

鳊嗅囊组织结构与早期发育

陈铭 赵金良*

上海海洋大学, 农业农村部淡水水产种质资源重点实验室, 水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心,

水产科学国家级实验教学示范中心 上海 201306

摘要: 本研究采用组织切片和免疫组织化学方法以及扫描电镜和透射电镜观察并描述了鳊 (*Siniperca chuatsi*) 嗅囊组织结构特征和早期发育过程。结果显示, 鳊具有 2 对鼻孔, 前后鼻孔紧密相连, 具有皮瓣。嗅囊位于嗅腔内, 由 16~20 个初级嗅板构成, 为 G 型嗅囊, 初级嗅板通过褶皱产生次级嗅板。嗅板远端边缘为非感觉区, 感觉区主要位于嗅板中端和近端。嗅上皮细胞可分为 6 类, 即纤毛非感觉细胞、纤毛感觉细胞、微绒毛感觉细胞、支持细胞、基细胞和黏液细胞。从仔鱼到幼鱼阶段, 1~7 日龄仔鱼嗅基板较薄, 表面有纤毛, 10 日龄嗅窝内陷并形成嗅腔, 26 日龄稚鱼形成第 1 对初级嗅板, 55 日龄幼鱼形成 8 对初级嗅板。55 日龄前, 鳊嗅囊发育较迟缓, 初级嗅板侧向平行排列, 尚未形成次级嗅板。

关键词: 鳊; 嗅囊; 嗅上皮细胞; 早期发育

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 03-447-08

Tissue Structure and Early Development of Olfactory Sac in *Siniperca chuatsi*

CHEN Ming ZHAO Jin-Liang*

Laboratory of Freshwater Fisheries Germplasm Resource, Ministry of Agriculture and Rural Affairs,

Shanghai Collaborative Innovation for Aquatic Animal Genetics and Breeding, National Demonstration Center for

Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Olfactory organ is one of the important chemical sensory organs in fish, which plays an important role in foraging, reproduction and migration. In order to understand the structure and early development characteristics of olfactory sac of *Siniperca chuatsi*, the morphological structure of olfactory organ, structure and early development of olfactory epithelium were observed by paraffin section, H.E staining, Massorn staining, immunohistochemistry, scanning and transmission electron microscopy. The results show that *Siniperca chuatsi* has two pairs of nostrils, and the anterior and posterior nostrils are closely linked, with flaps (Fig. 1a). The olfactory sac is located in the olfactory cavity, which is composed of 16 - 20 primary olfactory lamellas (Fig. 1b). It is a G-type olfactory sac, and the primary olfactory lamellas generate secondary olfactory

基金项目 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系项目 (No. CARS-46);

* 通讯作者, E-mail: jlzhao@shou.edu.cn;

第一作者介绍 陈铭, 男, 硕士研究生; 研究方向: 水产养殖; E-mail: 1849247984@qq.com.

收稿日期: 2021-11-22, 修回日期: 2022-03-22 DOI: 10.13859/j.cjz.202203014

lamellas through folds (Fig. 1c). The distal edge of olfactory lamella is a non-sensory area, and the sensory area is mainly located at the middle and proximal ends of olfactory lamellas. Olfactory epithelial cells can be divided into six categories: ciliated non-sensory cells, ciliated receptor cells, microvilli sensory cells, supporting cells, basal cells and mucous cells (Fig. 1e - g). Under the scanning electron microscope, there are a large number of cilia coverings on the surface of sensory area, and microvilli on the surface of secondary olfactory lamellas (Fig. 1h, i). There are convex ridges on the surface of the non-sensory region (Fig. 1j). From larvae to young fish, the olfactory substrate of 1 - 7 days old larvae is thin and the cells are loosely arranged (Fig. 2a). At 7 days of age, the olfactory base plate is thickened to form an olfactory fossa with cilia on the surface of olfactory epithelium (Fig. 2b). At 10 days of age, the olfactory base continues to sink into the olfactory fossa and forms an olfactory cavity (Fig. 2c). At 26 days old, juveniles form the first pair of primary olfactory lamellas (Fig. 2e), and at 55 days old, juveniles form eight pairs of primary olfactory lamellas (Fig. 2h). Before 55 days of age, the olfactory sac of *S. chuatsi* develops slowly, the primary olfactory lamellas are arranged laterally, and the secondary olfactory plate is not formed.

