

· 综述 ·

水生动物行为研究及其在水产养殖中的应用简述

张 东*

(中国水产科学研究院东海水产研究所,上海 200090)

摘要:行为是动物对外界刺激最直接的反应,是动物最重要的生命特征。动物行为学是生物学的最基础学科之一,广泛应用于水产养殖中,并贯穿驯养、繁殖、育苗、疾病控制、饲料开发、养殖系统设计等。研究人员对行为学在水产养殖中应用的兴趣也日益增加。本研究简要介绍了水生动物行为的特点,以及在水产养殖各环节的应用,如驯养、选育种、病害监测、配合饲料开发、饵料投喂、繁殖、幼体变态、栖息地选择、自相残杀控制、混养技术、养殖系统开发等。

关键词:水生动物;行为;水产养殖

中图分类号:S 917

文献标志码:A

1 国内外水生动物行为研究简况

行为是动物对外界刺激最直接的反应,是动物最重要的生命特征。动物行为学是生物学的最基础学科之一。动物行为研究始于达尔文,19世纪动物行为研究的四大先驱是达尔文、摩根、法布尔和巴甫洛夫。20世纪是动物行为学迅速发展和真正诞生的世纪。1973年,荷兰动物行为学家尼可拉斯·廷伯根(Nikolaas Tinbergen)与奥地利动物行为学家康拉德·罗伦兹(Konard Lorenz)及德国比较生理学家卡尔·冯·弗里施(Karl von Frisch)因对动物行为的研究作出贡献而获得诺贝尔医学及生理学奖。

行为学研究不仅仅研究动物的行为表现,更重要的是研究行为的控制机理,包括刺激信号及信号接收、传导。刺激信号包括物理信号(温度、视觉、声及机械信号)和化学信号。近年来,动物行为学的研究获得了蓬勃的发展。动物行为与生命科学中许多其它的许多分支学科相互交叉、渗透形成了许多新的研究领域,从不同的角度进一步完整、系统地阐述动物行为的原因、机制、发生或发育、进化与适应功能等问题,如行为生态学、

行为生理学、感觉生物学、化学生态学、遗传行为学、分子行为学等。

动物行为学在国外,特别是发达国家的大学作为一门基础学科深受重视,许多大学都设有相关的专业。国外目前有几十种行为学专业期刊。目前世界上有两大动物行为专业学会,即成立于1936年的 Association for the Study of Animal Behaviour,会员集中于欧洲;另一个为成立于1965年的 Animal Behavior Society,会员主要集中于北美洲,两大学会每年都举办学术会议。

动物行为的研究在我国正处于起步阶段,研究的内容多是描述性的,在研究的广度和深度方面,与国外存在着很大的差距。到目前为止,国内仍没有专门的动物行为学期刊,专业书籍屈指可数;开设动物行为课程的大学寥寥无几。

相比陆生动物行为学研究,水生动物行为学研究相对落后。主要原因是水生环境比陆生环境复杂很多,研究困难大得多,特别是野外观察难度大。本研究将概述水生动物的各种行为,重点介绍行为控制机制。

1.1 水生环境中的感觉信号

行为是动物感受到外界的各种信号后而作出

收稿日期:2013-04-23 修回日期:2013-07-23

资助项目:国家自然科学基金项目(3097044)

通信作者:张 东,E-mail:zd_fit@hotmail.com

的反应。由于水环境的复杂性,水生环境中的信号比陆生环境既复杂,又相对简单。水生动物的行为受到视觉信号、机械信号(声、水流)、化学信号、温度、电磁信号等影响。与陆地环境不同,由于光、声波在水中的传导性差,水生动物的视觉和听觉在与外界交流过程中所起的作用相对较低,水生动物的行为主要与化学和机械信号有关,而化学信号的作用更重要。

1.2 运动和定向

虽然水生动物可能生活在水体的不同空间,如中上层、中下层、底层甚至底栖或固着生活,但除洄游性种外,绝大多数种都在有限的范围内活动。水生动物的运动受到视觉信号、机械信号、化学信号、温度、电磁信号的控制。光强度是许多种垂直洄游的主要刺激信号,如鱼类、浮游动物,鱼类能探测最佳光强条件的深度^[1]。鱼类的一些行为与机械信号有关,如逆流或顺流游动。

洄游在水生动物中是个普遍现象,有鲑鳟鱼类的长距离繁殖洄游,也有近距离的索饵洄游。虽然动物确定洄游路线可能是由多因子决定,但化学信号是最常用的,也是最可靠的。许多洄游性鱼类根据化学信号确定洄游路线,如鲑鳟鱼类在繁殖洄游中根据化学信号区分溪流以避免回到错误的产卵场,洄游个体可能是通过识别生活在其产卵场中的幼鱼释放的化学信号而确定洄游路线^[2]。生活在岩礁上的贝类鬼石鳖(*Acanthopleura gemmata*)经常离开栖息地(最远3 m处)索食藻类。研究表明,每个个体多能循着自己的出行路线回到自己的栖息点,这种能力是由于个体在运动轨迹上留有化学信号^[3]。

水生动物多为变温动物,因此对温度变化敏感,如鲱(*Clupea pallasii*)等海水鱼类能感受到小于1 °C的温差而定向运动^[4];温度诱发的越冬洄游在鱼类、甲壳类中很普遍。如中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)在黄、渤海生活,但洄游到济州岛附近越冬,然后回到黄、渤海产卵。

电信号主要为生活在混浊环境中的某些鱼类用以决定行为,因为在混浊环境中电信号是最精确的信号。如彼氏锥颌象鼻鱼(*Gnathonemus petersii*)能在其周围产生弱电场并检测该电场强度变化,从而定位周围物体及同类,避免碰撞^[5]。许多鱼类,如金枪鱼(*Thunnus albacares*)能探测地磁场并据此洄游。

