第9卷 第4期 水生生物学报 Vol. 9, No. 4
1985 年 12 月 ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA Dec., 1985

几种幼鱼视觉运动反应研究*

何大仁 周仕杰 刘理东 蔡厚才** 郑微云
(厦门大学海洋系)

提 要

对鲻鱼 (*Mugil cephalus*)、鲈鱼 (*Lateolabrax japonicus*)、黄鳍鲷 (*Sparus latus*)、鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 和草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 5种幼鱼进行了视觉运动反应实验。

反应率随照度的降低或屏幕转速的提高而下降。高限可跟刺激频率随照度而提高，在10^2 lx 下，鲻鱼达 37 次/秒，鲈鱼 26 次/秒，黄鳍鲷 27 次/秒，鲤鱼 24 次/秒，草鱼 29 次/秒。明暗视过渡照度值：鲻鱼 10^0—10^1lx，鲤鱼和草鱼 10^{-1}—10^0lx，鲈鱼和黄鳍鲷 10^{-2}—10^{-1}lx。照度和刺激频率对反应潜伏期有一定影响。跟随角速度普遍落后于屏幕角速度，即跟随率低于100%，并且随屏幕转速提高而下降。照度对跟随率无明显影响。几种幼鱼对运动条纹的反应可分为三阶段：跟随、活泼运动、无反应。

鱼类视觉运动反应有很大生物学意义，在趋流和集群中起着重要作用[1,3,5,12-14]。研究鱼类视觉运动反应对于阐明趋流和集群机制，探讨鱼类的视觉特点和游泳能力具有重要的理论意义[1,3,4,8-10]，并且在渔法和控制鱼类行为等方面也有一定实用价值[1,3,5-7,11,14,15]。国外这方面已有许多工作，但国内迄今尚未见报道。

本文对鲻鱼 (*Mugil cephalus*)、鲈鱼 (*Lateolabrax japonicus*)、黄鳍鲷 (*Sparus latus*)、鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 及草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 5种幼鱼进行了视觉运动反应实验，着重研究了不同照度下几种幼鱼的反应率、高限可跟刺激频率、明暗视过渡照度，并就照度和刺激频率对视觉运动反应的影响进行了数学分析和种间比较，最后还对鱼类视觉运动反应的实际应用提出了某些设想。

材料与方法

试验鱼均系当年繁殖的幼鱼，海水鱼捕自厦门海区，淡水鱼取自厦门水产养殖场。平均体长：鲻鱼 2.3 厘米，鲈鱼 3.0 厘米，黄鳍鲷 1.5 厘米，鲤鱼 2.3 厘米，草鱼 1.0 厘米。试验前暂养在室内塑料水槽中，保持自然光照，每日均投饵，选取正常健康鱼进行试验。

试验装置如图 1 所示。在直径 30 厘米圆形透明玻璃缸外是一可自由旋转的屏幕，其高 40 厘米，与缸壁距离 5 厘米，内侧画有垂直黑白条纹，宽均为 2.5 厘米，相当于 7.2 度的

* 本文为中国科学院科学基金项目。
** 浙江水产学院进修教师。
1984 年 10 月 13 日收到。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

圆周角。屏幕经调速电机带动，可正、反时针旋转。转速通过多用数字测试仪监测。300瓦钨卤灯稳压后发出色温3500°K的白光，经平面镜反射，透过毛玻璃从缸下方往上照射，再经缸上方反射镜反射，形成均匀光场。光强通过中性衰减片调节，用日本ANA-D 5型照度计测定水中照度，选取10^{-2}、10^{-1}、10^{0}、10^{1}和10^{2}lx 5个照度级。屏幕转速为1.31，2.62，3.93……弧度/秒，即每级增加1.31弧度/秒，与此相应的黑或白条纹数为5，10，15……条/秒。

