

影响尼罗罗非鱼视觉运动反应的因素*

何大仁 刘理东 郑微云

(厦门大学海洋系, 亚热带海洋研究所)

提 要

本文研究了环境照度、屏幕转速、水温、视野结构和体长等因素对尼罗罗非鱼视觉运动反应的影响, 并描述了个体、群体及单眼鱼的反应特点。结果表明: 在一定范围内, 鱼的视觉运动反应随环境照度和水温的升高而增强, 随屏幕转速和体长的增加而减弱。鱼对黑白垂直条纹的反应最好, 对倾斜条纹的反应较差, 水平条纹则不能引起明显的反应。就垂直条纹而言, 在一定范围内, 反应随条纹宽度和数量的增加而增强。个体和群体的反应无明显差异。单眼鱼反应明显弱于正常鱼, 并有显著的方向性。

关键词 尼罗罗非鱼, 视动反应, 影响因素。

许多学者曾发现, 鱼类视觉运动反应极易受到各种因素的影响 (如水温^[23]、水流^[4, 15, 23]、光照^[1, 2, 5, 7, 21]和运动视野的结构、状态及速度等^[1, 10, 13, 14, 18-20, 24]), 但迄今, 人们对这些因素尚缺乏足够的研究和认识, 在实验中对各种条件的控制也不够严格和统一, 致使某些结果出入较大。此外, 在实际应用中, 为更好地利用这一反应来控制鱼类行为, 也要求全面了解各种影响因素, 以寻求增强或减弱视觉运动反应的某些途径。因此, 本文着重研究了环境照度、屏幕转速、水温、体长和视野结构 (屏幕图形结构) 等对尼罗罗非鱼 (*Tilapia niloticus*) 视觉运动反应的影响, 分析和讨论了这些因素的影响程度、特点和原因。

材 料 与 方 法

实验鱼为当年繁殖的幼鱼、取自厦门水产学院养殖场和火烧屿养殖场, 实验前饲养于室内水池, 保持自然光照, 定期投饵, 暂养期间动物生理状态稳定, 实验时将鱼分为 0.5~2.0cm、4.0~6.0cm 和 8.0~10.0cm 三个体长组, 每次实验在一定体长范围内随机抽取, 各组实验均在不同鱼上重复 7—10 次。

实验在暗室内进行, 除不同温度外, 水温均控制在 28℃。鱼事先在水温下暂养 48 小时, 并在装置内进行 1 小时的暗适应和环境适应^[2], 实验中环境照度选取 10^{-3} 、 10^{-2} 、 10^{-1} 、 10^0 、 10^{+1} 、 10^{+2} 、 10^{+3} 和 10^{+4} lx 8 个照度级, 在每一照度水平下, 屏幕转速亦从 1.31 弧度/秒开始, 以每秒 1.31 弧度的级数递增, 每一转速屏幕均在同一方向上旋转三分钟, 并

* 本文系中国科学院科学基金资助课题。

1986 年 7 月 2 日收到。

同时观察记录鱼的反应。观察结束后,休息1分钟,转速递增一级,再以相反方向旋转,这样屏幕转向无固定,转速依次递增,直到鱼的反应消失。

对鱼的反应除作定性描述外,还用反应潜伏期、反应率、高限屏幕角速度、跟随角速度和跟随率等指标^[2],定量分析了鱼在各种条件下的反应。原始数据在微机上进行了统计学处理。

结 果

(一) 环境照度的影响

通过观察三个体长组个体及群体在不同环境照度下对2.5cm黑白等间隔垂直条纹的反应,看到罗非鱼的视动反应发生在一定照度范围内,反应强度与环境照度有密切关系。环境照度从 10^{-5} — 10^{-4} lx起,罗非鱼幼鱼便开始对旋转屏幕产生反应,随着环境照度的提高,反应逐渐增强,达到 10^{+1} — 10^{+3} lx时,反应最佳,随后,当环境照度进一步提高,反应便急剧减弱。

经过方差分析,看到环境照度对实验鱼的反应率、高限屏幕角速度和潜伏期有显著的影响,但对跟随角速度和跟随率的影响不明显。

从图1可以看出,较低照度时各组鱼的反应率都很低,随着照度的提高,反应率上升,并在 10^{-1} — 10^{+1} lx内变化率最大,随后变化率减少,在 10^{+1} — 10^{+3} lx内反应率达到最大值。此后,当照度值继续增加时,反应率便迅速下降。图2表明高限屏幕角速度的变化规律与反应率的变化规律基本相同。此外,各组鱼的潜伏期变化规律基本一致,均随环境照度升高而减小。但在最高照度时(10^{+4} lx)潜伏期有所增大(表1)。

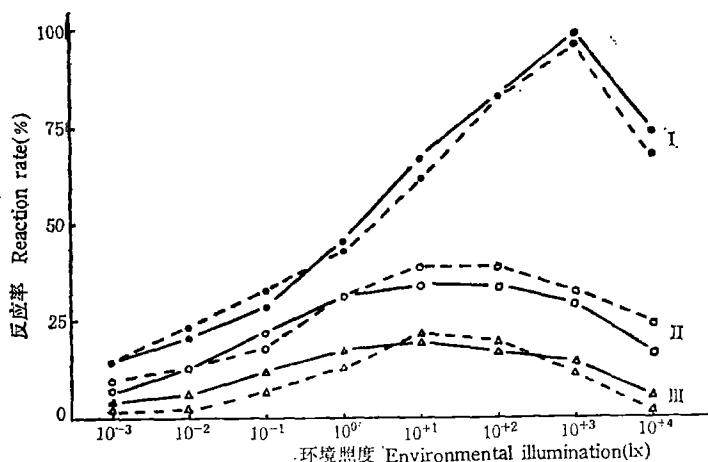


图1 三种体长组个体及群体在不同环境照度下的反应率

Fig. 1 The reaction rates of individuals and colonials of three sizegroups under different illumination.

