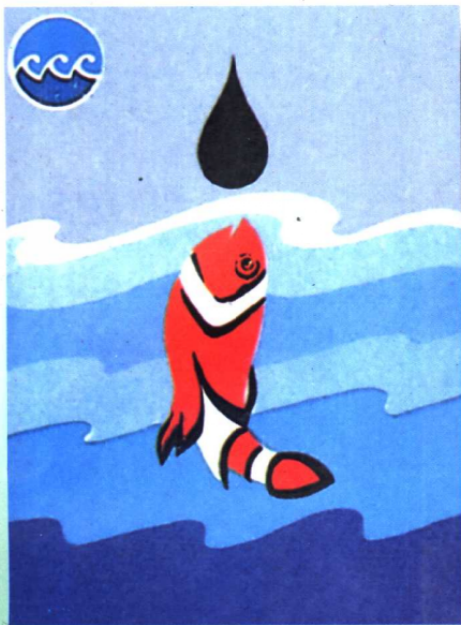




YULEI
XINGWEIXUE

鱼类行为学

● 何大仁 蔡厚才 编著

● 厦门大学出版社

YULEI XING
WEIXUE

鱼 类 行 为 学

何大仁 蔡厚才 编著

厦门大学出版社
1998 年 3 月

鱼类行为学

何大仁 蔡厚才 编著

*

厦门大学出版社出版发行

(地址:厦门大学 邮编:361005)

三明日报印刷厂印刷

(地址:三明市新市南路166号 邮编:365001)

*

开本 850×1168 1/32 12.5 印张 312 千字

1998年3月第1版 1998年3月第1次印刷

印数:1—1000册

ISBN 7-5615-1341-0/Q·38

定价:17.00元

本书如有印装质量问题请直接寄印刷厂调换

序

鱼类行为学是研究鱼类对外部(光、声、电、磁等)刺激和内部刺激的反应,包括反应类型、反应模式、反应机理及其在渔业上的应用的一门学科。随着渔业生产的发展,改进传统的渔具和作业方法,探索新的生产技术,都与鱼类行为的研究紧密相关。自从70年代以来,与养殖、捕捞有关的国际学术会议都有鱼类行为学方面的内容,鱼类行为学的专门学术会议也已开过多次,还出版了不少鱼类行为学专著。对比之下,我国对鱼类行为研究的重要性认识还不够,必须大力宣传其内容与作用,以引起我国水产界的重视。本书出版的目的即在于此。

本书作者何大仁教授从80年代起就在大学里为硕士研究生讲授鱼类行为学课程,是我国开这门课程的前驱。他长期从事鱼类行为学研究,并与国外同行保持密切联系,积累了丰富的经验与资料。他在鱼类行为学方面的科研工作在国内居领先地位。合作者蔡厚才讲师,曾在浙江水产学院海洋渔业系从事鱼类行为学教学,并长期随同何大仁教授进行鱼类行为学研究。这本书是根据何大仁教授多年积累的材料,加上自身长期从事鱼类行为学研究成果的科技成果编写而成。

值此《鱼类行为学》行将付梓之际,我乐于向动物学界、海洋生物学界和水产界的教学、科技工作者推荐这本理论联系实际、内容新颖、图文并茂的佳作。

刘建康

1997年3月

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 鱼类行为学的研究对象	(1)
一、行为的定义	(1)
二、鱼类行为学的研究对象	(2)
第二节 鱼类行为学的发展简史	(3)
第三节 鱼类行为学的研究方法	(5)
一、现场观察法	(6)
二、渔获试验法	(7)
三、水槽实验法	(7)
四、数学模拟法	(8)
第四节 鱼类行为学对渔业生产的重要性	(8)
第二章 鱼类的感觉	(12)
第一节 鱼类的光感觉	(12)
一、鱼类眼睛的构造	(12)
二、鱼眼对光的敏感性	(17)
三、鱼类的颜色视觉	(29)
四、鱼类的运动视觉	(33)
五、鱼类对物体大小和形状的视觉	(36)
六、鱼类的视野和视距	(40)
第二节 鱼类的机械感觉	(46)
一、鱼类皮肤感觉器官的构造	(47)

