

鱼类侧线机械感觉猎物识别和定位的研究进展*

梁旭方

(暨南大学生物系 广州 510632)

关键词 鱼类 侧线机械感觉 猎物识别和定位

1 侧线机械感觉在鱼类捕食中的作用

虽然早已证实侧线对水面波的感受被某些鱼类用来捕食落于水面的陆生昆虫,但这种现象仅见于极少数具有奇特捕食习性的鱼类,目前已报道的仅有线纹虾鲮(*Aplocheilichthys lineatus*)和齿蝶鱼(*Pantodon buchholzi*)^[1,2]。关于一般鱼类利用侧线对水下波的感受来对猎物进行识别和定位的直接实验证据,主要来自近年运用红外夜视装置和特异性侧线抑制剂等对一些食浮游动物鱼类捕食行为的研究。Poulson^[3]研究发现盲鳗科鱼类存在一系列适应洞穴无光生活环境的性状特化,其中的一个显著特征是侧线神经丘更加裸露,表明侧线机械感觉在其捕食中非常重要。斑点杜父鱼(*Cottus bairdi*)的野外和实验室研究表明,它在深水湖底部极低照度下摄食,摘去眼的鱼可捕食活水蚤并对运动的模拟饵料起反应,利用特异性侧线抑制剂或通过口碱(orabase)封闭侧线孔后均可阻止捕食反应的发生^[4-7]。Montgomery^[8,9]、Saunders等^[10]研究了侧线机械感觉在下鱈鱼(*Hyporhamphus ihi*)捕食行为中的作用。野外实验结果表明,下鱈鱼的食物主要为夜间进入水层的浮游动物。组织学实验结果表明,下鱈鱼的眼没有出现同其夜间捕食浮游动物习性相适应的视觉转化,而其头部前侧发达的侧线管系统显然是猎物识别的主要器官。头部侧线管的最大特征是很长的前鳃盖下颌管并延伸到下鱈鱼高度延长的下颌。下鱈鱼侧线管直径较大,管径宽约0.5mm,侧线开孔最大直径为200 μ m,神经丘位于两个开孔之

间。下鱈鱼无疑具有发达的侧线机械感觉,其神经丘的排列方式据认为也可放大侧线管中质点的运动^[8-10]。南极鱼(*Pagothenia borchgrevinki*)摄食数种个体大的浮游动物,捕食行为的观察表明视觉在捕食中非常重要。但考虑到南极冰盖下冬季极低的光照水平,其猎物识别的非视觉机制很可能也是非常重要的。Montgomery和Macdonald^[9,11,12]采用电生理方法证实南极鱼的侧线机械感觉适于感受其所摄食浮游动物游动时产生的振动。有些被认为主要依靠视觉捕食的鱼类,例如欧鳊(*Abramis brama*)幼鱼已被证实在完全黑暗的环境中能依靠侧线捕食其前方的5mm的浮游动物^[9]。但这种能力并不是其它所有食浮游动物鱼类都具有的。例如,当照度降到视觉捕食阈值(0.01lux)以下时,大西洋鲱(*Clupea harengus*)虽能继续摄食,但不能依靠侧线机械感觉选择单个的浮游动物而仅能通过滤食的方式进行^[9]。

有关侧线机械感觉在肉食性鱼类捕食中的作用也有一些研究报道。Wunder(1927)研究狗鱼(*Esox lucius*)的捕食行为,发现人工致盲的狗鱼可攻击前方约5~10cm的活饵料鱼,但这种捕食能力当用手术除掉侧线后即丧失,说明盲狗鱼是利用侧线进行捕食的。Jakubowski(1965)研究狗鱼侧线管系统,发现其眶上管、眶

* 武汉市科委青年科技“晨光计划”资助项目,编号 93501090;广东省重点科技攻关项目 编号 962203902;国家重点科技项目子项目 编号 93A021

作者简介:梁旭方,男,32岁,副教授,博士;

收稿日期:1996-09-18,修回日期:1997-01-03

下管、下颌管和躯干部侧线管前部均为神经丘裸露的侧线沟,这种侧线管结构对水流振动具有极大的敏感性。Kuiper(1956)研究发现人工致盲的梅花鲈(*Gymnocephalus cernua*)能够对振动源进行定位。Jakubowski(1963)研究梅花鲈侧线管的组织结构,认为其侧线管系统是最为发达的类型。梅花鲈的侧线管未埋于膜骨中,仅在出现神经丘的部分形成骨质小桥,其它部分为皮膜覆盖。侧线管道非常宽,神经丘也很大。Disler和Smirnov^[13]研究梅花鲈侧线器官的早期发育和相关行为变化,认为其发达的侧线器官在捕食行为中起非常重要的作用。Enger等^[14]研究侧线机械感觉在蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)捕食金鱼中的作用,发现当存在适当照度时,蓝鳃太阳鱼利用视觉捕食,而在完全黑暗时可利用侧线机械感觉捕食,这种捕食反应能被特异性侧线抑制剂所阻止。梁旭方^[15-17]研究鳊鱼(*Siniperca chuatsi*)捕食行为的感觉基础,发现在视觉不能起作用的情况下,鳊鱼可依靠侧线机械感觉捕食活饵料鱼。鳊鱼头部侧线管及其神经丘直径在眼周围均较大,部分管道未埋入骨组织中,对低频振动十分敏感且可诱导产生准确的攻击反应。

