

# 蓝圆鲹、鲑鱼趋光特性的电生理研究\*

杨雄里 李震元 郑微云 黄玉霖 潘家模

(中国科学院上海生理研究所) (厦门大学海洋系) (上海市水产研究所)

利用某些中上层鱼类趋光集群的特性,在夜间用灯光进行诱捕,是目前海洋捕捞中光诱捕鱼的一项重要技术。但应用何种颜色和强度的光源最有效?为什么在有月光、特别是满月情况下光诱效果不佳?这些问题从感觉生理的角度,可归结为对视系统光谱敏感特性(对不同颜色光的敏感度)和适应特性的研究。以视系统周边和中枢神经细胞的电活动来反映视觉功能特性,易于进行精细的定量分析,是一种比较理想的指标。由于海水鱼对缺氧、离水极为敏感,一般在离水10—20秒后即趋死亡,对其视网膜电活动的研究通常以离体网膜为标本(在合适条件下,离体网膜也能在一定时间内保持基本正常的电活动),对保持正常血液循环的在位标本的研究难度较大,工作甚少,视中枢电活动的分析则至今未见报道。我们在有关单位和广大渔民的积极支持下,成功地对我国近海主要中上层趋光鱼类,蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、鲑鱼(*Pneu*

*matophorus japonicus*) 在位标本视系统周边和中枢神经元电活动:视网膜电图(ERG)和大脑视顶盖诱发电位(VEEP)进行了比较系统的分析,加了对海水鱼视觉特性的了解,为解决上述问题提供了一些资料。

## 实验方法

鲹、鲑均系当年生,叉长10—15厘米,鲹于1973年4月自广东惠东港口附近海面捕获,饲养于海中网箱;鲑系1973年8月从青岛港内钓获饲养于水族箱内。实验鱼用三碘季胺酚肌注麻醉,剂量1—3毫克/千克体重,每隔2—3小时续补半剂量。麻醉后立即(10秒内)使之侧卧于悬浮在海水槽表面的纱布垫上,鱼嘴中用橡皮软管通以含饱和氧的新鲜海水,海水经鳃流入水槽后重新循环,速度为200毫升/分,在这样的条件下,动物通常可在7—8小时内保持正常反应。

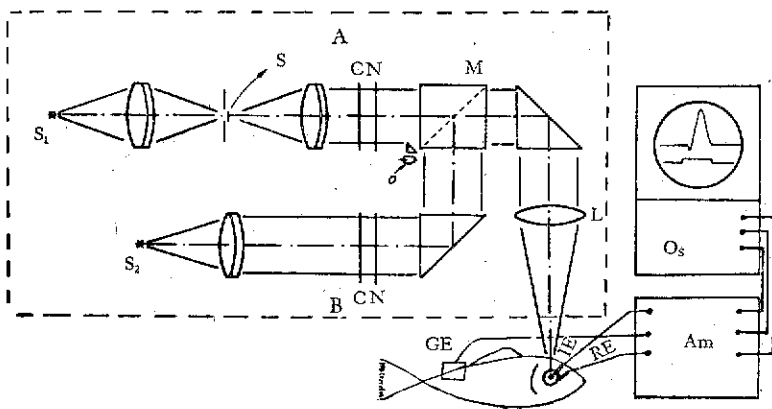


图1 光刺激、电记录装置略图

$S_1, S_2$ ——光源, A、B——光学系统, M——混光立方体, L——透镜, S——电磁快门, C——干涉滤色片, N——中性滤光片, O——光导管 OCP71 (记录光刺激讯号用)。RE——记录电极, IE——参考电极, GE——接地电极, Am——前置放大器,  $O_s$ ——示波器, 示波屏上线为 ERG 波形, 下线为光刺激讯号。

图1为光刺激、电活动记录装置略图。虚线框内为光刺激系统,光源经两光学系统A、B形成两平行光束,一为刺激光,刺激时间由电磁快门控制;另一为背景光。两光束经混光立方体和透镜投射于鱼眼,

\* 本工作实验方法、结果的详细论述参见:杨雄里等《生物化学与生物物理学报》9卷第25—52页。在工作过程中,承广东惠东港口公社港一大队,青岛水产研究所、水族馆,山东海洋学院等单位积极支持,特此致谢。

张角 35°。光束颜色和强度分别由干涉滤色片和中性滤光片改变。背景光在暗适应时关闭,在明适应时开启持续照射鱼眼。记录电极 RE ( $\phi=0.2$  毫米银丝)直接和角膜接触,参考电极 IE 插入球后,鱼体由银片 GE 接地。电活动经放大器 Am 后显示于示波器 Os。

