

华中农业大学

博士学位论文

中华鲟感觉器官的早期发育及其行为机能研究

姓名：柴毅

申请学位级别：博士

专业：渔业资源

指导教师：谢从新;危起伟

20060401

华中农业大学学位论文独创性声明及使用授权书

学位论文 是否保密	否	如需保密, 解密时间	年 月 日
独创性声明 本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知, 除了文中特别加以标注和致谢的地方外, 论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果, 也不包含为获得华中农业大学或其他教育机构的学位或证书而使用过的材料, 指导教师对此进行了审定。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中做了明确的说明, 并表示了谢意。 研究生签名: 柴毅 时间: 2006 年 6 月 20 日			
学位论文使用授权书 本人完全了解“华中农业大学关于保存、使用学位论文的规定”, 即学生必须按照学校要求提交学位论文的印刷本和电子版本; 学校有权保留提交论文的印刷版和电子版, 并提供目录检索和阅览服务, 可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。本人同意华中农业大学可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。 注: 保密学位论文在解密后适用于本授权书。 学位论文作者签名: 柴毅 导师签名: 谢家荣 签名日期: 2006 年 6 月 20 日 签名日期: 2006 年 6 月 20 日			

注: 请将本表直接装订在学位论文的扉页和目录之间

摘 要

中华鲟 (*Acipenser sinensis* Gray) 属江海洄游性鱼类, 主要分布在我国东海、黄海、珠江和长江。珠江种群在春季繁殖, 数量稀少, 近乎绝迹; 长江种群秋季繁殖, 数量相对较多。1981 年长江葛洲坝水利工程的修建阻隔了中华鲟产卵洄游通道, 再加上过度捕捞和环境恶化的进一步影响, 中华鲟物种受到威胁。葛洲坝下中华鲟人工繁殖于 1983 年首次获得成功并延续至今。1988 年中华鲟被列为国家一级重点保护动物。1997 年我国开始进行中华鲟规模化养殖, 至今已建立了各年繁育的后备亲鱼梯队。到本世纪初, 关于中华鲟产卵群体的个体形态结构、繁殖生物学特性, 特别是葛洲坝下中华鲟产卵群体繁殖生态学和资源评估的研究, 取得了明显的进展。但有关中华鲟早期发育方面的报道还比较少, 其感觉器官的发育及其行为机能方面还未见报道。本课题围绕中华鲟感觉器官的发育及相应行为机能内容展开工作, 主要得到以下结果:

1. 中华鲟眼球内 2 日龄出现虹膜, 3 日龄出现视神经, 40 日龄时整个眼球发育完善。视网膜内 3 日龄出现高密度的视锥细胞, 9 日龄时出现视杆细胞, 至此视网膜典型十层结构发育完毕。随其发育, 视锥细胞密度不断降低, 视杆细胞密度不断增加, 神经节细胞密度不断降低, 外核层细胞核与视锥细胞的数量比 (O.N/C.) 及外核层细胞核与神经节细胞的数量比值 (O.N./G.) 均不断增大。最小分辨率由 4 日龄的 $64.2'$ 降低至 91 日龄的 $11.3'$ 。16 日龄时开始出现视网膜运动反应, 25 日龄时此运动反应显著。0~8 日龄阶段中华鲟仔鱼 100% 趋光, 9 日龄出现避光行为, 10 日龄时的趋光率降至 45%, 12 日龄时又有所回升, 为 51%, 到 17 日龄时又恢复到了 100% 趋光并保持不变。9 日龄-17 日龄是中华鲟视网膜结构和视觉特性发生明显变化的快速发育时期。这种变化与其从仔鱼浮游到幼鱼、成鱼底栖的生态迁移及捕食方式的变化相适应。

2. 中华鲟味蕾主要分布在须、上下唇、舌、上腭、鳃耙和咽部。须部味蕾最早发育, 紧接着下唇、上唇也出现味蕾, 咽部味蕾出现最迟。舌部味蕾数量最多, 鳃耙和咽部味蕾较少, 只有零星几个。食道未见有味蕾分布。须部味蕾主要集中在不靠近吻部腹面的一侧, 数量从基部往端处逐渐增多。口腔味蕾能辨别出正常饲料和奎宁的苦味, 对较软颗粒饲料有吞噬行为, 对糊状饲料吞入后又吐出。中华鲟 9 日龄时隆起第一个初级嗅板, 且数量不断增加, 30 日龄时嗅囊发育完善, 其中 12~25 日龄为快速增长阶段。中华鲟对远距离食物无趋近行为, 表明嗅觉这个远距离感觉器官在摄食行为中作用不大。

3. 中华鲟侧线系统分为头部侧线和躯干部侧线两大部分。中华鲟 12 日龄形成头部侧线, 18 日龄形成躯干部侧线。中华鲟对身体周围的振动刺激均没有主动攻击

行为，而是表现出警戒反应或者逃避反应。当振动刺激距离较近时，其反应是从振动源附近游开，进一步出现逃避行为反应。随着个体的发育及侧线系统的发育完善，中华鲟对不同部位振动刺激的反应率逐渐提高。其中头部上方的反应出现最早，最后是头部其它位置和躯干部其它位置。

