

鳊侧线管结构和行为反应特性 及其对捕食习性的适应^{*}

梁旭方

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

提要 于1990年8月—1992年4月在汉阳县军江渔场采集鳊标本, 运用形态学和行为学实验方法研究其侧线管的形态结构和捕食行为反应特性。结果表明, 鳊眶上管、眶下管管腔和神经丘直径最大, 部分管道未埋入骨组织中; 躯干部侧线管管腔和神经丘直径最小, 全部埋入鳞片; 前鳃盖下颌管、眼后管等头部侧线管管腔和神经丘直径介于前二者之间, 全部埋入骨组织中。鳊侧线管对头部前上方振动刺激很敏感并可诱导捕食反应; 对头部侧面振动刺激反应不强, 对躯干侧面和后方振动刺激仅有警戒反应。据此, 认为鳊头上部位直径大、未完全埋入骨组织中的侧线管感觉灵敏性较高, 适于对其前上方活动猎物进行近距离识别、定位; 而其它部位直径小、完全埋入骨组织中的侧线管感觉灵敏性较低, 可保证鳊在复杂生境中觅食时避免碰撞其它物体。

关键词 鳊 侧线管 行为反应 捕食习性

侧线是鱼类和水生两栖类特有的振动感受器官。对于一些主要在弱光环境中捕食活动性饵料的鱼类, 由于视觉受到很大限制, 侧线在捕食活动中往往具有较大作用 (Wunder, 1927; Dijkgraaf, 1962; Coombs et al., 1989)。关于鳊侧线管的研究, 在国内外尚未见报道。本文用组织学和行为学实验方法研究鳊不同身体部位侧线管的形态结构和行为反应特性, 以探讨鳊侧线管的形态功能学关系及其对捕食习性的适应意义。

1 材料与方法

鳊 (*Siniperca chuatsi*) 于1990年10月和1991年5月购自湖北省汉阳县军江渔场, 系由长江捕捞鳊苗饲养于内塘的, 体长在10—15cm。实验鱼共40尾。

侧线管形态结构的研究采用 Jakubowski (1967a) 的经典方法。福尔马林浸制的标本用 H_2O_2 退色后, 通过自制的侧线管灌注装置将 Delafield 氏苏木精染液自眶上管注入。该程序需将标本浸入流水中操作, 灌注过程中有少量染液自侧线孔溢出, 可将鱼体轻轻转动以免鱼体着色。染色侧线管与半透明鱼体组织反差明显, 形态结构非常易于观察。将染色后标本浸入稀盐酸中, 可方便地除去侧线管的颜色。用同法将次甲基蓝注入侧线管后, 除去侧线管外壁, 通过适度洗脱, 侧线管神经丘在解剖镜下即清晰可见。

侧线对振动刺激行为反应的实验方法仿 Coombs 等 (1989)。实验鱼麻醉后用外科手

^{*} 博士论文一部分。梁旭方, 男, 出生于1965年4月, 博士, 副研究员, 现在暨南大学生物系, 广州 510632。本文在导师刘建康学部委员指导下完成, 谨志谢忱。

收稿日期: 1994年7月26日, 接受日期: 1996年1月21日。

术方法摘除整个眼球以消除视觉对侧线行为反应的影响。振动刺激,由自制电动机械装置驱动的塑料小球产生,小球直径为 9mm,频率范围在 0—10Hz。该装置由马达通过曲柄和连杆驱动小球作上下简谐振动。实验在 $120 \times 60 \times 60 \text{cm}^3$ 水族箱中进行。

2 结果

2.1 侧线管的形态结构

观察表明,鳃侧线管系统可分为头部侧线管和躯干部侧线管两部分。头部侧线管由后颞骨前方进入头部,主要分成眶上管、眶上连管、眶下管、前鳃盖下颌管、眼后管和横枕管等 6 支,管道大部分埋在膜骨中。侧线管通过侧线小管与外界相通。侧线小管均具分支、小分支或细小分支,分支从基部到末端由粗变细,呈树枝状。神经丘是侧线管水流振动的感受器官,呈长椭圆形,位于侧线管底部、二个侧线小管之间。神经丘长径与侧线管方向相同,长径长度约为短径的 2 倍,短径长度与侧线管底宽基本相等或略小。侧线管顶部在有神经丘的地方一般均骨化,形成坚固的骨质小桥覆盖神经丘,其间充满胶质;在没有神经丘的地方,则未骨化或骨化不完全,形成侧线小管与外界相通。神经丘由感觉细胞和支持细胞两种细胞组成。感觉细胞染色浅,分布于神经丘的中央区,而支持细胞染色深,分布于神经丘的外周区。躯干部侧线管完全,呈弧形、与背缘平行,不分支,埋入侧线鳞中。鳃侧线管系统的形态结构见图 1、图版 I。

