

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20200224001

http://www.yykxjz.cn/

李娇, 公丕海, 常青, 孟振, 关长涛, 李佳佳. 岩礁鱼类行为生态学研究进展. 渔业科学进展, 2020, 41(6): 192-199
Li J, Gong PH, Chang Q, Meng Z, Guan CT, Li JJ. Research progress on behavioral ecology of reef fish. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(6): 192-199

岩礁鱼类行为生态学研究进展*

李 娇^{1,2} 公丕海^{1,2} 常 青^{1,2} 孟 振^{1,2} 关长涛^{1,2①} 李佳佳^{1,3}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室 青岛市海水鱼类种子工程与生物技术重点实验室 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266071; 3. 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306)

摘要 岩礁鱼类多具有较高的经济价值,但过度开发、环境污染、全球气候变化造成岩礁鱼类及其栖息地受到不同程度的破坏,资源量锐减,栖息地退化。为应对全球海洋生态环境和资源面临的沉重压力,以人工鱼礁、增殖放流为水生生物资源养护基础措施的海洋牧场建设成为世界沿海国家的战略性选择。开展岩礁鱼类行为生态学研究,解析生物对鱼礁结构物和人工生境的响应行为及人工环境对岩礁鱼类行为的影响,对优化水生生物放流策略、提高增殖物种成活率、养护生物资源、科学开展人工鱼礁工程建设和促进渔业经济发展具有重要作用。为此,本文综述了国内外对岩礁鱼类在栖息地选择、索饵、繁殖、集群、领域、防御等行为生态学研究进展,梳理了岩礁鱼类行为生态学研究在渔业资源保护与开发中的重要作用,同时,就岩礁鱼类行为生态研究中存在的问题进行讨论并提出建议,以期为我国海洋牧场建设提供更科学的理论基础和更高效的技术方案。

关键词 岩礁鱼类; 行为生态学; 研究进展; 人工鱼礁

中图分类号 S953 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2020)06-0192-08

岩礁鱼类或因肉质鲜美具有较高的食用价值,或因体型优美、色彩亮丽具有较高的观赏价值,是水产业竞相养殖、捕捞的对象。但随着全球气候变化、过度捕捞、环境污染的加剧,岩礁鱼类的生存环境不断恶化,资源数量持续下降,礁石、珊瑚礁等岩礁性鱼类赖以生存的栖息地受到损坏,出现栖息地退化、甚至消失的现象(金显仕等, 2015; Devine, 2011),保护增殖岩礁鱼类已成为迫在眉睫的重要问题。海洋牧场作为现代生态渔业的重要组成部分,以人工鱼礁、增殖放流和海藻场修复为主要措施,已成为沿海渔业国家的战略性选择,经过十多年的发展,成为当前我国渔

业资源养护的主要模式,在海洋渔业资源增殖、生态环境修复显现一定的效果。海洋牧场技术体系是一个多学科交叉融合的系统。行为生态学作为这一技术体系的重要学科,研究岩礁鱼类在鱼礁生境中的行为特征,对改进人工鱼礁结构、优化增殖放流策略、提高水生生物养护效果具有指导作用。我国的动物行为学研究起步较晚,研究对象以陆生生物为主,研究内容主要集中于繁殖和摄食行为(Toro *et al*, 1998; Jiang *et al*, 1993),近年来,虽取得不少显著的成果,但研究范围较小,研究内容比较集中,尤其是对水生生物行为生态关注度较低。本文通过对岩礁鱼类行为生态

*国家重点研发计划(2019YFD0902101)和中国水产科学研究院基本科研业务费(2019ZD11)共同资助 [This work was supported by National Key Research and Development Program of China (2019YFD0902101), and Central Public-Interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2019ZD11)]. 李 娇, E-mail: lijiao@ysfri.ac.cn

① 通讯作者: 关长涛, 研究员, E-mail: guanct@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2020-02-24, 收修改稿日期: 2020-03-09

学研究进展和主要技术应用进行综述,对岩礁鱼类在礁区生境中的行为特征进行分析、讨论,并给出建议,以期为我国海洋牧场建设和渔业资源养护提供更科学的理论基础和更高效的技术方案。

1 行为生态学基础

1.1 定义

行为生态学属行为学和生态学交叉领域,主要研究行为机制和动物行为的生态学意义和进化意义(尚玉昌,1998),探索动物行为对环境的适应和环境变化对动物行为的影响。行为生态学可细分为趋性行为生态学、时空行为生态学、索饵行为生态学、防御行为生态学、繁殖行为生态学、集群行为生态学、迁移(洄游)行为生态学、社会行为生态学等内容(Cuthill,2005;尚玉昌,1998;朱存良,2007;韩正康,1987)。

1.2 发展历程

行为生态学作为一门交叉学科,其形成时间在学术界并没有一个明确的定论。目前,一般认为行为生态学从20世纪60年代开始萌芽。70年代,史密斯和普莱斯提出的ESS理论(进化稳定策略)成为行为生态学的核心概念(刘季科等,2007),即生物个体之间常常为各种资源(包括食物、栖息地、配偶等)而竞争或合作,竞争或合作不是杂乱无章的,而是以一定的行为方式进行的(Smith,1979)。对动物觅食策略的研究掀起了行为生态学研究的第一次高潮,Charnov(1976)提出的最优觅食理论(Optimal foraging theory)模型被其他学者用在许多动物的觅食行为研究中(Jiang *et al*,1993;Stephens *et al*,1986)。80年代,《An Introduction to Behavioral Ecology》(行为生态学引论)的出版标志着行为生态学成为一门独立的学科(Gross,1996)。进入90年代,人们对动物行为生态学研究范围逐步扩大,动物繁殖策略和性选择行为的研究受到重视(Toro *et al*,1998;Andersson,1994)。