I 0.5—2.0cm 体长组, II 4.0—6.0cm 体长组, III 8.0—10.0cm 体长组
—— 个体, - - - 群体

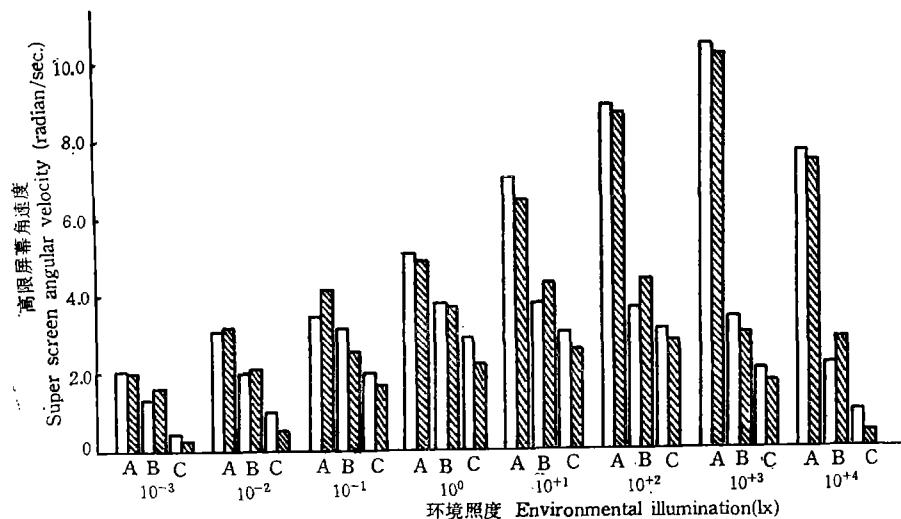


图 2 三种体长组个体和群体在不同环境照度下的高限屏幕角速度

Fig. 2 The super screen angular velocities of individuals and colonials of three sizegroups under different illumination.

□ 个体, 纹理条 群体, A 0.5—2.0cm 体长组, B 4.0—6.0cm 体长组,
C 8.0—10.0cm 体长组

表 1 三种体长组个体及群体在不同环境照度和屏幕转速下的部分平均反应潜伏期

Tab. 1 Some mean reaction latent periods of individuals and colonials of three sizegroups under different illumination and rotation speeds of screen.

潜伏期 (秒) ²	照度 (lx)	10 ⁻³					10 ⁻²					10 ⁻¹					10 ⁰					10 ⁺¹					10 ⁺²					10 ⁺³				
		10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹					
体长组 (cm) ³	10 ⁻³					10 ⁻²					10 ⁻¹					10 ⁰					10 ⁺¹					10 ⁺²					10 ⁺³					
	0.5—2.0	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	2.62	3.93	5.24	6.55	7.86	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31				
4.0—6.0	个体	17.5	12.8	10.5	7.9	5.9	5.1	6.3	7.1	8.6	11.9	14.4	4.9	7.6																						
	群体	16.5	13.2	10.2	8.5	7.0	6.1	6.4	7.2	8.2	10.2	14.3	5.6	7.2																						
8.0—10.0	个体	31.0	25.5	18.0	11.3	8.1	7.1	11.0	21.6																											
	群体	35.5	27.5	18.5	10.0	9.4	7.4	10.9	15.1																											

1. rotation speed of screen (radian/sec.); 2. reaction latent periods(sec.); 3. body-length.

(二) 屏幕转速的影响

屏幕转速对反应率的影响极为明显(图 3), 两者近似线性关系。当转速较低时, 各组的反应率都比较高, 均在 50% 以上, 随着屏幕转速的增加, 反应率迅速下降, 当转速达到某一特定值时, 视动反应便消失。实验表明: 屏幕角速度的这种临界值与环境照度的关

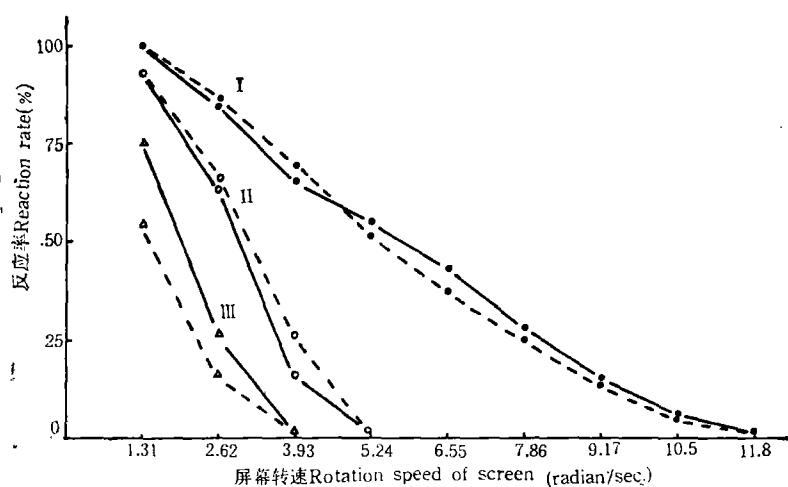


图 3 三种体长组个体及群体在不同屏幕转速下的反应率

Fig. 3 The reaction rates of individuals and colonies in three size-groups under different rotation speeds of screen