记录鳊 VETP 时,用手术小心暴露中脑视顶盖,RE 与受光照眼对侧视顶盖表面接触,IE、GE 同上。

光谱敏感曲线测定采用恒定反应法,即确定为产生一定振幅 b 波或一定峰潜伏期的 VETP 负波所需各波长光强( $E_{\lambda}$ )<sup>1)</sup>,则敏感度( $S_{\lambda}$ -对波长  $\lambda$  的敏感度)为  $E_{\lambda}$  的倒数, $E_{\lambda}$  愈大,敏感度愈低。

以下光强均以相对对数单位表示,0 相当于  $4 \times 10^3$  微瓦/平方厘米(角膜水平),-8.0 即为  $4 \times 10^{-1}$  微瓦/平方厘米,余同。阈值变化也以对数表示。

## 实验结果

### (一) ERG 的适应特性和光谱敏感性

图 2 是鳊暗视和明视 ERG 波形<sup>2)</sup>(鳊相似),显示出脊椎动物混合型网膜 ERG 的特征。暗视时主要是一个正相 b 波,只有在高光强刺激时 a 波才出现;明视时 a 波明显,在撤光后可见正相 d 波。b 波一般认为反映网膜的兴奋性,其振幅随光强增加有规律地增大。

ERG 对缺氧极敏感,当循环海水稍有阻滞,ERG 即发生不可逆变化: b 波迅速减小终至消失。这与淡水鱼形成鲜明对照,鲫鱼 b 波在切断循环水后几十分钟,振幅仅略减小,若恢复循环水,仍可恢复到原来的敏感度。

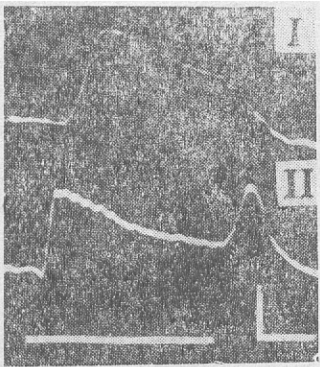


图 2 鳊暗视和明视 ERG

I. 暗视, II. 明视。波形向上为正,向下为负。暗视时仅正相 b 波,明视时,可见 a 波(b 波前小负波)、d 波(撤光后正波)。\*下线示光刺激讯号,右下方垂直小柱为振幅标尺 100 微伏,水平小柱为时间标尺 100 毫秒。

1. 暗适应特性: 用强光照射网膜, b 波阈值(引起 50 微伏 b 波的光强)急剧升高,光敏度降低,强光熄灭后,网膜逐渐暗适应,阈值迅速降低。图 3 示鳊、鳊暗适应曲线。鳊在暗适应 40—50 分后即已恢复到

完全暗适应水平,阈值变化 6.0 对数单位。鳊的暗适应进程要缓慢得多,起初阈值迅速降低,在 10 分内可降低 3—4 对数单位,但随后即趋稳定,持续至 50—60 分,呈现平台,之后阈值继续降低,通常要在 3 小时后才接近完全暗适应水平。

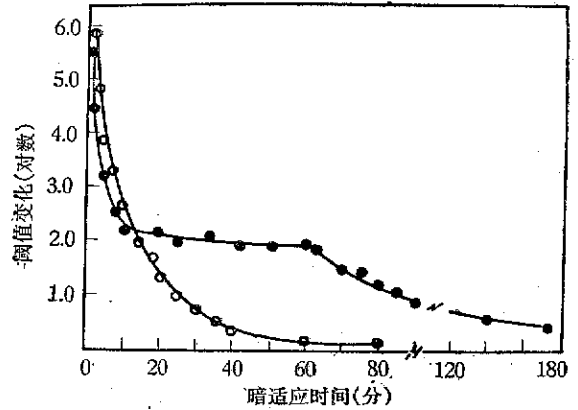


图 3 鳊、鳊暗适应曲线

横坐标: 时间(分); 纵坐标: 对数阈值,以暗视阈值为 0。  
○—○ 鳊, ●—● 鳊。注意横坐标变化。

2. 明适应特性: 为了观察背景光对网膜光敏度的影响,测定了辨增阈曲线(不同背景光强下为引起 50 微伏 b 波的刺激光强)。图 4 系鳊的结果,背景光为白光,刺激光波长为 498 和 610 毫微米,两曲线在纵坐标

