

# 我国鱼类及某些海洋无脊椎动物趋光生理研究评述\*

徐永淦 刘理东

(厦门大学海洋系)

阐明鱼类及某些海洋无脊椎动物的视觉特性和趋光特点,是光诱渔业中必须解决的问题。国外在鱼类视觉特性研究方面已有一个世纪左右的历史;而与生产直接相关的鱼类和海洋动物趋光特性的研究始于四十年代末至五十年代初。我国于1958年曾进行了较广泛的灯光诱鱼试验;1964年开始鱼类趋光理论研究<sup>1)</sup>;七十年代初,由中科院上海生理研究所、厦门大学海洋系和上海水产研究所三个单位合作,对海洋中上层鱼类蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)和鲈鱼(*Pneumatophorus japonicus*)进行了比较系统的研究。近十几年来,我国在鱼类趋光理论研究和应用方面发展很快。本文主要对国内在这方面所做的理论研究和取得的成果作综合性介绍,同时对所存在的问题进行讨论。

## 一、行为生理学方面的研究和结果

迄今,我国对鱼类及海洋动物趋光行为的研究基本都是采用光梯度法,以其来测定动物对光的反应阈值,最适照度范围,对色光的反应及背景光对其趋光行为的影响等。阐明动物上述特性,能为生产上选择合适的人造光源、确定有效诱集范围和计算集鱼率等问题提供理论依据。

俞文钊、何大仁和郑玉水研究了蓝圆鲹和鲈鱼的趋光行为特性,发现在水平光梯度下自 $10^{-1}$ — $10^3$ 勒克斯,蓝圆鲹幼鱼和成鱼都表现出积极的趋光性,幼鱼的趋光性比成鱼强;进

一步提高光照强度,未出现趋光性增强的趋势。水温为 $24.5$ — $27^{\circ}\text{C}$ 时,鲈鱼幼鱼(以下鲈鱼均指幼鱼)的适宜照度区在 $10^{-2}$ — $14$ 勒克斯,个体和群体对光反应结果基本一致,且群体反应更稳定。他们还用扁颌针鱼(*Ablennes anastomella*)、天竺鲷(*Apogon lineatus*)和梭鲈鱼(*Mugil carinatus*)做对比试验,结果表明:在四组光梯度中,扁颌针鱼总是分布在每组光梯度相对最强的照度区内。在相同条件下,天竺鲷始终稳定分布在每组光梯度内的相对最弱的照度区。而蓝圆鲹幼鱼和成鱼、鲈鱼、梭鲈幼鱼的趋光性介于它们两者之间,各具不同特点。因此,他们认为鲈鱼和蓝圆鲹都属于对光有正反应、但不是趋最强光的类型,两者比较,蓝圆鲹趋光性比鲈鱼强。所以,这两种鱼都可作为灯诱对象。何大仁等研究了孔沙丁鱼(*Sardinella perforata*)和勃氏银汉鱼(*Atherina bleekeri*)趋光率随照度区变化而改变的特点,表明前者趋光率在 $10^{-1}$ — $10^0$ 勒克斯最高,并随照度提高而下降;后者在相同条件下的反应,则随光强的增大而增强,在 $10^1$ — $10^2$ 勒克斯达最大值。何大仁等对杜氏枪乌贼(*Loligo duvauceli*);郑美丽等对曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)及罗会明等对鳗鲡(*Anguilla japonica*)幼鱼和三疣梭子蟹(*Portunus trituberculata*)

\* 本文承何大仁副教授审阅,特此致谢。

1) 厦门大学海洋生物教研室、厦门市水产局和福建省东山县水产局合作搞过一些鱼类趋光生理研究。

tus) 的趋光行为研究表明, 杜氏枪乌贼、曼氏无针乌贼的适宜光照区分别为  $10^{-1}$ — $10^1$  勒克斯和  $10^{-2}$ — $10^1$  勒克斯, 都属于趋弱光类型; 三疣梭子蟹对弱光较敏感而对强光反应较弱, 最适照度区在  $10^{-3}$ — $10^{-2}$  勒克斯, 趋光反应群体性强; 鳗鲡幼鱼 (平均体长为 55.4—250.0 毫米) 在  $10^{-2}$ — $10^3$  勒克斯区内具趋光反应, 随着幼鱼的生长发育, 适宜照度区从  $10^1$ — $10^2$  勒克斯逐渐移至  $10^{-2}$ — $10^{-1}$  勒克斯, 说明在其不同发育阶段, 趋光特性是不同的。