I 0.5—2.0cm 体长组, II 4.0—6.0cm 体长组, III 8.0—10.0cm 体长组
—— 个体 --- 群体

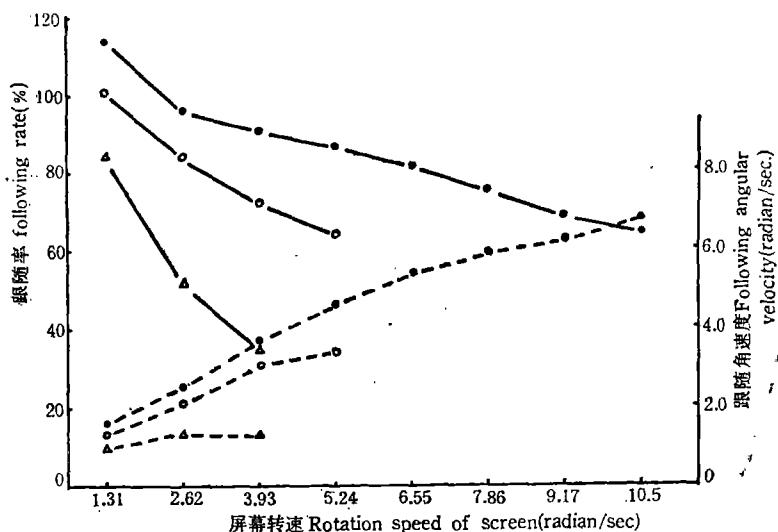


图 4 三种体长组的个体在不同屏幕转速下的平均跟随角速度和平均跟随率

Fig. 4 The following angular velocities and following rates of individuals in three size-groups under different rotation speeds of screen

—— 跟随率 --- 跟随角速度 I 0.5—2.0cm 体长组, II 4.0—6.0cm 体长组,
III 8.0—10.0cm 体长组

系甚为密切,在低照度时,跟随反应在很低的屏幕转速下便消失,而在较高照度时,反应率在相当高的屏幕转速下仍能维持很高的水平。双因素方差分析证实:环境照度与屏幕转速对反应率的影响存在着交互作用。

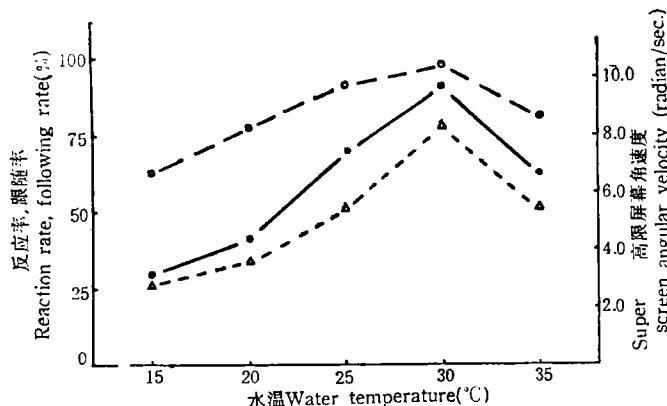


图 5 0.5—2.0cm 体长组个体在不同水温下的反应率、跟随率(屏幕转速 1.31radian/sec.) 和高限屏幕角速度(环境照度 10^{+2} lx)

Fig. 5 The reaction rates, following rates and super screen angular velocities of individuals in a group of 0.5—2.0cm body length under different temperature of water

● 反应率, reaction rate; ○ 跟随率 following rate; △ 高限屏幕角速度 superscreen angular velocity

表 2 不同水温下实验鱼的部分平均反应潜伏期

Tab. 2 Some mean reaction latent periods of experimental fish under different temperature of water.

潜伏期 (秒) ²	照度 (lx)	10 ⁻³					10 ⁻²					10 ⁰					10 ⁺¹					10 ⁺²					10 ⁺³						
		10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ⁺¹		
水温 (°C)	转速 (弧度/秒) ¹	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	2.62	3.93	5.24	6.55	7.86	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31
15		26.6	38.1	21.5	14.4	12.4	20.2																									9.2	9.4
20		47.4	25.9	21.9	18.1	9.9	8.9	13.5	29.2																						6.0	10.8	
25		31.1	21.3	15.3	10.0	6.9	4.7	6.9	7.8	8.9	9.0																				5.0	6.7	
30		17.5	10.9	10.5	8.0	6.0	5.1	6.3	7.1	8.7	11.8	14.3																		5.0	7.7		
35		27.5	16.6	16.0	9.8	7.1	5.3	6.7	10.8	16.4																				5.1	5.6		

1, 2 注释同表 1 (For legend 1, 2 See Table 1).