1.3 摄食行为

在自然界,水生动物摄食行为分为6个步骤,包括选择摄食区,搜寻食物,接触可能的食物,抓抱食物,摄取,吞咽。水生动物的摄食行为与食性和摄食对象的大小相关。水生动物的食性大致可分为草食性、肉食性、杂食性、腐食性(摄食有机碎屑)。根据食性和摄食对象的大小,水生动物行滤食、捕食或啃食等等。摄食浮游生物依靠滤食,而大型动物间行捕食,很多草食性底层鱼类啃食生长在岩石上的藻类,很多珊瑚礁鱼类甚至啃食珊瑚。

水生动物摄食主要依靠4类信号:视觉信号、机械信号、化学信号、电信号,其中化学信号最为重要,绝大多数水生动物的摄食依靠化学信号,而视觉信号、机械信号、电信号主要见于水生哺乳动物和鱼类中。

摄食化学信号主要为小分子代谢化学产物,受伤甚至腐败个体释放的化学分子,如肉食性甲壳类的诱食信号为氨基酸、核酸、肽及有机酸分子,草食性和杂食性种则对糖分子及氨基酸敏感;鱼类也相似^[6],在摄食过程中,捕食者主要依靠化学信号探寻捕食对象,特别是受伤或死亡甚至腐败尸体释放的小分子代谢物确定猎物^[7-8];而滤食动物(如海洋浮游动物及滤食性鱼类)则能通过探测到浮游植物释放的DMS(二甲基硫)或DMSP(二甲基硫基丙酸)而确定浮游植物的浓度,甚至捕食性鱼类(一般依靠视觉及机械信号摄食)也能探测到DMSP而得知滤食性鱼类的存在^[9-12],从而由化学信号作为中介形成一个浮游植物释-浮游动物-滤食性鱼类-捕食性鱼类食物链。

另一方面,摄食与被摄食是一对矛盾,摄食者通过化学信号搜寻食物,而被摄食者也可通过化学信号得知摄食者的存在而躲避。当探测到捕食者存在的化学信号后,海、淡水螺类会立即逃避^[13-14];两栖类幼体会减少活动或躲避不出^[15-16];鱼类会减少活动,并且避开捕食者出现的区域^[17-18];甚至浮游动物(特别是Daphnids)也会昼夜垂直移动以躲避鱼类的摄食,白天栖息到低层,晚上到浅水区^[19]。受伤个体也会释放化学信号警示同类个体逃逸或采取防御措施以免被捕食。

在自然界,动物摄食有其节律。摄食节律与

生活习性相关,主要受光周期调节。

1.4 繁殖行为

要了解动物的繁殖行为,首先要了解动物的交配系统。交配系统分类方法有很多种,一般按性伴侣数量可分为一夫一妻(monogamous),一夫多妻(polygyny),一妻多夫(polyandry),杂交(polygynandry 或 promiscuous)4个系统。

一夫一妻系统为一个雌体只和一个雄性个体交配,一般为配对生活。该系统在鱼类中比较少见(如海马、克拉克大麻哈鱼),高等甲壳类中比较常见。一夫一妻制种的繁殖行为比较复杂,一般有明显的交配行为和亲代护养(parental care)行为。

一夫多妻为一个雄性个体和多个雌体交配,雄性个体一般防卫雌体个体以防与其它雄性个体交配或保护繁殖地,也就是说雄—雄竞争(male-male competition)。雌性个体会选择成功防卫繁殖地的大个体雄性交配。一夫多妻系统的另一个行为是“选秀”(lekking)。如马拉维湖中的一种慈鲷(*Cyrtocara eucinostomus*)繁殖时多达50 000尾雄鱼聚在“秀台”(lek)上展示其色彩,延绵4 km,雌鱼从中选择雄鱼与之交配^[20]。

一妻多夫为一个雌性个体和多个雄体交配,在水生动物中相对少见,主要见于甲壳类中,鱼类中如小丑鱼,琵琶鱼。有一种深海琵琶鱼(*Cryptosaras couesi*),雄鱼个体显著小于雌鱼,当雄鱼发现雌鱼后立即咬住其皮肤并释放一种酶消解它们的嘴及身体皮肤,将其身体融缩成血囊状,然后雄鱼逐渐萎缩,先失去消化系统,然后脑、心脏和眼消失,最后只剩下一对性腺。当雌鱼血液中的激素水平高到预示将产卵时,精子随之释放与卵受精。一尾雌鱼可与多尾雄鱼以此方式“交配”^[21]。

杂交为一个雌体与多个雄体或一个雄体与多个雌体交配,鱼类中多见于自由产卵种,如鲱。甲壳类中也有,如豆蟹(*Austinia aida*)。杂交可能是鱼类的原始交配系统^[22]。

动物繁殖成功主要取决于两个方面:形态和行为。由于繁殖行为不仅仅与繁殖本身有关,因此繁殖行为必须要在动物的生活史背景下理解。水生动物的生活史和繁殖生物学多种多样,这种多样性也预示着繁殖行为的多样性。成熟年龄、规格,性别分化或性转变,受精方式,产卵次数,卵

大小、特性(浮性、沉性或粘性),幼体变态、洄游习性等等都与繁殖行为相关。如果根据产卵行为分,水生动物繁殖行为大致可分为两大类:亲代护养和无亲代护养。

亲代护养 亲代护养顾名思义是一种父母照顾子女的行为,这种行为是亲体为提高后代成活率的一种投入。亲代养育的形式包括护卵、筑巢并守护、扇动卵、喷水、移走死卵、找回失散的幼体、抱或怀卵、口育、卵胎生、胚胎在育儿囊内发育等。亲代护养主要是防止胚胎被吃掉,扇动水流增氧,移走死卵以保持胚胎清洁,以提高孵化率。这些形式多见于鱼类,甲壳类中主要为抱卵,部分贝类(螺类)为怀卵。此类种一般都有复杂的交配行为。领地行为是亲代养育种的必备能力,由雄性担此任。

