

# 光照对水生动物行为的影响\*

周显青 牛翠娟 李庆芬

(北京师范大学生物系 北京 100875)

**关键词** 水生动物 光照 行为

水生动物的行为受外界环境因素的影响很大,光作为自然界中重要的生态因子,对动物行为的影响极为明显。对于光照的变化,动物能调节自身作出适当的行为反应。本文主要对国外这方面的研究报道作了总结。

## 1 光照对水生动物趋光行为的影响

动物的趋光性与其视力有关,因而在不同的种类以及同种个体的不同发育阶段,趋光性表现不同<sup>[1,2]</sup>。幼鲱鱼在较高的光照强度下呈趋光性,随着光照强度减弱,趋光性行为减弱,当光照强度低于某一阈值时,表现为背光性,在非常低的光照强度下,背光性也消失;而且随着幼体向成体的发展,光敏感性增长,由光适应转为暗适应<sup>[3]</sup>。刚孵出的海洋动物的幼体通常是趋光性的,随着年龄的增长,光敏感性增长,对黑暗的适应能力增长,逐渐转为背光性。这

可能与动物的视力发展有关<sup>[3]</sup>。但幼金鲈和幼银鲈在所有光照梯度下,都表现为趋光性,且在高光照强度下,趋光性更明显。这两种鱼最大的趋光行为发生在 0.601 $\mu\text{m}$  光波段,而且幼银鲈比幼金鲈的趋光性更明显<sup>[1]</sup>。

光谱成分对水生动物的趋光性也有很大的影响,而且象光照强度一样随动物发育阶段不同而有很大差别。幼鲱鱼对黄—绿光表现为趋光性,而在刚孵出时对 450、520、620 $\mu\text{m}$  光波表现为背光性,以后随着发育时期的不同,对光波的趋光性有变化。这可能是由于在其不同的发育时期,视觉细胞的相互作用或相对密度不同所致<sup>[3]</sup>。海龟的幼龟对不同的光谱趋光反应

---

\* 国家自然科学基金资助项目, No. 39370121;

第一作者介绍:周显青,女,33岁,讲师;

收稿日期:1997-11-08,修回日期:1998-03-05

也明显不同<sup>[2]</sup>。绿海龟(*Chelonia mydas*)幼龟对短波光比对长波光表现出了明显的趋光性<sup>[4]</sup>,而咬龟对黄波光为背光性。龟对光照的反应不同,可能是由于光照强度不同,也可能是由于光谱成分不同,更可能是二者相互作用的结果<sup>[2]</sup>。光照强度和光谱成分对水生动物行为的影响是很复杂的,许多鱼具有适应其生活环境的主要光波的视觉色素细胞<sup>[5]</sup>。

## 2 光照对水生动物的昼夜活动节律和迁移行为的影响

每一种动物都有其特有的昼夜活动规律。动物何时活动,要取决于一系列因素如光照、水温等。决定各种动物活动节律的主导因素可能不同,但光照却是其中一个重要因素。Graham等<sup>[6]</sup>报道,对锦龟(*Chrysemys picta*),水龟(*Clemmys guttata*)和非洲册颈龟(*Sternotherus odoratus*)三种淡水龟施以长光照(16L:8D),使它们变成了强烈的白昼活动类型,而短光照(8L:16D)则使它们变化到夜间活动。Tu等<sup>[7]</sup>的工作表明,缩短光周期,能降低水蛇的昼夜活动节律的幅度。动物在自然界所表现出来的昼夜节律,除了由外部因素的昼夜周期所决定以外,在动物机体内部还有似昼夜节律。光是使动物的似昼夜节律与外界环境24小时周期同步的定时因素<sup>[8]</sup>。

许多淡水和海洋动物似乎都有一个活动的最适光照强度。浮游动物在夜晚游泳活动加剧,这个现象在一些动物的成体和幼体也存在<sup>[9]</sup>。鲾的正常活动节律能被连续光照打断<sup>[9]</sup>;金鱼在连续几天的持续光照下会保持一个弱的昼夜活动节律<sup>[10]</sup>。许多水生动物有昼夜垂直移动的现象,大部分浮游动物回避强光,白天光照较强时,栖息于较深水层,夜晚上升到表面,并随昼夜而交替,每昼夜往返一次,如西鲱(*Alosa pseudoharengus*)和白鲑(*Coregonus artedii*)即属于此种类型<sup>[10]</sup>。但 *Percina caprodes* 却在夜间移动到更深的水里;而杜父鱼(*Cottus bairdi*)没有出现这种昼夜垂直移动现象<sup>[10]</sup>。

