

文章编号: 1674 - 5566(2013)05 - 0734 - 10

鱼类集群行为的研究进展

周应祺^{1,2,3}, 王 军¹, 钱卫国^{1,2,3}, 曹道梅^{1,2,3}, 张仲秋¹, 柳玲飞¹

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 3. 上海海洋大学 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306)

摘 要: 大多数鱼类具有集群性, 由于集群的原因和机制不同, 对“鱼群”的定义或文字表达也各不相同。建议对运动方向较一致或具有洄游特性的鱼群采用“Schooling”一词表达。还介绍了探索研究鱼类集群的机制和鱼群群体功能的方法和发展沿革, 鱼群结构、次群体和自组织群体的特征。提出采用数学模型的模拟仿真技术探索鱼群产生自组织结构现象的机制是一种有效方法, 这属于“唯像学”的方法, 在大量观察数据和现象、经验的基础上, 构建数学模型, 对鱼群集群现象进行模拟和预测, 再将模拟预测的结果与实际观察记录进行对比分析, 由此推测或确定影响集群现象的主要因子或机制。计算机技术为建立复杂的模型提供了支持, 采用模型仿真技术为研究鱼类群体行为学提供了有效的工具。

研究亮点: 回顾了鱼类集群的研究进展, 总结了研究鱼类集群行为的方法, 重点探讨了鱼群的外部形状、内部结构、次群体结构以及自组织结构的特征。提出了未来鱼类集群行为研究方法之一是采用计算机模拟的比较研究方法, 为今后鱼类行为集群性研究提供参考。

关键词: 鱼群; 集群行为; 群体结构; 模拟仿真

中图分类号: S 917

文献标志码: A

在生物圈中, 从微小的生物细菌到庞大的哺乳类鲸鱼, 都存在着集群现象, 例如细菌菌落、蚁群、鸟群、蝗虫群、蜂群等。在海洋生物中, 许多鱼类在它们的生命周期中也呈现出聚集成群, 混杂栖息, 或以群体共处的情景。尤其是许多经济鱼类呈现出以群体的形式进行大范围的、以一定目标为目的的洄游, 其中包括索饵、越冬或生殖洄游。

对鱼群群体的研究, 有助于了解鱼类的洄游和渔场的形成, 鱼群的形成机制和功能, 及对环境的适应。使用扫描声呐三维成像技术^[1-3]和地统计法^[4-5]研究鱼群结构特征, 为深入了解渔业资源的空间分布和瞄准捕捞带来全新的分析研究手段。在现代计算机科学中, 形成了“鱼群”算法的分支是受到鱼群结构和信息传递的启发^[6]。而鱼群的自组织现象^[7-9], 整齐有序的庞大群体的组织原则和效率等^[10], 又引起社会学和管理学

学者的关注。对鱼群群体的研究正突显多学科交融的特征。

对于鱼类集群行为的科学研究始于 20 世纪 20 年代^[11], 起初仅仅是观察的记录和对鱼群的外形进行描述; 50 年代随着超声波探鱼仪的出现, 通过影像分析了解鱼群的空间分布和所在水层, 以及昼夜垂直洄游的现象。同时开始探索鱼类群体的结构、分布和机理, 但由于观察手段有限, 进展缓慢; 70 年代水下观察技术的发展, 水下摄像机和轻潜装备的出现, 以英法科学家潜水员为代表, 观察和录制了大量鱼类行为以及它们对渔具的反应, 作业过程中的行为能力的录像, 使鱼类行为研究呈现较快的发展。直到今天, 这些宝贵的录像资料仍然为了解鱼类行为提供了有价值的参考。

但是, 总的来说, 很长时间以来, 对鱼类行为的研究仍然是以观察为主, 尤其是对于鱼类集群

收稿日期: 2013-02-27 修回日期: 2013-04-26

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项经费项目(201003024); 上海海洋大学骆肇尧大学生科技创新基金(A-2900-12-0011-033); 校青年基金(A-2500-12-0000321)

作者简介: 周应祺(1943—), 男, 教授, 研究方向为鱼类行为学和渔具力学。E-mail: yqzhou@shou.edu.cn

现象的研究还处于初始阶段。本文对近几十年来的鱼群行为研究的主要成果进行了阐述,以供鱼类行为学研究者参考。

1 有关鱼群的定义和功能

PARR^[11]对鱼群群体行为进行理论分析,指出大多数鱼类具有集群性。表明鱼群群体行为是了解鱼类生命史和生态系统的重要内容。

由于中文是一词多意的语言,涉及的词汇主要是鱼群、群体和集群。而在相关外文文献中,涉及的术语有 school、aggregation、shoals, 以及 swarm、cluster、flock 等,但后者多半用于描述鸟兽和昆虫。BREDER 等^[12]认为 school 和 aggregation 是两种不同形式的鱼类集合体,鱼群(school)是指基本同步的、同方向地游动的个体的集合体(aggregation)。School 区别于 aggregation 的特征是 school 中的所有个体都朝着同一个方向,保持着一定的间隔,以相似的速度在移动,如图 1。而 aggregation 仅仅是聚在一起,并不一定具有方向上的一致性和运动同步性。SHAW^[13]认为, school 和 aggregation 两者都存在着同伴间的相互诱引,两者的区别仅仅在于 aggregation 中各个体的速度、方向、间隔缺乏统一性;且 school 具有个体间隔、游泳速度方向统一的独特结构。PITCHER^[14]等把因群居习性而使得一些鱼聚集在一起,称为 shoals(鱼群);对集群(schooling)的判定准则为同步游泳行为,而聚集成群(shoals)的判定准则为栖息在一起。PARTRIDGE^[15]给鱼群下了一个实用的定义:时刻调整自己的速度和方向以配合群中其他成员的三尾或者三尾以上的鱼而得到的组合即称为鱼群。本文对行动较一致的鱼群(school)和它们的集群(schooling)行为进行介绍和讨论。并推荐该词用于表达具有洄游习性的鱼群。