我国动物行为生态学研究起步较晚,经过30多年的发展已取得一些显著成果,研究对象主要为哺乳动物,其次是鸟类;研究内容以繁殖行为为主,其次是摄食行为(崔绍朋等,2016)。尚玉昌(1998)的相关研究工作对我国行为生态学的发展发挥了巨大的推动作用,《行为生态学》为我国出版的第一部动物行为生态学专著。其后,我国在动物行为生态学方面开展了一些初步研究,研究对象也逐步涉及到水生生物,但总体发展相对缓慢,在研究方法和试验设备方面也存在不完善、相对落后等问题。

2 岩礁鱼类行为生态学研究现状

2.1 岩礁鱼类趋性行为

趋性是具有自由运动能力的生物对外部刺激的反应而引起的具有一定方向性的运动(Pitts,1979),鱼类的趋性主要包括趋光性、趋音性、趋动性、趋流性、趋触性、趋化性、趋电性和趋地性等(杨齐等,2005),其中,趋触性是岩礁性鱼类喜聚集在鱼礁周围的本能行为,较长时间栖息在鱼礁缝隙中,身体大部分通过皮肤、侧线接触鱼礁。鱼礁诱集岩礁鱼类的另一个重要因素是其阴影效应满足负趋光性岩礁鱼类的环境需求,褐菖鲉(*Sebastes marmoratus*)(林超等,2013)和条石鲷(*Oplegnathus fasciatus*)(邓雅敏等,2018)在不同光色环境下在人工鱼礁的聚集率显示2种鱼类均具有一定的负趋光性。赤点石斑鱼(*Epinephelus akaara*)多栖息在管状礁体内部,或挤入礁体间的窄缝和礁体遮挡的阴影区内(何大仁等,1995a)。鱼类通过侧线系统(Webb,1989;Bodanick *et al*,1981;Brendan *et al*,2016)感觉周围的水流环境,获取水动力信息,并根据水流速度、方向调整自身姿态、位置作为趋流性行为反应。鱼礁产生的流场效应是吸引趋流性鱼类在不同位置聚集的重要因素;游泳能力较强的鱼类喜欢急流,常聚集在鱼礁的迎流面,游泳能力较差的鱼类多聚集在鱼礁周围或后方的缓流区。研究发现,许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)幼鱼对水流速度的感应范围在0.1~0.15 m/s,喜流范围在0.2~0.45 m/s,极限流速在0.6~0.7 m/s(张硕等,2005)。鱼礁环境中的各种声音是引导一些岩礁鱼类聚集的重要因子,如被认为受海流、潮汐和天气事件控制的珊瑚礁鱼类幼体并不是单纯的被动扩散,一些珊瑚礁鱼类幼体能从至少1 km 的距离定向游到珊瑚礁栖息地,环境礁声已经被证明是吸引珊瑚礁鱼类幼鱼定向运动的关键因素(Montgomery *et al*,2001)。

2.2 栖息地选择行为

栖息地为动物提供生存、繁衍和休憩的场所,其差异性对动物的繁殖、生长和索饵等行为造成重要的影响,水生动物对栖息地的选择受到温度、盐度、溶解氧、底质类型和水流速度等各种环境因子的影响(Snickars *et al*,2009;Wahle *et al*,1991)。研究发现,水温升高2℃,黑莓鲈(*Pomoxis nigromaculatus*)在空旷区域的活动和游泳行为增加,对砖石外围覆盖区域的使用率减少;黑鲷(*Ameiurus melas*)对空地和植物覆盖区域的使用率增加,对砖石内部的利用减少

(Walberg, 2011)。

鱼礁作为岩礁鱼类赖以生存的基石,为其提供产卵场、索饵场、育幼场和庇护场等必需的生存场所,其结构、材料、布局影响岩礁鱼类的选择偏好。许氏平鲉幼鱼对不同结构模型礁均表现出显著的趋集反应(陈勇等, 2002、2006);大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)在十字型礁的出现率高于方型礁(张硕等, 2008);有效空间较大的礁体对褐菖鲉效果较好(周艳波等, 2011);牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)在顶部密封、四周开孔较小的立方体礁周围聚集较多(吴静等, 2004);口径较大的鱼礁模型对赤点石斑鱼的诱集效果更好;黑鲷(*Acanthopagrus schlegelii*)对鱼礁孔径没有明显的选择性(何大仁等, 1995b)。相对于三角形礁和框架礁,黑鲷更多选择有效空间最大、遮蔽效果最好的箱体礁(李磊等, 2018)。通过利用鱼探仪、水下摄像和潜水等方式研究发现,真鲷(*Pagrus major*)在小型单体礁排列组成的鱼礁群中数量较多。不同结构鱼礁诱集鱼类的种类、规格不同,构造越复杂的鱼礁诱集鱼类种类数和生物量越多(小川良德等, 1966; 1968; 岗本峰雄等, 1979)。珊瑚礁鱼类对珊瑚生境同样具有不同喜好,相对于分枝和块状形态的珊瑚,大型礁鱼更喜欢栖息在扁平的板珊瑚周围(Kerry *et al.*, 2012)。拿骚石斑鱼(*Epinephelus striatus*)喜欢以结构复杂的大型结构物为栖息地,如水深70~100 m的活眼珊瑚(Smith, 1972)。岩礁结构庇护物规格对珊瑚礁鱼类具有不同的适宜性,鱼礁大小和洞穴大小相同条件下,鱼礁周围鱼类数量随洞穴的增加而增加。在保持鱼礁大小和洞穴数量不变的情况下,鱼礁周围大型定居鱼类的数量随着鱼礁上大洞的增多而增加,但小型定居鱼类的数量变化不明显。当鱼礁上的小型庇护所减少时,小型鱼类的丰度随之减少,而大型鱼类的数量则没有受到影响,表明岩礁鱼类在不同生活史阶段对栖息地的选择具有阶段性特征(Hixon *et al.*, 1989)。

