Y Q, Qian W G, et al. Modeling and simulation on schooling structure of *Hemigrammus bleheri* [J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34 (12): 1869 - 1876. [柳玲飞, 周应祺, 钱卫国, 等. 红鼻鱼群体结构的数学建模与仿真研究. 水产学报, 2010, 34(12): 1869 - 1876.]
- [7] Hermmings C C. Olfaction and vision in fish schooling [J]. The Journal of Experimental Biology, 1966, 45: 449 - 464.
- [8] Partridge B L, Pitcher T J. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision [J]. Journal of Comparative Physiology, 1980, 135: 315 - 325.
- [9] Partridge B L. The structure and function of fish schools [J]. Scientific American, 1982, 246 (6): 114 - 123.
- [10] Partridge B L. Internal dynamics and the interrelations of fish in schools [J]. Journal of Comparative Physiology, 1981, 144(3): 313 - 325.
- [11] Greenberg G, Hararway M M. Comparative Psychology: a Handbook [M]. New York: Garland Publishing Inc, 1998.
- [12] Faucher K, Parmentier E, Becco C, et al. Fish lateral system is required for accurate control of shoaling behavior [J]. Animal Behaviour. 2010, 79 (3): 679 - 687.
- [13] Oboshi T, Kato S, Mutoh A, et al. A simulation study on the form of fish schooling for escape from predator [J]. Forma, 2003, 18: 119 - 131.
- [14] Wang J, Zhou Y Q, Qian W G, et al. The observation on the dynamic structure of *Pseudorasbora parva* school under laboratory conditions [J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38 (5): 741 - 747. [王军, 周应祺, 钱卫国, 等. 实验室条件下麦穗鱼群体动态结构的表达. 水产学报, 2014, 38 (5): 741 - 747.]
- [15] Liu L F, Zhou Y Q, Qian W G, et al. Distortion evaluation and data extraction for behavior videos of fishes [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2011, (7): 129 - 133. [柳玲飞, 周应祺, 钱卫国, 等. 鱼类行为录像的畸变评估及数据提取研究. 湖南农业科学, 2011, (7): 129 - 133.]
- [16] Zhang Z Q, Zhou Y Q, Qian W G, et al. Comparative study on the distance measurements among individuals in the fish school by three methods [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(5): 750 - 755. [张仲秋, 周应祺, 钱卫国, 等. 3种鱼群个体间距的计算方法比较. 上海海洋大学学报, 2012, 21(5): 750 - 755.]
- [17] Zhou Y Q. Application fish behavior concerning with fishing operation [M]. Beijing: Science Press, 2011. [周应祺. 应用鱼类行为学. 北京: 科学出版社, 2011.]
- [18] Zaferman M L. Fine structure of fish aggregation: methods of study, effect on acoustic characteristics and fishing gear catchability [C] // Theme Session on Acoustic Techniques for Three-dimensional Characterization of the Pelagic Ecosystem (U). Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea (ICES), 2005.
- [19] Breder C M. Studies on social groupings in fish [J]. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1959, 117: 397 - 481.
- [20] Grimm V. Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future [J]. Ecological Modeling. 1999, 115: 129 - 148.
- [21] Reynolds C W. Flocks, herds, and schools: a distributed behavioral model [J]. Computer Graphics, 1987, 21(4): 25 - 34.
- [22] Huth A, Wissel C. The simulation of the movement of fish schools [J]. Journal of Theoretical Biology, 1992, 156(3): 365 - 385.
- [23] Inada Y, Kawachi K. Order and flexibility in the motion of fish schools [J]. Journal of Theoretical Biology, 2002, 214(3): 371 - 387.

Study on the relationship of fish's vision angle with nearest neighbor distance under laboratory conditions

WANG Jun¹, LI Yuwei^{2,3,4}, ZHOU Yingqi^{2,3,4*}, CAO Daomei^{2,3,4}

(1. Shanghai Administration Center for Ocean Affairs, Shanghai 200050, China;

2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources,

Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: Data showed a rule that the nearest neighbor distance (NND) decreases as the vision angle of own fish increases in *Pseudorasbora parva* school. To explore whether other fish schools follow the same rule, 30 individuals of *Hemigrammus rhodostomus* have been selected as a comparative object, which was smaller in body length and their average body length was (20.3 ± 0.2) mm. The size of the aquarium length, width and height were 78.0 cm, 52.0 cm and 65.0 cm respectively. The water depth was 5 cm. A video camera was set up to record the position of fish from overhead of aquarium in lab. Two-dimensional location data of each individual can be selected from the records in time sequence. Two parameters, NND and vision angle, were selected for characterizing the structure and to explore the relationship in different fish schools. Results show that: 1) the vision angles of *P. parva* and *H. rhodostomus* all remained within the 80° , that is, the vision angle of own fish observing the neighbors is not greater than 80° . 2) the vision angle range that neighbor fish occupies the own fish view doesn't increase as the body length increases in different species fish schools. 3) If NND remains stationary, the maximum vision angle (neighbor fish occupies the own fish view) and NND have the relationship as $yx = A$, in which y is for vision angle (unit: degree), x is for NND (unit: BL), A is a constant and related with body length of individuals. The rule is applicable to *P. parva* and *H. rhodostomus* schools. 4) When the NND is minimum between the own fish and neighbor fish, schooling is accomplished and maintained by vision angle. In other words, the vision angle is the main parameter to control the distance between each other and plays a dominant role. Lateral line and other sense organs may have their functions, but they might be less important.

Key words: Nearest Neighbor Distance; vision angle; structure of fish school; fish school

Corresponding author: ZHOU Yingqi. E-mail: yqzhou@shou.edu.cn

Funding projects: Special funding for the development of science and technology of Shanghai Ocean University (A2 - 0209 - 15 - 200002); The Open Foundation from Key Laboratory of Marine Fishery Equipment and Technology of Zhejiang (MFET201409); The Youth Scholars of Shanghai Higher Education Institutions (A1 - 2035 - 14 - 0010 - 14); 4) PhD research startup foundation of Shanghai Ocean University (A - 0209 - 13 - 0105418); The Opening Project of Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources (Shanghai Ocean University), Ministry of Education (A1 - 0209 - 15 - 0503 - 7)