

文章编号: 1674-5566(2014)01-0139-07

太平洋褶柔鱼摄食行为观察研究

裴一凡¹, 陈新军^{1,2,3,4}, 桜井泰憲⁵

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 上海海洋大学 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 4. 远洋渔业协同创新中心, 上海 201306; 5. 北海道大学 水产学部, 日本北海道函馆 0418611)

摘要: 鱿鱼类是摄食极为凶猛的海洋动物。实验条件下对太平洋褶柔鱼 (*Todarodes pacificus*) 的摄食行为进行观察与描述, 实验分3种不同的太平洋褶柔鱼群体大小(3尾, 7~12尾, 以及44尾)在循环水水槽中进行, 实验用太平洋褶柔鱼平均胴长为20 cm。用高感录像机对太平洋褶柔鱼摄食过程进行记录, 同时观察太平洋褶柔鱼对饵料鱼的攻击行为。观察认为, 发现、进攻目标饵料鱼阶段的角度范围分别为广分布和窄分布, 大多数对饵料鱼的进攻阶段开始于二者相对距离为1到6个胴长间。太平洋褶柔鱼在攻击阶段时其体色表现出暗色模式。在个体多的太平洋褶柔鱼群体中, 太平洋褶柔鱼追逐较大的饵料鱼, 且有观察到几尾太平洋褶柔鱼共同分食一尾饵料鱼的现象。研究认为, 太平洋褶柔鱼摄食行为与自身个体大小、群体大小以及饵料鱼大小等密切相关。

研究亮点: 太平洋褶柔鱼是重要的经济头足类种类, 广泛分布在日本周边海域和我国东黄海海域。该种类生命周期短, 生长迅速, 研究其摄食行为有利于丰富和完善头足类的行为生态学。本研究在实验条件下对太平洋褶柔鱼的摄食行为进行了观察与描述, 发现其摄食行为与自身个体、群体以及饵料鱼大小等密切相关, 同时体色发生变化。

关键词: 太平洋褶柔鱼; 摄食行为; 体色变化模式; 群体大小

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

太平洋褶柔鱼 (*Todarodes pacificus*) 作为日本重要经济头足类^[1-2], 其规模性开发已有百年以上的历史。为了更好地可持续开发和利用这一重要的渔业资源, 以及维持其在海洋生态系统中的自然生物量, 对该种类行为生态学的认识是至关重要的。在行为生态学中, 摄食行为与交配产卵繁殖行为^[3], 逃避行为^[4] 等是其重要的研究内容。此外, 头足类(鱿鱼类, 乌贼类, 章鱼类) 还以丰富和复杂的体色变化^[5] 吸引了来自认知科学、行为学和神经学等领域的学者, 近五十年来对其研究的热忱不减, 头足类体色变化主要受到色素细胞(包含色素)、结构反射细胞(虹细胞 iridophores 和白色素细胞 leucophores) 的控制^[7], 以起到伪装以及传递信号或交流的作用^[7-11]。

目前, 对于鱿鱼类体色变化和摄食行为的经典研究大多聚焦于体色变化的形态学^[12-13]、生理学^[14-15] 和摄食行为的描述^[3] 等方面, FOYLE 和 O'DOR^[16] 将滑柔鱼 *Illex illecebrosus* 的摄食行为分为5个阶段。而对太平洋褶柔鱼摄食行为的研究则基本没有涉及。为此, 本研究在实验蓄养条件下对太平洋褶柔鱼的摄食行为、体色变化模式进行描述, 探讨不同群体大小下摄食行为的变化, 以期掌握太平洋褶柔鱼行为生态学奠定基础。

1 材料与方法

实验材料为2012年7月至9月在北海道古部町近海以定制网不定时捕获的活太平洋褶柔

收稿日期: 2013-08-26 修回日期: 2013-10-25

基金项目: 国家高技术研究发展计划(2012AA092303); 国家发改委产业化专项(2159999); 上海市科技创新行动计划(12231203900); 国家科技支撑计划(2013BAD13B01)