无亲代护养 无亲代护养行为种自由产卵于水环境中。该类动物一般没有复杂的交配行为(甲壳类除外),交配就是雌雄个体同步排精卵的过程。虽自由产卵,但中上层和底层产卵有所不同。中上层产卵种一般在接近水面的水体中产卵,如许多鱼类、虾类,或产后卵飘到水体中上层,如双壳贝类、海胆等等,此类动物的卵为浮性卵,能随水流飘动。底层产卵者一般将卵产在近底的水体中,卵一般为粘性,卵粘一起或在水草、岩石上,此类种没有特别的产卵前行为;底层产卵者中有掩或埋卵现象,如鲑鳟鱼类用尾在碎石中挖坑筑卵巢。

交配行为 水生动物繁殖方式主要为体外受精,无论是体内还是体外受精,大部分种都要交配,即便无交配行为,精、卵也有其识别机制。对许多体外自由受精的水生动物而言,交配就是雌雄个体同步排精卵的过程,一般没有复杂的交配行为,而对一部分体外受精和体内受精的水生动物来说,雌雄个体则必须要交配。如大部分鱼类、双壳贝类和腔肠动物等都行体外自由受精,而部分鱼类、大部分甲壳类和许多贝类则先交配,然后行体外受精或体内受精。甲壳类的体外受精与体外自由受精方式有所不同,甲壳类交配后精荚将被储存在雌性个体的纳精囊内(如对虾、蟹类)或直接附着在排卵孔附近(如真虾派),待排卵时同时排精而受精。

水生动物的交配行为大致可分为两个步骤:成熟雌雄个体互相识别,然后交配。雌雄个体互

相识别可能是个较长的过程,数天或数小时。如海马雌雄间每天清晨的“问候”行为即是一种识别\配对行为,是交配前的必须过程^[23];而鞭藻虾只在交配前1~7 h雌雄才互相识别^[24]。

对水生动物来讲,精卵协调同步排放对成功受精至关重要。雌雄协调同步排放精卵的行为是内因(激素)和外因(化学信号—性外激素)协同作用的结果。当雄性个体受到雌性个体释放的化学信号刺激时,体内激素水平增加,导致精子量增加,行为改变。性外激素主要有两类:水溶性和接触性。水溶性性外激素一般由雌性成熟个体交配前释放到水中吸引雄性,如沙蚕,雌性个体释放性外激素吸引雄性个体,雄性个体探测到雌性个体释放的性外激素后会在雌性个体周围游动,然后释放少量精液和诱导卵释放性外激素,雌性个体会随之排卵及释放诱导精释放性外激素,此过程会诱发群体中其它成熟个体同步繁殖^[25-26];很多种的雌鱼在产卵前会释放性外激素吸引雄鱼以同步排放精卵^[27],而有些有领地行为的种则是雄鱼建好领地后释放性外激素吸引雌鱼过来产卵,如虾虎鱼类^[28]。对需要先交配的种而言,其繁殖过程更需要性外激素的参与。如已发现的绝大部分高等甲壳类的成熟雌性个体在交配前会释放水溶性性外激素吸引雄性个体,待成熟雌性个体脱壳后,雄性个体随即与之交配^[23,29-31];接触性性外激素是附在雌性体表的化学物质,如桡足类、轮虫等用体表的酶蛋白作为性外激素^[32-33]。除此外,有些种既需要水溶性性外激素,又需要接触性性外激素,水溶性性外激素吸引雄性前来,而接触性性外激素则是利于雄性个体确认交配对象,如鞭藻虾(*Lysmata wurdemanni*)^[24]。

有些自由产卵无脊椎动物,如海胆和贻贝可能受浮游植物释放的化学物质诱导产卵^[34],这是一种食物依赖性繁殖行为,也就是说有足够食物时才开始繁殖。

虽然化学信号是水生动物的交配中非常重要,但对很多种来说,视觉信号、听觉信号、触觉和电信号也很重要,有些种的交配行为是几种信号综合作用的结果。

1.5 亲属识别及群居

亲属识别是很重要的社会行为(social behavior),不仅存在于陆生动物,水生动物也同样存在,但可能并不像陆生动物那样有明显的行

为表现。亲属识别可能是动物的一种避免近亲交配的适应机制,因为近亲交配可能导致生殖力下降。对鱼类研究发现,特别是鲑鳟鱼类能够通过化学信号区分种群中的兄弟姐妹和非兄弟姐妹^[35-36]。亲属识别机制可能减少兄弟姐妹间的打斗行为,这也可以解释为何同批苗在一起生长快于不同亲鱼所产苗混在一起的生长^[37]。斑马鱼(*Danio rerio*)即依靠化学信号进行亲属识别^[38],并且能避免近亲交配^[39];野外观察表明,许多集群鱼类的群体是由亲属组成,如大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)^[40];美洲龙虾(*Homarus americanus*)个体相遇时可能会经过短暂打斗而记住对方的尿液信号而避免再打斗^[41];淡水螯虾(*Astacus astacus*)幼体孵化后的前10天,幼体有回归母体的现象,但这种回归从不会出错,亲子间的识别是依靠化学信号^[42]。

水生动物群居生活依靠聚集信息素将个体吸引在一起。如加利福尼亚龙虾(*Panulirus interruptus*)群聚时就是靠同种个体释放的化学信号而聚集在一起的^[43]。

