

水产动物行为及其在渔业中的应用研究进展

李为 荣宽 覃丽蓉 李威威 段明 张堂林 刘家寿

RESEARCH PROGRESS OF AQUATIC ANIMAL BEHAVIOR AND ITS APPLICATION IN FISHERIES

LI Wei, RONG Kuan, QIN Li-Rong, LI Wei-Wei, DUAN Ming, ZHANG Tang-Lin, LIU Jia-Shou

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2021.2020.305>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

群体成员大小差异对不同生境鲤科鱼类集群行为的影响

EFFECT OF BODY SIZE VARIATION OF GROUP MEMBERS ON SHOAL BEHAVIOR OF TWO CYPRINIDS PREFERRING DIFFERENT HABITATS

水生生物学报. 2017, 41(3): 552–559 <https://doi.org/10.7541/2017.71>

铜和镉胁迫对海洋青摄食行为的影响

EFFECTS OF Cu^{2+} AND Cd^{2+} ON THE FEEDING BEHAVIOR OF *ORYZIAS MELASTIGMA*

水生生物学报. 2020, 44(3): 554–561 <https://doi.org/10.7541/2020.068>

基于视频跟踪的竖缝式鱼道内鱼类运动行为分析

THE ANALYSIS OF FISH MOVEMENT BEHAVIOR IN VERTICAL SLOT FISHWAY BASED ON VIDEO TRACKING

水生生物学报. 2018, 42(2): 250–254 <https://doi.org/10.7541/2018.031>

加速流对鲢、鳙幼鱼下行过程中游泳行为的影响

THE EFFECT OF ACCELERATING FLOW ON SWIMMING BEHAVIOR OF JUVENILE *ARISTICHTHYS NOBILIS* AND *HYPOPHTHALMICHTHYS MOLITRIX* DURING DOWNSTREAM MIGRATION

水生生物学报. 2018, 42(3): 571–577 <https://doi.org/10.7541/2018.071>

水流对草鱼幼鱼趋光行为的影响

THE EFFECT OF WATER FLOW ON THE PHOTOTAXIS OF JUVENILE GRASS CARP

水生生物学报. 2019, 43(6): 1253–1261 <https://doi.org/10.7541/2019.149>

鳙幼鱼在下行过程中应对加速流的行为响应研究

THE BEHAVIOR RESPONSE OF JUVENILE *ARISTICHTHYS NOBILIS* TO THE ACCELERATING FLOW DURING THEIR DOWNSTREAM MIGRATION

水生生物学报. 2017, 41(3): 560–564 <https://doi.org/10.7541/2017.72>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

水产动物行为及其在渔业中的应用研究进展

李为^{1,2,3} 荣宽^{1,4} 覃丽蓉^{1,4} 李威威^{1,4} 段明^{1,2,3}
张堂林^{1,2,3} 刘家寿^{1,2,3}

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 2. 湖北省稻田综合养殖工程技术研究中心, 武汉 430072; 3. 国家淡水渔业工程技术研究中心(武汉), 武汉 430072; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 水产动物的行为研究是渔业领域的重要研究方向, 对理解水产动物的行为表型与功能, 对提升渔业生产效果有着重要的理论和应用价值。现阶段水产动物行为学的研究成果已被广泛应用于水产动物人工养殖、渔业资源保护和捕捞渔业等多个领域。文章综述了水产动物行为的研究现状, 水产动物主要的行为类型, 每种行为的发生及其机理, 行为间的相互影响及行为在渔业中的应用状况。同时, 针对当前水产动物行为学研究存在的问题, 提出了今后水产动物行为学的研究方向和研究重点。文章旨在为水产动物行为学领域的研究提供借鉴与启发, 并为水产动物行为学研究成果在渔业中的应用提供理论参考。

关键词: 水产动物; 原发性行为; 诱发性行为; 渔业应用; 群体行为; 种间行为; 行为影响因素

中图分类号: S931.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2021)05-1171-10



行为是动物个体针对体内外环境变化所作出的一种宏观应答, 环境发生变化时, 动物的行为也就随之调节与整合^[1]。改变自身行为是动物个体对生存环境变化所采取的第一反应^[2]。行为是动物最重要的生命特征^[3], 对于动物行为学的研究, 不能仅仅停留在行为本身, 应在对行为有足够认识和了解的前提下探究行为发生背后的机理, 弄清行为是如何产生的, 又是如何调节的, 这样才能将动物行为学研究的成果真正加以应用。水产动物(Aquatic animals)是指在海洋、江河、湖库或池塘等水体中产出的具有一定经济价值的动物。研究水产动物行为有助于理解水产动物的行为方式、特点及行为内在的发生机理。目前我国水产动物行为学的研究处于初级发展阶段, 近年来科研人员对水产动物行为研究的重视程度不断加深, 水产动物行为学研究取得了长足发展, 但与欧洲和北美等发达地区相比仍存在较大差距。

水产动物行为的各项研究成果可应用于渔业生产的各个领域, 发挥其实际应用价值。在渔业养

殖生产中, 养殖动物的行为能给养殖户提供有价值的信息, 使得养殖户能够采取相应的措施, 提高养殖效益。在渔业捕捞生产中, 捕捞活动的开展很大程度上要利用捕捞对象的行为特性, 基于其行为特性安排合理的捕捞时间、采取合理的捕捞方式、使用有效的捕捞器械, 以提高捕获量。在渔业资源保护中, 根据水产动物对栖息地的选择、繁殖场所的选择和饵料选择等行为特性采取合理的人工措施保护和恢复渔业资源, 实现资源的可持续利用。本文主要论述了水产动物主要的行为类型、行为的发生及机理、行为间的相互影响及行为在渔业中的应用, 探讨了现阶段水产动物行为学研究所存在的问题, 展望了今后水产动物行为学的研究方向和研究重点, 以期对水产动物行为学基础研究和应用提供参考依据。

1 水产动物行为类型及应用

在通常情况下, 对于水产动物的生存(生活)状

收稿日期: 2021-01-19; 修订日期: 2021-04-26

基金项目: 湖北省技术创新专项重大项目(2018ABA102); 国家重点研发计划课题(2020YFD0900303); 国家自然科学基金(31670542); 中国科学院青年创新促进会人才项目(2019331)资助 [Supported by the Technical Innovation Project of Science and Technology Department of Hubei Province (2018ABA102); the National Key Research and Development Program of China (2020YFD0900303); the National Natural Science Foundation of China (31670542); the Youth Innovation Promotion Association CAS (2019331)]

通信作者: 李为(1983—), 副研究员; 主要从事渔业生态与水产增养殖学研究。E-mail: liwei@ihb.ac.cn

态,能够从行为学和生理学两个方面进行评估、监测和衡量。行为学更多的是定性,生理学更多的是定量。但相比利用生理学的方法,使用行为学方法的实用性和可操作性更强,因为生理指标的测定往往需要对水产动物组织和血液等进行采样,操作较为繁琐,对技术水平要求较高。行为学的方法表现为一种非侵入性的技术手段,几乎不会对水产动物造成伤害,同时更为直观,且能在较短的时间内作出定性甚至定量的判断,使得渔业从业人员能够及时采取适当的措施加以应对。