二、鱼类皮肤感觉器官的机能	(50)
三、鱼类内耳的构造	(55)
四、鱼类内耳的机能	(60)
第三节 鱼类的化学感觉	(72)
一、鱼类的嗅觉	(73)
二、鱼类的味觉	(85)
三、一般化学感觉	(90)
第四节 鱼类的电磁感觉	(91)
一、电觉器官	(91)
二、电觉机能	(94)
三、磁觉机能	(98)
第五节 鱼类的温度感觉	(101)
第三章 鱼类行为的类型	(104)
第一节 鱼类的趋性	(105)
一、趋光性	(105)
二、趋动性(视觉运动反应)	(118)
三、趋音性	(136)
四、趋流性	(141)
五、趋化性	(145)
六、趋电性	(147)
七、趋触性	(154)
八、趋地性	(157)
第二节 鱼类的非条件反射	(158)
第三节 鱼类的本能	(161)
第四节 鱼类的学习	(165)
一、印记	(165)
二、习惯化	(166)
三、条件反射	(166)
第四章 鱼类行为与外界环境的关系	(172)
第一节 水温	(172)

一、鱼类的体温·····	(173)
二、鱼类对水温变化的适应·····	(174)
三、水温对鱼类行为的影响·····	(180)
第二节 盐度·····	(184)
第三节 溶解气体·····	(189)
一、溶解氧·····	(189)
二、二氧化碳及其他气体·····	(191)
第四节 水系、水团和海流·····	(193)
第五节 潮汐和潮流·····	(196)
第六节 气象因素·····	(198)
一、风和低气压·····	(198)
二、降水与打雷·····	(201)
第七节 水深、底形和底质·····	(203)
一、水深和底形·····	(203)
二、底质·····	(205)
第八节 生物性环境因素·····	(207)
一、饵料生物·····	(207)
二、敌害生物·····	(212)
第五章 鱼类的游泳行为·····	(216)
第一节 鱼类的游泳方法·····	(216)
第二节 鱼类的游泳速度·····	(219)
一、游泳速度的类型·····	(219)
二、游泳速度的测定·····	(219)
三、游泳速度的大小·····	(222)
第三节 鱼类游泳行为的水力学·····	(228)
第四节 鱼类游泳行为的生物化学·····	(231)
第五节 鱼类的垂直游泳行为·····	(232)
第六章 鱼类的集群行为·····	(236)
第一节 鱼群的定义·····	(236)

第二节 鱼群的结构·····	(241)
一、鱼群的外部结构·····	(242)
二、鱼群的内部结构·····	(244)
第三节 鱼类集群行为的生物学意义·····	(248)
一、集群行为的防御作用·····	(249)
二、集群行为的捕食作用·····	(254)
第四节 鱼类集群行为的机制·····	(257)
一、视觉在鱼类集群行为中的作用·····	(258)
二、侧线感觉在鱼类集群行为中的作用·····	(261)
三、嗅觉的在鱼类集群行为中的作用·····	(264)
第五节 鱼类集群行为的发展·····	(266)
第七章 鱼类的发光、变色、放电与发声行为·····	(269)
第一节 鱼类的发光行为·····	(269)
一、鱼类的发光现象和发光器官·····	(269)
二、鱼类发光行为的生物学意义·····	(271)
第二节 鱼类的变色行为·····	(272)
一、鱼类的体色及其变化·····	(272)
二、鱼类体色及变色行为的适应性·····	(274)
第三节 鱼类的放电行为·····	(278)
一、发电鱼类及其发电器官的构造·····	(278)
二、鱼类放电行为的生理机制·····	(281)
三、鱼类放电行为的生物学意义·····	(286)
第四节 鱼类的发声行为·····	(288)
一、鱼类发声行为的特征·····	(288)
二、鱼类发声行为的机制·····	(290)
三、发声行为的生物学意义·····	(291)
第八章 鱼类行为的节律性·····	(293)
第一节 鱼类游泳活动的昼夜节律性·····	(294)
第二节 鱼类的昼夜垂直移动·····	(295)