另外, 屏幕转速对跟随角速度和跟随率的影响也非常显著(图 4)。随着屏幕转速的增加, 各组鱼的跟随角速度增快, 并且在较低转速时变化率较大。随着屏幕转速的进一步加快, 跟随角速度的上升逐渐变缓, 最后基本稳定在一定水平上。

屏幕转速对跟随率的影响则与前者相反, 在较低屏幕转速时, 各组鱼的跟随率较大, 甚至在 1.31 弧度/秒时, 有两个体长组的跟随率超过 100%, 即此时鱼的游泳速度大于屏幕转速, 但随着屏幕转速的增加, 跟随率迅速下降。

屏幕转速对潜伏期有一定影响, 转速较低时, 潜伏期一般较短, 随着转速的增大, 潜伏期有延长的趋势(表 1)。

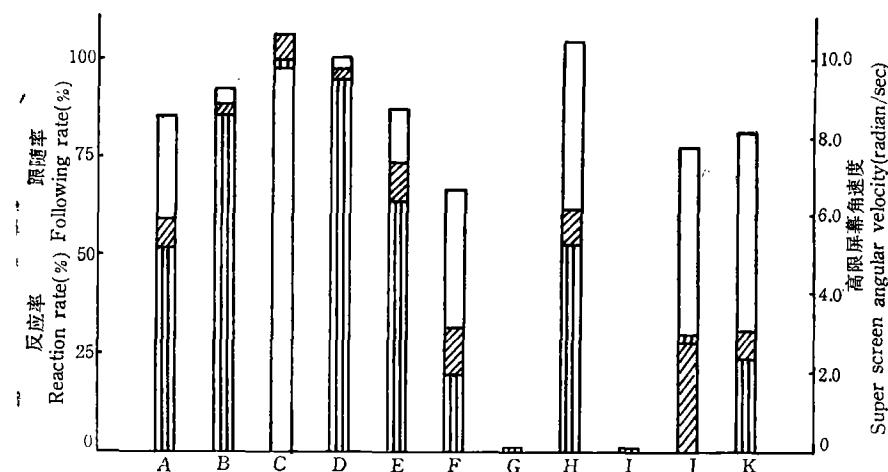


图 6 0.5—2.0cm 体长组个体对各种视觉屏幕的相对反应率、跟随率(屏幕转速 1.31radian/sec.) 和高限屏幕角速度(环境照度 $10^{4.2}$ lx)

Fig. 6 The reaction rates, following rates and super screen angular velocities of individual in a group of 0.5—2.0cm body length under different visual screen

A—C 黑白等宽垂直条纹 A 1.25cm, B 2.5cm, C 5.0cm; D—G 黑白非等宽垂直条纹, 黑条纹数为 D12, E6, F3, G1; H 黑白等宽倾斜条纹, I 黑白等宽水平条纹, J 蓝色网片, K 小鱼照片片; ■ 反应率, □ 跟随率, ■■■ 高限屏幕角速度

表 3 实验鱼对各种视觉屏幕的平均反应潜伏期

Tab. 3 Some mean reaction latent periods of experimental fish under different kinds of visual screen.

潜伏期 (秒) ²	照度 (lx)	10 ⁻³ 10 ⁻² 10 ⁻¹ 10 ⁰ 10 ^{1.1}					10 ^{1.2}				10 ^{1.3}	10 ^{1.4}				
		1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	2.62	3.93	5.24	6.55	7.86					
屏幕图形 ⁴	转速 (弧度/秒) ¹	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31	1.31					
		等宽度垂直条纹 (24 条)		宽 1.25cm 条纹	37.5	21.8	10.6	9.2	7.9	5.7	8.4	8.7	10.6	21.6	6.1	7.5
非等宽度垂直条纹		宽 2.5cm 条纹		17.5	12.8	10.5	7.9	5.9	5.1	6.3	7.1	8.6	11.9	14.4	4.9	7.6
		宽 5.0cm 条纹		16.1	10.3	8.0	6.8	5.1	3.3	3.9	4.2	6.6	7.1	9.7	4.2	4.6
		12 条黑条纹		15.0	11.6	8.4	6.8	5.2	3.8	4.2	4.7	6.5	8.6	11.8	3.3	5.9
		6 条黑条纹		25.0	17.3	12.9	7.6	5.9	5.4	6.1	7.9	13.9	14.5	18.0	6.3	7.5
		3 条黑条纹				21.1	17.3	11.5	9.0	18.9				10.9	14.9	
		45° 倾斜等宽度条纹		46.0	28.4	14.9	8.6	5.3	4.4	6.1	8.9				4.3	5.3
蓝色网片						48.3	25.5	14.2	8.0	19.5				6.1	7.5	
小鱼照片						46.8	22.9	11.8	7.2	4.7	6.6	12.5		4.3	5.2	

1, 2 注释同表 1 (For legend 1, 2 See Table 1); 4, Kinds of Visual Screen.

(三) 水温的影响

0.5—2.0cm 体长组个体在水温 15、20、25、30 和 35℃ 下, 对 2.5cm 黑白等宽度垂直条纹的反应表明: 水温对视动反应的影响极为显著。

鱼在低温下的反应率很低。如在 15℃ 时, 反应率只有 26%, 随着水温的提高, 反应率迅速上升, 在 30℃ 以下, 反应率与水温的关系近于线性, 但水温超过 30℃ 以后, 反应率反而下降(图 5)。高限屏幕角速度与水温的关系与反应率基本相同(图 5)。各种水温下实验鱼的跟随率也显示出上述变化规律(图 5)。

不同水温下鱼的反应潜伏期也有所不同。一般低温时的潜伏期大于较高温度时的潜伏期。但在 35℃ 时潜伏期有延长的趋势(表 2)。

(四) 视野结构的影响

1. 条纹宽度

观察 0.5—2.0cm 体长组个体对分别为 1.25、2.5 和 5.0cm 的黑白等宽度垂直条纹的反应, 这三种条纹所对应的圆周角分别为 3.75、7.5 和 15 度, 屏幕上黑(或白)条纹数分别为 48、24 和 12。从图 6 可以看出: 随着条纹宽度的增加, 鱼的反应率显著增加, 这在高限屏幕角速度和跟随率的结果中也有充分体现。