根据行为的发生和由来可将水产动物的行为分为两大类:原发性行为和诱发性行为。原发性行为是指存在于水产动物中的由遗传因素所决定的先天的,通过施以人为调控,对其方式、特征能够进行调节的一种行为;诱发性行为是指本身并不存在于水产动物中的行为,但因为外界因素的影响而对其进行了从无到有的诱发。

1.1 原发性行为

运动 运动作为水产动物最基本的行为,是其他行为发生的基础。在鱼类行为学研究或描述中,常会选取游泳速度、摆尾频率、单位泳距和摆尾幅度等作为反映鱼类运动能力的参数^[4]。水产动物的运动能力及运动特性由自身因素和外界因素共同决定。自身因素包括个体大小、形态^[5]和健康状态^[6]等,外界因素包括水流速度^[5]、溶氧水平^[7]、温度^[8]、饵料投喂^[9]、养殖密度^[10]和光照^[11]等。

水产动物的运动能力及运动特性往往能够作为判定水产动物生活状态和生活习性的一个依据,然后应用于渔业的各个领域。在挑选水产动物苗种时,会根据幼苗的运动状态和活跃程度进行初步筛选。研究发现虹鳟(*Oncorhynchus mykiss* Walbaum)的运动能力与其摄食状态存在相关性,在不同的摄食状态下,运动模式也存在差别^[9],这一特性可应用于设施渔业中,通过对虹鳟的运动模式进行监测进而实现饵料的科学投喂,提高集约化养殖的自动化程度,降低饵料成本,提高养殖效益。在海洋环境中,局部海域缺氧可能会导致虾类种群的迁移^[12],这说明在选择捕捞水域时,需对待选定水域进行调查,考察该水域当前环境是否符合待捕捞水产动物的生存条件,然后再决定是否进行捕捞,以提高捕获量。

摄食行为 摄食是动物为了获取食物而表现出的一些单独的行为时相或动作依次交替的复杂过程,它是水产动物一切生命活动的基础。摄食由内部动机(食欲)和外部刺激(食物)共同驱动,起于动物获得食物信号,止于最后将其吞食或摒弃^[13]。

不同种水产动物的摄食行为存在一定的区别,同种水产动物在不同发育阶段摄食行为也会有所区别^[14]。水产动物的摄食行为还会受到诸如食性^[14]和健康状态^[15]等生物因素及诸如光照^[16]、溶氧水平^[17]、温度^[18]和盐度^[19]等非生物因素的影响。目前对水产动物摄食行为的研究主要集中在环境因素对摄食行为的影响和调控方面。如Monk等^[20]的研究表明降低光照强度能够增强大西洋鲑(*Gadus morhua* L.)仔鱼的摄食行为;刘海映等^[19]发现盐度对口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)摄食行为影响较大,突变盐度为21—23时,仔虾摄食较为活跃,低于18或高于42基本不摄食。水产动物的摄食行为可以定性地反应养殖条件和环境的适宜程度,有利于指导科学投喂和养殖环境的优化。

格斗行为 格斗是存在于动物种内或种间的一种与生俱来的行为,也有学者称其为争胜行为。在水产动物中,特别是在一些甲壳类动物中,格斗行为表现得尤为明显。甲壳动物的格斗行为往往由一系列的动作所组成,表现为一定的阶段性,如李玉全等^[21]根据相遇争斗过程和强度等一系列变化将日本囊对虾(*Marsupenaeus japonicus*)的格斗行为分成了5个阶段:相遇阶段-示威阶段-佯攻阶段-厮打阶段-追逐阶段。影响水产动物格斗行为的因素主要包括三大类:(1)环境因素,包括温度、光照和盐度等;(2)个体因素,包括大小、性别和社会经验等;(3)遗传因素^[22]。

在渔业生产实践中,水产动物的格斗行为会导致个体受伤甚至死亡,所以应采取措施尽可能减少、甚至避免格斗行为的发生。减少养殖动物的格斗一般可通过养殖环境调控和改善饵料投喂来实现。如Su等^[23]研究发现三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)的格斗强度、格斗持续时间和格斗频率都会随着温度的增加而增加,因此在三疣梭子蟹养殖过程中的高温时期可通过设置隐蔽物的方式来减少其格斗行为。通过饲料成分的调整也可以起到抑制水产动物格斗行为的作用,有研究表明,通过在饲料中添加适当浓度的L-色氨酸(L-TRP)可以抑制锯缘青蟹(*Scylla serrata*)幼蟹的格斗行为,其原理在于L-TRP可以增加锯缘青蟹幼蟹血淋巴中5-羟色胺(5-HT)的浓度,而5-HT在抑制锯缘青蟹的格斗行为中起到了重要作用^[24]。类似的结果也出现在淡水螯虾(*Astacus leptodactylus*)中,即在饲料中添加浓度为1.00%的色氨酸可抑制淡水螯虾的格斗行为,同时提升淡水螯虾的生长率和存活率^[25]。在养殖环境方面,大量研究表明过高的养殖密度会加剧水产动物对生存资源的竞争从而导致严重的格

斗行为发生^[26-28], 因此渔业生产中根据养殖品种的生活习性合理地设置养殖密度对于抑制其格斗行为意义重大。

防御行为 防御行为主要是水产动物只针对捕食者而作出的一种自我保护行为。动物的防御行为可分为初级防御(Primary defence)和次级防御(Secondary defence), 前者在敌对目标出现前后都会有所表现, 后者一般表现在敌对目标出现之后^[29]。水产动物除依靠自身能力外还会借助周遭的环境条件来作出防御行为, 如对虾会采取(1)白天潜底, 夜晚浮现; (2)栖息于海藻丰富的区域; (3)选择浑浊度较高的水体等一系列防御行为来应对捕食者的捕食^[13]。

反捕食行为和策略是水产动物防御行为的一种重要体现。在集约化养殖的设施渔业中, 因为多为单一品种养殖, 所以水产动物一般不会受到捕食者的威胁, 故水产动物的反捕食策略多体现在室外的开放式养殖中。在增殖放流渔业中, 放流鱼类在进入自然水体的早期阶段, 反捕食能力通常较弱, 易受到捕食者的捕食。因此, 往往需要采取一定的策略来增强放流鱼类的反捕食能力, 以提高增殖放流的成功率^[30]。除自身的反捕食能力外, 水产动物的防御行为还会受到环境的影响, 如轻微的海洋酸化情况(pH7.8)将增强厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)的空间分布(集群行为)防御能力^[31]。

在渔业生产实践中, 对于水产动物防御行为的调控主要也是从其环境影响因素着手。例如对于养殖初期的幼苗, 通过在养殖环境中设置庇护所的方式增强其防御能力, 减弱水产动物在幼苗阶段所受到的捕食胁迫, 提高幼苗成活率, 进而增加养殖效益。

自残行为 自残是指生物同类(种)之间相互残杀(食)的一种行为^[32], 它广泛存在于水产动物中。鱼类的自残行为按照不同的分类依据可进行不同的划分。按被残食者的发育阶段可分为未孵化阶段的残食和孵化后的残食; 按残食者和被残食者的遗传关系可分为残食后代、同胞相残和无亲缘个体相残; 按残食者和被残食者的年龄关系可分为同龄个体相残和异龄个体相残(“大鱼吃小鱼”)^[33]。残食现象的行为模式类似于捕食, 但与捕食也存在显著的差异。在水产动物特别是鱼类中, 根据最适觅食理论(Optimal Foraging Theory), 捕食者会权衡消耗和获得的能量, 并总是倾向于选择能够使其获得最大净能量的饵料^[34]; 而在残食现象中, 残食者会优先选择体积较小的个体^[35]。自残现象主要发生于水产动物的幼苗阶段, 是影响幼苗成活率的主要因素。

