

目 录

序 言	(3)
第一章 光在水中传播的特点	(6)
第一节 照度、偏振光	(7)
第二节 影响水中物体能见距离的条件	(9)
(一) 水中光线的光谱组成	(9)
(二) 水中光线的折射	(11)
第二章 研究的材料与方法	(12)
第一节 鱼类视觉的研究	(12)
第二节 视觉运动反应的方法	(16)
第三节 引出生物电流的方法	(18)
第四节 在鱼类行为中视觉作用的研究方法	(22)
(一) 照度对鱼类运动性(活动性)的影响	(22)
(二) 机械记录	(22)
(三) 光电记录	(23)
第五节 研究对信号及识别的方法	(24)
(一) 鱼类对食物对象的识别	(24)
(二) 鱼类集群的伴侣、凶猛鱼类及食物对象的识别距离	(24)
(三) 鱼的食物性的、威胁——防御性的及异性间的反应和态度的 信号意义	(25)
第三章 鱼类的视觉	(30)
第一节 鱼类视觉系统形态机能特点的生态——分类概述	(39)
(一) 鱼类及鱼形类动物的视觉器官的系统区别	(39)
(二) 各种生态类型的鱼的视觉器官的特点	(43)
第二节 光感觉和颜色视觉	(53)
第三节 鱼对运动的感觉	(69)

第四节	空间视觉成分.....	(73)
(一)	调节.....	(73)
(二)	视敏度.....	(73)
第四章	视觉在鱼类行为中的作用.....	(84)
第一节	照明对鱼活动性的影响.....	(85)
第二节	《光学》信号及《视觉》辨别.....	(87)
第三节	关于某些鱼类利用发光作为“信号”及识别的可能性.....	(88)
第四节	在信号及识别中的外部特征.....	(91)
第五节	鱼类对食物对象的识别.....	(93)
第六节	鱼类摄食时的姿势及其信号意义.....	(99)
第七节	鱼类姿势、运动及体色在侵略——防御关系中的信号意义.....	(102)
第八节	外部特征在鱼类性间关系上的作用.....	(110)
第九节	外部特征在成鱼及其后代关系上和鱼群内部的作用.....	(114)
第十节	鱼类识别具有生物学意义的物体的距离.....	(119)
第十一节	鱼类视觉运动反应.....	(124)
第十二节	关于鱼对光的反应问题.....	(131)
第十三节	鱼类对光反应的特点及其与光的数量和质量组成的关系.....	(131)
(一)	被鱼类感觉的光谱的变化与鱼眼对光及暗适应的关系.....	(133)
(二)	鱼类对亮度敏感性的变化与鱼眼对光适应之间的关系.....	(133)
(三)	鱼类的颜色视觉.....	(134)
第十四节	关于鱼类趋光的原因和机制.....	(137)
结 论		(142)

序 言

最近几年来，对于控制动物行为的问题的兴趣在明显地增长。最近组织了不少有关这方面的专门的科学会议便可以证明这一点。

许多苏联学者，其中包括 И. П. 巴甫洛夫院士学派的追随者，详细地分析了动物行为的研究历史并评述了其研究方法（Анохин, 1945; Воронин, 1957; Бирюков, 1958. Крушинский, 1960; Слонин, 1965; 等人）。

作者在研究动物行为时同意巴甫洛夫方向的基本原则及现有研究方法上的评论（Лёв理论，Бихевиоризм，Гештальтпсихология等）。

尽管省了这样的评论，但是不应该由此认为上述的方向失去了合理的根据。

我们完全同意 В. Н. Чирниговский 院士1964年在高级神经活动哲学问题会议上提出的意见，他提出了有关苏联研究者所利用的积极的研究方法的哲学武器以及行为科学的各种方向性问题。特别是不能不承认人性学家（Lorenz, 1939; Tinbergen, 1953, 1955）提出的关于在研究动物行为时进行深刻的生态学分析的必要性。

在研究动物行为时的生态生理的方向是最正确的。因它提供了理解在自然状态下动物行为的可能性。

提出现代的有关动物行为的学说，有赖于生物学和控制论各个部门的成就。

动物的行为应当被看成既是适应的过程，也是制约保存该动物或该种的活动、朝着保存或增加种的数目的过程。从个体发育观点来看，行为，也是有机体最大的可变的特点，它是先天性的及后天获得的复杂的成分交错在一起的。按照一部分学者的意见（Lorenz, 1939; Tinbergen, 1953, 1955），动物的行为完全由遗传因子决定，而另一些研究者（Торпе 1956; Промптов, 1956）则认为，它有先天的和后天获得的特点。

不同种类和某一种类而处于个体发育的不同阶段的鱼类的行为的特点，首先是与其一定栖息条件有关，其次也与该鱼的相应的形态机能特点有关。例如，一些种类生活在高照明条件的水的上层，照度变化幅度很大，另一些鱼类栖息在低照度的底层水域；有一些鱼类进行远距离的洄游，另外一些鱼类几乎不大迁移；有一些鱼类营集群性生活，另一些鱼类则单独生活，等等。很自然，各种鱼的适应性综合地包括了鱼类感觉器官的结构及机能，它们对信号的定向方法，控制行为复杂形式的高级神经活动等一系列特点。所有这些适应性的特点使鱼能生存在一定的环境条件之中。因此，在研究鱼类行为特点时，必须同时研究感觉器官和神经系统的生理及形态，研究鱼类高级神经活动和信号，

