

DOI: 10.12131/20240260

文章编号: 2095-0780-(2025)03-0044-09

## 流速对不同群体数量花鲈幼鱼游泳行为的影响

郑纪昌, 颜寒, 姜燕, 徐永江, 崔爱君, 马斌

中国水产科学研究院黄海水产研究所/深蓝渔业工程联合实验室, 山东青岛 266071

**摘要:** 为研究花鲈 (*Lateolabrax maculatus*) 对流速的行为适应特征, 采用泳道流速仪测定了不同数量 (1、2、4、6、8尾) 花鲈幼鱼在多种流速 (0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0、4.5、5.0 BL·s<sup>-1</sup>, BL 为体长) 下的游泳行为。结果显示, 当流速达到 4.5 BL·s<sup>-1</sup> 时, 各组群体运动速度 (Group movement speed, Gc) 均显著低于单尾鱼游泳速度 ( $p<0.05$ )。随着流速增加, 反映鱼群凝聚力的个体间距离 (Inter-individual distance, IID) 在各组均呈先降低后上升的趋势, 并在流速达到 3.5~4.5 BL·s<sup>-1</sup> 时出现最低值, 且最低值对应的流速随着群体数量的增加而增大。反映鱼群协调性的游泳速度同步性 (Swimming speed synchrony, S<sub>v</sub>) 与 IID 呈相反的变化趋势, 且 S<sub>v</sub> 峰值对应的流速也随着群体数量的增加而增大。当流速达到 1.0 BL·s<sup>-1</sup> 时, 单尾鱼摆尾频率 (Tail beat frequency, TBF) 均显著高于相同流速下的其他各组 ( $p<0.05$ )。随着流速的增加, 花鲈钻石型排布模式所占比例先下降后上升, 方阵型模式所占比例则呈相反的变化趋势, 但在各实验组中, 不同流速下的花鲈均以钻石型排布模式为主。综上所述, 随着流速的增加, 花鲈群体的凝聚力和协调性均先升高后降低, 群体数量的扩大有利于提高花鲈鱼群凝聚力和协调性, 并且花鲈主要采用钻石型排布模式来降低游泳能量消耗。

关键词: 花鲈; 流速; 群体数量; 游泳行为; 能量策略

中图分类号: S 965.399

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Effects of flow velocity on swimming behavior of *Lateolabrax maculatus* juvenile with different population sizes

ZHENG Jichang, YAN Han, JIANG Yan, XU Yongjiang, CUI Aijun, MA Bin

*Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences/Joint Laboratory for Deep Blue Fishery Engineering, Qingdao 266071, China*

**Abstract:** To investigate the behavioral characteristics to flow velocity, we measured the swimming behaviors of juvenile *Lateolabrax maculatus* of different individuals (1, 2, 4, 6 and 8) at various flow velocities (0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5 and 5.0 BL·s<sup>-1</sup>; BL: Body length) by using swimming ability test tank. When the flow velocity reached 4.5 BL·s<sup>-1</sup>, the group movement speed (Gc) of fish schooling was significantly lower than that of single fish ( $p<0.05$ ). With an increase in the flow velocity, the inter-individual distance (IID) (Reflects the cohesion of fish swarm) first decreased and then increased in each group, and the minimum values were observed when the flow velocity reached 3.5–4.5 BL·s<sup>-1</sup>. Besides, the flow velocity corresponding to the above IID minimum value increased with the expansion of fish population. The trend of swimming speed synchrony (S<sub>v</sub>), reflecting the coordination of fish population, was completely opposite with that of IID, and the flow velocity corresponding to the maximum S<sub>v</sub> value also increased with the fish schooling expansion. When the flow velocity reached 1.0 BL·s<sup>-1</sup>, the tail beat

收稿日期: 2024-11-08; 修回日期: 2025-01-28

基金项目: 山东省重点研发计划(2023TZXD050); 青岛海洋科技中心山东省专项经费(2022QNLM030001); 中国水产科学研究院基本科研业务费(2023TD51, 2024XT0701); 国家海水鱼产业技术体系(CARS-47)

作者简介: 郑纪昌(1993—), 男, 助理研究员, 博士, 研究方向为海水鱼类行为与生理学。E-mail: zhengjc@ysfri.ac.cn

通信作者: 徐永江(1981—), 男, 研究员, 博士, 研究方向为海水鱼类设施化养殖技术。E-mail: xuyj@ysfri.ac.cn

frequency (TBF) of single fish was significantly higher than that of other groups at the same flow velocity ( $p<0.05$ ). With the increase of flow velocity, the proportion of diamond lattice displayed in fish schooling first decreased and then increased, which was opposite to the phalanx lattice pattern. However, the pattern of diamond lattice was always dominant in each group at different flow velocities. In conclusion, with the increase of flow velocity, the cohesion and coordination of *L. maculatus* schooling first increased and then decreased. The expansion of the fish population is conducive to improving its cohesion and coordination, and the fish mainly adopts adiamond lattice pattern to reduce swimming energy consumption.

**Keywords:** *Lateolabrax maculatus*; Flow velocity; Population size; Swimming behavior; Energy strategy

水产养殖的快速扩张使近海养殖空间和水质环境面临日益严峻的挑战。为了拓展养殖空间并缓解近海环境压力,深远海养殖成为保障水产养殖可持续发展的重要方向<sup>[1]</sup>。但是深远海养殖面临着复杂的水文条件变化,其中海水流速快且复杂多变是其最显著的特点<sup>[2]</sup>。流速是影响鱼类游泳行为的重要环境因素<sup>[3]</sup>,分析鱼类对流速的适应特征有利于提升人工养殖技术。在生产实践中,养殖工厂通常利用特定速度的涡流使鱼群作自发的溯流运动,并将规律均衡的环流运动作为鱼群健康的行为学表征。鱼苗在出塘前有时也需要进行拉网锻炼,使其提前适应捕捞时的流速,进而提升幼苗的抗逆能力和体质水平<sup>[4]</sup>。除此之外,适当提高流速可以训练鱼类持续游泳能力,进而提升其生长性能<sup>[5]</sup>、代谢能力和肌肉品质<sup>[6]</sup>。在行为学方面,流速首先对鱼类个体行为产生影响,并通过视觉系统及侧线感知影响个体间的相互作用,进而改变鱼群的同步性及集群特性<sup>[7-9]</sup>。在鱼类行为学研究中,流速对鱼类群体行为的影响主要集中于群体凝聚力与协调性2个方面,其中个体间距离(Inter-individual distance, IID)<sup>[10]</sup>和游泳速度同步性(Swimming speed synchrony, S<sub>V</sub>)<sup>[11]</sup>是评估以上行为的重要指标。在不同流速下,鱼群也会通过调整游泳排布模式(直线型、方阵型、钻石型)来充分利用水动力势能,从而获得最大的能量效率<sup>[12]</sup>。