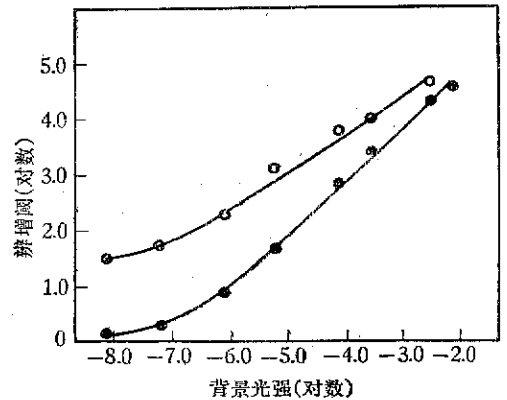


图 4 鳊辨增阈曲线

横坐标: 背景光强(对数), -6.0 相当于满月时海面下 30 米的光强水平; 纵坐标: 辨增阈(对数),以 498 暗视阈值为 0。  
●—● 498 毫微米, ○—○ 610 毫微米。

- 1) b 波振幅在 a 波出现后从 a 波峰值算起。峰潜伏期系光刺激开始至波峰的时间。
- 2) 混合型网膜包含两种感光细胞: 杆细胞和锥细胞。当网膜处于暗适应或低背景光时(暗视),主要是杆细胞活动。当处于较高背景光时(明视),主要是锥细胞活动。这两种感光系统的光谱敏感特性和适应特性有显著的差别。

的位置已按相对能量校正,纵坐标之差即表示阈值差。当背景光强低时,背景光的变化对辨增阈并无明显影响,如背景光强从 $-8.0$ 增至 $-6.0$ (100倍),辨增阈仅增加7—10倍,但当超过 $-6.0$ 后,两者就是线性关系。由于610曲线斜率要比498曲线小,因此随背景光强增加,610曲线逐渐接近498曲线,呈现交叉的趋势。鲇的情况很相似(图5),但两者的线性关系要在背景光强超过 $-5.0$ 时才满足。610曲线与498曲线也渐趋交叉。

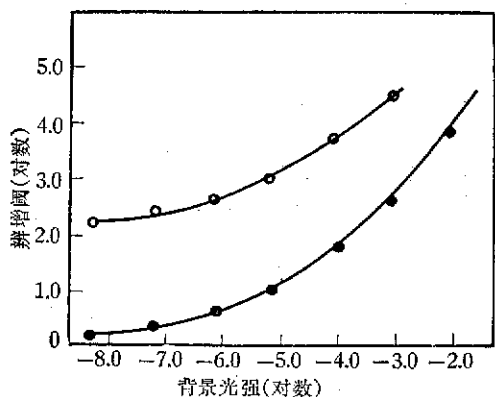


图5 鲇辨增阈曲线

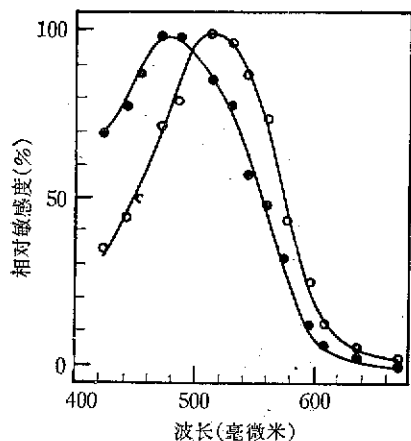


图6 鲇暗视、明视光谱敏感曲线

横坐标: 波长(毫微米); 纵坐标: 相对敏感度以相对于峰值的百分数表示。

●—● 暗视, ○—○ 明视。

3. b波光谱敏感性: 图6为鲇暗视、明视光谱敏感曲线。暗视敏感峰在490毫微米,长波段敏感度降得很快, $S_{669}:S_{490}=1:100$ 。明视时峰值移至525毫微米,短波段相对敏感度下降,而长波段升高,此时 $S_{669}:S_{490}=1:30$ 。

鲇暗视光谱敏感曲线峰值在480毫微米(图7),长波段敏感度相对更低, $S_{669}:S_{480}=1:1000$ 。明视时峰值移至525毫微米, $S_{669}:S_{480}=1:300$ 。