1.6 侵略行为

侵略行为是一种为争夺短缺资源而发生的行为,其主要表现为领地或统治地位之争,或为食物、交配对象、产卵场等而争,摄食与被摄食者的打斗不属于此行为。侵略行为主要在较高等的水生动物中,如甲壳类、鱼类中比较普遍。侵略行为可能发生在种间,也可能发生在种内。

侵略行为是水生动物生命的一个重要方面。因为侵略行为可能伤害争斗双方,因此是否打斗、如何打斗以及打斗的程度时需要及环境而定,其控制机理也很复杂。只要当动物对外界刺激感受到担忧时,就会发出显示其状态的各种信息而成为可能的争斗者。这些信息可能是对手固有的,有些可能是动物审时度势后发出的。在这两种情况下,依动物遭遇的情况及感受到的担忧程度,这些信号的作用可能有所不同。在争斗过程中,动物的内在状态变化很快,外界信号、内在状态和侵略行为的相互作用很复杂,但明白这种相互作用对养殖对象的管理很重要。

潜在对手的固有信号包括特有的视觉信号(如鲜艳的色彩)、机械信号(如甩尾产生的水流)、听觉信号(如鱼类磨咽齿发出的声音)^[44-45]、和化学信号(如成熟雄金鱼会通过尿

液释放大量繁殖激素雄烯二酮作为性外激素,这种性外激素会激起其它雄鱼的侵略行为)^[46]。

除固有信号外,影响争斗的外界刺激信号也与对手之间的关系有关,如对手个体相对差异。当个体大小相近时,打斗时间长而激烈。另外,对手间的相关度及熟悉程度也会影响打斗行为。如两组不相关的大西洋鲑养在一起时侵略行为明显高于相关的鱼^[36]。

从内因角度看,代谢生理、营养水平、激素水平都会影响动物的侵略行为。如规格相近的大西洋鲑(*Salmo salar*)^[47]和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[48]打斗时,一般都是基础代谢(resting metabolic rate)高的个体赢。一种淡水螯虾血液中五羟色胺的浓度与其侵略行为有关^[49]。在鱼类中,繁殖激素,特别是雄性激素常激发侵略行为。

水生动物能根据与资源的价值相关的环境信号调节侵略行为。如泰国斗鱼(*Betta splendens*),当怀卵雌鱼出现在繁殖领地附近时,雄鱼防卫繁殖领地更积极^[50]。

1.7 幼体变态及栖息地选择

与陆生动物不同,水生动物的可能卵及幼体阶段受水流的影响比较大,可能会被水流带离其成体的生活环境,能否回到原地是个很大的挑战,如果回不到原栖息地,而且又找不到合适的生存环境,就会面临死亡。如大部分海洋底栖无脊椎动物有浮游幼体阶段,浮游幼体随流而漂,幼体能否回到亲体或同类的栖息地关系到其后期存活。海洋和淡水中几乎所有物体的表面都有一层真核微生物和细菌形成的生物膜,研究发现,生物膜中的细菌会释放细菌间通讯用的群体感应分子(quorum-sensing molecules)。很多无脊椎动物的幼体依靠细菌释放的群体感应分子诱导完成变态而栖息,如华美盘管虫(*Hydroides elegans*)^[51],大珠母贝(*Pinctada fucata*)^[52],海胆(*Holopneustes purpurascens*)^[53]等。有些无脊椎动物的后期幼体是依靠其同类释放的化学信号确定栖息地的。如牡蛎幼体会下沉到水底层探测成体牡蛎外套膜释放的化学信号,一旦探测到信号,幼体会迅速变态附着^[54]。有些藤壶幼体也是根据成体释放的信息素确定附着地,并由信息素诱导变态^[55];加勒比龙虾(*Panulirus argus*)是根据同类尿液中的信息素聚集到掩蔽栖息地^[56]。珊瑚礁鱼类也有

此问题,珊瑚礁鱼类幼体在浮游生活期也能根据化学信号而回到珊瑚礁定居^[57-58]。

2 水生动物行为学在水产养殖中的应用

水产养殖是一个在人工环境下驯养、繁殖、生产野生水生动物的过程。在这个过程的每个环节都涉及到行为学知识,也就是说从将野生动物移到人工环境开始一直到完成其生活史都离不开行为学知识,可见行为学是水产养殖的最基础学科。科学家也愈来愈认识到行为对于水产养殖的重要性,自上世纪70年代以来,每年发表的相关论文呈几何级增长,到2005年时年均发表相关论文600余篇。

2.1 养殖对象选择及驯养

我们在选择水产养殖对象时往往主要是考虑其经济价值,对其生物学可能了解很少。因此,一个种是否适合作为养殖对象,驯养是很重要的环节,通过驯养掌握养殖对象的生物学特征,为判定该种是否适合养殖,并为开展繁殖、养殖奠定基础。即便从采集受精卵开始,也会碰到同样的问题。

驯养首先应从观察行为入手,野生动物移到人工环境后,由于环境的改变,动物受到的压力不同,在人工环境下的行为也会随之改变^[59]。因此,为了创造良好的养殖条件,首先,我们要了解养殖对象的运动习性、食性、摄食节律、摄食方式、繁殖行为等等,在此基础上才能设计出符合养殖对象行为特点的养殖系统,提供优质饵料、适宜的水流、光照条件,以减轻由于环境改变对养殖对象带来的压力。

在驯养时,我们碰到的第一个问题是提供养殖对象合适的物理环境,也就说如何设计合适的养殖系统,因为不同生态习性的种运动能力差别很大,如底栖种鲆鲽类的养殖池就不需要太深,而对中上层鱼类而言,由于其游泳能力强,养殖池不能太小,而且以圆形池子为宜。在生活史的每个阶段,动物的行为不同,物理环境也应随之而变。