花鲈(*Lateolabrax maculatus*)是鮨科花鲈属的暖温性底层鱼类<sup>[13]</sup>,具有溯河索饵洄游的习性,通常秋末到河口产卵,冬季返回近海。花鲈野生群体主要分布于西北太平洋,其中在中国沿海及各入海江河均有分布。花鲈也是中国主要的海水养殖鱼类之一,2022年国内总产量达 $2.1\times 10^5$ 吨,占海水养殖品种总产量的9.52%<sup>[14]</sup>,是深远海规模化养殖的潜在品种。

目前关于花鲈对环境因子适应性的研究逐渐增多,研究内容主要集中于光照、温度和盐度对行为与生理的影响,而关于流速对花鲈游泳行为影响的

研究尚未见报道。传统鱼类行为学研究主要采用人工观察法进行定性分析,但该方法存在实验效率低、数据较粗略的局限性。视频捕捉和专业计算机软件的应用则显著提高了数据精度,实现了行为学参数的定量分析。就研究对象而言,花鲈的幼鱼阶段不仅更容易受环境因子(如流速)的影响,而且也是其生长发育的关键时期。因此,选择幼鱼作为研究对象,能够更好地了解其早期阶段的流速适应特征,为未来花鲈全阶段深远海养殖提供借鉴。因此,本实验基于特制的流速跑道,采用高清摄像和视频处理技术研究了不同群体数量的花鲈幼鱼在多种流速下的群体运动速度(Group movement speed, G<sub>c</sub>)、IID、S<sub>V</sub>及摆尾频率(Tail beat frequency, TBF)等行为学参数,分析了不同流速对花鲈幼鱼群体排布模式的影响,为了解花鲈幼鱼对流速的需求及选择适应性提供参考,也为后续花鲈深远海健康养殖技术开发提供理论依据。

## 1 材料与方法

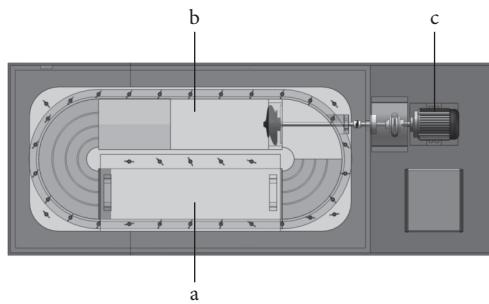
### 1.1 实验用鱼及暂养处理

本实验于2023年9月在山东省海阳市黄海水产有限公司的养殖车间完成。正式实验前,挑选500尾无损伤且活力正常的6月龄花鲈[(101.23±13.21) g, (18.80±0.95) cm]于循环水养殖池中暂养7 d以适应实验环境。每天于8:00和18:00按照鱼体质量的3%投喂商业配合饲料。每次投喂1 h后捞出残余饵料和粪便,并更换约50%的海水。暂养期间,保持水体溶解氧的质量浓度为(7.5±0.5) mg·L<sup>-1</sup>,水温为(24.0±0.5) °C,光照周期设置为12 h光照:12 h黑暗。

### 1.2 实验装置与实验步骤

本实验使用的Brett-type泳道流速仪<sup>[15]</sup>主要由2层嵌套结构组成(图1)。外层的矩形水槽用于支撑及密封水体,内层的椭圆形水槽则由测试跑道区、水流稳定区及动力系统3部分构成。测试跑道区的尺寸为长1.2 m×宽0.3 m×高0.3 m,水流稳

定区可以通过减少水流涡旋和紊动使水流矢量速度保持一致，动力系统则由机械螺旋桨、外接电动机及可调节变频器组成。流速仪水平固定后，于测试跑道区正上方1 m处架设高清摄像机(1 920×1 080 P, 30帧·s<sup>-1</sup>)，并将拍摄的视频传入电脑用于后续分析。



a. 测试跑道区；b. 水流稳定区；c. 动力系统。  
a. Test runway area; b. Stable water flow area; c. Power system.

图1 游泳能力测试水槽结构示意图

Fig. 1 Schematic diagram of swimming ability test tank

实验开始前，先梯度调节变频器并记录测试跑道区流速，建立发动机频率与水流速度的映射关系。然后将随机挑选的实验鱼按数量分为5组(即：1、2、4、6、8尾)，每组实验鱼放入测试跑道区静水适应1 h。将流速依次设置为0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0、4.5和5.0 BL·s<sup>-1</sup>(BL指体长 Body length)，每种流速下持续拍摄实验鱼1 min的游泳行为，相邻流速的间隔时间为5 min。以上实验过程共重复进行8次，每次均重新挑选实验鱼，以避免实验疲劳，整个实验过程水温为(24.5±0.3) °C，溶解氧的质量浓度为(7.0±0.25) mg·L<sup>-1</sup>。

### 1.3 参数计算及数据处理

利用 LoliTrack 5(丹麦 Loligo® Systems) 软件进行行为学分析，该软件的基本原理是通过对比筛选和背景减法追踪 2D 层面下的鱼像运动状态，再通过像素和实物的相对大小转化为实际坐标以计算行为学参数。

#### 1.3.1 群体运动速度

群体中心( $G_x$ ,  $G_y$ )的坐标点表示为：

$$G_x = (x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_{k-2} + x_{k-1} + x_k)/k \quad (1)$$

$$G_y = (y_1 + y_2 + y_3 + \dots + y_{k-2} + y_{k-1} + y_k)/k \quad (2)$$

式中： $G_x$  为群体中心的横坐标值； $x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_{k-2} + x_{k-1} + x_k$  分别为  $k$  尾鱼在  $t$  时刻的横坐标值； $G_y$  为群体中心的纵坐标值； $y_1 + y_2 + y_3 + \dots + y_{k-2} + y_{k-1} + y_k$  分别为  $k$  尾鱼在  $t$  时刻的纵坐标值。

$$G_{c(t)} = \sqrt{(G_{x(t)} - G_{x(t-1)})^2 + (G_{y(t)} - G_{y(t-1)})^2} / dt \quad (3)$$

