



魚类的行为

——鱼类定向机制及其
在捕鱼业上的应用

〔苏〕B. P. 普罗塔索夫 著

科学出版社

内 容 简 介

本书是从海洋物理场(光、声、电场)出发,探讨鱼类定向机制(包括视觉、听觉和电感觉)以及它们在捕鱼业中的应用,既有理论论述,也有实际应用。介绍了苏联及各国在这方面最新的研究成果与动态。

可供广大鱼类学、鱼类生理学、海洋生物学、水生生物学、动物生理学及水产科学工作者参考。

В. Р. Протасов

ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

*Механизмы ориентации рыб и их
использование в рыболовстве*

Москва, Пищевая Промышленность, 1978

鱼 类 的 行 为

鱼类定向机制及其在捕鱼业上的应用

[苏] В. Р. 普罗塔索夫 著

何大仁 俞文钊 译

责任编辑 杨 哲

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984 年 7 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1984 年 7 月第一次印刷 印张: 9 1/16

印数: 0001—2,300 字数: 204,000

统一书号: 13031·2611

本社书号: 3593·13—7

定 价: 1.45 元

前 言

世界海洋是动物及植物性蛋白质的最大的来源，其中生活着 2 万多种鱼，6 万种软体动物，2 万种甲壳类，1 万种植物等等。

世界海洋原料资源是巨大的，但并非无限的，计算表明，如果资源没有损失的话，每年可捕获不超过 1 亿 8 千万到 2 亿吨的鱼类^[178]。

要能得到这种渔获量并保持在固定的水平，只有建立进行合理的生产，为此，必须有深刻的关于下述几方面的知识，海洋潜在生产可能性，鱼类的分布和洄游及其行为规律性，关于鱼类行为的材料，应该是研究新的捕捞方法和工具原理基础，同时也促使改善现存的捕捞技术与策略。

工业捕捞的科学创始人 Ф. И. Баранов 教授写道：“捕捞工具工作与渔获对象特点及其行为是紧密联系的……因此，当着手拟订对任何一种鱼的捕捞工具方案时，首先必须有关这种鱼行为特点的材料”。^[22]在很大程度上这是属于研究选择的捕捞工具及原则性的新的渔捞工具。

现在渔业科学已经积累了大量关于鱼类行为的原始材料^[151]，这些对发展工业捕鱼是必需的；相当好地研究了工业捕鱼的生态学及技术基础^[11,22,99,126,168,173,197,201,233,265]。前者使我们可以理解鱼类在海洋中，在时间上和空间上鱼类的分布和行为现象；后者牵涉到作为技术结构的捕捞工具的组织 and 经营。鱼类行为的生理学基础在捕捞工具的结构和利用上的极端重要性，在最近年代里更显得突出^[95,103,147,148,218,222,254,269]。本

书作者的研究也说明了这个问题^[4,16,53,77,107,150,159,212,215,225,289]。看来,无论鱼类在一定距离看见,听见,触知物体,感觉电场及化学物质,明白这些感觉器官工作及它们产生信号的机制,了解各生理反应及制约它们因素的现象及动力结构,也就是说,决定其行为的鱼类定向的机制,无论在拟定捕捞工具及其在策略利用上,或者在研究控制鱼类运动的新方法上都是必需的。

无论在苏联,或是在外国,都有许多出名的学者关于鱼类光学^[18,218],声学^[89,169,170,215],电学的^[85,180,243,282,300],化学的^[146,184]及流体动力学^[111,156]定向的基础的单行本和报道。

当然在一本书之中要求掌握决定鱼类行为定向的全部机制是不可能的。本书只考察了其中对工业捕捞来说最重要的决定鱼类行为的物理场。

作者过去发表的三本书也是本书的基础:“鱼类生物声”(莫斯科,“科学”出版社,1965);“鱼类视觉及近定向”(莫斯科,“科学”出版社,1968);“鱼类生活中的生物电场”(1972)。

