

doi: 10.7541/2025.2024.0181

CSTR: 32229.14.SSSWXB.2024.0181

群体规模对慈鲷背景颜色偏好和集群行为的影响

赵浩翔 龚文奥 黄悌基 夏继刚 付世建

(重庆师范大学进化生理与行为学实验室, 淡水鱼类资源保护与利用重庆市重点实验室, 重庆 401331)

摘要: 为研究栖息地背景颜色和体色的动态变化对鱼类的行为影响, 以体色呈蓝色的蓝阿里(*Sciaenochromis fryeri*)为研究对象, 测试个体和群体实验鱼对背景颜色(红、橙、黄、绿、蓝、紫、黑色)和鱼群[淡黑镊丽鱼 *Labidochromis caeruleus*、雪中红 *Metriacrima (Maylandia) estherae*、雪鲷 *Hindongo socolofi* 及自身]体色的偏好程度, 并将结果与生态位高度重叠、体色呈黄色的淡黑镊丽鱼进行比较。结果显示, 蓝阿里个体偏好除橙色和绿色以外的所有背景颜色, 对黑色背景的偏好高于白色背景。然而, 当在群体中测量时, 蓝阿里在白色和黄色背景之间没有显著偏好。无论是个体还是群体, 对刺激鱼群的体色偏好表现一致。两者均倾向与同种或白色雪鲷保持集群。研究表明, 蓝色蓝阿里和黄色淡黑镊丽鱼对背景颜色的偏好是一致的, 来自同一栖息地的慈鲷不会因为体色不同, 背景颜色偏好有所差异, 但体色会影响其对鱼群选择的决策。

关键词: 行为偏好; 集群; 背景颜色; 群体规模; 慈鲷

中图分类号: Q178.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)03-032514-09



自然界充满了色彩, 不同的颜色对动物有不同的意义。动物主要使用分布在视网膜上的视锥细胞来辨别环境中的颜色(色觉), 并利用颜色信号来完成一系列的任务, 如有效地识别食物、选择配偶、躲避天敌, 并在复杂的生态环境中进行有效的信息传递^[1, 2]。仓蛾姬蜂(*Venturia canescens*)和蓝翅铜灰蝶(*Lycaena heteronea*)利用花的颜色高效地获取当地食物并巩固觅食行为^[3, 4]。鸟类使用羽毛颜色作为视觉交流的信号, 雌性蓝孔雀(*Pavo cristatus*)通过雄性羽毛的颜色来识别和选择配偶^[5]; 东蓝鸲(*Sialia sialis*)鲜艳的羽毛色彩是雄性品质的“诚实信号”, 雌性与色彩最鲜艳的雄性交配可能从优秀的配偶基因和更优质的养育资源中获益^[6]。鱼类倾向于选择与自身体色相匹配的栖息地和鱼群, 斑马鱼(*Danio rerio*)表现出对体色和条纹相似的同种群体成员的偏好^[7]。由此可见, 色觉是动物生存和适应环境变化的一个关键进化特征, 具有深远的生态和进化意义^[8, 9]。

物种颜色多态性及其维持机制一直是生态学研究的热点^[10]。一些动物, 特别是鱼类、爬行动

物、两栖动物和头足类动物, 可以通过控制皮肤中色素的分散来改变身体颜色^[11-13]。体色作为一种颜色信号, 它的变化在很大程度上与捕食者防御行为有关^[14]。多种动物为规避捕食者的侦测, 采取行为背景匹配及隐色策略, 选择与其体色一致的环境进行伪装。通过这种针对性的栖息地适应选择, 动物显著降低了遭受捕食的风险^[15, 16]。实验室中鹌鹑(*Coturnix japonica*)的筑巢基质偏好和埃尔哈德墙蜥(*Podarcis erhardii*)的休息地点分别与其卵和成体的外观特征密切相关^[17, 18]。然而, 我们的研究发现, 在异质背景下, 单个慈鲷幼鱼对与其体色最匹配的背景色表现出微弱关联, 群体慈鲷幼鱼则没有表现出相关偏好^[19]。这种奇特效应现象增加了被捕食风险, 降低了生态性能^[20]。在许多鱼类中, 偏好选择受到表型特征的强烈影响, 例如体型^[21]、身体图案和颜色^[22], 并且栖息地的背景颜色和身体颜色可能具有高度的生态相关性^[9]。因此, 本研究的第一个目的是通过控制体型和身体颜色来检验同一生境中不同体色慈鲷对背景颜色的偏好是否相同。

收稿日期: 2024-07-30; 修订日期: 2024-09-03

基金项目: 国家自然科学基金(32370509)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (32370509)]

作者简介: 赵浩翔(1997—), 男, 博士; 主要研究方向为鱼类行为学。E-mail: haoxiang_zhao2020@163.com

通信作者: 付世建(1973—), 男, 教授; 主要研究方向为鱼类生理生态学。E-mail: shijianfu9@cqu.edu.cn

群体生活是自然界许多生态环境中生物采取的关键行为策略之一,而捕食者的存在可能是这种行为进化的最主要驱动因素^[23, 24]。在基于不确定信息的任务中,如探测与捕食者或食物有关的线索,个体依靠群体信息作出决定可能是有益的^[25, 26]。一方面,群体生活允许个体利用群体中其他个体的信息来寻找食物和其他资源或避免捕食^[27, 28];另一方面,在自然选择的压力下,群居动物往往展现出显著的表型同质性。这种一致性引起的混淆效应是一种有效的反捕食者行为,它增加了捕食者在群体协同运动中辨识与捕获个体的难度,提升了群体的整体生存率^[29]。研究表明,斑纹鲈(*Hypoplectrus puella*)会根据自身的色彩模式选择加入相应色彩特征鱼群^[30],蓝绿光鳃鱼(*Chromis viridis*)倾向于加入与它们身体颜色相似的鱼群^[31],这种选择有助于幼鱼在复杂的珊瑚礁环境中更好地隐藏自己,避免成为捕食者的目标。然而,不同鱼类在加入鱼群时是否表现出表型颜色匹配(颜色偏好)是相当灵活的,鱼群的表型组成(相对于个体的外观)可能是鱼群选择的重要因素^[32]。越来越多的证据表明,选择策略可能是高度可塑的,而非固定不变的偏好模式^[33]。这意味着在不断变化的环境条件和生物体自身的生理状态影响下,选择策略可能会发生相应的适应性调整,以谋取最大化生存和繁衍的机会^[34, 35]。因此,本研究的第二个目的是检验同一生境中不同体色慈鲷的鱼群偏好是否基于其自身的体色。