式中： $G_{c(t)}$  为群体游泳速度 (cm·s<sup>-1</sup>)； $G_{x(t)}$  和  $G_{x(t-1)}$  分别为群体中心在  $t$  和  $t-1$  时刻的横坐标值； $G_{y(t)}$  和  $G_{y(t-1)}$  分别为群体中心在  $t$  和  $t-1$  时刻的纵坐标值； $dt$  为每帧图像的时间间隔 ( $dt=1/30$  s)。

#### 1.3.2 个体间距离

个体间距离计算公式为：

$$IID_{(t)} = \frac{1}{n} \sum_{i \neq j}^n \sqrt{(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2} \quad (4)$$

式中： $IID_{(t)}$  为个体间距离 (cm)； $x_i$  和  $x_j$  为鱼群中第  $i$ 、 $j$  鱼在  $t$  时刻的横坐标值； $y_i$  和  $y_j$  为鱼群中第  $i$ 、 $j$  鱼在  $t$  时刻的纵坐标值； $n$  为种群的数量大小。

#### 1.3.3 游泳速度同步性

游泳速度同步性计算公式为：

$$S_v = 1 - \left| \frac{v_i - v_j}{v_i + v_j} \right| \quad (5)$$

式中： $S_v$  为个体游泳速度同步性； $v_i$  和  $v_j$  为鱼群中第  $i$ 、 $j$  鱼的瞬时游泳速度。

#### 1.3.4 排布模式

排布模式计算公式为：

$$M_{SLP} = T_{ps/ds} / T_{total} \quad (6)$$

式中： $M_{SLP}$  为群体排布模式； $T_{ps/ds}$  为鱼群处于方阵型模式或钻石型模式(图2)的时间占运动总时间的比例； $T_{total}$  为观察鱼群的总时间。

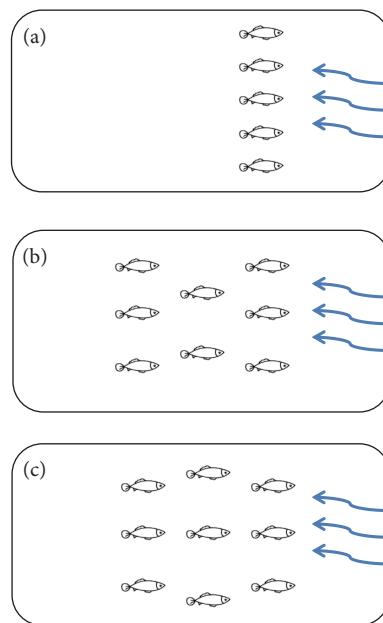


图2 群体排布模式示意图

注：a. 方阵型；b, c. 钻石型。

Fig. 2 Schematic diagram of fish schooling layout pattern

Note: a. Phalanx lattice; b, c. Diamond lattice.

### 1.3.5 摆尾频率

摆尾频率计算公式为:

$$F_{\text{TBF}} = N / T_{\text{total}} \quad (7)$$

式中:  $F_{\text{TBF}}$  为摆尾频率 (Hz);  $N$  为运动时间内鱼群的平均摆尾次数;  $T_{\text{total}}$  为观察鱼群的总时间。

### 1.4 数据分析

本研究使用 Excel 2016 和 SPSS 26.0 软件进行数据处理及统计分析。实验数据先进行正态分布和方差齐性检验, 对符合条件的数据再做单因素方差分析 (One-way ANOVA), 其中对具有显著性差异的组间数据进行邓肯多重比较 (Duncan multiple test)。本实验数据结果均采用“平均值±标准差 ( $\bar{x} \pm s$ )”表

示, 方差分析的显著性水平为  $p < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 流速对花鲈幼鱼群体运动速度的影响

流速和群体数量均对花鲈幼鱼  $G_c$  产生了影响, 不同流速下的花鲈  $G_c$  分析见图 3。随着流速从  $0.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  梯度增加到  $5.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ , 各组花鲈  $G_c$  均持续增加, 且整体与流速保持一致。当流速达到  $2.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 相同流速下的单尾鱼  $G_c$  在数值上均高于其他各组。当流速继续增加到  $4.5$ 、 $5.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 单尾鱼游泳速度分别为  $(94.93 \pm 0.56) \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $(100.34 \pm 1.11) \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ , 均显著高于其余各组  $G_c$  ( $p < 0.05$ )。