此外,书中采用了在上述鱼类定向系统中最新的大量的原始的和文献的资料。

作者对苏联科学院 A. H. 谢维尔佐夫动物进化形态和生态研究所鱼类定向研究室的同事在编写本书上所给的帮助表示感谢。

目 录

前言.....	iii
第一章 鱼类对物理场的感觉.....	1
第一节 视觉	2
第二节 听觉	39
第三节 电感受器	56
第二章 鱼类的生物物理场及其应用的可能性.....	73
第一节 声场及流体动力场	74
第二节 电场	89
第三节 光场	112
第三章 研究控制鱼类行为方法的行为学 及生理学基础.....	123
第一节 结构水平和鱼类的行为	124
第二节 定向及信号的生物学特点	128
第三节 各种行为学类型的鱼的行为	144
第四章 鱼类对物理场的反应及其在捕鱼业中应 用的可能性.....	153
第一节 对光的反应	154
第二节 视觉运动反应	186
第三节 对食物诱饵的反应	204
第四节 对声音的反应	211
第五节 对表面波的反应	232
第六节 在电场中的反应	244
第七节 对网片的反应	257

第 一 章

鱼类对物理场的感觉



视 觉



听 觉



电 感 受 器

第一章 鱼类对物理场的感觉

鱼类的生活是在物理场中进行的,其中最重要的是光场、声场及电场,让我们考察鱼类是如何对它们进行感受的。

第一节 视 觉

一、概 述

大多数白昼鱼类的视觉是最主要的感觉,依靠它使它们能在周围环境中定向^[12, 14, 16, 17, 18, 58, 77, 99, 113, 151, 155, 159, 178, 218, 224, 235, 241, 268, 326, 589]。

Walls^[570], Herter^[399], Nicol^[488], Woodhead^[587], Протачов^[218], Blaxter^[327] 等人的大量基础工作都是贡献给鱼类视觉的研究。各种鱼类的视觉器官的发达情况均不相同,其中最简单的是某些圆口类皮肤上的光感受细胞,其机能在于区别光与暗,更完善的器官是“顶眼”,所有的鱼类均具之,但仅七鳃鳗 (*Geotria australis*) 才具有机能,顶眼是囊状构成(脑上腺),位于脑上方小柄上头颅透明覆盖物下方^[570]。依照它的结构来看,它不仅能区别光、暗,而且还能估计投入光线的方向。

眼是最完善的视感受器,各种鱼类能适应在各不同照明条件下的生活,因此,自然地各不同种类眼在头上的位置,构造及机能是不相同的。这种差别最明显地表现在表层和底层鱼类,表层鱼类的眼组成一般包括各种不同种类具有圆锥和圆柱细胞不同比例组成的视网膜、球形晶状体及较小开口的瞳孔(图 1)。深水鱼类的眼在多数情况下其组成包括: 由圆

柱细胞构成的视网膜，圆筒状突起的“前介质”及巨大的瞳孔。当然，因此表层和深水鱼类视觉的特点是不相同的，同样可以看到，表层和深水鱼类个别种类的视觉特点，由于该种对生物和非生物条件适应而引起不同。

鱼眼在头上的大小和位置有很大的变化(图 2)，因此，鱼类双眼视野有显著的差异(单眼视角断面所形成的公共区)，某些种类具有巨大的眼(深水种类 *Sebastodes marinus*, *Orthopristis soleatus* 等)；而另一些种类却完全无眼(洞穴鱼类，*Cholagaster* 等)，狗鱼、白鲈、鲮等具有大眼；泥鳅，小鲈，鲶具小眼，一般眼的大小与鱼类视觉适应相一致。