还要研究其与生态习性的关系及其生活条件的特点。只有对鱼类行为各方面适应性的特点及其机制进行这样的研究，才能揭示其理论基础，并使人们有可能用来控制鱼的行为。

在苏联，进行有关鱼类行为的研究工作中保持了其实践性的方向。П. Г. Ёрнсов (1964)和Зусеер(1958)对这些研究工作的历史都做了阐述。摆在渔业工作者面前的任务是：开发新的捕鱼区（其中包括深海），加强对正在捕捞的鱼类的合理利用，扩大养鱼业等等。为完成这些任务，必须研究如何完善侦察鱼群的方法和工具，如何使现有的捕捞工具完善化并设计新的捕捞工具，还要研究使笨重的渔业过程实现自动化以及在养鱼和水利建设控制鱼的运动的方法。

研究与鱼的行为有关的特殊问题是为仿生学提出的：鱼类怎样传递联系的信息，鱼类怎样进行“近距离”和“远距离”的定向。

光在鱼的生活中具有巨大的意义。与太阳光相联系的是水域环境中光的特殊的季节变化和昼夜变化。在一定的光条件下展示出鱼的一定的防御、摄食的关系。对于这些相互关系进行生态学分析必须建立在鱼类的感受和信号知识的研究基础上，并把这种分析的结果进一步应用在实践上。这是对鱼类行为进行研究的中心问题。与此相关的是，Б. П. Мантейфель教授提出的具有很大意义的三级营养原则，即，必须从下列三个环节来观察鱼类的食物关系：凶猛的2级→凶猛的1级→食物。

由于具有光的信息的很大的可能性，鱼类可以完全的广泛应用视觉在空间保持相互联系和定向。

白天，鱼类的视觉是最重要的感觉，是它们彼此联系和它们与环境联系的感觉它在寻找食物和识别异性时起作用，在集群时保持个体间的接触，在渔业中对网具的识别也起作用。鱼类的视觉在鱼的信号上具有特别重大的理论和实际意义。

动物的信息传递（信息化）的产生与其来往有关。依照И. И. 巴甫洛夫(1951)的意见，动物之间来往的基础是建立在无条件的和条件的反射动作之上。这种来往及其方法对于在有机体保存自己上，对于环境条件的适应上都有巨大的意义。正如В. Я. Кряжев(1955)所指出的那样，动物来往时的条件反射的建立比单独生活时要快2—3倍。它们的高级神经活动的这一特点与这种动物的模仿能力的发达程度有关。模仿，这是动物对复杂行为反应的重复，表现在个别运动上，为别的动物所完成。

查里斯·达尔文在“关于人类和动物的知觉表情”一书中早已指出，各种陆生动物彼此靠视觉传递，以表现其一定的易感动的状态：威吓、危险、雄唤雌，等等。他进一步指出，动物的一定姿态表情是由同一种动物的另一个个体发出同一个行动反应所引起的。他还指出信号化——“动物的语言”。

和人的语言不同，动物信号有着一系列特点。

Д. Н. Кашкаров早在1928年即已写道，动物的信号是情绪的信号。在А. Н. Промптов(1959)、В. Р. Кряжев(1955)、Л. Г. Воронин(1957)及其他人的工作中表明，动物的信号是先天的种种反射，并且常常有不同的表现。

动物的信号在机能方面有几个环节：信号的发出，信号通过环境并与其他动物所感受，感受信号的动物在进行为上产生相应的改变。

引起信号反应的特点在很大程度上和动物内部状态有关，还和由相反的刺激引起的兴奋及抑制的状态有关（食物的、性的、防御的），还与信号的强弱和其他因素有关。

最近几年，许多研究者对各种动物的信息化问题进行了研究。K. Frisch(1955), Р. Шовен(1960) R. Busnel(1959), R. Alexander(1961)—对昆虫；Bogert(1960)—对两栖类及爬行类；А. Н. Промптов(1956), Е. В. Лукина(1957)—对鸟类；Л. Г. Воронин(1957), В. Я. Кряжев(1955)—对哺乳类。

曾经查明，所有这些动物的信息化都是靠视觉、听觉、嗅觉来完成的。

关于进行鱼类“视觉”信息化的研究，我们提出下列问题：鱼类有没有信息化？传递视觉信息的结构是什么？这一信息化如何完成？它又有何意义？鱼类具有各种形式的种间和种内的联系，这表现在凶猛鱼类与被牺牲者之间的防御食物的相互关系上，还有雌雄之间的性关系，亲体与后代之间的关系等等。这些关系可以在各个个体之间产生，也可以在鱼群之间产生。

依照种内在生殖联系上的关系，鱼类可按下列类型来集群：集群性的、成对的、家庭式的、“领土式”的，个体关系的集群以及混合集群。对这些类群内部的“视觉”信息化进行分析具有很大的意义。

阐明鱼类信息化的本性问题同样具有很大的兴趣。

鱼类不仅有成套的无条件反射，而且有形成条件反射的高级结构的系统。它们的高级神经活动很发达（Фролов, 1941; Bull, 1952; Праздникова, 1953, 1955, 1958; Бару, 1955; Тагиев, 1956; Богомолова, Саакян, Казаровицкий, 1956; Воронин, 1957; Малюкина, 1960; Бианки, 1961; Аронов, 1962)。因此，可以期待鱼类的互相关系不仅是无条件的，而且是条件的“视觉”信号。

依照Кряжев(1955)的材料，动物在彼此交际来往的条件下，很容易靠被感觉的刺激所引起的同一的重复的行为动作来形成条件联系。

正如我们将在下面要阐明的，许多鱼类的行为动作常伴随着特殊的姿势、运动、体色变化，而某些种类则发光。因此，在研究“视觉”信号化时，很注意查明特殊器官产生的信号的意义，以及伴随着发生的行为动作的信号。

