

四指马鲛视网膜早期发育的组织学研究

周慧^{①②} 李加儿^① 区又君^{①*} 温久福^① 王鹏飞^① 谢木娇^{①②}
刘奇奇^{①②} 赵彦花^{①②}

① 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室 广州 510300;

② 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306

摘要: 本文采用石蜡连续切片技术、H.E 染色和显微测量法, 对四指马鲛 (*Eleutheronema tetradactylum*) 早期发育过程中视网膜的结构、分化和形成过程以及视觉特性进行了研究。结果显示, 受精后 8 h 54 min, 视杯已经形成。初孵仔鱼视网膜没有分化。2 日龄仔鱼可以清晰的辨认出色素上皮层、外核层、内核层和神经节细胞层。3 日龄仔鱼内核层已经分化出水平细胞、双极细胞和无长突细胞。4 日龄仔鱼视网膜 10 层结构完整。9 日龄至 14 日龄, 外核层胞核数目与神经节细胞数目的比值增大, 视网膜会聚程度升高, 是该鱼视觉特性发生变化的过渡期, 这与其从浮游到浅海中下层和泥沙质海底活动的生态迁移相适应。在生长发育的早期阶段, 其视网膜内核层水平细胞仅有 1 到 2 层, 属于感光系统不甚发达的类型。该鱼在仔鱼浮游生活阶段, 视敏度较高, 视觉对其行为和摄食活动具有重要作用, 适应生活于光照较充足的环境中, 转入浅海中下层和泥沙质海底后, 光敏度和视敏度均较差, 视觉在其行为和摄食活动中不具有主要作用。

关键词: 四指马鲛; 视网膜; 发育

中图分类号: Q954.67 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2017) 03-458-10

Histological Observation on the Development of Retina in Fourfinger Threadfin (*Eleutheronema tetradactylum*) Larvae

ZHOU Hui^{①②} LI Jia-Er^① OU You-Jun^{①*} WEN Jiu-Fu^① WANG Peng-Fei^① XIE Mu-Jiao^{①②}
LIU Qi-Qi^{①②} ZHAO Yan-Hua^{①②}

① Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300; ② College of Fisheries and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: We studied the retina structure, differentiation, forming process and visual characteristics of Fourfinger Threadfin (*Eleutheronema tetradactylum*) in the early stage by paraffin serial sections, H.E

基金项目 广东省省级科技计划项目 (No. 2014A020217010, 2016A030303029), 广东省海洋渔业科技推广专项 (No. A201401A05, B201601-12), 中国水产科学研究院基本业务费专项基金项目 (No. 2017HY-ZD0403);

* 通讯作者, E-mail: ouyoujun@126.com;

第一作者介绍 周慧, 女, 硕士研究生; 研究方向: 海水鱼类基础生物学与繁育技术; E-mail: 1229405112@qq.com。

收稿日期: 2016-07-18, 修回日期: 2016-10-11 DOI: 10.13859/j.cjz.201703012

staining and microscopic measurement. A total of 10 visual fields near retinal center of Fourfinger Threadfin at different developmental stages were randomly selected, and the total retinal thickness and the sub-layers retinal thickness of were measured with Qcapture Pro software and the average value was calculated. The numbers of nuclei in outer and inner nuclear layers, and the number of ganglion cells per unit length (100 μm) of each visual field were counted and the average value was calculated. At 8 h 54 min after fertilization, optic cup was formed but the retina of newly hatched larvae was not yet differentiated (Fig. 1a). Retinal pigment epithelium, outer nuclear layer, inner nuclear layer, ganglion cell layer at 2 days after hatching could be clearly defined (Fig. 1c). Horizontal cells, bipolar cells and amacrine cells in inner nuclear layer at 3 days after hatching had been differentiated (Fig. 1d). At 4 days after hatching, the retina structure was well developed (Fig. 1e). In after days 10 layers of retina could be clearly identified (Fig. 1f - i). The ratio of nuclei of photoreceptor layer to ganglion cells increased from 9 days to 14 days after hatching (Fig. 3), indicating that convergence degree of retina was elevated and this period was transitional period of visual characteristics. This was adapted to ecological shift of this species. In early stage, there were only one or two layers of horizontal cells and the sensitization system was underdeveloped. The visual acuity of larvae in the early stage was comparatively high and the vision played a very significant role in behavior and feeding and adapted to live in an adequate light environment. After they swam to shallow muddy bottoms, both the acuity and light sensitivity were weak, therefore, the vision did not have an important effect on behavior and feeding.

