

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.20097

鳊视觉和侧线感觉调控捕食行为的动态观察

张瑞祺^{1,2,3}, 郝月月^{1,2,3}, 宋银都^{1,2,3}, 赵金良^{1,2,3}

1. 上海海洋大学, 农业农村部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306;
2. 上海海洋大学, 水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心, 上海 201306;
3. 上海海洋大学, 水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306

摘要: 鳊(*Siniperca chuatsi*)具有独特的捕食习性。为研究鳊捕食行为相关主要感觉——视觉和侧线感觉调控的捕食行为特征, 利用高速摄像与感官抑制技术对鳊的独特捕食行为进行了分析, 将实验鳊分为4组: G_C(对照组, 视觉与侧线感觉均具备), G_V(只有视觉), G_L(只有侧线感觉)和 G_{DS}(视觉、侧线感觉均不具备)4组。对各组鳊投喂饵料鱼, 并利用高速摄像技术对单位时间内鳊的捕食行为进行动态观察与分析。结果表明, 鳊在捕食行为中表现出5种捕食模式: 直接攻击型、跟踪-弹射型、跟踪-偏移型、弹射型、偏移型, 其中, 直接攻击型、跟踪-弹射型、弹射型捕食模式主要由视觉控制, 跟踪-偏移型、偏移型主要由侧线感觉控制。在视觉、侧线感觉均具备时优先利用视觉捕食, 捕食行为趋于简化, 相反, 鳊仅利用侧线感觉捕食时, 捕食行为变得复杂而多样; 鳊在捕食时所表现出的各种捕食行为模式是其具有独特摄食习性的重要原因。上述研究为解读鳊特殊捕食行为的形成机制提供了重要资料。

关键词: 鳊; 捕食行为; 捕食模式; 视觉; 侧线感觉

中图分类号: S965

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)10-1136-09

感觉系统在鱼类捕食行为中起到了至关重要的作用^[1-5]。目前有学者开展行为学研究发现, 特定感觉系统调控的捕食行为中常出现一些特征明显的捕食动作。如基于高速摄像技术与电生理验证对斑马鱼(*Danio rerio*)捕食行为进行研究, 证明其典型的 J-turn 动作主要由视觉调控^[6-8]; 基于高速摄像技术与特定感官抑制对洞穴鱼(*Astyanax mexicanus*)的捕食行为进行分析, 并发现其具有 C-bend 捕食动作, 主要由侧线感觉引起^[9-10]; 对鲢(*Silurus glanis*)捕食行为的三维动态分析发现, 鲢在逐渐接近目标时常出现对捕食目标的慢速跟踪, 形成了复杂的曲线捕食运动, 这种跟踪动作主要由侧线感觉所引导^[11]。对鱼类捕食行为的动态分析是解读各种感觉器官在其捕食行为中具体作用的有力手段。

鳊(*Siniperca chuatsi*)是中国重要的淡水经济鱼类。鳊属于凶猛肉食鱼类, 野生环境下, 鳊只食活饵, 主要以小型鱼类为食, 偶尔摄食虾类。由于鳊具有独特的食性, 因此在其苗种生产与成鱼养殖中需要消耗大量饵料鱼资源, 外带病原多, 养殖成本大^[12-15]。鳊捕食行为一般包括反应、注视、跟进、袭击、咬住、吞咽6个捕食动作^[16]; 在捕食猎物时, 鳊通常是长时间锁定目标, 慢速接近目标, 最终爆发式袭击^[12-15]。鳊既具有伏击型捕食特征, 也具有主动攻击的捕食特征, 这种独特的捕食行为暗示鳊捕食模式的多样化与复杂化。目前, 鳊的食性驯化技术可明显降低其养殖成本, 即通过活饵料鱼→过渡饵料→人工饵料等阶段驯化鳊鱼摄食人工饲料。但鳊独特的摄食习性造成其在锁定目标时往往不是直接攻击, 而是慢速接

收稿日期: 2020-04-16; 修订日期: 2020-05-14.

基金项目: 国家现代农业产业技术体系专项(CARS-46).

作者简介: 张瑞祺(1988-), 男, 博士研究生, 研究方向为水产基础生物学. E-mail: mading000000@126.com

通信作者: 赵金良, 教授, 研究方向为水产动物种质资源与遗传育种. E-mail: jlzhao@shou.edu.cn

近目标, 多数情况下, 从投饵至沉底的动态过程中鳅已出现对饲料的锁定, 但由于其行动缓慢, 在饲料沉底时又难以摄食静止的饲料。这种独特的捕食行为明显降低了鳅食性驯化的成功率, 也是饲料养鳅目前难以大面积推广的主要原因之一^[12-15]。

对鳅捕食行为的深入研究可以为鳅养殖模式的改进提供重要的理论依据, 目前已有部分学者针对鳅感觉器官结构与捕食行为进行研究, 如对鳅视觉器官的研究中发现, 其视网膜中含有大量视杆细胞, 且结构特化, 适于暗光下捕食^[17-19]; 对鳅侧线结构与功能的研究中发现, 其颅部侧线管道系统为简易分支型, 属于侧线系统的主要结构, 与捕食行为紧密联系, 后部侧线只起警戒作用^[20]; 鳅嗅觉器官属于简易且退化的结构^[21]; 鳅味蕾结构简易、分布零星^[22]。同时, 行为学实验已证明鳅主要依靠视觉与侧线感觉进行捕食, 嗅觉、味觉只在近距离识别、吞咽食物时发挥识别作用^[15]。