此外, 鱼对上述三种屏幕反应的潜伏期也有差别, 对宽条纹屏幕反应的潜伏期较对窄条纹屏幕反应的潜伏期有缩短的趋势(表 3)。

2. 条纹数目

本实验还观测了体长 0.5—2.0cm 个体对具有不同黑条纹数屏幕的反应, 屏幕上黑条纹宽度都是 2.5cm, 数量分别为 24、12、6、3 和 1。结果表明: 鱼对具有 12 条黑条纹的屏幕反应最好, 24 条黑条纹屏幕次之, 对 6 条和 3 条黑条纹屏幕反应比较差, 而当屏幕上只剩下一条黑条纹时, 则不能引起明显的跟随反应。

从图 6 可以看出, 鱼对 24 条黑条纹屏幕的反应略低于对 12 条黑条纹屏幕的反应率, 在这之后, 随着条纹数的减少, 反应率迅速下降。高限屏幕角速度和跟随率与条纹数的关系显示出与反应率完全相同的趋势。潜伏期的结果表明: 当屏幕上黑条纹数比较多时, 鱼的潜伏期比较短, 而黑条纹数减少到 6 和 3 时, 潜伏期明显增加。

3. 条纹方向

另外, 还分别观察了 0.5—2.0cm 体长组个体对垂直、倾斜 (45°) 和水平条纹的反应, 这三种屏幕均采用宽 2.5cm 的等宽度条纹。结果表明: 鱼对垂直条纹的反应率最高, 而对倾斜条纹的反应率比较低, 大约是前者的 74%, 对水平条纹则不能产生稳定的跟随反应。至于高限屏幕角速度, 也是对垂直条纹的反应高于对倾斜条纹的反应, 但在大部分屏幕转速下的跟随率则是后者大于前者(图 6)。

4. 对网片和鱼形物的反应

通过观察 0.5—2.0cm 体长组个体对挂有蓝色网片(目大 30mm, 粗度 0.5mm) 和贴有罗非鱼照片 (1.0—4.0cm) 屏幕的反应, 看到鱼对这两种视觉运动体在一定环境照度和屏幕转速下均能产生稳定的跟随反应, 但与 2.5cm 黑白垂直条纹所引起的反应相比, 无论是反应率、高限屏幕角速度, 还是跟随率, 前两种情况都明显低于后者。此外, 鱼对鱼形物的

反应没有发现方向选择性，即不管鱼照片头朝前运动，还是尾朝前运动，鱼的反应基本相同。由此可见，在本实验中，鱼形物并不存在生物学意义。

(五) 不同体长组的反应

实验结果还表明：不同体长组的视动反应存在着明显差异。随着鱼体长增大，其反应率显著降低(图 1.3)，并且，不同体长组的反应率受到环境照度和屏幕转速的影响。在较低照度下，随着环境照度的增加，0.5—2.0cm 体长组的反应率的增长速率明显大于其他两个体长组，体长越大，其反应率的增长率越小。而且，三个体长组反应率达到最大值的照度水平也不相同，大个体组比小个体组更容易受到强光的抑制性影响。不同体长组的反应率受屏幕转速的影响也有差异。随着屏幕转速的增大，个体较大的鱼反应率的下降率明显大于个体小的鱼。

三种体长组的高限屏幕角速度也差异明显(图 2)。不论在哪一照度水平，小鱼的高限屏幕角速度均大于大鱼的。

三种体长组的眼随角速度和跟随率差别也较大(图 4)。在各种屏幕转速下，大鱼的眼随角速度和跟随率均低于小鱼，并且跟随率随屏幕转速增加的下降速率也远大于小鱼。

无论在何种环境照度和屏幕转速下，大鱼的平均潜伏期均大于小鱼，这也说明大鱼的视动反应比小鱼差。

(六) 群体和个体的反应

三个体长组的个体和群体反应率均无明显差异(表 1, 2；图 1, 3)。个体和群体的高限屏幕角速度也相差甚微(图 2)。个体和群体的平均潜伏期虽然有一定差别，但考虑到实验误差，这种差别可以忽略(表 1, 2)。

(七) 单眼鱼视觉运动反应

为了证实视动反应的“视觉输入对称性”^[12]，并了解鱼眼对前、后何种方向的运动比较

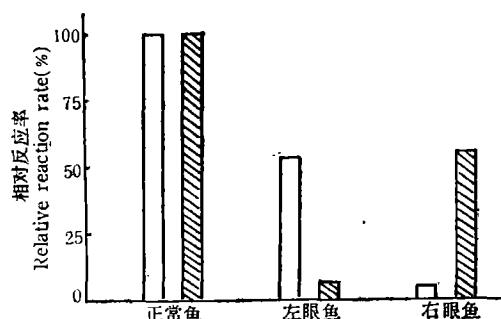


图 7 单眼鱼和正常鱼的相对总反应率

Fig. 7 The relative total reaction rates of monocular and normal (binocular) fish