2 侧线机械感觉对猎物的识别

2.1 游动猎物的信号特征

浮游动物游动产生的振动已被多种方法记录到。对于小型浮游动物(体长50~500 μm),由于其游动产生的振动十分微弱,受环境噪声影响很大,其游动频率可能仅基频被有效测得。不同种桡足类触角游动频率介于10~45Hz之间,同一种的游动频率与个体大小和温度有关。对于大型浮游动物(体长大于500 μm),由于其游动产生的振动较强,受环境噪声影响相对较小,高于触角游动频率的那些频率也可能被有效测得。例如,南极鱼摄食的大型浮游动物具有较低的触角游动频率(5~10Hz),然而它们可产生被有效测得的10~50Hz的频率。体长1.7~2.1mm的桡足类也可产生大约50Hz的频率^[9]。

其它水栖动物,例如水生昆虫、蝌蚪、鱼等,

由于个体较大,其游动频率比较容易记录。它们游动的频谱图与浮游动物完全不同,基频也更低。例如,*Calliphora vicina*(一种昆虫)频谱图峰值在20Hz,大蟾蜍(*Bufo bufo*)的蝌蚪约为10Hz,而鲫鱼(*Carassius auratus*)则为5Hz^[2,14]。

2.2 猎物信号的识别

Hoekstra等、Coombs等、Janssen等^[4-7,18]研究斑点杜父鱼的猎物识别,发现斑点杜父鱼对20Hz振动源的攻击次数高于10Hz振动源,而对10Hz振动源的攻击次数高于无变化的水流。斑点杜父鱼侧线神经频率反应曲线的峰值在20~50Hz,对100Hz以下的振动也有较强反应,这与捕食行为观察结果一致。斑点杜父鱼侧线的这种频率反应特性很适于识别游动的浮游动物。Montgomery等^[9,11,12]研究南极鱼侧线神经的频率反应特性及其主要摄食浮游动物的游动频谱图,发现南极鱼侧线对40Hz的振动最敏感,与其摄食浮游动物游动频谱图的峰值非常吻合,认为南极鱼侧线通过频率识别来识别猎物。Wubbels^[19,20]研究梅花鲈侧线神经的感受特性,发现其感受范围从几Hz到60~80Hz,然后敏感性急剧下降,峰值约在10~30Hz。用微音器电位作指标也得到类似结果。梅花鲈侧线的频率反应特性与它所捕食水生昆虫的游动频率十分吻合。Enger等(1989)通过红外夜视仪观察蓝鳃太阳鱼在完全黑暗情况下依靠侧线机械感觉对振动小球的攻击反应,发现蓝鳃太阳鱼仅攻击1~10Hz范围的振动小球,而对10~100Hz的振动小球则无此反应。这种频率识别特性与金鱼游动频谱图的测定结果完全一致,说明蓝鳃太阳鱼也是通过频率识别来进行猎物识别的^[14]。

3 侧线机械感觉对猎物的定位

Schwartz(1966)、Bleckmann(1980, 1981, 1982, 1986, 1988)研究鱼类侧线对表面波的定位机制,认为由于表面波的传播速度慢(0.2~0.5m/s),水面摄食鱼类可通过水波传到不同神经丘的时间和相位差来进行猎物定向^[1,2]。

但是,水下波的传播速度比水上波快得多(约1500m/s),因而水下摄食鱼类通过水下波到达不同神经丘的时间和相位差来对猎物进行定位,会由于差值太小而无法识别。例如,梅花鲈头部侧线管两个相邻神经丘的时间差值不会超过 $3\mu\text{s}$ ^[20]。