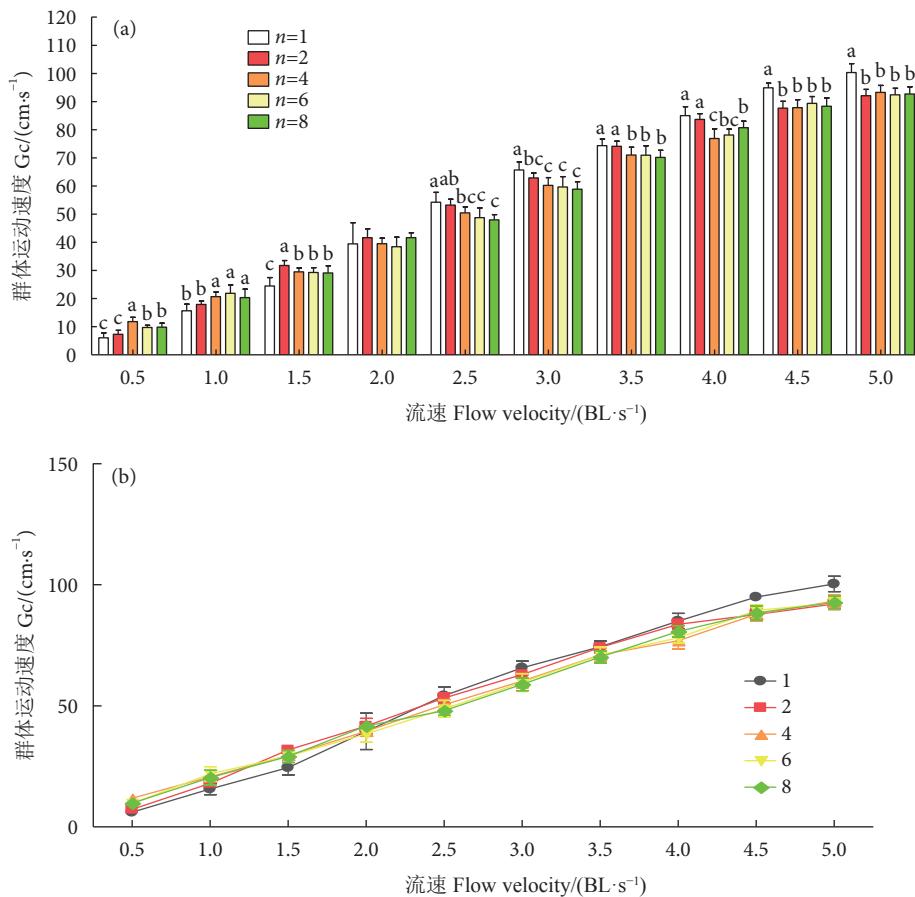


图3 流速对花鲈幼鱼群体运动速度的影响

注:  $n$  代表花鲈数量。图中不同字母表示同一组别之间差异具有显著性 ( $p < 0.05$ )。

Fig. 3 Effect of flow velocity on group movement speed of *L. maculatus* juvenile

Note:  $n$  represents the number of *L. maculatus*. Different letters in the figure represent significant differences within the same group ( $p < 0.05$ ).

### 2.2 流速对花鲈幼鱼个体间距离的影响

IID 是鱼群中某一个体与其他任何个体的平均距离。该指标是衡量鱼群凝聚力的重要指标, IID 降低通常意味着群体凝聚力的增加。在各流速下 (除  $1.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  外),  $n=2$  组花鲈 IID 的表现数值均最高, 并在流速低于  $1.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  或超过  $3.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  时出现显著性差异 ( $p < 0.05$ ) (图 4-a)。随着流速的增加, 各组实验鱼 IID 均呈先下降后上升的变化趋势 (图 4-b),  $n=2$  组花鲈 IID 最低值 [ $(36.18 \pm 0.90) \text{ cm}$ ] 对应的流速为  $3.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $n=4$ 、 $6$  组 IID 最低值 [ $(25.32 \pm 0.84) \text{ cm}$ 、 $(27.87 \pm 2.09) \text{ cm}$ ] 对应的流速为  $4.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $n=8$  组 IID 最低值 [ $(27.47 \pm 1.75) \text{ cm}$ ] 对

时出现显著性差异 ( $p < 0.05$ ) (图 4-b)。随着流速的增加, 各组实验鱼 IID 均呈先下降后上升的变化趋势 (图 4-b),  $n=2$  组花鲈 IID 最低值 [ $(36.18 \pm 0.90) \text{ cm}$ ] 对应的流速为  $3.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $n=4$ 、 $6$  组 IID 最低值 [ $(25.32 \pm 0.84) \text{ cm}$ 、 $(27.87 \pm 2.09) \text{ cm}$ ] 对应的流速为  $4.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $n=8$  组 IID 最低值 [ $(27.47 \pm 1.75) \text{ cm}$ ] 对

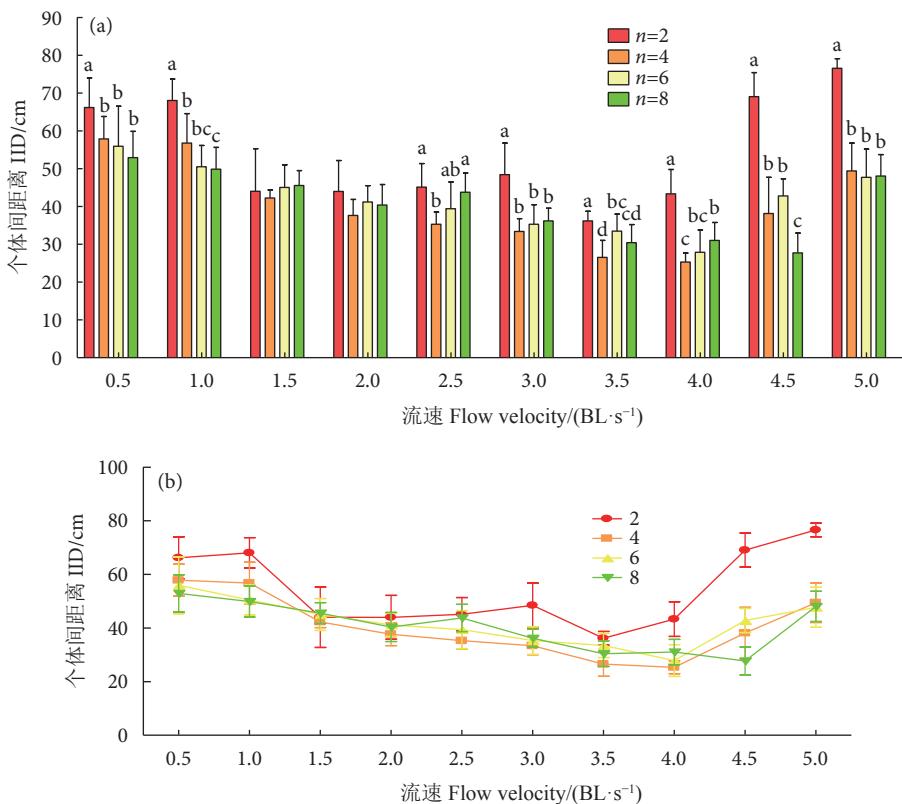


图4 流速对花鲈幼鱼个体间距离的影响

注:  $n$  代表花鲈数量。图中不同字母表示同一组别之间差异具有显著性 ( $p<0.05$ )。

Fig. 4 Effect of flow velocity on inter-individual distance of *L. maculatus* juvenile

Note:  $n$  represents the number of *L. maculatus*. Different letters in the figure represent significant differences within the same group ( $p<0.05$ ).