多数鱼眼无眼睑，并经常张开，仅某些鲨鱼才具有透明的瞬膜并从内角掩盖眼睛，另外一些种类(鲷鱼，某些鲱鱼)具有所谓脂眼睑，有时甚至可遮盖到瞳孔。

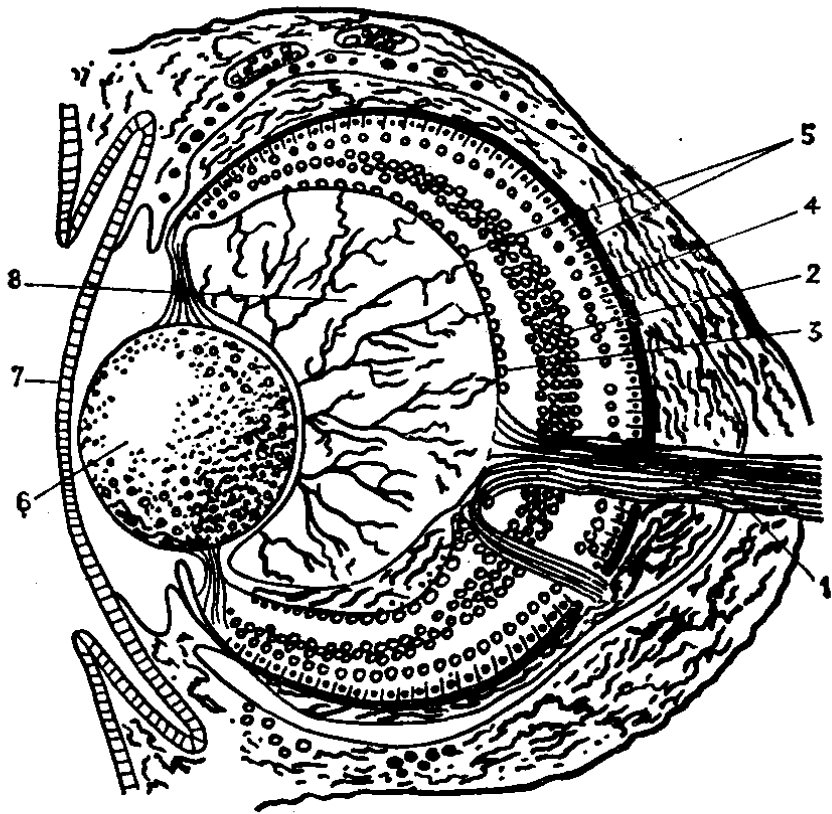


图 1 硬骨鱼类眼构造图解

- 1.视神经； 2.双极细胞； 3.神经节细胞； 4.视杆，视锥层；
5.网膜； 6.晶状体； 7.角膜； 8.玻璃体。

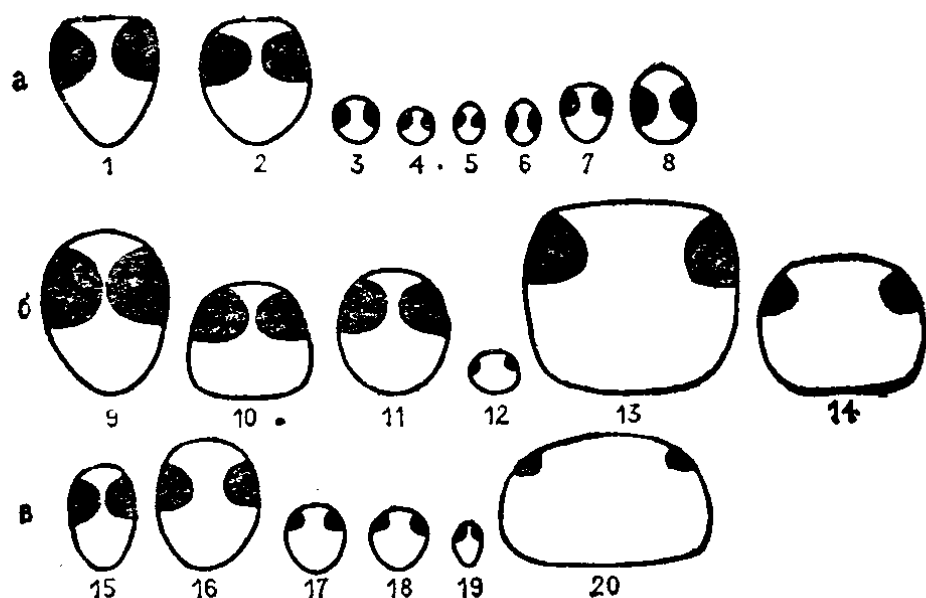


图2 鱼眼在头上的位置及其相对大小

a. 喜光鱼类； b. 具发达眼的喜暗鱼类；

B. 眼不发达的喜暗鱼类^[399]。

1. 狗鱼；2. 鲈鱼；3. 鳊鱼；4. 刺鱼；5. 鳊鱼；6. 小赤梢鱼，
7. 鳊虎鱼；8. 斜齿鳊；9. 鳊；10. 粘鲈；11. 拟鳊；12. 鳊；13. 鳊；
14. 江鳊；15. 鳊；16. 须鳊；17—19. 花鳊；20. 小鳊。