对“视觉”信号的研究具有很大的实践意义。在渔业上，“视觉”信号的研究结果可以用来研究鱼群侦察和选择引诱鱼类的新方法，也可用来研究如何用“视觉”信号驱赶一定的鱼类。

对于仿生学来说，有兴趣的同样是在能见的距离内鱼类视觉的识别方法以及有生物学意义的视觉识别方法。

鱼类信号的完成一般是借助感觉器官的复合作用：视听、嗅和触觉。

在本研究中，我们没有触及这个问题的全部方面*。

有许多文献阐明对视觉的研究及其在鱼类行为上的意义。

本书是根据许多文献资料以及作者关于控制鱼类行为的有关视觉方面的研究资料写的。因此，书中没有对鱼的天文航海的情况进行分析(Хаслер及Швассманн, 1964)。

原始的研究工作是在Б. П. Мантейфель教授领导下进行的。在工作中详细地分析了鱼类视觉感受的基本特点，它在空间近距离定向的可能性，研究鱼类视觉的技术及方法，“视觉”信号及“有视觉的鱼”对某些生物学对象的识别，详细的分析鱼类在空间的近距离定向以及鱼对光的反应。

第一章 光在水中传播的特点

根据水环境的物理学手册(Шулейкин, 1953; Березкин, Гершун, Янишевский, 1940; Вайнберг, 1959; Соколов, 1958; Соколов, Ажажа, 1962; Svaerdrup, Johnson, Fleming, 1942)可以查明与光在水中传播的有关各项问题。我们的任务并不转述上述各书的全部问题，而是仅阐明与鱼类视觉有关的水环境的某些特点。

* 关于鱼的声信号问题，参考В. Р. Протасов, 1965年的单行本“鱼的生物声”，科学出版社；关于趋化性感觉及其在鱼的行为中的作用问题，参考Б. А. Флеров, 1962年的总结“鱼的嗅觉”——“鱼类学问题”杂志，2(1962), 3, 24；关于触觉的问题，参考Н. Н. Диклер, 1960年的单行本“侧线器官系统及其在鱼的行为上的意义”，苏联科学院出版社，还有Dijkgraaf, 1963年的综合报告：“侧线器官的作用和意义”一文(Biol. Rev., vol. 38, 51—105)。

第一节 照度、偏振光

照度 水中的照度与许多因子有关。首先与水表层的照度有关。水的自然光源(海、湖及河)是太阳,月亮和星星。水域表层的照度在一昼夜间有急剧的变化。

夏天中午水面照度可达100,000—140,000勒克司,而夜间只有几分之几勒克司(满月时为0.2勒克司,黑暗夜为0.0003勒克司),这样一来,夏天水域表层的照度在12小时内发生的变化达百万——十亿倍。照度昼夜的变化幅度与一年中不同的季节有关(因为太阳的高度在不同季节中是不一样的),夏季最大、冬季最小。水表层的照度还与云的特点有关。因此,水面照度的变化范围与太阳在太空中的位置及云量相合的作用有关。

落入水面的光线,一部分被反射掉,一部分透入水中。在透入水中的光线和光线的入射角(太阳在太空中的位置)之间存在着直线关系,如下列所示。

太阳在水平 线上的高度(度)	光能量 透过量%	光能量反 射量%	太阳在水平线 上的高度(度)	光能量的 透过量%	光能量的 反射量%
90	98.0	0	40	2.5	3.5
80	35.0	2.1	30	2.3	6.0
70	13.5	2.1	20	2.1	13.5
60	6.0	2.2	10	2.1	35.0
50	3.5	2.5	0	0	98.0

可见,当太阳高度在水平线上小于20°时,从水面反射出来的光线数量迅速增加。由此导致水中的黄昏比空气中开始得早得多。

在自然界中水永远不会是干净的。其中经常会有大大小小的悬浮物质(如空气中的尘埃,淤泥颗粒,浮游生物,气泡等等),对进入水中的光线发生吸收和散射作用。甚至在完全纯的水中,由于分子的对流运动也会形成不均匀的密度,从而产生对光线的吸收与散射。

因此,透入水中的光线随着水的深度的增加而减弱。对于某些海区的透明水而言,可以定性地认为,照度随着深度每增加50米而平均减少10倍。最后用肉眼能见到的阳光痕迹是在400—580米处。更深处阳光实际上是透不到的。

但是,在最深处并非完全黑暗。该处的光源是发光生物。由于大量该种生物发光的结果,建立了一种恒定的照明,大约超过夜间照度的5倍。个别发光生物发出的闪光在强度上超过周围背景光强的200—1000倍。某些海区夜间的发光可以在200米处真到,而

白天可在580米处看到。由于生物发光而造成的水中照度可达十分之几和百分之几勒克司。各水平水层的照度与季节有关。

冬季由于水域的冻结，形成冰复盖物，显著地减小了透入水的光线，依 Трофимов (1935) 的资料，雪和冰复盖物能吸收和散射进入的光能量的 80—90%，这个过程的基本因素是雪（它的纯度、构造及厚度）。其次是冰本身。

冬季冰的透明度最大（1米约37%），春季最小（1米约3%）。据 П. С. Павлов 和 Д. С. Николаев (1962) 的观察，雷兵斯克水库冰下的照度（冰厚45厘米、雪厚0—15厘米）在0.5米深处为100勒克司，而在冰上照度为2000—4000勒克司。