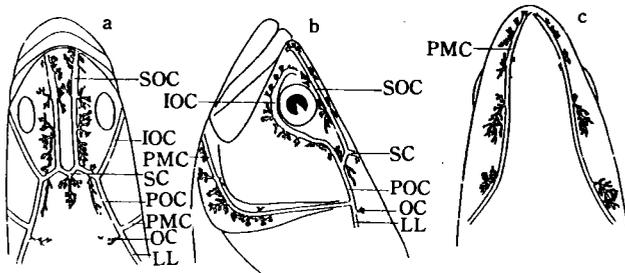


图 1 鳃侧线管系统 (a. 背面观, b. 侧面观, c. 腹面观)

Fig.1 Diagrammatic drawing of lateral line system of *Siniperca chuatsi*

SOC. 眶上管; IOC. 眶下管; PMC. 前鳃盖下颌管; SC. 眶上连管; POC. 眼后管;
OC. 横枕管; LL. 躯干部侧线管。

眶上管位于眼眶背面,管道由眶下管交汇处向前延伸至鼻前吻端,鼻前部分亦被称为鼻管。左右两侧的眶上管通过 2 个管道越过背中line 连接,称眶上连管。眶上连管使鳃身体两侧的侧线管系统成为一个贯通的整体。眶上管有 4 个侧线小管,末端开孔 58—66。鼻管有显著的次生性膨大,管径在 0.8—1.0mm,侧线管顶部骨化不完全,神经丘仅为一层薄膜覆盖。眶上管的其它部分管径小,埋入骨组织中。

眶下管位于眼球的后面和腹面,尔后再向前伸至前鼻孔下方。眶下管有 12 个侧线小管,末端开孔 62—65。侧线管直径较大,顶部骨化不完全,管道埋于脂肪和骨组织中。

前鳃盖下颌管在前鳃盖前缘呈一单管,无分支。自前鳃盖骨弯角外开始,具 8 个侧线小管,末端开孔 128—159。侧线管直径小,顶部骨化完全,全部埋入骨组织中。

眼后管自眶上管和眶下管汇合处向后延伸达横枕骨基部, 后端通过后颞骨与躯干部侧线管相连。由眼后管在翼耳骨和后颞骨间向背上侧延伸的管道称横枕管, 整条管道埋于皮下, 分支简单, 末端开孔 3—5。眶后管和横枕管直径很小, 骨化完全, 管道深埋入骨组织中。躯干部侧线管全部为一单管, 通过鳞片穿孔与外界相通, 末端开孔 121—125。躯干部侧线管直径最小, 管道埋入鳞片中。

上述形态学观察结果说明, 鳅侧线管系统由上向下、由前向后, 侧线管直径变小, 顶部骨化加强, 侧线管数量减少。

2.2 侧线的行为反应

实验表明, 手术后的盲鳅一般在 2—3d 内即能正常摄食。盲鳅仅能在夜间捕食活饵料鱼, 而在白天只能捕食在平衡位置振动的死饵料鱼和人工饲料。盲鳅一般不捕食鱼池底部静止的死饵料鱼和人工饲料, 但通过一段时间驯化后对二者均能很好摄食。这说明, 鳅对振动食物的捕食反应为固定反射行为, 而对静止食物的捕食反应为条件反射行为。盲鳅通过近距离的攻击反应捕食振动的食物, 而对于静止的食物只有触碰后才会捕食。这说明, 鳅利用侧线捕食是当视觉不起作用时的一种本能, 而利用触觉捕食则是人为驯化的结果。盲鳅对相互间的触碰亦非常敏感, 但反应行为与饥饿状态有关。一般在鳅饥饿时, 触碰后出现咬食行为; 而在不饥饿时, 触碰后则产生逃避反应。

对盲鳅身体不同部位振动刺激, 其行为反应的实验结果见表 1。表明, 盲鳅对头部周围的振动刺激表现为攻击行为, 尤以对头部前上方攻击行为出现率最高, 为 51%—55%; 而对头部其它部位反应较弱, 一般不超过 30%。盲鳅对位于头部前方的振动刺激直接进行攻击, 而对头部其它方位的振动刺激则通过转向对准后再进行攻击。盲鳅对振动刺激的攻击距离一般小于 3cm。盲鳅对躯干部和尾部周围的振动刺激表现为警戒反应, 尤以对躯干部两侧警戒行为出现率最高, 为 100%; 而对躯干部其它部位和尾部振动刺激反应较弱, 一般不超过 80%。警戒行为一般表现为鳍条的轻微摆动, 反应距离可达到 10cm。当振动刺激距离很近时(例如小于 3cm), 盲鳅有时从振动源附近游开, 进一步出现逃避行为反应。