鱼眼在眼窝中是靠特殊的动眼肌进行运动，各种鱼眼活动性有很大不同，多数种类双眼的运动是协调的和同时的。而个别种类(比目鱼、龙腾鱼、海龙、锯龙头鱼)的眼睛能彼此无关地运动，眼的运动在很大程度上决定于被观察空间及双眼视野的大小。

鱼眼的一般结构图解和其他脊椎动物一样，典型的鱼类眼球一般是前面扁平(见图1)。眼球前方外面被透明角膜所覆盖，角膜的折射系数为1.37，实际上靠近水的折射系数(1.33)，因此，角膜没有参加物体在眼中图像的形成而是具有保护意义。

眼的后方盖着结实的巩膜，光线通过角膜落到晶状体上，鱼类晶状体具有球状并有分层结构，同时最结实的部分是晶体核，不同鱼类晶状体折射系数变化在1.649到1.653之间，

晶状体后方是靠微血管的渗透的玻璃体，玻璃体的折射系数和角膜一样，靠近水的折射系数，因此晶状体就起了聚焦作用。

玻璃体的后方就是起感觉作用的视网膜，它是由感光成分和色素层组成，视网膜覆盖在眼内壁；网膜外覆盖脉络膜，通过其中的微血管供应视网膜营养。

鱼眼还具虹膜，依靠肌纤维担负调节瞳孔的作用，多数鱼类瞳孔反应表现很差，仅仅鲨鱼与鳗鱼表现较好^[570]。

多数鱼类的晶状体稍从瞳孔凸出，因此鱼类单眼视角在水平可达 $160-170^{\circ}$ ，垂直约为 150° (图 3)。

依靠鳞状体(特殊的肌肉)的收缩与放松，使晶状体在眼内可以调节——改变自己相对于网膜的焦距，保证对不同远近物体的感觉。

眼的形态学特点在鱼类的生长发育过程并非一直保持恒定，依照巴布林娜的材料^[17]，鱼眼形态学当它从一个发育阶段往另一阶段转变时也将发生本质上的改变。例如，成年的鲱鱼眼视网膜和仔鱼的视网膜不同，圆柱细胞多于圆锥细胞数