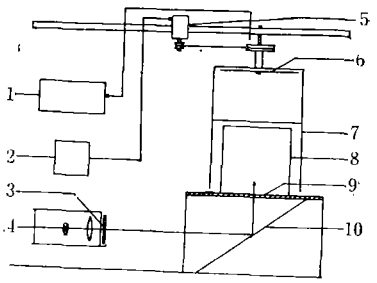

图1 实验装置示意图

Fig. 1 The sketch of the experiment apparatus

1.测速仪； 2.调速器； 3.衰减片； 4.光源 5.电机； 6.反射镜； 7.屏幕； 8.玻璃缸； 9.毛玻璃； 10.反射镜

几种幼鱼分别进行了个体和群体试验，个体每组一尾，群体每组5尾。试验在暗室内进行。试验前将鱼预先放入缸内进行半小时的暗环境适应。水温变化范围：海水鱼13—17℃，淡水鱼18—22℃。

试验时照度从低到高，每一照度下屏幕转速亦从慢到快，在同一方向上旋转两分钟。有跟随者为正，否则为负。一个转速结束后，休息片刻，转速增加1.31弧度/秒(刺激频率增加5次/秒)，转向与前次相反。这样起始转向无固定，转速依次增加，直到正反应消失。从给予刺激到鱼出现明显跟随反应这段时间作为反应潜伏期。从出现正反应后的30秒内的跟随圈数算出跟随角速度及跟随率。每种试验均用未试验的鱼重复7次。

实 验 结 果

(一) 反应率与照度及刺激频率的关系

$$\text{反应率} = \frac{\text{正反应鱼尾数}}{\text{参加试验鱼总尾数}} \times 100\%$$

不同照度下5种幼鱼反应率与刺激频率关系的总趋势是：照度提高，反应率提高；刺激频率提高，反应率下降；在低照度下，刺激频率稍提高，反应率就急剧下降。较高照度时，在一定刺激频率范围内，反应率保持较高水平，超过某一临界频率，反应率才迅速下降。反应率-刺激频率曲线的倾斜度越小，说明个体差异越大。黄鳍鲷和鲤鱼在群体实验中各个体反应最一致。几种幼鱼群体与个体实验在相同条件下反应率有差别，但没有明显规律性。

(二) 高限可跟刺激频率与照度的关系

为了平均个体间差异，取反应率为50%时照度与刺激频率的值作为该种鱼视觉能力的指标。此时某一照度下的刺激频率被认为是能引起明显视觉运动反应的最高刺激频率，即高限可跟刺激频率。结果(图2)，一般是高限可跟刺激频率随照度的提高而提高；但在不同的环境照度下其变化速率不同，且5种幼鱼变化情况各有特点。鲻鱼在10^{0}—10^{4}lx照度下变化较小，在10^{-2}—10^{0}和10^{4}—10^{5}lx照度范围内，高限可跟刺激频率随照度提高而迅速提高。鲈鱼和黄鳍鲷在10^{-2}—10^{-1}lx照度下变化较缓，高于这一范围变化速