产卵基是黏性卵鱼类繁殖所必需基质。鱼类产卵的方式、卵块的形状和黏性决定其对产卵基的要求,因此,产卵基的选择对黏性鱼卵发育具有关键性作用,不适合的产卵基容易导致鱼卵脱落、被捕食,降低种群的生态适应性,甚至导致种群崩溃(Taylor *et al.*, 2017)。大泷六线鱼倾向于选择礁石网袋作为产卵基(Kimura *et al.*, 2011),经过幼体浮游期后游回到礁区附近生活(Gorbunova, 1970)。研究岩礁鱼类对产卵基质的选择特征,根据其产卵方式的特异性和鱼卵形状、黏性等特征选择适宜材质和结构的礁体作为产卵基是保护渔业资源,补充种群结构的必要手段。

2.3 索饵行为生态学

从动物在环境中获取食物信号,到最后将食物吞食或是摒弃,索饵行为是一种与食物摄取密切相关的复杂行为,鱼类的水生特性更给其索饵行为的研究带来很大的挑战(Volkoff *et al.*, 2006)。鱼类索饵过程是视觉、嗅觉、听觉、味觉等多种感觉功能的综合应用(梁旭方等, 1998)。在高照度下摄食的竹荚鱼(*Trachurus japonicus*),视觉在摄食过程中占主要作用(Hunter, 1968)。以滤食方式在夜间摄食的拟西鲱鱼(*Alosa pseudoharengus*),其化学感觉对摄食成功率起决定性作用(Janssen, 1978)。斑点杜父鱼(*Cottus bairdi*)利用侧线感觉猎物(Janssen, 1990)。鱼类索饵行为特征和变化受到水域生态环境因素的影响。温度是影响鱼类索饵行为的重要环境因子,在温度升高的情况下,黑莓鲈的摄食量降低,黑鲷的摄食量增加(Walberg, 2011)。饵料效应是鱼礁诱集鱼类的基本因素,在地中海东南部的贫营养水域投放鱼礁后,在此捕食的石斑鱼显著增加(Spanier *et al.*, 1990)。纵带狗母鱼(*Synodus englemani*)在白天每4 min改变一次位置捕食猎物,但在日落前30 min停止捕猎(Sweatman, 1984)。蜥蜴岛珊瑚礁中的斑马狮子鱼(*Dendrochirus zebra*)采用合作捕食,一般由2~3个个体组成一个捕食团队,通过摆动背部脊椎,利用网状鳍作为视觉屏障,一起把猎物聚集到一个有限的区域,然后个体轮流攻击它们的猎物(Rizzari *et al.*, 2014)。

2.4 繁殖行为生态学

繁殖行为是生物为延续种族所进行的产生后代的生理过程,鱼类繁育行为包括求偶、交配、孵卵及育幼等(Navarrete-Fernández *et al.*, 2014; Hoar, 1962)。为了提高繁殖成功率,确保后代存活率,鱼类通过释放“婚姻色”、展示特殊的身体动作吸引异性交配,评估后代照顾的必要性,并确定育幼行为的变化和终止时间(Ochi, 1985)。繁殖季节的大泷六线鱼体色变成鲜亮的黄色(Kimura *et al.*, 2011),在发现雌鱼后,加快鱼体摆动的频率,且摆动时间更持久(Munehara *et al.*, 2000)。繁殖期的灰鳞鲀雄鱼(*Balistes capriscus*)规格显著大于雌鱼,且呈现明显的深炭黑色(Simmons *et al.*, 2012)。部分拿骚石斑鱼在产卵期显现上深下浅的特殊颜色(Smith, 1972)。黑缘九棘鲈(*Cephalopholis spiloparaea*)的求爱在下午晚些时候开始,一直持续到日落,在此期间,雄鱼反复访问多雌交配鱼群(Donaldson, 1995)。领地鱼类通过建立临时的繁殖地来获得配偶,这些繁殖地以洞穴等结构用来放置鱼卵

(Kawase *et al.*, 2013), 如红海珊瑚礁海域的灰边圆雀鲷(*Dascyllus marginatus*)雄鱼垄断并控制珊瑚, 以吸引潜在的配偶, 鱼群中性活跃雄性的数量随珊瑚大小的增加而增加, 在小型珊瑚上呈现成对或一雄多雌, 在大型珊瑚礁出现多雄性, 该研究结果表明, 珊瑚礁生境环境对灰边圆雀鲷的繁殖行为有重要影响(Fricke, 1980)。作为单亲育幼的典型, 太平洋东南海域珊瑚礁区的黑光鳃鱼(*Chromis crusma*)雄鱼在繁殖期筑巢, 并花费 80%~95%的时间呆在巢内守护、孵化鱼卵(Navarrete-Fernández *et al.*, 2014)。