Key words: *Siniperca chuatsi*; Olfactory sac; Olfactory epithelial cells; Early development

嗅觉器官是鱼类重要的化学感觉器官之一, 在觅食、种内和种间识别、生殖和洄游等活动中起着重要作用 (Sato et al. 2001, Diaz et al. 2002, Weltzien et al. 2003)。硬骨鱼的嗅觉器官由鼻孔、鼻腔和位于鼻腔内的嗅囊构成, 通过一个或多个鼻孔与外界相连, 嗅囊由嗅囊膜、嗅轴和嗅板组成 (Hamdani et al. 2007)。嗅囊形态多样, 可分为杯形、豆荚形或椭圆形等 (陈星玉 1998)。嗅板依在嗅轴上的着生排列方式, 可分为 8 个类型: 即 A 型 (没有嗅板)、B 型 (1 块纵向嗅板)、C 型 (1 块横向嗅板)、D 型 (1 组纵向平行排列的嗅板)、E 型 (嗅轴位于一端, 嗅板呈扇状排列)、F 型 (嗅板沿嗅轴呈辐射状排列)、G 型 (嗅板横向或倾斜对称排列于一长嗅轴两侧) 和 H 型 (嗅板横向对称排列于一很长嗅轴两侧) (Yamamoto 1982)。

嗅囊表面的嗅上皮是由感觉上皮和非感觉上皮组成, 根据感觉上皮和非感觉上皮在嗅板上分布特征, 将嗅上皮分为 4 类: I 型 (除了外周侧, 全部为感觉上皮)、II 型 (嗅上皮独立排列于嗅板内侧, 中间隔为非感觉上皮)、III 型 (感觉上皮和非感觉上皮混合排列于嗅板表面)、IV 型 (感觉上皮呈分散的斑块状分布)

(Yamamoto 1982)。嗅上皮细胞主要由纤毛非感觉细胞 (ciliated non-sensory cell, CNC)、纤毛感觉细胞 (ciliated receptor cell, CR)、支持细胞 (supporting cell, SC)、黏液细胞 (mucous cell, MC) 和基细胞 (basal cell, BC) 组成 (Ramallo et al. 2017)。

鳊 (*Siniperca chuatsi*) 是我国特有的淡水名贵经济鱼类。鳊是典型的肉食性鱼类, 具有独特的摄食习性, 自开口期起, 终生以活鱼饵为食。目前关于鳊嗅觉感觉作用, 朱晓鸣等 (1991) 观察了鳊的摄食行为, 发现鳊可以通过嗅觉感知饵料鱼的存在, 并能判断其大致方位; 梁旭方 (1995) 通过摘除感觉器官来观察捕食行为, 认为鳊是视觉性鱼类; 杨秀平等 (1999) 观察了鳊嗅囊结构, 为 G 型, 其眼径大于嗅囊直径, 认为嗅囊属于不发达类型。在分子水平上, 鳊已鉴定有 152 个嗅觉受体 (olfactory receptor, OR) 基因, 包括 123 个功能基因和 29 个假基因 (Lv et al. 2019)。Liberles (2006) 在鱼类嗅囊中还发现了第二种嗅觉受体——微量胺受体 (trace amine-associated receptor, TAAR), 斑马鱼 (*Danio rerio*) TAAR13c (trace amine-associated receptor 13c) 对尸胺和腐胺具有高度亲和性 (Hussain et al.

2013)。鳃只食活饵的独特习性, 是否与其嗅囊中也存在微量胺受体, 能识别出死饵中的尸胺和腐胺, 进而拒绝摄食, 尚待研究。

本文采用组织切片和免疫组织化学方法以及扫描电镜和透射电镜全面观察了鳃嗅觉器官形态结构、嗅上皮的组织结构和早期发育, 进一步探讨嗅觉在其摄食习性中的生物学意义, 为鱼类摄食生物学提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 实验材料

鳃成鱼(15尾)购自上海市浦东新区临港新城古棕路农贸市场, 全长 25~30 cm。其中 5 尾用于组织学研究, 5 尾用于免疫组织化学分析, 其余 5 尾用于扫描电镜和透射电镜观察。

鳃鱼苗于 2021 年 5 月 5 日至 7 月 5 日采自上海市浦东新区孙农水产养殖场。将嗅囊早期发育分为 2 个阶段: 1~28 日龄, 每天采集 1 次; 29~55 日龄, 每 5 d 采集一次。每次随机取 10 尾, 进行嗅囊发育观察。

1.2 实验方法

1.2.1 组织学观察 成鱼用 MS-222 麻醉, 观察鼻孔的位置和形状, 之后剥去鼻孔周围部分皮肤, 暴露出嗅囊, 计数初级嗅板数量。解剖取出嗅囊, 用 Bouin 液固定 24 h。再经系列酒精脱水, 二甲苯透明, 石蜡包埋。用 Leica RM 2016 型切片机将嗅囊连续切片, 厚度约 6 μm , 分别 H.E 染色和 Masson 染色, 中性树胶封片, 置于光学显微镜下观察并拍照。

鳃仔幼鱼经 Bouin 液固定后, 经 EDTA 脱钙液脱钙, 然后通过一系列浓度递增的酒精脱水, 二甲苯透明并包埋于石蜡中。石蜡切片、常规 H.E 染色、封片并观察和拍照。