Key words: Fourfinger Threadfin, *Eleutheronema tetradactylum*; Retina; Development

视觉在硬骨鱼类的摄食、定位、集群、垂直移动、洄游、躲避敌害等行为学上发挥着重要作用(赵传綱等 1989)。尤其是在仔鱼阶段,视觉是占据主导地位的感觉系统,甚至是摄食的唯一感官(胡先成等 2007)。硬骨鱼类种类繁多、生存环境复杂多样,且在大多数鱼类生长发育的不同阶段,视觉器官在形态学和细胞学等方面呈现高度多样性,以适应不同的生态和行为习性(Blaxter et al. 1967, Huang et al. 1991)。视网膜位于眼球壁的最内层,是鱼类形成视觉的生理基础。因而深入了解硬骨鱼类视网膜的发生和发育机制,研究视觉结构和视觉特性在不同生长发育阶段的生态适应性,有利于阐明其行为机制,为提高渔获量、资源保护及健康养殖模式的选择提供理论依据,也为脊椎动物视觉器官的进化研究提供参考。

目前关于动物视网膜形态、结构及其功能的研究已有许多报道。国外的相关研究较多,主要集中在显微结构观察、视网膜在细胞学上

的适应性变化、新视觉元素的再生和处理、视觉器官的起源和进化等方面(Reckel et al. 2002, Heß et al. 2006, Donati et al. 2007, Heß 2009)。而国内的相关研究较少,主要集中在视觉器官的早期发育与摄食行为的关系、视网膜结构的比较组织学研究、感光细胞在视网膜上分布的定量研究等方面(车景青等 2016, 高小强等 2016)。

四指马鲛(*Eleutheronema tetradactylum*)隶属于鲮形目(Mugiliformes)马鲛亚目(Polynemoidei)马鲛科(Polynemidae)四指马鲛属(孙典荣等 2013),具有生长迅速、肉质细嫩鲜美等特点,且养殖空间和消费群体巨大,具有广阔的经济前景。目前有关该鱼的研究主要集中在基础生物学、渔业资源调查、形态分类学、遗传学以及人工繁育等方面(Moore et al. 2011, Newman et al. 2011, 林先智等 2015, 谢木娇等 2015, 2016)。

本文采用常规石蜡组织切片及H.E染色的

方法对四指马鲛仔鱼和稚鱼视网膜的组织结构、细胞种类及组成比例进行观察研究,比较视网膜在不同发育阶段的差异,分析各发育阶段视觉器官结构和功能的关系及视觉器官的生态适应性,以期为该鱼的种苗生产和健康养殖提供参考,同时也为该鱼早期生活史及鱼类视觉特性和动物视觉器官的进化研究积累基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用的四指马鲛受精卵和初孵仔鱼于2015年6月至8月在南海水产研究所珠海试验基地培育所得。

1.2 实验方法

受精卵置于1 000 L的孵化桶,在水温30~31℃、盐度28、pH 8.00~8.20、不间断充氧的条件下进行孵育。孵化后将鱼苗置于水泥池中培育,培育条件同孵育条件,3日龄后根据口裂大小和摄食情况投喂不同饵料,每天投喂两次。观察四指马鲛仔、稚鱼的发育,从孵化初期开始取样,至30日龄,每天取样一次,每次取样量为20~30尾。将所取仔、稚鱼样品置于解剖镜下,用目镜测微尺测定眼径,测量值均精确到1.00 μm。测量后用10%的中性福尔马林整体固定样品,参考蔡文超等(2012)的方法,在样品固定12~24 h后转入70%的乙醇中保存。样品的脱水、透明、浸蜡和包埋等过程参考马定昌等(2014)的方法,先将样品经24 h流水冲洗,然后置于70%~100%酒精梯度脱水、二甲苯透明、石蜡包埋。而后进行厚度为5 μm的连续石蜡切片,H.E染色后用中性树脂封片。在德国Axio Scope. A1型光学显微镜下对染色切片进行观察分析并拍照。相关实验数据的测量参考Blaxter等(1967)的方法,在四指马鲛仔、稚鱼各个发育阶段视网膜近中位置随机选取10个视野,用Qcapture Pro软件测量该视网膜的总厚度及各亚层厚度并求取平均值,同时记录每个视野单位长度(100 μm)外

核层细胞核(the nucleus of outer nuclear layer)、内核层细胞核(the nucleus of inner nuclear layer)、神经节细胞(ganglion cell)的数量并取平均值。视网膜上外核层胞核数、内核层胞核数及神经节细胞数量的比值用其单位长度内的平均值进行计算。

2 结果

2.1 不同发育时期四指马鲛视网膜主要层次的形态结构

四指马鲛视网膜主要是由三级神经元构成的10层结构,由内向外依次为视网膜色素上皮层(retinal pigment epithelium, PEL)、感光层(即视锥视杆层)(photoreceptor layer, RCL)、外界膜(external limiting membrane, OLM)、外核层(outer nuclear layer, ONL)、外网层(outer plexiform layer, OPL)、内核层(inner nuclear layer, INL)、内网层(inner plexiform layer, IPL)、神经节细胞层(ganglion cell layer, GCL)、神经纤维层(nerve fiber layer, NFL)和内界膜(inner limiting membrane, ILM)。但在四指马鲛发育的不同时期,其视网膜在形态和结构上存在明显差异。

