

叉尾斗鱼繁殖行为的观察

谢增兰 胡锦涛 郭延蜀 杨小琼 曾声容

(西华师范大学生命科学学院 南充 637002)

摘要:采用室内研究法对叉尾斗鱼(*Macropodus opercularis*)的繁殖行为进行了观察,结果表明,叉尾斗鱼分批产卵。雌雄鱼交配于21:35~21:55时开始,00:44~1:56时结束,整个过程持续约3~4 h,交配20~37次(Mean = 28.83, $n = 6$)。时间跨度从8.9~18.6 s (11.31 ± 2.61 , $n = 141$);只交配但雌鱼未产卵的伪交配4~6次(Mean = 5.17, $n = 6$),时间跨度从6.2~15.5 s (10.27 ± 2.51 , $n = 27$);只完成交配第一步的伪交配36~117次(Mean = 76.83, $n = 6$),时间跨度1.4~15.0 s (5.69 ± 2.31 , $n = 440$)。生殖期产卵8~9批,每批卵62~1316粒(Mean = 793.36, $n = 11$)。孵卵、护幼由雄性担当。卵从产出到孵化成鱼苗离开产巢历时约4 d。野生叉尾斗鱼6~9月繁殖,产卵期水温22.4~33.5℃,溶解氧量1.1~4.2 mg/L, pH值6.0~7.0。

关键词:叉尾斗鱼;繁殖行为;求偶;交配

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2006)05-07-06

Observation on the Breeding Behavior of *Macropodus opercularis*

XIE Zeng-Lan HU Jin-Chu GUO Yan-Shu YANG Xiao-Qiong ZENG Sheng-Rong

(School of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637002, China)

Abstract: The behaviors of paradise fish *Macropodus opercularis* were observed in laboratory during breeding period including courtship, mating, spawning, eggs guarding and fry hatching. Paradise fish is a batch spawner. They initiate mating and spawning in 21:35 to 21:55 and finished in 00:44 to 1:56. The duration of mating and spawning lasted 3 to 4 hours. Multiple matings were recorded ranged from 20 to 37 times (Mean = 28.83, $n = 6$). Each mating lasted 8.9 s to 18.6 s with mean of 11.31 ± 2.61 ($n = 141$). Pseudomatings that female did not produce spawns after mating occurred 4 to 6 times (Mean = 5.17, $n = 6$). Pseudomatings of which was only completed the first step of mating happened 36 to 117 times (Mean = 76.83, $n = 6$), each time only took 1.4 s to 15.0 s (5.69 ± 2.31 , $n = 440$). During the entire breeding period, the female produced spawned 8 to 9 times with 62 to 1316 eggs each time (Mean = 793.36 for females of 76.95 to 78.35 mm in body-length). Males guarded for their eggs and fries. It took four days for egg to hatch into fry. In the nature water, paradise fish bred when water temperature is ranged 22.4–33.5℃, DO at 1.1–4.2 mg/L, and pH at 6.0–7.0. The breeding season lasted 4 months from June to September in nature water.

Key words: *Macropodus opercularis*; Reproductive behavior; Courtship; Mating

叉尾斗鱼(*Macropodus opercularis*)隶属于鲈形目(Perciformes)攀鲈亚目(Anabantoidei)斗鱼科(Belontiidae)斗鱼属(*Macropodus*),是一种广泛分布于中国及东南亚的小型鱼类^[1-8]。它原产于我国,1868年由Carbonier氏当作观赏鱼移入法国,此后即传入西欧、南北美与日本^[9]。叉

尾斗鱼对消除病媒蚊虫、杜绝蚊虫滋生有重大

基金项目 四川省重点学科重点资助(No. SZD0420);

第一作者介绍 谢增兰,女,硕士研究生,研究方向:脊椎动物资源保护与利用;现在西安市铁一中学工作;E-mail: xiezenlan328@163.com

收稿日期 2005-12-20,修回日期 2006-07-15

作用^[6,9,10]。在我国台湾叉尾斗鱼由几十年前的全省分布到目前仅有零星分布,濒临绝种的危机*,同时据笔者走访调查发现,这一现象也出现在四川盆地。目前关于叉尾斗鱼繁殖生态的研究仅有零星资料^[11,12]。为此我们对叉尾斗鱼的繁殖行为进行了观察,以期为该鱼的资源保护和利用提供基础参考资料。