某些鱼类和海洋动物能对色光产生选择性反应和有颜色视觉, 这两方面的研究, 对生产上光源颜色的选择具有重要意义。俞文钊等的研究表明, 在暗适应条件下, 蓝圆鲹幼、成鱼对蓝、绿色光的趋光率最高, 对红光趋光率最低。由暗适应向明适应过渡后, 对黄、绿色光趋光率最高。鲈鱼在暗适应和明适应条件下, 都对紫光和红光有最大趋光率, 但其光谱敏感曲线峰值却在蓝、绿光区。这说明适宜的光色和敏感的光色是有差别的。在上述条件下, 两种鱼对颜色光的反应都大于对等能的白色光的反应。在研究了杜氏枪乌贼对色光反应特性后, 何大仁等指出, 这种乌贼对蓝光具最大趋光率, 对其他短波段的光如绿光、紫光的反应次于对蓝光的反应, 对长波段色光反应较小。兰希文解释: 一般被认为是色盲的鱿鱼对蓝、绿光发生较大反应不是它喜欢蓝、绿光, 而是蓝、绿光波段对其有较大的光刺激作用, 视觉上较明亮。罗会明等, 研究了孔沙丁鱼和勃氏银汉鱼在色光强度变化情况下的趋光反应, 表明前者对红、蓝光的趋光反应随光强增大而降低, 而对橙、绿光的趋光反应随光强增大而增大, 并在某一照度区内达最大值。后者对黄、橙光的趋光反应随光强的增大而降低, 对蓝、绿、紫光的趋光反应随光强的增大而增大, 也在某一照度区内达最大值。他们也注意到, 幼鳗在各种亮度下的敏感光色不同; 三疣梭子蟹的适宜光色在不同照度下有很大差异。

月光作为背景光, 对光诱效果的影响是生产上的一个实际问题。因此, 研究背景光对鱼

类及其它海洋动物趋光性的影响, 有一定现实意义。俞文钊等发现, 背景光对蓝圆鲹和鲈鱼的趋光性都有抑制性影响, 对后者的影响大于前者。郑美丽等对曼氏无针乌贼的研究, 也证实了背景光的这种影响。幼鳗和三疣梭子蟹在有背景光时的趋光反应表现出与无背景光时相似的规律, 只是有背景光时的趋光率比无背景光时低。上述研究都证实, 适当提高照明光强能抑制背景光的这种影响; 趋光性强的动物受背景光影响小于趋光性弱的动物。值得注意的是, 杜氏枪乌贼受背景光的影响有其自身特点。在  $10^1$ — $10^3$  勒克斯内, 有背景光时的趋光率反比无背景光时高, 这一现象与其月夜生殖有关。

俞文钊等在研究中曾发现, 水温能影响蓝圆鲹幼鱼的趋光性, 在较低的适温范围内, 能提高其趋光性。

何大仁等研究了光照条件与鲮鱼 (*Mugil* sp.) 幼鱼摄食活动的关系, 以探讨视觉在鱼类摄食时的作用。结果表明, 鲮鱼幼鱼对蚤 (*Daphnia* sp.) 的摄食强度受光照强度影响很大。在  $10^3$  勒克斯强光下, 摄食强度较小; 随照度减弱摄食强度增大, 并在  $10^2$  勒克斯照度下达最大值; 尔后, 摄食强度随光照强度继续减弱而降低。鲮鱼幼鱼对蚤的摄食率也依光照强度不同而异, 在  $10^2$  勒克斯时摄食率最高。在不同摄食状态下, 其摄食动力学曲线与摄食强度、摄食率曲线具相似的变化趋势。他们认为, 幼鲮摄食活动高峰只出现在一定光照条件下, 与其在自然条件下摄食活动具明显昼夜节律密切相关。这一结果, 为鲮鱼养殖生产上确定投饵时环境亮度和投饵量提供依据, 也证实视觉在其摄食活动中起重要作用。

## 二、电生理学方面的研究和结果

鱼类及其它海洋动物的趋光特性, 是直接与其视觉功能相联系的。测定视系统周边与中枢各级神经元的电活动, 是趋光生理研究中较理想的指标之一。利用它可以对动物视系统的光谱敏感性、适应性和色觉等问题进行比较精