野生动物移到人工环境后,开口摄食是最关键的一步。根据掌握的基本生物学信息(如食性),选择不同的食物试验,通过观察摄食行为确定合适的食物。

养殖对象的侵略行为是养殖成功与否必须关注的一个问题。在自然界,侵略行为是对资源竞

争的一种适应性反应。在养殖条件下,动物密度一般比野外高,侵略行为可能更明显,但有些种由于环境的改变,食物充足,侵略行为烈度会比野外大大降低。因此,在驯(试)养阶段,对候选养殖对象的侵略行为必须充分研究,以从生物学和经济角度确定是否适合作为养殖对象。

掌握养殖对象的繁殖行为,是建立人工繁育苗种的基础。水生动物移到人工环境后,行为会有所改变,野生环境中具有的繁殖行为可能会减弱,甚至消失,这将影响到繁殖成功率。根据繁殖行为变化,确定不同的人工繁殖技术路线,是驯(试)养阶段的应特别注意的工作。如经过各种努力无法实现人工条件下自然交配、产卵,只能采用人工授精的方式。

2.2 投饵及人工饵料开发

投饵技术及人工饵料开发是水产养殖成败的一个关键。对养殖而言,摄食生物学的两个方面非常重要,即养殖对象的食性及如何摄食。

水生动物一般因生存环境不同都有自己的摄食节律。在养殖过程中,首先要确定养殖对象的摄食节律,以及影响摄食节律的各种因子,如潮汐、月相或年周期等对食节律的变化具有叠加效应。根据养殖对象的摄食节律确定饵料投喂时间、频率及量,如此才能确保养殖对象健康生长,又节省饵料。对很多鱼类的研究发现,如过不按其摄食节律投饵,不仅影响生长,还会导致代谢紊乱,鱼体脂肪、蛋白含量低^[60]。一般说,夜间摄食的种,白天尽量少投饵,傍晚多投饵。而对昼行夜伏种,应该充分利用日照时间,特别是在育苗期间,甚至应该利用人照光延长幼苗的摄食时间,从而提高生长及成活率。

另外,在人工养殖条件下,动物密度大大高于野生环境,对有自相残杀或打斗行为的养殖对象,合理投饵还能有效地减少自相残杀现象,如对虾、蟹类等。另外,动物在不同生命阶段摄食行为也会有所变化,这些在养殖实践中都应该注意。

在水产养殖成本中,饵料成本一般占到60%,配合饵料的好坏是水产养殖成功非常重要的一环,配合饵料的开发是行为学知识应用最广泛的领域。配合饵料的诱食效果、是否沉性或浮性饵料都与动物的摄食行为有关^[60]。

如前所述,水生动物在自然环境中主要依靠化学信号确定摄食对象,也就是说在配合饵料开

发中首先要确定诱食化学物质以选择效果好的原料;对底栖生活种,应沉性饵料,而对中上层生活种,浮性或半浮性饵料最适宜。

2.3 人工繁殖、育苗

由于水生动物交配系统及生态环境的多样性,水生动物的生活史和繁殖生物学也具有多样性和复杂性。对水产养殖来说,这种多样性也预示着一一种繁殖技术无法通用在其它种上。成熟年龄、规格,产卵次数,卵大小、沉性还是浮性,幼体变态、洄游习性等等生活史参数对水产养殖都非常重要。因此,全面掌握养殖对象的繁殖生物学对繁育技术研究只至关重要。

人工繁育的第一关是亲本培育。影响亲本性成熟的因子很多,营养、理化条件、系统是否合适等。在人工条件下,行为互动也会影响性腺成熟,产卵和受精。如果不能满足养殖对象的社会行为需求,将影响到幼苗培育,即便其它理化条件合适也没用。如石斑鱼(*Epinephelus tukula*)是先雌后雄雌雄同体,群体内统治关系决定哪尾雌鱼转变为雄性,因此,雌鱼间的自然争斗会影响人工繁殖时是否有足够数量的雄鱼^[61]。

在自然界,很多种的交配行为持续很长时间,也复杂,长时间过程是为了微调内分泌状态,使卵同步成熟。如果在人工条件无法使其表现行为,可能就无法自然产卵或者产卵不充分。如尼罗罗非鱼,雌雄配对后如果无视视觉接触,雄鱼的精巢:体长比明显小于有视觉接触的雄鱼,而且求爱行为少,雌鱼的产卵量低于有视觉接触的雌鱼^[62]。在人工条件下胁迫也是造成求爱行为少的一个原因,因为能量消耗在消除胁迫方面,花在求爱方面的能量自然减少。如大西洋鲑鱼在受到胁迫时,求爱行为明显减少^[63]。在水产育苗中,雄性为争夺配偶争斗是要注意的繁殖行为的另一个方面,这种行为在鱼类和甲壳类中比较常见,在实际生产中要尽可能避免这种情况发生。

在人工养殖条件下,由于生态环境的改变,水生动物的繁殖行为也会有所改变,特别是鱼类,如养殖的鱼类的争斗性会减低。如将养殖和野生大西洋鲑放在一起发现养殖鱼已失去了几个野生鱼具有的行为,养殖雄鱼在争夺雌鱼的竞争中不如野生鱼那么激烈,交配意愿也低^[64]。鲟鳇类也有此现象,如大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)在人工条件下无法自然产卵。因此,人工授精技术

被广泛用于鱼类养殖中。虽然人工授精技术对鱼类养殖的贡献很大,但很多时候是不得已而为之,因为人工授精时不易把握精、卵成熟度,或催熟卵的质量所限,所得幼苗成活率偏低。另外,自然交配、产卵是一个自然选择和性选择的过程,能保证后代质量。人工授精剥夺了这个过程,这是在亲本选育时应该注意的问题。因此,了解影响养殖对象的繁殖行为的内、外因子,尽可能采用自然交配、产卵,对提高繁殖表现具有重要意义。

