

鳊捕食行为的研究*

梁旭方

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 于1990年8月—1992年4月, 在实验室内通过特定感官消除或抑制方法与单一感官刺激方法研究鳊捕食行为中几种相关感觉的作用及其相互关系。结果表明, 鳊主要依靠视觉和侧线捕食, 其猎物的视觉特征是不连续运动和梭形形状, 其侧线主要对猎物的低频振动起反应; 鳊首先依靠视觉捕食, 仅在视觉受到限制时才依靠侧线捕食; 嗅觉在鳊捕食中作用不大, 味觉在鳊吞咽食物过程中起很大作用。由于鳊主要依靠仅对运动刺激敏感的视觉和侧线捕食猎物, 且需对猎物窥视一段时间后才突发攻击, 因而鳊一般不摄食人工饲料。

关键词 鱼 鳊 捕食行为 感觉作用

鳊肉质鲜美, 生长快, 为我国名贵淡水食用鱼之一。但终生以活鱼虾为食, 拒食人工饲料。由于食性特殊, 鳊捕食行为感觉机制的研究已引起人们的兴趣。吴遵霖等(1988)观察了鳊对不同模拟猎物的捕食反应, 初步认为其主要依靠视觉发现和辨别具有鱼形的活鱼或新鲜死鱼, 然后摄取。朱晓鸣等(1991)定量测定了一定时间内鳊对透明玻璃筒和不透明塑料筒内活饵料鱼的攻击次数, 初步认为鳊依靠视觉发现、识别饵料鱼, 并对饵料鱼进行定位, 而嗅觉可以确定饵料鱼的存在及其大致方位。本文报告运用特定感官消除或抑制方法与单一感官刺激后鳊的捕食行为, 以期阐明鳊摄食特性的感觉基础, 并为诱导鳊摄食人工饲料提供参考。

1 材料与方 法

鳊 (*Siniperca chuatsi*) 于1990年10月和1991年5月购自湖北省汉阳县军江渔场, 体长为10—15cm, 共230尾。实验前在室内饲养1—2个月以完全适应环境。日摄食量的测定在58cm × 43cm × 43cm 塑料食品箱中进行, 每箱放鳊2尾。捕食行为的观察和定量测定在120cm × 60cm × 60cm 水族箱中进行, 每箱放鳊12尾。箱内均放置足够数量的用不透明塑料制成的长方体人造洞穴, 供鳊栖息。活性炭过滤自来水, 微流。充气泵增氧。每天投喂活麦穗鱼(体重0.85—1.1g)和清污, 均在测定结束后进行。

1.1 特定感官的消除或抑制方法 将实验鱼麻醉后用外科手术的方法摘除整个眼球以消除视觉。通过向鳊饲养水中加入一种特异性抑制剂氯化钴以抑制侧线。当需要恢复侧线功能时, 可以加入另一种试剂氯化钙来解除其抑制作用 (Karlsen et al., 1987)。利用凡士林完全堵塞鳊的鼻孔以抑制嗅觉。

1.2 单一的感官刺激方法 通过鳊对隔玻璃板模拟猎物的攻击反应进行单一的视觉

* 博士论文一部分。梁旭方, 男, 出生于1965年4月, 博士, 助理研究员, 现在水利部中国科学院水库渔业研究所, 武汉430073。

本文在导师刘健康学部委员指导下和何大仁教授帮助下完成, 谨志谢忱。

收稿日期: 1994年7月26日, 接受日期: 1995年3月6日。

刺激。水族箱中间沿长边方向用玻璃板和玻璃胶隔成宽分别为 50cm 和 10cm 的大小二间,大间中饲养试验鳊,小间中放置待测模拟猎物。由自制的电动机械装置驱动猎物运动,速度为 5cm/s,运动方式为连续和等间歇(0.9s)不连续 2 种。猎物的形状通过银白色吹塑纸手工剪成。通过盲鳊对低频振动模拟猎物的攻击反应进行单一的侧线刺激。由自制的电动机械装置驱动猎物振动。频率范围为 0—10Hz。通过盲鳊对不同化学性质模拟猎物的吞噬反应进行单一的味觉刺激。