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

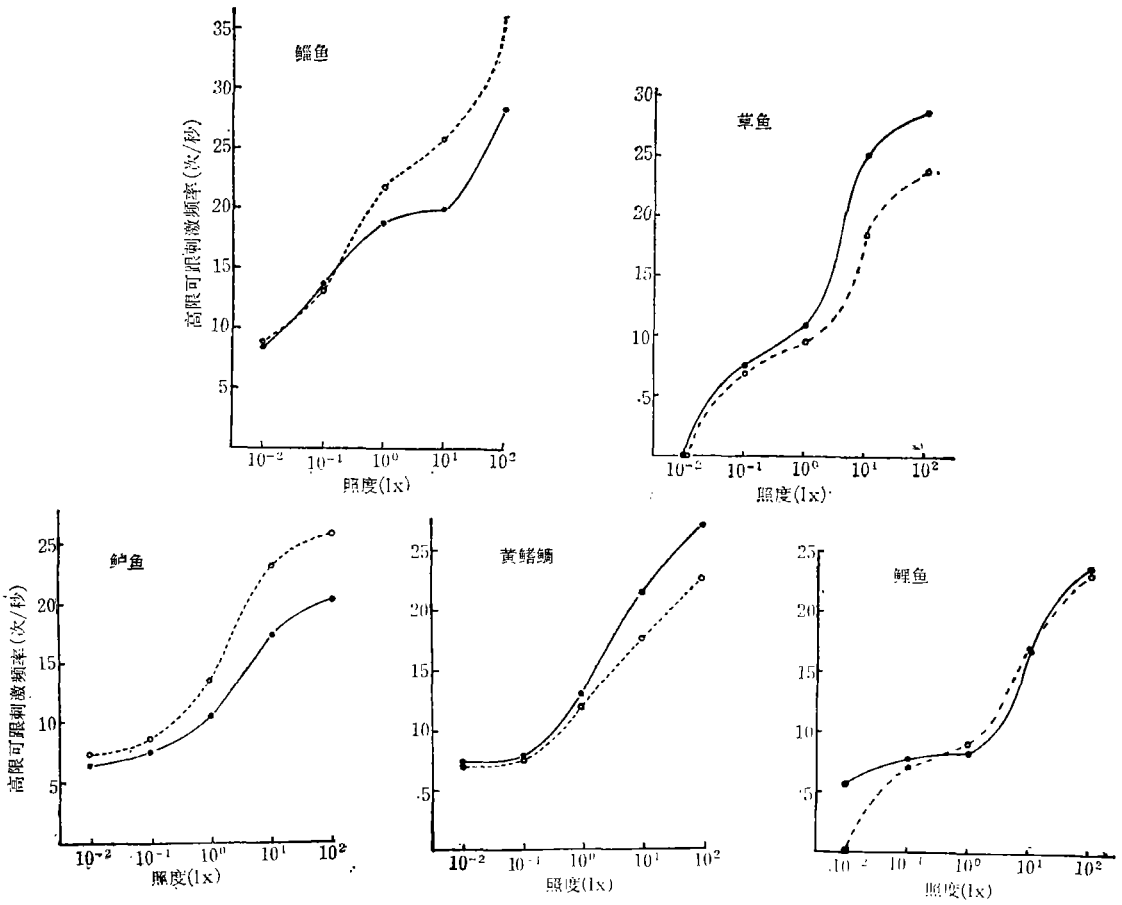

图 2　高限可跟刺激频率与照度的关系

Fig. 2　The relation between upper followable stimulus frequncy and illumination

——群体组　------个体组

率明显增大。鲤鱼和草鱼变化最小的照度范围则在 10^{-1}—10^{0}lx。本实验最高照度(10^{2}lx)下,鳙鱼高限可跟刺激频率可达 37 次/秒(个体组),鲈鱼 26 次/秒(个体组),黄鳍鲷 27 次/秒(群体组),鲤鱼 24 次/秒(群体组),草鱼 29 次/秒 (群体组)。在 10^{-2}lx 照度下鲤鱼个体与草鱼个、群体对 5 次/秒的刺激都没有正反应,说明它们在低照度时视觉能力较差。群体与个体实验的高限可跟刺激频率曲线不完全重叠,差异也不大一致,可能是个体差异与实验误差所致。

(三) 暗视到明视的过渡照度

从图 2 可知,虽然高限可跟刺激频率一般是随照度提高而提高,但二者并非线性关系。5种幼鱼高限可跟刺激频率都存在一个缓慢随照度变化的范围,此即被认为是视网膜从暗视状态到明视状态过渡的环境照度。低于这一范围起作用的是视杆细胞,高于这一范围起作用的是视锥细胞。在视杆和视锥分别感光的区域,高限可跟刺激频率与环境照度的对数基本上成线性关系。鳙鱼明暗视过渡照度稍高,为 10^{0}—10^{1}lx。鲈鱼和黄鳍鲷

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

均为 10^{-2}—10^{-1}lx。鲤鱼和草鱼介于二者之间，为 10^{-1}—10^{0}lx。由于条件限制，对 10^{-2}lx 以下照度未做实验，因而鲈鱼和黄鳍鲷仅由视杆起作用的情况没有看到，但推测其完整曲线应与另外 3 种幼鱼相似。

（四）反应潜伏期

实验记录了每个照度在不同刺激频率下个体的反应潜伏期。我们看到潜伏期的分布不均，少数数据偏大。为了更准确地反应其水平，采用了几何平均数。分别选取了 5 种幼鱼个体和群体实验在不同照度下对 5 次/秒刺激反应的几何平均潜伏期和在 10^{2}lx 照度下对不同刺激频率反应的几何平均潜伏期(表 1,2)。数值为正反应概率 $P > 0.5$ (个体 4 次以上，群体 18 次以上)时的几何平均值。在适宜照度和转速下，反应好的个体潜伏期几乎等于零。