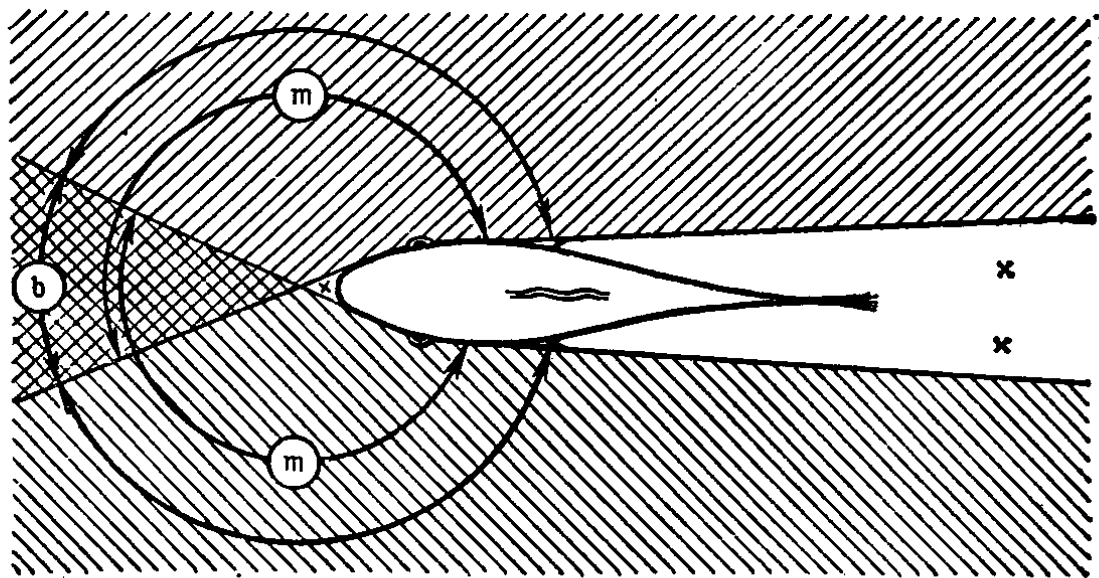


图 3 鱼类在水平面上视野图解(从上面看)
b. 双眼视野； m. 单眼视野。

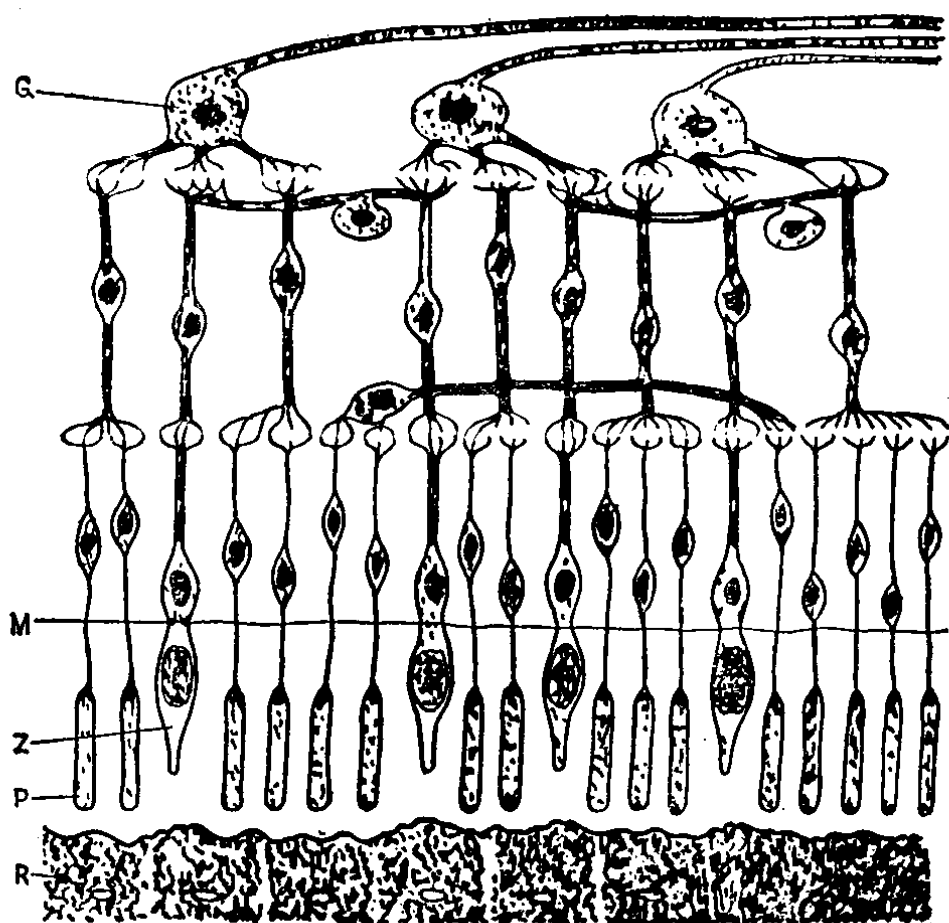


图 4 硬骨鱼类视网膜构造图解^[399]

G. 神经节细胞； M. 外界膜； R. 色素上皮；
P. 圆柱细胞； Z. 圆锥细胞。

十倍，这大概是和成年鲱鱼对昏暗生活相适应。

眼视感受器是反转的网膜(感受器的末端部分是离光最远的)，鱼类视网膜(图 4)的组成包括单层覆盖上皮，感受上皮(视杆及视锥)，双极细胞层以及神经节细胞层，从这层发出进入脑的视神经纤维。生活在昏暗条件下的鲨、鳐及其他鱼类，一般覆盖上皮中不含色素，代替它的是由反光组织形成的镜样针状结晶，它能第二次反射光线到网膜的视成分，提高眼对光的敏感性^[399]。