第三节 鱼类索饵(摄食)、产卵和集群行为的昼夜节律性	
.....	(302)
一、索饵(摄食)行为的昼夜节律性	(302)
二、产卵行为的昼夜节律性	(305)
三、集群行为的昼夜节律性	(306)
第四节 鱼类发声行为的昼夜节律性	(307)
第五节 鱼类的洄游	(309)
一、洄游的定义和类别	(309)
二、洄游的机制	(312)
三、洄游的生物学意义	(315)
第九章 鱼类对渔具的行为	(318)
第一节 鱼类对纲索和网片的行为	(318)
一、鱼类对纲索的行为	(318)
二、鱼类对网片的行为	(320)
第二节 鱼类对刺网渔具的行为	(326)
第三节 鱼类对围网渔具的行为	(330)
第四节 鱼类对拖网渔具的行为反应	(335)
一、拖网网口前鱼的行为	(336)
二、拖网网身内鱼的行为	(346)
三、拖网速度与鱼群游泳速度的关系	(354)
第五节 鱼类对定置网渔具的行为	(357)
第六节 鱼类对钓渔具的行为	(364)
一、鱼类对钓饵的行为	(364)
二、鱼类对钓渔具的行为	(372)
参考文献	(376)
后记	(387)

第一章 绪论

第一节 鱼类行为学的研究对象

一、行为的定义

到底什么是动物的行为呢？这很难直接了当地回答。大体而论，行为(behavior)是指动物对外界环境和内部环境变化的外在反应。行为并不限于跑、游、爬及其他方式的位置移动，它也包括在进食、求偶甚至呼吸时的动作。这还不是全部的行为，身体某些部分的细微动作，诸如竖起耳朵或者发出声音，也是行为的一部分。许多动物有时还会改变身体的颜色，如不是为了躲起来不让肉食动物发现，便是在激怒下准备进攻或在向雌性求爱。这些都是很难和行为作出清晰区分的。当然，在这些之外的静立不动、注目凝视或者思索(即在体内进行而可能影响随后行为的活动)，也统统都可归入行为之列。总括而言，我们可以说行为包括一个动物的全部活动，即我们可以直接观察到的一切。

为了使动物产生行为，刺激是必需的。在大多数情况下，外界环境条件的变化可以成为刺激。例如，水温的变化可以促使鱼群开始洄游。但是，环境不只是温度或光线之类的外界环境，而且还有伴随成长而产生的激素之类的内部环境。所以，作为行为产生原因的刺激既有外界的，也有内部的。动物对这些刺激在外部出现反应时就成为行为。动物的行为根据其功能不同可分为索饵行为、逃避

行为和生殖行为等。此外,根据行为的复杂程度以及可变程度则将其分为趋性、非条件反射、本能和学习等。无论哪一种行为,其产生的基本过程是相同的(图 1-1)。环境刺激作用于感受器,引起

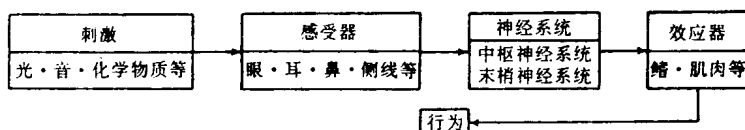


图 1-1 行为产生的基本过程(据井上实,1978)

神经冲动,神经冲动沿着传入神经传达到神经中枢,通过中枢内的神经联系,再经传出神经传达到效应器,引起行为反应,这就是行为产生过程的最简单模式。由此可知,行为是各种生理现象在外部出现的综合结果。

二、鱼类行为学的研究对象

鱼类行为学(fish ethology)是研究鱼类行为规律的一门新兴学科,属于动物行为学的范畴,与鱼类生态学、鱼类生理学和渔业学具有极为密切的关系。鱼类在自然条件下或实验条件下的各种行为,包括个体行为和群体行为,都是鱼类行为学的研究对象。

鱼类行为学的具体研究对象大致包括以下几个方面:

1. 行为的模式:对某种鱼类的行为方式即执行一定功能的独特方式进行精确、详尽、反复的观察、记录,并分析制订该种鱼类的行为模式。

2. 行为的进化:研究鱼类行为的进化史,并探讨各种特定行为模式的生物学意义,即适应意义。

3. 行为的遗传:研究鱼类行为遗传和变异的规律,以阐明行为在许多世代中是如何变化的,以及如何从上一代传到下一代的。

4. 行为的发展:研究在每一代里个体从卵到成体的成长过程中行为是如何发展的,并阐明影响行为发展的各种条件。

5. 行为的生理机制:研究鱼类行为的生理基础,尤其是神经系

统和内分泌系统对行为的影响。

6. 行为的应用:着重研究与渔业生产有关的课题,例如拖网、围网作业中的鱼群行为特性,光诱渔业中鱼趋集、分散特性,养殖业中的选择性捕捞,增殖业中放流幼鱼的行为等。

第二节 鱼类行为学的发展简史

虽然很久以来,人们已对动物的行为感兴趣,但动物行为学的真正成长却是起始于本世纪初。这时,在动物行为的研究领域中,出现了两种不同的主流思想:欧洲的“生态学派”,注意的是本能行为,工作重点是去观察和测试野外环境中的动物行为;美国的“心理学派”,则特别注重在实验室的可控制条件下进行的行为研究。1973年洛伦兹、廷伯根和符瑞西三人共同获得了第一次颁发给动物行为学家的诺贝尔科学奖,开创了动物行为研究的新纪元,在世界范围内掀起了一股研究热潮,并取得了许多重大的进展。

随着动物行为学的迅猛发展,各种研究手段的不断完善,以及渔业生产的迫切需要,鱼类行为研究也越来越被人们所重视。自50年代以来,国际上历次重大的渔业技术会议几乎都讨论到鱼类行为的问题。如1957年在前联邦德国的汉堡、1963年在英国伦敦、1970年在冰岛雷克亚米克召开的三次世界性渔具会议都有不少专门讨论鱼类行为和捕捞技术、设备的论文,并再三强调鱼类行为研究工作是渔具设计的重要依据,还反复讨论了此项工作的研究方向等。FAO(联合国粮农组织)于1967年在挪威卑尔根组织召开了鱼类行为和渔具渔法的国际性会议,会上系统地审查了和渔具、渔法有关的鱼类行为的现有知识,以及在这一领域中今后的研究工作范围。同时各有关专业在收集世界专著和各自在技术领域の研究实验工作基础上,初步交流了情报资料、工作经验和设想,会后于1969年出版了三本会议概况介绍和专题论文集。1976

年10月在丹麦哥本哈根召开的国际海洋调查会议专题讨论了“渔具与捕捞对象的行为”，有关论文共42篇，其中10篇讨论综合性的问题，8篇涉及到渔具设计，4篇讨论了捕捞对象行为的观察方法(包括水声学装置、电视装置及其他水下技术)，8篇讨论了捕捞效果的估计方法，4篇涉及到电场中、钓具作业区内和模式拖网中鱼类的行为反应。1977年4月在前联邦德国的汉堡召开了国际海洋工作会议，会上也对渔具作用区内的鱼类行为问题进行了专门的讨论。1977年在意大利的贝拉焦国际水生生物资源管理中心召开会议，并于1980年出版了论文集，也曾讨论到鱼类行为以及与捕鱼业、养殖业的关系。时隔25年，ICES(国际海洋考察理事会)于1992年又在挪威卑尔根组织召开了与渔捞技术有关的鱼类行为学术讨论会，这是一次规模较大的国际会议，参加会议人数达150人，发表论文58篇，分别从水槽实验和数理模型角度分析了拖网、围网、定置网、延绳钓等渔具渔获过程中的鱼群行为，介绍了各国水下观察技术的研究现状和今后课题，强调了在选择性捕捞、资源量评估和渔业管理方面应用鱼群行为知识的必要性。