2.5 集群行为生态学

鱼类的集群行为是鱼类间的集体合作行为, 分为临时性和永久性, 鱼类通过集群更好地捕食猎物、对抗天敌、增加繁殖效率、提高种群的生存能力(周应祺等, 2013), 集群行为对种群的稳定性和持久性具有重要作用。产卵聚集是热带岩礁鱼类的常见繁殖集群, 在特定的时间和地点, 以产卵为目的形成的鱼群密度明显高于非生殖期, 这种产卵性集群有2种模式, 一种是定居性, 鲷科, 笛鲷科、蓝子鱼科属于定居型产卵聚集; 另一种是临时性, 鹦嘴鱼科、隆头鱼科、刺尾鱼科属于临时性产卵聚集(Domeier *et al.*, 1997)。岩礁鱼类通过集群提高捕食效率、降低捕食危险, 蓝刺尾鱼(*Acanthurus coeruleus*)通过集群方式在被雀鲷鱼守护的藻丛中获取食物, 蓝刺尾鱼个体对藻丛的啃食率与鱼群规模呈正相关, 表明大规模鱼群可以保护蓝刺尾鱼受到较少的雀鲷鱼攻击(Foster, 1985)。生活在加勒比海珊瑚礁海域的双带锦鱼(*Thalassoma bifasciatum*)幼鱼多处于集群状态, 鱼群规模越大, 个体幼鱼的死亡率越低(White *et al.*, 2007)。

2.6 防御行为生态学

防御行为是指任何一种能够减少来自其他动物伤害的行为(尚玉昌, 1998)。动物采用穴居、拟态、回缩、假死、隐蔽等多种方法, 以维持种群丰度和种群组成稳定性。白点眶锯雀鲷(*Stegastes leucostictus*)、月尾刺尾鱼(*Acanthurus bahianus*)、小带刺尾鱼(*Acanthurus chirurgus*)、长刺真鳃(*Holocentrus rufus*)均在礁区洞穴里躲避敌害, 并在黄昏时会积极保护一个至几个庇护所, 且黄昏对庇护所的竞争行为比白日激烈, 对庇护所的种内竞争优势主要依赖个体大小, 种间竞争的结果依赖个体大小和物种种类(Shulman, 1985)。对常栖息在珊瑚或鱼礁等结构物下石鲈(*Pomadasys maculatus*)、笛鲷(*Lutjanus*)、和刺尾鱼

(*Acanthuridae*)的研究表明, 礁石庇护结构物对在礁区大面积活动的鱼类的种群稳定性具有长期重要作用(Khan *et al.*, 2017)。小型岩礁鱼类喜选择小型洞穴作为庇护物, 小型洞穴较多的鱼礁可显著保护小型鱼类免受大型食鱼鱼类的捕食, 这一现象表明, 为持久性渔业而设计的人工鱼礁应包括为小鱼提供庇护的小孔, 以作为被捕食者的避难所, 也要具有大洞为掠食者提供捕食空间(Hixon, 1989)。

2.7 领域行为生态学

领域行为是指保卫领域地的有关行为, 以减少个体或群体冲突, 占有资源, 有利于求偶、交配、繁殖、育幼(尚玉昌, 1986; Brawley *et al.*, 1997)。鱼类在栖息水域某一区域划定的一块属于自己的地盘作为自己的领域, 当其他生物入侵的时候, 采用各种方法驱赶入侵生物, 保护领域, 从而有利于自身在繁殖季节竞争配偶和保护产卵场, 进一步保护鱼卵和幼鱼的行为。墨西哥湾北部人工鱼礁区的灰鳞鲀(*Balistes caprisus*)雄鱼在受精前会在特定的礁石位置建造并维持 1~13 个底层巢穴, 积极保护巢穴周围区域免受其他雄性灰鳞鲀和其他鱼类的攻击, 以吸引 1~5 个雌鱼到巢穴产卵, 受精前的雌性经常参观和检查新筑的巢。受精后雌性一直呆在巢穴保护鱼卵, 雄性继续在巢周围保卫领地, 看望巢穴中的雌性, 并追逐其他鱼类(Simmons *et al.*, 2012)。中等种群密度盾豆娘鱼(*Parma*)成鱼的领域在非生殖期是相连的, 领域大小与个体密度呈负相关, 雄性成鱼和雌性成鱼的领域大小相同, 它们在领域防卫和觅食活动上花费的时间没有区别, 通过改变种群密度和食物丰度实验得到盾豆娘鱼的领域大小主要受到种内相互作用(Norman *et al.*, 1984)。

3 岩礁鱼类行为生态学在资源保护与开发中的应用

3.1 栖息地保护与修复

20 世纪以来, 世界沿海国家的渔业发展经历了“快速发展-过度开发-渔业管理”的过程, 大规模粗放型捕捞、工业化开采与发展及全球气候变化造成水生生物栖息地环境恶化、面积退缩、碎片化严重, 栖息地保护与生态修复已成为刻不容缓的问题。栖息地是生物赖以生存的基础环境, 水生栖息地与生物之间的关系是渔业资源管理的重要决策依据, 对水生生物保护和持续利用具有至关重要的作用。保护渔业资源栖息地环境, 修复受损产卵场, 建设人工渔场是目前迫