1.2.2 扫描电镜观察 成鱼用 MS-222 麻醉后, 解剖取出嗅囊, 将嗅囊用磷酸缓冲液(0.1 mol/L pH 7.0)冲洗后, 以 2.5%戊二醛固定, 梯度酒精脱水, 醋酸异戊酯置换, 临界点干燥、喷金, 在 PHILIPS XL 30 扫描电镜下观察拍照。

1.2.3 透射电镜观察 成鱼用 MS-222 麻醉后, 解剖取出嗅囊, 将嗅囊用磷酸缓冲液(0.1 mol/L pH 7.0)冲洗后, 以 2.5%戊二醛固定, 梯度酒精脱水, 纯丙酮处理, 用体积比为 3:1 的包埋剂与丙酮混合液处理样品。样品在 LEICA EM UC 7 型超薄切片机中切片, 切片经柠檬酸铅溶液和醋酸双氧铀 50%乙醇饱和溶液各染色 5~10 min, 在 JEM-1200EX 透射电镜下观察并拍照。

1.2.4 免疫组化 成鱼活体解剖取出嗅囊, 经生理盐水漂洗后, 放入 4%多聚甲醛(pH 7.2, 4 $^{\circ}\text{C}$)中固定, PBS 冲洗若干次, 酒精逐级脱水, 然后经二甲苯透明, 石蜡包埋切片, 厚度为 5~8 μm 。将切片上的组织与 G α O 抗体(Santa Cruz, 美国)和抗乙酰化的微管蛋白抗体(acetylated tubulin)(Santa Cruz, 美国)在潮湿室内常温孵育过夜(Belanger et al. 2003)。然后, 将切片在 PBS 中洗涤, 并与生物素标记的抗兔 IgG(1:1 000)孵育 45 min。使用 3, 3'-二甲氨基联苯胺四盐酸盐染色试剂盒显色, 苏木精复染, 封片并拍照。

2 结果与分析

2.1 鳃成鱼嗅觉器官的形态特征

鳃鼻孔位于头背部, 眼前方, 两侧各具前后 2 个鼻孔。前鼻孔为裂缝状, 后鼻孔为圆筒状, 前鼻孔和后鼻孔之间由皮瓣分开(图 1a)。嗅囊紧贴鼻腔底部, 由 16~20 个初级嗅板组成, 呈椭圆形的花环状。初级嗅板呈浆状, 远端部要较近端部粗厚并隆起, 侧连于嗅轴。前端初级嗅板较小, 横向或倾斜对称排列于嗅轴两侧, 后端较大, 嗅板沿嗅轴辐射状排列(图 1b), 为 G 型嗅囊。初级嗅板远端表面较为光滑, 中端和近端存在褶皱, 即为次级嗅板(图 1c)。

嗅板是由中央髓和两侧的嗅上皮构成, 中央髓由疏松的结缔组织和大量的毛细血管组成(图 1d)。在嗅上皮表面, 可以观察到纤毛的分布。嗅上皮由感觉区和非感觉区组成, 感觉区分布在初级嗅板中央或近端, 集中位于次级