目前对鳅独特捕食行为的理解仍有待完善, 有关鳅捕食行为的研究局限于测算捕食量、捕食成功率等基础捕食行为指标, 对其捕食行为动态分析的研究仍未见报道, 鳅的捕食行为具体有哪些特点, 鳅特殊捕食行为与其他凶猛肉食鱼类有何不同, 主要感觉——视觉与侧线感觉在各种捕食行为中又发挥了何种作用等问题仍有待了解。为解读鳅视觉、侧线感觉调控的捕食行为, 本研究利用高速摄像技术与特定感官抑制方法, 观察养殖在实验室水族箱中的鳅的捕食行为, 分析鳅捕食模式类型, 以及各捕食模式类型与视觉、侧线感觉的内在联系, 以期为解读鳅复杂捕食行为中感受器官的调控机制提供重要研究资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验用鳅取自上海市浦东新区孙农水产养殖场。体长 80~90 mm (55~60 dpf) 的鳅幼鱼在实验室循环水族箱暂养两周, 待其完全适应环境后开展实验, 暂养期间投喂鲫鱼苗, 每天下午 1:00 喂食 1 次。确培养殖水质稳定, 温度(26±1) °C; pH 7.2~7.8; 溶氧 6~8 mg/L。保持全天光周期为 L:D=1:1。在暂养与行为学实验中使用特定光源, 均控

制光照强度为 1000~1500 lx 以模仿室外光照。

1.2 感官抑制

视神经阻断: 鳅浸于 0.1% 的 MS-222 溶液中麻醉后, 参照 New 等^[23]的方法对双侧视神经进行外科手术阻断, 伤口处使用氰基丙烯酸酯材料封闭防止感染。将手术处理后的盲鳅暂养 1 周, 待完全适应后进行正式实验。

侧线神经丘消融: 参照侧线感觉抑制的主要方法^[10, 24-28], 设置 3 个庆大霉素处理浓度 (2 mg/mL, 5 mg/mL, 15 mg/mL) 对鳅侧线系统进行抑制。庆大霉素处理时间为 3~6 h, 处理后将鳅放入 0.15% DASPEI (AAT Bioquest Inc) 溶液中处理 1 h, 再将鳅浸于 0.1% 的 MS-222 溶液中麻醉后在 Nikon SMZ-25 荧光体视镜下观察, NIS-Elements 成像系统进行拍照。基于庆大霉素对于神经丘毛细胞的消融效果与实验鱼的身体状态, 本实验选用 5 mg/mL 庆大霉素溶液处理 6 h 作为侧线抑制的实验方案。

1.3 捕食行为记录

将实验鳅分为 4 组, 分别为 G_C、G_V、G_L 和 G_{DS} 4 组; G_C 为对照组, 代表视觉与侧线感觉均具备, G_V 代表只有视觉, G_L 代表只有机械感觉; 另外 G_{DS} 代表视觉、侧线感觉均不具备。

使用 Grasshoppers (GS3-U3-23S6M FLIR system) 拍摄系统对鳅捕食动作进行捕捉, 捕食动作记录使用 Flycapture2 软件完成, 高速摄像系统设置为 100 帧每秒。实验开始时, 将鳅放入观察槽中 (50 cm×40 cm×10 cm) 进行行为学记录, 上方 LED 灯带正常照明 (白光, 光照强度 1000~1500 lx, 波长 380~780 nm)。在捕食行为观察中, 各处理组均以单条实验鳅喂食 3 条饵料鱼进行 3 min 记录。鳅的捕食动作由 ImageJ 软件进行分析, 其中攻击角度、攻击距离的测量方法同 Borla 等^[8]和 Lloyd 等^[10] (图 1), 以背鳍起始处作为鳅身体中点, 以此为焦点到捕食目标中心的连线与鳅身体中线的夹角即为攻击角度; 攻击距离定为鳅头部距离捕食目标的最小距离; 因鳅在感受到猎物时头部会马上与目标相对, 同时胸鳍摆动明显增加, 参照 Lloyd 等^[10]对捕食行为的测量方法, 本实验以上述动作作为判断鳅捕食行为开始的标准, 基于鳅