表 1 5 种幼鱼不同照度下对 5 次/秒刺激反应的几何平均潜伏期

Tab. 1 The geometric mean latent period for five young fishes responding to 5/sec stimulus under different illumination

潜伏期(秒) 照度(lx) / 种类		10^{-2}	10^{-1}	10^{0}	10^{1}	10^{2}	照度影响显著性
鳙鱼个体		27.9	13.1	18.6	16.6	13.7	
鲈鱼个体		13.3	10.1	10.7	13.9	7.8	
黄鳍鲷	个体	20.1	7.8	5.9	4.0	4.2	**
	群体	13.6	6.4	6.5	5.6	3.8	*
鲤鱼	个体		3.6	6.1	5.2	3.3	
	群体	30.9	13.1	6.2	3.5	2.4	**
草鱼	个体		11.5	6.2	8.2	4.8	
	群体		36.3	22.4	10.7	5.8	**

* 表示有显著影响 ($F>F_{0.05}$)，** 表示有极显著影响 ($F>F_{0.01}$)

不同种类、不同照度、不同刺激频率，反应潜伏期都不完全一样，甚至同种鱼在相同实验条件下，潜伏期也因个体实验和群体实验的不同而异。这与个体差异有很大关系。我们就照度和刺激频率对潜伏期的影响分别进行了单因素方差分析。分析前者时均取刺激频率为 5 次/秒时的原始潜伏期数据，而分析后者时取照度水平为 10^{2}lx 下的原始数据。

照度和刺激频率对潜伏期影响的显著性在不同的种类结果不一，有时同种鱼也因个、群体实验的不同而不同。在有显著影响的实验项组，两因素与潜伏期的关系存在如下趋势：照度提高，潜伏期缩短，刺激频率提高，潜伏期延长。

（五）跟随角速度和跟随率

测定了鲈鱼、黄鳍鲷、鲤鱼及草鱼个体组的跟随角速度。照度对跟随角速度作用不明显。屏幕转速与跟随角速度关系很大 (图 3)。除草鱼外，其余幼鱼随屏幕转速提高，跟随角

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 2　5 种幼鱼在 10^2lx 照度下对不同刺激频率反应的几何平均潜伏期

Tab. 2　The geometric mean latent period for five young fishes responding to different stimulus frequency under 10^2lx

潜伏期(秒) / 刺激频率(次/秒) / 种类		5	10	15	20	25	30	35	刺激频率影响显著性
鳙鱼个体		13.7	8.1	13.7	13.6	13.3	16.3	21.7	
鲈鱼个体		7.8	8.9	14.4	5.9	5.1			
黄鳍鲷	个体	4.2	5.1	4.0	7.6				
	群体	5.0	3.8	5.2	7.4	7.6			
鲤鱼	个体	3.3	4.1	8.1	12.4				*
	群体	2.4	3.7	6.1	16.6				**
草鱼	个体	4.8	5.0	3 6	6 8				
	群体	5.8	4.3	7.1	11.9	30.1			**