1.3 日摄食量采用饵料鱼减量法计算 实验开始时投入一定量的活饵料鱼,以后每天同一时间测定剩余活饵料鱼个数,其差值除以鳊尾数即为日摄食量 [个/(尾·d)]。每天测定后补充活饵料鱼至开始时数量。饵料鱼体重 0.85—1.10g/尾。

$$\text{日摄食量} = \frac{\text{投入活饵料鱼个数} - \text{剩余活饵料鱼个数}}{\text{鳊尾数} \times \text{天数}}$$

1.4 行为出现率的观察计算 通过 10 次重复,每次观察时间为 2min。10 次观察中出现某种行为的频率即为该种行为的出现率(%)。待测鳊饥饿 1d。

$$\text{行为出现率} = \frac{\text{出现某种行为的观察次数}}{\text{重复观察次数}}$$

1.5 跟踪率和攻击率的计算 通过测定 2min 内对模拟猎物的重复跟踪次数或攻击次数计算。待测鳊饥饿 1d。

$$\text{跟踪率}[\text{次}/(\text{尾} \cdot \text{min})] = \frac{\text{重复跟踪次数}}{\text{鳊尾数} \times \text{测定时间}}$$

$$\text{攻击率}[\text{次}/(\text{尾} \cdot \text{min})] = \frac{\text{重复攻击次数}}{\text{鳊尾数} \times \text{测定时间}}$$

每组数据重复 15 次以上,各组间差异的显著性采用 Newman-Keuls 法进行多重比较分析。

2 结果与讨论

2.1 鳊捕食行为属偷袭型 研究表明,鳊在室内饲养和存在隐蔽物的情况下,全天均捕食,但摄食强度以黄昏和凌晨为最高。白天通常栖息于阴暗的角落或隐蔽物的阴暗处,发现猎物后,一般尽量利用水草、石块等的掩蔽作用缓慢游近猎物,同时不断调整身体方位和姿态,力求自身头尾与猎物头尾轴线处在同一直线或平面上。鳊的这种平稳缓慢的游动主要是利用胸鳍微弱的摆动进行的,当它游近猎物后,尾部逐渐弯曲成 S 形,然后突然用力摆动尾部而疾速冲出攻击猎物。鳊对猎物攻击距离的大小与其体长有关,体长 10—15cm 的鳊对猎物的攻击距离为 2—5cm。一般首先咬住猎物的头部,随后吞入猎物的整个身体。全部吞食时间同鳊与猎物的相对大小有关,一般为 1—2s。鳊一般在捕食地点即能顺利吞进食物,也有将较大猎物带回隐蔽处慢慢吞食的。每次捕食活动无论成功与否,之后均会迅速退回隐蔽处,重新等待捕食机会。在黄昏与凌晨光线较暗以后,即从白天的隐蔽处游出,不断缓慢地主动游近猎物进行攻击。攻击结束后也不游回原处即继续进行新的捕食活动。在夜间的捕食行为,通过瞬间照明与微光照明进行观察,发现基本类似于黄昏与凌晨时的活动。为此可以说,鳊的捕食行为属典型的偷袭型(Keenleyside, 1979)。这与鳊的形态特征是十分吻合的。鳊不仅具有侧扁的体型,而且头部正上方

还具有明显的“裂头”颜色构型 (Keenleyside, 1979), 这非常有利于接近与迷惑猎物。

张海明等(1989)对鳊的捕食行为进行了观察描述。他的鳊的捕食行为类型属伏击式的结论是不合适的。因为, 虽然鳊也采用伏击的方式直接攻击主动游近其隐蔽处的猎物, 但本研究表明在绝大多数情况下, 鳊是主动游近发现的猎物并进行攻击的。正像偷袭型的狗鱼一样, 偶尔也会采用伏击方式在水草丛生的浅水中捕食主动游近其栖息处的猎物 (Keenleyside, 1979)。