水生动物的活动除了受光照和水温影响外,还与其食物条件和天敌的活动有关<sup>[9-11]</sup>。在自然条件下,大麻哈鱼的鱼苗总是在夜间活动,远离其孵卵场所,这可能是鱼苗采用的逃避捕食者的一种策略<sup>[12]</sup>,也可能是由于其视网膜对光线减弱的适应较慢,一时处于黑暗的半适应状态,导致其随水流而盲目移动<sup>[13]</sup>。与此相反,金鲈在夜晚处于安定状态。这可能是逃避靠猎物活动来确定食物的捕食者的一种策略<sup>[14]</sup>。食物能刺激动物的摄食活动,而捕食者对其却起抑制作用,即使受光照控制的动物的昼夜垂直移动,在大多数情况下,也与其食物和捕食者有关。夜间上升到表层吞食与它们一起迁移的小型动物或在阴暗的时间里游到某一地区截获它们,白天下沉则可能是暂时处于深水中节省能量<sup>[10]</sup>。一些生活在暗礁周围的鱼类,在黄昏时移到暗礁处,在晚上摄食,黎明时回到隐蔽处<sup>[15]</sup>。红大麻哈鱼(*Onchorhynchus nerka*)的幼鱼在夜晚移到上层水摄食,白天下降到深水避开在表面以视觉摄食的捕食者<sup>[16]</sup>;而幼鲾(*Pleuronectes platessa*)白天到深水摄食,夜晚回到浅水以避开在深水中夜晚活动的捕食者鲭鱼类的注意<sup>[9]</sup>。在湖中,幼拟鲤(*perca fluviatilis*)和幼拟鲤(*Rutilus rutilus*)白天停在湖边以避开水禽的捕食,晚上散到湖水中捕食<sup>[9]</sup>。Spieler等<sup>[17]</sup>报道,喂食时间能驯化金鱼的昼夜活动节律,而且喂食时间比光周期对驯化动物的活动更有效。动物的昼夜活动节律是一种复杂的生物学现象,是对各种环境条件昼夜变化的一种综合性适应,因此,各种动物昼夜活动节律都具有其本身的特点,也就是具有各自对外界环境条件综合适应的特点<sup>[8]</sup>。

## 3 光照对水生动物集群活动行为影响

水生动物的集群活动行为与光照有密切关系。动物集群活动和集群现象的昼夜变化是由Parr对*Scombrus colias*研究后发现的<sup>[10]</sup>。鱼类的集群活动行为随着光照强度的不同而变化,大多数鱼类在光照强度很低时没有集群活动能力<sup>[16]</sup>。鲑鱼在光照强度为0.08 lx时集群

行为很明显,但当光照强度降到 0.024 和 0.0034 lx 之间时,集群活动现象消失,但它仍能进行摄食活动<sup>[16]</sup>。这与 Verheigen<sup>[19]</sup>对鲱鱼的观察一致。一些研究结果表明,黑暗是引起集群活动行为消失的原因<sup>[8]</sup>。但 *Lepomis aurits* 的集群活动行为在光照条件很好时就消失了。这些结果表明,集群活动行为的机制并不是很简单的。动物集群活动行为的中止并不意味着其社会接触消失。胭脂鱼 (*Catostomus* sp.) 和 鲑鲈 (*Percopsis omiscomaycus*) 在黑暗状态下聚集在一起, 铅鱼 (*Couesius plumbeus*) 在夜晚呈簇分布, 集群的和单个的鲱鱼在夜晚极少活动或完全不活动<sup>[10]</sup>。这表明, 集群活动的行为可能在黑暗状态下中止, 但可能聚在一起保持着社会接触。

#### 4 光照对水生动物摄食行为的影响

光照强度对摄食活动行为的影响在不同生态类群的鱼类表现得很清楚<sup>[9, 11, 13, 18]</sup>, 而且具有种属特异性。叶唇鱼在黄昏和晚上即在弱光和黑暗条件下, 摄食活动最强烈<sup>[20]</sup>。鲱鱼在完全黑暗下摄食活动停止<sup>[19]</sup>。虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 在光照强度为 3.2 lx 比 0.1 lx 时捕食活动强烈<sup>[21]</sup>。幼鳊 (*Mugil* sp.) 在  $10^3$  lx 照度以上, 处于光晕旋状态, 嘴里虽然不断做着捕食动作, 但并非在努力捕食, 因此进食效率不高; 在  $10^2$  lx 时, 幼鱼显得比较安定, 捕食积极; 在  $10^1 \sim 10^0$  lx 时, 幼鱼也不太安定, 但进食效率还是较高的。这表明, 幼鳊的摄食活动高峰只出现在一定的光照条件下 ( $10^2$  lx), 在更高或更低的光照强度下, 摄食活动急速降低<sup>[22]</sup>。Elliott<sup>[23]</sup>对一些食浮游生物的鱼类研究表明, 这些鱼类在白天几乎是连续摄食的。Emery<sup>[10]</sup>根据光照强度对摄食活动影响的研究结果, 把鱼类的摄食活动分为三种类型, 即白昼型、黄昏型和夜间型。幼鳊属于白昼型, 但不是白昼强光型, 而是白昼型中照度较低的紧接黄昏型的类型。在通常情况下, 浮游动物和底栖无脊椎动物是全天连续捕食, 而较大的捕食者, 捕食活动在黄昏和黎明最强烈。弱光时期总是