多数硬骨鱼类具发达的色素上皮，它的细胞含有黑色物质(黑色素)，分布在视杆及视锥间，并由于它的移动来遮盖或露出它们的“外节”。

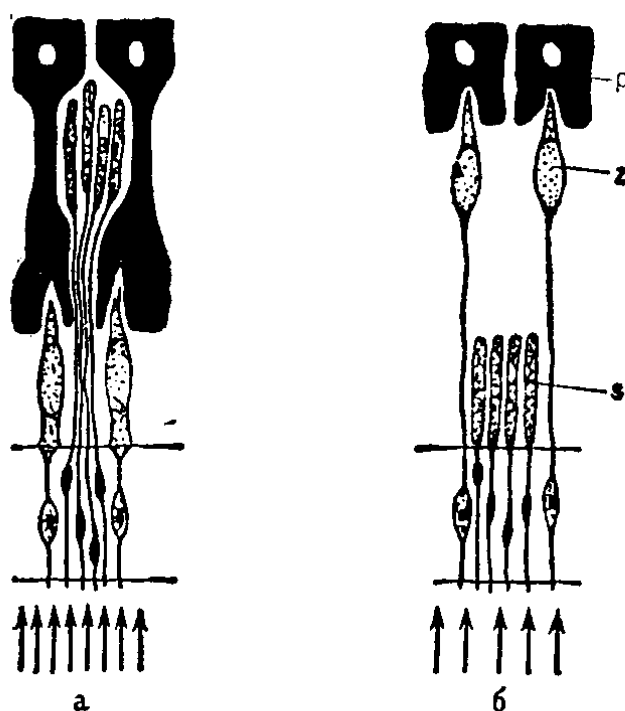


图 5 网膜运动反应图解^[189]

a. 光调整； b. 暗调整。 P. 色素； S. 圆柱细胞； Z. 圆锥细胞。

硬骨鱼类的视杆及视锥很发达和分化，视锥仅在强光下才有作用，而视杆在昏暗条件和白昼条件下均有作用。鱼眼的视锥负责感觉颜色，而视杆负责感受亮度^[18,218,399]。视杆比视锥细 3—6 倍，并且具有拉长的圆柱形，而视锥则是圆锥形和尖形的。视细胞的末端“外节”是它们的基本的感受部分。视杆与视锥的“外节”进而过渡为椭圆体，依靠渗入外界膜的原生质的细丝和相应的核联接，此处开始是视颈(视细胞的缩小部分)^[8,399,570]。

当强光或弱光对鱼眼作用时，在视网膜上进行视杆，视锥及色素相对于外界膜的移动^[8,218,399,570]。

当强光作用于眼对视锥延伸到外界膜，而视杆被色素细胞所遮盖(对光的装置)，当弱光作用于鱼眼或当鱼移入暗处时，视杆朝外界膜拉长，而视锥末端的“外节”被色素细胞覆盖(对暗的装置)。图 5 表明，鱼类视网膜中类似变化的图解，这叫做视网膜运动反应，在光线作用下它和视觉色素敏感性变

化一起乃是对各种照明条件的一种视觉适应机制，失去瞳孔反射的鱼，这种反应最发达^[570]。

硬骨鱼类的视锥分为三种类型：单一的具短视颈的视锥，单一的具长视颈的视锥及成双的等节的视锥，鱼类网膜中视杆与视锥的分布是不均匀的。多数白昼生活海洋硬骨鱼类（鲾 *Pleuronectes*，海龙 *Sygnathus*，海马 *Hyphocampus* 等）网膜的特点是含有大量视锥的区域（Area centralis）^[589]。依照 Vilter^[567] 的材料，某些白昼生活的鱼类网膜的特点是甚至具腹、背两个中心区。

视杆与视锥的比例是与鱼类生活条件有关，生活在昏暗条件下的种类具有大量的视杆，例如在 1 平方毫米网膜对每一个视锥来说，视杆的数目在鳐 *Raja* 为 10800，角鲨 *Acanthias* 为 30000，星鲨 *Mustelus* 为 70000，银鲛 *Chimera* 为 100,000。Wunder^[589] 在淡水鱼类也发现由于生活场所照明情况而引起的眼相应的发育和视杆视锥的比例关系（表 1）。

表 1 前八种是喜光性鱼类，它们活泼的生活是在高照明的条件下进行。鲛和鲨鱼属于所谓过渡类型，它活泼的生活既在昏暗的条件，也在白昼条件下进行，其他种类则是属于昏暗类型，它们活泼的生活是在相对低的照明条件下进行。

