

鳊鱼视觉特性及其对捕食习性适应的研究

I. 视网膜电图光谱敏感性和适应特性*

梁旭方 郑微云⁽¹⁾ 王艺磊⁽¹⁾

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

⁽¹⁾(厦门大学海洋学系, 361005)

提 要

采用电生理方法研究了夜行性凶猛鱼类鳊鱼视网膜电图的一般特性、光谱敏感性和适应特性。鳊鱼的视网膜电图不显示典型的混合型视网膜特征。明视和暗视视网膜电图的光谱敏感曲线形状基本相同, 峰值都在 530nm 处, 没有出现 Purkinje 氏位移。明适应曲线仅出现下降型变化, 暗适应过程异常缓慢。鳊鱼的视网膜仅存在单一的光感受系统, 即暗视系统, 不可能形成色觉。但鳊鱼视网膜具有很高的光敏感性, 适于弱光视觉。

关键词 鳊鱼, 视觉特性, 视网膜电图, 光谱敏感性, 适应特性, 弱光视觉

鱼类视觉不仅在白昼摄食的中上层鱼类摄食行为中非常重要, 而且一些主要在夜间摄食的种类也被证实利用视觉进行捕食⁽¹⁻³⁾。关于白昼摄食的中上层鱼类的视觉特性国内外已进行了很多研究, 一般认为这些鱼类的视觉具有明视和暗视两种光感受系统, 并具有色觉⁽⁴⁻⁹⁾。但也有些研究结果表明有些中上层鱼类的视觉是色盲的⁽¹⁰⁻¹²⁾。现已发现是色盲的中上层鱼类都是追逐型凶猛鱼类, 而有色觉的鱼类则主要是温和鱼类。目前, 关于夜间利用视觉捕食的鱼类的视觉特性尚缺乏系统研究。鳊鱼是主要在夜间捕食的凶猛鱼类, 其视觉已被证实在捕食中起作用⁽¹³⁻¹⁴⁾。本文通过电生理方法记录鳊鱼的视网膜电图 (Electroretinogram, 简称 ERG), 研究了鳊鱼的视觉特性, 并着重探讨了视觉特性对其捕食习性的适应意义, 以为夜行性鱼类视觉特性的研究积累理论资料, 并对诱导鳊鱼摄取人工饲料有参考价值。

1 材料和方法

鳊鱼 (*Siniperca chuatsi* Basilewsky) 购自福建省淡水水产研究所杏林湾试验场。实验前于室内水池中暂养, 池内用砖块做成洞穴供鳊鱼栖息。鳊鱼体长 15—20cm。选择

* 本文承刘建康研究员和何大仁教授指导并提出修改意见, 在此表示衷心感谢。
1993年6月26日收到。

身体状况良好的个体用于实验,共 18 尾。鳊鱼用三碘季胺酚肌注麻醉,剂量为 5—10mg/kg 体重,麻醉后立即使之侧卧于悬挂在有机玻璃水槽水面的纱布垫上,鱼嘴用软胶管连续通以饱和空气的曝气自来水,水经鳃流入水槽后重新循环,循环速度为 300ml/min。如此条件下,鱼在 12h 内将保持正常反应。记录电极和参考电极均为直径 0.2mm 绝缘银丝,尖端裸露成球状。电极放置部位、光刺激系统和电记录系统见文献⁽⁷⁾。

在实验中,相对阈值和视网膜光敏感性的测定均采用恒定反应法,相对阈值以产生 50 μ V ERG 反应的刺激光强度表示,视网膜光敏感性以 $\log I = 0$ 刺激光产生的 ERG 振幅表示。各项参数的测定均在动物暗适应到阈值恒定后开始。暗适应曲线测定前,用白光(3750 μ W/cm²)作漂白光,适应 3min 后撤光,明视光敏感曲线的测定均在背景光明适应 10min 后进行,具体过程详见文献⁽⁷⁾。