影响自残的因素主要包括水产动物个体和养殖条件两个方面。从水产动物个体角度分析, 个体大小差异是最突出的影响因素^[36]。除个体大小差异外, 幼苗之间的残食还与所处的生长阶段有关, 如全长1.1—2.7 cm的大口鲶(*Silurus meridionalis* Chen)和9.8—24.9 mm的红鳍东方鲀(*Takifugu rubriges*)苗种相残最严重^[37, 38]。从养殖条件角度分析, 养殖密度^[39]、光照^[40]、温度^[41]、盐度^[42]、溶氧^[43]和饵料投喂^[44-46]等都会对水产动物的自残行为造成影响。

在渔业生产过程中要尽力避免自残现象的发生, 减少由自残带来的损失。对于抑制养殖群体中的自残现象, 有学者从水产动物自身着手, 通过种质改良的方式来减少自残行为的发生^[47]。但现有措施多是从环境调控的角度入手, 根据养殖品种的不同可以合理地采取以下措施: 按个体大小进行分级培育和养殖、选择合理的投喂方式(饱食投喂、合理控制投喂频率、均匀投喂、适当投喂活饵和选取粒径合适的干饲料)、确定养殖品种对光的偏好性、清除群体中明显的残食者和优势个体、避免选择生长快速的个体作为种苗和合理控制养殖密度等^[48]。

领域行为 领域行为是指动物对于某一特定空间的占有和保护, 在这一空间内有所需要的生存资源, 这种行为一般具有严重的排他性。水产动物的领域行为主要表现为对生存环境的选择。如克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)在选择生存环境时偏好黑暗和透气较好的环境^[49]; 12—25日龄的黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)稚鱼喜好栖息于泥土底质^[50]; 罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)在日常摄食和生活时偏好水平底质, 而在准备蜕皮和蜕皮阶段偏好有一定倾斜度的底质^[51]。

水产动物领域行为研究有助于渔业生产过程中适宜生境的构建。研究发现生境中的角落数对克氏原螯虾的生长有影响, 且当角落数: 虾数=1—1.2:1时克氏原螯虾的生长状况较好^[52]。角落数过少, 螯虾之间会因为争夺栖息地而发生争斗, 而当角落空间数过多时, 螯虾又会因为争夺及维持和占有更多的空间资源而加大能量消耗, 对其生长状况产生负面影响。因此在克氏原螯虾的养殖特别是室内的集约化养殖过程中, 可以考虑方形的养殖设施, 并根据克氏原螯虾的养殖密度和数量在其中适量贴壁添加砖块等可以增加角落数的工具, 借此增加克氏原螯虾的栖息地或隐蔽场所, 促进其生长。克氏原螯虾存在先期领域所有权现象。在同一养殖环境中, 若两批克氏原螯虾同时进入该环境, 那

么它们就会通过格斗分配初始领域权, 格斗强度相对较弱; 但如果两批虾分先后进入该环境, 那么原居虾与入侵虾因为争夺领域而发生的格斗就会十分剧烈^[53]。由此在克氏原螯虾的养殖中, 宜选用“同步放苗”而非“异步放苗”的策略。

繁殖行为 繁殖行为是生物为延续种族所进行的产生后代的生理过程, 是涉及繁殖的各种行为的统称, 包括异性识别、求偶、交配、孵卵和对后代的哺育等一系列的复杂行为。研究水产动物的繁殖行为, 旨在了解其繁殖行为特性及各种环境因子对繁殖行为的影响, 进而在渔业生产实践中加以利用, 特别是对于水产动物人工苗种繁育条件优化、繁殖场所构建和亲本选择等提供理论和方法上的指导。研究发现, 在一个繁殖群体中, 雄性金乌贼(*Sepia esculenta*)的规格和数量会影响到求偶竞争和交配行为, 当小规格雄性的数量逐渐增多时, 会导致大规格雄性成功交配的次数逐渐减少^[54], 因此在金乌贼的人工苗种繁育过程中, 对于亲本的规格和雌雄比例要进行合理的选择与搭配, 以提高繁殖效率。通过繁育环境因子的调控和饵料的改性等措施来调节水产动物的繁殖行为也是目前研究和应用的重点, 如通过光照、温度和盐度的联合调节增加阿根廷牙鲆(*Paralichthys orbignyanus*)的产卵次数^[55]; 以及通过在饲料中添加南极磷虾粉(Antarctic krill meal)提高凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)的产卵率, 强化其产卵行为^[56]。

1.2 诱发性行为

趋性 趋性是指生物由于外界条件变化而产生的一种具有方向性的运动。关于水产动物的趋性, 应用最多的是鱼类对于光和声的趋性, 且主要应用于捕捞渔业中, 也就是所谓的“光诱捕鱼”和“声诱捕鱼”。

目前对于光诱捕鱼的研究主要集中在光的选择上, 包括光照强度和光色。不同鱼类对光照强度和光色的趋性存在较大的差异。研究表明在4种光照强度(200、900、1800和2100 lx)下的5种光色(红、白、橙、绿和蓝)中, 眼斑拟石首鱼(*Sciaemops ocellatus*)对中强度的橙光和红光表现出正趋性, 对其他各光强和光色均表现出负趋性^[57]; 而瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachelli*)在光照强度为0—10 lx的区域中出现的次数明显多于其他光照强度(10—30、100—200和700—800 lx), 鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)在白光和蓝光区域出现的次数明显高于其他区域(红光和绿光区域)^[58], 因此在捕捞中可利用白炽灯和蓝色灯光实现对鲢的诱捕, 利用强光驱赶躲藏在藏匿处的瓦氏黄颡鱼, 提高捕

捞率。

声诱捕鱼利用的原理是某些鱼类对特定波段和频率声音的趋向性。声诱鱼类实验中所用的声源主要为: 人工合成音(正弦波、矩形波和脉冲音等)和生物噪声。张沛东等^[59]结合投饵用音响作为发声源来驯化鲤(*Cyprinus carpio*)和草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*), 发现鲤和草鱼对400 Hz正弦波连续音反应敏感, 经过一段时间的驯化后, 两者的平均聚鱼率均可达到95%以上。

应激行为 应激是动物机体动态平衡受到威胁或扰乱的一种状态^[60]。导致应激反应发生的原因称为应激源, 使得水产动物发生应激反应的原因主要来自养殖环境的变化。如当养殖水体中的溶氧偏低时, 刀额新对虾(*Metapenaeus ensis*)便能感知并加以回避, 游向富氧水域^[61]。南方鲇(*Silurus meridionalis* Chen)仔鱼在饥饿状态下存在吞食气泡的现象^[62]。

在渔业生产实践中应尽量规避应激的发生, 一般的应激会导致水产动物出现非正常行为, 严重的应激甚至会导致应激性疾病的发生。在如今高密度和集约化的养殖背景下, 非自然状态下的生存环境可能更容易导致水产动物的应激, 可通过创造良好的生存环境、保持水质清新和合理投喂饲料等措施来减少, 甚至避免应激的产生, 提高水产动物福利, 提升养殖效益。