1 研究方法

采用野外与室内相结合的研究方法。

1.1 室内研究方法 实验用鱼于 2004 年 9 月采于重庆市永川市郊稻田,饲养在实验室 2 个(长 1.3 m×宽 0.45 m×高 0.5 m)水族箱内,1 号缸内雌雄分别是 2 尾、3 尾,2 号缸内则是 1 雌 3 雄。雌鱼体长 76.95 ~ 78.35 mm,体重 4.28 ~ 4.77 g;雄鱼体长 91.30 ~ 92.25 mm,体重 5.54 ~ 5.82 g。水一直用过滤器过滤,2005 年 1 月 19 日起用电热棒进行加热,水温保持在(27 ± 3)°C(5 月下旬自然水温超过 27°C,不再加温)。用颗粒鱼饲料与活饵(蚯蚓、孑孓、枝角

类、桡足类)交替不定时投喂;水族缸内栽有水草。实验时间段 9:00 ~ 22:00 时,借助外界灯光对交配行为进行观察,采用所有事件取样法连续记录各种繁殖行为。

同年 3 月带回一对雌雄鱼(雌鱼体长 76.15 mm,体重 4.45 g;雄鱼体长 91.95 mm,体重 5.85 g)饲养在自然水温水体中,与室内加温饲养的斗鱼的繁殖时间、批次进行对照。

1.2 野外环境研究方法 2005 年 3 ~ 9 月,每月中旬到叉尾斗鱼最初采集地用 JPB-607 便携式溶氧仪、精密 pH 试纸对其自然生活水体的水温、溶氧、pH 值进行测量。

2 结果

实验室加热状态下雄鱼于 2005 年 3 月 9 日开始吐泡巢,标志着繁殖的开始。同年 4 月 1、2 号水族箱内雌鱼分别开始产卵,1 号缸 2 对雌鱼分别于 8 月 7、24 日产卵结束,各雌雄鱼繁殖批数以及间隔见表 1,其间水温 24.1 ~ 32.4°C,DO 6.8 ~ 7.7 mg/L,pH 6.5 ~ 7.0。

表 1 叉尾斗鱼交配产卵时间及批数

Table 1 Mating times and batches of *Macropodus opercularis*

	配偶 Pair	交配产卵时间(月-日) Date of mating and pawning								
		1 号缸 Container 1	A—A ⁺	4-1	4-10	4-18	5-14	6-5	6-13	6-19
	B—B ⁺	4-2	5-13	6-3						
	C—B ⁺	4-7	6-13	6-19	7-9	7-27	8-24			
2 号缸 Container 2	A—A ⁺	4-2	4-8	4-23						
	B—A ⁺	6-5								
	C—A ⁺	6-12	6-26	7-9	7-27					
对照 Control	D—D ⁺	7-10	7-27	8-7	8-17	9-2				

A、B、C 分别代表缸中雄鱼(A、B、C represented male);A⁺、B⁺ 分别代表缸中雌鱼(A⁺、B⁺ represented female);D、D⁺ 分别代表对照组的雄、雌鱼(D、D⁺ male and female in control group)。

据观察叉尾斗鱼分批产卵。26 个产卵泡巢中记数了其中 11 个泡巢内卵粒,雌鱼每批产卵 62 ~ 1 316 粒(Mean = 793.36, n = 11)。产卵前雄性的泡巢、展示、追逐等对雌性都起到一个诱导的作用,这于 Vadász 等^[13]的报道一致。

野外水稻田内叉尾斗鱼于 6 月中旬开始交配产卵,同年 9 月产卵结束,巢一般建在靠近稻田田埂边的水稻株旁,其间水温 22.4 ~ 33.5°C,

DO 1.1 ~ 4.2 mg/L,pH 6.0 ~ 7.0。

2.1 求偶行为 进入繁殖期鱼的眼球虹膜带酱红色,体色鲜艳,体侧具 10 余条红蓝相间的横带泛金属光泽,尾鳍上布满规则的浅色小点。雄性个体较雌性略大,尾鳍大,呈明显的叉状。雌鱼尾鳍的尾叉较圆润,不如雄鱼的尾叉大。

* 詹见平,吴世能.盖斑斗鱼生态与复育.台湾.台中县山城生态环境维护协会(大甲溪生态环境维护协会).1994.