鱼类通常依靠视觉来识别猎物、捕食者和配偶,许多种类的鱼类在视觉灵敏度上表现出极高的适应性,尤其是在光照充足的环境中^[36, 37]。马拉维湖中的慈鲷有多种颜色的身体图案,对色彩辨别非常敏感,是实验室条件下进行颜色相关行为实验的优秀模型^[38]。马拉维湖岩岸带的慈鲷鱼群由多达35种不同物种组成,其中蓝阿里、淡黑镊丽鱼、雪中红和雪鲷是马拉维湖最常见的4种单色慈鲷,它们的体色依次为纯蓝色、纯黄色、纯橙色和纯白色。这些鱼类以附生藻类为主要食物,其生态位在很大程度上重叠^[39]。在之前的一项研究中,我们基于多种颜色选择测试了淡黑镊丽鱼的颜色偏好^[19]。本研究选择同一生境中体色呈蓝色的蓝阿里幼鱼为实验模型,测试了个体和群体对背景颜色(红、橙、黄、绿、蓝、紫、黑)及同种鱼群和异种鱼群(淡黑镊丽鱼、雪中红和雪鲷)的颜色偏好,并与淡黑镊丽鱼的颜色偏好进行比较。本研究旨在理解慈鲷鱼类色彩模式和行为之间的相互作用,进而为观赏鱼类行为学研究提供基础参考资料,同时为水族馆等机构在模拟慈鲷自然栖息地、优化鱼类生

活环境,甚至进一步提升慈鲷的生活福利方面,提供具有科研依据的行动指南。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源与饲养

于2022年4月向重庆市马氏水族馆购入蓝阿里[体长: (4.41 ± 0.34) cm; 体重: (1.27 ± 0.28) g]、淡黑镊丽鱼[体长: (4.41 ± 0.31) cm; 体重: (1.31 ± 0.27) g]、雪中红[体长: (4.21 ± 0.36) cm; 体重: (1.24 ± 0.26) g]和雪鲷[体长: (4.46 ± 0.39) cm; 体重: (1.36 ± 0.30) g]各类幼鱼100尾,之后均被转移到实验室配备的观赏鱼养殖系统中(单个规格:宽40 cm、长25 cm、高35 cm)。在为期21d的饲养阶段,确保不同种类鱼群间无视线接触。实验中所用水体和日常饲养水体均使用经72h曝气、水温控制在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ 的自来水,日换水率定为水体总量的20%,且通过空气泵保持水中氧含量(≥ 7.0 mg/L)达到接近饱和的水平。设定实验鱼的光照周期为每日12h光照交替12h黑暗。每天投喂1次(8:00),投喂饲料为冷冻红线虫(*Chironomidae larvae*),喂食30min后清除所有未食的食物及鱼类排泄物,以保持水质清洁。经过21d的室内养殖后,本文观察到4种鱼体色较为稳定。

1.2 实验装置

颜色偏好装置 本项研究使用的用于测量鱼类对不同背景颜色偏好的装置展示于图1a。水槽是由顶部开放的白色亚克力板制成的长方体($100\text{ cm} \times 30\text{ cm} \times 30\text{ cm}$),并在其正上方1.5 m处安置一台红外摄像机,连接距离水槽3 m远的显示屏组成监视记录系统,用于实时观察和记录鱼类行为。水槽上方安装50 W节能LED环形光带(色温范围5500—6500 K),是为了减少环境光对实验的潜在影响。

实验水槽被等分为两部分,随机一边设置为白色背景,另一边采用不同的彩色背景。选择的彩色背景包括红色(CMYK配置: 0, 100, 100, 0)、橙色(0, 35, 100, 0)、黄色(0, 0, 100, 0)、绿色(100, 0, 100, 0)、蓝色(100, 100, 0, 0)、紫色(45, 100, 0, 0)及黑色(50, 50, 50, 0)。将相应颜色的贴纸覆盖在各自区域的底面及侧壁上。在两色区域的分界线中心,放置了1个圆柱形的透明有机玻璃适配器($r=7.5$ cm),用来帮助实验鱼适应环境。

鱼群体色偏好装置 图1b所示的装置用于测定鱼类对鱼群体色的偏好。水槽由透明的有机玻璃制作而成,呈长方形开放式结构($70\text{ cm} \times 35\text{ cm} \times 35\text{ cm}$),其内外侧贴上了白色广告用纸。水槽内分为A、B、C三部分,其中A和B为刺激区(长10 cm),

用于放置具有不同体色的异种刺激鱼群; C为主实验区(长 50 cm), 中央配置了与上述一致的适配器($r=7.5$ cm)。监控记录和光源配置与上述一致。实验过程中采用3个相同的装置同时进行。

1.3 实验设计

在进行个体和群体行为观测实验时, 选取健康无病, 体色呈现蓝色的蓝阿里作为实验鱼, 遵循随机抽样原则, 每次选取1或3尾。

对背景颜色偏好进行测定时, 在白色和彩色背景交界处的适配器中放置实验鱼, 进行5min的适应。在适应完成后, 迅速轻柔取出容器, 开始拍摄20min实验鱼(1或3尾)的行为视频, 频率为30帧/s。在拍摄结束后, 将实验鱼转移至单独的隔离网箱中, 避免再次被用于实验。

为了确定鱼类对鱼群体色的偏好, 选取纯黄色淡黑镊丽鱼、纯橙色雪中红和纯白色雪鲷作为刺激鱼。在每次实验中, 将随机挑选出6尾同色调的刺激鱼群, 将其分配到实验装置的A区或B区, 再随机抽取1尾和或3尾实验鱼置于C区的适配器中。经过5min的适应后, 以同背景颜色偏好测定的方法记录行为视频。无论是个体还是群体实验, 均进行15组测试, 每尾鱼仅用于单次实验, 以此确保测试的独立性和有效性。