四指马鲛的胚胎发育历时13 h 52 min,在受精后的8 h 54 min,胚胎发育进入器官形成期,视杯和晶状体已经十分明显。随着胚胎发育,视杯快速生长,体积变大。历经14 h 30 min,受精卵孵化出膜,此时,视网膜分化并不完全,大部分细胞呈长梭形(图1a)。1日龄四指马鲛仔鱼全长2.25 mm,眼球直径0.16 mm,视网膜细胞分化,但分层不明显(图1b)。2日龄四指马鲛仔鱼全长2.51 mm,眼球直径0.18 mm。色素上皮层中出现黑色素颗粒,并且可以清晰的分辨出外核层、内核层和神经节细胞层。外核层为视锥细胞和视杆细胞的细胞核,呈细长的杆状并排排列(图1c)。3日龄四指马鲛仔鱼全长2.59 mm,眼球直径0.22 mm。色素上皮层明显增厚,因色素颗粒大量增多使色素上皮层染色较深。内核层较厚,且已经分化出3

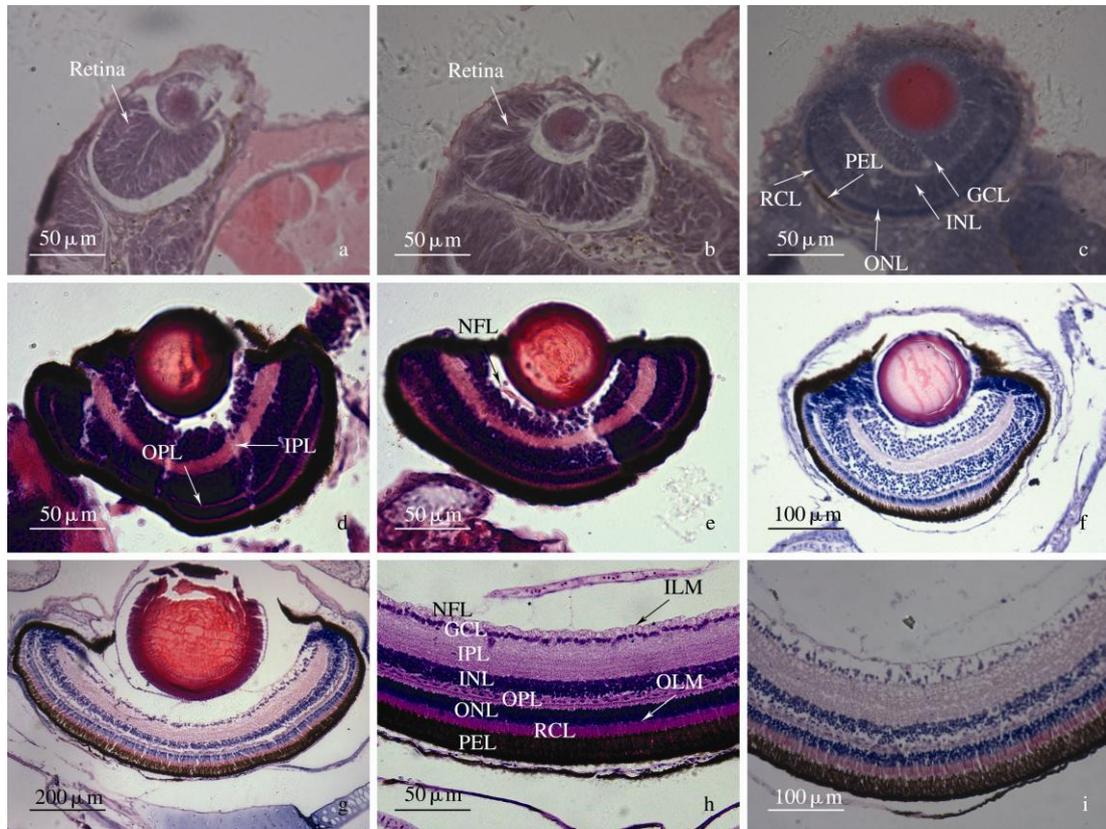


图 1 四指马鲛视网膜的早期发育

Fig. 1 Retina development of Fourfinger Threadfin

a. 初孵 1h 仔鱼视网膜 (40 × 10) ; b. 1 日龄仔鱼视网膜 (40 × 10) ; c. 2 日龄仔鱼视网膜 (40 × 10) ; d. 3 日龄仔鱼视网膜 (40 × 10) ; e. 4 日龄仔鱼视网膜 (40 × 10) ; f. 10 日龄仔鱼视网膜 (20 × 10) ; g. 15 日龄仔鱼视网膜 (10 × 10) ; h. 24 日龄仔鱼视网膜 (40 × 10) ; i. 30 日龄仔鱼视网膜 (20 × 10) 。

a. Retina structure of newly hatched larvae at 1 hour after hatching (40 × 10); b. Retina structure of larvae at 1 day after hatching (40 × 10); c. Retina structure of larvae 2 days after hatching (40 × 10); d. Retina structure of larvae 3 days after hatching (40 × 10); e. Retina structure of larvae 4 days after hatching (40 × 10); f. Retina structure of larvae 10 days after hatching (20 × 10); g. Retina structure of larvae 15 days after hatching (10 × 10); h. Retina structure of larvae 24 days after hatching (40 × 10); i. Retina structure of larvae 30 days after hatching (20 × 10).