上述行为学实验结果说明, 鳅侧线对鱼体不同部位振动刺激的行为反应存在很大差异, 由上向下、由前向后, 行为反应由攻击行为转变为警戒行为, 行为反应的敏感性降低。

表 1 盲鳅对其不同部位附近振动刺激的行为反应

Tab.1 Behavioural response of blinded *Siniperca chuatsi* to vibrating stimuli from different regions near its body

刺激部位	头前上方	头部其它位置	躯干部侧面	躯干部其它位置
行为反应	攻击行为	攻击行为	警戒行为	警戒行为
行为出现率	51%—55%	<30%	100%	<80%
反应距离	<3cm	<3cm	<10cm	<10cm

注: 盲鳅实验前饥饿 1d。

3 讨论与结语

3.1 侧线管的形态功能学

本研究表明, 鳃眶上管和眶下管管腔和神经丘直径均较大, 部分管道未埋入骨组织中; 而前鳃盖下颌管、眼后管等其它头部侧线管及躯干部侧线管管腔和神经丘直径均较小, 全部埋入骨组织及鳞片。鳃所有侧线管的分支小管均较长, 开孔均较小。Jakubowski (1963, 1966, 1967b) 研究鲈科 5 个属 9 个种头部侧线管形态结构, 发现其结构特性可明显分为二类: 第一类(包括梅花鲈属、黑海小鲈属)侧线管管腔和神经丘直径均大, 侧线管顶部骨化不完全, 侧线小管分支短、开孔大; 第二类(包括鲈属、梭鲈属、金吉鲈属)侧线管管腔和神经丘直径均小, 侧线管顶部骨化完全, 侧线小管分支长、开孔小。鳃的侧线管与上述二类侧线管比较, 其眶上管、眶下管结构特征基本与第一类相同, 但分支小管长短及开孔大小有区别; 鳃其它部位侧线管的结构特征则完全与第二类相同。

本研究表明, 鳃眶上管、眶下管对振动刺激敏感性较高, 且可诱导捕食反应; 而其它部位侧线管对振动刺激敏感性较低, 一般仅能产生警戒行为。一般认为, 第一类侧线管灵敏度高, 在鱼类摄食中起很大作用; 而第二类侧线管灵敏性低, 可在鱼类集群中起作用(Disler et al., 1977; Jakubowski, 1967b; Partridge et al., 1980; Wunder, 1927)。但上述观点尚缺乏必要的行为学实验数据加以证实。我们对盲鳃不同部位侧线管行为反应的实验结果说明, 侧线管管腔和神经丘直径较大及侧线管顶部骨化不完全, 均有利于提高侧线管的感觉灵敏性; 而侧线分支小管长短及开孔大小对侧线管感觉灵敏性的影响, 尚需要进一步研究证实。

3.2 鳃侧线管系统对捕食习性的适应

鳃是夜行性底栖凶猛鱼类, 喜藏匿于水底洼穴、岩洞或草丛中, 游泳能力不强, 主要采用偷袭方式捕食活动猎物(梁旭方, 1995)。梁旭方(1995)在实验室内通过特定感官消除或抑制方法与单一感官刺激方法研究鳃捕食行为中几种相关感觉的作用及其相互关系, 首次证实鳃侧线在捕食中的重要作用, 并确定其侧线仅在视觉受到限制时才能发挥作用。由于鳃极少利用视觉攻击隔玻璃板的虾, 而盲鳃即使在同时存在饵料鱼和虾时也利用侧线摄食虾, 因而可以根据鳃摄食虾的数量判断在特定条件下视觉和侧线在鳃摄食中相对作用的大小。在室内饲养条件下, 当同时喂以饵料鱼和虾时, 鳃仅捕食饵料鱼而不捕食虾; 当不存在饵料鱼而只有虾时, 鳃在非常饥饿的情况下才偶尔摄食少量虾。梁子湖鳃食性调查结果表明, 虽然梁子湖饵料鱼资源丰富, 但同一体长组的鳃(9.5—16cm)主要摄食虾(占食物出现率的 83.3%)而较少摄食饵料鱼(占食物出现率的 16.7%)(蒋一珪, 1959)。因此, 可以认为, 鳃在天然水域捕食中视觉受到很大限制, 侧线在捕食中起主要作用。在室内饲养条件下, 由于水体较小, 饵料鱼逃避捕食的能力降低, 可能使鳃在视觉不受限制的较高照度下即能完全利用视觉成功捕食饵料鱼, 从而人为地加大了视觉在鳃捕食中的作用。

鳃侧线管系统结构功能特性与其捕食习性是非常适应的。鳃口上位, 攻击前上方的猎物。鳃眶上管和眶下管为灵敏的第一类侧线管, 且对前上方的振动刺激可诱导产生很强的攻击行为反应, 这很适合鳃依靠侧线对猎物进行识别、定位和攻击。鳃前鳃盖下颌管、躯干部侧线管等其它侧线管, 均为灵敏性较差的第二类侧线管, 且对振动刺激仅能诱导产生警戒行为反应, 这可保证鳃夜间贴底游动觅食时不会触碰底泥, 而在岩石间