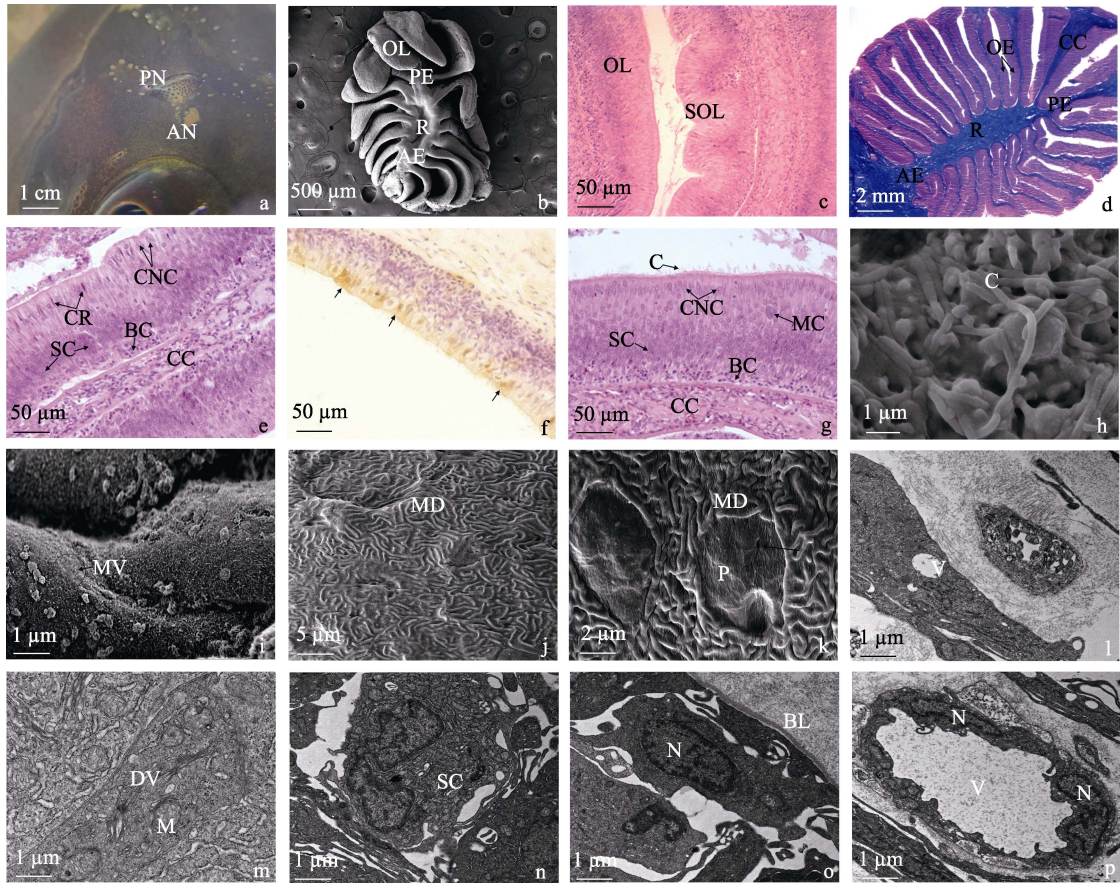


图 1 鳊成鱼嗅囊的外部特征以及不同种类嗅上皮细胞分布

Fig. 1 Outside characteristics of olfactory sac and distributions of different epithelial cells of olfactory epithelium in adult *Siniperca chuatsi*

a. 前后鼻孔; b. 嗅囊 (93 ×); c. 次级嗅板 (400 ×); d. 嗅囊纵切 (40 ×); e. 纤毛感觉区 (400 ×); f. 微绒毛细胞 (400 ×); g. 纤毛非感觉区 (400 ×); h. 嗅上皮感觉区 (50 000 ×); i. 微绒毛感觉区 (50 000 ×); j. 嗅上皮非感觉区 (10 000 ×); k. 黏液细胞 (20 000 ×); l. 纤毛感觉细胞局部结构 (5 000 ×); m. 纤毛非感觉细胞局部结构 (5 000 ×); n. 支持细胞局部结构 (5 000 ×); o. 基细胞局部结构 (5 000 ×); p. 黏液细胞局部结构 (5 000 ×)。

a. Anterior and posterior nostrils; b. Olfactory sac (93 ×); c. Secondary olfactory lamella (400 ×); d. Longitudinal incision of olfactory sac (40 ×); e. Cilia sensory area (400 ×); f. Microvilli cell (400 ×); g. Cilia non-sensory area (400 ×); h. Olfactory epithelium sensory area (50 000 ×); i. Microvilli sensory area (50 000 ×); j. Olfactory epithelium non-sensory area (10 000 ×); k. Mucous cell (20 000 ×); l. Local structure of cilia sensory cells (5 000 ×); m. Local structure of cilia non-sensory cells (5 000 ×); n. Local structure of supporting cells (5 000 ×); o. Local structure of basal cells (5 000 ×); p. Local structure of mucous cells (5 000 ×).

AE. 前端; AN. 前鼻孔; BC. 基细胞; BL. 基膜; C. 纤毛; CC. 中央髓; CNC. 纤毛非感觉细胞; CR. 纤毛感觉细胞; DV. 高尔基小泡; M. 线粒体; MC. 黏液细胞; MD. 微脊; MV. 微绒毛; N. 细胞核; OE. 嗅上皮; OL. 嗅板; P. 凹坑; PE. 后端; PN. 后鼻孔; R. 嗅轴; SC. 支持细胞; SOL. 次级嗅板; V. 小泡

AE. Anterior extremity; AN. Anterior nostrils; BC. Basal cell; BL. Basal lamina; C. Cilia; CC. Central core; CNC. Cilia non-sensory cell; CR. Cilia receptor cell; DV. Golgi vesicle; M. Mitochondria; MC. Mucous cell; MD. Microridge; MV. Microvilli; N. Nucleus; OE. Olfactory epithelium; OL. Olfactory lamella; P. Pit; PE. Posterior extremity; PN. Posterior nostrils; R. Raphe; SC. Supporting cell; SOL. Secondary olfactory lamella; V. Vesicle

嗅板上, 非感觉区分布在初级嗅板远端侧, 属于感觉上皮呈分散的斑块状分布的 IV 型嗅上皮。嗅上皮细胞分化明显, 细胞形态大小不一, 细胞种类主要包括纤毛感觉细胞、纤毛非感觉细胞、支持细胞和基细胞。感觉区表层主要分布着纤毛感觉细胞和纤毛非感觉细胞, 两者相间排列 (图 1e)。免疫组化结果显示, 微绒毛感觉细胞分布在嗅上皮感觉区表层, 分布较稀疏 (图 1f)。非感觉区表层主要分布着纤毛非感觉细胞, 存在少量的黏液细胞 (图 1g)。整个嗅上皮的中层为支持细胞, 基层为基细胞 (图 1e, g)。