GCL. 神经节细胞层; ILM. 内界膜; INL. 内核层; IPL. 内网层; NFL. 神经纤维层; OLM. 外界膜; ONL. 外核层; OPL. 外网层; PEL. 色素上皮层; RCL. 视锥视杆层; Retina. 视网膜。

GCL. Ganglion cell layer; ILM. Inner limiting membrane; INL. Inner nuclear layer; IPL. Inner plexiform layer; NFL. Nerve fiber layer; OLM. External limiting membrane; ONL. Outer nuclear layer; OPL. Outer plexiform layer; PEL. Retinal pigment epithelium; RCL. Photoreceptor layer.

种细胞，最外侧的为水平细胞的胞体，呈细长梭形，与视锥细胞和视杆细胞的细胞核成垂直关系，中间层为双极细胞的胞体，有 4~5 层，胞体呈圆形或椭圆形，形状较小且染色较深，内层为无长突细胞的胞体，有 3~4 层，胞体较

大且染色较浅。神经节细胞层主要为神经节细胞的胞体，呈椭圆形，6~7 层，胞体较大染色较浅。视锥视杆层和外网层较薄且染色较浅，内网层相对较厚 (图 1d)。4 日龄四指马鲛仔鱼视网膜内可见神经纤维层 (图 1e)，至此其

视网膜 10 层结构完整 (图 1f~i)。1~9 日龄四指马鲛仔鱼视网膜视锥视杆层内主要为视锥细胞, 10 日龄开始视杆细胞增多。

2.2 视锥视杆层、外核层、内核层、神经节细胞层厚度的变化

随着四指马鲛个体的生长, 视网膜总厚度及各层厚度均在增长, 但增长的幅度并不相同, 因此, 为了能更加准确地反映视网膜各层在生长发育中的变化趋势, 本文利用每层厚度与总厚度的比值来反映这种变化趋势, 进而了解视网膜关键层在生长发育过程中结构和功能的变化。视锥视杆层、外核层、内核层、神经节细胞层占视网膜总厚度的百分比见图 2。

神经节细胞层和内核层厚度随四指马鲛的发育而减小, 且两者均在 2~18 日龄期间急剧减少, 在 18~28 日龄期间变化幅度很小。神经节细胞层占视网膜总厚度的比例由 2 日龄的 26.84% 降低至 18 日龄的 4.08%, 内核层由 2 日

龄的 46.99% 降低至 18 日龄的 10.88%。外核层厚度随着四指马鲛的发育呈现先减少后增加的趋势, 由 2 日龄的 10.51% 减少到 9 日龄的 5.23%, 再增加到 18 日龄的 13.30%。而视锥视杆层则与外核层相反, 其厚度随四指马鲛的发育呈先增加后减少的趋势, 即由 2 日龄的 5.58% 增加到 9 日龄的 12.01%, 再降低到 15 日龄的 4.84%。但两者在 18~28 日龄期间变化幅度均很小。

2 日龄四指马鲛仔鱼视网膜内核层厚度占比最高, 其次是神经节细胞层和外核层, 最低的是视锥视杆层, 分别占 46.99%、26.84%、10.51% 和 5.58%。18 日龄时厚度百分比最高的是外核层, 其次内核层、视锥视杆层和神经节细胞层, 所占百分比分别为 13.30%、10.88%、7.51% 和 4.08%。而 18~28 日龄厚度百分比变化平缓, 依次为外核层 12.52%、内核层 10.97%、视锥视杆层 8.94% 和神经节细胞层 3.53%。

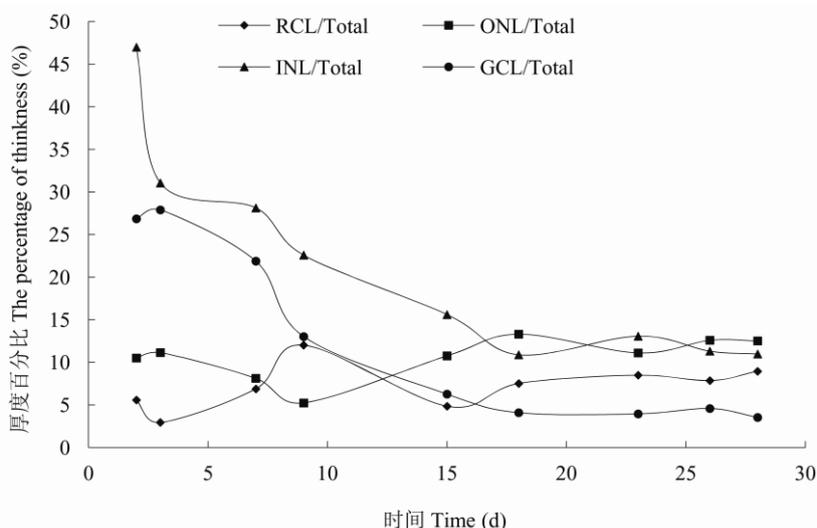


图 2 四指马鲛视网膜早期发育阶段主要细胞层占总厚度的百分比

Fig. 2 The percentage of main cell layers in the total retinal thickness during the early developmental stage of Fourfinger Threadfin

RCL/Total. 视锥视杆层占视网膜总厚度的百分比; ONL/Total. 外核层占视网膜总厚度的百分比; INL/Total. 内核层占视网膜总厚度的百分比; GCL/Total. 神经节细胞层占视网膜总厚度的百分比。

RCL/Total. The percentage of photoreceptor layer in the total retinal thickness; ONL/Total. The percentage of outer nuclear layer in the total retinal thickness; INL/Total. The percentage of inner nuclear layer in the total retinal thickness; GCL/Total. The percentage of ganglion cell layer in the total retinal thickness.