照度与水透明度有密切的关系。世界海洋各水域的照度有很大的不同，下面列举 Соколов (1958) 资料中世界各大洋的相对透明度*。

地 区	色氏盘消失的深度(米)
白深之峡口	约 6 米
白深之中部	约 8 米
波罗的海风暴后	7—10
波罗的海平静后	11—13
可拉海峡	9.5—10.5
不列颠海峡	6—22
南里海	9—11
黑海（远岸）	28
地中海	50—60
穆尔曼沿岸的早春	45米以下
印度洋（东南贸易风带）	50米以下
太平洋（东南贸易风带）	45米以下
太平洋（东北贸易风带）	59米以下
藻 海	66.5(最大)

上述资料反映了一般的规律，即离岸越远透明度越大。在同一地方，透明度在一年之中有很大的变化，特别低的透明度出现在生浮游生物大量繁殖的所谓“水花”时期。

偏振光 尽管进入水中的光线有相当大的部分被扩散掉，但是依照 Waterman (1954) 的资料，在表层10米水中可以发现太阳的偏振光。它是由二个成分组成：天空中的太阳光的偏振光透入水中的部分，以及在水下产生的其方向与前者垂直的偏振光。这两个成分的偏振光都改变了自己在空间的位置。并且有一天中，其位置的变化与太阳在空中的

* 表中的深度指色氏盘开始消失时的深度，即相对照度。

位置有关。水中的偏振光对于具有感受它的能力的海洋生物在空间定向上有着巨大的意义。

第二节 影响水中物体能见距离的条件

物体在水中能见的距离很小，与水的透明度有关，变化在一个有限的范围之内。在河流或池塘中它只有数十厘米，而在透明度更大的海洋中，则为数十米。

表1 为在各种透明度下水中大物体可见距离的资料。

表1 不同透明度下水中大物体的可见距离（依Вайнберг, 1959）

照明条件	观察者潜入的深度(米)	可见距离(米)			
		河 流	河 口	近正常	大 洋
晴 天	1—2	1	5	10	30
	10	0.2	5	10	30
	20	—	4	9	29
	50	—	1	7	28
	100	—	—	2	24
	200	—	—	—	16
夜 间 满 月	1—2	0.4	2	4	11
	20	—	0.2	1	8
照明条件					
10烛光	—	1	5	8	21
1,000烛光	—	2	8	10	43

必须指出，冬季在冰冻水域中物体的可见距离比夏季大约大一倍。水影响物体的能见距离有三个因子。第一，由于从物体到观察者之间光线逐渐减弱，导致物体表面亮度的减弱，映象及其对比的清晰度都受到影响。其次，在物体与观察者之间存在着受光线照射的水所形成的发亮的模糊的帷幕。一般说来，这一空间的水透过很多光线，是从各个方向进入的（太阳光从上方，水底反射的光线从下方，悬浮物反射的光线从各个方向），结果形成水下雾。它的亮度置于被观察的物体的亮度上时，物体的细部被“照亮”，物体的图象和其背景被融合。第三，由于物体界限模糊与扩散的光线有关，以及由于物体表面某部分对光反射，导致物象被感受的明显性的降低。

（一）水中光线的光谱组成 太阳光是由有色光（波长）按一定的比例混合而成的。进入水中的光线受到吸收和散射，是有选择性的，与光波的波长有关，并与水中的

悬浮物的特点有关。因此，各种水域中光的吸收和散射均不同。由于各色光组成了“白色光”，因此经吸收和散射后在不同的水域中透过的光线的光谱成分也就不同了。根据 Вайбер (1959) 的资料，在河流和富营养湖中，长波光要比短波光的光能量多。而在外海主要是光谱的短波段部分。同一水域的不同地区，由于水的透明度不同，对光的吸收和散射也不同。

图1表明光线的光谱分布：在清洁的大洋水水深100米透过的光线和近岸混浊水10米深的光线 (Svaerdrup, Johuson Fleming, 1942)。

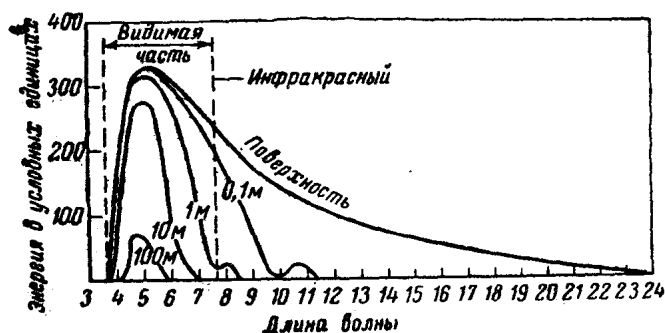


图1 在大洋中光谱的不同段落在100米深度能透过的距离和近岸混浊水10米深处的光线 (据Svaerdrup等人, 1942)

可见，在清洁的海水中主要是蓝光，在近岸混浊水中主要是黄绿光。光谱的组成与深度有很大的关系。长波光受到最强烈的吸收，在外海，红、橙、黄光在表层数十米就已吸收，而绿、青、蓝、紫（特别是蓝、紫光）被吸收很少，因此可透入很深的水层。美国研究者 В. БиБ 用潜小球在百慕大近海潜下900米深处，描述了阳光的透入情况：在表层50米处看见水是绿色的，在60米处是青兰色的，在180米处是鲜兰色的，在300米处是弱的黑兰色的，而在580米处还可察觉到透入的光线的痕迹。