求偶时间定义为从雄鱼在水面吐泡巢、体色由亮橘红/蓝绿色变为橘红/蓝黑,尽力展开奇鳍和鳃盖,向雌鱼周围游动,到雌雄鱼完成第一次交配并产出精卵前为止,整个求偶时间跨度约 22 d。求偶过程可以分为 3 个阶段:第一阶段为雄鱼主动吸引雌鱼,同时驱逐竞争对手;第二阶段为雌鱼主动,引诱雄鱼竞争,一般为第一阶段者获胜;第三阶段仍是雌鱼主动,雌鱼轻啄雄

鱼躯干,或在其前扭动、倾斜,这些动作是雌鱼传递给雄鱼的交配产卵信号;雄鱼轻啄雌鱼腹部,或在雌鱼发出产卵信号时卷曲,向雌鱼回应交配产卵信号时交配行为开始。如果雄鱼拒配,则发出不交配信号;攻击或拍击雌鱼,或张开鳃盖,或轻啄雌鱼鳃盖,或张开奇鳍。求偶的典型行为模式如表 2,典型求偶争配过程见图 1。

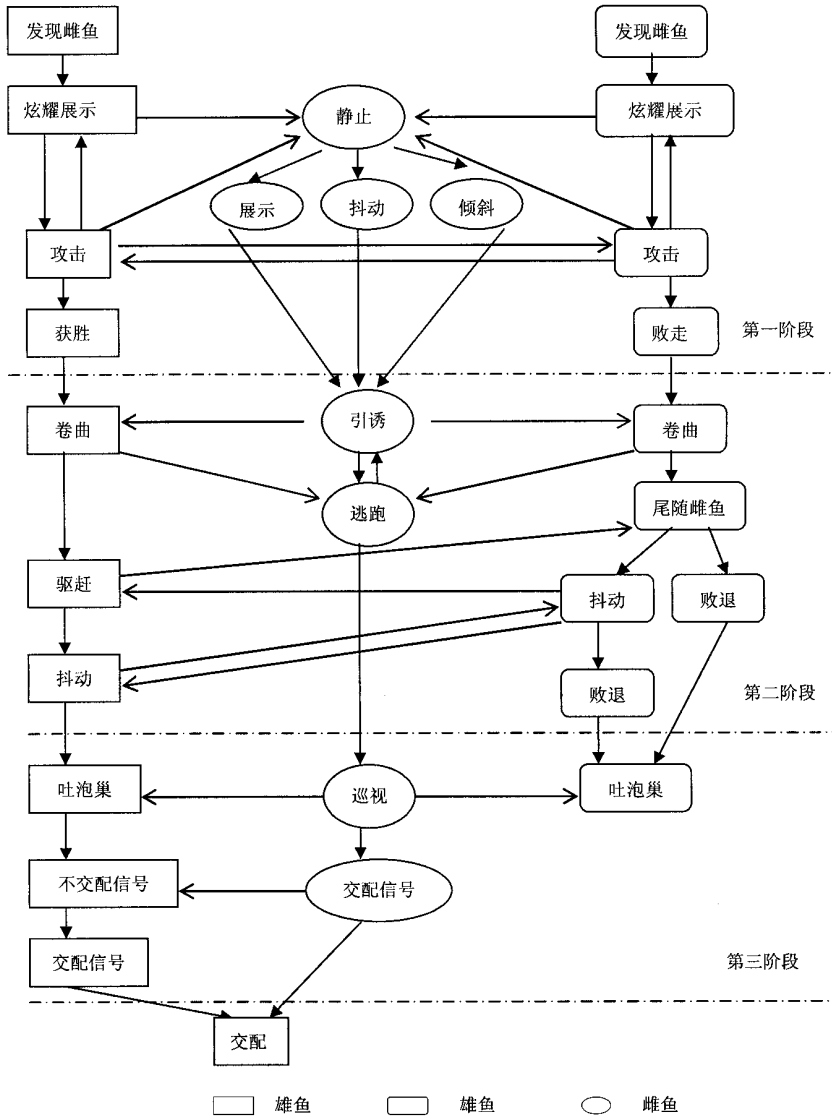


图 1 叉尾斗鱼典型求偶争配过程图

Fig. 1 Chart of Courtship behavior of *Macropodus opercularis*

粗箭头线表示求偶行为流程,细箭头线所指方向表示动作对象。

表 2 叉尾斗鱼求偶的主要行为模式

Table 2 Courtship behavioral patten of *Macropodus opercularis*

动作 Behavior	描述 Description
炫耀展示	张开奇鳍、鳃盖、鳃膜突出,能见到下面鲜红的鳃。在吸引异性时,保持此姿势游向雌性,游速慢;在攻击时,领域主呆在原地对入侵者的一种吓唬行为。
形成 S 字形	雄性在雌性的周围尽量张开奇鳍,身体弯曲成“S”形,即雄性的颈部、尾部弯曲且方向相反,主要是在雌性前展示美丽的尾鳍。在两雄性间是一种减少能量消耗和受伤的仪式化战斗。