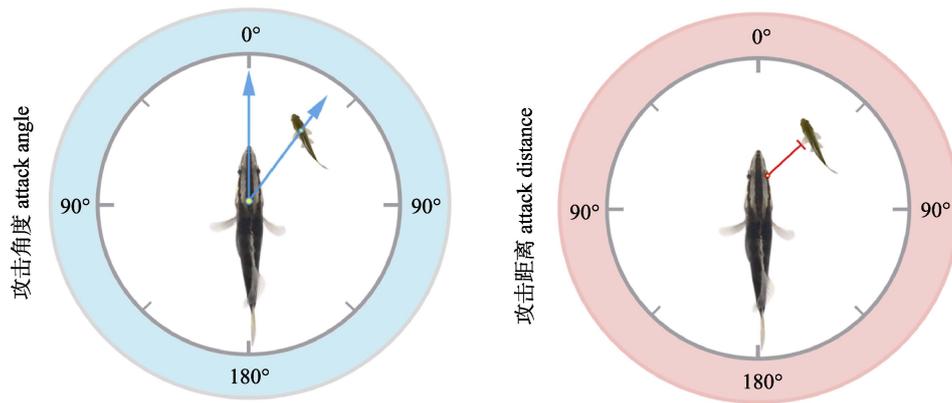


图 1 鳊的攻击角度与攻击距离测量示意图

以背鳍起始处作为鳊身体中点，以此为焦点到捕食目标中心的连线与鳊身体中线的夹角即为攻击角度；攻击距离定为鳊身体距离捕食目标的最小距离。

Fig. 1 Measurement diagram of mandarin fish attack angle and attack distance

The attack angle is defined as the angle between a line extending down the fish's midline, terminating parallel with the pectoral fins, and a line extending from the start point of the pectoral fin to the center of the prey, measurements of each strike were averaged to calculate the mean attack distance and angle for that individual.

The attack distance is defined as the shortest distance between the edge of the fish body and the prey.

出现捕食行为时高速摄像第一帧的情况为统计依据。

1.4 数据处理

实验数据以平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表示。两组比较使用独立样本 *T* 检验分析, 多组数据使用单因素方差分析, 数据间差异显著性使用 SPSS 22 (IBM) 软件进行分析。显著性标准为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 鳊捕食动作与捕食模式

分析鳊的捕食行为, 发现鳊具有 4 种特征明显的捕食动作, 第一种为直线冲刺, 常发生于鳊距离目标较远时, 此时鳊高速游向目标, 同时身体较为舒展; 第二种为跟踪运动, 鳊慢速跟踪并接近目标; 另外两种捕食动作发生于鳊距离目标较近时, 同时均出现明显的身体弯曲, 根据弯曲特征的不同可分为尾柄弯曲和全身弯曲(图 2)。基于鳊捕食动作中出现的上述特征, 将鳊的捕食行为分成明显不同的 5 类模式(图 3, 表 1), 利用延时图像系列对上述捕食行为模式进行说明如下:

(1) 模式 A(直接攻击型)。整个捕食过程中未出现明显停顿, 一经发现, 则以直线冲刺的方式高速接近目标并直接咬住目标。攻击距离在 6~

15 cm, 整个捕食过程在 1~3 s 内完成(图 3)。

(2) 模式 B(跟踪-弹射型)。模式 B 可以分为两个阶段(跟踪与弹射), 在第一个阶段, 距离目标 6~8 cm 时, 跟踪并接近目标, 整个过程需要 2~5 s; 第二个阶段, 在距离目标 1~2 cm 时, 尾柄开始弯曲, 整个过程需 35~40 ms, 随后鳊的尾柄瞬间伸展, 身体弹射向前咬住目标, 此弹射过程需 10~15 ms(图 3)。

(3) 模式 C(跟踪-偏移型)。模式 C 可以分为两个阶段(跟踪与偏移), 跟踪阶段与模式 B 相似, 但用时较长(2~8 s)(图 3), 偏移阶段鳊在 1~2 cm 的距离上, 全身弯曲, 咬住目标, 耗时 10~15 ms, 整个身体弯曲如大写字母 C, 攻击角度不超过 30°, 第二个阶段耗时 80~90 ms。

(4) 模式 D(弹射型)和模式 E(偏移型)是上述模式 B(跟踪-弹射型)和模式 C(跟踪-偏移型)的简化(图 3)。在模式 D 中鳊的运动路径、捕食过程与模式 B 的第二阶段相似, 持续时间为 70~80 ms(图 3)。

(5) 模式 E(偏移型)中鳊的运动路径、捕食过程与模式 C 的第二阶段相似, 具有模式 C 中所出现的身体偏移动作, 持续时间为 80~90 ms(图 3)。

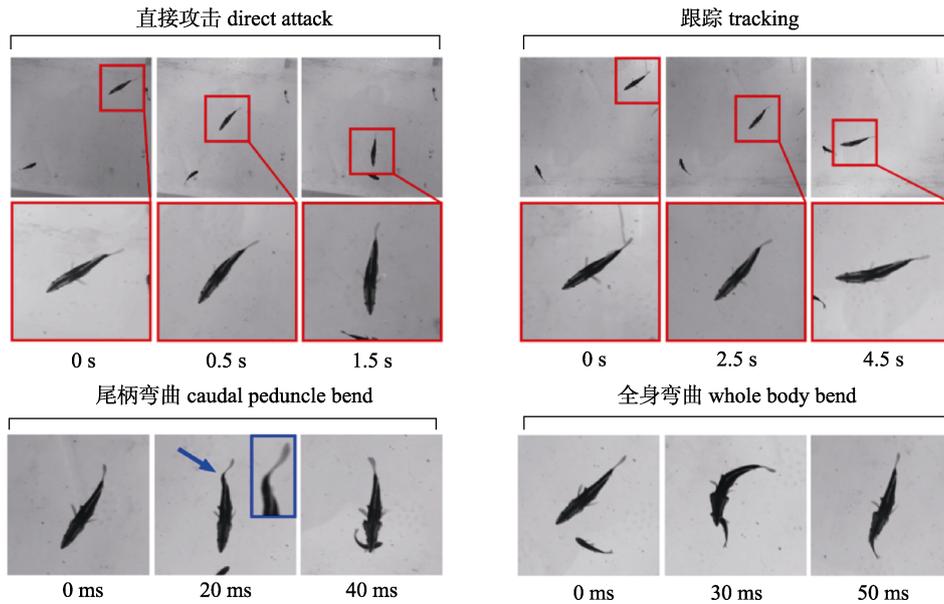


图 2 鳎捕食行为中的特定动作

照片为延时摄像的特定帧图像。方框内区域为捕食动作特写，蓝色箭标方向表示尾柄弯曲处，特写于蓝色方框中；图中为 55~60 dpf 鳎幼鱼(SL: 80~90 mm)。