* 表示有显著影响 ($F>F_{0.05}$)，** 表示有极显著影响 ($F>F_{0.01}$)。

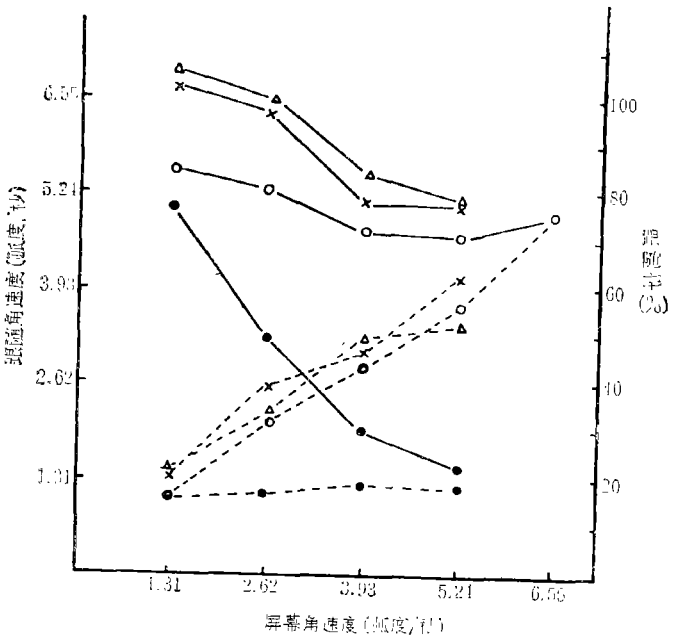

图 3　屏幕角速度与幼鱼跟随角速度及跟随率的关系

Fig. 3　The relation between the screen angular velocity and two parameters, following angular velocity and following rate, of young fishes

------跟随角度　——跟随率　△鲤鱼　×黄鳍鲷　○鲈鱼　●草鱼

速度也提高，而且几乎成线性关系。不过后者的变化不及前者快，因而跟随角速度普遍落后于屏幕角速度，只有黄鳍鲷和鲤鱼在最低转速(1.31 弧度/秒)时跟随略有超前。草鱼表现较特殊，不管屏幕转速如何变化，其跟随角速度基本不变，保持在 1.0—1.2 弧度/秒。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

对跟随率进行分析能清楚地看出反应的变化。跟随率 $=\frac{\text{跟随角速度}}{\text{屏幕角速度}}\times 100\%$。方差分析发现照度对跟随率无影响，而屏幕转速对跟随率有显著影响，后者随前者加快而下降。从低转速（1.31 弧度/秒）到可跟随的最高转速，4 种幼鱼的跟随率变化范围为：鲈鱼 85—70%，黄鳍鲷 102—78%，鲤鱼 106—78%，草鱼 77—23%。这一结果说明，黄鳍鲷和鲤鱼跟随最紧，草鱼最差。

（六）行为观察

5 种幼鱼视觉运动反应相似。照度不同反应也无明显差别。屏幕静止时，鱼较安静，或者来回上下游动，没有规律。屏幕旋转后开始转速较慢，鱼跟随稳定，很少停止或回头，群体实验时各个体几乎保持相同的速度，绕着缸中央整齐地进行圆周运动；随着转速提高，鱼体停下次数增多，并常头顶缸壁，来回游动，企图分辨出运动方向；转速进一步提高，鱼体逐渐恢复平静，行为与屏幕静止时相仿，仅活泼一些而已。

另有一种较常见行为。转速较慢时鱼能很好地跟随屏幕，角速度基本保持同步。转速达某一水平，反应明显减弱，虽然鱼体朝向与屏幕运动方向一致，但跟随速度极慢，反应似有似无。转速继续提高，鱼体朝向则不再与屏幕一致，活动较平静，方向无规律。

群体实验时几个变化过程出现的迟早因个体而异。随屏幕转速加快有的个体正反应减弱较早，接着消失，而有的个体正反应减弱消失较晚。因而达到某一转速后群体反应显得不整齐。视觉运动反应消失者，头朝外观察运动方向者，急速来回游动者以及稳定跟随条纹者，皆可同时见到。此时似乎相互间无多大影响。

讨 论

1. 高限可跟刺激频率与闪光融合频率

我们从本实验鱼的行为推测，鱼对运动条纹的感觉可分为三个阶段：第一阶段屏幕转速较慢，条纹视为单独分离，运动方向清楚，幼鱼能稳定地跟随条纹移动；第二阶段屏幕转速较快，黑白条纹成为闪烁状态，运动方向分辨不出，鱼典型的反应是在短距离内来回游动，显得激动不安；第三阶段屏幕转速更快，闪光消失，黑白条纹混合成一片灰白色，此时鱼不再表现出兴奋，而与屏幕静止时相似。根据鱼的上述表现，我们认为，若实验时把正反应标准定在第二与第三阶段之间，则此时刺激频率为闪光融合频率；若把正反应标准定在第一与第二阶段之间，则所得结果为高限可跟刺激频率。二者存在密切关系，对于同种鱼，前者之值高于后者。