抖动	两鱼在头尾相对的平行位置尽力张开奇鳍,身体弯曲成“S”形,双方的尾部弯曲向着对方,全身像痉挛样抖动,同时做顺或反时针水平转动($< 180^\circ$),而后可反复此动作 1~5 次(两次以上时,两尾鱼结束上一次抖动后同时改变头尾位置再次抖动)。
攻击	快速游泳接近对方,并用嘴对其进行攻击(完成一次攻击大约 0.9 s)。攻击的目标主要是鳃盖、背鳍起点 1/3 处至臀鳍基末间的躯干以及尾鳍。攻击状态中的雌雄均张开奇鳍、鳃盖,快速游向对方。
弯曲尾部	只针对雌性,对雄性的展示及弯曲成“S”形的一种反应,尾鳍展开并弯曲,像“J”。
卷曲	躯干中部弯曲,身体弯曲成“n”形。在求偶过程中出现的交配行为。
倾斜	只针对雌性,对雄性的展示以及攻击的一种反应,雌鱼的尾鳍展开或者收拢的同时身体向左或右形成一定的角度(大约 30°)。在求偶末期雌鱼主动靠近雄鱼倾斜。
败退	转身离去或立即收拢尾鳍。
引诱	只针对雌性。雌鱼在产卵前的 4~5 d 频繁游动在各雄鱼领域内,面对雄鱼的吸引扭动尾部或者接近雄鱼躯干中部造成欲交配的假象,趁雄鱼卷曲时逃走,引雄鱼尾随至另一雄鱼领域。两雄鱼相互攻击或者不断重复抖动,持续长达 3 min。
轻啄	尽力向前伸上下颌,形成一个管状,轻轻的啄对方。
扭动	只针对雌性,在求偶和交配期都有的一种行为。雌性几乎保持在原位的一种游泳,其躯干部不断地形成“S”波浪。
拍击	用尾部拍打对方,此外向相反方向推开对方。

2.2 交配 交配分为 3 个步骤:①雄鱼对雌鱼传递的产卵信号做出反应,弯曲身体包围雌鱼,雌鱼同时也弯曲身体包围雄鱼(雄鱼在水平方向,雌鱼在竖直方向);②雄鱼不停扇动胸鳍用力向着雌性方向翻转,使雌鱼处在水平位置且腹部朝上,雄鱼身体为侧位弯曲,雌鱼身体伸直,其生殖孔与雄性生殖孔相对;③雄鱼射精、雌鱼产卵,卵受精。如果交配只完成第一步或者雌性未排卵视为交配失败或称伪交配。斗鱼属于多次交配分批产卵型。把雌雄鱼第一次产出精卵的交配开始到雌鱼产完一批卵,雄鱼开始驱逐雌鱼止这一过程定义为交配过程。