2.2 感官消除或抑制对鳊日摄食量的影响 结果见表 1。当除去或抑制视觉、侧线和嗅觉 3 种感觉中的任何 1 种感觉时, 鳊日摄食量与感官完整的个体相比, 对其正常捕食活动没有显著影响 ($P > 0.05$), 说明鳊可以依靠这 3 种感觉中的至少 2 种, 独立地对猎物进行识别、定位并产生捕食反应, 或者鳊是依靠这 3 种感觉以外的其它感觉进行捕食的。当同时除去或抑制视觉与嗅觉, 或者同时除去或抑制侧线与嗅觉时, 鳊日摄食量与感官完整的个体相比, 经显著性水平检验均无显著性差异 ($P > 0.05$)。当同时除去或抑制视觉与侧线时, 其日摄食量与感官完整的个体相比, 经显著性水平检验存在显著性差异 ($P < 0.05$), 前者比后者降低 97%, 即前者几乎完全不能正常捕食。上述实验结果说明, 在捕食活动中鳊是主要依靠视觉与侧线捕食猎物的, 这 2 种感觉均能独立完成对猎物的识别与定位作用。当同时除去或抑制视觉、侧线与嗅觉时, 鳊日摄食量与感官完整的个体相比, 经显著性水平检验存在显著性差异 ($P < 0.05$), 前者比后者降低 99.7%, 可以认为鳊已完全不能正常捕食; 鳊日摄食量与同时除去或抑制视觉与侧线的个体相比, 经显著性水平检验无显著性差异 ($P > 0.05$)。这进一步说明视觉与侧线以外的其它感觉在鳊捕食行为中作用不大。朱晓鸣等(1991)发现鳊出现在盛有活饵料鱼带孔不透明塑料杯周围的机率高于杯中无活饵料鱼的对照组, 认为鳊可以利用嗅觉确定是否有饵料鱼存在及其大致方位。但还须指出, 带孔不透明塑料杯不仅能将活饵料鱼的气味传至杯外, 还能将活饵料鱼游动的振动刺激等传出, 故而鳊利用侧线发现猎物的因素也不应排除, 因而她的实验结果并不能完全证实嗅觉在鳊捕食中的作用。

表 1 感官消除或抑制对鳊日摄食量的影响(平均值 \pm 标准误)

Tab. 1 Effects of eliminated or inhibited sense organs on the daily ration of *Siniperca chuatsi* (mean \pm S. E.)

感官消除或抑制状态	感官完整	一种感官消除或抑制			二种感官消除或抑制			三种感官消除或抑制
		视觉	侧线	嗅觉	侧线 + 嗅觉	视觉 + 嗅觉	视觉 + 侧线	视觉 + 侧线 + 嗅觉
日摄食量 [个/(尾·d)]	1.5 \pm 0.25	1.2 \pm 0.23	1.3 \pm 0.16	1.3 \pm 0.23	1.3 \pm 0.21	1.2 \pm 0.25	0.045 \pm 0.041	0.005 \pm 0.005

Wunder (1927) 利用外科手术除去视觉和侧线以及用机械方法抑制嗅觉, 来研究偷袭型狗鱼捕食行为中的感官作用。结果表明, 狗鱼捕食行为的感觉基础也是视觉和侧线起主要作用而嗅觉作用不大。本研究结果与之基本相同。偷袭型凶猛鱼类主要利用视觉和侧线捕食猎物的感觉模式与其捕食方式是相适应的。鳊、狗鱼等, 一般借助水草、石块等遮蔽物及弱光环境的掩蔽作用游近猎物, 视觉作用受到限制且视觉分辨率下降, 所以只有在距离很近时才能对猎物进行准确识别和定位。但距离太近时, 由于视野盲区的影响,

视觉亦不能很好起作用。这可从本研究得到证实,即鳊仅能攻击玻璃板外位于单眼视野区的猎物,定位不准确,这时只有视觉起作用;当不存在玻璃板时,侧线也能同时起作用,鳊可以准确攻击正前方的猎物。因此,鳊、狗鱼等凶猛鱼类同时利用视觉和侧线捕食猎物,有利于在复杂和阴暗环境中对很近距离范围的猎物进行准确的识别和定位。

2.3 鳊单一感官对猎物刺激的行为反应

2.3.1 视觉刺激 鳊对玻璃隔板外模拟猎物捕食反应的实验结果(表 2)表明,在猎物运动方式方面,视觉对静止的猎物没有反应;对连续运动的猎物仅有较强的跟踪反应和较弱的攻击反应;对不连续运动的猎物则同时具有较强的跟踪反应和较强的攻击反应。在猎物形状方面,鳊视觉对圆形模拟猎物仅有较弱的跟踪反应而无攻击反应;对长方形模拟猎物有较强的跟踪反应和较弱的攻击反应;对梭形模拟猎物则同时具有较强的跟踪反应和较强的攻击反应。这说明,猎物运动和形状对鳊捕食具有决定性作用。

表 2 鳊对玻璃隔板外模拟猎物(长度或直径 2cm)的捕食反应(平均值±标准误)

Tab. 2 Feeding response of *Siniperca chuatsi* to artificial preys (2cm in length or radius) behind a glass screen (mean±S. E.)