Fig. 2 The stereotypic movements in mandarin fish predatory behavior

The panel is specific frame image in time-lapse pictures. The box area means the zoom in of predatory movement, the blue arrow shows caudal peduncle bend, which is enlarged in the blue box. The mandarin fish is 55–60 dpf (SL: 80–90 mm).

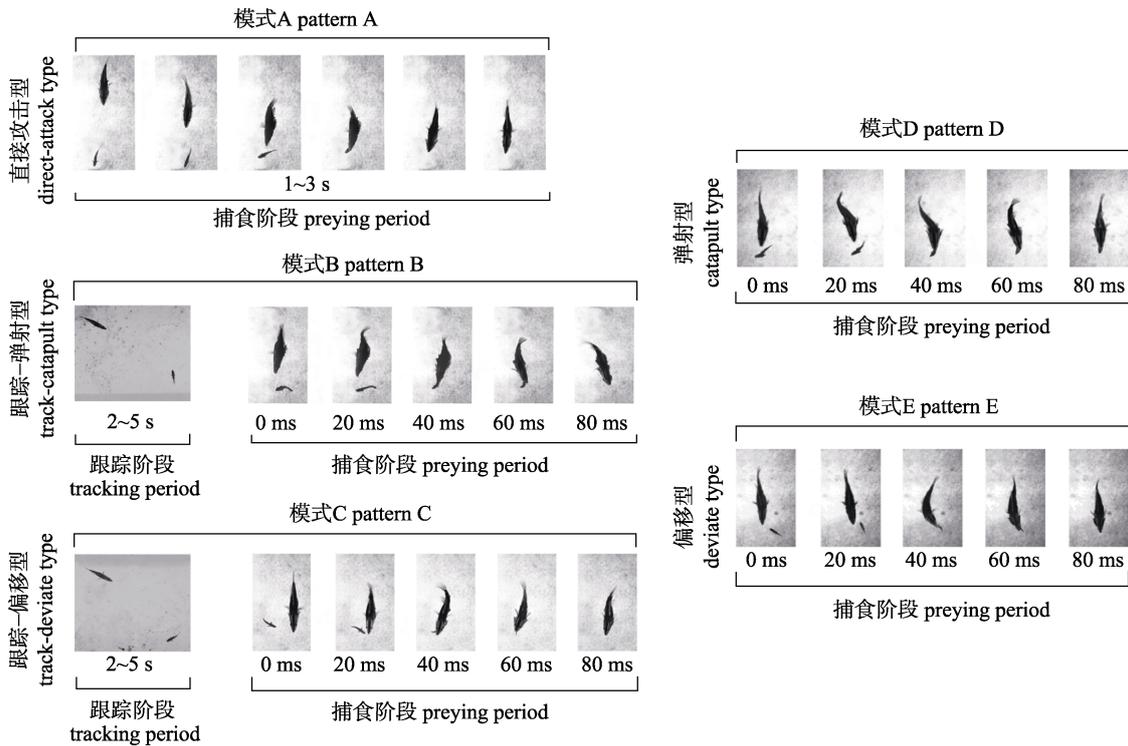


图 3 鳎捕食行为中的 5 种捕食模式

模式 A: 直接攻击型; 模式 B: 跟踪-弹射型; 模式 C: 跟踪-偏移型; 模式 D: 弹射型; 模式 E: 偏移型。

照片为延时摄像的特定帧图像。实验鳎为 55~60 dpf (受精后天数)幼鳎(SL: 80~90 mm)。

Fig. 3 The stereotypic movements in mandarin fish predatory behavior

Pattern A: direct attack type. Pattern B: track–catapult type. Pattern C: track–deviate type. Pattern D: catapult type. Pattern E: deviate type. The panel is specific frame image in time-lapse pictures. The mandarin fish is 55–60 dpf (days post fertilization) (SL: 80–90 mm).

表 1 基于鳊特定捕食动作的 5 种捕食行为模式的分类方法

Tab. 1 Classification method of five predatory behavior patterns based on specific predatory movements

捕食模式 predatory pattern	直线冲刺 direct strike	跟踪 tracking	尾柄弯曲 caudal peduncle bend	全身弯曲 whole body bend
模式 A pattern A	+	-	-	-
模式 B pattern B	-	+	+	-
模式 C pattern C	-	+	-	+
模式 D pattern D	-	-	+	-
模式 E pattern E	-	-	-	+

注：“+”代表出现，“-”代表未出现。

Note: “+” means observed. “-” means not observed.