人工养殖成功的一个关键是培育高质量的苗种,而高质量的亲本则是获得高质量苗的关键。在人工条件下,当养殖对象受到胁迫时,不仅繁殖行为受到影响,同时也会影响到性腺质量,乃至幼苗质量,如大西洋鳕鱼在受到胁迫时,不仅求爱行为明显减少,而且所产异常卵数量很高^[63]。用人工养殖苗放流时,此点应特别注意,质量不好的苗可能会破坏自然种群,特别是濒危动物的放流。就行为本身来讲,在人工育苗中,对有亲代护养行为的种要考虑到其行为特征,采取必要的措施,使其能顺利产卵。如小丑鱼要提供必要的附卵器,以便于收卵;对口孵鱼类要给予足够的胚胎发育时间。

幼体变态是人工育苗成功重要的一环,特别是无脊椎动物。如某些重要的经济无脊椎动物(如海胆、大珠母贝)的幼体变态需要特定的细菌膜诱导,在人工育苗中,如果能知道是何种菌起作用,事先分离培养后用于育苗将大大提高变态成活率。

解决养殖对象人工条件下繁殖行为改变所带来的问题必须对其繁殖行为有充分的研究,特别是物理环境(水体大小或水深)、社会环境等对其行为的影响。如研究发现物理环境是中上层鱼类能否自然产卵的一个关键因子。一种鲷(*Sparus aurata*)^[65]的产卵最小水体是 4 m³;鲤科鱼类在野外产卵需要合适的水草,因此养殖中应提供合适的替代物。了解养殖对象的交配系统和繁殖行为有助于养殖者提供合适的社会环境(密度和性比),从而提高繁殖效率。

2.4 养殖对象健康指标

在养殖中,我们可以通过行为判断养殖对象健康状况。当养殖对象健康不佳或养殖环境不适合时,会通过一系列行为表现出来,如摄食量减少直至停止摄食,活动增加或减少等^[66-67]。如感染

了胰腺坏死病毒的大西洋鲑和细菌感染的罗非鱼会减少摄食^[68-69],感染了寄生虫的大西洋鲑会在水面跳跃或打转^[70]。因此,建立养殖对象的行为档案,可以及时判断其健康状况,及早发现、解决问题,以减少损失。

3 未来研究方向

水生动物行为研究是提高水产养殖技术的基础工作。然而,相关研究在很多方面还很初步,今后不仅要加强养殖动物的基础行为学研究,更应开展化学生态学、行为生态学、感觉生物学、行为生理学等方面的研究,以及养殖条件下养殖对象行为变化及其机理,特别是在养殖条件下繁殖行为研究。在人工养殖条件下,水生动物(主要是鱼类)的繁殖行为会发生很大变化,这种变化会影响到鱼类的繁殖力。虽然人工授精技术已在水产养殖中广泛应用,但此方法对很多种而言是迫不得已,因为人工授精卵的孵化率、幼苗成活率比自然产卵低很多,极大地提高了生产成本。因此,从行为学角度研究如何提高鱼类在人工条件下的自然产卵率是今后的一个重要研究方向。在自然界,很多水生动物具有亲属识别能力,利用这种机制将同批苗养在一起可能有助于提高某些种的生长、成活率,这可能也是一个值得研究的方向。不同种混养的生态养殖模式越来越受到重视,但目前的研究仅从如何搭配不同种角度考虑,很少从行为学角度研究混养种间的关系及相互影响,未来应该对混养种的行为生态学、行为生理学等进行研究。

如何减少养殖条件下的胁迫,提高养殖对象成活率、生长率和饵料利用效率等是水产养殖的永恒课题,而行为学是解决这些问题的最基础的学科。因此,我国应大力开展行为相关学科的研究,为提高我国养殖技术水平奠定坚实的理论基础。

参考文献:

- [1] Scheuerell M D, Schindler D E. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: empirical evidence for the antipredation window[J]. Ecology, 2003, 84, 1713 - 1720.
- [2] Stabell O B. Olfactory control of homing behaviour in salmonids[M] // Fish chemoreception. London: Chapman and Hall, 1992: 249 - 270.