作者简介: 裴一凡(1991—), 女, 硕士研究生, 研究方向为环境海洋学。E-mail: yfpei142@gmail.com

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

鱼, 渔获个体运输至北海道大学函馆校区水产学部实验室后转移至 10 吨位的圆形循环水水槽, 并施以 12:12 小时的日夜循环光照, 维持水温在 $(15 \pm 2)^\circ\text{C}$ 的实验条件。在实验中, 太平洋褶柔鱼群大小分为 3 类: 小型群 ($n=3$), 中型群 ($n=7-12$) 和大型群 ($n=44$)。全部试验个体的平均胴长 (ML) 约 20 cm (通过对 1 尾死亡个体的测量 $\text{ML}=23.9\text{ cm}$ 以及录像材料中太平洋褶柔鱼胴长与水槽直径的比例所确定)。观察实验于 8 月和 9 月中每个实验日的 10:00 am 或 7:00 pm 常规喂食前进行, 活饵鱼以日本鳀 (*Engraulis japonicus*) 为主, 平均叉长为 10 cm, 捕获于函馆湾附近海域。此外, 还包括日本鲭 (*Trachurus japonicus*) 和日本竹筴鱼 (*Scomber japonicas*), 其平均叉长为 3/4 至 1 倍于太平洋褶柔鱼的胴长。

实验过程中, 由置于水槽正上方 3 m 处, 摄像头正朝下的录像机对太平洋褶柔鱼的摄食行为进行录制。录像始于对饵料鱼向水槽的投放, 终于全部实验饵料鱼被捕食或投放 10 min 后 (该时间由预实验的观察所确定)。在黑暗条件下的分析实验在日落之后于红色 LED 灯条件下进行。黑暗条件被控制为饵料鱼释放入水槽的 10 min 之前, 以使得实验用太平洋褶柔鱼适应低光的黑暗环境。

为了确定在关键时刻饵料鱼和太平洋褶柔鱼各自的位置, 本研究引用 FOYLE 和 O'DOR^[16] (图 1) 对摄食行为阶段的划分, 并结合太平洋褶柔鱼摄食行为进行了修改 (表 1)。

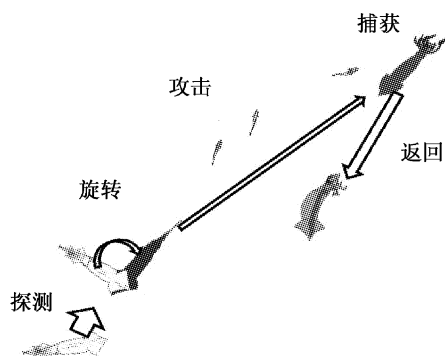


图 1 太平洋褶柔鱼的摄食行为划分
Fig. 1 Foraging phases of *T. pacificus*

将一次攻击定义为自阶段 II 开始, 终于阶段 IV。若尝试失败, 则重复进行阶段 II 到 IV。在此选出两个重要时刻:

表 1 太平洋褶柔鱼的摄食行为阶段划分

Tab. 1 Foraging phases used to study behavior of *T. pacificus*

阶段	特征描述
I	发现饵料鱼; 刻意接近行为; 较慢
II	旋转
III	进攻; 自头部方向驱动, 快速冲向饵料鱼
IV	捕获
V	攻击后, 返回群体

(1) 阶段 I, 以决定有效发现角度范围。将最后一次接近行为的起始时刻选择为关键时刻 1。由于水槽尺寸所限, 本实验中发现距离范围不做考虑。

(2) 阶段 III, 以决定有效进攻距离范围以及有效进攻角度范围。将最终进攻的初始时刻选择为关键时刻 2 (例如, 旋转行为的最终时刻, 阶段 II)。

为方便对鱿鱼摄食行为的测定, 将关键时刻视频截图中选择 3 个关键点用以分析 (图 2)。

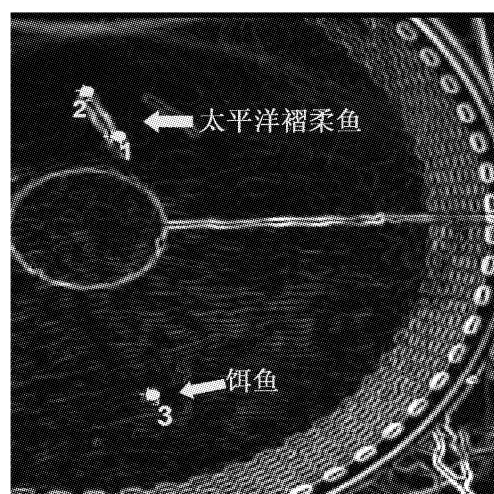


图 2 确定太平洋褶柔鱼及饵料鱼位置
Fig. 2 Determining position of *T. pacificus* and forage fish

1. 头部; 2. 尾部; 3. 饵料鱼重心。

太平洋褶柔鱼显示为白边梭形, 头部与尾部依次确定为点 1 和点 2, 饵料鱼显示为白色水滴状, 并依照连续镜头辅助确定位置为点 3。平面直角坐标系的建立, 以点 1 (太平洋褶柔鱼头部) 为坐标原点, 点 2 (太平洋褶柔鱼尾部) 为 x 轴负方向; y 轴以太平洋褶柔鱼的相对位置所确定。

图例所示的全部结果均为有光条件下的观察实验数据所得。

Movie Maker、Image-J 以及 Adobe Photoshop CS4 被用于进行录像分析,由 Matlab 绘图例,图例均基于水槽俯视录影图所得。

2 结果

2.1 饵料鱼与太平洋褶柔鱼空间位置相对分布

每次攻击,在阶段 I 时饵料鱼的位置为离散分布于太平洋褶柔鱼四周,而在阶段 III 时,饵料鱼的位置为相对集中于太平洋褶柔鱼的眼口周围(图 3)。

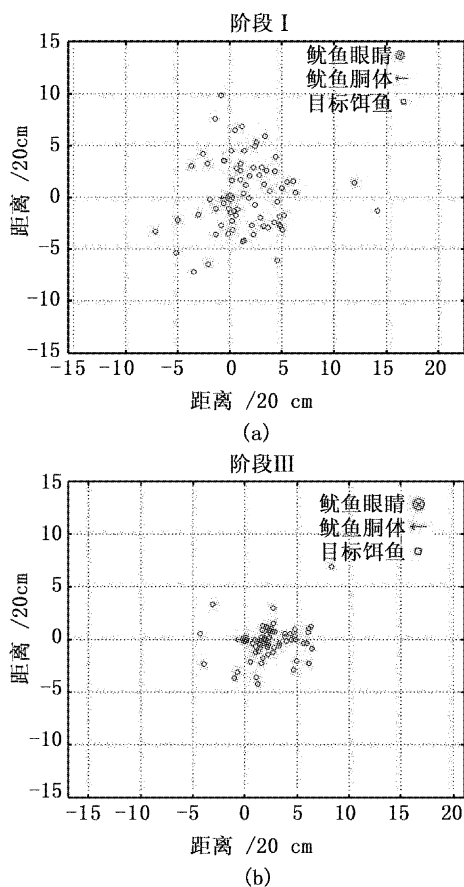


图 3 基于观察水槽的太平洋褶柔鱼攻击示意图

Fig. 3 A bird's eye view of *T. pacificus* based on the observation tank

红色圈叉符号为太平洋褶柔鱼头部;红色左箭头指示太平洋褶柔鱼尾部方向;蓝色圆圈表示饵料鱼相对于太平洋褶柔鱼的位置。每个蓝色圆圈表示一次攻击。

2.2 摄食过程中的角度范围

太平洋褶柔鱼摄食过程中搜索饵料鱼的角度范围(阶段 I)极广,几乎达到 360° (图 4a)。在攻击行为初始阶段(阶段 III)时,角度范围将缩小集中于头部方向(图 4b)。发生在阶段 III 的成功攻击分布见图 4c。