应的流速则为  $4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

### 2.3 流速对花鲈幼鱼个体游泳速度同步性的影响

$S_v$  是反映鱼群协调性的重要参数, 其数值越大代表群体同步性越高。当流速低于  $4.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时(除  $1.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  外),  $n=2$  组花鲈  $S_v$  整体高于其他组(图 5-a)。随着流速的增加, 各组实验鱼  $S_v$  均呈先上升后下降的变化趋势(图 5-b), 其中  $n=2$  组花鲈  $S_v$  在  $3.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速达到峰值( $0.75\pm0.01$ ),  $n=4$ 、6 组在  $4.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速达到峰值( $0.84\pm0.01$ 、 $0.74\pm0.01$ ), 而  $n=8$  组在  $4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速达到峰值( $0.77\pm0.01$ )。当流速达到  $5.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ , 各组  $S_v$  趋于一致, 且各组  $S_v$  数值分布范围为  $0.43\sim0.45$ 。

### 2.4 流速对花鲈幼鱼摆尾频率的影响

TBF 代表鱼群单位时间内的摆尾次数。当流速超过  $1.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时, 单尾鱼 TBF 均显著高于相同流速下的其他各组 ( $p<0.05$ ) (图 6-a)。随着流速的增加, 不同群体数量的花鲈 TBF 均逐渐增加, 且与流速呈显著的线性正相关。根据线性回归分析结果(图 6-b), 当流速范围为  $0.5\sim5.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时, 各组鱼 TBF 与流速的线性回归方程为:  $y_1=0.5776x+$

$0.7497$ ,  $r^2=0.9925$ ;  $y_2=0.5137x+0.6755$ ,  $r^2=0.9857$ ;  $y_4=0.502x+0.7063$ ,  $r^2=0.9802$ ;  $y_6=0.512x+0.6782$ ,  $r^2=0.9847$ ;  $y_8=0.5107x+0.6955$ ,  $r^2=0.9819$ 。

### 2.5 流速对花鲈幼鱼排布模式的影响

本实验主要统计了方阵型和钻石型这 2 种典型排布模式的分布比例(图 7)。不同群体数量的花鲈在各流速下呈现出的排布模式均以钻石型为主。随着流速的增加, 各组钻石型排布模式所占比例呈先下降后上升的趋势, 其中  $n=2$  组的钻石型比例在  $4.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速下出现最低值( $0.61\pm0.02$ ),  $n=4$ 、6 组均在  $3.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速下出现最低值( $0.52\pm0.02$ 、 $0.69\pm0.02$ ), 而  $n=8$  组则在  $4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速下出现最低值( $0.61\pm0.02$ )。方阵型排布模式则呈先上升后下降的趋势, 并在流速达到  $3.5\sim4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时出现对应的峰值。

## 3 讨论

### 3.1 流速对花鲈幼鱼群体游泳能力的影响

鱼类的游泳模式因流速产生差异, 当流速低于鱼体本身的感应流速(通常为  $0\sim1.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ )时, 鱼

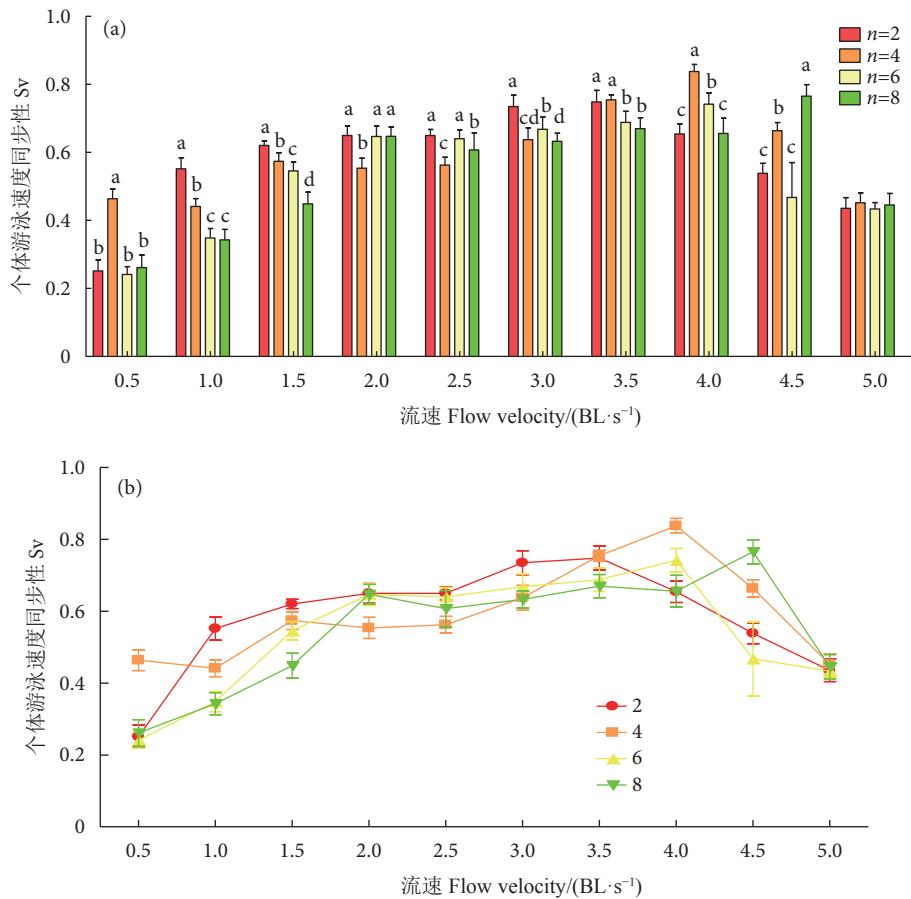


图5 流速对花鲈幼鱼个体游泳速度同步性的影响

注:  $n$  代表花鲈数量。图中不同字母表示同一组别之间差异具有显著性 ( $p<0.05$ )。

Fig. 5 Effect of flow velocity on speed synchronization of *L. maculatus* juvenile

Note:  $n$  represents the number of *L. maculatus*. Different letters in the figure represent significant differences within the same group ( $p<0.05$ ).