2.3 神经节细胞核、内核层细胞核和外核层细胞核的数目比

为了了解早期发育阶段的四指马鲛视网膜处理和传递信息的能力, 本研究计数了神经节细胞核、内核层细胞核和外核层细胞核的数目, 其比值在早期发育阶段内的变化见图 3。

随着四指马鲛的生长发育外核层细胞核数与内核层细胞核数之比、内核层细胞核数与神经节细胞数之比和外核层细胞核数与神经节细胞数之比均呈增高趋势, 外核层细胞核数与神经节细胞数之比增长的幅度最大, 从 3 日龄的 0.41 增长到 30 日龄的 7.34, 其次是内核层细胞核数与神经节细胞数之比, 由 3 日龄的 1.47 增加到 30 日龄的 5.87, 而外核层细胞核数与内核层细胞核数之比的增长幅度最平缓, 由 3 日龄的 0.28 增加到 30 日龄的 1.25。9 ~ 23 日龄是内核层细胞核数与神经节细胞数之比增长幅度较大的时期, 其比值由 2 增加到 5.56, 9 ~ 29 日龄是外核层细胞核数与神经节细胞数之比增长幅度较大的时期, 其比值由 0.41 增加到 7.39。

2.4 四指马鲛早期发育阶段眼球直径、头长和全长之间的关系

在孵化后近 1 个月的时间内, 四指马鲛全长增长了 10 倍, 头长增长了 8 倍, 而眼球直径则只增长了 3.5 倍 (图 4)。

在孵化后近 1 个月的时间内四指马鲛眼球直径随着生长发育与头长成正相关增长 ($R^2 = 0.994$, $P < 0.01$, 图 5)。

3 讨论

3.1 不同发育时期四指马鲛视网膜主要层次的形态结构

四指马鲛视网膜的组织学研究表明, 其视网膜形态结构与其他硬骨鱼类的大致相似, 主要是由三级神经元构成的 10 层结构, 但在四指马鲛发育的不同时期, 其视网膜在形态和结构上存在明显差异。初孵仔鱼视网膜分化不完全, 既没有色素颗粒, 也没有分化好的视觉细胞, 2 日龄仔鱼已经能够清晰辨认出外核层、内核层和神经节细胞层。3 日龄仔鱼内核层已分化出

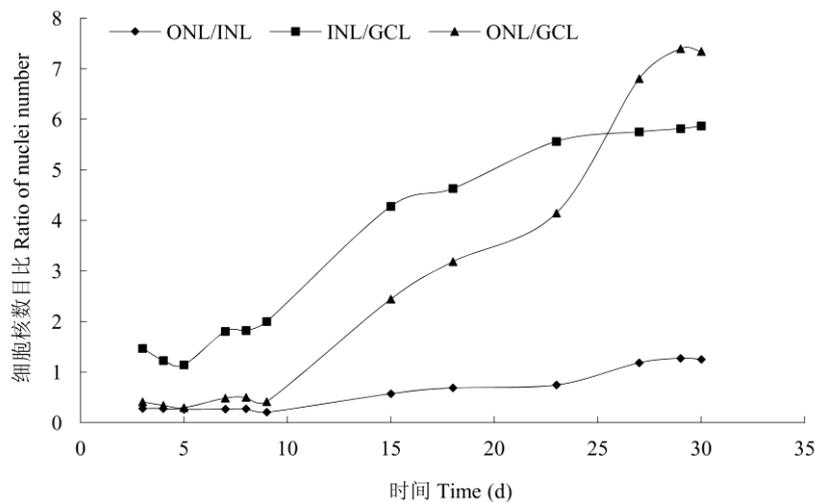


图 3 四指马鲛视网膜横切片 100 μm 长度上主要细胞核的数量比值变化

Fig. 3 The ratio of nuclei of main cells per 100 μm unit length of the retina cross section of Fourfinger Threadfin ONL/INL. 外核层细胞核数与内核层细胞核数之比; INL/GCL. 内核层细胞核数与神经节细胞数之比; ONL/GCL. 外核层细胞核数与神经节细胞数之比。

ONL/INL. The ratio of nuclei of outer nuclear layer to nuclei of inner nuclear layer; INL/GCL. The ratio of nuclei of inner nuclear layer to nuclei of ganglion cell layer; ONL/GCL. The ratio of nuclei of outer nuclear layer to nuclei of ganglion cell layer.