2.3 攻击距离

太平洋褶柔鱼攻击饵料鱼发生在 0 到 11 倍胴长距离范围中。其中频繁发生在 1 到 6 倍胴长的距离范围中,而极少在 0 倍胴长、7-11 倍胴长距离范围中被观测到。最频繁被观测距离为 2-3 倍胴长(图 5)。

2.4 体色模式

受分辨率所限,本观察实验的分析只讨论 3 种明显体色模式的交替变化。分别定义:(1)暗色模式,太平洋褶柔鱼整个身体处于最深颜色状态;(2)中间模式,太平洋褶柔鱼身体处于暗色模式和浅色模式之间的身体状态;(3)浅色模式,太平洋褶柔鱼身体几乎呈现为透明状,在录像材料中太平洋褶柔鱼显示不出清晰的轮廓线(图 6)。

在发起进攻之前,即阶段 I 中,90% 的进攻中太平洋褶柔鱼表现为浅色模式;在攻击阶段当中超过 60% 的进攻太平洋褶柔鱼表现为暗色模式,其余一些表现为中间模式;在阶段 V 中 40% 左右的攻击中太平洋褶柔鱼显示为中间模式和暗色模式。本研究对阶段 V 的定义为 5 秒钟的时间长度中太平洋褶柔鱼的体色模式来描述该阶段中的体色模式辩护,在阶段 V 之后,浅色模式重新为主要体色变化模式(图 7)。

此外,当潜在的竞争者出现时,太平洋褶柔鱼被观察到表现为暗色模式,且当太平洋褶柔鱼群体追逐同一个饵料鱼(大型太平洋褶柔鱼群,饵料鱼为鲭)时,太平洋褶柔鱼群中位于的前缘的个体的暗色模式表现明显。