2 结果和讨论

2.1 ERG 一般特性

图 1 为鳊鱼一组典型的暗视和明视 ERG(白光刺激)。当 $\log I = -6.0$ 时,出现阈值反应。在低强度刺激时,暗视 ERG(左)是一个单纯的 b 波,波形平滑。随着刺激光强度增大,b 波潜伏期缩短,振幅增大。当 $\log I > -1.8$ 时,b 波逐渐饱和。当 $\log I = -2.4$ 时,出现 a 波。c 波和 d 波均不明显。明视 ERG(右)波形与暗视 ERG 基本相同,只是明视 ERG 振幅比暗视 ERG 振幅低许多。当 $\log I = -3.0$ 时,始出现阈值反应。当 $\log I = -1.8$ 时,b 波即已基本饱和。与暗视 ERG 的情况不同,当强光刺激时($\log I = 0$)偶尔出现一个很小的不太明显的 d 波。根据 Kobayashi 的研究,中上层鱼类一般都有强的 d 波,这与中上层鱼类白昼强光型的视觉特性相联系。底层鱼类有的完全不出现 d 波。有的仅出现不太明显的 d 波。前一种类型的底层鱼类,其视觉大都已经退化,视觉在其生活中作用不大。后一种类型的底层鱼类,视觉在其生活中仍有很大作用⁽⁶⁾。鳊鱼 ERG 出现不太明显的 d 波与其视觉在捕食中起作用相符合的。

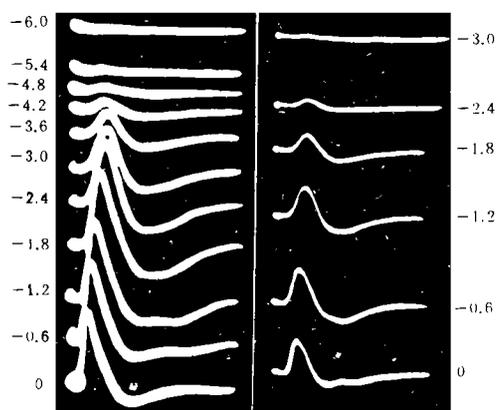


图 1 鳊鱼暗视(左)和明视(右)ERG 波形。图中数字表示刺激光的强度,以与未衰减刺激光强度比值的对数表示

Fig.1 ERGs of mandarin fish at scotopia(left) and photopia (right). Numbers on each series of the records represent common logarithm of ratios of the stimulus intensity to the maximum flux available

图 2 是鳊鱼暗视和明视($\log I_B = -1.8$)ERG 的振幅强度曲线。结果表明,在明视时鳊鱼视网膜的光敏感性比在暗视时下降约 1000 倍(3 个对数单位)。明视时 ERG 的最大振幅也从暗视时的 2.0mV 下降到 1.0mV。明视和暗视 ERG 振幅强度曲线的形状基本相同。上述实验结果说明,鳊鱼的视觉属于暗视发达的类型,适于弱光环境。

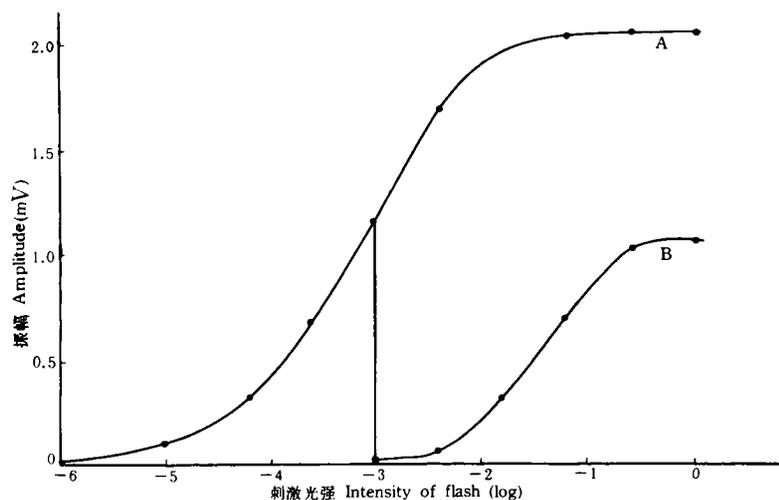


图 2 鳊鱼(A)暗视和(B)明视 ERG 振幅刺激光强度曲线

Fig.2 Relation between the amplitude height and the stimulus intensity of mandarin fish at scotopia (A) and photopia(B)