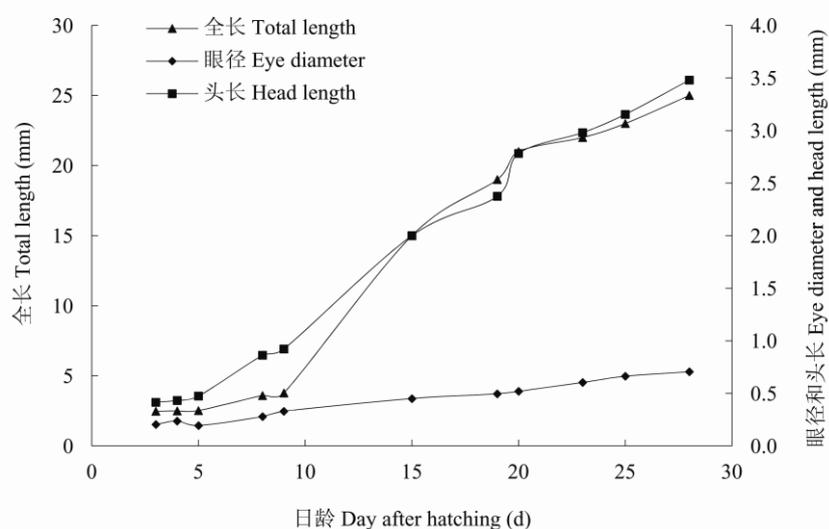


图 4 四指马鲛早期发育阶段眼径、头长和全长

Fig. 4 Eye diameter, head length and total length of Fourfinger Threadfin in early developmental stage

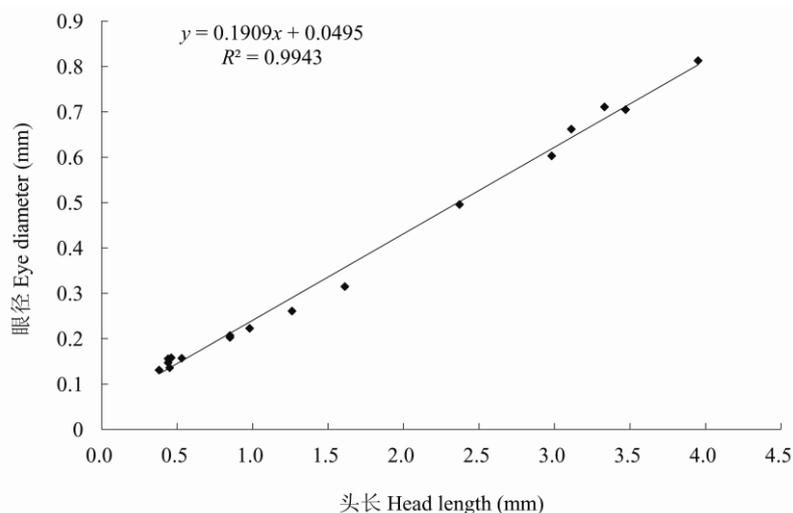


图 5 四指马鲛早期发育阶段头长和眼球直径的关系

Fig. 5 Relationship between head length and eye diameter of Fourfinger Threadfin in early developmental stage

水平细胞、双极细胞和无长突细胞，且色素上皮层明显增厚，色素颗粒大量增加。色素颗粒的主要作用是防止光的散射和反射，使视网膜呈像清楚。同时色素上皮细胞为感光细胞新陈代谢提供了所需的物质和稳定的理化条件，并且色素上皮细胞的吞噬功能对感光细胞外节的更新和维持正常视觉至关重要(李凤鸣 2005)。已有研究表明，视觉是大多数硬骨鱼类开口摄食的第一感觉(李大勇等 1994，胡先成等

2007)，因此，在仔鱼卵黄囊耗尽之前完成视网膜功能细胞的分化对仔鱼开口摄食至关重要。根据本研究的观察以及油九菊等(2014)的研究，四指马鲛仔鱼在孵化后第3天开始摄食，而从实验结果可以看出，四指马鲛从初孵仔鱼到3日龄，其视网膜部分功能细胞已完成快速分化，为仔鱼开口摄食提供了必要的条件。有研究发现(何滔等 2012)，海水鱼类与淡水鱼类相比，视网膜完全分化为10层结构的时间

相对较短，如真鲷 (*Pagrosomus major*) (刘晓春等 1994) 和黑鲷 (*Sparus macrocephalus*) (单保党等 1995) 的视网膜在 3 日龄就分化为 10 层，而南方鲇 (*Silurus meridionalis*) (敖磊 2002) 则在 18 日龄才分化为 10 层，四指马鲛属海水鱼类，其视网膜在 4 日龄分化为 10 层，与海水鱼的研究结果相似。