在昏暗条件下摄食并依靠视觉发现食物的种类具有发达的眼睛，其中包含体积小而数量极大的视杆（鳊，粘鲈，拟鳊），白昼依靠视觉发现食物的种类，具有发达的眼睛，而视杆比视锥稍占优势（狗鱼，鲈鱼，鳟）。这些种类具有单一及二分支的视锥，仅仅在某些深海鱼类才缺少视锥^[567]。

生活方式在网膜内部结构上也留下了痕迹，例如按 Wunder 的意见^[589]，白昼鱼类（狗鱼，刺鱼）每四个感受器相应地同四个双极细胞相联结，而双极细胞同样地与一个神经节细胞相联系。在昏暗生活鱼类每个神经节细胞会遇上数百的感

表 1 鱼类视网膜视杆、视锥的比例与生活方式的关系^[549]

鱼 种 类	视网膜上部在长为 80 微米区域内视细胞数量	
	圆柱细胞	圆锥细胞
狗 鱼	6	18
湖 鳟	4	45
河 鲈	8	25
鳗	13	35
刺 鱼	6	35
鲮 鱼	8	37
小 赤 梢 鱼	12	9
鰕 虎 鱼	9	61
鲦 鱼	9	62
角 鲨	11	105
海 白 鲈	4	74
鳊	4	79
粘 鲈	5	125
拟 鳊	9	130
鳗	7	143
鲃	10	160
江 鳙	3	260
鲤	12	38
鲫	7	32
须 鳗	15	29
花 鳅	6	19
泥 鳅	7	13

注：最后五种鱼眼不发达，而其他鱼类的眼发达。

受细胞。例如淡水江鳙每个神经节细胞会遇上 7 个双极细胞和 263 个感受细胞，网膜感受细胞这种形态学上的总合的意义在于增加光敏感性以及减少昏暗种类眼视觉的敏锐度^[399,567,589]。

与感受器形态学总合相关，鱼类网膜由个别机能相关区域组成，在各种不同鱼类此区域的大小不同，这种“感觉野”的

存在为电生理研究结果所证实^[568]。

鱼眼靠视神经与脑联系，视神经由大量单一神经纤维所组成，从左、右眼来的视神经干，形成了视神经交叉，因此，左眼的神经从右部进入脑内，而右眼的神经则从左部进入脑内，依照许多作者的意见，这种结构是与双眼视觉的发展有关。

组成硬骨鱼类视神经的神经纤维具不同的机能意义。依照电生理材料^[88,379,434,435等] 其中纤维的峰电位活性，当光线开关时均增大。各作者把神经纤维在信号传导中的这些差异和色觉的机制联系起来。

鱼类视觉中枢是在中脑顶盖，是复杂的组织结构，并且具有特殊的“屏幕”结构类型(视觉通路在顶盖全部环节的平面投影)。

二、光 感 觉

鱼类对光的感觉(建立在对电磁波的感受)以及色觉研究方法包括行为反应法(对各种波长光线最好的选择;条件反射的);根据视觉运动反应的方法;电生理的方法——从网膜和视神经引出生物电流;生物化学的方法——研究视色素提取物的吸收光谱^[218]。

根据行为反应对鱼类光感受的研究工作，基本上得到定性的特点。例如从 Hess^[401] 的工作得出，暗适应的海产稚鱼(银汉鱼、鲱鱼、鲷、光鳃鱼)对光谱的绿色部分最敏感。

依照 Wolf^[583] 的材料，鲑鱼感受光线波长的范围为 400—700 毫微米，而最敏感是在 500 毫微米。Schiemenz^[532] 用训练的方法研究了鲑鱼及刺鱼对光谱的短波段的感觉，得以查明，实验鱼能感觉波长 340 毫微米的靠近紫外的光波。但是最近指出，鱼类不能感受被水和鱼眼前部介质所吸收的紫外光，而 Schiemenz 实验正的结果是由于鱼眼前部介质荧光所

产生的附带的效应。

关于鱼类光感觉最完整的概念是根据三个互相对照的方法所得到的：电生理的，视觉运动的及生化的方法。

动物眼睛光感受的特点依赖于它们感受器(视杆和视锥)视色素的光谱特性，在一定波长光线的作用下(该种视色素所吸收的)进行了视色素的分解，并在视网膜神经细胞内产生电化学信号。