切需要解决的问题,更是现代渔业发展的必然方向。研究岩礁鱼类摄食、繁殖和庇护等行为对栖息地环境的响应特征,探明栖息地环境因子变化对岩礁鱼类行为偏好的影响,以此为基础开展人工鱼礁工程学设计,珊瑚礁保护与重建,为岩礁鱼类和黏性卵鱼类提供适宜的产卵基、庇护所,和繁殖、休憩空间,科学开展栖息地和产卵场的保护与修复。

3.2 渔业资源保护与增殖

渔业资源衰退是全球沿海国家共同面临的严重资源问题。石斑鱼等岩礁鱼类一直以名贵经济鱼类出现在人类的餐桌上,为了获取味觉满足和经济回报,各种破坏性网具和“涸泽而渔”的捕捞方式给岩礁鱼类种群数量和生境带来极大的压力。鱼类行为学研究作为鱼类资源保护的基础,对开发选择性渔具,合理开展增殖放流,科学制定渔业管理政策具有重要的指导作用。鱼类行为特性是渔具渔法设计的基础,随着对渔业资源和生态环境保护意识的增强,选择型渔具和资源保护型渔具成为生态保护和渔业可持续发展的必然选择。研究岩礁鱼类行为生态学,根据捕捞对象对各种环境刺激的反应,开发适宜的捕捞工具和作业方式,提高对目标物种捕捞效率,同时实现对其他物种和环境的保护。研究岩礁鱼类在不同生活史阶段的对外界环境变化的响应特征,掌握对生境的特殊需求,确定放流物种的最适放流规格、放流方法、放流海域和时间,对提高放流成活率,改善种群数量和维持种群多样性具有重要意义。

3.3 鱼类养殖与开发利用

随着“绿色发展”成为水产养殖业的根本指导方向,养殖鱼类的动物福利(Bergqvist *et al*, 2013)也得到越来越多的关注。环境丰容(Mellen *et al*, 2001)是提高鱼类养殖福利,增加养殖利润,保障水产品质量安全,推动水产养殖业持续健康发展的必由之路。环境丰容与鱼类行为相辅相成,密切相关,鱼类通过行为表达对外界环境的适应性和对生存环境条件需求。作为我国工厂化养殖的重要经济鱼类,研究石斑等名贵岩礁鱼类各种行为下的真实目的,是优化养殖环境,满足养殖鱼类生理、心理、行为需求的基础。结合养殖鱼类行为特征和环境丰容技术,在养殖池内搭载舒适的生存环境,提高饲养饵料的营养和口感,减少养殖过程中病害的发生和药物的使用,实现水产养殖的无公害、绿色、有机,满足人们对健康水产品的需求,实现养殖渔业的绿色健康发展。

4 建议与展望

渔业资源衰退,天然产卵场受损和水生生物多样性下降等一系列资源和环境问题正在提醒人类加快海洋生态保护的必要性,天然渔场修复和人工渔场建设已成为海洋生态修复的必然选择。岩礁渔场中鱼类的行为主要由先天趋性、交配繁殖、避害空间及索饵欲求等生理因素决定。岩礁鱼类的趋触性是利用人工鱼礁营造或修复其栖息地的根本出发点,各类人工鱼礁的投放为岩礁鱼类提供必需的生境基础设施,岩礁鱼类的趋流和趋光行为则为人工鱼礁的结构设计和人工渔场规模配置提供参考依据。通过深入开展岩礁鱼类生态行为学研究,掌握岩礁鱼类在礁区的行为生态特征,阐明目标鱼类对栖息地环境的喜好特征,查明海域海流的自然条件,摸清岩礁鱼类全生活史阶段对人工鱼礁和珊瑚礁的结构、材料的选择特征,研发适合海域自然环境、符合目标物种行为习性的产卵礁、庇护礁;通过人工鱼礁的布放,调整礁区流体流态和流速大小,为增殖鱼类营造适宜的生存环境。利用人工鱼礁开展环境丰容,提高岩礁鱼类动物福利,提高受精率、孵化率和成活率;增加活鱼运输中的适应性,保障增殖放流物种的成活率;改进渔具的选择性和生态保护功能,制定科学的岩礁鱼类开发利用策略;加快渔业资源增殖、保护,发展生态友好型渔业,确保渔业资源持续利用,为水域生态环境修复和生物资源增殖保护提供理论基础和技术支撑。

参 考 文 献

- Andersson M. Sexual selection. Princeton, New Jersey: Princeton University, 1994
- Bergqvist J, Gunnarsson S. Finfish aquaculture: Animal welfare, the environment, and ethical implications. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 2013, 26(1): 75-99
- Bodanick D, Northcutt GR. Electroreception in lampreys: Evidence that the earliest vertebrates were electroreceptive. *Science*, 1981, 212(4493): 465-467
- Brawley SH, Adey WH. Territorial behavior of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. *Environmental Biology of Fishes*, 1977, 2(1): 45-51
- Brendan C, Eva K. Fishlike rheotaxis. *Journal of Fluid Mechanics*, 2016, 793: 656-666
- Charnov EL. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 1976, 9(2): 129-136
- Chen Y, Wu XY, Shao LP, *et al*. The influence of model artificial reef on behavior in juvenile abalone and sea urchin. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2006, 21(4): 361-365 [陈勇,