3.2 四指马鲛视网膜结构与视觉特性

视网膜的主要功能是把外界的光信号转化成能被大脑识别的电信号并将此电信号进行初步的整合再通过视觉通路传递给大脑。视锥视杆层为视锥细胞和视杆细胞的外节，主要是识别外界的光信号并将光信号转换成电信号，其胞体位于外核层。神经节细胞主要负责电信号的整合和传导，其胞核位于神经节细胞层。双极细胞起着联络感光细胞和神经节细胞的作用，水平细胞和无长突细胞则可使视网膜的功能协调一致，双极细胞、水平细胞和无长突细胞的胞体位于内核层。不同核层的胞核比值在一定程度上反映了视网膜处理和传递信息的能力 (李凤鸣 2005)。一般认为，内核层胞核数多于外核层胞核数，外核层胞核数多于神经节细胞数时，即由少数视锥细胞和视杆细胞转化的电信号经过多个双极细胞、水平细胞和无长突细胞分析整合的电信号集合到一个神经节细胞上，这种神经节细胞具有较大的感受域 (张育辉等 1991, 高建民等 1996)。这种视网膜结构对外界的弱光较为敏感，但视觉的精确度却较低。结合本研究的实验结果，在四指马鲛早期发育阶段，虽然其视网膜内核层和神经节细胞的相对厚度都在降低，但其内核层相对厚度始终高于神经节细胞层，且在数目比方面，内核层胞核数与神经节细胞的比值一直在升高，表明四指马鲛的视网膜在早期发育过程中，视网膜的光敏感性随着其生长而增高，但视觉的精确度却在降低。从 9 日龄到 14 日龄期间，是内核层胞核数与神经节细胞数之比显著增加的时期，在四指马鲛培育过程中对其行为的观察可以发现，9 日龄到 14 日龄是四指马鲛的活

动和摄食从中上层转为中下层的过渡时期，四指马鲛视网膜结构的这一变化，表明其视网膜发育与其在相应发育时期的行为和生态习性的转变是相适应的。

对两种不同习性鱼类视网膜的研究表明，具有较好视觉的鱼类，其视网膜感光细胞与神经节细胞数目之比在 10:1 以内，而视觉系统不发达的鱼类该比值高达数十倍甚至上百倍 (潘鸿春等 1995)。由本研究的实验结果可以看出，在四指马鲛早期发育阶段，其感光细胞与神经节细胞的比值最高为 7.39:1，这表明四指马鲛仔稚鱼适应在光照充足的环境下生存。而有研究表明，四指马鲛常栖息于水深 23 m 以内的沿海浅水区和江河入海口地区，喜泥沙底质环境 (毛连环等 2009)，本研究的结果与此是相吻合的。另有研究表明，动物种属不同以及栖息环境和生活方式不同，其视网膜内核层 3 种细胞 (水平细胞、双极细胞和无长突细胞) 和神经节细胞的密度以及各类细胞之间的比值都存在差异，而这种差异体现了不同种属的鱼类具有不同的视觉特性，如在水体中上层活动的鱼类其内核层内水平细胞、双极细胞和无长突细胞分化非常明显，且水平细胞高达 4 层，而视觉甚发达的底栖鱼类其水平细胞仅 1 或 2 层 (田文斐等 2012)。而根据毛连环 (2009) 和罗海忠等 (2015) 的研究，四指马鲛常于水深 23 m 内泥沙底浅海区活动，该鱼具有 4 条游离的丝状鳍条，其上具有发达的触觉感受细胞，四指马鲛利用这种丝状鳍条来感知海底的食物，视觉已经不是该鱼摄食的主要感觉器官。根据本研究的实验结果，在四指马鲛的早期发育阶段，视网膜内核层 3 种细胞 (水平细胞、双极细胞和无长突细胞) 分化明显，但水平细胞仅有 1 层。这些表明四指马鲛视网膜的结构与其在浅海中下层和泥沙质海底捕食的行为习性是相适应的。

以上研究结果表明，四指马鲛初孵仔鱼适应于光照良好且充足的地方生存和发育，同大多数中下层游泳和底栖鱼类 (马爱军等 2005，

柴毅 2006) 一样, 四指马鲛在完成了早期视网膜的迅速发育后, 光敏度和视敏度降低, 视觉在其行为和摄食活动中不具有主要作用, 而这种变化与其仔鱼浮游到幼鱼、成鱼浅海中下层和泥沙质海底活动的生态迁移和捕食方式的变化相适应。