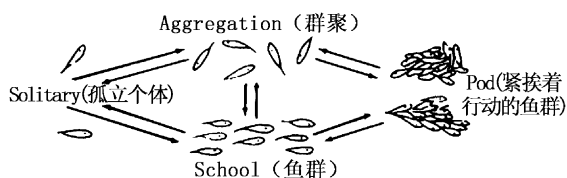


图 1 鱼类群体的 4 个阶段

Fig. 1 Four stages of the group of fish

学者对鱼类群体的形成和维持集群的机理方面进行了大量观察和实验研究,提出了一些假

说。结果表明:视觉、侧线、嗅觉及电感觉等在鱼群形成和维持中起重要作用^[15-17]。

在集群中,各个体通过视觉相互靠近同伴,使群体的游泳方向得到统一。侧线的感觉能力在鱼类集群行为中具有与视觉同等重要的作用,集群的结构和动力学由侧线和视觉共同决定,视觉系统关系到保持鱼与鱼之间的距离和方位,而侧线与确定邻居鱼的速度和方向有关^[15]。FAUCHER^[16]采用抗生素使非洲裙鱼(*Hemigrammus bleheri*)的侧线整体灭活,对侧线灭活前后的数据进行对比分析,结果证明侧线对鱼群的集群行为非常的重要。HEMMINGS^[17]在设置有镜子、明亮的塑料片的环境中,观察了单尾斜齿鳊(*Rutilus rutilus* L.)、鲮鱼(*Mugil chelo* Cuvie)、光鳃鱼(*Chromis chromis* L.)的行为。认为鱼群是通过吸引力和排斥力的平衡来保持的,吸引形式在白天是靠视觉,晚上是靠嗅觉;排斥形式是靠侧线。有些鱼类能发出电流,建立电场,并能感知电场及电场的变化,了解周围的情况,如电鳗(*Electrophorus electricus* L.)、电鳐(*Tropedo torpedo* L.)等^[18]。

有关鱼类集群的原因和功能方面的研究:科学家推测鱼类集聚形成群体,或以群居的形式生活,或以集体的方式进行捕食,是鱼类经过长期自然选择而被保留的一种适应性,对鱼类的生存起着十分有利的作用。但是,这些推测需要获得科学的依据和实验证明。

集群可以增强防御能力,加强攻击力;更快获知食物源信息,提高觅食效率;节省个体消耗能量,减少游泳阻力,增强适应能力等。大量共同移动的、且难以分辨的个体聚集在一起引起的“聚合效应”,具有隐藏庇护的效果;相比之下,孤立的个体更易受到攻击^[19]。同单个个体相比,由群体规模的简单增加引起的“稀释效应”,使得群体中任何一个个体被攻击的可能性降低^[20]。群体的“多眼效应”比单个个体更易发现较远的捕食者,使得捕食者很难接近鱼群^[21]。此外,大量个体聚集成密集的群体,形成庞大的生物体,能更快的发现某些定向标记,找到洄游路线。由于群体庞大,对捕食者具有威慑效应,使掠食者不敢轻易进攻或产生迷惑效应。GROBIS 等^[22]通过实验证实 threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*)集群是为了躲避捕食者而不是逃避捕

食者。在某一群体中,某些不同的捕食者还可能相互依赖和合作,协调其捕食行为。还有很多的学者认为集群可以传递信息,保护自己的栖息地,为产卵提供必要条件,提高交配受精概率,对鱼类繁衍后代、维持种族有着决定性的意义^[23-24]。

2 研究鱼类集群行为的主要方法

研究鱼类集群行为的主要方法可大致归纳为实验室水槽观测法、在自然环境中的潜水观测法、超声波影像分析法、数学模拟仿真法等(图2)。无论是从行为学基础研究还是从应用于渔业生产为目的的研究,多是以实验室水族箱或者水槽开展条件控制的实验观测为基础。随着水下呼吸装置和轻潜技术、低照度照相机、具有GPS或卫星跟踪功能的标志等装置出现,有利于进行野外实地观察,可以获取大量动态摄像资料。现代超声波数字声呐的出现,使观察的范围扩大,精度或分辨率提高,尤其是水质浑浊,能见度低的情况下,显示目标物的位置和移动。

2.1 实验室水槽观察法

在实验室里常用水槽或者水族箱观察法,对小股集群性鱼类进行观察,在人为控制条件下进行行为观察和机理研究。然而这种方法虽然便于实施单因子控制,但是应注意实验对象从野生自由状态到空间有限的水族箱或者水槽里生活状态,由于胁迫效应,会影响到实验结果。因此,水族箱或者水槽需要足够的空间,同时还需要对周围的环境实行严格的控制,避免光线、声音、振动等可能产生的干扰。

国际上著名的鱼类行为实验水槽为英国阿伯丁海洋研究所的环形水槽。该水槽直径10 m,环形通道宽为1.5 m,环形轨道上方和中央圆槽中都装有摄像机,可以从上方、侧面同时观察记录,学者利用该水槽做了鱼群中个体相对位置和姿态,游泳耐久力等很多有名的实验。此外,TAKAGI^[25]使用大小、形状、功能不同的水槽,观察分析鱼群运动及速度等。FANGSTAM^[26]利用人工动水槽(直径11 m),以及安装有被动式集成应答标志(passive integrated transponder tag, PIT

tag)来研究鲑鱼顺流而下的速度。

在国内,赵媛和周应祺^[27]在实验室通过对鱼类行为的观察,发明了一种具有平视俯瞰效果的上盖式水族箱,采用一台录像机可以获取鱼在水中的三维信息,解决了两台摄像机同步困难的问题。