穿行时,特别是沿障碍物曲线倒退回洞穴时也不会碰撞岩壁,这正如在鱼类集群行为中侧线避免个体间相互碰撞一样(Partridge et al., 1980)。由于鱼类侧线仅对近声场起反应而不同于内耳的,作用距离很短,本研究的行为实验也证实了这一点,因而鳅只有通过身体不同部位侧线管的特异分化来满足其摄食习性的要求(Coombs et al., 1989)。

参 考 文 献

- 梁旭方, 1995, 海洋与湖沼, 26(增刊): 119—125。
- 蒋一柱, 1959, 水生生物学集刊, 3: 375—385。
- Coombs, S. et al., 1989, The mechanosensory lateral line, Springer-Verlag (New York), pp. 1—724.
- Dijkgraaf, S., 1962, *Biol. Rev.*, 38: 51—105.
- Disler, N. N. et al., 1977, *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 1492—1503.
- Jakubowski, M., 1963, *Acta Biologica Cracoviensia* (Series: Zoologia), 6: 59—82.
- Jakubowski, M., 1966, *Acta Biologica Cracoviensia* (Series: Zoologia), 9: 137—151.
- Jakubowski, M., 1967a, *Cop eia*, 1: 234—235.
- Jakubowski, M., 1967b, *Acta Biologica Cracoviensia* (Series: Zoologia), 10: 69—83.
- Partridge, B. L. et al., 1989, *J. Comp. Physiol.*, 135: 315—325.
- Wunder, W., 1927, *Z. Vergl. Physiol.*, 6: 67—98.

THE STRUCTURE AND BEHAVIOURAL RESPONSE OF LATERAL LINE OF *SINIPERCA CHUATSI* IN RELATION TO ITS FEEDING HABIT

Liang Xufang

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

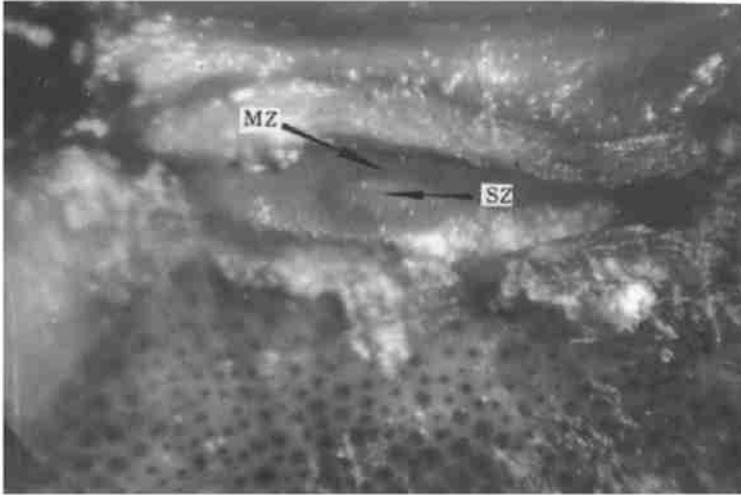
Abstract The structure and behavioural response of the lateral line canal system of a nocturnal predator, *Siniperca chuatsi* collected from the Junjiang Fish Farm (Hanyang County, Hubei Province) in October, 1990 and in May, 1991 were studied by Jakubowski's method for manifestation of lateral line canals and their neuromasts and observing the behavioural response of aquaria fish to mechanical stimuli.

This study of the canal system structure revealed a cutaneous fringe running on each side up to the snout tip and back to the tail of the fish. The supraorbital and infraorbital canals were well developed with maximum canal lumen. Most of the neuromasts in the two canals were obviously big, and protected only by bony bridges. The lumen of other canals narrowed gradually backwards and downwards, and were covered with bone over large spaces.

Behavioural experiments on blinded fish showed two kinds of responses to stimuli of low frequency vibration ($<10\text{Hz}$) from different regions near the fish. The stimuli elicited feeding responses when applied before and over the fish mouth at behaviour occurrence frequency of 51% and 55%. The fish was less responsive to stimuli from other regions near its head, at behaviour occurrence frequency below 30%. Alarm could only be observed when the stimuli were around the fish trunk.

The presence of the rather well developed supra- and infra-orbital canals and the less well developed other canals indicates that the former may serve as a good substitute sensory organ for eyes to detect movable prey, and the latter to avoid striking obstacles during feeding of the fish in darkness.

Key words *Siniperca chuatsi* Lateral line canal Behavioural response
Feeding habit



图版 I 鳅侧线管神经丘 SZ 感觉区; MZ 外套区
Plate 1 The structure of a lateral line neuromast of *Siniperca chuatsi*