现在，对光谱成分的变化与海水深度的关系已进行了很好的研究。图2表明进入海洋表面的光能量和透过10厘米、1米、10米和100米深度的光波长的关系。把太阳光的光谱组成和进入水表层及各种深度的光谱成分进行比较，可以看到，光谱的组成随着深度的增加发生很大的变化。红外线受到迅速的吸收，红光减弱。而光谱的紫外部分被缓

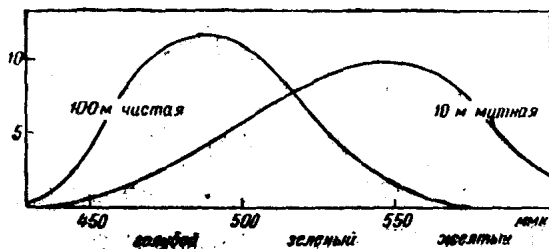


图2 进入海洋的光能量与进入10厘米、1米、10米、100米处的波长的关系

(单位: nm) (据Svaerdrup等人, 1942)

慢地吸收，特别是青兰色部分。

正如我们所查明的，生物发光是深海处的照明。依照 Harvey(1957) 的资料，生物发光的波长组成依各种生物的不同而异。最强光是甲壳类 *Cyprydina* 发出的，靠近480毫微米，而另一种甲壳类 *Photinus pilolls* 在 500 毫微米。

(二) 水中光线的折射 光线在水中的折射与一系列现象有关。而这些现象在研究鱼的视觉时是不可忽视的。海水比空气稠密 770 倍，与此相适应的是海水的折射系数平均为 1.33，而空气为 1.0，这样，从空气进入水中的光线就产生了折射，即某些光学的失真。当从空气中观察水下物体时，因光线产生折射，视角变小了。当观察水上物体时，情况正好相反，透入水中的光线，集中的角度小于 90° ，因此，所有的水上物体似乎都是集中在特殊的白色的园屋顶形处（穹窿），按不同的方式歪曲是与离开中心的距离有关的；对象的位置越靠近水平面，则在垂直方面的歪曲就越厉害。著名的美国学者 Роберт Вуд 首先指出鱼如何能从水中看到物体。如果观察者从水中观察时，与垂直方向的角度大于 45° ，那么由于完全的内反射，被观察的水面物体应位于水中观察者的一方（参见图45）。

当从空气中往水中观察时，所有的物体似乎在大小上都有所放大，并且更靠近观察者（其程度相当于物体与观察者之间距离的 $1/3$ ）。当从水中观看物体时，情况与此相反。

光线在水中的折射与水中 5—10 米处发亮的运动光点的出现情况有关，这种现象在沿岸海区特别明显。这种运动光点是因为太阳光线照射到多波浪的水面发生折射现象所致。波峰和波谷都形成一种特殊的透镜，对光线起聚焦或散射的作用（图 3）。

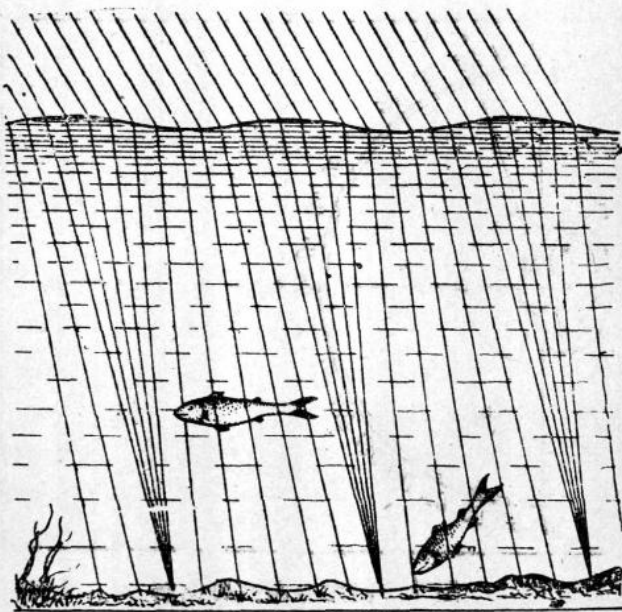


图 3 由于表面水的波浪所形成的运动的光点

第二章 研究的材料与方 法

第一节 鱼类视觉的研究

现有的关于鱼类视觉的文献是用各种方法研究鱼眼的形态及视觉生理所获得的结果。

有关视网膜结构的研究一般是对鱼眼进行组织切片(Бабурина 1955),而后在显微镜下观察。在视网膜中圆锥细胞占优势或是圆柱细胞占优势一般可作为该鱼是白昼视觉还是夜间视觉的指标(Wunder, 1936),视网膜中圆锥细胞和圆柱细胞的分布特点、集中程度及其与神经节细胞的联系,是视觉发达程度的指标(Vilter, 1950)。

鱼眼的解剖学的光学特点:一些作者用各种方法研究了鱼眼的视野及调节(Muller, 1874; Rochon-Duvigneaud, 1943; Beer 1894),鱼眼的视野一般采用Рошона-Дювинье法测定,即把弄死的鱼腹部朝下固定,在眼的相对一面水平位置放着视野计(半圆形的尺,划分度数)和能发射光线到鱼眼的光源。观察者所处的位置是在视野计读数的某一刚能看见鱼眼眼底的地方,以便观察鱼的眼底。角度 α 是水平单眼视角(图4),