2.2 潜水观测法

20世纪60年代自带呼吸器的轻潜器(SCUBA)、70年代末的水下遥控运载装置(underwater remote controlled vehicle, URCV)和低照度摄像机(low light video camera)的发明,为在野外水下观察记录鱼类行为提供有效的技术支持。科学家、潜水员在水下可以直接对鱼类的行为进行观测、拍摄等,并同时可将图像传送到水面的调查船或实验室,进行遥控观察,了解鱼类在自然环境中的行为和习性,以及鱼类对渔具的行为反应^[28-30]。我国东海水产研究所在20世纪60年代,曾组织过科学家潜水队,在南海开展鱼类行为观察。阿伯丁海洋实验室研制的环流效应水下遥控运载装置,可以通过遥控运载装置上的摄像机,靠近被观察的对象,以最佳的位置或角度进行拍摄和观察,而用于姿态控制的转子利用环流效应高效地控制装置的姿态和位置,而不对鱼类产生干扰。通过安装在调查船上的遥控器,可以调整装置上的摄像机或者探头实时地获取鱼群影像。尤其是可以在条件恶劣的环境下,进行长时间的观察。可以进入较深的水层以及海底进行观察,扩大了观察的范围。

英国阿伯丁海洋研究所研究人员发现轻潜器呼吸排放的气泡和声音对观察对象鱼类行为有影响,甚至造成鱼类的条件反射行为^[31]。因此,在利用潜水员或者机器人进行观察时,要注意观察装置和观察人员可能影响鱼类行为的状况;同时还需避免人工光源、潜水员排气噪声和气泡等人为的干扰^[32]。采用频闪灯,以求在暗环境中,不影响鱼类行为条件下进行拍摄^[33]。此外,自然条件(水下能见度等)和气候环境(急流等)以及观测时间等会对观察效果和研究人员的产生限制。现代Deep Vision技术可提供水下清晰的摄像影像^[34]。

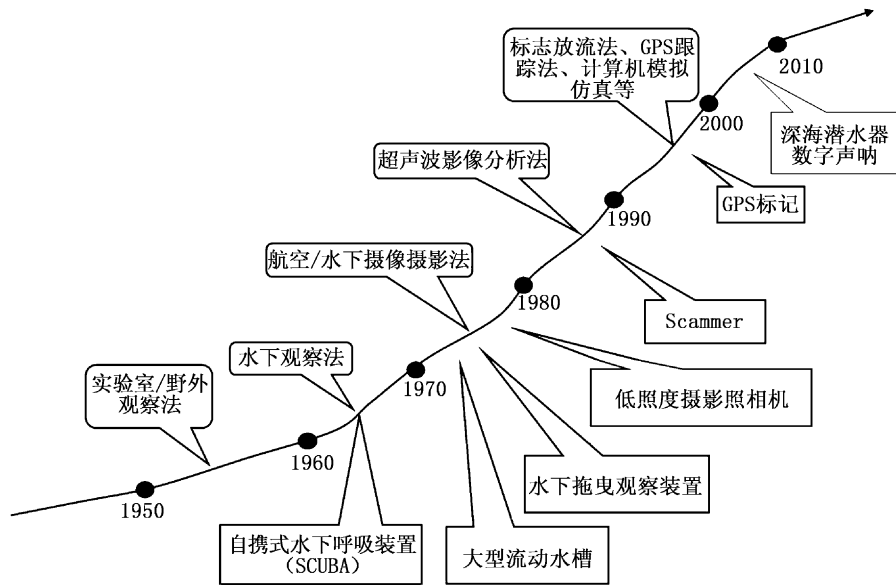


图2 不同时代的观察装备与实验方法

Fig.2 Invention and experimental method in different ages

2.3 超声波影像分析法

利用多波束扫描声呐、网口声呐、数字三维声呐等获得高分辨率的超声波回波影像,在较大范围或距离上,实时了解鱼类个体或群体相对船体和网具的位置,从而了解鱼类进网过程,便于及时调整网具,提高捕捞效率。利用频率较高的超声波可以获得高分辨率的清晰的鱼类个体影像或群体结构,现代数字技术可以将超声波回波信号处理后显示水下空间和鱼群三维立体影像,从而获得整个鱼群的群体分布等^[2]。很多科学家利用多波束垂直扫描声呐来提取鱼群的空间、形态和能量参数,研究群体的分布模式等^[1-3]。PARAMO等^[1]对扫描声呐获得的影像采用 SBI Viewer 软件进行处理,以三维立体视图显示了鱼群中的次群体,密集核心和空泡等空间分布,进一步用主成分分析法获得鱼群群体结构的特征,给研究鱼群结构和资源密度分布与不同种群的关系等带来新的手段。

2.4 标志放流法

在 20 世纪 90 年代以前,对鱼类的洄游研究处于定性描述的状态。当在鱼类标志放流上出现了数据存储标志、声学定位标志、移动的和固定的声学传感器、扫描激光系统等,使得学者可以定量的研究自然界环境中的鱼类行为^[35-38]。悬挂在鱼体上的高精度 GPS (global positioning system, 全球定位系统) 传感器可以提供鱼类个体