类会表现为间歇性运动或静止<sup>[16]</sup>。当流速高于鱼类的感应流速且低于临界游泳速度(通常为2.0~4.0  $BL \cdot s^{-1}$ )时,鱼类一般保持稳定趋流行为,其游速与水流速度保持一致<sup>[17]</sup>。当流速高于爆发游泳速度(通常大于4.0  $BL \cdot s^{-1}$ )时,鱼类一般采用“暴走-滑行”的游泳模式来应对水流阻力<sup>[18-19]</sup>。鱼类群体运动速度是指所有个体坐标中心的位移与时间的比值,该指标反映整个群体的运动速度,其一般小于个体的自发游泳速度。本研究结果显示,当流速达到4.5  $BL \cdot s^{-1}$ 时,相同流速下的单尾鱼自发游泳速度则显著高于其他各组的群体运动速度,这可能是由于高流速导致鱼类个体游动失衡,进而破坏鱼群结构稳定,致使群体运动速度下降。同时,笔者在实验过程中观察到高流速下的鱼群存在领头鱼的替换效应<sup>[20]</sup>,领头鱼的不停更换使群体中心总体的位移水平小于单条鱼,从而导致群体运动速度下降。Weihs<sup>[21]</sup>则认为,在高流速环境中,鱼群比落单的鱼更容易采取低游速策略来节约能量,这一

点后续将深入讨论。

### 3.2 流速对花鲈幼鱼群体凝聚力和协调性的影响

IID表示鱼群中某一个体与其他任何个体的平均距离,是反映鱼群凝聚力的重要指标。本研究发现,在各流速下(除1.5  $BL \cdot s^{-1}$ 外), $n=2$ 组花鲈个体间距离表观数值均最高,并在流速低于1.0  $BL \cdot s^{-1}$ 或超过3.0  $BL \cdot s^{-1}$ 时表现出显著性差异。这与付世建等<sup>[22]</sup>在青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)上的实验结果一致。随着流速的增加,各组花鲈IID先下降后上升,并在流速达到3.5~4.5  $BL \cdot s^{-1}$ 时出现最低值,这意味着一定流速的增加会提升花鲈鱼群的凝聚力。但是当流速持续增加到临界速度后,水流对鱼群结构产生较大的冲击而导致IID增加,最终表现为群体凝聚力下降。值得注意的是,上述IID的最低值对应的流速随着群体数量的增加而增大,这在一定程度上说明群体数量的增加有利于提高鱼群稳定性,以应对高流速的冲击。 $S_v$ 是衡量鱼群结构协调性的重要指标,其数值范围为0~1,数值越

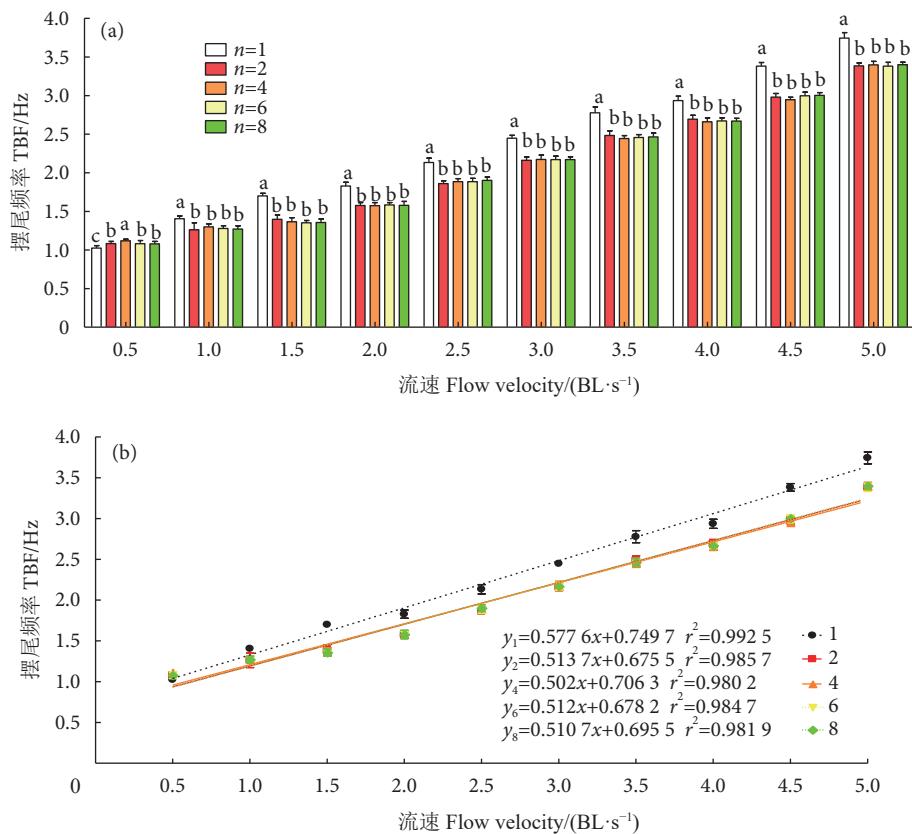


图6 流速对花鲈幼鱼摆尾频率的影响

注:  $n$  代表花鲈数量。图中不同字母表示同一组别之间差异具有显著性 ( $p < 0.05$ )。

Fig. 6 Effect of flow velocity on tail beat frequency of *L. maculatus* juvenile

Note:  $n$  represents the number of *L. maculatus*. Different letters in the figure represent significant differences within the same group ( $p < 0.05$ ).