2.2 捕食行为模式的量化分析

相同捕食模式在各实验组中所具有的攻击角度没有显著区别($P>0.05$), 同时, 相同捕食模式在各实验组中所具有的攻击距离也不具有显著区别($P>0.05$)(图 4)。各实验组中模式 C、E 与模式

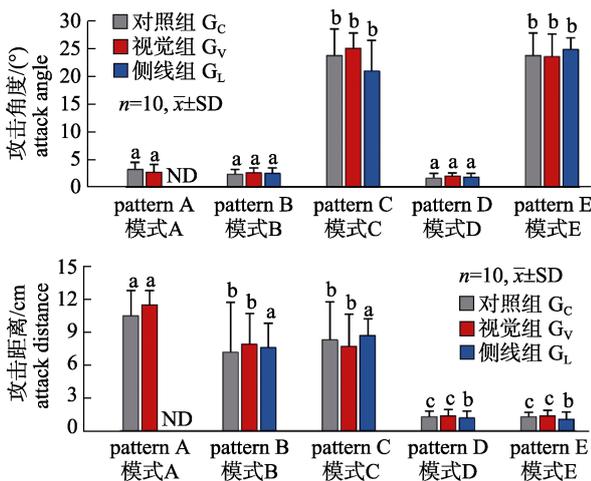


图 4 鳊捕食行为中的特定动作数据分析

图中只包括 G_c, G_v 和 G_l; G_{DS} 因未发现捕食行为未标出。

不同的字母上标表示组间差异显著($P<0.05$)。

G_c 表示对照组, 视觉和侧线觉均具备; G_v 表示只有视觉组,

G_l 表示只有侧线觉组, G_{DS} 表示视觉和侧线觉均抑制组。

ND 表示未观察到捕食行为。

Fig. 4 Data analysis of the stereotypic movements in mandarin fish predatory behavior

G_{DS} is not marked because no predatory behaviors were observed. Different letters indicate significant differences among groups ($P<0.05$). G_c denotes control group with vision and lateral line sensation, G_v denotes only vision sensation group, G_l denotes only lateral line sensation group and G_{DS} denotes no vision or lateral sensation group.

ND means no predatory behavior was observed.

A、B、D 可通过捕食行为中的攻击角度进行区分($P<0.05$)(图 4), 另外, 各实验组中模式 C 与模式 E 可通过攻击距离进行区分($P<0.05$)(图 4); 而各实验组中模式 A、B 与模式 D 可通过攻击距离进行区分($P<0.05$)(图 4)。上述分析说明 5 种捕食行为模式可以较为明显地相互区分。

2.3 视觉与侧线感觉在不同捕食模式中的作用

2.3.1 模式 A 仅在实验组 G_c 和 G_v 中出现, 实验组 G_l 和 G_{DS} 中未出现(图 5)。实验组 G_c 和 G_v 的攻击成功率无显著差异($P>0.05$, 表 2), 表明模式 A 主要由视觉主导。

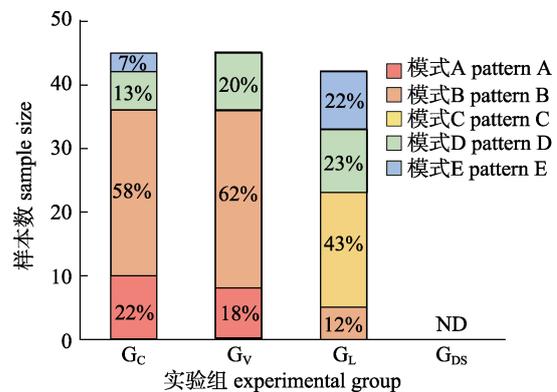


图 5 鳊的各类捕食模式在不同实验组捕食行为中所占比例

G_c 表示对照组, 视觉和侧线觉均具备; G_v 表示只有视觉组, G_l 表示只有侧线觉组, G_{DS} 表示视觉和侧线觉均抑制组。

ND 表示未观察到捕食行为。

Fig. 5 Proportion of predatory patterns in mandarin fish predatory behavior of different groups

G_c denotes control group with vision and lateral line sensation, G_v denotes only vision sensation group, G_l denotes only lateral line sensation group and G_{DS} denotes no vision or lateral sensation group. ND means no predatory behavior was observed.

2.3.2 模式 B 在实验组 G_c 和 G_v 中具有较高的发生率, 在处理组 G_l 中极少出现(图 5)。同时, 实验组 G_c 和 G_v 在模式 B 中的攻击成功率无显著差异($P>0.05$, 表 2), 但处理组 G_c 和 G_l 在模式 B 中的攻击成功率具有显著差异($P<0.05$) (表 2), 同时模式 B 在处理组 G_v 中的捕食成功率高于 G_l ($P<0.05$) (表 2)。因此, 模式 B 与模式 A 不同之处在于以视觉为主导, 同时侧线感觉起辅助作用。

2.3.3 模式 C 在 G_l 组中有较高的发生率(图 5)。攻击成功率在 G_c 和 G_v 中具有显著差异($P<0.05$)

表 2 投喂饵料鱼时特定捕食模式在不同实验组中鳊的捕食成功率

Tab. 2 Strike success rate of specific predatory pattern in different mandarin fish groups fed with bait fish

组别 group	n=25; $\bar{x}\pm SE$; %				
	模式 A pattern A	模式 B pattern B	模式 C pattern C	模式 D pattern D	模式 E pattern E
对照组 G _C	98	94.8±1.2 ^a	82.3±1.1 ^a	81.4±1.3 ^a	78.8±1.4 ^a
视觉组 G _V	96.3±0.2	93.6±1.4 ^a	66±2.4 ^b	68±2.3 ^b	60.1±3.1 ^b
侧线组 G _L	N.D.	78.2±2.9 ^b	64±2.4 ^c	66±2.5 ^b	78.3±1.7 ^a
双抑制组 G _{DS}	ND	ND	ND	ND	ND