Denton和Gray(1982,1983)通过研究发现鱼类运动时身体在长轴方向保持正直。当鱼处于一个振动源的流体力学场中时,沿着其身体将形成一个梯度场。当鱼运动时,鱼体某处场的极性会发生变化,这在理论上可提供确定刺激信号方向的线索。Hassan(1985)用数学方法分析游动的鱼和静止的物体之间的相对运动,揭示出沿着鱼体也存在明显的流体力学梯度场。Sand(1981)研究鱼侧线神经的反应特性,发现振动源的位置能影响鱼头部侧线神经丘反应信号的相位。Montgomery和Macdonald^[11,12]同步记录南极鱼两个相邻神经丘的反应信号和浮游动物的游动信号,发现一个神经丘的反应信号与刺激信号同相而另一个则正好反相。Wubbels^[20]以梅花鲈为材料研究侧线定位机制,发现随着振动源位置的改变,从支配单一神经丘的侧线神经记录到的电信号相位改变 180° ,认为侧线管中神经丘位于两个相邻侧线孔之间,当邻近物体运动时,侧线管中靠近运动物体神经丘周围流体的运动方向与物体的运动方面相反而其它神经丘周围流体的运动方向则与物体的运动方向一致。这样,靠近运动物体那个神经丘纤毛弯曲方向也与其它神经丘相反,因而其电反应信号与其它神经丘正好反相。因此,鱼类侧线可通过相位的改变来对刺激信号进行定位^[20]。

致谢 本文承导师刘建康院士审阅,谨致谢忱。

参 考 文 献

- Bleckmann, H. Role of the lateral line in fish behaviour. *The Behaviour of Teleost Fishes*, edited by T. J. Pitcher, The Johns Hopkins University Press, 1986, 177~202.
- Bleckmann, H. Prey identification and prey localization in surface-feeding fish and fishing spiders. *Sensory Biology of Aquatic Animals*, edited by J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper & W. N. Tavolga, Springer-Verlag, 1988, 619~641.
- Poulson, T. L. Cave adaptation in amblyopsid fishes. *Am. Midl. Nat.*, 1963, 70: 257~290.
- Coombs, S., J. Janssen. Peripheral processing by the lateral line system of the mottled sculpin (*Cottus bairdi*). *The Mechanosensory Lateral Line*, edited by S. Coombs, P. Gorner, H. Munz, Springer-Verlag, 1989, 299~319.
- Coombs, S., J. Janssen. Behavioral and neurophysiological assessment of lateral line sensitivity in the mottled sculpin, *Cottus bairdi*. *J. Comp. Physiol.*, 1990, 167A: 557~567.
- Hoekstra, D., J. Janssen. Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Env. Biol. Fish.*, 1985, 12: 111~117.
- Hoekstra, D., J. Janssen. Lateral line receptivity in the mottled sculpin (*Cottus bairdi*). *Copeia*, 1986, (1): 91~96.
- Montgomery, J. C., A. J. Saunders. Functional morphology of the piper *Hyporhamphus ihi* with reference to the role of the lateral line in feeding. *Proc. R. Soc. Lond.*, 1985, 224 B: 197~208.
- Montgomery, J. C. Lateral line detection of planktonic prey. *The Mechanosensory Lateral Line*, edited by S. Coombs, P. Gorner and H. Munz, Springer-Verlag, 1989, 561~574.
- Saunders, A. J., J. Montgomery. Field and laboratory studies of the feeding behavior of the piper *Hyporhamphus ihi* with reference to the role of the lateral line in feeding. *Proc. R. Soc. Lond.*, 1985, 224 B: 209~221.
- Montgomery, J. C., J. Macdonald. Sensory tuning of lateral line receptors in Antarctic fish to the movements of planktonic prey. *Science*, 1987, 235: 195~196.
- Montgomery, J. C., J. Macdonald., G. D. Housley. Lateral line function in an Antarctic fish related to the signals produced by planktonic prey. *J. Comp. Physiol.*, 1988, 163 A: 827~833.
- Disler, N. N., S. A. Smirnov. Sensory organs of the lateral line system in two percids and their importance in behavior. *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, 34: 1492~1503.
- Enger, P. S., A. Kalmijn., O. Sand. Behavioral investigations on the functions of the lateral line and inner ear in predation. *The Mechanosensory Lateral Line*, edited by S. Coombs, P. Gorner and H. Munz, Springer-Verlag, 1989, 575~587.
- 梁旭方. 鳗鱼摄食感觉原理. *动物学杂志*, 1996, 30(1): 56.
- 梁旭方. 鳗捕食行为的研究. *海洋与湖沼*, 1995, 26(增刊): 199~125.
- 梁旭方. 鳗侧线管结构与行为反应特性及其对捕食习性的适应. *海洋与湖沼*, 1996, 27(5): 457~462.

-
- 18 Jannsen, J., S. Coombs, S. Pride. Feeding and orientation of mottled sculpin, *Cottus bairdi*, to water jets. *Env. Biol. Fish.*, 1990, 29: 43~50.
- 19 Wubbels, R. J. Frequency response of single unit afferents innervating the lateral line system of *Acerina cernua*. Basic Issues in Hearing, edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, Academic Press, 1988, 164~168.
- 20 Wubbels, R. J. Phase reversal in the lateral line of the ruff (*Acerina cernua*) as cue for directional sensitivity. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1991, 100 A: 571~573.