运动的精确位置的时空数据。该技术在大型鱼类,例如金枪鱼的运动轨迹和洄游路线的跟踪上已有效地使用^[35-36]。此外,标志放流技术中,采用标牌、磁针、刻痕针、数码芯片等附在鱼体身上或插入体内,用于识别鱼类个体,跟踪鱼类洄游路径等^[39]。利用遥感技术,结合遥感获得的环境等资料,经过综合分析推测鱼类运动与环境的关系等;也可通过卫星上的数据收集系统 (data collect system, DCS) 来获得标志放流的鱼群分布^[40];利用电子数据存储标记对鱼和贝类的运动、洄游、和对网具的反应进行检测等^[37]。

2.5 数学模型模拟和仿真法

随着计算机技术的发展,学者在实验室研究和实地观察的基础上,建立鱼群动态模型,进行模拟仿真研究。即通过对鱼类个体或者鱼群的运动、空间分布的变化和行为反应等的观察记录,在此基础上,建立数学模型,来推测鱼群的运动模式和行动的规律,探究鱼群突现性 (emergent properties) 等。这种建立模型进行模拟仿真的方法,已经成为了一种重要的研究手段^[41-42]。通过考察模拟结果与实际观察资料比较,用其相似程度来判断、推测和分析鱼群行为内在的机制,筛选出具有重要影响的因子,这种以大量观察的现象为主,进行对比分析方法探索影响因子的方法,我们称为“唯像学”方法^[32]。

BREDER^[12] 首创了利用数学模型来研究鱼

群动态结构的方法。在模型研究方法中, AOKI^[43]首次在模型中将鱼的视野分为排斥、平行、吸引和搜索等4个区, HUTH和WISSEL^[44]在AOKI基础上进行了修正; REYNOLDS^[45]率先提出了碰撞规避(collision avoidance)、速率匹配(velocity matching)、中心聚集(flock centering)规则; GRIMM^[46]将生态学中基于个体行为模型(individual based models, IBMs)理念应用于鱼群研究中。现在的鱼类群体模型及仿真研究中多是综合利用了以上规则和理念^[47-49]。VISCIDO等^[50-51]在前人基础模型之上, 建立群体模型, 探讨群体大小、受影响的邻居鱼数目等对鱼群群体突现行为以及对群体结构和形成的影响。COUZIN等^[10]建立了一个动态模型, 采用模型模拟分析拥有信息的个体影响群体行动的过程和效率。结果表明: 当群体数量越大, 所需要的信息个体的比例越小, 就可以引导整个群体达到目的地。该结果具有重要的社会学意义。该模型为探究生物自组织现象、有效的领导和决策过程的机制等提供了一个新的角度。柳玲飞等^[41]采用IBMs理论建立数学模型分析获得影响鱼群群体空间分布的重要因子通过仿真模拟获得鱼群动态结果与水下录像相似, 显示数学模型对研究群体行为的机理提供了新的途径。CAMBUI和ROSAS^[42]利用鱼群中个体鱼受到临近鱼位置和速度影响的事实, 基于agent构建模型来模拟邻近鱼间的NND和相对角度的分布, 结果与实验测量一致。

3 鱼群的结构

鱼群的结构对阐明鱼类集群行为有重要意义, 在提高渔业资源调查和评估等方面有重要的实用价值。鱼群结构主要有4个方面: 一为外部结构, 如群体的形状、尺度大小、体积密度、以及遭遇捕食者或障碍物时的空间动态变化等; 二为内部结构, 如鱼群的种类组成、体长组成、个体的游泳方法、间隔及速度等; 三为鱼群中存在的微结构^[4-5, 52], 即次群体、密集核和空泡; 四为鱼群的自组织状态。鱼群中的自组织行为使得庞大的个体能够组成井然有序的群体, 它的机理引起众多学者的兴趣^[7-9]。在研究方法上, 利用模型模拟自组织过程来探讨其机理已成为一个新的研究热点^[10, 53-55]。

3.1 群体的形状与结构

3.1.1 鱼群的外部形状

不同的鱼类的群体形状和规模大小各有所异。即使同一种类的鱼的群体外部形态也会随时间、地点、鱼的生理状态及环境条件等变化而变化。20世纪80年代之后, 一些学者对鱼群的形状、大小、体积、密度、分布和结构等进行了观察研究^[56-58]。MISUND等^[58]利用回声探鱼仪的窄平面波束对北海的鲱鱼群的外形及水平范围、鱼群密度进行了测量, 发现鲱鱼群通常呈现圆形、椭圆形、方形、矩形、抛物线, 少数呈现出无定形状, 密度与所呈现的几何图形大小及鱼群生物量有关。20世纪50年代我国中央水产研究所的研究人员将黄海北部的鲈鱼鱼群分为三角形、一字形、月牙形、三尖形、齐头形、鸭蛋形、方形、圆形和哑铃形等9类。诸多学者研究发现, 鱼群的外部形状与鱼群的速度、尾数、长宽高之比等密切相关^[59]: 如随着鱼群游泳速度的加快, 群体外形会拉长; 鲈鱼起水群呈现的形状中, 不同的形状中鱼的数量差别很大; 北方鳊鱼(*Engraulis mordax*)白天平均鱼群面积所占视野区域的42.1%, 平均长宽之比为2.09:1, 晚上分别为29.2%和2.53:1等。