□ 对顺时钟旋转屏幕的反应，▨ 对反时钟旋转屏幕的反应。假定 0.2—2.0 厘米体长组个体对 2.5 厘米黑白等间隔垂直条纹反应时的总反应率为 100%。

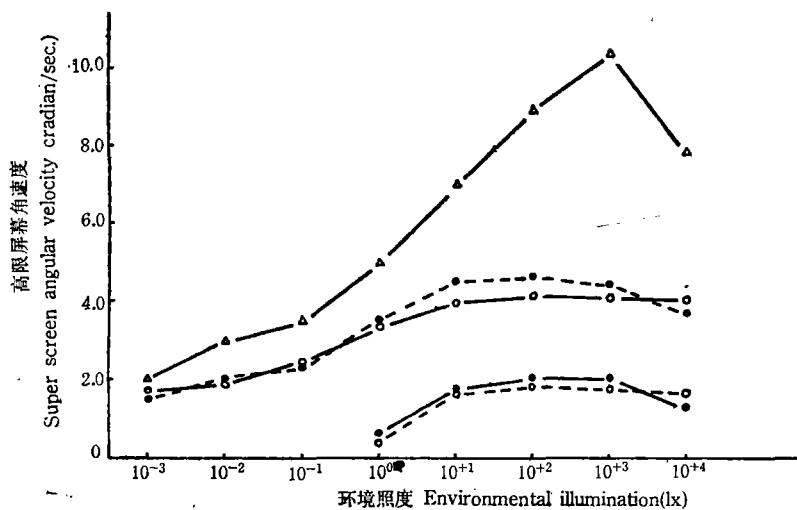


图 8 单眼鱼和正常鱼高限屏幕角速度的比较

Fig. 8 Comparison of super screen angular velocities between monocular and normal (binocular) fish

- 右眼鱼, ○ 左眼鱼, △ 正常鱼 —— 对顺时针旋转屏幕的反应,
- 对反时针旋转屏幕的反应

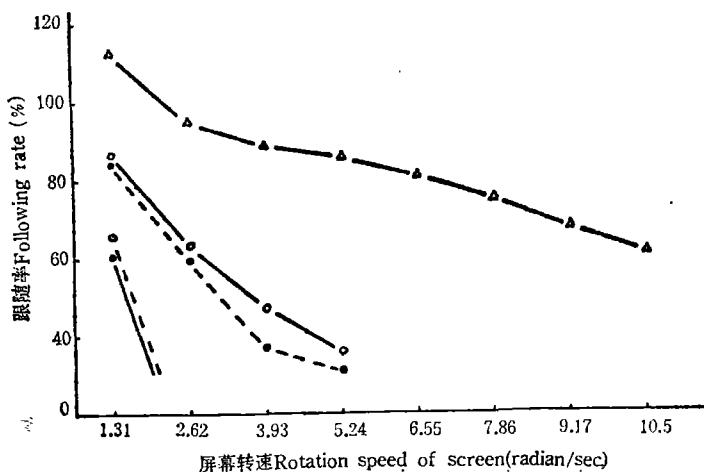


图 9 单眼鱼和正常鱼跟随率的比较

Fig. 9 Comparison of following rates between monocular and normal (binocular) fish

- 右眼鱼, ○ 左眼鱼, △ 正常鱼 —— 对顺时针旋转屏幕的反应,
- 对反时针旋转屏幕的反应

敏感, 分别观察了左、右两种单眼鱼对 2.5cm 黑白等宽度垂直条纹的反应。实验同样用体长为 0.5—2.0 cm 的幼鱼进行, 为了避免手术创伤对鱼的影响, 采用非透明的牙科水泥, 将鱼一例眼的瞳孔固封。

结果表明: 单眼鱼的视动反应比正常鱼显著减弱, 并有明显的方向性。单眼鱼的反应率明显低于正常鱼, 并且, 左眼鱼对顺时针旋转屏幕的反应率明显大于对反时针旋转屏

表 4 单眼鱼与正常鱼平均反应潜伏期的比较

Tab. 4 Comparision of mean reaction latent periods between monocular and normal (binocular) fish.

照度 (lx)		10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	10^{+1}	10^{+2}	10^{+3}	10^{+4}
潜伏期 (秒) ²⁾	类型鱼 ³⁾								
	正常鱼	17.5	12.8	10.5	7.9	5.9	5.1	4.9	7.6
左眼鱼	屏幕顺时针旋转	26.7	13.1	10.6	11.9	7.2	7.1	5.5	7.2
	屏幕反时针旋转				23.2	16.4	9.7	13.2	10.5
右眼鱼	屏幕顺时针旋转				9.0	12.2	14.8	17.5	17.2
	屏幕反时针旋转	26.1	16.2	11.5	8.4	6.5	5.4	4.5	4.8

2 注释同表 1 (For legend 2 See Table 1); 5. types of fish.

幕的反应率, 右眼鱼则刚好相反(图 7)。两种单眼鱼的高限屏幕角速度也显示出相同的规律(图 8)。单眼鱼的跟随率也明显低于正常鱼, 并且, 左眼鱼对顺时针旋转屏幕的跟随率和右眼鱼对反时针旋转屏幕的跟随率非常接近, 且均大于各自对以相反方向旋转的屏幕的跟随率(图 9)。

单眼鱼的反应潜伏期明显大于正常鱼, 尤其是左眼鱼对反时针旋转屏幕的反应和右眼鱼对顺时针旋转屏幕的反应更为明显(表 4)。

讨 论

实验结果表明: 环境照度对尼罗罗非鱼的视动反应有极显著的影响, 这与前已报道的结果一致^[1,2]。作者认为其原因是随着环境照度的增加, 屏幕亮度和黑白对比度将增大, 从而明显地改善了动物的视敏度和对运动的感觉能力。至于在高照度下, 反应出现减弱趋势, 则很可能由于在自然条件下, 鱼很少遇 10^{+3} lx 以上的照度, 在人为强光下鱼的反应即受到抑制。