1.4 数据提取与分析

首先通过使用Format Factory (5.13.0)软件将所有拍摄的行为视频从.WMV格式转为.AVI格式。对于转码完成的背景颜色偏好行为视频, 我们将其导入MATLAB软件开发的迷宫计数算法中, 通过此算法对实验鱼在不同区域的出现频率及它们在对区域停留时间(s)进行统计。将鱼群体色偏好行为视频导入ID TRACKER (V 2.1)软件, 获得实验鱼

在每帧视频中的像素点坐标^[40]。相关参数计算如下:

距离刺激鱼群的距离(cm):

$$D = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{i=n} \sqrt{(x_1(t) - x_2(t))^2}$$

式中, $x(t)$ 表示目标实验鱼 t 时刻距离刺激鱼群一侧的隔板的距离(cm), n 表示拍摄的视频总帧数。

偏好时间百分比(%):

$$T = \frac{\text{实验鱼在偏好区停留的帧数(距离刺激鱼群隔板的距离} < 15 \text{ cm)}}{\text{视频拍摄总帧数}}$$

原始实验数据使用微软Excel 2021软件进行标准化整理, 随后使用SPSS (26.0)软件对其进行显著性的分析。所有的统计数据均以“平均值±标准差”(mean±SD)展示。图表制作采用Origin (2021)软件。首先对实验数据的正态分布性和方差齐性进行检验, 不符合条件时采取非参数检验方法。通过成对样本 t 检验来分析蓝阿里鱼个体和群体在白色以及不同彩色背景下的停留时间比, 以及在各种颜色刺激鱼群区所花费的时间百分比差异。 $P<0.05$ 时, 认为结果在统计上具有显著差异。

2 结果

2.1 蓝阿里对背景颜色的选择偏好

从图 2a可以看出, 个体蓝阿里在彩色背景中的停留时间比均高于白色背景($n=15$)。通过配对样本 t 检验显示, 在红色(t 检验; $t=2.662$, $P=0.019$)、黄色(t 检验; $t=2.883$, $P=0.012$)、蓝色(t 检验; $t=2.405$, $P=0.031$)、紫色(t 检验; $t=3.704$, $P=0.002$)和黑色(t 检验; $t=2.478$, $P=0.027$)背景下的实验鱼停留时间比与白色背景间存在显著性差异, 而在橙色(t 检验; $t=1.196$, $P=0.251$)和绿色(t 检验; $t=1.542$, $P=0.145$)背

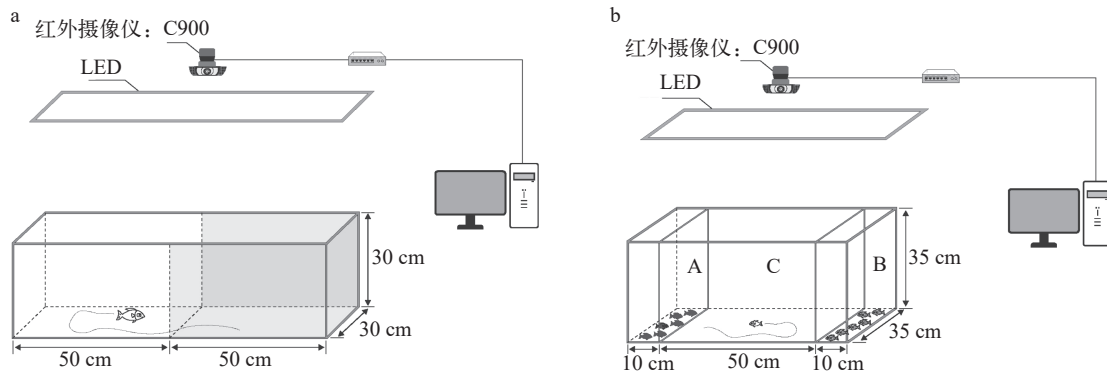


图1 实验装置

Fig. 1 Experimental device

背景颜色偏好装置(a); 鱼群体色偏好装置(b); A 和 B 为刺激区, C 为实验区

Background color preference measurement device (a); Shoal color preference measurement device (b); A and B are the stimulus areas, and C is the experimental area

景下的停留时间比与白色背景间未呈现显著性差异。在不同彩色背景下蓝阿里的平均停留时间比依次为蓝色59.8%、红色59.4%、紫色59.0%、黑色57.3%、黄色55.7%、绿色55.6%、橙色54.0%。

与个体实验鱼的测量条件类似,与白色背景相比,群体蓝阿里对红色(t 检验; $t=2.663$, $P=0.019$)、蓝色(t 检验; $t=2.949$, $P=0.011$)、紫色(t 检验; $t=2.590$, $P=0.021$)和黑色(t 检验; $t=2.276$, $P=0.039$)背景表现出显著的偏好($n=15$, 图 2b)。然而,橙色(t 检验; $t=-1.293$, $P=0.217$)、黄色(t 检验; $t=-0.734$, $P=0.475$)和绿色(t 检验; $t=1.303$, $P=0.214$)背景与白色背景间的停留时间比未呈现显著性差异。在彩色背景中,

彩色环境与白色环境的比值差异较大: 从高到低依次为蓝色66.7%、红色62.3%、紫色61.1%、黑色60.5%、绿色54.7%、黄色47.4%、橙色44.0%。

2.2 个体和群体蓝阿里对同种鱼群和不同体色异种鱼群的选择偏好

图 3 中展示了个体和群体蓝阿里在同种鱼群和白色雪鲷鱼群(t 检验; 个体 $t=6.259$, $P<0.001$, $T_{\text{雪鲷}}=31.6\%$; 群体 $t=4.617$, $P<0.001$, $T_{\text{雪鲷}}=34.6\%$)、橙色雪中红鱼群(t 检验; 个体 $t=5.224$, $P<0.001$, $T_{\text{雪中红}}=30.2\%$; 群体 $t=5.532$, $P<0.001$, $T_{\text{雪中红}}=35.5\%$)、黄色淡黑镊丽鱼鱼群(t 检验; 个体 $t=4.545$, $P<0.001$, $T_{\text{淡黑镊丽鱼}}=32.7\%$; 群体 $t=7.038$, $P<0.001$, $T_{\text{淡黑镊丽鱼}}=$