运动方式	静止	连续运动	不连续运动	不连续运动		
	饵料鱼			圆形	长方形	梭形
跟踪率 [次/(尾·min)]	0±0	0.55±0.043	0.59±0.045	0.25±0.023	0.50±0.043	0.70±0.069
攻击率 [次/(尾·min)]	0±0	0.12±0.017	0.59±0.045	0±0	0.18±0.012	0.45±0.035

2.3.2 侧线刺激和化学感觉刺激 盲鳊对模拟猎物捕食反应的实验结果(表 3)表明,对静止的模拟猎物没有反应,而仅攻击低频振动的模拟猎物。盲鳊对低频振动的鲜、臭饵料鱼和橡皮泥“鱼”均能进行攻击,攻击行为出现率经显著性水平检验无显著性差异($P > 0.05$)。这说明,猎物低频振动对诱导鳊的攻击行为具有决定作用而猎物的化学性质则不起作用,即鳊能够利用侧线攻击猎物而嗅觉和味觉在攻击猎物时作用不大。虽然盲鳊对各种低频振动的模拟猎物均进行攻击,但对不同化学性质的模拟猎物吞噬行为出现率经显著性水平检验存在显著性差异($P < 0.05$)。鳊吞食所有鲜饵料鱼和很少量(6.5%)的臭饵料鱼而完全不吞食橡皮泥“鱼”。这说明,猎物化学刺激决定鳊对猎物的吞噬反应,即

表 3 盲鳊对模拟猎物(长度 2cm)的捕食反应(平均值±标准误)

Tab. 3 Feeding response of blinded *Siniperca chuatsi* to artificial prey (2cm in length) (mean±S. E.)

模拟猎物种类	静止模拟猎物	振动鲜饵料鱼	振动臭饵料鱼	振动橡皮泥“鱼”
攻击行为 出现率(%)	0±0	55±5.1	54±4.9	51±5.5
吞噬行为 出现率(%)	0±0	55±5.1	3.5±0.42	0±0

味觉在鳊吞食食物过程中起很大作用。

2.3.3 视觉-侧线刺激 感官完整的鳊和盲鳊对低频振动橡皮泥球的行为反应实验结果(表4)表明,盲鳊攻击低频振动的橡皮泥球而感官完整的鳊则没有反应。低频振动的橡皮泥球对于鳊视觉为非猎物,而对于鳊侧线为猎物。这说明,当同时存在视觉和侧线信息时,鳊首先利用视觉信息进行猎物/非猎物识别,而仅当视觉不能起作用时,鳊才利用侧线信息。

表 4 感官完整的鳊和盲鳊对低频振动橡皮泥球的捕食反应

Tab. 4 Feeding response of normal and blinded *Siniperca chuatsi* to a small vibrating plasticine ball (mean±S. E.)

实 验 鱼	感官完整的鳊	盲 鳊
攻击行为出现率(%)	0±0	43±3.9

Tricas 等(1990)利用电生理方法记录自由活动的羞蟾鱼 (*Opsanus tau*) 侧线传入神经元的电活动,发现频闪光和天然猎物对视觉产生刺激均能激活中枢传出神经元,从而减弱与侧线神经丘相关的不规则类型传入神经元的放电活动,证实视觉刺激可以激活传出神经系统并在侧线信息的传入过程中起抑制作用。这种视觉对侧线的抑制作用无疑具有生物学意义。鳊视觉在猎物识别过程中对侧线的支配作用可能是通过同样的机制起作用的。

综上所述,鳊主要依靠仅对运动刺激敏感的视觉和侧线捕食活动猎物,而在一般养殖鱼类摄食行为中起很大作用的化学感觉不能诱导鳊的攻击反应,因而鳊一般拒食静止的食物。虽然掷入水中的人工饲料在落水过程中也在运动,但鳊属偷袭型凶猛鱼类,需对食物窥视一段时间后才突发攻击,而这时食物已沉至水底静止不动。除非此时鳊已开始跟踪食物或眼球开始随食物运动而转动,使静止的食物仍处在相对运动之中,否则鳊的感觉就不可能起作用了。因此,鳊一般不摄食人工饲料