在扫描电镜下, 感觉区表面存在大量纤毛覆盖, 纤毛感觉细胞树突末端膨大形成嗅节, 从嗅节处延伸出纤毛 (图 1h)。在次级嗅板表面, 存在微绒毛 (图 1i)。非感觉区表面存在凸起的微脊, 形成类似指纹状结构 (图 1j)。部分黏液细胞突起到嗅上皮微脊之间, 其开口呈现凹坑状 (图 1k)。

在透射电镜下, 纤毛感觉细胞呈长梭型, 电子密度较大, 细胞内部有较多的线粒体, 在线粒体周围存在空泡结构 (图 1l)。纤毛非感觉细胞体积较大, 呈梭形, 细胞内存在大量横向排列的高尔基体和线粒体 (图 1m)。支持细胞呈椭圆形或多边形, 其细胞多数排列在同一水平线上, 细胞核略小, 细胞内含有较多的溶酶体颗粒 (图 1n)。基细胞呈圆型或椭圆型, 细胞间充满结缔组织, 细胞底面贴近基膜, 电子密度较大 (图 1o)。黏液细胞呈椭圆型, 细胞内存在较大的空泡结构, 将细胞核挤压到细胞一侧 (图 1p)。

2.2 鳃嗅囊早期发育过程

7 日龄前, 鳃嗅基板较薄, 嗅上皮细胞松散排列 (图 2a)。7 日龄, 嗅基板增厚呈板状结构, 从头部前端两侧凹入, 形成嗅窝, 嗅上皮表面有纤毛 (图 2b)。10 日龄, 嗅基板继续凹入, 嗅窝内陷较深, 并向四周扩大 (图 2c)。随着嗅上皮的发育, 嗅腔沿前后轴变得窄而狭长。随后嗅囊开口的两侧相互愈合, 形成皮瓣,

将鼻孔分为前鼻孔和后鼻孔。鼻孔形成后, 嗅上皮主要在嗅囊基部发育。22 日龄, 嗅腔明显增大而狭长, 嗅上皮表面的纤毛清晰可见 (图 2d)。

26 日龄, 由嗅上皮和固有膜组成的黏膜从嗅囊基部向上隆起, 在嗅囊中部位形成第 1 对初级嗅板 (图 2e)。35 日龄, 嗅上皮已形成 4 对初级嗅板 (图 2f)。微管蛋白免疫组化结果显示, 初级嗅板表面纤毛较密集, 嗅板远端的纤毛较少 (图 2g)。55 日龄, 嗅腔明显增大, 嗅上皮已形成 8 对初级嗅板 (图 2h)。55 日龄前, 初级嗅板侧向平行排列, 表面较为光滑, 尚未观察到次级嗅板。

3 讨论

3.1 鳃成鱼嗅觉器官结构特征

嗅觉是鱼类摄食感觉器官的重要属性, 而大都数鱼类具有两个鼻孔, 少数鱼类只有一个鼻孔或没有鼻孔 (白音等 1990, 符浩 2013)。鳃左右两侧各 2 个鼻孔, 即前鼻孔和后鼻孔; 每侧的前后鼻孔紧密相连。鳃具有分离前鼻孔和后鼻孔的皮瓣, 避免因快速游动损伤嗅上皮。有研究表明, 皮瓣的缺失会导致嗅腔水流量的异常, 不利于感受周围水环境 (Hara 1994), 推测皮瓣可能具有实现水通过嗅腔的单向流动和增大嗅觉分子感受面积的作用。

本研究观察, 鳃含有 16~20 个初级嗅板, 初级嗅板横向或倾斜对称排列于嗅轴两侧, 后端初级嗅板沿嗅轴辐射状排列, 初级嗅板上的嗅上皮通过向内凹陷形成次级嗅板, 为 G 型嗅囊, 这与杨秀平等 (1999) 对鳃嗅囊类型的观察结果一致。嗅轴前端两侧嗅板较小, 中后端即靠近后鼻孔处最大, 且次级嗅板主要存在于中后部初级嗅板上。次级嗅板上纤毛感觉细胞较密集。推测前端初级嗅板更多起到了推进水流的作用, 中后端初级嗅板通过形成次级嗅板, 扩大了嗅上皮感受面积, 增强了嗅囊感受作用。