参 考 文 献

- Blaxter J H S, Janes M P. 1967. The development of the retina and retinomotor responses in the Herring. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 47(47): 677–697.
- Donatti L, Fanta E. 2007. Fine structure of retinal pigment epithelium and cones of Antarctic fish, *Notothenia coriiceps* Richardson in light and dark conditions. *Reviue Brasileira De Zoologica*, 24(1): 33–40.
- Heß M. 2009. Triple cones in the retina of three anchovy species: *Engraulis encrasicolus*, *Cetengraulis mysticeus* and *Anchovia macrolepidota* (Engraulidae, Teleostei). *Vision Research*, 49(12): 1569–1582.
- Heß M, Melzer R R, Eser R, et al. 2006. The structure of anchovy outer retinae (Engraulidae, Clupeiformes)—a comparative light- and electron- microscopic study using museum—stored material. *Journal of Morphology*, 267(11): 1356–1380.
- Huang B Q, Hu C S. 1991. The development of visual ability during the early stages of silver bream, *Sparus sarba*. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan*, 18(2): 97–103.
- Moore B R, Stapley J, Allsop Q, et al. 2011. Stock structure of blue threadfin *Eleutheronema tetradactylum* across northern Australia, as indicated by parasites. *Journal of Fish Biology*, 78(3): 923–936.
- Newman S J, Pember M B, Rome B M, et al. 2011. Stock structure of blue threadfin *Eleutheronema tetradactylum* across northern Australia as inferred from stable isotopes in sagittal otolith carbonate. *Fisheries Management & Ecology*, 18(3): 246–257.
- Reckel F, Melzer R R, Parry J W L, et al. 2002. The retina of five atherinomorph teleosts: photoreceptors, patterns and spectral sensitivities. *Brain Behavior & Evolution*, 60(5): 249–264.
- 敖磊. 2002. 南方鲑嗅觉和视觉器官结构及发育的研究. 重庆: 西南师范大学硕士学位论文, 19–21.
- 蔡文超, 区又君, 李加儿, 等. 2012. 卵形鲳鲹免疫器官的早期发育. *南方水产科学*, 8(5): 39–45.
- 柴毅. 2006. 中华鲟感觉器官的早期发育及其行为机能研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 21–23.
- 车景青, 陈京华, 胡苗峰. 2016. 大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) 鱼苗视网膜组织结构与视觉特性. *渔业科学进展*, 37(2): 25–32.
- 高建民, 张彦定. 1996. 崇安髯鲈视网膜的组织结构. *动物学报*, 42(3): 237–245.
- 高小强, 洪磊, 刘志峰, 等. 2016. 美洲鲷 (*Alosa sapidissima*) 眼睛早期发育的组织学观察. *渔业科学进展*, 37(2): 76–83.
- 何滔, 肖志忠, 刘清华, 等. 2012. 条石鲷视觉器官早期发育的组织学观察. *海洋科学*, 36(3): 49–53.
- 胡先成, 赵云龙. 2007. 何川沙塘鳢视觉器官的发育及其与摄食的关系. *动物学杂志*, 42(5): 41–48.
- 李大勇, 何大仁, 刘晓春. 1994. 光照对真鲷仔、稚、幼鱼摄食的影响. *台湾海峡*, 13(1): 26–31.
- 李凤鸣. 2005. 中华眼科学. 2 版. 北京: 人民卫生出版社, 108–119.
- 林先智, 区又君, 李加儿, 等. 2015. 马鲛科 (Polynemidae) 鱼类研究现状及展望. *生物学杂志*, 32(4): 83–87.
- 刘晓春, 何大仁, 李大勇. 1994. 真鲷视网膜和视网膜运动反应的发育. *厦门大学学报: 自然科学版*, 33(6): 857–862.
- 罗海忠, 李伟业, 傅荣兵, 等. 2015. 盐度对四指马鲛 (*Eleutheronema tetradactylum*) 幼鱼生长及其鳃丝 Na^+/K^+ -ATP 酶的影响. *渔业科学进展*, 36(2): 94–99.
- 马爱军, 柳学周, 徐永江, 等. 2005. 半滑舌鳎早期发育阶段的摄食特性及生长研究. *海洋与湖沼*, 36(2): 130–137.
- 马定昌, 叶柳荷, 许爱娉, 等. 2014. 疣吻沙蚕组织切片的观察研究. *南方水产科学*, 10(4): 58–63.
- 毛连环. 2009. 四指马鲛人工繁殖技术. *水产科技情报*, 36(6): 275–278.
- 潘鸿春, 陈壁辉. 1995. 两种不同习性鱼类视网膜的光镜观察. *动物学杂志*, 30(5): 6–9.
- 单保党, 何大仁. 1995. 黑鲷视觉发育与摄食的关系. *台湾海峡*, 14(2): 169–173.
- 孙典荣, 陈铮. 2013. 南海鱼类检索. 北京: 海洋出版社, 380–381.
- 田文斐, 钟俊生, 钱叶洲, 等. 2012. 鳙仔鱼视网膜及口腔齿的发育对摄食的适应. *上海海洋大学学报*, 21(2): 190–198.

- 谢木娇, 区又君, 李加儿, 等. 2015. 四指马鲛稚鱼、幼鱼和成鱼消化道黏液细胞组织化学研究. 中国细胞生物学学报, 37(9): 1226-1234.
- 谢木娇, 区又君, 李加儿, 等. 2016. 不同发育阶段的四指马鲛消化道组织学比较研究. 南方水产科学, 12(2): 51-58.
- 油九菊, 柳敏海, 傅荣兵, 等. 2014. 四指马鲛仔稚鱼发育及生长特征的初步研究. 大连海洋大学学报, 29(6): 577-581.
- 张育辉, 李丕鹏, 方荣盛, 等. 1991. 中国大鲵视网膜的光镜和扫描电镜研究. 动物学研究, 12(4): 323-328.
- 赵传綯, 唐小曼, 陈思行. 1989. 鱼类的行动. 2 版. 北京: 农业出版社, 262-263.