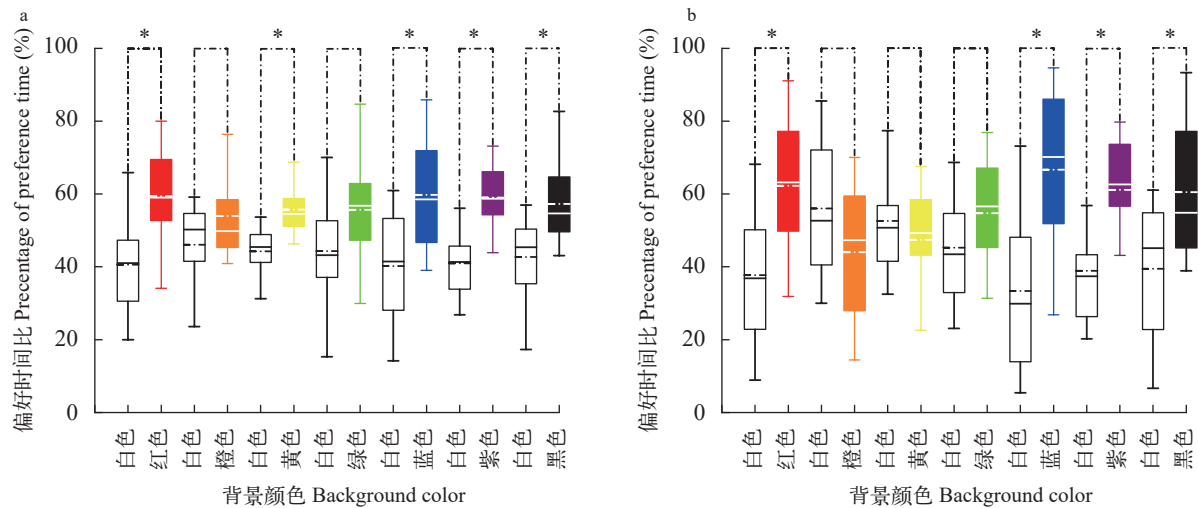


图 2 蓝阿里对背景颜色的偏好时间比 (a. 个体; b. 群体)

Fig. 2 The percentage of preference time to *S. fryeri* for background colors (a. individuals; b. groups)

*和** 分别代表 $P<0.05$ 和 $P<0.001$,表示组内数据有统计学意义;下同

* and ** represent $P<0.05$ and $P<0.001$ respectively, indicating data in the group are statistically significant; the same applies below

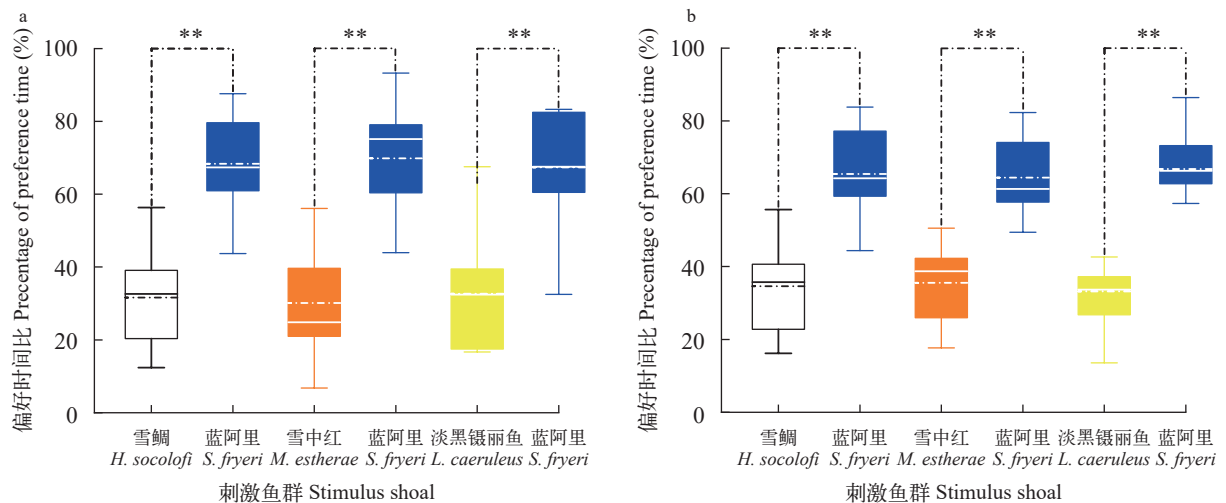


图 3 蓝阿里对同种和异种鱼群的偏好时间比

Fig. 3 The percentage of preference time to *S. fryeri* for the conspecifics and other cichlids shoal

a. 个体; b. 群体

a. individuals; b. groups

33.2%)之间选择时($n=15$), 实验鱼都更倾向于选择与其体色相符的蓝色同种鱼群, 差异具有统计学意义。

2.3 个体和群体蓝阿里对两种不同体色异种鱼群的选择偏好

在图 4 中, 个体和群体蓝阿里在白色雪鲷鱼群和橙色雪中红鱼群(t 检验; 个体 $t=-5.272$, $P<0.001$, $T_{(雪中红)}=37.8\%$; 群体 $t=-7.564$, $P<0.001$, $T_{(雪中红)}=33.6\%$)、以及在白色雪鲷鱼群和黄色淡黑镊丽鱼鱼群(t 检验; 个体 $t=-2.849$, $P=0.013$, $T_{(淡黑镊丽鱼)}=39.4\%$; 群体 $t=-7.563$, $P<0.001$, $T_{(淡黑镊丽鱼)}=30.7\%$)之间选择时, 都更倾向选择白色的雪鲷鱼群($n=15$), 该结果在统计学上具有显著性。然而, 在比较个体和群体蓝阿里对于橙色雪中红鱼群和黄色淡黑镊丽鱼鱼群的偏好时(t 检验; 个体 $t=1.133$, $P=0.276$, $T_{(淡黑镊丽鱼)}=47.2\%$; 群体 $t=1.249$, $P=0.232$, $T_{(淡黑镊丽鱼)}=47.8\%$), 结果在统计学上没有显著性。