斗鱼每产一批卵,产卵交配过程持续 3~4 h,交配产卵于夜里(21:35~21:55 时, $n = 17$)开始,第二天凌晨(0:44~1:56 时, $n = 6$)结束。26 个产卵交配过程用秒表详细记录了其中的 6 个,每产一批卵雌雄共完成交配 20~37 次($\text{Mean} = 28.83$, $n = 6$),交配过程比较短,时间跨度从 8.9~18.6 ($\pm 11.31 \pm 2.61$, $n = 141$);只交配但雌鱼未产卵的伪交配 4~6 次($\text{Mean} =$

5.17, $n = 6$) 时间跨度从 6.2 到 15.5 ($\pm 10.27 \pm 2.51$ s, $n = 27$),伪交配后的雄鱼常推开雌鱼;只完成整个交配过程的第一个步骤的伪交配 36~117 次($\text{Mean} = 76.83$, $n = 6$),时间跨度 1.40~15.00 ($\pm 5.69 \pm 2.31$ s, $n = 440$)。

2.3 护卵、护幼行为

2.3.1 交配过程中的护卵行为

刚产出的卵借助浮力及产卵的冲力上升而后在重力作用下下降,雄鱼每次先收集一些卵含在口中再吐入泡巢,如此反复,尽可能收集所有的卵。雌鱼偶尔也拾卵并吐到泡巢下方,但均遭雄鱼攻击。卵粒收集完后,雌雄鱼将再次交配、收集卵粒,直到该批卵产完。在此期间,主要由雄鱼担当保卫后代的重任,第一次产卵受精开始雄鱼就攻击所有来犯者包括出现在卵附近的配偶;同时雌鱼的攻击性也增强,攻击除配偶外张鳍游动者,既把可能出现的偷卵现象扼杀在萌芽状态,又给配偶提供了更多的护卵时间,从而间接的保护受精卵。

2.3.2 护卵、护幼行为

从卵产出到鱼苗离开

泡巢历时大约 4 d。产卵结束后,雄鱼一直守护在泡巢下,未见觅食。雄鱼不断地吐出气泡使卵固定在一个直径约 50 mm、厚约 20 mm 的小范围内,同时吐水或直接用嘴弄破巢中较大的气泡,在泡巢附近搜寻脱离泡巢的卵粒,并拾回,警戒四周入侵者,首选吓唬策略,如果无效就攻击,不允许配偶在泡巢附近出现。随着卵的孵化,卵脱离泡巢的机率增加,雄鱼拾卵的次数增加。大约 36~38 h,卵孵化,仔鱼头朝上,尾柄朝下依附在气泡下。泡巢由 3~4 层气泡构成,随着鱼苗的发育泡巢面积加大变薄,如果破坏部分泡巢,雄鱼立即修补,雄鱼的攻击性加强,攻击在其领域外张鳍的鱼。鱼苗孵出约 2 d 能短暂游动,眼黑色,胸鳍出现并不断的运动。大约 70~71 h,仔鱼胸鳍棘已清晰可见,能靠胸鳍向后运动或转弯且水平依附在泡巢下或边缘时,开始游离泡巢,亲鱼很难把运动、御敌能力增强的鱼苗收集回泡巢,只守护在巢附近偶尔回泡巢下吐几个水泡。约 85~86 h,仔鱼全部离巢。护幼结束后约 1 d,雄鱼又加入追逐即将产卵的雌鱼的行列,护幼结束后约 4 d,雄鱼吐泡巢准备再次繁殖,雄鱼体色恢复到交配前期。

2.4 繁殖过程中的颜色变化 非繁殖季节,鱼体侧条纹为粉紫红/蓝绿色,繁殖前夕变成亮橘红/蓝绿色。交配前 7~8 d,雄鱼体色发生变化,体侧的橘红色条纹、尾鳍颜色变成橘红偏红,上下颌、下颌联合至喉部黑色加深,像墨汁一样,无色的胸鳍显现黑色,腹鳍除第一鳍条的丝状延长外均为黑色,臀鳍四分之三变为黑色。雌鱼体色也发生变化:体侧的深蓝黑色条纹及橘红色条带变模糊,并不能观察到辉光。