至于分海区、分国家召开专门性的鱼类行为会议更是不胜枚举。前苏联于1953年召开了一次鱼类行为与鱼群侦察问题学术会议，会上特别注意到集群行为、鱼类对光反特点及人工光在捕鱼中应用、鱼类接近捕捞工具的行为、昼夜洄游等，还研究了鱼类行为反应的感觉基础和神经基础以及神经系统和感觉器官的结构与功能。1956年前苏联召开了第一次鱼类生理学会议，并出版了论文集。1958年印度洋—太平洋渔业委员会主办了专门的鱼类行为学术讨论会。前苏联于1974年3月和1977年2月曾召开过两次全苏鱼类行为研究会议，专门讨论了鱼类行为与改进捕捞技术的问题。此后，前苏联还召开了“与捕鱼技术及组织海洋水产养殖有关的鱼类行为全苏学术会议”(1980)及“为了发展海洋捕捞而应用的物理刺激的科技会议”(1982)等。日本在1989年10月召开了“对

渔具的鱼群行为的研究方法的现状和问题点”学术讨论会,并出版了《对渔具的鱼群行为的研究方法》一书,对鱼类行为的各种研究方法作了系统的介绍。

在我国,对鱼类行为虽已有所了解和作了一些研究,但至今仍未将其作为一门学科来进行研究,尚缺乏研究鱼类行为的手段、实验设备和仪器,特别是在将鱼类行为的研究成果应用于捕捞技术和网具的改进以及提高养殖效率等方面还做得很不够。为了迅速提高我国鱼类行为的研究水平,有关部门采取了有力的措施。一方面,多次邀请国外著名专家(如井上实、Wardle等)来华讲学交流;另一方面,又选派部分研究生、进修生出国学习、工作。这一切都对我国开展鱼类行为研究工作起到了一定的促进作用。目前,我国已有部分高校开出鱼类行为学课程,从事鱼类行为研究的专业人员也正在不断增加。近年来,还先后出版了《鱼类的行动》(赵传细等编,1979)、《鱼类行动与捕鱼技术》(茅绍廉编著,1985)、《鱼类的行为》(何大仁等译,1984)、《鱼类及海洋动物趋光生理研究论文选集》(何大仁主编,1988)、《捕捞新技术——声光电与捕鱼》(夏章英编著,1991)等专著。从80年代开始,我国学者分别对鱼类的趋光性、视觉运动反应、对声音和化学刺激的反应、摄食感觉和捕食行为、在电场中的行为、对人工鱼礁和气泡幕的反应、对纲索和网片的反应等进行了广泛的研究,并取得了一定的成果。不难相信,通过专业研究人员和渔业工作者的共同努力,采用各种先进的技术,我国的鱼类行为研究水平将会有更大的提高,并在渔业生产中发挥越来越显著的作用。

第三节 鱼类行为学的研究方法

研究鱼类行为的方法大致可归纳为现场观察法、渔获试验法、水槽实验法和数学模拟法四种。无论是从行为学基础理论方面进

行研究,还是从应用于渔业生产为目的进行研究,过去都是以水槽和水池中的实验观察为中心的。但渔业研究者现在已越来越重视采用水下现场观察方法,同时也广泛采用渔获试验法以弥补现场观察的不足之处。对于鱼类行为基本特性的研究,水槽观察现在仍是主要手段。随着电子计算机的广泛应用,一种全新的研究方法——数学模拟法正被引入鱼类行为研究领域之中。为了完整而确切地掌握鱼类的行为规律和更好地为渔业服务,各种研究方法有必要同时使用,以达到优势互补的效果。

一、现场观察法

现场观察法是研究鱼类行为最为直接和现实的方法,并且是验证实验室试验结果的重要手段。其优点是它的现实性及能够直接联系生产。然而,其观察结果要受到现场复杂环境因素的影响。此外,现场观察通常还需配备各种昂贵、精密的仪器设备,如潜水设备、水下观测仪器、水平探鱼仪、录像设备、专用船只等,所以成本较高。