病理性行为 病理性行为是指水产动物感染病害后, 从行为层面所作出的一定程度的反应, 主要表现为运动方式的异常和体色的变化等。如鲈鱼(*Lateolabrax japonicus*)鱼苗感染病毒性神经坏死病(Viral nerve necrosis, VNN)后会出现自转、狂游和侧游等非正常行为^[63]; 大肠埃希氏菌(*Escherichia coli*)的感染会引起虹鳟鱼体色变黑^[64]。水产动物病害的处理, 主要是要找准病因, 然后再采取相应的应对措施。其中就涉及病原的分离与鉴定, 虽准确性高, 但往往耗时较长, 多应用于病害研究, 在渔业生产实践中, 利用行为学指标来开展对水产动物病害的初步鉴定, 则更为简单、实用和有效。但目前病理性行为研究大多是基于实际养殖过程中的经验观察, 尚未形成统一的标准。

2 水产动物行为间的相互影响

水产动物的行为存在很高的多样性, 每种行为都有着特定的生理意义, 是水产动物表现生命过程的一种特定方式。不同的两种或多种行为, 及同种行为的不同类型之间可能会存在着行为间的相互影响, 这种相互影响甚至可能存在于不同物种的同

种或不同种行为之间,即水产动物行为间的相互影响主要涉及单个物种的群体行为或多个物种的种间行为这两个层面。例如,捕食者之间的合作捕食较单个捕食者的单独捕食具有更高的捕食效率^[65-67]。Foster^[65]发现单尾鹦嘴鱼(*Leptoscarus vaigiensis*)或濑鱼(*Thalassoma lucasanum*)很难侵入厚唇雀鲷(*Cheiloprion labiatus*)的领地获得食物,但当多尾协作同时进攻时能轻易打败厚唇雀鲷的防卫,从而轻松进入领地获取厚唇雀鲷的卵和领地内的藻类。相似的现象同样出现在Tanganyika湖,入侵鱼类通过聚群合作击败带纹岩丽鱼(*Petrochromis fasciolatus*)的防护以获取鱼卵^[66]。李为^[67]研究鳊(*Siniperca chuatsi*)对鲫(*Carassius auratus*)的捕食行为和捕食效率,发现幼鳊对大个体鲫往往采取联合捕食的策略,合作捕食显著提升了鳊对鲫的捕食成功率,而鲫在面对多个捕食者时呈现出更多的集群反捕食行为。

在渔业生产实践中,为了获得更高的养殖效益,会通过人为调控养殖条件来促进或规避水产动物的某一行为,如促进摄食行为,规避格斗和自残行为。但有时因为条件的限制,无法做到对某种行为的直接调控,此时就可以利用行为之间的相关性,通过直接调控一种行为而实现对另一种行为的间接调控。如在克氏原螯虾中存在一种“群体协同习性”,即当养殖水体中具有格斗行为的动物只有克氏原螯虾时,螯虾个体之间的格斗残杀行为会十分剧烈,而当同一养殖水体中存在多种具有格斗行为的不同种动物如河蟹(*Eriocheir sinensis*)时,那么克氏原螯虾的种内格斗就会减少,转而进行种间格斗。即通过调控克氏原螯虾与其他水产动物的种间格斗从而间接调控克氏原螯虾的种内格斗,尽量避免克氏原螯虾种内格斗带来的损失。

目前针对水产动物行为间接调控的研究或应用实例很少,主要是因为目前的调控只能做到“定性”,很难做到“定量”,无法达到稳定的调控效果,后期研究需更加注重行为调控与生理指标测定相结合,进而达到更为精确的调控效果。

3 影响水产动物行为的主要因素

影响水产动物行为的因素可以分为两大类:内部因素和外部因素。内部因素主要指遗传因素,例如大麻哈鱼(*Oncorhynchus keta*)的生殖洄游就是受遗传因素的影响。外部因素可分为环境因素和人为因素,环境因素主要可分为三种:物理环境、化学环境和生物环境;人为因素主要体现在管理^[68]。由于内部因素具有很强的物种特异性,所以此处主

要针对外部因素展开论述。

3.1 物理环境

物理环境是自然环境的一部分,主要包括热环境、光环境、声环境、振动环境、电磁环境和辐射环境等。其中对水产动物行为影响较大主要有:(1)温度:如在较高的水温下,斑点叉尾鲷(*Ictalurus punctatus*)的摄食行为更为强烈^[69]。(2)光照:如Gao等^[70]在研究光色对皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)运动能力的影响时发现皱纹盘鲍在黑色、红色和橙色光下的爬行速度要比在短波长的绿色、青色、蓝色和紫色光慢,说明皱纹盘鲍更倾向于黑色、红色和橙色的环境,但却回避短波长的绿色、青色、蓝色和紫色光环境。(3)溶氧:如较高的溶氧水平会增强斑点叉尾鲷的摄食行为^[69]。(4)水体浊度:如水体浊度会影响白梭吻鲈(*Sander lucio-perca*)对浮游动物的摄食选择,水体浊度越高,白梭吻鲈越倾向于摄食较大的浮游动物^[71]。

3.2 化学环境

水产动物所处化学环境的胁迫主要来自人为导致的自然环境污染及人工养殖条件下环境管理不善所导致的水质恶化。产生胁迫的化学因素主要包括:(1)盐度:例如Kawamura等^[42]的研究表明在一定范围内,水体盐度的降低会减弱革胡子鲶(*Clarias gariepinus*)的自残行为。(2)氨氮浓度:例如氨氮胁迫下凡纳滨对虾的夜间活动水平会明显下降^[72]。(3)重金属:例如重金属汞污染会导致蓝蟹(*Callinectes sapidus* Rathbun)的摄食能力减弱^[73]。(4)化学药剂:在由水产动物和水生植物(如水稻、茭白等)组成的共生养殖系统中,农药的使用可以对植物病虫害起到一定的防控作用,但过高的浓度和使用频次也会引起水产动物非正常行为的发生。吴雷明等^[74]研究了3种酰胺类除草剂(乙草胺Etochlor、丙草胺Proxymchlor和丁草胺Butochlor)对克氏原螯虾的毒性作用,结果发现随着暴露时间和除草剂浓度的增加,克氏原螯虾侧躺,步行足和游泳足的活动频率会降低,最终死亡。

3.3 生物环境

水产动物所处生物环境的胁迫主要来自捕食者的捕食压力及同种和异种生物之间对于资源的竞争及其所引起的一系列不良影响。例如捕食胁迫会引起中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)行为模式的改变^[75];在大西洋鲑(*Salmo salar*)的种内格斗中,经过初次格斗后再次碰面的个体,初次格斗的失败者会通过体色变暗来表示对胜利者的一种屈服,以此来避免不必要的战斗并将受伤的风险降至最低^[76]。

3.4 管理因素

管理因素主要来自人为控制对养殖系统的影响,包括养殖模式的构建、养殖密度的选择和饵料的投喂(投喂方式、投喂频次等)等。例如增大养殖密度会加剧罗氏沼虾的攻击行为^[68];增加投喂频次,凡纳滨对虾的活动水平和游走距离会显著增大^[68]。