交配过程中,在距第一次产卵前约 14 min,雌鱼从背鳍前鳞位置至顶骨、额骨、中筛骨、上颌骨及前颌骨所在位置体色的基色为乳黄色并杂以点状黑斑,眼球虹膜聚集大量酱黑色素于眼球中轴,距第一次产卵前约 26 min,雌鱼橘红色条带红色素几乎消失,纵列鳞以下几乎无黑色素存在,背鳍、臀鳍上的黑色素减少,从尾鳍基背侧为起点形成一浅黑色条纹向前延伸,在

背鳍后基部一分为二紧靠背鳍两侧,黑色条纹似“人”字形,距第一次产卵前约 41 min,“人”字形黑条纹从背鳍两侧延伸到上颌且黑色加重,距背鳍前基三分之一处至上颌条纹加粗,距第一次产卵前约 53 min,只在从鳍前鳞位置至顶骨、额骨、中筛骨、上颌骨及前颌骨所在位置还存在变浅的点状色素外,通体显得“苍白”,距第一次产卵前约 170 min,从鳍前鳞位置至顶骨、额骨、中筛骨、上颌骨及前颌骨所在位置还存在变浅的点状色素消失;交配过程结束 3~5 h,“人”字形黑条纹消失;2~3 d 以后体色恢复。雄鱼上下颌、下颌联合至喉部黑色变浅,体色较交配前略暗。

2.5 其他 在雄鱼护卵、护幼期间用吸管吸取鱼卵、鱼苗分别进行同种之间的易卵、易幼实验,结果发现雄鱼不能识别后代。

3 讨论

3.1 求偶行为分析 叉尾斗鱼体色发生变化的现象,Claudis Bischof^[14]曾在讨论鱼的进攻行为多样性时提到,雄鱼在相遇攻击时体色发生变化,但他的实验水温保持在 28℃,这个水温已经是斗鱼繁殖时的温度,所以不能认为是发生攻击行为时体色才改变。炫耀展示、形成“S”字形和抖动,在异性间是雄性吸引异性的诱发性反应行为,在同性之间是一种吓唬行为,也是一种减少能量消耗和受伤的仪式化战斗。雌性如果对雄性最初的求偶行为无反应,雄鱼就攻击雌鱼。这种求偶行为与攻击行为兼而用之的行为模式与三刺鱼相同^[15]。这在 2 号缸表现的最明显,雌性最终选择了战斗力强的雄性。

求偶中末期,雌鱼频繁引诱雄鱼间进行实力较量并最终选择与获胜的雄鱼进行交配,获胜的雄鱼是巢域的强有力保卫者,可有效驱逐前来偷卵的鱼,保证卵顺利孵化,前提是获胜雄鱼交配产卵前后要一直在自己原有领域。在观察中发现 1 号缸雄鱼 C 和 2 号缸雄鱼 A 各有一次在产卵前离开原有领域并强占其他的领域与雌鱼交配,在产卵结束不久,卵被原领域主偷吃。斗鱼在夜里产卵,视觉弱,靠侧线管来感知

事物。由于在交配过程中能量消耗多,体色变浅,而未交配的原领域主体色鲜艳,精力旺盛,非常熟悉自己领域的环境,常采用“调虎离山”的策略引亲鱼追击,而自己则折回吃掉其卵,表现出基因水平上的自私行为。这时亲鱼往往会丢弃卵巢回到原领域。求偶末期雌鱼主动向雄鱼发出产卵信号,如果雄鱼没准备好就发出不交配信号,雌鱼一直等到雄鱼发出交配信号才能产卵,在这一过程中雄鱼起主要作用。

3.2 生殖投资 雌雄两性间的基本差别是配子大小的不同,但每次完成交配雄鱼起主要作用,如果雄鱼不能成功的翻转雌鱼完成交配第二步,就不能完成受精,因而雄性在繁殖行为上的投资大于雌性,这可能是雄鱼从开始产卵就拒绝雌鱼接近卵的原因。护卵、孵卵及护幼工作主要由雄性鱼担当,也可能与雄鱼在交配中投资多以及产卵前保卫雌性资源的付出大有一定的关系。总的来说叉尾斗鱼同三刺鱼一样是典型的雄性护卵护幼动物^[5]。