鱼群总是不断运动的, 因此鱼群群体的形状、空间分布、结构等都是处于不断变化中。水下观察资料表明, 鱼群在遇到障碍物或外界攻击时, 鱼群的外部空间结构会出现动态变化(图3)^[32], 可分类为回避(avoid)、驱赶聚集(herd)、密集球状(ball)、爆炸式扩散(flash expansion)、巡航(cruise)、分裂(split)、沙漏状(hourglass)、中空包围状(vacuole)、合拢并入(join)等行为。

3.1.2 鱼群的内部结构

鱼群的内部结构涉及个体的大小、数量及个体在群体中的位置和分布、与最临近的邻居鱼的间距(nearest neighbor distance, NND), 鱼群中的小群体的数量等, 这些均受到个体的视觉能力、游泳方法、个体偏好角度等因素的影响。此外, 鱼群内部结构也与鱼群中个体种类相关。

PARRTIDGE^[60]通过对鲱鱼、绿线鳕、鳕鱼的NND数据测量分析, 证明了个体数量的增加会导致相邻鱼之间的距离变小, 即群体密度增加。PARAMO等^[4]采用多波束扫描声呐(Reson Seabat 6012)在塞纳加尔、委内瑞拉、墨西哥等海

域,分别测得 68 个、343 个、257 个影像资料,共 668 个鲱鱼群超声波影像。研究小组采用地统计法(Geo-statistics)和 3D 图像构建软件进行数据资料处理,提炼出 26 个反映群体空间分布和结构的参数,这些参数反映了鱼群的群体内部和外部结构具有空间分布上的差异和各自的结构特点。为鱼群群体结构的分类提供了重要成果。MASUDA^[61]通过对不同阶段的鲑鱼进行观察,利用分离角(两条鱼的体轴线的交角)、邻居鱼间最小距离、游泳分离角度以及游泳分离指数等反映群体内部结构的参数来获得鲑鱼集群习性形成的过程,结果发现在第 17 天到 19 天,鲑鱼开始以

平行状态聚集,分离角和邻鱼间最小距离明显降低,参数游泳分离角度和游泳分离指数同时减少;在 19 d 到 23 d 时,完成聚集行为发育,体长达到 26.6 mm,各参数没有很大变化。张仲秋等^[62]利用 3 种不同的方法探讨了不同鲮鱼(*Hemiculter bleekeri*)群(2~10 尾组成)中个体间距,获得鲮鱼个体间的偏好间距为 0.6~0.8BL (body length, BL)。KAWAGUCHI 等^[63]利用 NND 和游泳速度等来观察和探究 krill Antarctic (*Euphausia superba*)在 schooling 和 non-schooling 时的群体行为。

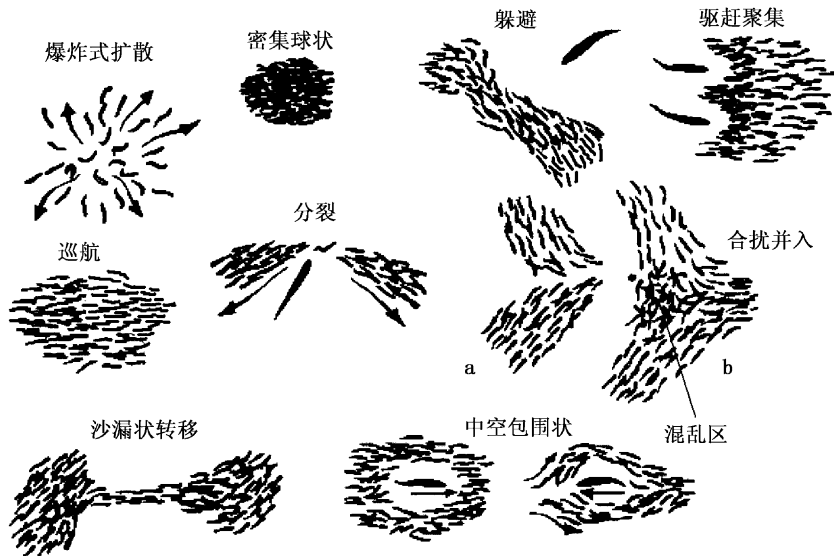


图 3 鱼群遇到外来者时的动态形态图

Fig. 3 dynamic shapes of fish schooling under predators attacking

3.1.3 鱼群中的次群体

随着对鱼群结构的研究的深入,科学家发现鱼群群体内部不是均匀分布,存在密集点和空泡,疏密并不均匀一致,并且在一个大的群体里,又有很多的小群体,这些小群体又称为次群体。次群体具有一定的独立性,可以保持一段时间,而后又融入到大群体中。次群体间相互穿越时并不影响次群体的稳定性。该现象在鸟群中也存在,次群体的结构和生成原因引起很多学者的兴趣。

PARTRIDGE^[60]使用每秒 2.7 帧的录像机拍摄了 12 240 幅图像,取样分析绿线鲱鱼群的三维结构和个体间的相互关系。结果发现当群体成

员超过 10-11 条时,会出现次群体。次群体在一段时间里会保持稳定性,即使有其他个体靠近时,该次群体中的个体也不受影响,仍然保持次群体的一致性和独立性。但是,次群体不是永久性的,会融入大群体,也会因更多的个体加入而形成大群体。这完全打破了学者们曾经认为每条鱼会对群体中的所有其他个体产生反应的思想。ZAFERMAN^[52]在分析超声波资料的基础上,最早提出鱼群内部存在小聚合体,由 3-10 条组成,称为“微群体(micro-group)”。GERLOTTO 等^[5]采用扫描声呐记录了秘鲁鳀鱼群、鲑鱼群的空间分布影像资料,采用地统计法处理鱼群的微结构,获得微群体结构与尾数有关。此外,在