2.2 光谱敏感性

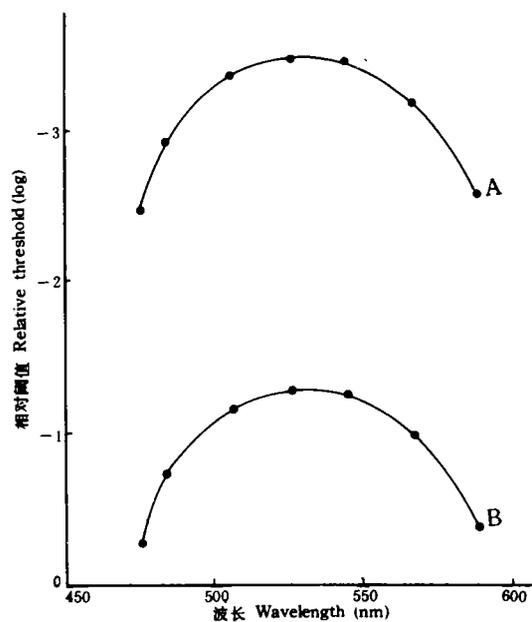


图 3 鳊鱼(A)暗视和(B)明视 ERG 光谱敏感曲线

Fig.3 Spectral sensitivity of mandarin fish at scotopia (A) and photopia (B)

图 3 是鳊鱼暗视和明视($\log I_B = -1.8$)ERG 的光谱敏感曲线。暗视光谱敏感曲线的峰值在 530nm, 与 Dartnall 诺模图计算的结果比较, 鳊鱼暗视光谱敏感曲线长波段的敏感性有显著的升高^[15]。明视光谱敏感曲线的峰值仍在 530nm, 没有发生 Purkinje 氏位移, 表明鳊鱼的视觉仅存在一种光感受系统, 不可能形成色觉。鳊鱼的明视光谱敏感曲线与暗视光谱敏感曲线的形状相同, 没有象鲫、鲮等色觉鱼类的明视光谱敏感曲线那样出现肩和次峰, 表明鳊鱼的视网膜中不可能存在大量不同视觉色素的锥细胞。

2.3 适应特性

图 4 是鳊鱼 ERG 的明适应曲线。当 $\log I_B = -1.8$ 时, ERG 振幅随适应时间增大而很快下降, 在 1min 内达到稳定, 振幅下降约 50%。当 $\log I_B = 0$ 时, ERG 振幅下降更快, 0.5min 内几乎下降 100%。无论是鳊鱼的弱背景光还是强背景光明适应曲线, 鳊鱼视网膜光敏感性的变化均未随时间的变化出现回复过程, 都为下降型变化, 说明鳊鱼的视网膜不存在对强光敏感的明视系统。

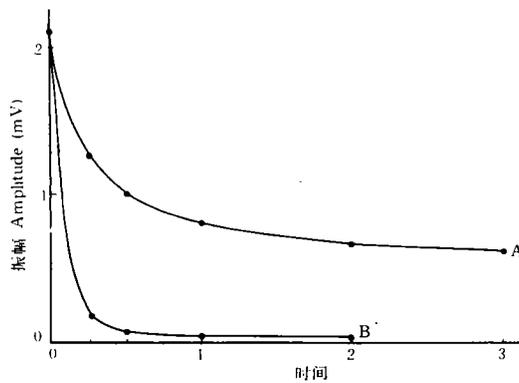


图 4 鳊鱼在(A)弱背景光($\log I_B = -1.8$)和(B)强背景光($\log I_B = 0$)明适应过程中视网膜光敏感性的变化

Fig.4 Changes in retinal sensitivity of mandarin fish during light adaptation to two different intensities of background illumination. The background illuminance was $\log I_B = -1.8$ (A) or $\log I_B = 0$ (B)