2.5 太平洋褶柔鱼群体大小对摄食行为的影响

对不同太平洋褶柔鱼群体大小的观察总结如表 2 所示。

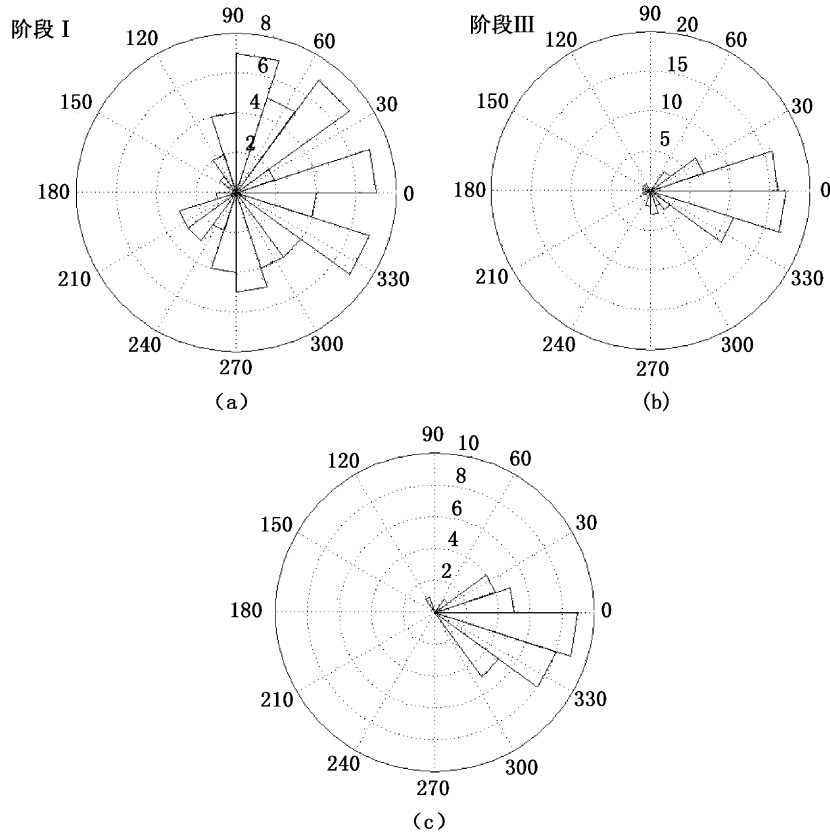


图 4 攻击发生频数的玫瑰图

Fig. 4 Rose plot caused by frequency of attack occurrence

原点为太平洋褶柔鱼头部,图条的长度,及半径长度指示在该角度范围中所出现的攻击频数。长度越长,频数越高。(a) 阶段 I 时出现攻击频数分布;(b) 阶段 III 时出现的攻击频数分布;(c) 阶段 III 中成功攻击频数分布。

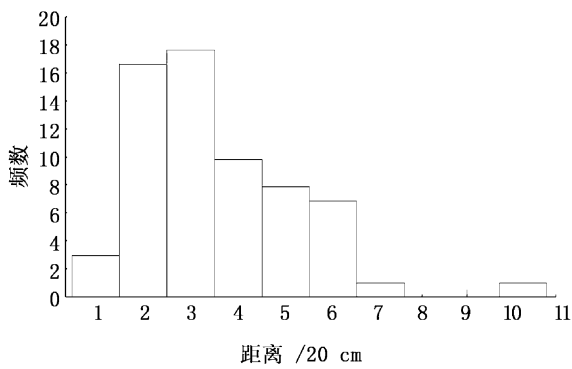


图 5 在阶段 III 攻击出现时太平洋褶柔鱼与饵料鱼距离发生频数的柱状分布图

Fig. 5 Bar plot demonstrating frequency of occurrence for attack distance between squid and target fish in phase III

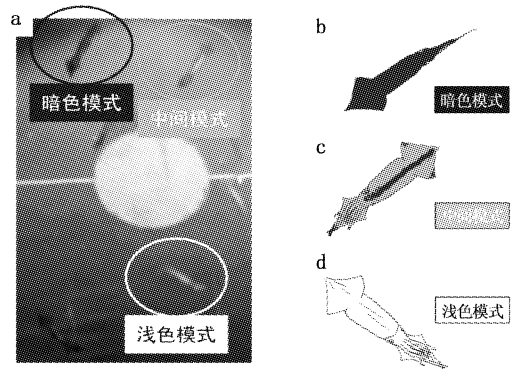


图 6 太平洋褶柔鱼摄食过程中的三种体色模式

Fig. 6 Three body color patterns of *T. pacificus* while feeding

(a) 同时出现的 3 种体色模式;(b) 暗色模式,太平洋褶柔鱼的整个身体呈现为深红色;(c) 中间模式,太平洋褶柔鱼呈现为中等深度的红色;(d) 浅色模式,体色呈现为最浅的状态,在录像材料中太平洋褶柔鱼身体的外部轮廓几乎无法辨别。

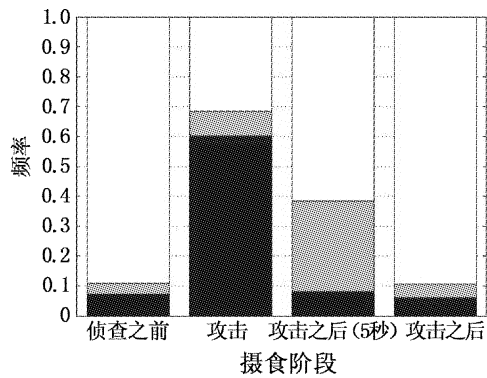


图7 体色模式在各阶段出现频数百分比的柱状图

Fig. 7 Bar plots of the body color patterns' frequency of occurrence in each foraging phase