- 吴晓郁, 邵丽萍, 等. 模型礁对幼鲷、幼海胆行为的影响. 大连水产学院学报, 2006, 21(4): 361–365]
- Chen Y, Yu CQ, Zhang GS, *et al.* The environmental function and fish gather effect of artificial reef. Journal of Dalian Fisheries University, 2002, 17(1): 64–68 [陈勇, 于长清, 张国胜, 等. 人工鱼礁的环境功能与集鱼效果. 大连水产学院学报, 2002, 17(1): 64–68]
- Cui SP, Li WQ, Yi LN, *et al.* A bibliometrical analysis of status on animal behavior in China. Acta Theriologica Sinica, 2016, 36(4): 476–484 [崔绍朋, 李玮琪, 伊丽娜, 等. 中国动物行为学研究现状的文献计量学分析. 兽类学报, 2016, 36(4): 476–484]
- Cuthill I. The study of function in behavioural ecology. Animal Biology, 2005, 55(4): 399–417
- Deng YM, Liu W, He JJ, *et al.* Effects of flow velocity and light color on attraction of *Oplegnathus fasciatus* by artificial reef. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2018, 37(3): 203–207 [邓雅敏, 刘威, 何娇娇, 等. 流速和光色对人工鱼礁诱集条石鲷效果的影响. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2018, 37(3): 203–207]
- Devine BM. The effects of ocean acidification on habitat associations of coral reef fishes. Master's Thesis of James Cook University, Australia, 2011
- Domeier ML, Colin PL. Tropical reef fish spawning aggregations: Defined and reviewed. Bulletin of Marine Science, 1997, 60(3): 698–726
- Donaldson TJ. Courtship and spawning behavior of the pygmy grouper, *Cephalopholis spiloparaea* (Serranidae: Epinephelinae), with notes on *C. argus* and *C. urodeta*. Environmental Biology of Fishes, 1995, 43(4): 363–370
- Foster SA. Group foraging by a coral reef fish: A mechanism for gaining access to defended resources. Animal Behaviour, 1985, 33(3): 782–792
- Fricke HW. Control of different mating systems in a coral reef fish by one environmental factor. Animal Behaviour, 1980, 28(2): 561–569
- Gorbunova NN. Spawning and development of greenlings (Family Hexagrammidae). In: Rass TS(ed). Greenlings: Taxonomy, biology and interoceanic transplantation. Israel Program for Scientific Translations, Moskva, 1970, 121–185
- Gross MR. The evolution of behavioral ecology. Trends in Ecology and Evolution, 1996, 9(10): 358–360
- Han ZK. Application of ethology in animal husbandry. World Agriculture, 1987, 9: 48–50 [韩正康. 动物行为学在畜牧业中的应用. 世界农业, 1987, 9: 48–50]
- He DR, Ding Y. Gathering effect of artificial reef model on garrupa (*Epeinephelus akaara*). Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 1995a, 14(4): 394–398 [何大仁, 丁云. 鱼礁模型对赤点石斑鱼的诱集效果. 台湾海峡, 1995a, 14(4): 394–398]
- He DR, Shi YM. Attractive effect of fish reef model on black porgy (*Sparus macrocephalus*). Journal of Xiamen University (Natural Science), 1995b, 35(4): 653–658 [何大仁, 施养明. 鱼礁模型对黑鲷的诱集效果. 厦门大学学报: 自然科学版, 1995b, 35(4): 653–658]
- Hixon MA, Beets JP. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: Experiments with artificial reefs. Bulletin of Marine Science, 1989, 44(2): 666–680
- Hoar WS. Reproductive behavior of fish. General and Comparative Endocrinology, 1962(Suppl 1): 206–216
- Hunter JR. Effects of light on schooling and feeding of jack mackerel *Trachurus symmetricus*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1968, 25(2): 393–407
- Janssen J, Coombs S, Pride S. Feeding and orientation of mottled sculpin, *Cottus bairdi*, to water jets. Environmental Biology of Fishes, 1990, 29(1): 43–50
- Janssen J. Will alwives (*Alosa pseudoharengus*) feed in the dark? Environmental Biology of Fishes, 1978, 3: 239–240
- Jiang ZG, Hudson RJ. Optimal grazing of wapiti (*Cervus elaphus*) on grassland: Patch and feeding station departure rules. Evolutionary Ecology, 1993, 7(5): 488–498
- Jin XS, Dou SZ, Shan XJ, *et al.* Hot spots of frontiers in the research of sustainable yield of Chinese inshore fishery. Progress in Fishery Sciences, 2015, 36(1): 124–131 [金显仕, 窦硕增, 单秀娟, 等. 我国近海渔业资源可持续产出基础研究热点问题. 渔业科学进展, 2015, 36(1): 124–131]
- Kawase H, Okata Y, Ito K. Role of huge geometric circular structures in the reproduction of a marine pufferfish. Scientific Reports, 2013, 3(1): 1–6
- Kerry JT, Bellwood DR. The effect of coral morphology on shelter selection by coral reef fishes. Coral Reefs, 2012, 31(2): 415–424
- Khan JA, Goatley CHR, Brandl SJ, *et al.* Shelter use by large reef fishes: Long-term occupancy and the impacts of disturbance. Coral Reefs, 2017, 36(4): 1123–1132
- Kimura MR, Munehara H. Spawning substrata are important for breeding habitat election but do not determine premating reproductive isolation in three sympatric Hexagrammos species. Journal of Fish Biology, 2011, 78(1): 112–126
- Li L, Chen D, Peng JX, *et al.* On the attractive effects of three artificial reef models for *Sparus macrocephalus*. Marine Fisheries, 2018, 40(5): 625–630 [李磊, 陈栋, 彭建新, 等. 3种人工鱼礁模型对黑棘鲷的游集效果研究. 海洋渔业, 2018, 40(5): 625–630]
- Liang XF, He DR. Sensory basis in the feeding behavior of fishes. Acta Hydrobiologica Sinica, 1998, 22(3): 278–284 [梁旭方, 何大仁. 鱼类摄食行为的感受基础. 水生生物学报, 1998, 22(3): 278–284]
- Lin C, Gui FK. The attractive effects of artificial model at different light colors on *Sebastes marmoratus* and *Argyrosomus japonicus*. Fishery Modernization, 2013, 40(2): 66–70, 75 [林超, 桂福坤. 不同光色下人工鱼礁模型对褐菖鲉和日本黄姑鱼诱集效果试验. 渔业现代化, 2013, 40(2): 66–70, 75]