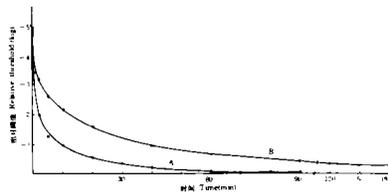


图 5 鳊鱼在(A)弱背景光($\log I_B = -1.5$)和(B)强背景光($\log I_B = 0$)明适应后的暗适应曲线

Fig.5 Changes in threshold intensity during the course of darkness. The background illuminance was $\log I_B = -1.5$ (A) or $\log I_B = 0$ (B)

图 5 是鳊鱼 ERG 的暗适应曲线。在弱背景光($\log I_B = -1.5$)明适应后, 撤光初期阈值迅速下降, 在最初 5min 内下降约 3.5 个对数单位, 阈值在暗适应 70min 后恢复到暗视

水平。在强背景光 ($\log I_B = 0$) 明适应后, 撤光初期阈值也迅速下降, 但下降速度逐渐变慢, 阈值在暗适应 3h 后尚不能完全恢复到暗视水平。无论是在弱背景光还是在强背景光明适应后, 鳊鱼的暗适应曲线均未出现平台或转折, 说明鳊鱼视觉不存在分别感受弱光和强光的两种光感受系统。

综上所述, 鳊鱼视觉不同于一般的白昼型中上层鱼类而具有很大的特殊性。鳊鱼视觉通过舍弃明视视觉和色觉, 从而大大提高了其光敏感性, 使鳊鱼的眼睛能在很低的照度下起作用。鳊鱼视觉的这种特性与其捕食习性是非常适应的。鳊鱼是主要在夜间捕食的底栖伏击型凶猛鱼类, 其饵料鱼主要是浅水底层鱼类, 例如鲢、鲫、鳊、鳊等^[16]。这些鱼类视觉特性的研究结果表明, 它们同一般的中上层鱼类一样, 属白昼视觉类型。虽然这些饵料鱼的眼睛具有发达的色觉, 但由于其光敏感性较差不能在夜间起作用, 而它们银白色的身体却很易在夜间与黑色背景形成反差。因此, 鳊鱼在夜间可以通过其发达的弱光视觉以突袭方式捕捉饵料鱼。金枪鱼、枪鱼等是主要在白天捕食的中上层追逐型凶猛鱼类, 其饵料鱼主要是一般的白昼视觉类型的中上层鱼类。金枪鱼、枪鱼等凶猛鱼类视觉特性的研究结果表明, 它们的视觉同鳊鱼一样也是色盲的^[10-12]。金枪鱼、枪鱼等色盲的眼睛由于比其饵料鱼有色觉的眼睛具有更大的光敏感性, 在眼睛折光机能相同的情况下必然比其饵料鱼看得更远。因此, 金枪鱼、枪鱼等凶猛鱼类能在饵料鱼可视距离以外发现饵料鱼, 在饵料鱼尚未发现危险的情况下即开始加速并对饵料鱼进行攻击, 用追逐方式捕获惊恐之中的饵料鱼。

上述凶猛鱼类的视觉特性与温和鱼类形成鲜明的对照, 温和鱼类的眼睛大都具有色觉。一般的中上层鱼类基本上都是食浮游生物鱼类, 它们的食物因个体太小而难于识别。一般的浅水底层鱼类主要是食底栖生物鱼类, 它们的食物虽然个体较大, 但由于生境复杂也不易被发现。因此, 温和鱼类可以利用其有色觉的眼睛帮助识别食物。但它们有色觉的眼睛又由于光敏感性较差而使它们成为凶猛鱼类捕食的对象。