藏蓝色表示为暗色模式;水蓝色表示中间模式;白色部分为浅色模式。

所有的饵料鱼均在摄食阶段 IV (捕捉阶段) 被太平洋褶柔鱼捕获,然而,在捕捉行为出现之前,可能会出现不止一尾的竞争者。捕获到较大的饵料鱼时如日本竹筴鱼(叉长为 1 倍胴长),正在捕食的太平洋褶柔鱼允许另外两尾太平洋褶

柔鱼参与共食,并且在分享饵料鱼的过程中另外两尾太平洋褶柔鱼表现出暗色模式(图 8a)。

此外,实验出现多尾太平洋褶柔鱼出现共同追逐同一尾饵料鱼现象,且处在群体前端边缘的个体表现出暗色模式(图 8b)。

表 2 不同太平洋褶柔鱼群体摄食行为的观察

Tab.2 Observations on shoal size groups of *T. pacificus*

群体大小	观察行为描述
小型	同时投放 10 尾日本鳀,太平洋褶柔鱼总体依循摄食行为模式,频繁表现为暗色模式,未观测到其他同种的种间互动。
中型	太平洋褶柔鱼攻击正在摄食的个体;延迟出现的竞争者个体;观测到太平洋褶柔鱼表现出有规律的暗色模式。
大型	当首先投放日本鳀以及秋刀鱼给新捕获的太平洋褶柔鱼时,没有摄食行为出现(第 1 天, n = 44)。然而之后分别投放的日本鲭(叉长约 3/4 胴长)以及日本竹筴鱼(叉长约 1 倍胴长)引起太平洋褶柔鱼群两次摄食行为。

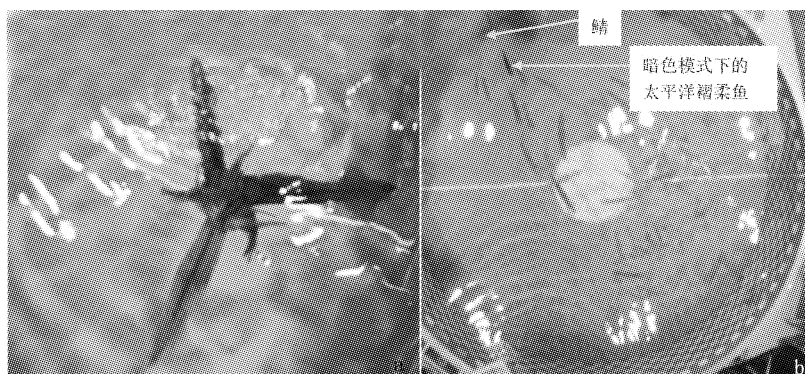


图 8 太平洋褶柔鱼不同群体大小的摄食行为示意图

Fig. 8 Foraging behavior of different schooling sizes for *Todarodes pacificus*

(a) 三尾太平洋褶柔鱼以日本竹筴鱼为食;(b) 太平洋褶柔鱼群追逐日本竹筴鱼(叉长约 1 倍胴长),位于太平洋褶柔鱼群前缘的个体,图左上区域,表现出暗色模式的体色模式。

2.6 其他行为

在实验室观察中,同时还观察到其他一些现象,如太平洋褶柔鱼可以在黑暗(红光)条件下捕捉到饵料鱼;其他个体试图抢夺同类正在摄食的饵料鱼,但往往失败;抢夺行为以及捕捉后行为仅在在有光条件下被观测到;攻击之后,太平洋褶柔鱼后退回鱼群当中;一些太平洋褶柔鱼表现出延迟的摄食进攻行为,但均未完成完整的进攻阶段。

3 讨论与分析

3.1 摄食行为

依据 FOYLE 和 O'DOR^[16] 的划分结果,结合太平洋褶柔鱼的摄食行为特点,把摄食行为中前 3 个重要阶段的特点归纳如下:第一阶段为起始于缓慢接近行为,是对目标饵料鱼的搜索和发现,而有时,该阶段会持续很长时间且有时不发展为随后的进攻行为。被搜寻发现的目标饵料