- Liu JK, Nie HY, Bian JH, *et al.* Progress of evolutionarily stable strategy in animal. *Bulletin of Biology*, 2007, 42(4): 1–2 [刘季科, 聂海燕, 边疆晖, 等. 动物进化稳定对策(ESS)及其研究进展. *生物学通报*, 2007, 42(4): 1–2]
- Mellen J, Macphee MS. Philosophy of environmental enrichment: Past, present, and future. *Zoo Biology*, 2001, 20(3): 211–226
- Mineo O, Toshiro K, Toru M. Preliminary study on artificial reef near fish clams—overview of the fish reef group in the north of monkey island. *Journal of the Japan Fisheries Association*, 1979(45): 709–713 [岗本峰雄, 黑木敏郎, 村井彻. 人工鱼礁近傍の魚群生に関する予備的研究—猿島北方魚礁群の概要. *日本水产学会誌*, 1979(45): 709–713]
- Montgomery JC, Tolimieri N, Haine OS. Active habitat selection by pre-settlement reef fish. *Fish and Fisheries*, 2001, 2(3): 261–277
- Munehara H, Kanamoto Z, Miura T. Spawning behavior and interspecific breeding in three Japanese greenling (Hexagrammidae). *Ichthyological Research*, 2000, 47(3/4): 287–292
- Navarrete-Fernández T, Landaeta MF, Bustos CA, *et al.* Nest building and description of parental care behavior in a temperate reef fish, *Chromis crusma* (Pisces: Pomacentridae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 2014, 87(1): 30
- Norman MD, Jones GP. Determinants of territory size in the pomacentrid reef fish, *Parma victoriae*. *Oecologia*, 1984, 61(1): 60–69
- Ochi H. Termination of parental care due to small clutch size in the temperate damselfish, *Chromis notata*. *Environmental Biology of Fishes*, 1985, 12(2): 155–160
- Pitts J. Taxis and behaviour: Elementary sensory systems in biology. *Endeavour*, 1979, 3(4): 185–186
- Rizzari JR, Lönnstedt OM. Cooperative hunting and gregarious behaviour in the zebra lionfish, *Dendrochirus zebra*. *Marine Biodiversity*, 2014, 44(4): 467–468
- Ryotoku O, Yoshio T. Experiment on effect of artificial reef to fish action I ~VI. *Tokai Institute of Water*, 1966(45): 107–161 [小川良徳, 竹村嘉夫. 人工鱼礁に対する魚群行動の試験的研究 I ~VI. *东海水研报*, 1966(45): 107–161]
- Ryotoku O. Artificial reef and reef fish: Artificial reef and its effect. *Fisheries Enhancement*, 1968(7): 1–21 [小川良徳. 人工鱼礁と魚付き: 人工鱼礁とその効果. *水产増殖臨号*, 1968(7): 1–21]
- Shang YC. Behavioral ecology (Fourteenth): Territorial behavior (1). *Journal of Ecology*, 1986(6): 62–66 [尚玉昌. 行为生态学(十四): 动物的领域行为(1). *生态学杂志*, 1986(6): 62–66]
- Shang YC. Behavioral ecology. Beijing: Peking University Press, 1998 [尚玉昌. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社, 1998]
- Shang YC. Defensive behavior of animal. *Bulletin of Biology*, 1999(6): 8–11 [尚玉昌. 动物的防御行为. *生物学通报*, 1999(6): 8–11]
- Shulman MJ. Coral reef fish assemblages: Intra- and interspecific competition for shelter sites. *Environmental Biology of Fishes*, 1985, 13(2): 81–92
- Simmons CM, Szedlmayer ST. Territoriality, reproductive behavior, and parental care in gray triggerfish, *Balistes capriscus*, from the northern gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 2012, 88(2): 197–209
- Smith JM. Game theory and the evolution of behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1979, 205(1161): 475–488
- Smith LC. A spawning aggregation of Nassau grouper, *Epinephelus striatus* (Bloch). *Transactions of the American Fisheries Society*, 1972, 101(2): 257–261
- Snickars M, Sundblad GOR, Sandstr OMA, *et al.* Habitat selectivity of substrate-spawning fish: Modelling requirements for the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 398(3): 235–243
- Spanier E, Tom M, Pisanty S, *et al.* Artificial reefs in the low productive marine environments of the Southeastern Mediterranean. *Marine Ecology*, 1990, 11(1): 61–75
- Stephens DW, Kerbs JR. Foraging theory. New Jersey: Princeton University Press, 1986
- Sweatman HPA. A field study of the predatory behavior and feeding rate of a piscivorous coral reef fish, the lizardfish *Synodus englemani*. *Copeia*, 1984(1): 187–194
- Taylor JJ, Rytwinski T, Bennet JR. The effectiveness of spawning habitat creation or enhancement for substrate spawning temperate fish: A systematic review protocol. *Environmental Evidence*, 2017, 6(5): 1–7
- Toro MA, Lopez-Fanjul C. Recent advances in animal breeding theory and its possible application in aquaculture. *CIHEAM*, 1998, 31–45
- Volkoff H, Peter RE. Feeding behavior of fish and its control. *Zebrafish*, 2006, 3(2): 131–140
- Wahle RA, Steneck RS. Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: A demographic bottleneck? *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 69(3): 231–243
- Walberg E. Effect of increased water temperature on warm water fish feeding behavior and habitat use. *Journal of Undergraduate Research at Minnesota State University, Mankato*, 2011, 11: 1–13
- Webb JF. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 1989, 33(1): 34–53
- White JW, Warner RR. Safety in numbers and the spatial scaling of density-dependent mortality in a coral reef fish. *Ecology*, 2007, 88(12): 3044–3054
- Wu J, Zhang S, Sun MC, *et al.* Experiment on the distribution of different artificial reef models for *Paralichthys olivaceus*. *Marine Fisheries*, 2004, 26(4): 394–398 [吴静, 张硕, 孙满昌, 等. 不同结构的人工鱼礁模型对牙鲆的诱集效果初探. *海洋渔业*, 2004, 26(4): 394–398]