3 结论

3.1 鳊属典型的偷袭型凶猛鱼类,其侧扁的体型及头上方明显的“裂头”颜色构型有利于接近与迷惑猎物。

3.2 鳊主要依靠视觉和侧线捕食,其猎物的视觉特征是不连续运动和梭形形状,其侧线主要对猎物的低频振动起反应。鳊首先依靠视觉捕食,仅在视觉受到限制时才依靠侧线捕食。鳊同时依靠视觉和侧线捕食,有利于在复杂生境中及弱光条件下对猎物进行准确的近距离识别和定位。

3.3 鳊化学感觉不能产生对食物的攻击反应,味觉仅在食物吞咽过程中起作用。

3.4 由于鳊主要依靠仅对运动刺激敏感的视觉和侧线捕食活动猎物,且需对猎物窥视一段时间后才突发攻击,因而鳊一般拒食人工饲料。

参 考 文 献

朱晓鸣、方榕乐,1991,鳊鱼摄食机制的研究: 视觉和嗅觉在其摄食行为中的作用,保安湖渔业开发技术研究文集,科

学出版社(北京),140—143。

吴遵霖、W. Hardy, 1988, 鳊幼鱼摄食行为的初步分析, *淡水渔业*, **5**: 18—21。

张海明等, 1989, 鳊鱼摄食行为及其饵料鱼合理规格初探, *水利渔业*, **6**: 24—28。

Karlsen, et al., 1987, Selective and reversible blocking of the lateral line in freshwater fish, *J. Exp. Biol.*, **133**:249—262.

Keenleyside, M. H. A., 1979, Feeding behaviour, In *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*, Springer-Verlag (Berlin), pp. 17—197.

Tricas, T. C. and Highstein, S. M., 1990, Visually mediated inhibition of lateral line primary afferent activity by the octavolateralis efferent system during predation in the free-swimming roach, *Opsanus tau*, *Exp. Brain Res.*, **83**: 233—236.

Wunder, W., 1927, Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten, *Z. Vergl. Physiol.*, **6**:67—98.

ON THE FEEDING BEHAVIOUR OF MANDARIN FISH (*SINIPERCA CHUATSI*)

Liang Xufang

(*Institute of Hydrobiology, Academia Sinica, Wuhan 430072*)

ABSTRACT

The feeding behaviour of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) collected from the Junjiang Fish Farm (Hanyang County, Hubei Province) in October, 1990 and in May, 1991 were investigated by selective elimination or inhibition of eyes, lateral lines and nose and observing the behavioural response of the fish to visual, mechanical and chemical stimuli in indoor aquaria.

Mandarin fish is a nocturnal piscivore, which stalks and captures its prey. The typical sequence of events is: eyeing the prey, turning and slowly moving towards it, leaping forward, snapping and finally swallowing it. Mandarin fish has typical "split-head" colour pattern in the form of a stripe running from the snout back along the mid-dorsal line to the dorsal fin, which may will allow the fish to approach its prey undetected.

When one of the three sense organs (eyes, lateral lines and nose) was eliminated or blocked, mandarin fish fed as much as the normal ones did. When two of the three sense organs were eliminated or blocked, mandarin fish could still feed normally but when both eyes and lateral lines were eliminated or blocked simultaneously, mandarin fish could hardly feed, whether or not the sense of smell was working.

It could respond to various types of artificial preys behind a glass screen. Although it stalked all the moving artificial preys, it only attacked intermittently the moving prey with the shape of a shuttle or rectangle, and did not respond to still visual stimuli.

Blinded mandarin fish could attack various types of artificial preys vibrating at a low frequency (below 10 Hz), but did not respond to the still preys. The chemical nature of artificial preys did not affect the frequency of occurrence of attacking behaviour of mandarin fish, but did affect that of the swallowing behaviour. Mandarin fish only swallowed fresh dead prey fish, and rejected rotten fish and fish made of plastic.

It is shown that mandarin fish attacks its prey by using eyes or lateral lines, and that the taste sense is used in the process of prey-swallowing. Since chemical stimuli cannot induce mandarin fish to attack potential prey. This may be the main reason why the fish reject artificial diets offered normally.

Key words Fish *Siniperca chuatsi* Feeding behaviour Sense utilization