在光的作用下视色素的分解及其还原(由于视紫红质还原的循环)^[569]过程延长数秒之久，因此，视网膜神经细胞电脉冲的发生及信号沿神经往脑的传递是在光刺激作用更替的片刻进行的。

按照 Wald^[569]的材料，脊椎动物网膜视杆和视锥含有不同的视色素：视杆是视紫红质(对光的吸收最大值是在 500 毫微米)或者是视紫质(对光的吸收最大值在 522 毫微米)，而视锥则是视紫蓝质(对光的吸收最大值在 562 毫微米)及视青蓝质(对光的吸收最大值在 620 毫微米)。

鱼类视网膜的视杆与视锥含有类似的视色素^[569]。从某些淡水鱼的视杆提取的视紫质最大吸收值为 520—540 毫微米(鲤鱼是 523 毫微米；狗鱼是 533 毫微米；须鲈鱼是 540 毫微米^[218,569])，而海洋鱼类的视紫红质及视紫红质和视紫质的混合物的最大吸收值为 500—545 毫微米^[313]。同时对于视杆的视色素来说当鱼类从海水往淡水过渡时(海洋鱼类——黑海角鲨及鲭鱼的 $\lambda_{\text{最大值}} \approx 505$ 毫微米；半咸水鱼类——比目鱼的 $\lambda_{\text{最大值}} \approx 520$ 毫微米以及鳕鱼(*Gadus pollachius*)的 $\lambda_{\text{最大值}} \approx 530$ 毫微米；淡水鱼类的须鲈及鳊鱼的 $\lambda_{\text{最大值}} \approx 540$ 毫微米)。出现了从视紫红质(最大吸收值 500 毫微米)往视紫质(最大吸收值 540 毫微米)过渡的联系。Wald 及其同事^[569]查明在视杆视色素光谱特点及某些海水鱼居住地点光的光谱组

成之间极为有趣的互相关系，表明被研究鱼类视网膜视杆视色素光谱吸收曲线最大值是与该种鱼居住地点具特征性的照明光谱最大能量光的波长相一致(表 2)。

表 2 鱼类视色素吸收光谱与其生活水深关系

鱼 种 类	生活水深 米	视紫红吸收最大值 $\lambda_{\text{最大值}}$,毫微米
<i>Paralichthys</i> sp.	表层	503
<i>Stenotomus versicolor</i> Mitch, <i>Sphyræna</i> <i>borealis</i> Dcttay	0.5	498
鳕鱼 (<i>Gadus callarias</i> L.)	3	496
单鳍鳕 (<i>Brosme brosme</i>)	30 米内	494
<i>Alepisurus ferax</i> Lowe	超过 60 米	480

多数淡水及海洋鱼类的眼睛,除了某些鲨鱼及鳐类以外,其特点是具有两条普通的光谱敏感曲线(按照 Granit 的术语叫优势 (Доминатор)),是由视杆器(昏暗优势)及视锥器(白昼优势)所决定。这时海水鱼类光谱曲线的峰值 ($\lambda_{\text{最大值}} \approx 500$ 毫微米及 $\lambda_{\text{最大值}} \approx 550$ 毫微米)到淡水鱼类则往光谱的长波段移动 ($\lambda_{\text{最大值}} \approx 540$ 毫微米及 $\lambda_{\text{最大值}} \approx 620$ 毫微米)。

从图 6 及 7 看出,各种鱼类具有相当不同的光感受的尺度,这时海鱼往光谱的短波段移动,而淡水鱼则往长波段移动。多数鱼类感光是在 400—750 毫微米范围内,并与眼睛事先对光的适应有关(“视杆视觉”或“视锥视觉”)。

黄昏在暗适应的条件下被眼感觉的光谱仅仅占有光谱的短波段,白天在光适应的条件下被眼感觉的光谱往长波段移动。

只有某些被研究过的鱼类(星鳐、刺鳐、角鲨及星鲟)^[205,210]它们眼的相对光谱曲线不因事先对光或暗条件适应而变化。同时角鲨及鳐的光谱敏感曲线是反映出昏暗视觉类型,而星