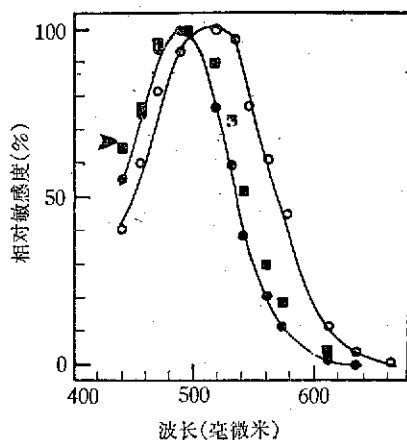


图7 鲇暗视、明视光谱敏感曲线

■ 为背景光强 $-3.6$ 的结果,余同图6。

在明视时光谱敏感峰向长波段位移,表明网膜内杆细胞的活动渐为锥细胞所代替,这和ERG波形特征及组织学结果都是一致的。

## (二) VETP的特性 和光谱敏感性

1. 波形: 光照网膜时,神经冲动沿视神经经视交叉传至对侧中脑视顶盖(即左眼至顶盖右叶),引起顶盖神经元群综合电活动(VETP)。图8是一组典型的暗视VETP。当刺激光强较低时,主要是一个表面负波n,随光强增加P、N波出现,一般认为P波系突触前视神经纤维传入冲动同步活动的结果,而负波则是顶盖神经元的活动。

2. 峰潜伏期和刺激光强的关系: 由于VETP各波的振幅与光强的关系比较复杂,我们改以峰潜伏期为指标。峰潜伏期随光强增加而缩短,两者关系可用下式描述: $\log(IT) = \alpha \log I + \beta$ ,其中IT为峰潜伏期,I为光强, $\alpha, \beta$ 为常数(图9)。明视条件下,此关系式在一定光强范

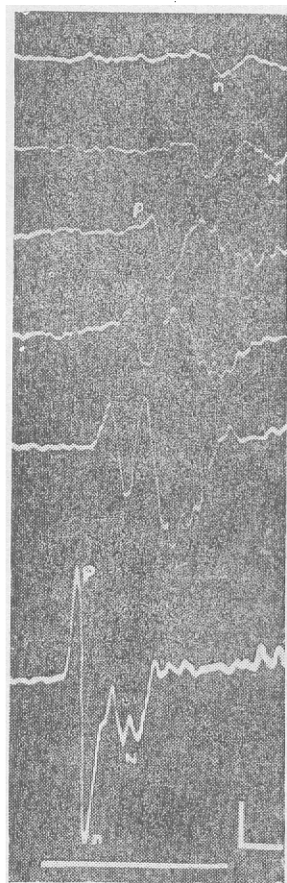


图8 典型的鲇暗视VETP  
左上角数字示刺激光强,下线示光刺激讯号,振幅标尺100微伏,时间标尺50毫秒。

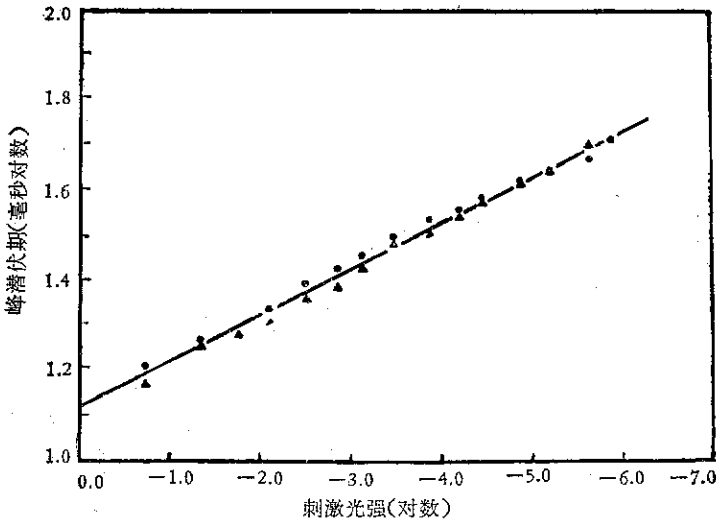


图9 VETP 峰潜伏期和刺激光强的关系

横坐标: 刺激光强(对数);纵坐标: 峰潜伏期(毫秒,对数)。▲●示  
两尾鱼结果,直线系按  $\text{Log}(IT) = 0.1\text{Log}I + 1.12$  画出。

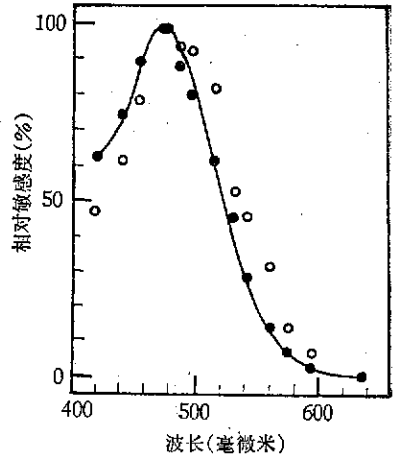


图10 鲇 VETP 光谱敏感曲线实线  
系 ERG 结果。余均同图 6。

围内依然成立。

3. 光谱敏感性: 鲇 VETP 暗视光谱敏感曲线和 ERG 结果吻合得很好(图 10), 明视时曲线有向长波段位移的趋势, 但峰值未变。更高背景光强时因刺激光强限制未作测定。