3 讨论

本研究旨在评估蓝阿里个体与群体对于不同背景颜色及鱼群体色的偏好, 进而比较同一生境中不同体色的个体与群体在颜色偏好方面的差异。研究结果表明, 蓝阿里个体偏好除橙色和绿色以外的所有背景颜色, 对黑色背景的偏好高于白色背景。然而, 当在群体中测量时, 蓝阿里在白色和黄色背景之间没有显著偏好。无论是个体还是群体, 对刺激鱼群的体色偏好表现一致。两者均倾向与同种或白色雪鲷保持集群。此外, 当测试它们对橙色雪中红鱼群和黄色淡黑镊丽鱼鱼群的偏好时, 均未表现出明显的偏好。总之, 值得研究的现象是,

蓝色蓝阿里和黄色淡黑镊丽鱼对背景颜色的偏好是基本一致的, 这意味着来自同一生境的慈鲷不会因为体色改变背景颜色偏好, 但体色会影响其对鱼群选择的决策。

3.1 慈鲷的辨色能力与生境有关

物种演化出适应各自栖息地光照环境的视觉系统, 以促进觅食和选择配偶等活动^[41]。在实验中, 蓝阿里个体对除橙色和绿色外的所有颜色背景都表现出偏好, 而群体实验鱼对黄色背景的偏好不明显, 并且在橙色和黄色背景上停留的时间比低于白色背景。个体和群体蓝阿里在不同背景颜色停留时间的表现与淡黑镊丽鱼基本一致, 表明蓝阿里能像淡黑镊丽鱼一样, 可以区分本研究中使用的所有颜色。尽管我们在实验中观测到蓝阿里对不同颜色背景的显著偏好, 但由于实验鱼的具体遗传背景不清晰, 这一结果应谨慎解释。本文推测, 蓝阿里在其自然栖息地马拉维湖的浅层岩石生境中, 可能因水体清澈和光线充足而发展出对颜色的敏感性。然而, 这一假设需要更多样本量和遗传背景明确的个体来进一步验证^[42]。此外, 以往对慈鲷的研究发现, 该物种对各种光谱特征表现出高度的视觉敏感度^[38]。本文的结果表明, 在相同生境中不同体色的慈鲷对颜色的偏好很大程度上受生态环境的影响, 颜色辨别能力可能反映了鱼类所处的生活环境。对颜色的强烈辨别能力可能是慈鲷最重要的认知能力之一, 它对于觅食、探测捕食者、寻找合适庇护所及进行其他社交互动等日常生态行为具有至关重要的作用^[43, 44]。淡黑镊丽鱼背景颜色选择偏好: t 检验个体, 红色($t=8.361$, $P<0.001$, 61.8%)、

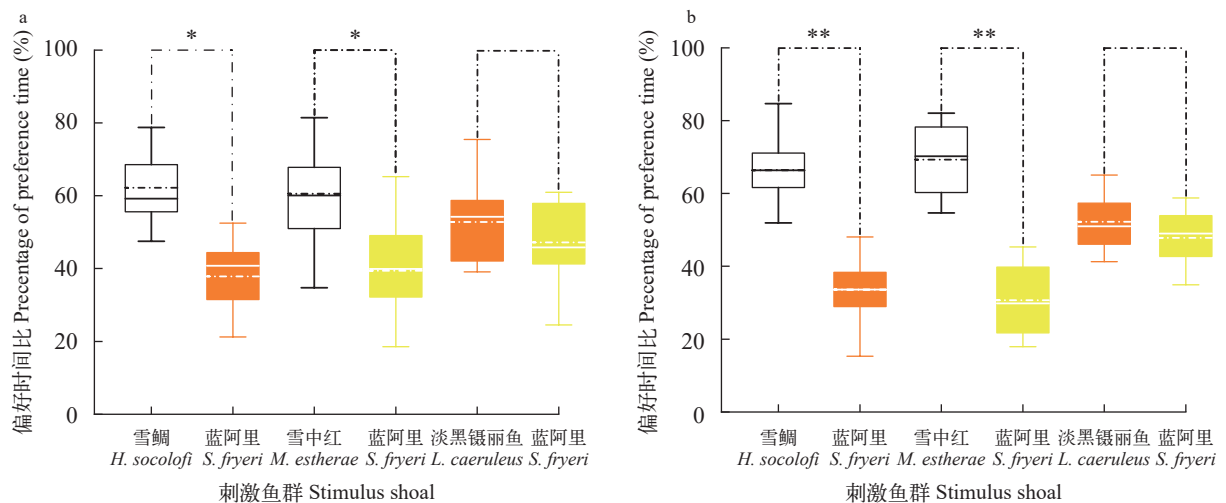


图 4 蓝阿里对两种异种鱼群的偏好时间比

Fig. 4 The percentage of preference time to *S. fryeri* for the two different cichlids shoal

a. 个体; b. 群体

a. individuals; b. groups

橙色($t=1.732$, $P=0.103$, 54.4%)、黄色($t=2.395$, $P=0.029$, 55.1%)、绿色($t=3.841$, $P=0.001$, 60.8%)、蓝色($t=2.177$, $P=0.044$, 56.8%)、紫色($t=4.045$, $P<0.001$, 60.4%)、黑色($t=5.682$, $P=0.001$, 62.9%); 群体红色($t=3.522$, $P=0.007$, 62.3%)、橙色($t=-5.509$, $P<0.001$, 40.9%)、黄色($t=-0.890$, $P=0.393$, 48.7%)、绿色($t=-1.997$, $P=0.072$, 55.6%)、蓝色($t=4.152$, $P=0.002$, 63.1%)、紫色($t=3.432$, $P=0.006$, 59.8%)、黑色($t=3.912$, $P=0.003$, 65.5%)

3.2 蓝阿里可以感知体色并增强背景匹配

适宜栖息地选择可能因适应性进化以提升物种在多样化环境中的适应性和生存能力^[45]。在7项背景颜色偏好实验中, 个体和群体蓝阿里表现出对蓝色背景长时间的驻留行为, 这可能是由于蓝色与其在马拉维湖自然栖息地的色泽最为相似, 因为光线在进入水中时会发生散射的, 光谱组成会随着水深的增加而发生变化, 而短波光(如蓝光和紫光)的穿透能力最强^[46]。其次, 蓝色是蓝阿里的体色, 大量研究表明, 动物倾向于选择与自身体色相匹配的栖息地, 以降低被捕食风险^[47]。因此, 这种“表型-环境关联”导致了蓝阿里对蓝色背景更高的偏好。蓝阿里个体和群体对紫色背景也表现出较高的偏好, 仅次于蓝色背景。在对蜜蜂、鱼类和鸟类进行的实验中, 也曾报告光线环境的变化会导致动物行为表现的降低^[48]。本文推断蓝阿里对紫色的偏好与其对蓝色背景的选择存在相似的原因。