确的分析,从而为行为学研究提供重要依据。十多年来,我国在这方面做了一定的工作,主要是采用粗电极对载体完整眼的视网膜电图(ERG)进行记录和分析。

杨雄里等对蓝圆鲹和鲈鱼的 ERG 进行了研究,发现它们的 ERG 具典型的混合型视网膜特征,有比较明显的撤光反应,其 b 波对缺氧极为敏感。在观察这两种鱼的暗适应过程时他们发现,在强光明适应后鲈鱼 ERG 的 b 波阈值在 1 小时内恢复到暗视水平。但蓝圆鲹整个暗适应过程超过 3 小时,与无针乌贼的情况相似。这可能与网膜屏蔽色素的迁移有关。在明适应过程中,两种鱼 b 波振幅有两种不同类型的变化:当背景光强低时,随适应时间振幅逐渐下降;当背景光强超过一定水平后,却随适应时间而增大。对鲫鱼 (*Carassius auratus*) 的进一步研究也发现了同样现象。他们把这两种变化分别定名为 D 型和 R 型。在对不同适应水平 b 波的光谱敏感性、辨增阈、振幅强度曲线和闪光融合频率进行分析后发现,网膜活动由杆细胞系统向锥细胞系统过渡的明适应水平,恰与由 D 型变化向 R 型变化的水平相当。因此认为, D 型和 R 型变化分别表示杆细胞系统与锥细胞系统的适应特性, R 型变化可能是由锥细胞活动从杆细胞的抑制中解脱出来的缘故。后来,郑微云、柴敏娟在研究无针乌贼和三疣梭子蟹的明适应过程时只发现 D 型变化,从另一个侧面证实了上述的推测。因为组织学和电生理学的研究表明,无针乌贼和三疣梭子蟹只有一种感杆型的感光系统。

蓝圆鲹、鲈鱼的辨增阈曲线显示相似的特点。当背景光强低时,光强的变化并不引起辨增阈的明显变化,但超过一定水平后两者呈线性关系。不同波长的曲线随着背景光强的增加呈现交叉趋势,表明存在着几种光谱敏感度不同的感受系统。

此外,从分析蓝圆鲹和鲈鱼的适应性和辨增阈曲线可以发现,背景光可使视网膜的敏感性阈值明显提高。这同行为学的研究结果是一致的。

杨雄里等测定了蓝圆鲹和鲈鱼 ERG b 波的光谱敏感性,表明两种鱼的暗视光谱敏感曲线峰值分别在 490 毫微米和 480 毫微米,与杆细胞的视色素吸收光谱基本吻合。当背景光强达到一定水平时,两种鱼的光谱敏感曲线均发生浦氏位移,分别移至 520 和 525 毫微米,但鲈鱼发生浦氏位移的光强水平要高一些。

杨雄里等还对鲈鱼视顶盖诱发电位进行研究。以诱发电位潜伏期为指标得出的光谱敏感曲线同 ERG 暗视光谱敏感曲线基本一致,故认为光谱敏感性在视中枢没有发生变化。

郑微云、柴敏娟对无针乌贼和三疣梭子蟹;陈重等对长毛对虾的 ERG 分别进行研究,表明这些无脊椎动物 ERG 均为简单的角膜负波,有一正相的撤光反应。这与它们的视网膜结构和排列顺序是一致的。由于暗适应和明适应曲线无平台和转折,辨增阈曲线不交叉,光谱敏感曲线无次峰和浦氏位移(长毛对虾在白和蓝、绿背景光下无位移),因此推测这些动物视网膜中只有单一的功能系统。综合各方面研究,目前普遍认为乌贼为色盲。兰希文曾把乌贼的眼比作在 490 毫微米有透光率的滤光镜。但从研究长毛对虾的结果发现,其光谱敏感曲线在红色背景光下发生反向浦氏位移(峰值从 540 移到 520 毫微米),故推测其复眼中可能含有两种敏感度不同的视色素,具备辨色的物质基础。

此外,从人们的研究中都发现有这种现象:无论是鱼类还是其它无脊椎动物,其光谱敏感性都基本上与其生活水域的光谱组成相一致。兰希文对色光层的研究也证明了这一点。

### 三、视色素生物化学和视网膜组织学的研究和结果

由于视色素是视网膜感受光的物质基础,因此对其研究引起人们普遍重视。国外,人们应用生化提取、眼底反射术和显微分光光度术,对多种鱼、头足类和甲壳类的视色素进行了测定。我们在这方面的工作还做得很少。陈