鳃嗅上皮感觉区主要分布在初级嗅板中央或近端, 非感觉区分布在初级嗅板远端侧, 这

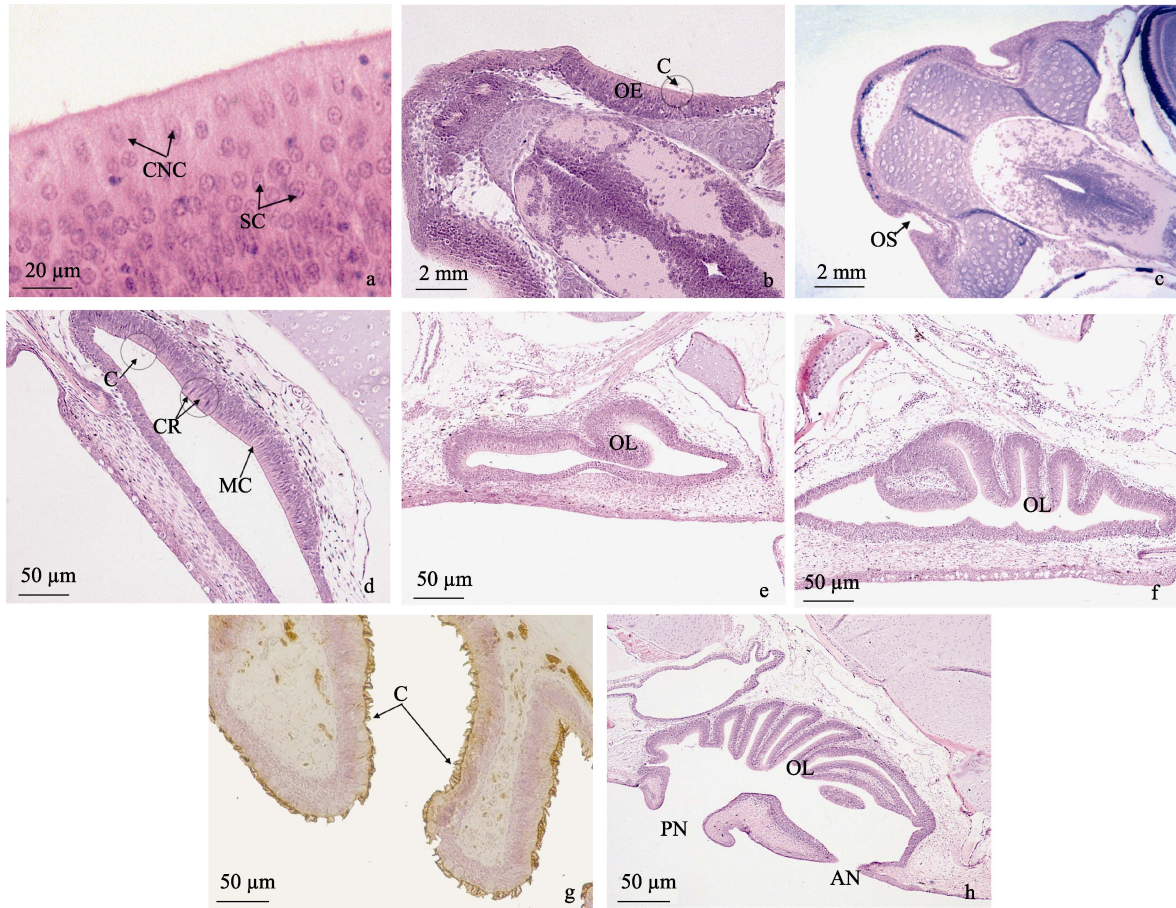


图2 鳃嗅囊的早期发育过程

Fig. 2 Developmental process of olfactory sac in early *Siniperca chuatsi*

a. 3日龄嗅上皮 (1000×); b. 7日龄嗅囊 (100×); c. 10日龄嗅囊 (40×); d. 22日龄嗅囊 (100×); e. 26日龄嗅囊 (40×); f. 35日龄嗅囊 (40×); g. 35日龄嗅板纤毛 (100×); h. 55日龄嗅囊 (40×)。

a. Olfactory epithelium of 3 days old (1 000 ×); b. Olfactory sac of 7 days old (100 ×); c. Olfactory sac of 10 days old (40 ×); d. Olfactory sac of 22 days old (100 ×); e. Olfactory sac of 26 days old (40 ×); f. Olfactory sac of 35 days old (40 ×); g. Olfactory cilia of 35 days old (100 ×); h. Olfactory sac of 55 days old (40 ×).

AN. 前鼻孔; C. 纤毛; CNC. 纤毛非感觉细胞; CR. 纤毛感觉细胞; MC. 黏液细胞; OE. 嗅上皮; OL. 嗅板; OS. 嗅囊; PN. 后鼻孔; SC. 支持细胞

AN. Anterior nostril; C. Cilia; CNC. Cilia non-sensory cell; CR. Cilia receptor cell; MC. Mucous cell; OE. Olfactory epithelium; OL. Olfactory lamella; OS. Olfactory sac; PN. Posterior nostril; SC Supporting cell