- [3] Chelazzi G, Dellasantina P, Parpagnoli D. Trail following in the chiton *Acanthopleura gemmata*: operational and ecological problems [J]. Mar Biol, 1987, 95: 539 – 545.
- [4] Shelford V E, Powers E B. An experimental study of the movements of herring and other marine fishes [J]. Biol Bull, 1915, 28: 315 – 334.
- [5] von der Emde G. Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* [J]. J Chem Physiol, 1990, 167: 413 – 421.
- [6] Derby D D, Sorensen P W. Neural processing perception, and behavioral response to natural chemical stimuli by fish and crustaceans [J]. J Chem Ecol, 2008, 34: 898 – 914.
- [7] Carr W E S. The molecular nature of chemical stimuli in the aquatic environment [M] // Sensory biology of aquatic animals. Berlin: Springer-Verlag, 1988: 3 – 27.
- [8] Carr W E S, Netherton J C. Stimulants of feeding behavior in fish: analyses of tissues of diverse marine organisms [J]. Biol Bull, 1996, 190: 149 – 160.
- [9] Simo R. From cells to globe: approaching the dynamics of DMS(P) in the ocean at multiple scales [J]. Can J Fish Aquat Sci, 2004, 61: 673 – 684.
- [10] DeBose J L, Nevitt G A. Investigating the association between pelagic fish and DMSP in a natural coral reef system [J]. Mar Freshw Res, 2007, 58: 720 – 724.
- [11] DeBose J L, Lema S C, Nevitt G A. Dimethylsulfoniopropionate (DMSP) as a foraging cue for reef fishes [J]. Science, 2008, 319: 1356.
- [12] DeBose J L, Nevitt G A, Dittman A H. Rapid communication: experimental evidence that juvenile pelagic jacks (Carangidae) respond behaviorally to DMSP [J]. J Chem Ecol, 2010, 36: 326 – 328.
- [13] Snyder N F R, Snyder H A. Pheromone-mediated behaviour of *Fasciolaria tulipa* [J]. Anim Behav, 1971, 19: 257 – 268.
- [14] Alexander J E, Covich J A P. Predator avoidance by the freshwater snail *Physella virgata* in response to the crayfish *Procambarus simulans* [J]. Oecologia, 1991, 87: 435 – 442.
- [15] Kats L B, Petranka J W, Sih A. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes [J]. Ecology, 1988, 69: 1865 – 1870.
- [16] Skelly D K, Werner E E. Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator [J]. Ecology, 1990, 71: 2313 – 2322.
- [17] Mathis A, Chivers D P. Cultural transmission of predator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning [J]. Anim Behav, 1996, 51: 185 – 201
- [18] Chivers D P, Smith R J F. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus [J]. Ecoscience, 1998, 5: 338 – 352.
- [19] Lampert W. Diel vertical migration in zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis [J]. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol, 1993, 39: 79 – 88.
- [20] McKaye K R. Ecology and breeding behaviour of a cichlid fish, *Cytocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa [J]. Environ Biol Fish, 1983, 8: 81 – 96.
- [21] Pietsch T W. Precocious sexual parasitism in the deep sea ceratioid anglerfish, *Cryptopsaras couesi* Gill [J]. Nature, 1975, 256: 38 – 40.
- [22] Moyle P B, Cech J J. Fishes, an introduction to ichthyology [M]. 5th Ed. Benjamin Cummings, 2004.
- [23] Vincent A C J. Operational sex ratios in seahorses [J]. Behaviour, 1994, 128: 153 – 167.
- [24] Zhang D, Lin J. Mate recognition in a simultaneous hermaphroditic shrimp, *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae) [J]. Anim Behav, 2006, 71: 1191 – 1196.
- [25] Zeeck E, Müller C T. Cysteine-glutathione disulfide, the sperm-release pheromone of the marine polychaete *Nereis succinea* (Annelida: Polychaeta) [J]. Chemoecology, 1998, 8: 33 – 38.
- [26] Zeeck E, Harder T, Beckmann M. Inosine, L-glutamic acid and L-glutamine as component of a sex pheromone complex of the marine polychaete *Nereis succinea* (Annelida: Polychaeta) [J]. Chemoecology, 1998, 8: 77 – 84.
- [27] Sorensen P W. Hormones, pheromones and chemoreception [M] // Fish chemoreception. London: Chapman and Hall, 1992: 199 – 228.
- [28] Barbara Zielinski B, Arbuckle W, Belanger I A, et al. Evidence for the release of sex pheromones by male round gobies (*Neogobius melanostomus*) [J]. Fish Physiol Biochem, 2003, 28: 237 – 239.
- [29] Dunham P J. Sex pheromones in Crustacea [J]. Biol Rev, 1978, 53: 555 – 583.
- [30] Atema J. Review of sexual selection and chemical