注: G_C 表示对照组, 视觉和侧线觉均具备; G_V 表示只有视觉组, G_L 表示只有侧线觉组, G_{DS} 表示视觉和侧线觉均抑制组。ND 表示未观察到捕食行为; 同列上标字母不同表示差异显著 ($P<0.05$)。

Note: G_C denotes control group with vision and lateral line sensation, G_V denotes only vision sensation group, G_L denotes only lateral line sensation group and G_{DS} denotes no vision or lateral sensation group. ND means no predatory behavior was observed. Different superscript letters in the same column indicate significant differences among groups ($P<0.05$).

(表 2), 同时, 模式 C 的攻击成功率在 G_C 和 G_L 中也具有显著差异 ($P<0.05$, 表 2)。因此, 模式 C 中侧线感觉的作用较模式 B 显著增强。

2.3.4 模式 D 捕食成功率在 G_C 和 G_V 中具有显著差异 ($P<0.05$, 表 2), 在 G_C 和 G_L 中也具有显著差异 ($P<0.05$) (表 2)。模式 D 的捕食成功率在 G_C 和 G_L 中不具有显著差异 ($P>0.05$, 表 2)。模式 D 在 G_C、G_V 和 G_L 中均有出现, 但只占到很小比例 (图 5)。结果说明视觉与侧线感觉均在模式 D 中发挥了作用 (图 5)。

2.3.5 模式 E 在处理组 G_C 和 G_L 中有所出现, 而 G_V 中未观察到 (图 5)。同时模式 E 发生于鳊距离目标较近时。模式 E 在 G_C 和 G_V 中的捕食成功率具有显著差异 ($P<0.05$, 表 2); 但模式 E 在 G_C 和 G_L 中的捕食成功率不具有显著差异 ($P>0.05$, 表 2)。结果表明侧线感觉在模式 E 中发挥了重要作用。

3 讨论

3.1 鳊不同捕食行为模式的特点

鳊捕食模式 A 与凶猛肉食鱼类黑鲷 (*Acanthopagrus schlegelii*)、暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*) 类似, 在捕食过程中常出现对捕食目标的直接追击^[29]。模式 B 与模式 C 均具有跟踪与捕

食两个阶段, 模式 B 主要由视觉控制, 而模式 C 主要由侧线感觉控制, 这也说明模式 B 与 C 虽具有相似的跟踪阶段, 但应由不同区域中枢神经系统控制。鳊捕食模式 B 和 C 与采取主动捕食策略的美洲狗鱼 (*Esox masquinongy*)、大口黑鲈 (*Micropterus salmoides*) 类似, 在捕食时常出现在距离捕食目标较远点与距离捕食目标较近点, 整个捕食过程由跟踪 (较远点到较近点距离) 和捕食 (较近点到捕食目标距离) 两个阶段构成, 其中捕食阶段身体常出现 C 形或 S 形弯曲, 鳊具有典型凶猛肉食鱼类所具有的捕食模式^[30]。而鳊具有捕食模式 D 和 E 中出现的近距离弹射动作、全身弯曲动作更类似于以伏击捕食为主的漠斑牙鲆 (*Paralichthys lethostigma*)^[29]。

鳊以侧线感觉为主进行捕食, 在感受到捕食目标时常出现跟踪行为, 其较慢的跟踪速度使其在捕食时随着捕食目标的移动在水体中出现较长的复杂曲线^[11], 本实验中未见鳊具有对饵料鱼长时间的跟踪行为。综上, 鳊在捕食时多种捕食模式共存, 保证了捕食时较高的成功率。

3.2 视觉与机械感觉在鳊捕食行为中的作用

处理组 G_V 中鳊捕食行为主要由模式 A、B 组成, 同时, 处理组 G_C 中捕食行为的模式组成与处理组 G_V 高度一致, 而模式 A、B 均由视觉主导 (图 4); 另一方面, 处理组 G_L 在捕食行为中主要以模式 C、D、E 组成 (图 4), 而模式 C、E 均由侧线感觉主导, 模式 D 中视觉与侧线感觉均发挥作用。综合以上结果认为, 鳊以视觉为主导进行捕食, 特别是在视觉与侧线感觉均存在时, 鳊优先选择以视觉进行捕食。而 G_V 组中捕食模式由 A、B、D 组成 (图 4), 视觉在 G_V 组中的所有捕食模式中均具有关键作用, 而 G_C 组中部分出现了捕食模式 E, 由侧线感觉主导 (图 4), 这说明在视觉、侧线感觉均具备的情况下, 侧线感觉在捕食行为中也发挥了少部分作用。上述结果与之前鳊优先选择视觉完成捕食的研究结论相一致^[13, 15]。

鳊常在暗光条件下 (晨昏, 傍晚) 进行捕食, 具有出色的暗视觉^[13], 而本研究中鳊出现的捕食模式 C、E 均以侧线感觉为主导, 捕食模式 B、D 中侧线感觉均发挥了部分作用, 说明在暗光条件