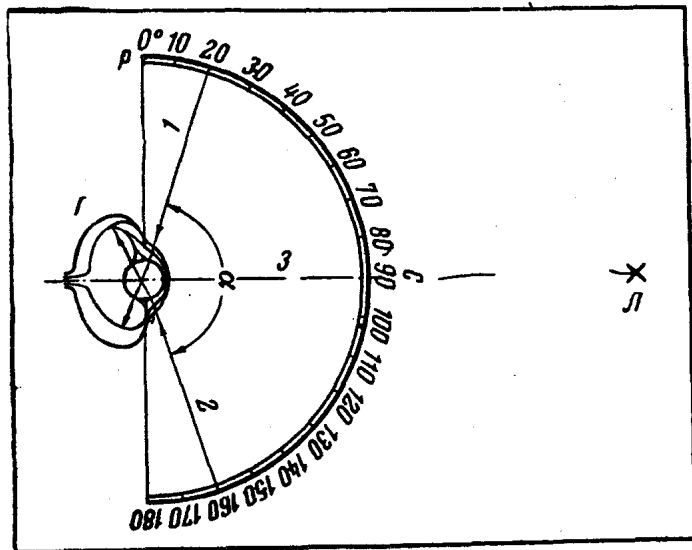


图4 测定眼睛视野图解

Г—眼, Л—光源; 1, 2—边缘光线的方向; 3, 主视轴 α —眼的单眼视角; P—视野计

可内视野计上计算出来。另一眼的单眼视野角度也可同样准确地量出。把视野计放在垂直面上，可求出鱼眼的垂直单眼视野角度，双眼视野的测定是依单眼角度对整条鱼进行图解而得（图5）。

考虑到眼睛的转动的视野是靠肉眼去测定。有时采用电影摄影的方法。

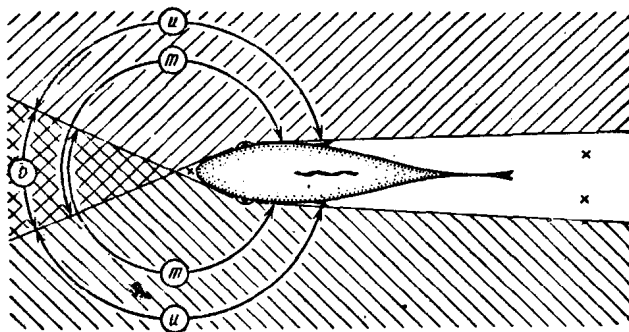


图5 在水平面上鱼的视野图解（俯视），该种鱼缺乏完全的广角（当体积更小时后方的盲区将更小，当然前方的双眼视野也会减小），b—双眼视觉视野；mm—视野；u, u—单眼视野；x, x—前后盲区

调节（晶状体与网膜相对位置之变化，眼焦距之变化）是用Бир法来研究的。对鱼注射箭毒使之失去运动能力并把它固定在水槽内。在水槽前固定一个照明用的能转动的镜子，使之沿着垂直轴转动。照明光源发出的光束从镜子中反射出来，射入眼里。当镜子旋转时，光束沿着眼球在旋转方向上移动，在眼内就有一个光点在移动。这个光点相应于相似的光线点（晶体的后缺点）。如果内光点转动的方向与镜子旋转的方向一致的话，那么水晶体的前焦点是在镜子后；如果二者的方向相反，则在镜子之前。

镜子放在相对于眼的这种位置，在它的下面产生光束，这意味着，镜子位于水晶体的前焦距，而后焦距在网膜上。

在研究调节的纬度时，用弱电流刺激铃状体，它能改变水晶体的位置，为调节新的状态，测定了眼的前焦距，等等。

调节的速度依记纹鼓上水晶体运动的记录来测定。在水晶体上插入昆虫针，它的相反的一端描绘在记纹鼓上。调节既可由对眼睛的光刺激引起，也可由对铃状体的电刺激引起。此法是一种笨方法。现代人对晶体运动的研究是采用电影方法。

对视觉机能特点的研究的间接方法是行为反应及条件反射法。

间接的方法——依颜色的变化来测定色觉，按对颜色的亮度的选择、按在颜色照明下的呼吸变化，等等，来研究鱼的色觉。

在鱼类学中已确知，当环境颜色变化时，鱼的体色也发生变化。根据对此现象的研究，某些学者推测鱼类存在着颜色视觉（Frish, 1912a, 1912b; Sumner, 1911; Mart, 1916; Schnurmann, 1920; Haempel and Kobmer, 1914; Freytag, 1914; Connolly, 1925）。此法的缺点是亮度对比的复杂性，因此，多数作者所得的结论的根据不足。仅在Frish的工作中实现了亮度的对照。

Frish研究了周围环境颜色及亮度改变时鲷鱼体色的变化。他把小鱼放入水族箱，在箱底铺放各种亮度的灰色纸和颜色纸。他查明，当鱼被移入一定亮度的黄色纸的水族箱中时，鱼体表的色素先是对颜色的亮度产生适应，而后对颜色产生适应。如果把鱼放入从暗到亮的各种亮度的灰色纸之中，体表色素也相应地从暗到亮地发生变化。在任何一种亮度的黄色纸，鱼经一段时间的适应之后，其体表即依黄色纸的亮度而出现黄色色素颗粒，这时鱼对颜色产生了适应。

但是黄色色素颗粒的出现不与颜色（波长）有关，而是与一定程度的亮度有关。灰色纸的亮度是另一种情况。为了说明这种现象，提出了对照实验：先把眼单独地放入二个亮度相同的灰色和黄色纸的水族箱中，然后，再把鱼从灰色纸（和黄色的亮度一样）放入暗黄色，鱼体表产生的不是变暗，而是变亮。这样一来，就查明了鲷鱼能区别有颜色的物体。