4 总结与展望

水产动物行为学的研究在人工养殖、渔业资源保护与利用和捕捞渔业等领域意义重大,应注重基础研究与实际应用相结合。目前的水产动物行为学研究与应用不论是在广度还是在深度上都得到了很大程度的提高,但在研究方法与内容上仍有需要改进的地方。

4.1 行为监测

动物的行为通常是一个连续的过程,由一连串的动作所组成。一种行为从发生到结束可能需要经历漫长的过程,也可能转瞬即逝。在针对水产动物行为的基础研究中,特别是在实验室条件下,为获得完整而准确的信息,行为的监测是必不可少的。在生产实践中亦是如此,为保证水产动物的健康及最终的养殖效益,需要时刻掌握水产动物的生活状态,特别是在非自然条件的工厂集约化养殖模式下,养殖系统的自我调节能力较差,非自然状态下的养殖环境使得水产动物的应激反应更易产生,因此行为监测显得尤为重要。

4.2 行为量化

动物静止多长时间才能被称为是静止?移动多远的距离才能称之为移动?回答这些问题都需要涉及行为的量化,而目前对于行为量化的研究十分薄弱,针对水产动物行为的定义大多停留在定性的层面,很大程度上阻碍了同一研究领域之间的学术交流。行为量化的最终目的是实现在行为学研究中相关标准的制定,相同领域的不同研究人员在开展行为学研究时,采取的实验方法及使用的实验装置难免会存在差异,再加上行为描述的主观性,使得学术交流十分困难,如果能够针对水产动物的某些行为特征进行数值或者等级上的量化,那么就有助于标准的制定及统一,促进行为学研究的进一步发展。

另外,将行为量化与行为监测相结合,建立起针对水产动物病害的预警机制应成为未来行为学研究的一项重点内容。例如当水产动物发生疾病时,水产动物的运动状态、体色和摄食能力等特征都会发生偏离自然状态的变化,若利用这些特征,

将不同的行为加以量化,并设定一定的阈值,结合视频监控技术,就能够及时发现水产动物的非正常状态并进行预警,提醒渔业从业人员作出相应的应对措施,则可及早地控制住病害的扩散并最大限度地降低由于病害带来的经济损失,这一举措在设施渔业中具有很高的利用价值。

4.3 生境模拟与营造

生境模拟的方法比较适用于在对水产动物行为方式及特征缺乏认识与了解的情况下开展初步的行为学研究,实现行为的定性,特别是对于行为的人为调控,例如研究各种环境因子,如盐度、温度和水体浑浊度等对水产动物行为的影响,应用价值较高。现有的室内行为学研究,为了实现条件的精确可控,大多忽略了水产动物在自然环境中的生存状态,缺少了自然环境中生物因素和非生物因素对水产动物带来的影响,所以研究结果仅能作为参考,特别是对于自然环境中的水产养殖业,不具备太强的实用性。未来应该更加注重生境模拟与营造的研究,实现水产动物室内生活的“半野生状态”,进而在可控条件下研究水产动物最接近自然状态下的行为。

4.4 注重水产动物在养殖设施中的行为研究

为应对水资源与土地资源的匮乏,同时减少因水产养殖带来的水体污染和生态环境破坏,设施渔业的规模不断扩大。许多养殖品种因为长时间的驯化已经适应了非自然条件下的生存环境,行为模式和特征也可能会发生相对自然条件下的偏离。研究水产动物在养殖设施中的行为特征,特别是对水产动物在自然条件下和养殖设施中的行为差异进行比较,及两种环境下的行为差异对养成水产动物可能带来的品质影响进行深入地研究,能够更好地为设施渔业服务,促进设施渔业的进一步发展,从而在一定程度上缓解传统水产养殖业对自然环境造成的负面影响。

4.5 注重新方法和新设备的研发

水产动物行为学研究,主要目的是为渔业保护与利用服务。在研究中要尽可能获得精确的信息和数据,从而得出可靠的结论。基于直接观察的行为学研究不可避免地会带入主观因素,还会影响水产动物的自然状态,进而影响到研究结果的准确性,因而迫切需要规范和标准的研究方法、实时和智能的研究设备。未来水产动物行为学研究新方法和新设备的研发,应当注重方法的科学性和实用性相结合、设备的实时性和智能化并重,为水产动物行为学研究及其在渔业中的应用提供理论基础和技术支撑。

参考文献:

- [1] Zhang P D, Zhang X M, Li J. Research advances in behavioral ecology of penaeid shrimp II. Effects of environmental factors on behavior of penaeid shrimps [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(2): 340-344. [张沛东, 张秀梅, 李健. 对虾行为生态学研究进展 II. 环境因子对对虾行为习性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2006, **17**(2): 340-344.]
- [2] Curtis D L, Jensen E K, McGaw I J. Behavioral influences on the physiological responses of *Cancer gracilis*, the graceful crab, during hyposaline exposure [J]. *Biological Bulletin*, 2007, **212**(3): 222-231.
- [3] Zhang D. Applications of aquatic animal behavior in aquaculture [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, **37**(10): 1591-1600. [张东. 水生动物行为研究及其在水产养殖中的应用简述 [J]. *水产学报*, 2013, **37**(10): 1591-1600.]
- [4] He P G, Wardle C S. Studies on fish swimming I. Swimming kinematics of three species of marine fishes [J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 1989, **19**(2): 111-118. [何平国, Wardle C S. 鱼类游泳运动的研究 I. 三种海洋鱼类游泳的运动学特征 [J]. *青岛海洋大学学报*, 1989, **19**(2): 111-118.]
- [5] Pan Y, Zhang L B, Lin C G, *et al.* Influence of flow velocity on motor behavior of sea cucumber *Apostichopus japonicus* [J]. *Physiology & Behavior*, 2015(144): 52-59.
- [6] Wang S. Influence of losing claws on the *Procambarus clarkii* [D]. Nanjing: Nanjing University, 2018: 43-49. [王山. 断螯对克氏原螯虾的影响 [D]. 南京: 南京大学, 2018: 43-49.]
- [7] Yu X M, Cui W D, Chen L, *et al.* Effects of water temperature, salinity, and dissolved oxygen on the swimming ability of Japanese pufferfish, *Takifugu rubripes* juveniles [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, **24**(3): 543-549. [于晓明, 崔闻达, 陈雷, 等. 水温、盐度和溶氧对红鳍东方鲀幼鱼游泳能力的影响 [J]. *中国水产科学*, 2017, **24**(3): 543-549.]
- [8] Jiang Q, Huang Y P, Yuan X, *et al.* Effects of fatigue and temperature on the swimming performance and metabolic rate of juvenile silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) [J]. *Journal of Hydroecology*, 2016, **37**(6): 89-94. [蒋清, 黄应平, 袁喜, 等. 不同温度下重复疲劳运动对鲢幼鱼游泳能力及代谢率的影响 [J]. *水生态学杂志*, 2016, **37**(6): 89-94.]
- [9] McFarlane W J, Cubitt K F, Williams H, *et al.* Can feeding status and stress level be assessed by analyzing patterns of muscle activity in free swimming rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum)[J]? *Aquaculture*, 2004, **239**(1-4): 467-484.
- [10] Kristiansen T S, Ferno A, Holm J C, *et al.* Swimming behaviour as an indicator of low growth rate and impaired welfare in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) reared at three stocking densities [J]. *Aquaculture*, 2004, **230**(1-4): 137-151.
- [11] Gao X L, Zhang M, Zheng J M, *et al.* Effect of LED light quality on the phototaxis and locomotion behaviour of *Haliotis discus hannai* [J]. *Aquaculture Research*, 2016, **47**(1): 3376-3389.
- [12] O'Connor T, Whittall D. Linking hypoxia to shrimp catch in the northern gulf of Mexico [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2007, **54**(4): 460-463.
- [13] Zhang P D. Experimental studies on the behavior and physio-ecology of penaeid shrimps [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2006: 3-7. [张沛东. 对虾行为生理生态学的实验研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2006: 3-7.]
- [14] Brown J A, Wiseman D, Kean P. The use of behavioural observations in the larviculture of cold-water marine fish [J]. *Aquaculture*, 1997, **155**(1-4): 297-306.
- [15] Wang X J. Study on physiological and ecological response strategies of swimming crab (*Portunus trituberculatus*) to autotomy [D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2019: 8-18. [王绪杰. 三疣梭子蟹应对附肢自切的生理生态响应策略研究 [D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2019: 8-18.]
- [16] Huang J H. Effects of light illumination on the behavior and growth of juvenile hybrid pacific abalone [J]. *Fishery Modernization*, 2016, **43**(4): 33-37. [黄建辉. 光照强度对皱纹盘鲍杂交鲍幼鲍行为和生长的影响 [J]. *渔业现代化*, 2016, **43**(4): 33-37.]
- [17] Tran-Duy A, van Dam A A, Schrama J W. Feed intake, growth and metabolism of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in relation to dissolved oxygen concentration [J]. *Aquaculture Research*, 2012, **43**(5): 730-744.
- [18] Li J, Sun X T, Zhao F Z. Observation on effects of temperature and dissolved oxygen on ingestion of *Penaeus chinensis* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1998, **17**(4): 333-336. [李健, 孙修涛, 赵法箴. 水温和溶解氧含量对中国对虾摄食影响的观察 [J]. *水产学报*, 1998, **17**(4): 333-336.]
- [19] Liu H Y, Zhang S, Xing K, *et al.* The effect of salinity on survival, food intake, and burrowing behavior in post-settlement mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria* [J]. *Marine Sciences*, 2016, **40**(11): 121-128. [刘海映, 张嵩, 邢坤, 等. 盐度对口虾蛄仔虾摄食、存活和掘穴的影响 [J]. *海洋科学*, 2016, **40**(11): 121-128.]
- [20] Monk J, Puvanendran V, Brown J A. Do different light regimes affect the foraging behaviour, growth and survival of larval cod (*Gadus morhua* L.)[J]? *Aquaculture*, 2006, **257**(1-4): 287-293.
- [21] Li Y Q. The Agonistic behavior of *Marsupenaeus japonicus* and its relationship with temperature [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2014, **42**(8): 231-232. [李玉全. 日本囊对虾的争胜行为及其与温度的关系 [J]. *江苏农业科学*, 2014, **42**(8): 231-232.]
- [22] Li Y, Li X D. Progress on aggressive behavior in Crustaceans: a review [J]. *Fisheries Science*, 2019, **38**(3): 428-434. [李艺, 李晓东. 甲壳动物攻击行为的研究进展 [J]. *水产科学*, 2019, **38**(3): 428-434.]
- [23] Su X P, Liu J J, Wang F, *et al.* Effect of temperature on agonistic behavior and energy metabolism of the swimming crab (*Portunus trituberculatus*) [J]. *Aquaculture*,

- 2020(516): 734573.
- [24] Laranja J L Q Jr, Quinitio E T, Catacutan M R, *et al.* Effects of dietary L-tryptophan on the agonistic behavior, growth and survival of juvenile mud crab *Scylla serrata* [J]. *Aquaculture*, 2010, **310**(1-2): 84-90.
 - [25] Harlioglu M M, Harlioglu A G, Yonar S M, *et al.* Effects of dietary l-tryptophan on the agonistic behavior, growth, and survival of freshwater crayfish *Astacus leptodactylus* Eschscholtz [J]. *Aquaculture International*, 2014, **22**(2): 733-748.
 - [26] Zhao Y C, Qin H, Li Y Q, *et al.* Effects of stocking density and food types on growth and agonistic behavior in pacific white leg shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2016, **29**(3): 44-48. [赵玉超, 秦浩, 李玉全, 等. 密度和饲料种类对凡纳滨对虾 *Litopenaeus vannamei* 争胜行为和生长的影响 [J]. *水产学杂志*, 2016, **29**(3): 44-48.]
 - [27] Qin H, Wang R J, Lai S M, *et al.* Effects of stocking density and food on agonistic behavior of *Marsupenaeus japonicus* [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2015, **36**(4): 105-108. [秦浩, 王仁杰, 来守敏, 等. 养殖密度、饵料种类和丰度对日本囊对虾(*Marsupenaeus japonicus*)争胜行为的影响 [J]. *渔业科学进展*, 2015, **36**(4): 105-108.]
 - [28] Qin H, Li Y Q. The Effects of Stocking Density and food on agonistic behavior and growth performance in *Fenneropenaeus chinensis* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2014, **45**(4): 834-838. [秦浩, 李玉全. 生存密度和饵料对中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)争胜行为和生长性能的影响 [J]. *海洋与湖沼*, 2014, **45**(4): 834-838.]
 - [29] Shang Y C. Defensive behavior of animals [J]. *Bulletin of Biology*, 1999, **34**(6): 8-11. [尚玉昌. 动物的防御行为 [J]. *生物学通报*, 1999, **34**(6): 8-11.]
 - [30] Ren K Y, Shen X J, Wang M Y, *et al.* Wild training of captive *Spinibarbus denticulatus* juveniles [J]. *South China Fisheries Science*, 2020, **16**(3): 18-24. [任开元, 沈修俊, 王明云, 等. 人工饲养倒刺鲃幼鱼的野化训练 [J]. *南方水产科学*, 2020, **16**(3): 18-24.]
 - [31] Zhao X G. Studies on the effects of ocean acidification on physical and behavioral defense of thick shell mussel *Mytilus coruscus* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2017: 77-98. [赵信国. 海洋酸化对厚壳贻贝物理与行为防御的影响研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2017: 77-98.]
 - [32] Liu H J, Guan S G, Yu D D, *et al.* Research on the cannibalism in teleost fish [J]. *Marine Science Bulletin*, 2010, **29**(5): 594-599. [刘洪军, 官曙光, 于道德, 等. 鱼类自残行为研究进展 [J]. *海洋通报*, 2010, **29**(5): 594-599.]
 - [33] Smith C, Reay P. Cannibalism in teleost fish [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1991, **1**(1): 41-64.
 - [34] Gill A B. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation [J]. *Journal of Fish Biology*, 2003(63): 105-116.
 - [35] Hseu J R, Shen P S, Huang W B, *et al.* Logistic regression analysis applied to cannibalism in the giant grouper *Epinephelus lanceolatus* fry [J]. *Fisheries Science*, 2007, **73**(2): 472-474.
 - [36] Krol J, Dlugonski A, Blazejewski M, *et al.* Effect of size sorting on growth, cannibalism, and survival in Eurasian perch *Perca fluviatilis* L. post-larvae [J]. *Aquaculture International*, 2019, **27**(4): 945-955.
 - [37] Wang D M, Wang W X. The factors affecting cannibalism in *Takiugu rubriges* young fish [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, **28**(29): 142-146. [王东梅, 王维新. 红鳍东方鲀幼鱼相互残食的因子研究 [J]. *中国农学通报*, 2012, **28**(29): 142-146.]
 - [38] Zou G W, Luo X Z, Pan G B. Studies on the cannibalism among *Silurus meridionalis* larvae [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2001, **8**(2): 55-58. [邹桂伟, 罗相忠, 潘光碧. 大口鲶苗种同类相残的研究 [J]. *中国水产科学*, 2001, **8**(2): 55-58.]
 - [39] Hans R, Schloesser R, Brennan N, *et al.* Effects of stocking density on cannibalism in juvenile common snook *Centropomus undecimalis* [J]. *Aquaculture Research*, 2020, **51**(2): 844-847.
 - [40] Britz P J, Pienaar A G. Laboratory experiments on the effect of light and cover on the behaviour and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) [J]. *Journal of Zoology*, 1992, **227**: 43-62.
 - [41] Greszkiewicz M, Fey D P. Positive temperature effects on the initiation and intensity of cannibalistic behaviour of larval pike, *Esox lucius* L. Is cannibalism reflected in otolith fluctuating asymmetry[J]? *Hydrobiologia*, 2020, **847**(14): 3139-3152.
 - [42] Kawamura G, Bagarinao, T, Yong A S K, *et al.* Optimum low salinity to reduce cannibalism and improve survival of the larvae of freshwater African catfish *Clarias gariepinus* [J]. *Fisheries Science*, 2017, **83**(4): 597-605.
 - [43] Leu M Y, Tai K Y, Meng P J, *et al.* Embryonic, larval and juvenile development of the longfin batfish, *Platax teira* (Forsskal 1775) under controlled conditions with special regard to mitigate cannibalism for larviculture [J]. *Aquaculture*, 2018(493): 204-213.
 - [44] Kumar P, Kailasam M, Sethi S N, *et al.* Effect of dietary L-tryptophan on cannibalism, growth and survival of Asian seabass, *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) fry [J]. *Indian Journal of Fisheries*, 2017, **64**(2): 28-32.
 - [45] Krol J, Zakes Z. Effect of dietary L-tryptophan on cannibalism, survival and growth in pikeperch *Sander lucioperca* (L.) post-larvae [J]. *Aquaculture International*, 2016, **24**(2): 441-451.
 - [46] Chang Y H, Lin Y H, Hsieh C H, *et al.* *Aurantiochytrium* dietary supplements reduce intra-cohort cannibalism among orange-spotted groupers (*Epinephelus coioides*) by modulating brain 5-HT and serum cortisol [J]. *Aquaculture*, 2019(502): 202-211.
 - [47] Olufeagba S O, Okomoda V T. Cannibalism and performance evaluation of hybrids between *Clarias batrachus* and *Clarias gariepinus* [J]. *Croatian Journal of Fisheries*, 2016, **74**(3): 124-129.
 - [48] Hecht T, Pienaar A G. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture [J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1993, **24**(2): 246-261.
 - [49] Tang J Q, Song S L, Pan J L, *et al.* The preference to artificial caves by *Procambarus clarkii* [J]. *Fisheries Sci-*