下鳊的捕食行为可能是视觉与侧线感觉共同作用的结果。

G_{DS} 组未出现任何捕食行为, 说明鳊以视觉、侧线感觉为主导进行捕食, 同时 G_V 与 G_L 组出现了各种捕食模式, 各模式较高的捕食成功率也保证了鳊单独依靠视觉与侧线感觉即可完成捕食。

鳊属于凶猛食肉鱼类, 捕食行为中常出现伏击、突击、跟踪等多种捕食动作, 捕食猎物时常长时间锁定目标, 同时慢速接近目标最终爆发式捕食, 与很多肉食性鱼类捕食行为相比较, 鳊的捕食行为独特而复杂^[13, 15]。本实验中, 视觉在鳊捕食行为中起主导作用, 在视觉、侧线感觉均具备时优先利用视觉捕食, 捕食行为趋于简化并具有较高的捕食成功率, 当仅利用侧线感觉捕食时, 捕食行为变得复杂而多样(图 4)。

综上所述, 鳊在视觉与侧线感觉的调控下出现 5 种捕食模式, 分别是直接攻击型, 跟踪-弹射型, 跟踪-偏移型, 弹射型, 偏移型。其中直接攻击型、跟踪-弹射型、弹射型捕食行为模式主要由视觉控制, 跟踪-偏移型、偏移型主要由侧线控制。视觉与侧线感觉均存在时, 鳊首先选择以视觉进行捕食, 但侧线感觉在捕食行为中也发挥了少部分作用, 另外, 鳊单独依靠视觉与侧线感觉即可完成捕食。鳊在视觉、侧线感觉均具备时优先利用视觉捕食, 捕食行为趋于简化并具有较高的捕食成功率。相反, 鳊仅利用侧线感觉捕食时, 捕食行为变得复杂而多样。鳊在捕食时所表现出的各种捕食行为模式是其具有独特摄食习性的重要原因。

参考文献:

- [1] Evans B I, Browman H I. Variation in the development of the fish retina[J]. American Fisheries Society Symposium, 2004, 40: 145-166.
- [2] Douglas R H, Partridge J C. Visual adaptations to the deep sea[M]//Encyclopedia of Fish Physiology. Amsterdam: Elsevier, 2011: 166-182.
- [3] Coombs S, Montgomery J C. The enigmatic lateral line system[M]//Comparative Hearing: Fish and Amphibians. New York: Springer, 1999: 319-362.
- [4] Mogdans J, Bleckmann H. The mechanosensory lateral line of jawed fishes[M]. Enfield Science Publishers, 2001: 181-213.
- [5] Coombs S, Bleckmann H, Fay R R, et al. The lateral line system[M]. New York: Springer, 2014: 121-150.
- [6] Bianco I H, Kampff A R, Engert F. Prey capture behavior evoked by simple visual stimuli in larval zebrafish[J]. Frontiers in Systems Neuroscience, 2011, 5: 101.
- [7] Bianco I H, Engert F. Visuomotor transformations underlying hunting behavior in zebrafish[J]. Current Biology, 2015, 25(7): 831-846.
- [8] Borla M A, Palecek B, Budick S, et al. Prey capture by larval zebrafish: Evidence for fine axial motor control[J]. Brain, Behavior and Evolution, 2002, 60(4): 207-229.
- [9] Yoshizawa M, Gorički Š, Soares D, et al. Evolution of a behavioral shift mediated by superficial neuromasts helps cavefish find food in darkness[J]. Current Biology, 2010, 20(18): 1631-1636.
- [10] Lloyd E, Olive C, Stahl B A, et al. Evolutionary shift towards lateral line dependent prey capture behavior in the blind Mexican cavefish[J]. Developmental Biology, 2018, 441(2): 328-337.
- [11] Pohlmann K. The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish[J]. Journal of Experimental Biology, 2004, 207(17): 2971-2978.
- [12] Liang X F, Oku H, Ogata H Y, et al. Weaning Chinese perch *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) onto artificial diets based upon its specific sensory modality in feeding[J]. Aquaculture Research, 2001, 32: 76-82.
- [13] Liang X F. Visual characteristics of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) in relation to its feeding habit II. General properties of the retina[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1994, 18(4): 376-377. [梁旭方. 鳊鱼视觉特性及其对捕食习性适应的研究 II. 视网膜结构特性[J]. 水生生物学报, 1994, 18(4): 376-377.]
- [14] Liang X F. On the feeding behaviour of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1995, 26(5): 119-123. [梁旭方. 鳊捕食行为的研究[J]. 海洋与湖沼, 1995, 26(5): 119-125.]
- [15] Liang X F, Kiu J K, Huang B Y. The role of sense organs in the feeding behaviour of Chinese perch[J]. Journal of Fish Biology, 1998, 52(5): 1058-1067.
- [16] Wu Z L, Hardy W. The preliminary analysis of feeding behavior of mandarin fish juvenile[J]. Freshwater Fisheries, 1988(5): 18-20. [吴遵霖, Hardy W. 鳊幼鱼摄食行为的初步分析[J]. 淡水渔业, 1988(5): 18-20.]
- [17] Wei K J, Zhang H M. Histological study on the development of retina of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1996, 15(3): 263-269. [魏