屏幕运动速度也是一项重要影响因素, 当屏幕转速达到某一特定值后, 鱼的反应率、反应稳定性和跟随率都将随屏幕转速的继续提高而下降, 这可能是由于在高转速下鱼对运动方向判断发生困难的缘故。或因视觉疲劳所致。

Павлов^[23] 在鲻、鲱、鲤和𫚥虎鱼的实验中发现, 水温对鱼的视动反应影响很大, 随着水温的降低, 鱼的反应明显减弱。本文也得到类似结果。这种影响显然是由于鱼的生理活性降低而引起的, 它主要表现在两个方面: ①降低了感觉系统的活性, 使鱼对运动的感觉能力减弱(由高限屏幕角速度下降证实)。②降低了运动系统的活性, 使鱼反应迟钝, 游泳能力下降(由潜伏期延长, 跟随率下降证实)。

另外, 运动视野结构对鱼的视动反应影响也很大。在相同条件下, 黑白垂直条纹所引起的反应最强, 这与前人的结果一致^[1]。因此, 人们在研究鱼类视动反应, 或利用该反应来研究鱼类某些视觉特点和游泳能力时, 大都采用黑白垂直条纹屏幕。作者认为: 这种

屏幕之所以能引起最好的反应,是因为黑白条纹反差最强,在相同亮度下其对比度最大,从而增加了鱼眼主观上的亮度对比效应和边缘对比(马赫带)效应,进而有效地改善了鱼的视力。这一点被视觉电生理研究所证实^[3]。另外,垂直条纹与水平条纹相比,前者的移动更易察觉(这是显而易见的)。因此,鱼对前者的反应明显优于后者。至于为什么鱼对倾斜条纹的反应不如垂直条纹,目前还不太清楚。不过,在研究人眼光栅适应后效时曾发现:人眼对斜线的敏感性低于对垂直和水平线的敏感性。在鱼的视系统中可能也存在这种现象。

Протасов^[24] 曾报道: 视动反应的明显性与屏幕条纹的数量及其高度有关,要能引起鱼类对视觉运动装置稳定的反应,需要屏幕上有一定最小数量的条纹。在本实验中也发现了上述现象,这可能是由于视动反应需要视网膜有一定数量的视细胞受到刺激,当低于这一值时,由于受到刺激的感受单位太少,而达不到大多数运动神经元的发放阈值,从而不能引起明显的反应。此外,屏幕上垂直条纹的宽度对视动反应也有影响。在一定范围内,鱼反应强度随条纹宽度的增加而增强,这显然与宽条纹能改善鱼的视力有关。

除了条纹屏幕以外,运动中的网片和鱼形物也能引起鱼的视动反应,这就提示我们:在渔业生产中,视动反应是一个不容忽视的问题。此外,值得一提的是: 井上等人^[10]在观察大型鲤鱼对鱼形物的反应时发现: 鲤鱼对鱼形图样头朝前运动时反应很好,而鱼形图样以相反方向运动时,反应很差,但本实验和其他人^[1,22]的工作未曾发现这种现象。

从结果可知,尼罗罗非鱼幼鱼的视动反应随着体长的增大(生长发育)将明显减弱,前人^[1]的研究结果也表明,除少数集群鱼类外,多数鱼类幼体阶段具比较强烈的视动反应,到了成体阶段则显著减弱甚至消失。对此现象,目前尚缺乏满意的解释。作者认为,这可能是由于幼鱼的兴奋性高的缘故,它与视动反应的性质有关,因为此反应属于一种趋性(趋动性),而趋性是动物最原始、最简单的行为方式; 它极易受到各种内外因素的影响和制约,在生长发育和适应过程中极易被其它新的更复杂的行为方式所代替。

Протасов^[24] 曾报道: 个体的视动反应比群体的反应要微弱得多,但本实验未曾发现这种现象。三种体长组个体和群体的反应率、高限屏幕角速度,跟随率和潜伏期均无明显差异,这很可能与尼罗罗非鱼属非集群性鱼类有关。

与正常鱼相比,单眼鱼的视动反应有明显减弱的趋势和极为显著的方向性。这些结果都进一步证实了 Koyama 的观察^[18],即双眼视觉输入对正常视动反应是不可缺少的。井上等人^[4]也发现: 鱼类视动反应具有“刺激相称性”,当鱼在追随运动条纹时,将尽可能使其双眼都看到条纹。这也说明双眼视觉在反应中的必要性。至于为什么单眼鱼的视动反应具有方向性, Koyama^[18] 解释为: ①鱼在长期的游泳生活中习惯于周围的物体由前向后运动,而对于由后向前的运动则比较少见而更感兴趣。②鱼眼对向前的运动,比对向后的运动敏感。作者认为第二种解释更具说服力。因为,很可能在鱼的视觉系统中存在着方向选择性运动特征检测器,例如 Guthrie^[9]、Jacobson^[16] 和 Kawaaki^[17] 等人分别在河鲈、金鱼和日本雅罗鱼的视顶盖中发现运动方向选择性神经元,并且大多数这种神经元对由颞侧向鼻侧的运动敏感,在鱼视网膜神经节细胞中也曾发现对单方向运动敏感的神经元^[8]。