- communication in the lobster, *Homarus americanus* [J]. Can J Fish Aquat Sci, 1986, 43: 2283 – 2290.
- [31] Bushmann P J, Atema J. Chemically mediated mate location and evolution in the lobster, *Homarus americanus* [J]. J Chem Ecol, 2000, 26: 883 – 899.
- [32] Starr M, Himmelman J H, Therriault J C. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms [J]. Science, 1990, 247: 1071 – 1074.
- [33] Snell T W, Kubanek J. A protein signal triggers sexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera) [J]. Mar Biol, 2006, 149: 763 – 773.
- [34] Ting J H, Snell T W. Purification and sequencing of a mate-recognition protein from the copepod *Tigripus japonicus* [J]. Mar Biol, 1998, 143: 1 – 8.
- [35] Olsén K H. Kin recognition in fish mediated by chemical cues [M] // Fish chemoreception. London: Chapman and Hall, 1992: 229 – 248.
- [36] Brown G E, Brown J A. Kin discrimination in Salmonids [J]. Rev Fish Biol Fish, 1996, 6: 201 – 219.
- [37] Blaustein A R, Waldman B. Kin recognition in anuran amphibians [J]. Anim Behav, 1992, 44: 207 – 221.
- [38] Mannl K D, Turnell E R. Kin recognition in juvenile zebrafish (*Danio rerio*) based on olfactory cues [J]. Biol Bull, 2003, 205: 224 – 225.
- [39] Gerlach G, Lysiak N. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish *Danio rerio*, is based on phenotype matching [J]. Anim Behav, 2006, 71: 1371 – 1377.
- [40] Herbinger C M, Doyle R W, Taggart C T, et al. Family relationships and effective population size in a natural cohort of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae [J]. Can J Fish Aquatic Sci, 1997, 54 (Suppl. 1): 11 – 18.
- [41] Karavanich C, Atema J. Olfactory recognition of urine signals in dominance fights between male lobster, *Homarus americanus* [J]. Behaviour, 1998, 135: 719 – 730.
- [42] Mathews L M. Mother-offspring recognition and kin-preferential behaviour in the crayfish *Orconectes limosus* [J]. Behaviour, 2011, 148: 71 – 87.
- [43] Zimmer-Faust R K, Tyre J E, Case J F. Chemical attraction causing aggregation in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall), and its probable ecological significance [J]. Biol Bull, 1985, 169: 106 – 118.
- [44] Schwarz A. Sound production and associated behavior in a cichlid fish, *Cichlasoma centrarchus*. I. Male-male interactions [J]. Z Tierpsychol, 1974, 35: 147 – 156.
- [45] Schwarz A. The inhibition of aggressive behavior by sound in the cichlid fish, *Cichlasoma centrarchus* [J]. Z Tierpsychol, 1974, 35: 508 – 517.
- [46] Sorensen P W, Pinillos M, Scott A P. Sexually mature male goldfish release large quantities of androstenedione into the water where it functions as a pheromone [J]. Gen Comp Endocrinol, 2005, 140: 164 – 175.
- [47] Metcalfe N B, Taylor A C, Thorpe J E. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon [J]. Anim Behav, 1995, 49: 431 – 436.
- [48] McCarthy I D. Competitive ability is related to metabolic asymmetry in juvenile rainbow trout [J]. J Fish Biol, 2001, 59: 1002 – 1014.
- [49] Huber R, Smith K. Serotonin and aggressive motivation in crustaceans; Altering the decision to retreat [J]. Proc Natl Acad Sci, 1997, 94: 5939 – 5942.
- [50] Doutrelant C, McGregor P K, Oliveira R F. The effect of an audience on intrasexual communication in male Siamese fighting fish, *Betta splendens* [J]. Behav Ecol, 2001, 12: 283 – 286.
- [51] Huang O S, Lee O O, Thiyagarajan V, et al. Characterization of cues from natural multi-species biofilms that induce larval attachment of polychaete *Hydroides elegans* [J]. Aquatic Biol, 2009, 4: 253 – 262.
- [52] Yu X J, He W H, Li H X, et al. Larval settlement and metamorphosis of the pearl oyster *Pinctada fucata* in response to biofilms [J]. Aquaculture, 2010, 306: 334 – 337.
- [53] Rebecca L, Swanson R L, Williamson J E, et al. Induction of settlement of larvae of the sea urchin *Holopneustes purpurascens* by histamine from a host alga [J]. Biol Bull, 2004, 206: 161 – 172.
- [54] Zimmer R K, Butman C A. Chemical signaling process in the marine environment [J]. Biol Bull, 2000, 198: 168 – 187.
- [55] Clare A S, Matsumura K. Nature and perception of barnacle settlement patterns [J]. Biofoul, 2000, 15: 57 – 71.
- [56] Horner A J, Nickles S P. Source and specificity of chemical cues mediating shelter preference of

- Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*) [J]. Biol Bull, 2006, 211: 128 – 139.
- [57] Montgomery J C, Tolimieri N, Haine O S. Active habitat selection by pre-settlement reef fishes [J]. Fish Fish, 2001, 2: 261 – 277.
- [58] Atema J, Kingsford M J, Gerlach G. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2002, 241: 151 – 160.
- [59] Huntingford F A. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultured fishes [J]. J Fish Biol, 2004, 65: 122 – 142.
- [60] Houlihan D, Boujard T, Jobling M. Food intake in fish [M]. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, 2007.
- [61] Yeh S L, Dai Q C, Chu Y T, *et al.* Induced sex change, spawning and larviculture of potato grouper, *Epinephelus tukula* [J]. Aquaculture, 2003, 228: 371 – 381.
- [62] Castro A L S, Goncalves-de-Freitas E. Visual communication stimulates reproduction in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) [J]. Brazil J Med Biol Res, 2009, 42: 368 – 374.
- [63] Morgan M J, Wilson C E, Crim L W. The effect of stress on reproductive in Atlantic cod [J]. J Fish Biol, 1999, 54: 477 – 488.
- [64] Fleeming I A. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution [J]. Rev Fish Biol Fish, 1996, 6: 397 – 416.
- [65] Zohar Y, Elizur A, Sherwood N M, *et al.* Gonadotropin-releasing activities of the three native forms of gonadotropin-releasing hormone present in the brain of gilthead seabream, *Sparus aurata* [J]. Gen Comp Endocrinol, 1995, 97: 289 – 299.
- [66] Jain K E, Birtwell I K, Farrell A P. Repeat swimming performance of mature sockeye salmon following a brief recovery period: a proposed measure of fish health and water quality [J]. Can J Zool, 1998, 76: 1488 – 1496.
- [67] Conte F S. Stress and the welfare of cultured fish [J]. Appl Anim Behav Sci, 2004, 86: 205 – 223.
- [68] Damsgård B, Mortensen A, Sommer A I. Effects of infectious pancreatic necrosis virus (IPNV) on appetite and growth in Atlantic salmon, *Salmo salar* L [J]. Aquaculture, 1998, 163: 185 – 193.
- [69] Muel M J, Soto E. A piscirickettsiosis-like syndrome in cultured Nile tilapia in Latin America with *Francisella* spp. As the pathogenic agent [J]. J Aquatic Anim Health, 2007, 19: 27 – 34.
- [70] Furevik D M, Bjordal A. Surface activity of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in net pens [J]. Aquaculture, 1993, 110: 119 – 128.

Applications of aquatic animal behavior in aquaculture

ZHANG Dong*

(East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China)

Abstract: Animal behavior is a direct response of animal to external stimuli and is one of the most important properties of animal life. The behavior of animals often provides first clue of environmental degradation. Animal behavior is one of most fundamental disciplines of biology, which is applied to all aspects of aquaculture, including domestication and captive rearing, selective breeding, health monitor, preparing formulated feed, feeding, reproduction, larval metamorphosis, habitat selection, fighting and aggression, polyculture, and rearing system design.

Key words: aquatic animal; behavior; aquaculture

Corresponding author: ZHANG Dong. E-mail: zd_fit@hotmail.com