3.3 泡巢的生态学意义 繁殖期雄鱼吐泡巢是催乳激素和雄激素共同作用的结果,雌雄鱼能在水中释放吸引异性的化学激素^[6],而且在观察中多次发现求偶过程中雄性吐泡巢的地方并不一定是将来的产卵地,泡巢起到刺激雌性成熟的作用。在护卵、孵卵中,泡巢的作用是尽可能地把卵聚集在一个小范围内,便于雄性保护,特别是孵化前泡巢有一定的厚度,且嵌在气泡间的卵粒由于雄鱼不断吐出的气泡使巢厚度增加而脱离水面,有利于卵暴露在空气中保证充足的氧气及获取热量。如果在早期破坏部分泡巢,雄鱼会立即修补,这主要是让幼鱼依附,起到更好地保护没有独立能力的幼鱼的作用。

3.4 产卵分析 在人为改变叉尾斗鱼的生活环境条件下,雌雄鱼产卵持续5个月,产卵8~9批,平均每批卵793.36粒;在实验室自然水温条件下,产卵在7~9月,持续约3个月;根据沈世杰等的研究,在台湾热带地区叉尾斗鱼产卵在3~10月,持续约8个月^[9],这都表明叉尾斗鱼具有繁殖时间长、怀卵量大的高生育力特点,

但其目前在我国台湾省、四川盆地都有濒危的危险。在野外调查中发现当地村民在冬季用甲氰菊酯药鱼、水稻插秧前施入田中的化肥碳酸氢氨、过磷酸钙以及鱼蛋肥等导致大量鱼类包括叉尾斗鱼的死亡,这是叉尾斗鱼锐减甚至消失的主要原因。应该注意到叉尾斗鱼濒临绝种的危机,应禁止村民使用毒性大的药物药鱼,减少对鱼类有害化肥的使用。

参 考 文 献

- [1] 《福建鱼类志》编写组编著. 福建鱼类志. 福州:福建科学技术出版社, 1958, 439~442.
- [2] 湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 长江鱼类. 北京:科学出版社, 1976, 210~211.
- [3] 湖南省水产科学研究所编著. 湖南鱼类志(修订重版). 长沙:湖南科学技术出版社, 1980, 215~217.
- [4] 郑慈英主编. 珠江鱼类志(下卷). 北京:科学出版社, 1989, 365~366.
- [5] 毛节荣主编. 浙江动物志 淡水鱼类. 杭州:浙江科学技术出版社, 1991, 212~214.
- [6] 潘炯华主编. 广东淡水鱼类志. 广州:广东科技出版社, 1991, 508~511.
- [7] 沈世杰. 台湾鱼类志. 台北:台湾大学动物系印行, 1993.
- [8] 丁瑞华主编. 四川鱼类志. 成都:四川科学技术出版社, 1994, 532~536.
- [9] 沈世杰, 曾晴贤, 熊致远. 台湾地区病媒蚊防治用土产鱼类的调查研究. 台湾省台北市:台湾大学动物研究所, 1991.
- [10] 王正雄. 盖斑斗鱼防治登革热病媒埃及斑蚊幼虫潜力之研究. 中华卫志(台北), 1988, 17:458~467.
- [11] Hall D D. A qualitative analysis of courtship and reproductive behavior in the paradise fish, *Macropodus opercularis* (Linnaeus). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1968, 25(7):834~842.
- [12] 郑文彪. 叉尾斗鱼的胚胎和幼鱼发育的研究. 动物学研究, 1984, 5(3):261~268.
- [13] Vadász C, Kabai P, Sass M, et al. Correlation of sexual behavior and ovarian processes in the paradise fish, *Macropodus opercularis*. *Acta Biologica*, 1979, 30(1):151~160.
- [14] Claudia Bischof. Diversity in Agonistic Behavior of Croakin Gouramis (*Trichopsis vittata*, *T. schalleri*, and *T. pumila*; *Anabantoidae*) and the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*; *Anabantoidae*). *Aggressive Behavior*, 1996, 22(6):447~455.
- [15] Tinbergen N. *Curious Naturalists*. Harmondsworth: Penguin Books Education, 1974.
- [16] Lee C T, Ingersoll D W. Social chemo signals in five Belontiidae (Pisces) species. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1979, 93(6):171~181.