## 讨 论

### (一) 光源的颜色和强度:

因鲇、鲇 ERG 和 VETP 的暗视光谱敏感峰均在 480—490 毫微米(光谱的蓝绿部分), 而海水对蓝绿光的通透率也较高, 因此不同颜色的光源, 若物理强度相同, 则蓝绿光源的诱鱼范围为最大, 粗略的计算表明, 相同强度的 669 毫微米(红)和 490 毫微米(蓝绿)光的诱鱼范围之比为 1:5。

需要注意区别几个不同的概念。诱鱼范围是指光源在水中的作用区域, 在这一区域内鱼能察觉光源的存在, 这是诱捕的首要条件。从原则上来说, 为了对更大范围的鱼群进行诱集, 光源颜色应尽量接近鱼的光谱敏感峰和海水的透光峰。集鱼范围是指鱼察觉光源后在其周围聚集的区域, 这依据鱼的嗜好照明度而定。建议选择蓝绿光源是对诱鱼范围而言。应用白炽灯作为水下灯有明显的缺点, 因是连续光谱, 鱼仅对其一部分波段有较高敏感度, 而大部分能量消耗于海水的吸收, 因此诱鱼范围小, 也不经济。玻泡涂有蓝绿色的白炽灯和白炽灯有同样的缺点, 只不过以玻泡的吸收代替了海水对光能的选择性吸收。理想的光源应是发射光谱集中在蓝绿波段的特种灯, 目前正在试用

的碘化铊钨灯(钨主峰为 5350 Å, 钨主峰 4511 Å), 从诱鱼角度是一种很有前途的新光源。

在实践中经常提出鱼喜欢什么颜色的问题, 这个问题很难回答。我们的初步看法是, 因鲇、鲇网膜从暗视(无色觉)向明视(有色觉)功能的过渡仅在较高的亮度水平发生(比淡水鱼高几十倍), 因此除非鱼十分接近水下灯, 各种波长光的作用主要表现为不同的亮度感觉, 只有当我们能用实验明确无误地把光的亮度和颜色的作用区分开来, 才能对这个问题作出确切的回答。

正因为这样, 就需要对某些现象进行分析, 例如广东、福建的渔民在下网前为使集鱼范围缩小, 往往在发现鱼群后用红布把灯包起来(俗称“压火”), 但显然不能因此得出趋红光的结论, 更可能的原因是因红布降低了光强, 从而缩小了集鱼区。

关于光强问题不能一概而论。在诱鱼阶段, 为扩大诱鱼范围, 应尽可能增加光强, 但到了集鱼阶段, 光强太高就会使鱼群不易集中, 这已为生产实践所提示。

### (二) 月光下的光诱问题

月光下光诱效果不佳是一个多因子问题, 其中月光作为背景光降低了视系统的光敏感度, 从而缩小了诱鱼范围, 并使鱼群分散显然是一个重要原因。据辨增测定结果, 当背景视野角为 35°, 光敏感度要比无月夜降低 6—10 倍, 考虑到月光照射全视野, 实际上对光敏感度的影响要更大一些。为扩大诱鱼范围和提提高光源作为视觉信号的作用, 可增加光源强度。比较合理的方法是按照光在海水中传播、衰减的特点把现有灯光作适当配置, 或采用漂流光源以扩大光场。

### (三) 水上灯和水下灯

有一种意见认为，由于空气的吸收系数远较海水为小，因此水上灯能扩大诱鱼范围，这种意见值得商榷。水上灯光虽在空气中能传播较远的距离，但因海水反射，尤因反射率随入射角增大而增加，射入海中的光甚微，即使在水平方向也不能扩大诱鱼范围，在垂直方向的作用自然更不如水下灯。此外由于水上灯形成

一种背景反而降低了鱼群察觉水下灯的能力，导致鱼群分散。特别是在满月时，这种背景光叠加于月光背景更影响光诱效果。因此在诱鱼阶段可考虑灭去水上灯。

鱼类趋光特性是一个复杂的问题，用电生理方法进行研究仅是一个侧面，需要由其它方法补充和修正，并期待生产实践的检验。