现场观察法可分为直接观察法和仪器观察法两大类。由于水域的不透明性,直接观察往往较为困难。近几十年来,仪器观察手段有了较大的发展。由于不断采用各种新技术、新仪器,如探鱼仪、潜水器、潜水箱、潜水球、潜水艇、声纳、水下电视、电子闪光水下摄影等,大大扩展了观察鱼类在水下活动的范围。但是,观察和摄影的视野和真实性还受到一定的限制。在 80 年代,日本、英国、前苏联等国家均已能够由潜水员、潜艇应用自动摄影、摄像设备对鱼类的行为进行综合观察研究。特别是水下机器人的应用,使一些较深水域及难以潜水水域的鱼类行为观察成为可能。同时,随着聚焦射束高频探鱼仪、电子扫描声纳、多性能网位仪和微光电视系统、水下遥测系统、地球卫星遥感技术等的发展和应用,大大地增加了在微光和混浊水域中以及大范围内研究鱼类行为的能力,使我们对

鱼类行为规律的认识有了新的飞跃。

二、渔获试验法

渔获试验法是应用渔具的渔获比较来间接地探究鱼类行为的方法。可以使用同一渔具在不同的季节、时间或不同的海区、水深等进行渔获比较,也可以用不同的渔具或渔法在同一渔场进行渔获比较。这种方法虽然不能像水槽实验那样详细了解鱼的行为,但便于生产者的实际使用,对于改进渔具、渔法,判明渔获过程及机制,提高渔获效率,改进渔类资源管理等都有实效。试验时要按照研究目的来选择渔具、鱼种,应主要考虑常用渔具及主要经济鱼类。为了进行渔获比较,对渔具的结构特征和作业特点必须有足够的认识。

三、水槽实验法

水槽实验法是研究鱼类行为的常用方法,一般在实验室内一定条件下进行。该方法的优点是简便,易于定量观测,可在短时间内得出实验结果,经过多次重复实验可以比较及时再现实验结果,并能了解鱼类行为的基本特性。但水槽实验规模较小,需要有专用的实验室设备,较难进行三维空间观测。水槽实验的观测方法有目视、照相、录像等,最近还用电子计算机对观测资料进行分析处理。实验时应对环境光照度,实验水槽的流速、水温、透明度等加以控制,以便研究某单一因子对鱼类行为的影响。从实验要求来说,选用的实验鱼要适合于研究的目的。当无法直接用目的鱼类进行实验时,可以取用行为特性相似的鱼类来代替。实验鱼的体长一般为1~20 cm,参加实验的鱼尾数从1尾到数千尾不等,但群体实验至少需要3尾以上。为了防止鱼类产生适应,对同一尾鱼最好不作重复实验,或经过休息后再作实验。实验前要先进行实验设计,对实验数据要进行统计分析。

四、数学模拟法

这是一种尚不太成熟的方法。本方法的思路是按照研究的目的选出对鱼类行为产生影响的主要因子,建立数理模型,然后从模拟结果判断模型的准确性,或根据实验数据对模型进行统计检验,再根据判断结果修正模型,并重复进行准确性检验,直至产生合适的模型。应用该方法可使实验结果得到综合的概括。模拟可分二种方法。一种是由物理法则和经验方法确定系统的内部结构,由实验数据推定未知参数,由这种方法建立起来的模型称为物理模型,如表述鱼群中各个体运动状态的数学方程式即为一种物理模型,这里各个体被看成为质点。建立物理模型时可将过去已知信息输入,其中,参数具有物理意义,这一点容易被人接受。另一种方法是在对系统内部机理缺乏充分了解的情况下,根据实验数据建立最适模型的方法,这样的模型称为黑箱模型,概率模型即为一例。这种方法只从总体上研究鱼受到各种外界刺激后的行为反应,而对鱼的内部生理过程如感觉、神经系统、肌肉等机能状态不加考虑。无论采用哪一种模拟方法,其模型的建立均要以实验数据为基础,而模拟结果的准确性需通过实验或现场观察来验证,因此必须辅助使用其他各种研究方法以获取所需的资料。

第四节 鱼类行为学对渔业生产的重要性

研究鱼类行为不仅在理论上大大地丰富了动物行为学、鱼类生理学和鱼类生态学等学科的内容,而且在渔业生产上有着更为重要的现实意义。今天,鱼类行为学这门学科已成为捕捞和增殖鱼类的重要理论基础,同时与渔业资源的保护和管理甚至与环境污染和环境保护等也有着密切的关系。

渔具、渔法的研究是捕捞技术的重要组成部分,其本身虽是工