与杨秀平等 (1999) 对鳃感觉区与非感觉区的观察有所不同。Yamamoto (1982) 根据嗅上皮感觉区和非感觉区的分布特征, 将嗅上皮分为 4 类, 连续分布的 I 型和间隔分布的 II 型为嗅觉鱼类, 混合分布的 III 型和斑块状分布的 IV 型主要为依靠视觉器官摄食鱼类。鳃嗅上皮

属于斑块状分布的 IV 型, 推测其嗅觉能力弱于视觉。通常情况下, IV 型嗅上皮独立的感觉上皮呈斑块分布, 而鳃嗅觉感觉上皮主要分布在初级嗅板内侧的次级嗅板上, 当水流经过次级嗅板时, 可以更加有效地感受水中的化学物质。

免疫组化结果显示, 嗅上皮表面存在较多运动纤毛; 透射电镜下, 纤毛非感觉细胞内含大量线粒体, 可以通过纤毛的摆动形成不间断水流, 从而及时感受水体各类物质的刺激, 水动力机制属于纤毛摆动类型。

实验发现, 鳊嗅上皮分布有纤毛感觉细胞和微绒毛感觉细胞。多数研究表明, 纤毛感觉细胞和微绒毛感觉细胞是两种相对独立的感觉细胞 (Evans 1982)。纤毛感觉细胞可检测多种气味物质, 而微绒毛感觉细胞更多检测繁殖、领土防御等方面发挥重要作用的信息素, 两种感受细胞都对氨基酸很敏感 (Sato et al. 2001, Lipschitz et al. 2002)。

3.2 鳊嗅囊的早期发育

有研究表明, 硬骨鱼类嗅觉器官发育类型有两类: 嗅窝是由嗅基板内陷形成的 I 型和嗅窝由嗅基板加厚形成缝隙扩张形成的 II 型 (Breucker et al. 1979)。大多数鱼类, 如鲈鱼 (*Dicentrarchus labrax*) (Diaz et al. 2002)、哲罗鱼 (*Hucho taimen*) (王常安等 2017)、虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) (Evans 1982) 等, 其嗅觉器官发育属于 I 型, 只有极少数鱼类嗅觉器官发育为 II 型, 如青鱼 (*Mylopharyngodon piceus*) (王瑞霞 1982)。鳊嗅窝是由头部前端两侧嗅基板内陷扩展形成的, 嗅觉器官发育方式属于 I 型。

鳊出膜后, 嗅基板内陷加深, 嗅上皮表面存在纤毛, 说明此时嗅囊已开始功能化。22 日龄, 嗅腔明显增大; 26 日龄, 嗅黏膜从基底部向上轻微隆起形成第 1 对初级嗅板, 此后嗅囊不断发育, 嗅板数量随着鱼体的生长而增加; 55 日龄, 已形成 8 对初级嗅板, 缺乏次级嗅板。因此, 鳊早期主要通过增加初级嗅板的数量, 以此来增大嗅上皮的表面积, 从而提高嗅觉机能, 但此时次级嗅板尚未发育, 嗅觉感受能力仍不强。此结果与底栖鱼类如牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) (Kawamura et al. 2008) 和南方鲇 (*Silurus meridionalis*) (敖磊 2002) 有所不同, 牙鲆 25 日龄嗅囊已完全功能化, 南方鲇 4

日龄嗅囊已形成第一对初级嗅板。由此可见, 鳊嗅觉器官发育较缓慢, 是个长期渐进的过程。

除了嗅觉外, 视觉、侧线系统和味觉也与鱼类生活习性相关 (Kotrschal 2000, Mao et al. 2017, Caves et al. 2018)。有研究表明, 鳊 29 日龄视杆细胞明显增加, 鳊仔鱼开始由浮游生活过渡到底栖生活 (田文斐等 2012); 鳊 42 日龄视网膜成像变强 (张瑞祺等 2021a)。张瑞祺等 (2020, 2021b) 还观察到鳊颅部侧线管在 19 ~ 22 日龄期间建立完成, 后部侧线管在 23 ~ 58 日龄期间建立完成; 郝月月等 (2018) 发现, 鳊味蕾具有 3 种类型, 鳊 28 日龄味蕾发育完全。由此可见, 鳊嗅觉器官发育晚于其视觉、侧线系统和味觉器官, 推测嗅觉在鳊早期摄食过程中并不占主导地位。

参 考 文 献

- Belanger R M, Smith C M, Corkum L D, et al. 2003. Morphology and histochemistry of the peripheral olfactory organ in the round goby, *Neogobius melanostomus* (Teleostei: Gobiidae). *Journal of Morphology*, 257(1): 62–71.
- Breucker H, Zeiske E, Melinkat R. 1979. Development of the olfactory organ in the rainbow fish, *Nematocentris maccullochi* (Atheriniformes, Melanotaeniidae). *Cell and Tissue Research*, 200(1): 53–68.
- Caves E M, Brandley N C, Johnsen S. 2018. Visual acuity and the evolution of signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 3(5): 358–372.
- Diaz J P, M Prié-Granié, Blasco C, et al. 2002. Ultrastructural study of the olfactory organ in adult and developing European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Canadian Journal of Zoology*, 80(9): 1610–1622.
- Evans E W. 1982. Consequences of body size for fecundity in the predatory stinkbug, *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 75(4): 418–420.
- Hamdani E H, Døving K B. 2007. The functional organization of the fish olfactory system. *Progress in Neurobiology*, 82(2): 80–86.
- Hara T J. 1994. Olfaction and gustation in fish: an overview. *Acta*