参 考 文 献

- [1] Fishelson, et al. Diurnal cyclic behaviour of *Pempheris oualensis* Cuv. & Val. *J. Nat. Hist.*, 1971, 5: 503.
- [2] Giadfelder W B. Twilight migrations and foraging activities of the copper sweeper *Pempheris schomburgki*. *Mar. Biol.*, 1979, 50: 109.
- [3] 普拉塔索夫著, 何大仁、罗会明译. 鱼类视觉及其近距离定向. 厦门: 厦门大学出版社, 1980: 83.
- [4] Ali M A, Kobayashi H. Electroretinogram of albino and pigmented brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Rev. Can. Biol.*, 1968, 27: 145.
- [5] Kobayashi H, Ali M A. Electroretinographic determination of spectral sensitivity in albino and pigmented brook trout (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill). *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 1971, 49: 1030.
- [6] Kobayashi H. A comparative study on electroretinogram in fish with special reference to ecological aspects. *J. Shimonoseki College Fish.*, 1962, 11: 407.
- [7] 杨雄里等. 海水鱼趋光特性的电生理研究, I. 蓝圆鲹、鲈鱼视网膜电图的一般特性. *生物化学与生物物理学报*, 1977, 9: 25.
- [8] 杨雄里等. 海水鱼趋光特性的电生理研究, II. 蓝圆鲹、鲈鱼视网膜电图b波的光谱敏感性. *生物化学与生物物理学报*, 1977, 9: 25.

物理学报, 1977, 9: 37.

- [9] 刘理东、何大仁、郑微云。普通鲷鱼和梭鲈视觉特性的电生理研究。厦门大学学报(自然科学版), 1986, 25: 227.
- [10] Hanyu I, et al. Electroretinograms and retinal ganglion cell responses in the skipjack tuna. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1973, 39: 265.
- [11] Kawamura G, et al. Color vision and spectral sensitivity in tunas and marlins. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1981, 47: 481.
- [12] Tamura T, et al. Spectral sensitivity and color vision in skipjack tuna and related species. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1972, 38: 799.
- [13] 蒋一珪。梁子湖鳊鱼的生物学。水生生物学集刊, 1959, (3): 375.
- [14] 吴遵霖等。鳊幼鱼摄食行为的初步分析。淡水渔业, 1988, (5): 18.
- [15] Dartnall H J A. The interpretation of spectral sensitivity curve. *Brit. Med. Bull.*, 1953, 9: 24.
- [16] 湖北省水生生物研究所鱼类室。长江鱼类。北京: 科学出版社, 1976: 192.

VISUAL CHARACTERISTICS OF MANDARIN FISH (*SINIPERCA CHUATSI*) IN RELATION TO ITS FEEDING HABIT:

I. PHOTO-SENSITIVITY AND SPECTRAL SENSITIVITY OF ELECTRORETINOGRAM

Liang Xufang, Zheng Weiyun⁽¹⁾ and Wang Yilei⁽¹⁾

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences Wuhan 430072)

⁽¹⁾(Department of Oceanography, Xiamen University, 361005)

Abstract

The electroretinogram (ERG) of intact eyes were recorded to study the retinal photo-sensitivity and spectral sensitivity of a nocturnal predator, the mandarin fish, *Siniperca chuatsi*. The ERG forms of the fish are almost the same at scotopia and photopia except that a small d-wave was observed at photopia when evoked by the strongest stimulus light. The threshold value in dark-adapted state is 1,000 times smaller than that in light-adapted state.

The scotopic and photopic spectral sensitivity curves are identical in shape, with their peaks being located at a wavelength near 530nm. The Purkinje phenomenon was not observed in this fish.

At both weak and intense background illuminations, only can the decreased type of

light-adaptation curves be seen in the change of b-wave sensitivity. When retina is previously light-adapted by an intense background illumination, the threshold changes slowly and cannot restore the threshold of fully dark-adapted retina after three hours. There are no shoulders or turnings recorded in dark-adaptation curves of the fish.

Since only one receptor system is present in the retina of the mandarin fish, we can thus suggest that this fish is of colour blindness, and it improves its photo-sensitivity by the abandonment of colour vision, so as to enable itself to recognize preys in a very dim light.

Key words Mandarin fish, Visual characteristics, Electroretinogram, Spectral sensitivity, Adaptation properties, Dim light vision