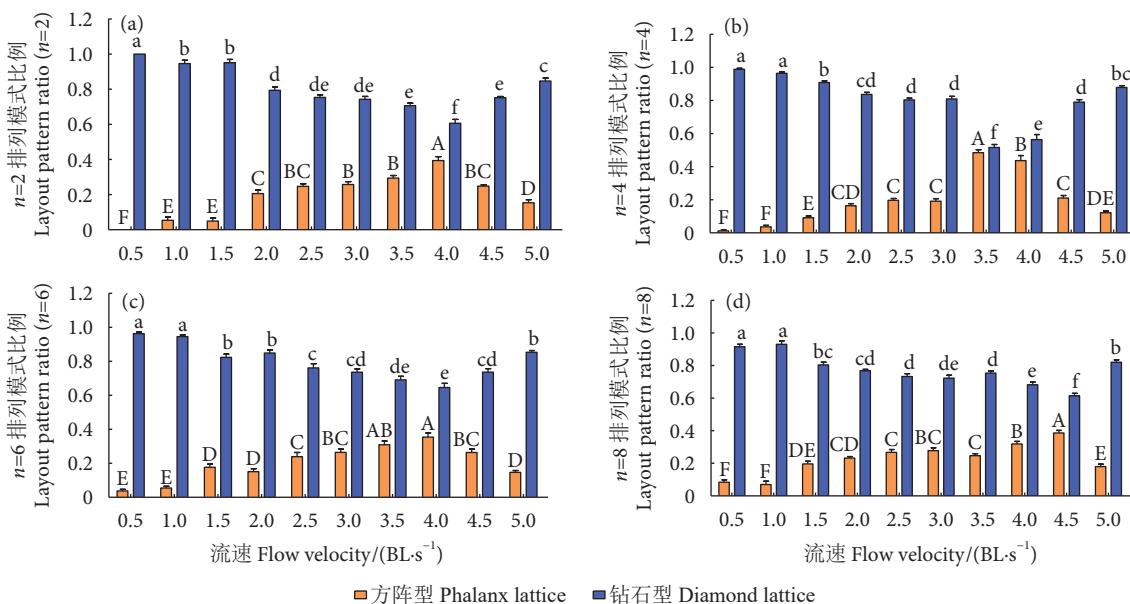


图7 流速对花鲈幼鱼排布模式的影响

注:  $n$  代表花鲈数量。图中大写字母用来标记方阵型排列模式差异性, 小写字母用来标记钻石型排列模式差异性, 其中不同字母表示同一组别之间差异具有显著性 ( $p < 0.05$ )。

Fig. 7 Effect of flow velocity on schooling layout pattern of *L. maculatus* juvenile

Note:  $n$  represents the number of *L. maculatus*. Capital letters represent the differences in phalanx lattice pattern, while lowercase letters represent the differences in diamond lattice pattern. Different letters in the figure represent significant differences within the same group ( $p < 0.05$ ).

大代表群体同步性越高<sup>[23]</sup>。本研究结果显示, 随着流速的增加, 各组花鲈个体  $S_v$  与 IID 呈相反的变化趋势, 这表明适度增加流速有利于提升花鲈群体结构的协调性。而当流速增加到  $3.5\sim4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时, 个体  $S_v$  开始降低, 说明过高的流速会破坏花鲈群体的协调性。此外, 在流速增加的过程中, 个体  $S_v$  峰值所对应的流速随着群体数量的增加而增大, 这进一步说明花鲈群体数量的增加有利于增强鱼群的协调性。

### 3.3 流速对花鲈幼鱼群体游泳能量策略的影响

在自然条件下, 鱼类集群是一种常见现象, 通常是为了索饵、避敌或进行洄游<sup>[24-25]</sup>。随着研究的深入, 越来越多的证据表明, 鱼类集群的本质在于降低游泳过程中的能量消耗<sup>[18]</sup>。TBF 是间接评估鱼类能量消耗的重要指标<sup>[26-27]</sup>。在条纹鲈 (*Embiotoca lateris*) 群体中, 尾随鱼的 TBF 比其前方鱼减少了约 14.9%<sup>[28]</sup>。本研究结果显示, 当流速达  $1.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  后, 各群体花鲈的平均 TBF 均显著低于相同流速下的单尾鱼, 这与在日本鲭 (*Scomber japonicus*) 上的研究结果具有一致性<sup>[29]</sup>。此外, Hemelrijck 等<sup>[30]</sup> 和 Oza 等<sup>[12]</sup> 通过流体力学模型初步证明了鱼群比单尾鱼产生了更大的涡流效率。Weihs<sup>[21]</sup> 提出的鱼群流体力学理论也进一步表明鱼群队列前部的鱼可产生正向涡旋, 可减轻正后方鱼受到的水体阻力, 其中方阵型和钻石型队列可分别降低每尾鱼约 25% 和 33% 的能量损耗。在本研究中, 不同群体数量的花鲈在各流速下均以钻石型排布模式为主, 进一步说明了该队列模式比方阵型更节省能量。然而, 随着流速的增加, 花鲈钻石型排布模式所占比例逐渐降低, 而各组方阵型模式所占比例则呈上升的趋势, 这与 Ashraf 等<sup>[31-32]</sup> 对红鼻鱼 (*Hemigrammus bleheri*) 的实验结果相似。根据 Georgopoulou 等<sup>[20]</sup> 以及 Dong 和 Lu<sup>[33]</sup> 研究, 鱼群在低流速下具有相对固定的“领头鱼”, 而较高的流速则会导致“领头鱼”持续更换, 这种频繁的位置变更会扰乱涡流对后续鱼群的助力效率, 导致钻石型队列的能量节约效率不再显著高于方阵型队列, 因此方阵型排布模式逐渐成为了新选择。然而, 当流速达到  $3.5\sim4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时, 各组花鲈呈钻石型队列模式的比例又逐渐增加, 这意味着过高流速使得钻石型队列的节能效率再次具有明显优势, 但是其具体原因还有待进一步探究。影响鱼群队列模式的因素不仅受流速影响, 还与鱼群规模相关。Newlands

和 Porcelli<sup>[34]</sup> 在蓝鳍金枪鱼 (*Thunnus thynnus*) 中也观察到小型鱼群倾向于采用方阵型排布模式, 而数量较大的鱼群则以钻石型队列为主导。但是, 本实验显示群体规模并未对花鲈的主导排布模式产生明显影响, 这一方面说明了鱼群排布模式受鱼种影响; 另一方面也意味着后续需要继续增加花鲈群体数量, 从而全面研究花鲈群体规模对排布模式的影响。此外, 本实验的观察记录时间仅为 1 min, 延长观察时间是否对花鲈幼鱼的排布模式及其他行为学指标产生影响, 这也需要后续深入研究。

总体而言, 本研究表明流速和群体规模均对花鲈幼鱼游泳行为产生影响。花鲈群体凝聚力和协调性随流速的增加呈先升高后降低的趋势, 并在流速达到  $3.5\sim4.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  时出现峰值。群体规模扩大有利于提高花鲈鱼群凝聚力和协调性, 且花鲈主要采用钻石型排布模式来降低游泳能量消耗。本研究结果为了解花鲈幼鱼对流速的需求及选择适应性提供参考, 指导深远海养殖平台在花鲈幼鱼阶段调整合适的流速, 为花鲈深远海健康养殖技术开发提供理论依据。