某些作者（Graber, 1884, 1885; Bauer, 1910, 1911; Hess, 1910, 1911, 1912, 1913a, 1913b, 1914a, 1914b, 1919; Веев, 1946; Wolf and Walls, 1953; Kurien and Oth., 1952; Борисов, 1955; 等人），利用鱼对颜色照明的反应，得出鱼能区别颜色的结论。但是多数研究者没有考虑到亮度的意义。因此他们的关于鱼类的颜色视觉的结论是没有根据的（例如C. Hess的工作）。Bayep进行了对亮度及颜色反应的最明显的区别的研究。为了进行实验，Bayep在涂黑的箱子中放入养鱼的水族箱。为了建立相反方向，用沃爱洛夫斯基小孔让光线通过颜色玻璃滤色片、而射入水族箱，形成颜色野。移动光源对滤色片的距离来调节颜色野的亮度。为了发现颜色视觉，进行了三组正反应实验：1) 对亮或暗；2) 对颜色的照明或暗的；3) 对颜色照明或一般光线。如果鱼对黑暗是正反应而对亮是负反应，同时无论对黑暗或对颜色照明、一般光线都喜欢的话，那么，这意味着该种鱼对波长有反应，也就是说，能区别试验的颜色。这种情况应用到其他种的鱼身上，这些鱼对黑暗正反应，对亮负反应，朝向颜色照明。利用此法，Bayep查明了 *Box salpa*, 银汉鱼 (*Atherina hepsetus*) 及鲷鱼 (*Mugil sp*) 存在颜色视觉。

Reeves (1919) 利用呼吸运动来判断虾虎鱼是否存在颜色视觉。他发现，这种鱼呼吸运动的速度随着白天光照明的增加而提高，随光线的减弱而减少。在白天散射光下鱼每分钟鳃盖运动约为10次，用亮灯照明时，运动次数增加到每分钟85次。但是当颜色照明

时这一关系迅速被破坏。如果在灯前放着红色滤色片，迅速降低其亮度，这时，呼吸运动速度非但不减少，甚至增加到每分钟150次。这一反应证明了这种鱼存在颜色视觉。

所有这些间接测定颜色视觉的方法的共同缺点在于，它们是根据某些鱼的特殊现象（体色变化，对亮度和颜色的特殊关系），因此不是对所有的鱼都适用。

条件反射的方法是最广泛和多方面的。条件反射方法的实质在于建立鱼对无条件刺激物的无条件反应和对条件刺激物的训练反应之间的固定联系。如果这种联系建立起来了，那么很清楚，条件刺激物被鱼所感觉了。这样就建立了研究鱼类视觉的方法基础。鱼类条件反射的实质首先为Froloff(1928)所揭露。

许多学者利用这一方法研究了鱼类视觉的各方面问题 (Frish, 1925; White, 1916; Burkamp, 1923; Froloff, 1928; Scharrer, 1929; Kuhn, 1925; Reeves, 1919; Wolf, 1925; Schiemenz, 1924; Herter, 1929; Brunner, 1934; Bull, 1935; 等人)。

下面是根据条件反射方法进行的几个方面的工作。

1、查明颜色视觉各其特点 举Frish(1925)和White(1919)的工作为例。

Frish 采用食物的方法。喂鱼用的投饵槽是红色的石蜡纸做的。当鱼开始习惯地游向红色食槽时，往水族箱中放入一系列同样形状的灰色食槽（从黑到白色）。它们是用照相纸做的，包括了各种程度的透明。尽管把食槽的位置更换了，并从红色食槽中取出食物，鱼还是经常游近红色的食槽。同样证明了鱼具有在可见光范围内区别颜色的能力。

Frish 进一步查明，对颜色的区别只有在一定的照明条件下才有可能，也就是说，依组织学来说，是在圆锥细胞工作（白昼视觉）的条件下。在低的照明条件下。当只有圆柱细胞工作时，鱼会把红色的食槽和同样亮度的灰食槽弄错。

White 对泥荫鱼(*Umbra limi*)进行了实验。他用颜色玻璃滤色片，在水族箱的相反方向同时给以两个颜色照明：红色的（波长600—700毫微米）和绿色的（510—550毫微米），在红色的滤色片下给食物，而在绿色光下给以气味难闻的物质。照明的强度一直在发生变化。而把滤色片改换地方。尽管如此，鱼还是经常游向红色滤色片。White 证明，这种鱼能很好地把红、绿，红、兰和黄、绿色区别开来。

2、查明视敏度 Brünner(1934)测定了鲟鱼的视敏度。他把视敏度理解为能感受黑——白条纹界限的能力，这种条纹记在照相底片上。在实验中应用了一套具有各种宽度的（从0.25到3.00毫米）条纹的照相纸，在各种不同照明条件下把鱼对条纹和灰色照相纸进行训练。灰色和条纹的底片都固定在水族箱的一边。两片底片被从水族箱两个相反的壁毛玻璃散射光所照明。照明的光强可以调节。条纹底片的条件反射与正刺激物（食物）相联系，而灰色的则与负刺激物相结合。如果鱼能区别条纹底片，那么鱼将游

近它；否则，就应增强照明强度，如果此时鱼还不能区别照相底片，则应用更宽的条纹的底片。

实验是在黄昏及白昼的照明条件下进行的。已证明，鲦鱼区别条纹的能力与照度的对数值的增加成正比。

3、查明鱼对空间形状的区别 Herter(1929)和Fischer(1941)研究了鲦鱼、鲃鱼，鲈鱼区别空间形状的能力：方形和园锥形，园形和椭圆形，三角形和四方形，字母R和a。采用两个图样和正的刺激（食物）相结合的方法查明，这些鱼能区别该种图案。