本研究发现蓝阿里个体和群体对红色与黑色背景均表现出偏好, 这一现象与先前观察到的淡黑镊丽鱼对红色和黑色背景偏好相一致。(1)对慈鲷科鱼类来说, 红色可能关联食物信号, 如富含胡萝卜素的浮游动物和微型甲壳动物的红色, 以及本研究中提供给试验鱼类的红色食物相吻合^[39]。(2)红色与黑色的深色调可为鱼类提供类似庇护所的环境。这些深色背景可以模拟自然环境中的阴影或岩石缝隙, 为鱼类提供伪装, 增加逃避捕食者的可能性。因此, 蓝阿里对红色背景的偏好可能反映了其在觅食和逃避捕食者方面的综合行为适应性^[49]。

3.3 对浅色背景的偏好

在对个体蓝阿里的研究中, 发现偏好彩色背景, 唯独没有在较浅的橙色背景中表现出明显的偏好。当在群体中测量时, 实验鱼没有表现出对橙色、黄色和绿色背景的偏好。一个原因可能是, 这些颜色的环境在自然界中常与高沉积物含量和低能见度相关, 是对慈鲷不利的生物或非生物条件。例如, 蓝阿里通常生活在浅水区, 在雨季, 海岸水域由于沉积物含量丰富而变得浑浊, 使水域能见度降

低, 不利于生长发育^[50]。其次, 有研究表明活跃性越高的鱼对浅色的偏好越弱^[38, 51], 这表明颜色偏好的差异也与个性有关。这一发现可以解释个体在浅色背景中逗留时间较短的现象, 但个性特征对个体和群体颜色相关行为的影响仍需进一步研究。偏好测试通常能够指示最佳的饲养环境, 本研究的结果可以为水族箱的颜色设置提供实践指导, 蓝色和紫色背景可能是慈鲷等水族馆鱼类的首选。

3.4 对刺激鱼群体色的偏好

当蓝阿里在面临选择同种鱼群和异种鱼群时, 无论是个体还是群体, 实验鱼对体色相同的同种鱼群的偏好均显著高于白色雪鲷鱼群、橙色雪中红鱼群和黄色淡黑镊丽鱼鱼群。当在不同体色异种鱼群之间选择时, 蓝阿里个体与群体均倾向于选择白色雪鲷鱼群, 而不是橙色雪中红鱼群和黄色淡黑镊丽鱼鱼群。这一偏好与之前群体背景色选择的测试结果相似。然而, 与其他体色鱼群相比, 处于白色鱼群中的蓝阿里实际上会更显眼, 更易遭天敌发现与捕食。此类现象在鱼类中的记录尚属首次。这一观察结果引发了一个值得深入思考的问题: 尽管显眼可能增加被捕食的风险, 但蓝阿里仍倾向于选择白色雪鲷鱼群, 这背后可能与蓝阿里特定的生存策略或者种群行为模式等因素有关, 潜在的行为机制和生态相关性还需要进一步研究。

基于蓝阿里在选择鱼群时展现的行为偏好, 我们提出了3种潜在的解释: (1)蓝阿里展现出对白色鱼群的明显偏好, 这可能由它们的早期经历所决定。Engeszer等^[52]的斑马鱼研究清晰地揭示了早期经历对颜色偏好的深远影响, 并指出即便社会环境发生改变, 这一成形于早期的颜色偏好亦能维持其稳定性。因此, 未来研究应重点探讨早期经历对鱼类群体选择行为的长期作用。(2)研究显示, 鱼类在进行群体选择时, 倾向于加入表现出高度相似表型特征的群体, 而不基于个体自身表型选择^[53]。在本次实验中, 刺激鱼群具有相似的表型同质性。然而, 考虑到实验装置内侧贴上了白色广告用纸, 这可能增强了环境与白色雪鲷之间的匹配度, 可能因此促成了蓝阿里倾向于选择白色雪鲷, 作为一种减少捕食风险的隐蔽策略。(3)在对蓝阿里鱼的实地人工养殖观察中注意到, 部分鱼的体色可能会随着社会环境的影响而发生浅色化, 这一现象为它们选择加入白色鱼群的行为提供了可能的解释。体色变浅可能是蓝阿里鱼对社会环境压力的一种生理响应, 而选择与其体色变化匹配度较高的白色鱼群, 可能是一种自然而然地降低视觉对比度和捕食风险的行为适应^[54, 55]。根据Chinarina等^[56]的发现, 个体鳕

(*Gadus morhua*)会根据背景调整自己的体色,但在与其他个体共存时,尽管同伴的体色与背景不一致,它们也会根据同伴的体色调整自己。对于这一结果,还需要进行更多的研究才能得出一个可靠的结论。

当在橙色雪中红鱼群和黄色淡黑镊丽鱼鱼群之间进行选择时,个体和群体实验鱼没有表现明显的偏好。可能的原因是与淡黑镊丽鱼处同一生境的蓝阿里同样不能很好地区分这两种体色^[57]。值得一提的是,在实验中,蓝阿里对这两种背景颜色也表现出了相似(并非完全相同)的偏好。