理论分析上,采用拓扑理论来分析次群体或微群体的结构^[5,52],认为微群体的个体之间存在拓扑距离,尽管其他个体穿插在微群体之中,也不影响该群体的保持和稳定。至于拓扑距离的生物学基础和机理正是科学家要探索的内容。

3.2 自组织结构

鱼类集群是一种典型的自组织社会行为。鱼群在没有固定领导者或外部刺激下形成一个极化结构。在整个鱼群中,整个群体就是“领导者”,单个个体是跟随者,随同群体运动。另一方面,即使在短暂的时段里,群体前缘的个体似乎担当领导的作用;而不久,“领导”的地位被其他个体替代;实际上,鱼群不存在“领头羊”。鱼群的这种在一定条件下能够自行产生组织性和相干性的现象称为自组织现象。自组织群体可以发挥超过单个个体单独所发挥的作用和功能,自组织能使成百万的鱼类个体呈现有序的集体行动。有很多的学者对自组织现象进行了研究和概述^[7-9,55]。

根据大量观察,科学家提出在鱼群的自组织结构中,鱼类个体具有适应性、自治性、盲目性、突现性等特性^[32]。基于这些特点,结合一般逻辑推理,提出了鱼类个体的行为规则的假设^[43-45]:随机原则,所有个体的运动基本上是随机的;吸引原则,如果看到自己的同类,则会向它靠近,但不会非常靠近,即保持最小距离,避免碰撞;规避原则,如果靠近如池壁或岩石等不移动的物体或

类似的个体后,则会离开,避免碰撞;逃离原则,如果受到其他捕食者或者个体的攻击,则逃离;平行原则,看到自己的同类,则会与之保持一定的距离平行移动;无反应原则,在自己的视线之外,没有反应,随机游动。对于以群体的状态聚集,也归纳出两条行动规则,以保持群体的聚合状态: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。根据这些假设和规则,学者们建立多种模型^[53-54],以平均速度和群体重心等参数建立模型,进行模拟,反演群体的形态,再现观察录像中的景象,由此探究鱼群的自组织的机理^[54]。

4 鱼群群体行为研究的展望

鱼群群体行为受许多因素的影响,如感觉能力(视觉、听觉、嗅觉、侧线)、环境(如温度、水质成分、含氧量、海流、噪声、磁场等等)。鱼群的水动力学、鱼群速度、鱼群成群机制、群体中信息传递等都是研究的重要内容(表1)。自从2005年ZAFERMAN提出了微结构后,给鱼群的研究提供了一个新的方向。应用了拓扑学的理论进行分析,探究该结构中的成员相互间是否有进一步的了解或者促使它们相互关联在一起的原因成为了研究的重点。地统计方法的应用^[4-5],为研究鱼类集群行为提供量化的工具,并对渔业资源大范围空间分布的量化研究开辟了一个新的途径。

表1 关于鱼类群体行为的研究历程

Tab. 1 The development of the study of fish schooling behaviour

年代	代表人物	研究领域
1950s 以前	PARR 等	集群的理论分析
1950s	BREDER, KEENLEYSIDE 等	集群的描述、集群的机理等
1960s	SHAW 等	鱼群视觉、内部结构等
1970s	PARRISH 等	游泳速度、捕食与被捕食、视觉与群体结构等
1980s	WARDLE, REYNOLDS, AOKI, PITCHER, PARTRIDGE 等	集群的内部结构、动力学及功能,觅食行为,建立模型,模拟研究等
1990s	TU XIAOYUAN, PARRISH, HUTH 等	自组织,人工鱼,计算机模拟等
2000s 以后	COUZIN 等	自组织,次群体,计算机模拟等

在20世纪80年代之后,采用数学模型进行模拟逐渐成为一种帮助认识鱼群行为内在规律的有效手段。然而这些模型均是简化且突出重点的模型,对模型的结果需要用实验观察测量来核实。模型中对各种因素所采用的数学关系都

必须建立在对鱼类行为的观察、鱼类的生理基础和行为之上。因此,鱼类行为的观察和实验研究,与鱼类行为建模是相辅相成的,两者结合将有助于揭示鱼类和鱼群行为规律,是现代鱼类行为科学研究的重要途径。计算机的发展促进了

多媒体动漫的迅速发展,给研究人工智能鱼提供了平台,涂晓媛鱼也是近年来研究鱼群群体结构等鱼类行为学的重要方向^[64]。应用鱼类行为学、流体力学、动力学等知识来设计鱼类个体和群体的动力学模型,在计算机可视化技术的支持下,演示和预测人工生态与生命系统水体中的生物空间位置和相互关系。这种依赖大量的观测和科学研究,且在前人的研究基础之上,应用现代信息技术所创造的结果,建立的人工生命系统模型为研究人工智能鱼以及生态系统提供了可行性,有着光辉的应用前景可以将鱼类行为学的研究推向新的高峰。

参考文献:

- [1] PARAMO J, BERTRAND S, VILLALOBOS S, et al. A three-dimensional approach to school typology using vertical scanning multibeam sonar [J]. *Fisheries Research*, 2007, 84: 171 - 179.
- [2] GERLOTTO F, PARAMO J. The three-dimensional morphology and internal structure of clupeid schools as observed using vertical scanning multibeam sonar [J]. *Aquatic Living Resources*, 2003, 16: 113 - 122.
- [3] PERROT Y, GUILLARD J, JOSSE E. Convergence and divergence between two multibeam sonars (SIMRAD SM20 and RESON SeaBat 6012) used to extract the spatial, morphologic and energy parameters of fish schools [J]. *Fisheries Research*, 2010, 106: 378 - 385.
- [4] PARAMO J, BERTRAND S, VILLALOBOS H, et al. A three-dimensional approach to school typology using vertical scanning multibeam sonar [J]. *Fisheries Research*, 2007, 84: 171 - 179.
- [5] GERLOTTO F, JONES E, BEZ N, et al. When good neighbors become good friends: observing small scale structures in fish aggregations using multibeam sonar [J]. *Aquatic Living Resources*, 2010, 23: 143 - 151.
- [6] JIANG M Y, WANG Y, PFIETSCHINGE R, et al. Optimal multiuser detection with artificial fish swarm algorithm [J]. *Communications in Computer and Information Science*, 2007 (2): 1084 - 1093.
- [7] COUZIN I D, KRAUSE J. Self-organization and collective behavior in vertebrates [J]. *Advances in the Study of Behavior*, 2003, 32: 1 - 75.
- [8] PARRISH J K, VISCIDO S V, GRUNBAUM D. Self-organized fish schools: an examination of emergent properties [J]. *The Biological Bulletin*, 2002, 202: 296 - 305.
- [9] MAMEI M, MENEZES R, TOLKSDORF R, et al. Case studies for self-organization in computer science [J]. *Journal of Systems Architecture*, 2006, 52: 443 - 460.
- [10] COUZIN I D, KRAUSE J, FRANKS N R, et al. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move [J]. *Nature*, 2005, 433: 513 - 516.
- [11] PARR A E. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behaviour of fishes [J]. *Occasional Papers Bingham Oceanography Collection*, 1927, 1: 1 - 32.
- [12] BREDER C M. Studies of social grouping in fishes [J]. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1959, 117(6): 399 - 481.
- [13] SHAW E. Some news thoughts on the schooling of fishes [R]. *FAO Fisheries Reports*, 1967, 62(2): 217 - 232.
- [14] 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.
- [15] PARTRIDGE B L. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 1980, 135: 315 - 325.
- [16] FAUCHER K, PARMENTIER E, BECCO C, et al. Fish lateral system is required for accurate control of shoaling behaviour [J]. *Animal Behaviour*, 2010, 79: 679 - 687.
- [17] HERMMINGS C C. Olfaction and vision in fish schooling [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1966, 45: 449 - 464.
- [18] 何大仁, 蔡厚才. 鱼类行为学 [M]. 厦门: 厦门出版社, 1998: 238 - 241.
- [19] WEBB P W. "Does Schooling Reduce Fast-Start Response Latencies in Teleosts?" [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1980, 65A: 231 - 234.
- [20] DAVIES N B, KREBS J R, WEST S A. An introduction to behavioural ecology [M]. 4th ed. Oxford: Blackwell, 2002: 52 - 62.
- [21] GODIN J, CLASSON L J, ABRAHAMS M V. Group vigilance and shoal size in a small characin fish [J]. *Behaviour*, 1988, 104: 29 - 40.
- [22] GROBIS M M, PEARISH S P, BELL A M. Avoidance or escape? Discriminating between two hypotheses for the function of schooling in threespine sticklebacks [J]. *Animal Behaviour*, 2013, 85: 187 - 194.
- [23] DOMEIER M L, COLIN P L. Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed [J]. *Bulletin of Marine Science*, 1997, 60(3): 698 - 726.
- [24] NOTTESTAD L, AKSLAND M, BELTESTAD A, et al. Schooling dynamics of norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) in a coastal spawning area [J]. *Sarsia*, 1996, 80(4): 277 - 284.
- [25] TAKAGI T. Fish schooling behavior in water tanks of different shapes and sizes [J]. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1993, 59(8): 1279 - 1287.
- [26] FANGSTAM H. Individual downstream swimming speed during the natural smolting period among young of Baltic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1993, 71(9): 1782 - 1786.
- [27] 赵媛, 周应祺. 一种具有平时俯瞰效果的上盖式水族箱:

- 中国,200920074269.9[P]. [2010-06-16].
- [28] TRUDEL M, BOISCLAIR D. Estimation of fish activity costs using underwater video cameras[J]. *Journal of fish biology*, 1996, 48: 40-53.
- [29] GIROLAMO M D, MAZZOLDI C. The application of visual census on Mediterranean rocky habitats [J]. *Marine Environmental Research*, 2001, 51(1): 1-16.
- [30] KIM Y H, WARDLE C S, AN Y S. Herding and escaping responses of juvenile roundfish to square mesh window in a trawl cod end[J]. *Fisheries Science*, 2008, 74: 1-7.
- [31] POPPER A N, SCHILT C R. Hearing and acoustic behavior: basic and applied considerations [J]. *Fish Bioacoustics*, 2008, 32:17-48.
- [32] 周应祺. 应用鱼类行为学[M]. 北京: 科学出版社, 2011:181-182.
- [33] MESQUITA F O, GODINHO H P, AZEVEDO P G, et al. A preliminary study into the effectiveness of stroboscopic light as an aversive stimulus for fish[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2008, 111(3/4):402-407.
- [34] WARRANT E. Vision in the dimmest habitats on Earth[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2004,190(10):765-789.
- [35] WALSH S J, ENGAS A, FERRO R, et al. To catch or conserve more fish: the evolution of fishing technology in fisheries science[J]. *ICES Marine Science Symposia*, 2002, 215: 493-503.
- [36] LUTCAVAGE M E, BRILL R W, SKOMAL G B, et al. Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the Gulf of Maine; do North Atlantic bluefin tuna spawn in the mid-Atlantic [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, 56: 173-177.
- [37] DE M G, AMOLD G P, DE LA SEMA J M. Further results of tagging Mediterranean bluefin turm with pop-up satellite-detected tags[J]. *Collection Volume Science Paper ICCAT*, 2001,52:776-783.
- [38] POLOVINA J J, HOWELLE E, KOBAYASHI D R, et al. The transition zone chlorophyll front, a dynamic global feature defining migration and forage habitat for marine resources [J]. *Progress in Oceanography*, 2001, 49:469-483.
- [39] 陈锦淘,戴小杰. 鱼类标志放流技术的研究现状[J]. *上海水产大学学报*, 2005,14(4): 451-455.
- [40] 官文江,陈新军,潘德炉. 遥感在海洋渔业中的应用与研究进展[J]. *大连水产学院学报*, 2007, 22(1): 62-66.
- [41] 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[J]. *水产学报*, 2010, 34(12):1869-1876.
- [42] CAMBUI D S, ROSAS A. Density induced transition in a school of fish[J]. *Physica A*, 2012, 391: 3908-3914.
- [43] AOKI I. A Simulation Study on the schooling mechanism in fish [J]. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1982, 48(8):1081-1088.
- [44] HUTH A, WISSEL C. The simulation of the movement of fish schools[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1992, 156(3): 365-385.
- [45] REYNOLDS C W. Flocks, herds, and schools: a distributed behavioral model [J]. *Computer Graphics*, 1987, 21(4): 25-34.
- [46] GRIMM V. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future [J]. *Ecological Modelling*,1999,115:129-148.
- [47] BHOOSHAN N. The Simulation of the movement of fish schools[D]. UK:University of Maryland,2000.
- [48] HEALEY M C. A simulation study on the form of fish schooling for escape from predator[J]. *Forma*, 2003, 18: 119-131.
- [49] GRIMM V. Individual-based modeling and ecology [M]. New Jersey :Princeton University Press, 2005:51-359.
- [50] VISCIDO S V, PARRISH J K, DANIEL G. The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools[J]. *Ecological Modeling*, 2005, 183: 347-363.
- [51] VISCIDO S V, PARRISH J K, GRUNBAUM D. Factors influencing the structure and maintenance of fish schools[J]. *Ecological Modeling*, 2007, 206: 153-165.
- [52] ZAFERMAN M. Fine structure of fish aggregation: methods of study, effect on acoustic characteristics and fishing-gear catchability[M]. *ICES*, 2005, U: 13.
- [53] INADA Y. Steering mechanism of fish schools[J]. *Complexity International*, 2000, 8: 1-9.
- [54] 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.
- [55] GAUTRAIS J, JOST C, THERAULAZ G. Key Behavioural factors in a self-organised fish school model [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 2008, 45: 415-428.
- [56] PITCHER T J, PARTRIDGE B L. Fish school density and volume[J]. *Marine Biology*, 1979, 54(4): 383-394.
- [57] REID D G, SIMMONDS E J. Image analysis techniques for the study of fish school structure from acoustic survey data [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50(5): 886-893.
- [58] MISUND O A, AGLÉN A, FRONAS E. Mapping the shape, size, and density of fish schools by echo integration and a high-resolution[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 1995, 52(1): 11-20.
- [59] SQUIRE J L. Northern anchovy school shapes as related to problems in school size estimation [J]. *Fisheries Bulletin*, 1978, 76: 443-448.
- [60] PARTRIDGE B L. Internal dynamics and the interrelations of fish schools [J]. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology*, 1981, 144: 313-325.
- [61] MASUDA R, SHOJI J, NAKAYAMA S, et al. Development of schooling behavior in Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* during early ontogeny [J]. *Fisheries Science*,

- 2003, 69: 772 – 776.
- [62] 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[J]. 上海海洋大学学报,2012,21(5):750 – 755.
- [63] KAWAGUCHI S, KING R, MEIJERS R, et al. An experimental aquarium for observing the schooling behavior of krill Antarctic (*Euphausia superba*) [J]. Deep-Sea Research II, 2010, 57: 683 – 692.
- [64] 涂晓媛. 人工鱼——计算机动画的人工生命方法[M]. 北京:清华大学出版社, 2001.

Review of fish schooling behavior study

ZHOU Ying-qi^{1,2,3}, WANG Jun¹, QIAN Wei-guo^{1,2,3}, CAO Dao-mei^{1,2,3}, ZHANG Zhong-qiu¹, LIU Ling-fei¹

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic Fisheries Resources Exploitation, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: The most of fish species have the schooling behavior, due to the different causes and mechanism of schooling, which are presented by varied definitions of different words, such as shoal, cluster or aggregation, even swam or flock, etc. This article describes and analyses the definitions and classification based on their characteristics, and recommends the word “schooling” is mostly reflecting the phenomenon of fish migration in group. The way to explore the mechanism of schooling, the factors having impact on their behavior, and the methods used in the varied studies are reviewed. And the characteristics of the structure of fish school, sub-groups, the phenomena of self-organization, etc. are summarized. It is recommended that the mathematics model and simulation technique are effective methods to explore the mechanism of fish self-organization phenomenon. This is a way to understand nature by “linkage by phenomena only”, based on observation data, experience and phenomena observed, building mathematics model for predicating and forecasting the fish behavior and schooling structure, and the results of simulation will again be compared with the actual observation records. It might speculate or determine the dominant factors affecting the schooling phenomenon or mechanism. Meanwhile, computer technology provides support for the creation of complex models using simulation technology as an effective tool to study fish schooling behavior in recent years.

Key words: fish school; schooling behavior; group structure; simulation