### 参考文献:

- LONG L, LIU H, CUI M, et al. Offshore aquaculture in China[J]. *Rev Aquac*, 2024, 16(1): 254-270.
- YUAN B, CUI Y H, AN D, et al. Marine environmental pollution and offshore aquaculture structure: evidence from China[J]. *Front Mar Sci*, 2022, 9: 979003.
- 汤保贵, 陈秀灿, 胡长圣, 等. 流速对黑鲷幼鱼游泳行为及运动生理的影响[J]. *水生生物学报*, 2023, 47(12): 1993-2002.
- 陈万光, 郭国强, 张耀武. 红白鲫人工繁殖及鱼苗培育技术[J]. *水产科学*, 2008, 27(6): 309-311.
- ZHU T, YANG R, XIAO R, et al. Effects of flow velocity on the growth performance, antioxidant activity, immunity and intestinal health of Chinese perch (*Siniperca chuatsi*) in recirculating aquaculture systems[J]. *Fish Shellfish Immunol*, 2023, 138: 108811.
- HUANG X, HEGAZY A M, ZHANG X. Swimming exercise as potential measure to improve flesh quality of cultivable fish: a review[J]. *Aquac Res*, 2021, 52(12): 5978-5989.
- MOZZI G, NYQVIST D, ASHRAF M U, et al. The interplay of group size and flow velocity modulates fish exploratory behaviour[J]. *Sci Rep*, 2024, 14(1): 13186.
- SBRAGAGLIA V, JOLLES J W, COLL M, et al. Fisheries-induced changes of shoaling behaviour: mechanisms and potential consequences[J]. *Trends Ecol Evol*, 2021, 36(10): 885-888.
- LARSSON M. Schooling fish from a new, multimodal sensory perspective[J]. *Animals*, 2024, 14(13): 1984.

- [10] JOLLES J W, BOOGERT N J, SRIDHAR V H, et al. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish[J]. *Curr Biol*, 2017, 27(18): 2862-2868.
- [11] MAXIMINO C, de BRITO T M, COLMANETTI R, et al. Parametric analyses of anxiety in zebrafish scototaxis[J]. *Behav Brain Res*, 2010, 210(1): 1-7.
- [12] OZA A U, RISTROPH L, SHELLEY M J. Lattices of hydrodynamically interacting flapping swimmers[J]. *Phys Rev X*, 2019, 9(4): 041024.
- [13] 温海深, 李昀, 张美昭, 等. 花鲈: 家喻户晓的中国海鲈[J]. 中国水产, 2020(8): 110-111.
- [14] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 2023 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2023: 21-22.
- [15] CAI L, ZHANG P, JOHNSON D, et al. Effects of prolonged and burst swimming on subsequent burst swimming performance of *Gymnocypris potanini firmispinatus* (Actinopterygii, Cyprinidae)[J]. *Hydrobiologia*, 2019, 843: 201-209.
- [16] 李阳希, 侯轶群, 陶江平, 等. 大渡河下游 3 种鱼感应流速比较 [J]. 生态学杂志, 2021, 40(10): 3214-3220.
- [17] 王萍, 桂福坤, 吴常文. 鱼类游泳速度分类方法的探讨[J]. 中国水产科学, 2010, 17(5): 1137-1146.
- [18] WINGER P D, HE P, WALSH S J. Factors affecting the swimming endurance and catchability of Atlantic cod (*Gadus morhua*)[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2000, 57(6): 1200-1207.
- [19] WARDLE C S, HE P. Burst swimming speeds of mackerel, *Scomber scombrus* L.[J]. *J Fish Biol*, 1988, 32(3): 471-478.
- [20] GEORGOPOLOU D G, KING A J, BROWN R M, et al. Emergence and repeatability of leadership and coordinated motion in fish shoals[J]. *Behav Ecol*, 2022, 33(1): 47-54.
- [21] WEIHS D. Hydromechanics of fish schooling[J]. *Nature*, 1973, 241(5387): 290-291.
- [22] 付世建, 聂利娟, 吴慧, 等. 群体大小对青幼鱼群体特征的影响 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6062-6070.
- [23] SHELTON D S, PRICE B C, OCASIO K M, et al. Density and group size influence shoal cohesion, but not coordination in zebrafish (*Danio rerio*)[J]. *J Comp Psychol*, 2015, 129(1): 72.
- [24] LØKKEBORG S, SIIKAVUOPIO S I, HUMBORSTAD O B, et al. Towards more efficient longline fisheries: fish feeding behaviour, bait characteristics and development of alternative baits[J]. *Rev Fish Biol Fish*, 2014, 24: 985-1003.
- [25] KATZ Y, TUNSTRØM K, IOANNOU C C, et al. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2011, 108(46): 18720-18725.
- [26] LI G, LIU H, MÜLLER U K, et al. Fishes regulate tail-beat kinematics to minimize speed-specific cost of transport[J]. *Proc R Soc B*, 2021, 288(1964): 20211601.
- [27] VIDELER J J, WARDLE C S. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance[J]. *Rev Fish Biol Fish*, 1991, 1: 23-40.
- [28] JOHANSEN J L, VAKNIN R, STEFFENSEN J F, et al. Kinematics and energetic benefits of schooling in the labriform fish, striped surfperch *Embiotoca lateralis*[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2010, 420: 221-229.
- [29] NAUEN J C, LAUDER G V. Hydrodynamics of caudal fin locomotion by chub mackerel, *Scomber japonicus* (Scombridae)[J]. *J Exp Biol*, 2002, 205(12): 1709-1724.
- [30] HEMELRIJK C K, REID D A P, HILDENBRANDT H, et al. The increased efficiency of fish swimming in a school[J]. *Fish Fish*, 2015, 16(3): 511-521.
- [31] ASHRAF I, BRADSHAW H, HA T T, et al. Simple phalanx pattern leads to energy saving in cohesive fish schooling[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2017, 114(36): 9599-9604.
- [32] ASHRAF I, GODOY-DIANA R, HALLOY J, et al. Synchronization and collective swimming patterns in fish (*Hemigrammus bleheri*)[J]. *J R Soc Interface*, 2016, 13(123): 20160734.
- [33] DONG G J, LU X Y. Characteristics of flow over traveling wavy foils in a side-by-side arrangement[J]. *Phys Fluids*, 2007, 19(5): 057107.
- [34] NEWLANDS N K, PORCELLI T A. Measurement of the size, shape and structure of Atlantic bluefin tuna schools in the open ocean[J]. *Fish Res*, 2008, 91(1): 42-55.