- ence, 2004, **23**(5): 26-28. [唐建清, 宋胜磊, 潘建林, 等. 克氏原螯虾对几种人工洞穴的选择性 [J]. 水产科学, 2004, **23**(5): 26-28.]
- [50] Liu Q S. Study on behavior of yellow catfish larvae, *Pelteobagrus fulvidraco* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016: 25-28. [刘全圣. 黄颡鱼仔稚鱼行为学研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2016: 25-28.]
- [51] McCallum M L, Weston S D, Tilahun Y. Angular substrate preference and molting behavior in the giant river prawn, *Macrobrachium rosenbergii* and its implications for cannibalism management [J]. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 2019(99): 7-11.
- [52] Wang X T, Cheng C, Huang C. Relationship between corner space and living conditions in red swamp crawfish (*Procambarus clarkii*) [J]. *Fisheries Science*, 2010, **29**(6): 348-351. [王雪婷, 程琛, 黄成. 角落空间与克氏原螯虾生活状况的关系 [J]. 水产科学, 2010, **29**(6): 348-351.]
- [53] Wang C L, Gao Q Y, Tang J Q, et al. Phenomena and application of territory ownership in red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in aquaculture [J]. *Fisheries Science*, 2015, **34**(2): 118-121. [王陈路, 高倩影, 唐建清, 等. 克氏原螯虾领域占有现象的研究及其在养殖中的应用 [J]. 水产科学, 2015, **34**(2): 118-121.]
- [54] Bai Q Q, Zhang D X, Wang L L, et al. Effects of male size on the reproductive behavior and competition of *Sepia esculenta* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, **27**(2): 147-157. [柏青青, 张东雪, 王林龙, 等. 金乌贼雄性规格和社群数量对求偶与交配行为的影响 [J]. 中国水产科学, 2020, **27**(2): 147-157.]
- [55] Boccanfuso J J, Abud A E O, Berrueta M. Improvement of natural spawning of black flounder, *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1839) by photothermal and salinity conditioning in recirculating aquaculture system [J]. *Aquaculture*, 2019(502): 134-141.
- [56] Zhang Y L, Kong J, Liang M Q, et al. Effect of antarctic krill meal in diet on the fecundity of *Litopenaeus vannamei* broodstocks in nutrient enrichment phase [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2017, **47**(6): 69-77. [张玉玲, 孔杰, 梁萌青, 等. 饲料中添加南极磷虾粉对营养强化阶段凡纳滨对虾亲虾产卵的影响 [J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2017, **47**(6): 69-77.]
- [57] Wang P, Gui F K, Wu C W, et al. Effects of illumination conditions on the distributing and feeding of *Sciaemops ocellatus* [J]. *South China Fisheries Science*, 2009, **5**(5): 57-62. [王萍, 桂福坤, 吴常文, 等. 光照对眼斑拟石首鱼行为和摄食的影响 [J]. 南方水产, 2009, **5**(5): 57-62.]
- [58] Bai Y Q, Wang X, Liu D F, et al. The preferable light intensity and color for darkbarbel catfish and silver carp [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, **38**(2): 216-221. [白艳勤, 王雪, 刘德富, 等. 瓦氏黄颡鱼和鲢对光照强度和颜色的选择 [J]. 水生生物学报, 2014, **38**(2): 216-221.]
- [59] Zhang P D, Zhang G S, Zhang X M, et al. Attraction effect of Acoustic taming on *Cyprinus carpio* and *Ctenopharygodon idellus* [J]. *Journal of Jimei University* (Natural Science), 2004, **9**(2): 110-115. [张沛东, 张国胜, 张秀梅, 等. 音响驯化对鲤鱼和草鱼的诱引作用 [J]. 集美大学学报(自然科学版), 2004, **9**(2): 110-115.]
- [60] Xu J Y. Behavioral responses of tilapia (*Oreochromis niloticus*) to acute stress monitored by computer vision [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2005: 7-8. [徐建瑜. 基于计算机视觉的急性应激条件下尼罗罗非鱼的行为研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2005: 7-8.]
- [61] Wu R S S, Lam P K S, Wan K L. Tolerance to, and avoidance of, hypoxia by the penaeid shrimp (*Metapenaeus ensis*) [J]. *Environmental Pollution*, 2002, **118**(3): 351-355.
- [62] Song Z B, He X F. Changes of morphology and behavior in *Silurus meridionalis* larvae during starvation [J]. *Journal of Southwest China Normal University* (Natural Science Edition), 1998, **23**(4): 97-101. [宋昭彬, 何学福. 饥饿状态下南方鲃仔鱼的形态和行为变化 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 1998, **23**(4): 97-101.]
- [63] Chen H, Fang C J, Xiao Y, et al. Diagnosis and control of viral nervous necrosis in bass [J]. *China Animal Health Inspection*, 2019, **36**(1): 92-95. [陈晖, 方成俊, 肖颖, 等. 鲈鱼病毒性神经坏死病的诊断与防治 [J]. 中国动物检疫, 2019, **36**(1): 92-95.]
- [64] Xu B H, Li W, Ge R F, et al. *Escherichia coli* as a pathogen in rainbow trout (*Oncorhynchus Mykiss*) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1993, **17**(4): 309-317. [徐伯亥, 李伟, 葛蕊芳, 等. 大肠埃希氏菌引起的虹鳟鱼病的初步研究 [J]. 水生生物学报, 1993, **17**(4): 309-317.]
- [65] Foster S A. Acquisition of a defended resource: a benefit of group foraging for the neotropical wrasse, *Thalassoma lucasanum* [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1987(19): 215-222.
- [66] Kohda M, Takemon Y. Group foraging by the herbivorous cichlid fish, *Petrochromis fasciolatus*, in Lake Tanganyika [J]. *Ichthyological Research*, 1996(43): 55-63.
- [67] Li W. Ecological studies on the stocking fishery of mandarin fish *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) in shallow lakes along the middle reach of the Yangtze River [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2011: 129-143. [李为. 长江中游浅水湖泊鳊放养渔业的生态学研究 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2011: 129-143.]
- [68] Yu H N. Effects of environmental stress on behavior, growth and physiological activity of *Macrobrachium rosenbergii* and *Litopenaeus vannamei* [D]. Guangzhou: Jinan University, 2007: 4-6. [于赫男. 环境胁迫对罗氏沼虾和凡纳滨对虾行为、生长及生理活动的影响 [D]. 广州: 暨南大学, 2007: 4-6.]
- [69] Buentello J A, Gatlin D M, Neill W H. Effects of water temperature and dissolved oxygen on daily feed consumption, feed utilization and growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) [J]. *Aquaculture*, 2000, **182**(3-4): 339-352.
- [70] Gao X L, Zhang M, Zheng J M, et al. Effect of LED light quality on the phototaxis and locomotion behaviour of *Haliotis discus hannai* [J]. *Aquaculture Research*, 2016, **47**(11): 3376-3389.
- [71] Zingel P, Paaver T. Effects of turbidity on feeding of the young-of-the-year pikeperch (*Sander lucioperca*) in fishponds [J]. *Aquaculture Research*, 2010, **41**(2): 189-197.
- [72] Zeng Q T, Yu H N, Lin X T, et al. Effects of ammonia-ni-