参 考 文 献

- [1] 何大仁、俞文钊译(普拉塔索夫著), 1984。鱼类的行为——鱼类定向机制及其捕鱼上的应用。2—39; 154—204。科学出版社。
- [2] 何大仁、周仕杰等, 1985。几种幼鱼的视觉运动反应研究。水生生物学报 **9**(4): 365—372。
- [3] 郑永芳、娄艾琳译, 1984。([美] M. A. B. 勃雷兹尔著)神经系统的电活动。科学出版社 175—193。
- [4] 井上·実, 1983。鱼的走流行動, 海洋科学, **15**(4), 215—218。
- [5] 有元·貴文、何平国, 1986。大型日形水槽にすける魚類の視覚運動反応に関する実験, 昭和61年度日本水産学会春季大会講演要旨集 9。
- [6] Arimoto, T., Inoue, M. and Kuroiwa, H., 1977. Schooling behaviour of one-eyed fish comparing with normal ones. *J. Tokyo, Univ. Fish.*, **64**(1): 21—29.
- [7] Arimoto, T., Shiba, H. and Inoue, M., 1979. Optomotor reaction of fish relevant to fishing method: IV Reaction of rainbow trout *Salmo gairdneri* toward the movement of light beam, *J. Tokyo, Univ. Fish.*, **66**(1): 23—36.
- [8] Easter, S. S. Jr., 1972. Pursuit eye movements in goldfish (*Carassius auratus*), *Vision. Res.*, **12**(4): 673—688.
- [9] Guthrie, D. M. & Banks, J. R., 1978. The receptive field structure of visual cells from the optic tectum of the fresh water perch (*Perca fluviatilis*), *Brain. Research*, **141**: 211—225.
- [10] Inoue, M. & Kondo, T., 1972. On the optomotor reaction of fish relevant to fishing method: I. Reaction of fish to visual patterns. *J. Tokyo. Univ. Fish.*, **58**(1—2): 9—16.
- [11] Inoue, M. & Sedona, I. P., 1975. On the optomotor reaction of fish relevant to fishing method: II. Experiments to induce circular movement of fish school in a tank. *J. Tokyo. Univ. Fish.*, **61**(1—2): 1—10.
- [12] Inoue, M. & Kuroiwa, H., 1975. The effect of symmetrical stimuli on the optomotor reaction of fish. *Bulletin. Jap. Soc. Scient. Fish.*, **41**(12): 1219—1227.
- [13] Inoue, M. & Arimoto, T., 1976. The role of the optomotor reaction in the schooling of fish, *J. Tokyo. Univ. Fish.*, **62** (2): 67—81.
- [14] Izower, J. & Aronson, L. R., 1980. Effects of experience on optomotor performance in the cichlid fish *Aequidens latifrons*, *Bull. Psychon. Soc.*, **15**(6): 378—380.
- [15] Inoue, M. & Ning, W. G., 1982. Upstream movement of dace (*Tribolodon hakonensis*) in a circular water channel, *J. Tokyo. Univ. Fish.*, **69**(1): 1—10.
- [16] Jacobson, M. & Gaze, R. M., 1965. Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the gold-fish, *Quart. J. Exp. Physiol.*, **49**: 199—209.
- [17] Kawasaki, M. & Aoki, K., 1983. Visual responses recorded from the optic tectum of Japanese dace, *Tribolodon hadrenesis*. *J. Comp. Physiol.*, **152**: 147—153.
- [18] Koyama, Y. & Veda, K., 1984. The optokinetic response of the rainbow trout *Salmo quirdnerii*. *Bulletin. Jap. Soc. Scient. Fish.*, **50**(6): 943—950.
- [19] Shaw, E. & Sherman, R. A.W., 1971. The optomotor response of a forebrainless fish, *Tilapia mosambica*. *Am. Mus. Novit.*, **2446**: 1—16.
- [20] Shaw, E., 1978. Schooling fishes. *American. Scient.*, **66**(2): 166—175.
- [21] Teyssedre, C. & Moller, P., 1982. The optomotor response in weak-electric mormyrid-fish: can they see? *Z. Tierpsychol.*, **60**(4): 306—312.
- [22] Казаровицкий, Л. Б., 1961. Рефлексы следования у рыб, Труды совещ. по сравнительной физиологии, с. 95—97.
- [23] Павлов Д. С., 1970. Оптомоторная реакция особенности ориентации рыб в потоке воды. с. 147 М, Наука.
- [24] Протасов. В. Р., Алтухов Ю. П. и Ковалёва Н. Д., 1960. Морфо-функциональные особенности перехода дневного зрения в сумеречное у некоторых черноморских рыб. *ДАН СССР.* **134** (1): 295—298.

FACTOR INFLUENCING OPTOMOTOR REACTION OF *TILAPIA NILOTICUS*

He Daren Liu Lidong and Zheng Weiyun

(Department of Oceanography and Institute of Subtropical Oceanography, Xiamen University)

Abstract

This paper deals with the influence of factors such as environmental illumination, rotation speed of screen, water temperature, structure of visual field and body length on the optomotor reaction of nile tilapia (*Tilapia niloticus*), and describes the reaction characteristics of individual, population and monoculars of the fish. The result shows that within certain range, the optomotor reaction of fish enhances with rising environmental illumination and water temperature, declines with increasing screen rotation speed and body-length. The fish reacts most effectively to black-and-white vertical stripes, less effectively to oblique stripes, and none to horizontal stripes. The reaction of optomotor intensifies with the increasing width and number of vertical stripes within certain range. There is no obvious difference in the reaction of individual and population. The reaction of monocular fish is evidently weaker than that of normal-binocular one, and the former has obvious orientation.

Key words Optomotor Reaction, *Tilapia niloticus*, Influence Factors