混合各种活动, 从动物的成群活动减弱到聚集, 最后到个体的单独活动或静止不动。大型捕食者很明显地利用这个混乱时期对猎物捕食<sup>[10]</sup>。

水生动物的摄食活动不仅受光照强度的影响, 而且也受到食物密度和捕食者活动的影响。当捕食者和猎物发生在同一时间和同一地点时, 许多动物常常放弃摄食活动, 来避免摄食的冒险。通过改变摄食活动时间和另外一些活动时间增加它们生存的机会<sup>[19]</sup>。白天可能提供了较好的视觉摄食机会, 但在以视觉摄食的捕食者出现时, 可能会更危险。幼鳊在实验室条件下, 白天和夜晚都摄食, 当食物出现后, 其活动加剧, 而当捕食者鳕鱼出现后, 其摄食活动被推迟<sup>[11]</sup>; 但在自然界中, 其摄食活动多发生在白天, 晚上极少摄食或不摄食<sup>[3]</sup>。这可能是由于捕食者出现后抑制了其摄食活动<sup>[9]</sup>。在动物正常的摄食活动中, 环境中栖息地和其它条件的变化, 能影响捕食和逃避捕食的能力, 改变捕食和被捕食的平衡<sup>[9]</sup>。

光照对水生动物行为影响的研究, 目前基本上处在观察描述的资料积累阶段。可以肯定, 光在水生动物的行为变化中发挥了重要而复杂的作用, 从描述走向机理的探讨必将是其今后的发展方向。

#### 参 考 文 献

- Gehrke, P. C. Influence of light intensity and wavelength on phototactic behaviour of larval silver perch *Bidyanus bidyanus* and golden perch *Macquaria ambigua* and the effectiveness of light traps. *J. Fish Biol.*, 1994, 44: 741~751
- Salmon, M., B. E. Witherington. Artificial lighting and seafinding by loggerhead hatchlings: evidence for lunar modulation. *Copeia*, 1995(4): 931~938
- Blaxter, J. H. S. Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae. *J. Exp. Biol.*, 1968, 48: 39~53
- Mrosovsky, N., S. Shettleworth. Wavelength preferences and brightness cues in the water finding behaviour of sea turtles. *Behaviour*, 1968, 32: 211~257
- Levine, J. S., E. F. Macnichol Jr. Colour vision in fishes. *Sci. Am.*, 1982, 246: 140~149
- Graham, T. E., V. H. Hutchison. Turtle diel activity: response to different regimes of temperature and photoperiod.

- Comp Biochem. Physiol.*, 1979, **63A**:299~305
- 7 Tu, M. C., V. H. Hutchison. Interaction of photoperiod, temperature, season, and diel cycles on the thermoregulation of water snakes (*Nerodia rhombifera*). *Copeia*, 1995 (2): 289~293
  - 8 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京:北京师范大学出版社, 1992. 82~90
  - 9 Burrows, M. T., R. N. Gibson, A. Maclean. Effects of endogenous rhythms and light conditions on foraging and predator-avoidance in juvenile plaice. *J. Fish Biol.*, 1994, **45A**: 171~180
  - 10 Emery, A. R. Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1973, **30**:761~774
  - 11 Petersen, J. H., D. M. Gadomski. Light-mediated predation by northern squawfish on juvenile chinook salmon. *J. Fish Biol.*, 1994, **45A**:227~242
  - 12 Fraser, N. H. C., F. A. Huntingford, J. E. Thorpe. The effect of light intensity on the nightly movements of juvenile Atlantic salmon alevins away from the redd. *J. Fish Biol.*, 1994, **45**:143~150
  - 13 Ali, M. A. The ocular structure, retinomotor and photo-behavioral responses of juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.*, 1959, **37**:965~996.
  - 14 Hasler, A. D., J. R. Villemonte. Observation on the daily movements of fishes. *Science*, 1953, **118**:321~322
  - 15 McFarland, W. N., J. C. Ogden, J. N. Lythgoe. The influence of light on the twilight migrations of grunts. *Environ. Biol. Fishes*, 1979, **4**:9~22
  - 16 Clark, C. W., D. A. Levy. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation windows. *Am. Naturalist*, 1988, **131**:271~290
  - 17 Spieler, R. E., T. A. Noeske. Effects of photoperiod and feeding schedule on diel variations of locomotor activity, cortisol, and thyroxine in goldfish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1984, **113**:528~539
  - 18 Jones, F. R. H. The behaviour of minnows in relation to light intensity. *J. Exp. Biol.*, 1956, **33**:271~281
  - 19 Verheigen, F. J. Laboratory experiments with the herring, *Clupea harengus*. *Experientia*, 1953, **9**:193
  - 20 Steigenberger, L. W., P. A. Larkin. Feeding activity and rates of digestion of northern squawfish (*Stychocheilus oregonensis*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1974, **31**:411~420
  - 21 Ginetz, R. M., P. A. Larkin. Factors affecting rainbow trout (*Salmo gairdneri*) predation on migrant fry of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1976, **33**:19~24
  - 22 何大仁, 罗会明, 郑美丽. 不同照度下鲈鱼幼鱼摄食强度及其动力学. 鱼类学论文集(第三集). 北京:科学出版社, 1983. 21~27
  - 23 Elliott, G. V. Diel activity and feeding of schooled largemouth bass fry. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1976, **105**:624~627