4、查明电影效果 养成对垂直混合的光点在鲦鱼视野中心的反射，Schiler(1934)查明存在电影效应。也就是说，查明两个分开的点之间的空间距离和时间，这些点依次发光，产生单一运动点的印象，两个点之间的时间和距离，能引起电影效应，和人类一样。用条件反射的方法，查明鱼类存在光学的幻觉和颜色的混合等等。

条件反射方法的缺点在于：工作量很大，并只能间接证明视觉的特点。因为此法必须建立脑中的神经联系，所以对任何视觉刺激的条件反射训练有哪些不可能性还未能加以证明。鱼不能看到它，因为这在相同程度上可与其行为有关。

还有用视觉运动反应和引导出生物电流(Протасов, 1962a)的方法来研究鱼的视觉问题。

第二节 视觉运动反应的方法

鱼类视觉运动反应是视觉运动时眼球颤动的变形（即眼睛跟随着视野中运动物体的非随意运动）。视觉运动反应是出现在鱼类跟随它视野中混合的物体而一起运动。Grundfest (1931), Wolf and Z-Wolf(1936), Gaffron(1934), В. Р. Протасов и К. В. Голубцов(1960), В. Р. Протасов и Ю. П. Алтухов(1960), В. Р. Протасов, Ю. П. Алтухов и Н. Д. Ковалева(1960), Ю. П. Алтухов и В. Р. Протасов(1960), Д. С. Павлов и Ю. Н. Сбикин(1967), В. Р. Протасов(1961a), Ю. П. Алтухов(1961), Е. А. Бабурина, П. Б. Богатырев и В. Р. Протасов(在印刷中)及其他一些研究者都运用此法研究了鱼的视觉。

把鱼放在柱形玻璃罐里，外面围以能旋转的柱形条纹。它是一种垂直相交的条纹，为了使照明均匀，把条纹容器放在玻璃桌子上，围绕着条纹放着雪花石膏做的截头圆锥体。在容器的底部贴上半透明纸。光线束透过桌盖而来，反射到截头圆锥体内壁，再透过条纹的孔洞，落入容器之中。条纹可围绕着水族箱的各种速度转动。在一定的亮度之下鱼开始随条纹旋转方向游动。如果条纹的运动方向改变了，则鱼的运动方向也改变。

照度降低时，可以得到照度的阈值，此时鱼停止跟随着条纹的运动而运动（也就是说，此时鱼开始看不见条纹）。

光的阈值，当它还保存视觉运动反应时，与条纹、条纹间的间隔、条纹运动的速度以及光的波长等有关。

我们应用这种光学运动反应的方法，研究了鱼类的下列视觉机能特点：光适应后的鱼眼光谱敏感性，闪光融合频率，对运动物体感觉的特点以及视敏度

研究光谱敏感性时，光源（图6）一用单色仪或干涉滤色片获得一定波长的光——从下面投入，通过镜子（2）及扩散器（5）而落到条纹（9）上。

改变亮度及照明的光谱组成，同时其他指标不变，测定各种波长的光能够被鱼眼感受的最小数值，即可得到鱼的光谱敏感曲线。

测定鱼类明视和暗视下的敏感曲线，可以说明在昏暗视觉和白昼视觉下的光谱敏感性变化的特点。

运动感觉的特点（对同一运动物体在单位时间内对痕迹感觉的特点、闪光融合（视觉瞬间），照度的阈值，在这种阈值条件下还可观察到运动的感觉）同样可以根据视觉运动反应来说明。

改变转动条纹的速度，而其他的指标不变，可以测定在各种不同照度条件下的临界频率，视觉运动鼓条纹的旋转用手来操纵或用调节转速的小马达。条纹旋转速度用转速计或秒表来测定。

根据屏风旋转速度及其条纹数，可以测定闪光融合的临界频率（每秒通过鱼眼视野的条纹数）。在这种频率下，鱼对连续出现的各个条纹的反应发生了融合现象。

用此法同样可测定闪光融合频率和照度的关系。视瞬间的测定的正确性有下述对照实验。在此实验中，采用断续光测频器，其灯源放在视觉运动鼓的屏风上，测定断续光测频器的闪光数目，在它的下面鱼开始跟着屏风游动。于是得到了闪光数值和在该种照

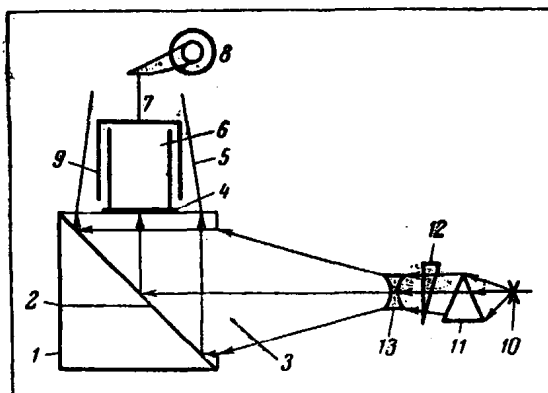


图6 应用视觉运动反应的方法来研究鱼类视觉的装置图解
1、桌子，2、镜子，3、桌上开口，4、用来散射光线的毛玻璃，5、石膏截头锥体使水族箱中的照明均匀，6、园的水族箱，7、挂着悬卦状态的条纹的轴，8、旋转条纹的马达，9、条纹，10、光源，11获得一定波长之稜镜，12、光楔，用来调节照明，13、扩散透镜