- trogen on locomotor performance and the energy budget of *Litopenaeus vannamei* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, **23**(1): 198-206. [曾庆婷, 于赫男, 林小涛, 等. 氮胁迫下凡纳滨对虾运动行为与能量分配模式变化 [J]. 中国水产科学, 2016, **23**(1): 198-206.]
- [73] Reichmuth J M, Roudez R, Glover T, *et al.* Differences in prey capture behavior in populations of blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) from contaminated and clean estuaries in new jersey in new jersey [J]. *Estuaries and Coasts*, 2009, **32**(2): 298-308.
- [74] Wu L M, Han G M, Wang S H, *et al.* Acute toxicity of three amide herbicides to *Procambarus clarkii* [J]. *Journal of Biosafety*, 2019, **28**(4): 301-305. [吴雷明, 韩光明, 王守红, 等. 3种酰胺类稻田除草剂对克氏原螯虾的急性毒性 [J]. *生物安全学报*, 2019, **28**(4): 301-305.]
- [75] Wu Q Y. The effect of starvation and predation on the behavior strategy of qingbo juvenile [D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2016: 19-27. [吴青怡. 饥饿和捕食胁迫对中华倒刺鲃幼鱼行为策略的影响 [D]. 重庆: 重庆师范大学, 2016: 19-27.]
- [76] O'Connor K I, Metcalfe N B, Taylor A C. Familiarity influences body darkening in territorial disputes between juvenile salmon [J]. *Animal Behaviour*, 2000(59): 1095-1101.

RESEARCH PROGRESS OF AQUATIC ANIMAL BEHAVIOR AND ITS APPLICATION IN FISHERIES

LI Wei^{1,2,3}, RONG Kuan^{1,4}, QIN Li-Rong^{1,4}, LI Wei-Wei^{1,4}, DUAN Ming^{1,2,3},
ZHANG Tang-Lin^{1,2,3} and LIU Jia-Shou^{1,2,3}

(1. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. Hubei Provincial Research Center for Integrated Rice Field Aquaculture Engineering, Wuhan 430072, China; 3. National Freshwater Fisheries Engineering Technology Research Center (Wuhan), Wuhan 430072, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The behavioral study of aquatic animals is an important research direction in the field of fishery, which has important theoretical and application value for understanding the behavioral phenotypes and functions of aquatic animals, and for improving the effect of fishery production. At this stage, the research results of aquatic animal behavior have been widely applied in aquaculture, fishery resource protection and utilization, capture fishery and other fields. In the process of aquaculture production, understanding the behavior of aquatic animals can help farmers to continuously improve and optimize the culture environment and technology, and improve the efficiency of aquaculture. In fishery fishing production, the development of fishing activities should make use of the behavioral characteristics of fishing objects to a great extent. Fishermen can arrange fishing time scientifically and choose fishing methods and equipment reasonably according to the behavior characteristics of fishing objects, so as to increase the catch. In the protection of fishery resources, reasonable artificial measures should be taken to protect and restore fishery resources according to the behavioral characteristics of aquatic animals, such as habitat selection, breeding site selection, prey selection and so on, in order to realize the sustainable utilization of fishery resources. This article reviewed the current research status of aquatic animal behavior, the main types of aquatic animal behavior, the occurrence and mechanism of each behavior, the interaction between behaviors, and the application status of behaviors in fisheries. At the same time, in view of the existing problems in current aquatic animal behavior research, the future research direction and research focus of aquatic animal behavior are proposed. We suggested that the monitoring and quantification of the behavior of aquatic animals should be further strengthened. The simulation and construction of habitats in the artificial culture environment should be pay more attention in order to better study and understand the behavior of aquatic animals in the closest natural state. We encourage more systematic research on the combination of basic theory and practical application of aquatic animal behavior. This article aims to provide reference and inspiration for research in the field of aquatic animal behavior, and to provide a theoretical reference for the application of aquatic animal behavior research results in fishery.

Key words: Aquatic animal; Primary behavior; Inducing behavior; Fishery application; Group behavior; Interspecific behavior; Behavior influencing factors