- Physiologica Scandinavica, 152(2): 207–217.
- Hussain A, Saraiva L R, Ferrero D M, et al. 2013. High-affinity olfactory receptor for the death-associated odor cadaverine. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(48): 19579–19584.
- Kawamura G, Ishida K. 2008. Changes in sense organ morphology and behaviour with growth in the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51(2): 155–165.
- Kotrschal K. 2000. Taste (s) and olfaction (s) in fish: a review of specialized sub-systems and central integration. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*, 439(1): 178–180.
- Liberles S, Buck L. 2006. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium, *Nature*, 442(7103): 645–650.
- Lipschitz D L, Michel W C. 2002. Amino acid odorants stimulate microvillar sensory neurons. *Chemical Senses*, 27(3): 277–286.
- Lv L Y, Liang X F, He S. 2019. Genome-wide identification and characterization of olfactory receptor genes in Chinese Perch *Siniperca chuatsi*. *Genes*, 10(2): 178–194.
- Mao S, Asaoka R, Nakae M, et al. 2017. The lateral line system and its innervation in *Lateolabrax japonicus* (*Percoidei incertae sedis*) and two apogonids (Apogonidae), with special reference to superficial neuromasts (Teleostei: Percomorpha). *Ichthyological Research*, 64(3): 308–330.
- Ramallo M R, Morandini L, Birba A, et al. 2017. From molecule to behavior: Brain aromatase (cyp19a1b) characterization, expression analysis and its relation with social status and male agonistic behavior in a Neotropical cichlid fish. *Hormones and Behavior*, 89(2): 176–188.
- Sato K, Suzuki N. 2001. Whole-cell response characteristics of ciliated and microvillous olfactory receptor neurons to amino acids, pheromone candidates and urine in rainbow trout. *Chemical Senses*, 26(9): 1145–1156.
- Weltzien F A, Hoglund E, Hamdani E H, et al. 2003. Does the lateral bundle of the medial olfactory tract mediate reproductive behavior in male crucian carp? *Chemical Senses*, 28(4): 293–300.
- Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts // Hara T J. *Chemoreception in Fishes*. Amsterdam: Elsevier, 39–59.
- 敖磊. 2002. 南方鲇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, 1–48.
- 白音, 吉格米德. 1990. 内蒙古鳅科部分鱼类嗅觉器官的比较解剖. *内蒙古师范大学学报*, 3(2): 58–62.
- 陈星玉. 1998. 中国鲤科鱼类嗅觉器官的研究. *动物分类学报*, 13(2): 182–194.
- 符浩. 2013. 鲈形目和合鳃目几种鱼嗅觉器官形态学研究. 海口: 海南大学硕士论文, 4–72.
- 郝月月, 赵金良, 张瑞祺, 等. 2018. 鳊早期味蕾发育的组织学特征. *动物学杂志*, 53(5): 752–759.
- 梁旭方. 1995. 鳊捕食行为的研究. *海洋与湖沼*, 26(5): 119–125.
- 田文斐, 钟俊生, 钱叶洲, 等. 2012. 鳊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.
- 王常安, 李晋南, 王连生, 等. 2017. 哲罗鱼仔稚鱼嗅囊发育及其与摄食强度的关系. *大连海洋大学学报*, 32(1): 20–25.
- 王瑞霞. 1982. 青鱼的原始器官原基的形成和消化系统呼吸系统的发生. *水产学报*, 6(1): 77–83.
- 杨秀平, 谭细畅, 王永祥. 1999. 鳊嗅板的组织学研究. *华中农业大学学报*, 18(2): 169–172.
- 张瑞祺, 张炎, 赵金良. 2021a. 鳊视觉转变期视网膜感光细胞层的发育. *大连海洋大学学报*, 36(1): 110–117.
- 张瑞祺, 赵金良. 2021b. 鳊(*Siniperca chuatsi*)后部侧线系统胚后发育. *海洋与湖沼*, 52(1): 222–230.
- 张瑞祺, 赵金良, 郝月月, 等. 2020. 鳊颅部侧线系统的胚后发育. *南方水产科学*, 16(6): 57–66.
- 朱晓鸣, 芳榕乐. 1991. 鳊摄食机制的研究: 视觉和嗅觉在其摄食行为中的作用//胡传林. 保安湖渔业生态和渔业开发技术研究文集. 北京: 科学出版社, 140–143