总而言之,慈鲷的色觉很大程度上受到栖息地环境影响。同一生境的慈鲷不会因为体色改变背景颜色偏好,但体色会影响其集群的选择。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Ricci V, Ronco F, Boileau N, *et al.* Visual opsin gene expression evolution in the adaptive radiation of cichlid fishes of Lake Tanganyika [J]. *Science Advances*, 2023, **9**(36): eadg6568.
- [2] Zhao H X, Gong W A, Wang L Y, *et al.* Body color and social familiarity on shoal selection of cichlids [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, **48**(5): 780-786. [赵浩翔, 龚文奥, 王丽英, 等. 体色和社会熟悉度对慈鲷选择集群的影响 [J]. 水生生物学报, 2024, **48**(5): 780-786.]
- [3] Lucchetta P, Bernstein C, Théry M, *et al.* Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp [J]. *Animal Cognition*, 2008, **11**(3): 525-533.
- [4] Pohl N B, Van wyk J, Campbell D R. Butterflies show flower colour preferences but not constancy in foraging at four plant species [J]. *Ecological Entomology*, 2011, **36**(3): 290-300.
- [5] Loyau A, Gomez D, Moureau B, *et al.* Iridescent structurally based coloration of eyespots correlates with mating success in the peacock [J]. *Behavioral Ecology*, 2007, **18**(6): 1123-1131.
- [6] Siefferman L, Hill G E. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds [J]. *Behavioral Ecology*, 2003, **14**(6): 855-861.
- [7] Saverino C, Gerlai R. The social zebrafish: Behavioral responses to conspecific, heterospecific, and computer animated fish [J]. *Behavioural Brain Research*, 2008, **191**(1): 77-87.
- [8] Cheney K L, Green N F, Vibert A P, *et al.* An ishihara-style test of animal colour vision [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2019, **222**(1): jeb189787.
- [9] Escobar-Camacho D, Marshall J, Carleton K L. Behavioral color vision in a cichlid fish: *Metriacrima benetos* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2017, **220**(16): 2887-2899.
- [10] Gefaell, J, Galindo J, Rolán-Alvarez E. Shell color polymorphism in marine gastropods [J]. *Evolutionary Applications*, 2022, **16**(2): 202-222.
- [11] Amdekar M S, Thaker M. Colours of stress in male Indian rock agamas predict testosterone levels but not performance [J]. *Hormones and Behavior*, 2022(144): 105214.
- [12] Hantak M M, Federico N A, Blackburn D C, *et al.* Rapid phenotypic change in a polymorphic salamander over 43 years [J]. *Scientific Reports*, 2021, **11**(2): 22681.
- [13] Nakajima R, Lajbner Z, Kuba M J, *et al.* Squid adjust their body color according to substrate [J]. *Scientific Reports*, 2022, **12**(1): 5227.
- [14] John L, Rick I P, Vitt S, *et al.* Body coloration as a dynamic signal during intrasexual communication in a cichlid fish [J]. *BMC Zoology*, 2021, **6**(1): 9.
- [15] Baños-Villalba A, Quevedo D P, Edelaar P. Positioning behavior according to individual color variation improves camouflage in novel habitats [J]. *Behavioral Ecology*, 2018, **29**(2): 404-410.
- [16] Encel S A, Ward A J W. Social context affects camouflage in a cryptic fish species [J]. *Royal Society Open Science*, 2021, **8**(10): 211125.
- [17] Lovell P G, Ruxton G D, Langridge K V, *et al.* Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail [J]. *Current Biology*, 2013, **23**(3): 260-264.
- [18] Marshall K L A, Philpot K E, Stevens M. Microhabitat choice in island lizards enhances camouflage against avian predators [J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**(4): 19815.
- [19] Zhao H X, Zhang J H, Gong W A, *et al.* *Labidochromis caeruleus* cichlid preference for background colour varied between individuals and groups but did not vary for body colour of other fish [J]. *Journal of Ethology*, 2023(42): 9-18.
- [20] Quattrini F G, Bshary R, Roche D G. Does the presence of an odd individual affect group choice [J]? *Behavioral Ecology*, 2018, **29**(4): 855-861.
- [21] Xiao L T, Fan J, Zheng Y H, *et al.* Effect of body size and nutritional status on shoal selection preference of juvenile *Spinibarbus sinensis* [J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 2022, **39**(3): 35-41. [肖玲韬, 樊捷, 郑宇辉, 等. 体型大小和营养状况对中华倒刺鲃幼鱼群体选择偏好的影响 [J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2022, **39**(3): 35-41.]
- [22] Zhao H X, Gong W A, Zhang J H, *et al.* Preference of *Labidochromis caeruleus* for environment and fish shoal with different color [J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 2022, **39**(6): 46-51. [赵浩翔, 龚文奥, 张久茹, 等. 淡黑镊丽鱼对不同环境颜色 and 不同颜色鱼群的选择偏好 [J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2022, **39**(6): 46-51.]
- [23] Sosna M M G, Twomey C R, Bak-Coleman J, *et al.* Individual and collective encoding of risk in animal groups