明、史丽烈等曾对蓝圆鲹、鲑鱼和五种淡水鱼的杆细胞视色素进行测定,并用部分漂白法分析了它们的差别光谱,发现青 (*Mylopharyngodon piceus*)、草 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Aristichthys nobilis*) 均为单纯的网膜醛<sub>2</sub>色素,光谱吸收峰值分别为 530, 528, 525 和 527 毫微米。鲑鱼为网膜醛<sub>1</sub>色素,吸收峰在 500 毫微米。蓝圆鲹含有两种视紫红,吸收峰分别为 488, 510 毫微米。罗非鱼 (*Tilapia mossambica*) 含有网膜醛<sub>1</sub>和醛<sub>2</sub>的混合色素,吸收峰分别为 500 和 522 毫微米。

郑美丽、肖金华等在研究曼氏无针乌贼的趋光特性时,曾对其视网膜做了组织学观察,证实乌贼暗适应过程持续 3 小时之久的原因与屏蔽色素的迁移有关。

#### 四、存在问题

十几年来,我国在鱼类及其它海洋动物趋光生理研究方面做了一些工作,某些成果也在生产上得到推广应用,但与日本、苏联、美国和加拿大等国相比还存在较大差距。

从研究广度来看,至今我国已研究过的种类还不多。生产上光诱种类只限于鲑鱼、蓝圆鲹、鲑眼鲱、太平洋鲱和金色小沙丁鱼等若干种。有很多种类,特别是一些重要经济种类尚待进一步研究,以便从理论上探讨扩大光诱种类的可能性。

从研究深度讲,迄今,除了对蓝圆鲹、鲑鱼用多种方法研究得较深入外,对其他种类,还只是侧重于某些方面的研究。对视色素的研究做得不多;视网膜组织学的工作做得更少。动物对光的反应是一个复杂的过程,是先天获得的非条件反射和后天适应的条件反射的复杂交错。因此,只有把行为生理学、电生理学、生物化学、组织学及生态学诸方面研究联系起来,对动物的行为反应、视觉特性和栖息环境进行综合考察,全面分析,才能得到比较切合实际的结论。

以往对影响鱼类趋光的因素(如温度、盐

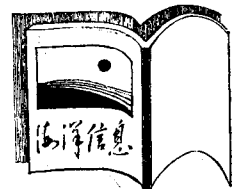
度、年龄、性成熟度和胃饱满度等)也缺乏系统研究,而这些因素在生产上会直接影响到光诱效率。值得注意的是,由于幼鱼趋光性较强,光诱捕鱼往往会把大量幼鱼捞上来。因此,深入探讨鱼类各发育阶段的趋光特点和这些特点发生变化的原因,对避免大量捕捞幼鱼,保护渔业资源,具有重要意义。

关于鱼类趋光机理,国外虽有几种假说,但都不完善,争论较大。因此,对趋光机制,以及亮度与色觉的关系,感觉系统与运动系统的联系等理论问题,有必要深入研究。光与动物的摄食、呼吸、代谢及活动节律性的关系,在鱼类养殖中有实际意义,这些问题值得进一步探讨。

从实验方法和研究手段上看,过去的工作有一定局限性,室内工作多,海区实际观察研究少,而动物在实验室中对光的反应与自然条件下有一定出入。以往在研究动物趋光行为时,主要采用光梯度法,很少采用视觉运动反应和条件反射法,而后两种方法在测定动物的色觉、闪光融合频率、对运动物体的反应特点及视敏度等特性、指标方面,有很多优越之处。许多实验技术尚待改进,如行为学研究中用暗视仪、自动记录装置等代替肉眼观察记录等;电生理研究应用微电极、超微电极;使研究向更精确化和定量化发展。

#### 机器人被用于

#### 深海石油钻探



1983 年秋,在设得兰群岛西北 145 公里的北海上,人们看见一个奇怪的场面:一个长 50 米、高 12 米的大型钢铁构筑物慢慢地沉入水中;两艘拖船在一旁观看,没有参加工作。这个大型钢铁构筑物是美国壳牌石油公司和埃索石油公司制造的最大的水下机器人。它能独立进行油井钻探,并把开采出的石油和天然气输送到漂浮石油船上,这是由一个遥控装置来完成的。

(刘传锦 译自苏联《知识就是力量》)

1984 年第 3 期