鱼位置在水平分布上几乎是在太平洋褶柔鱼头部(眼部)周围 360° 区间,这说明太平洋褶柔鱼拥有全视野范围的能力。此后的阶段为旋转阶段,在这一阶段,太平洋褶柔鱼确定攻击目标饵料鱼的攻击方向和大致距离,并且通常紧随其后的转入快速进攻阶段,此阶段中太平洋褶柔鱼也表现出皮肤颜色的变深和身体的收缩行为。旋转阶段中,太平洋褶柔鱼调整与目标饵料鱼的相对位置,使得相对角度维持在太平洋褶柔鱼头部(眼部)附近,距离维持在 1 到 6 倍胴长范围。在距离极近的情况下(< 1 倍胴长),饵料鱼将躲避进攻。当饵料鱼的游泳速度缓慢时,太平洋褶柔鱼也会进行远距离进攻(10 倍胴长)。成功捕获饵料鱼的进攻所选择角度范围在太平洋褶柔鱼头部方向更为集中。受实验水槽大小的限制,未对饵料鱼的发现距离数据进行讨论。

3.2 体色变化模式

太平洋褶柔鱼的体色模式在摄食行为过程中有序变换。主要有暗色模式,中间模式以及浅色模式。通常当太平洋褶柔鱼紧张或者身处黑暗环境时,会将体色变为深红色(暗色模式)。暗色模式常常出现于攻击阶段;在潜在竞争者的介入时出现并加强。

在小型太平洋褶柔鱼群体中($n = 3$),所有个体均强烈地表现出暗色模式的体色。这可能是太平洋褶柔鱼进行同种交流的一种方式,或者是摄食过程中对同种个体的警告,以宣布对潜在饵料鱼的主导占有权。小型太平洋褶柔鱼群体($n = 3$)条件下,个体太平洋褶柔鱼互为潜在竞争者,如此可能对暗色模式的出现有促进作用。

在未来的研究中,应对太平洋褶柔鱼在何时、如何表现出暗色模式进行综合的对比研究,以便为太平洋褶柔鱼“语言”的解译和该生物的认知水平的了解提供新的方向。

3.3 太平洋褶柔鱼群所含个体数对摄食行为的影响

通常每尾太平洋褶柔鱼每次专注于一尾饵料鱼,但是在大量群体多数饥饿的情况下,会出现多尾太平洋褶柔鱼追逐一尾大饵料鱼的情况。在中型群($n = 7 \sim 12$)和大型群($n = 44$)的情况下,观测到其他太平洋褶柔鱼对同类捕食的饵料进行进攻的行为,此时饵料鱼的密度小于太平洋褶柔鱼的密度。因此,该袭击行为可能受到饵料

鱼的数量不足所影响。

在小型群的情况下,所有的个体均连续表现出暗色模式。由于在个体数量少时,太平洋褶柔鱼各个体间互为潜在竞争者且不安于小群体状态。

太平洋褶柔鱼群体大小对太平洋褶柔鱼的摄食行为有重要影响,同时实验观测到的复杂行为变化表明该物种有相当的认知和智力水平。同种和种间的群体数量,以及饵料鱼可提供能量的多少都会对太平洋褶柔鱼对饵料鱼的反应产生影响。

参考文献:

- [1] ROSA A L, YAMAMOTO J, SAKURAI Y. Effects of environmental variability on the spawning areas, catch, and recruitment of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae), from the 1970s to the 2000s [J]. Marine Science, 2011, 68 (6): 1114 - 1121.
- [2] MATHGER L M, DENTONE J. Reflective properties of iridophores and fluorescent 'eyespot' in the loliginid squid *Alloteuthis subulata* and *Loligo vulgaris* [J]. Experimental Biology, 2001, 204, 2103 - 2118.
- [3] SAKURAI Y, BOWER J R, IKEDA Y. Reproductive characteristics of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* [R]//KJESBU O S, HUNTER J R, WITTHAMES P R. Report of the working group on modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids, 2001:107 - 112.
- [4] MURAMATSU K, YAMAMOTO J, ABE T, et al. Oceanic squid do fly [J]. Marine Biology, 2013, 160 (5): 1171 - 1175.
- [5] EDELMAN D B, BAARS B J, SETH A K. Identifying hallmarks of consciousness in non-mammalian species [J]. Consciousness and Cognition, 2005, 14 (1): 169 - 187.
- [6] MOYNIHAN N. Communication and noncommunication in cephalopods [M]. Bloomington: Indiana University Press, 1985.
- [7] MATHGER L M, DENTON E J, MARSHALL N J, et al. Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods [J]. Journal of the Royal Society Interface, 2009, 6 (s2): 149 - 163.
- [8] MATHGER L M. The response of squid and fish to changes in the angular distribution of light [J]. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 2003, 83 (4): 849 - 856.
- [9] MATHGER L M, BELL G R R, KUZIRIAN A M, et al. How does the blue-ringed octopus (*Hapalochlaena lunulata*) flash its blue rings [J]. Experimental Biology, 2012, 215, 3752 - 3757.

- [10] MATHGER L M, HANLON R T. Anatomical basis for camouflaged polarized light communication in squid [J]. *Biology Letters*, 2006, 2(4): 494 - 496.
- [11] BYRNE R A, GRIEBEL U, WOOD J B, et al. Squid say it with skin; a graphic model for skin displays in Caribbean reef squid (*Sepioteuthis sepioidea*) [J]. *Berliner Paläobiol Abh*, 2003, 3: 29 - 35.
- [12] MIROW S. Skin color in the squids *Loligo pealii* and *Loligo opalescens*. II. Iridophores [J]. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 1972, 125(2): 176 - 190.
- [13] ARNOLD J M, YOUNG R E, KING M V. Ultrastructure of a cephalopod photophore. II. Iridophores as reflectors and transmitters [J]. *The Biological Bulletin*, 1974, 147(3): 522 - 534.
- [14] COOPER K M, HANLON R T, BUDELMAN B U. Physiological color-change in squid iridophores. II. Ultrastructural mechanisms in *Lolliguncula brevis* [J]. *Cell and Tissue Research*, 1990, 259(1): 15 - 24.
- [15] HANLON R T, COOPER K M, BUDELMANN B U, et al. Physiological color-change in squid iridophores. I. Behavior, morphology and pharmacology in *Lolliguncula brevis* [J]. *Cell and Tissue Research*, 1990, 259(1): 3 - 14.
- [16] FOYLE T P, O' DOR R K. Predatory strategies of squid (*Illex illecebrosus*) attacking small and large fish [J]. *Marine Behaviour and Physiology*, 1988, 13(2): 155 - 168.

Laboratory observations on the foraging behavior of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*

PEI Yi-fan¹, CHEN Xin-jun^{1,2,3,4}, SAKURAI Yasunori⁵

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 4. Collaborative Innovation Center for Distant-water Fisheries, Shanghai 201306, China; 5. Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Japan, Hokkaido, Hakodate 0418611)

Abstract: Squid is a marine animal with extremely ferocious feeding. The foraging behavior of captive Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, was filmed in a circular tank and analyzed. Three shoal sizes (3, 7 - 12, and 44 individuals) were examined. Squid attacking on prey fish were observed, and the angle ranges for prey detection and attack were found wide and narrow, respectively. The mean mantle length of the squid was 20 cm, and most attacks on prey began when the squid were 1 to 6 mantle lengths away. Squids displayed dark patterns during the attack phases, which could have been a sign of intra-specific communication. In the large shoal size, squid chased bigger prey, and several squid sometimes fed together on a single prey. This might be an alternative strategy when food was scarce.

Key words: *Todarodes pacificus*; foraging behavior; display pattern; shoal size