一些学者利用视觉运动反应对某些鱼类的闪光融合频率进行了研究[1,8-10]。他们认为鲻鱼的闪光融合频率可达 55 次/秒，这与电生理方法研究结果一致[1)]。本实验第二和第三阶段之间鱼的反应存在模糊的过程，不易从行为表现判断鱼对条纹的感觉已达到了融合；而第一与第二阶段之间的表现差别较明显，易于辨别。且在实际应用上，不管是对鱼

1) 刘理东等，两种鲻科鱼类视觉特点电生理研究（手稿）。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

类游动进行人工诱导还是防止鱼群跟随网具的运动，更值得注意的是跟随反应的刺激频率。因此我们在实验中把标准定在第一与第二阶段之间，由此得出的是高限可跟刺激频率而非闪光融合频率，如本实验结果鲻鱼高限可跟刺激频率仅 37 次/秒。

2. 种内和种间实验的比较

Проасов[1]认为视觉运动反应的群体实验比个体好。本实验未见此现象。不论是反应率，高限可跟刺激频率，潜伏期还是行为表现，群、个体虽然存在一些差别，但无明显规律性。有时群体反应稍好些，有时个体反应更强烈。根据其他学者的研究[1,4,12,15]，视觉运动反应强度与鱼种类、年龄、生理状态及实验条件密切相关。我们认为仅在年龄较大的鱼，群体反应才比个体好。稚鱼和早期幼鱼视觉运动反应都很强烈。由于年龄的增长，底栖生活的种类随着生态习性的改变，视觉运动反应显著减弱，甚至消失。非底栖种类反应也可能减弱，其原因大概与易于受惊有关。在这种情况下群体由于同伴的存在减轻了恐惧心理，反应比个体稳定。

实验中黄鳍鲷和鲤鱼反应比其它 3 种幼鱼稳定。从反应率和跟随率可看出这一差异。鲻鱼、鲈鱼和黄鳍鲷是海水种，而鲤鱼、草鱼是淡水种，反应的强弱并不与其是海水种或淡水种相关。就视觉能力而言，高限可跟刺激频率、明暗视过渡照度及潜伏期的结果都表明，草鱼、鲤鱼在低照度时对运动的感觉能力较差，另 3 种幼鱼差别不大。在高照度下鲻鱼视觉能力能得到更好的发挥，其视瞬间较另 4 种幼鱼短。草鱼跟随角速度很慢，基本不随屏幕转速而变，这同它游泳能力较弱有关。

3. 暗视到明视的过渡照度

本实验得出鲻鱼明暗视过渡照度为 10^{0}—10^{1}lx。经电生理方法对鲻鱼(体长20厘米)进行闪光融合频率的研究，得到了相同结果[1)]。另外对同批鲻鱼和黄鳍鲷幼鱼做网膜运动实验，发现色素细胞和视细胞大幅度迁移时的照度也与本实验明暗视过渡照度基本吻合[2)]。

4. 设想和建议

海水鱼的养殖日益受到重视，但仔鱼来源却是一大难题，人工繁殖至今尚未很好解决。厦门地区养殖的鲻鱼、鲈鱼及黄鳍鲷仔鱼基本上捕自自然海区。近年来仔鱼资源愈趋枯竭。渔民捕捉幼鱼方法古老，即在繁殖季节从内海近岸海区用抄网直接捞捕。此法劳动量大，效率低。实验证明幼鱼均具明显的视觉运动反应。我们设想在幼鱼较密集的沿岸海区安置视觉运动体，引导幼鱼主动进入网具，提高捕捞量。淡水鱼方面，在修建水利工程中的过鱼设施时要考虑鱼的上行过坝和下行过坝两方面的问题。幼鱼是主要的下行鱼，曾有人根据鱼类的视觉运动反应采用移动网栅拦截、引导幼鱼至安全水域[1]。从反应率曲线可知，视觉运动反应的强度与照度及视野条纹运动速度有关。一天当中水中照度变化很大，在应用中视觉运动体或网栅的运动速度应根据照度变化进行调节，以得到最稳定的跟随反应。中午照度较高视觉运动体或网栅速度宜适当加快；清晨和傍晚照度较低，