- Yang L, Liu TY, Huang RK. Theory and practice of artificial reef in China. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2005 [杨齐, 刘同渝, 黄汝堪. 中国人工鱼礁的理论与实践. 广州: 广东科技出版社, 2005]
- Zhang S, Chen Y. Preliminary study on the rheotaxis of juvenile *Sebastes fuscescens*. Journal of Shanghai Fisheries University, 2005, 14(3): 282–287 [张硕, 陈勇. 黑鲷幼鱼趋流性的初步研究. 上海水产大学学报, 2005, 14(3): 282–287]
- Zhang S, Sun MC, Chen Y. The attractive effects of different structural artificial reef models on juvenile Schlegel's rockfish *Sebastes schlegeli* and fat greenling *Hexagrammos otakii*. Journal of Dalian Fisheries University, 2008, 23(1): 13–19 [张硕, 孙满昌, 陈勇. 人工鱼礁模型对大泷六线鱼和许氏平鲷幼鱼个体的诱集效果. 大连水产学院学报, 2008, 23(1): 13–19]
- Zhou YB, Cai WG, Chen HG, et al. Attraction effect of various artificial reef models on *Sebastes marmoratus*(Cuvier et Valenciennes). Guangdong Agriculture Science, 2011(2): 8–10 [周艳波, 蔡文贵, 陈海刚, 等. 不同人工鱼礁模型对褐菖鲉的诱集效应. 广东农业科学, 2011(2): 8–10]
- Zhou YQ, Wang J, Qian WG, et al. Review of fish schooling behavior study. Journal of Shanghai University, 2013, 22(5): 734–741 [周应祺, 王军, 钱卫国, 等. 鱼类集群行为的研究进展. 上海海洋大学学报, 2013, 22(5): 734–741]
- Zhu CL. Progress on behavioral ecology of fish. Journal of Beijing Fisheries, 2007(1): 20–24 [朱存良. 鱼类行为生态学研究进展. 北京水产, 2007(1): 20–24]

(编辑 陈 辉)

Research Progress on Behavioral Ecology of Reef Fish

LI Jiao^{1,2}, GONG Pihai^{1,2}, CHANG Qing^{1,2}, MENG Zhen^{1,2}, GUAN Changtao^{1,2①}, LI Jijia^{1,3}

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Qingdao Key Laboratory for Marine Fish Breeding and Biotechnology, Qingdao 266071; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071; 3. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306)

Abstract Reef fish are expensive, but owing to overdevelopment, environmental pollution, and global warming, reef fish resources are collapsing and their habitats are undergoing varying degrees of degradation. In order to solve the stress in the global marine ecological environment and its resources, the construction of marine ranching based on artificial reef and stock enhancement and release has become the main strategy for protecting aquatic organisms in coastal countries. By researching the behavioral ecology of reef fish, analyzing their reaction to reef structure and artificial habitat and the effect of artificial environments on fish, the fish release strategy will be optimized, survival rate will be increased, resources will be protected, and artificial reef constructions will be more scientific. Therefore, in this paper, research progress on the behavioral ecology of reef fish, both in China and abroad, was summarized, including habitat selection and foraging, aggression, territorial and defensive behaviors. Moreover, the importance of reef fish behavioral ecology on resource protection and development was analyzed. Meanwhile, existing problems in the behavioral ecology of reef fish were discussed, and suggestions put forward, to provide a more scientific theoretical basis and more efficient technical scheme for the development of marine ranching in China.

Key words Reef fish; Behavioral ecology; Research progress; Artificial reef

① Corresponding author: GUAN Changtao, E-mail: guanct@ysfri.ac.cn