- [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019, **116**(41): 20556-20561.
- [24] 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.
- [25] Zhou K Y, Fu S J, Zheng S L, *et al.* A review on anti-predator strategies in fish [J/OL]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024: 1-16. [周岢莹, 付世建, 郑世龙, 等. 鱼类的反捕食策略研究进展 [J/OL]. 生态学杂志, 2024: 1-16.]
- [26] Laidre M E. Sociality: the behaviour of group-living animals [J]. *Animal Behaviour*, 2018(142): 181-182.
- [27] Zhang N, Li J Q, Fu C, *et al.* Percentage of starved individuals in a group and simulated predation risk on the collective behavior of *Chindongo demasoni* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, **47**(6): 989-996. [张娜, 李佳倩, 付成, 等. 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 [J]. 水生生物学报, 2023, **47**(6): 989-996.]
- [28] Sasaki T, Granovskiy B, Mann R P, *et al.* Ant colonies outperform individuals when a sensory discrimination task is difficult but not when it is easy [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, **110**(34): 13769-13773.
- [29] Ioannou C C, Tosh C R, Neville L, *et al.* The confusion effect from neural networks to reduced predation risk [J]. *Behavioral Ecology*, 2008, **19**(1): 126-130.
- [30] Robertson D R. Who resembles whom? Mimetic and coincidental look-alikes among tropical reef fishes [J]. *PLoS One*, 2013, **8**(1): e54939.
- [31] Liu S Y V, Tuanmu M N, Rachmawati R, *et al.* Integrating phylogeographic and ecological niche approaches to delimiting cryptic lineages in the blue-green damselfish (*Chromis viridis*) [J]. *PeerJ*, 2019, **7**: e7384.
- [32] Mateo J M. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 2004, **41**(6): 729-745.
- [33] Reding L, Cummings M E. Rational choice of social group size in mosquitofish [J]. *Biology Letters*, 2019, **15**(1): 1520180693.
- [34] 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.]
- [35] Wang L, Fu S J. Effects of food availability on energy metabolism, personality and schooling behavior of pale chub [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(11): 4428-4435. [王蕾, 付世建. 食物丰度对宽鳍鱲的能量代谢、个性和集群行为的影响 [J]. 生态学报, 2021, **41**(11): 4428-4435.]
- [36] Newport C, Padget O, Perera T B D. High turbidity levels alter coral reef fish movement in a foraging task [J]. *Scientific Reports*, 2021, **11**(1): 5976.
- [37] Carleton K L, Dalton B E, Escobar-Camacho D, *et al.* Proximate and ultimate reasons for color vision diversity in cichlid fishes [J]. *American Naturalist*, 2020, **195**(3): 377-390.
- [38] Mameri D, Kammen C V, Groothuis T G G, *et al.* Visual adaptation and microhabitat choice in Lake Victoria cichlid fish [J]. *Royal Society Open Science*, 2019, **6**(3): 181876.
- [39] Ribbink A J, Marsh B A, Marsh A C, *et al.* A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi [J]. *South African Journal of Zoology*, 1983, **18**(3): 149-310.
- [40] Pérez-Escudero A, Vicente-Page J, Hinz R C, *et al.* Id Tracker: tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals [J]. *Nature Methods*, 2014, **11**(7): 743-748.
- [41] Temple S, Hart N S, Marshall N J, *et al.* A spitting image: specializations in archerfish eyes for vision at the interface between air and water [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2018, **277**(1694): 2607-2615.
- [42] Pauers M J, Kapfer J M, Fendos C E, *et al.* Aggressive biases towards similarly coloured males in Lake Malawi cichlid fishes [J]. *Biology Letters*, 2008, **4**(2): 156-159.
- [43] Li W W, Bao J H, Zhang C S, *et al.* Group size influences lightemitting diode light colour and substrate preference of David's Schizothoracin (*Schizothorax davidi*): Relevance for design of fish passage facilities [J]. *River Research and Applications*, 2022, **38**(2): 280-292.
- [44] Ciccotto P J, Mendelson T C. The ecological drivers of nuptial color evolution in darters (*Percidae: Etheostomatinae*) [J]. *Evolution*, 2016, **70**(4): 745-756.
- [45] Edelaar P, Siepielski A M, Clobert J. Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology [J]. *Evolution*, 2008, **62**(10): 2462-2472.
- [46] Macneil M A, Graham N A J, Cinner J E, *et al.* Recovery potential of the world's coral reef fishes [J]. *Nature*, 2015, **520**(7547): 341-344.
- [47] Price N, Green S, Troscianko J, *et al.* Background matching and disruptive coloration as habitat-specific strategies for camouflage [J]. *Scientific Reports*, 2019, **9**(1): 7840.
- [48] Lind O. Colour vision and background adaptation in a passerine bird, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) [J]. *Royal Society Open Science*, 2016, **3**(9): 160383.
- [49] XIE Z G, YANG F L. Sex differences in the preference for monochromatic light and the associated physiological mechanisms in a stream-dwelling fish, *Acrossocheilus fasciatus* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021,

- 28(10): 1263-1271. [颀志刚, 杨范利. 光唇鱼对单色光偏好的性别差异及相关生理机制 [J]. 中国水产科学, 2021, 28(10): 1263-1271.]
- [50] Maruyama A, Yuma M, Rusuwa B. Impacts of Sedimentation on the Abundance and Diversity of Cichlid Fishes in Lake Malawi [M]. New York: Nova Science Publishers, 2011: 141-160.
- [51] Kobayashi Y, Mizusawa K, Takahashi A. Melanocortin systems on pigment dispersion in fish chromatophores [J]. *Frontiers in Endocrinology*, 2012(3): 9.
- [52] Engeszer R E, Ryan M J, Parichy D M. Learned social preference in zebrafish [J]. *Current Biology*, 2004, 14(10): 881-884.
- [53] Cattelan S, Griggio M. Within-shoal phenotypic homogeneity affects shoaling preference in a killifish [J]. *Biology Letters*, 2018, 14(8): 20180293.
- [54] Wilwert E, Etienne R S, Zande L Z, *et al.* Visual system plasticity is differently mediated by cone opsin expression and chromophore composition in closely related cichlid species [J]. *Hydrobiologia*, 2023(850): 2299-2314.
- [55] Maan M E, Sefc K M. Colour variation in cichlid fish: developmental mechanisms, selective pressures and evolutionary consequences [J]. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 2021, 24(6): 516-528.
- [56] Chinarina A D. Signal Value and the Mechanisms of the Color Change in Some Marine Fishes, in *Signalizatsiya morskikh zhivotnykh* [M]. Leningrad: Signalization in Marine Animals, 1971: 115-134.
- [57] Escobar-Camacho D, Taylor M A, Cheney K L, *et al.* Color discrimination thresholds in a cichlid fish: *Metriaclima benetos* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2019, 222(17): jeb201160.

INFLUENCE OF GROUP SIZE ON BACKGROUND COLOR PREFERENCE AND SHOALING BEHAVIOR OF CICHLIDS

ZHAO Hao-Xiang, GONG Wen-Ao, HUANG Ti-Ji, XIA Ji-Gang and FU Shi-Jian

(Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Conservation and Utilization of Freshwater Fishes, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: Dynamic changes in habitat background color and body color are essential to fish behavior and physiological function. This study focused on *Sciaenochromis fryeri*, which has a blue body color, to investigate individual and group preferences for background colors (red, orange, yellow, green, blue, purple, black) and the body colors of fish shoals [*Labidochromis caeruleus* (yellow body color), *Metriaclima (Maylandia) estherae* (orange body color), *Hindongo socolofi* (white body color), and conspecifics]. The results were compared with those of *L. caeruleus*, which has a high niche overlap but a yellow body color. The results show that individual of *S. fryeri* prefer most background colors (except orange and green) over white, with a notable preference for black backgrounds. However, when measured in groups, *S. fryeri* showed no significant differences between the white and yellow backgrounds. The body color preference for the stimulus shoals was consistent between individuals and groups, with both preferring to associate with conspecifics or *Hindongo socolofi*, which has a white body color. This is the first documentation of such phenomena in fish species. The study indicates that while the background color preferences of blue *S. fryeri* and yellow *L. caeruleus* are similar, body color does play a role in shoal selection, indicating that cichlids from the same habitat do not differ in background color preference due to body color.

Key words: Behavioral preference; Shoal; Background color; Group size; Cichlids