1) 刘理东等，两种鲻科鱼类视觉特性电生理研究(手稿)。
2) 徐永淦等，鲻鱼和黄鳍鲷视网膜结构(手稿)。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

速度应相应减慢。在淡水幼鱼下行旺季，有必要在晚间对诱鱼装置附近水域加以人工照明，以提高诱导效率，保护水产资源。

参 考 文 献

[1] 何大仁等译(普罗塔索夫，B. P. 著)，1984。鱼类的行为。1—148 页。科学出版社。

[2] 南京水利科学研究所等，1982。鱼道。164—180 页。电力工业出版社。

[3] 井上実，1981。鱼群——その行動——。53—58。海洋出版株式会社。

[4] 井上実，黑岩広次，1975。鱼的视觉運動反応にすける相称刺激の效果。日本水産学会誌，**41**(12)：1219—1227。

[5] 井上実，有元贵文，1976。鱼の群れ形成にすける视觉運動反応の役割。東京水産大学研究報告，**61**(1)：76—81。

[6] 井上実、近藤友義，1972。鱼の视觉運動反応と渔法 I. 東京水産大学研究報告，**58** (1—2)：9—16。

[7] 有元贵文、柴有宏、井上実，1979。鱼の视觉運動反応と渔法 IV. 東京水産大学研究報告，**66**(1)：23—35。

[8] Crozier, W. J., Wolf, E. and G. Zerrahn-Wolf, 1936. On critical frequency and critical illumination for response to flicker light. *J. Gen. Physiol.*, **20**: 211—228.

[9] Crozier, W. J., Wolf, E. and G. Zerrahn-Wolf, 1936. Temperature and critical illumination for reaction to flickering light. *J. Gen. Physiol.*, **20**: 393—410.

[10] Crozier, W. J., Wolf, E. and G. Zerrahn-Wolf, 1936. Critical illumination and critical frequency for response to flicker light in dragonfly larvae. *J. Gen. Physiol.*, **20**: 363—392.

[11] Inoue, M. and T. Arimoto, 1976. On the optomotor reaction of fish relevant to fishing method III. *J. Tokyo. Univ. of Fish.* **63**(1): 9—16.

[12] Jones, F. R. H., 1963. The reaction of fish to moving backgrounds. *J. Exp. Biol.*, **40**: 437—446.

[13] Lyon, E., 1904. On rheotropism. I. Rheotropism in fishes. *Amer. J. Physiol.*, **12**: 149—161.

[14] Shaw, E. and A. Tucker, 1965. The optomotor reaction of schooling carangid-fish. *Anim. Behav.*, **13**: 330—336.

[15] Takahashi, M. Murachi, S. and Y. Karakawa, 1968. Studies on the optomotor reaction of fishes. *J. Fac. Fish. Anim. Hub. Hiroshima. Univ.*, **7**: 193—207.

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

A STUDY ON THE OPTOMOTOR REACTION OF SOME YOUNG FISHES

He Daren Zhou Shijie Liu Lidong Cai Houcai and Zhen Weiyun
(Department of Oceanography, Xiamen University)

Abstract

This paper reports the results of the experiment in optomotor reaction about five young fishes, grey mullet (*Mugil cephalus*), perch (*Lateolabrax japonicus*), porgy (*Sparus latus*), carp (*Cyprinus carpio*) and grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*).

Reaction rate of these fishes decreases as the intensity of illumination weakens or the screen rotary velocity increases. Upper followable stimulus frequency (UFSF) rises with the intensity of illumination. Under 10^2 lx, grey mullet's UFSF is as high as 37/sec; perch's 26/sec; porgy's, 27/sec; carp's, 24/sec and grass carp's, 29/sec. Transitional illumination from scotopic to photopic vision is 10^0—10^1 lx for grey mullet; 10^{-2}—10^{-1} lx for perch and porgy; 10^{-1}—10^0 lx for carp and grass carp. The stimulus frequency and illumination have a little influence on latent period. Following angular velocity is, on the whole, less than screen rotary velocity, i.e. the following rate is less than 100%, and it decreases as rotation velocity rises. Illumination has little effect on following rate. The reaction of these fishes to moving strips consists of three stages: following, actively swimming and no responding.

Key words　　Optomotor Reaction, Young Fishes

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net