- 开建, 张海明. 鳊鱼视网膜发育的组织学研究[J]. 华中农业大学学报, 1996, 15(3): 263-269.]
- [18] Tian W F, Zhong J S, Qian Y Z, et al. Histological observations of retina and teeth development and their adaptation to feeding in *Siniperca chuatsi*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(2): 190-198. [田文斐, 钟俊生, 钱叶洲, 等. 鳊仔鱼视网膜及口腔齿的发育对摄食的适应[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(2): 190-198.]
- [19] Zhang R Q, Zhao J L, Hao Y Y, et al. Retinal development in mandarin fish *Siniperca chuatsi* and morphological analysis of the photoreceptor layer[J]. Journal of Fish Biology, 2019, 95(3): 903-917.
- [20] Liang X F. The structure and behavioural response of lateral line of *Siniperca chuatsi* in relation to its feeding habit[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1996, 27(5): 457-462. [梁旭方. 鳊侧线管结构和行为反应特性及其对捕食习性的适应[J]. 海洋与湖沼, 1996, 27(5): 457-462.]
- [21] Liang X F. Taste buds in the oropharyngeal cavity of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*): Scanning electron microscopic and behaviour investigations in relation to fish feeding habit[J]. Acta Zoologica Sinica, 1996, 42(1): 22-27. [梁旭方. 鳊鱼口咽腔味蕾和行为反应特性及其对捕食习性的适应[J]. 动物学报, 1996, 42(1): 22-27.]
- [22] Yang X P, Tan X C, Wang Y X. Histological study on the olfactory lamella of mandarin fish (*Siniperca chuatsi* Basilewsky)[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1999, 18(2): 169-172. [杨秀平, 谭细畅, 王永祥. 鳊嗅板的组织学研究[J]. 华中农业大学学报, 1999, 18(2): 169-172.]
- [23] New J G, Fewkes L A, Khan A N. Strike feeding behavior in the muskellunge, *Esox masquinongy*: Contributions of the lateral line and visual sensory systems[J]. Journal of Experimental Biology, 2001, 204(Pt 6): 1207-1221.
- [24] van Trump W J, Coombs S, Duncan K, et al. Gentamicin is ototoxic to all hair cells in the fish lateral line system[J]. Hearing Research, 2010, 261(1-2): 42-50.
- [25] Raible D W, Kruse G J. Organization of the lateral line system in embryonic zebrafish[J]. The Journal of Comparative Neurology, 2000, 421(2): 189-198.
- [26] Coffin A B, Ramcharitar J. Chemical ototoxicity of the fish inner ear and lateral line[M]//Fish Hearing and Bioacoustics. Cham: Springer, 2016, 877: 419-437.
- [27] Stengel D, Zindler F, Braunbeck T. An optimized method to assess ototoxic effects in the lateral line of zebrafish (*Danio rerio*) embryos[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 2017, 193: 18-29.
- [28] Brown A D, Mussen T D, Sisneros J A, et al. Reevaluating the use of aminoglycoside antibiotics in behavioral studies of the lateral line[J]. Hearing Research, 2011, 272(1-2): 1-4.
- [29] Shen H, Wan X H, Wang L B, et al. Comparative studies of behaviors of the predation of different fishes and hedging of *Exopalaemon carinicauda* Holthuis[J]. Journal of Aquaculture, 2010, 31(1): 40-42. [沈辉, 万夕和, 王李宝, 等. 3种肉食性鱼类的捕食及脊尾白虾防御行为比较[J]. 水产养殖, 2010, 31(1): 40-42.]
- [30] New J G, Kang P Y. Multimodal sensory integration in the strike-feeding behaviour of predatory fishes[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 2000, 355(1401): 1321-1324.

Predation behavior of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) regulated by visual and lateral line sensory

ZHANG Ruiqi^{1,2,3}, HAO Yueyue^{1,2,3}, SONG Yindu^{1,2,3}, ZHAO Jinliang^{1,2,3}

1. Key Laboratory of Freshwater Fishery Germplasm Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Shanghai Collaborative Innovation for Aquatic Animal Genetics and Breeding, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Mandarin fish (*Siniperca chuatsi*), which are economically important in China, have a unique predatory habit. They feed on live bait and are only sensitive to moving targets, but have diverse and complex predatory behavior. This study aims to understand the unique predatory behavior of mandarin fish via the visual and lateral line sensory systems. Predatory behavior was studied using a high-speed camera and sensory inhibition techniques. Four experimental groups (vision only, lateral line sensation only, no vision or lateral line sensation, and control group) were created, and the predatory behavior was analyzed. Compared to other predatory fishes, the predatory behavior of mandarin fish is unique and complex. Four main movements were observed during predation: direct strike, tracking, caudal peduncle bend, and whole-body bend. The different predatory movements formed five patterns: direct-attack, track-catapult, track-deviate, catapult, and deviate types. The direct-attack, track-catapult, and catapult types were regulated by vision, while the track-deviate and deviate types were regulated by lateral line sensation. When both vision and lateral line sensation were available, the predation behavior was simplified but became complex and diverse when only lateral line sensation was available. Various mandarin fish predatory behaviors may account for its unique feeding habits and ensure a high success rate. These results allow a better understanding of the special predatory behavior of mandarin fish and provide a theoretical basis for improving the production process.

Key words: *Siniperca chuatsi*; predation behavior; predatory pattern; vision; lateral line sensation

Corresponding author: ZHAO Jinliang. E-mail: jlzhao@shou.edu.cn