4. 中华鲟 7 日龄时吻部腹面表皮开始下凹，具备陷器的雏形，主要集中在吻部腹面靠近中央的区域。12 日龄时吻部腹面开始呈现多个陷器聚集成簇，吻两侧及眼眶周围也出现零星陷器。中华鲟对放入水中的铁棒表现出强烈逃避行为，对玻璃棒则无反应。对新鲜活水蚯蚓表现出摄食行为，而对死水蚯蚓则无反应。说明中华鲟依靠陷器感觉饵料的生物电信号进行摄食。

关键词：中华鲟；发育；感觉器官；行为；机能；发生

Abstract

The Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis* Gray) is among the large anadromous species that involves riverine spawning migration. It lives mainly in the East China Sea, Yellow Sea, Pearl River and Yangtze. Spawning timing of the Pearl River population is in the spring and in the fall of the Yangtze River population. The Pearl River population is likely extirpated due to overfishing and habitat modification. The spawning run of the Yangtze River population was blocked and the population greatly reduced by the construction of Gezhouba Dam in 1981. Because of the overfishing and other environmental stressor, the Chinese sturgeon has become endangered. The artificial spawning below the Gezhouba Dam was succeeded in 1983 for the first time and has been continued since then. The fish was listed in the National Class I Protected Animals in 1988. In 1997, the aquaculture on large scale began in China and since then the offspring at different ages have been grown. By the beginning of this century, great progress had been made in the fields of morphology, reproductive biology and, especially, reproductive ecology and stock assessment of the spawning population below the Gezhouba Dam. Knowledge of the early ontogenesis, especially sense organs development and their behaviour function remains rare yet. The author studied the development of sense organs and the behaviour functions of Chinese sturgeon. Conclusions from the studies are as follows:

1. The eyeball of 2 d.p.h. (days post hatch) had iris and vision nerve appeared at 3 d.p.h.. At 40 d.p.h., the eyeball was developed completely. At hatching, larvae exhibited an undifferentiated retina. The retina of 3 d.p.h. had cones (C) at high density. The rods appeared at 9 d.p.h., and it is assumed that at this time the visual system was developed completely. The density of cones (C) and ganglion cells (G) decreased with proceeding development, while the density of the rods (R) gradually increased. The ratio of nuclei of the outer nuclear layer to ganglion cells (ON/G) per 100 μ m increased, and so did the ratio of nuclei of the outer nuclear layer to cones (ON/C). The minimum separable angle (α) decreased from 64.2' of 4 d.p.h. to 11.3' of 91 d.p.h.. Retinomotor responses first occurred at 16 d.p.h. and became remarkable at 25 d.p.h.. All of the larvae preferred illumination from 0 to 8 d.p.h.. The phototactic ratio decreased to 45 percent at 10 d.p.h.. and began to increase to 51 percent at 12 d.p.h.. Till 17 d.p.h., the ratio came back to 100 percent and remained it. The investigation showed that the structure of the retina changes rapidly from 9 to 17 d.p.h., which is a transitional period of the

development of the visual characteristics. These changes in visual structure of Chinese sturgeon are adaptive needs to in agreement with the feeding requirements and the connected ecological shift from surface to benthic habitats.

2. There were taste buds in barbel, upper and lower lips, tongue, palate, gillrakers and pharynx. Taste buds first occurred in barbel and then in lower lip and upper lip, and last in pharynx. Number of taste buds in tongue was most and lest in gillrakers and pharynx and none in esophagus. Taste buds in barbel centralized in one side that not close to venter of rostral. And the number became less from the basal to the end. Taste buds in pharynx could distinguish normal feed or not. The first primary olfactory lamellae developed at 9 d.p.h. and the number increased continually. Olfactory sacs were developed completely at 30 d.p.h.. The developing stage of 12 to 25 d.p.h. was greatly. Chinese sturgeon didn't show any tropism to far feed. It showed that olfaction is not so important in feeding.

3. There were two kind of lateral lin in Chinese sturgeon, one in head and the other in trunk. Lateral line in head was developed completely at 12 d.p.h., and that in trunk was at 18 d.p.h.. The response to stimuli of the larvae is to escape not attack. When the vibrating stimuli was so near to its body, it swam away from the stimuli and escape. Ratio of response to stimuli increased with developing. The response above the head occurred firstly and that in other regions of the head and trunk was occurred lastly.

4. The rudiment of pit organ in rostral were developed at 7 d.p.h.. They centralized in midsection of venter rostral. Several pit organs were collected into cluster in venter rostral at 12 d.p.h.. Then few pit organ appeared in lateral rostral and around the eyes. It was obvious response to escape from pontil for Chinese sturgeon. There was no response to the vitreous. The fish fed live oligochaeta instead the dead. It showed that Chinese sturgeon depended on pit organ to sense bioelectricity to feed.

Key words: *Acipenser sinensis*, development, sense organ, behaviour, function, ontogeny

第一章 文献综述

1 鱼类早期生活史研究进展

鱼类早期发育阶段,即鱼类早期生活史(early life history of fish, ELHF)阶段,指的是鱼类生活史中成活率最低的卵、仔鱼和稚鱼三个发育期(殷名称, 1993)。这是一个个体在形态、生态、行为和栖息地选择等方面动态变化的过程。同时这也是一个高死亡率发生的时期,通常在自然条件下不到 1% 的鱼苗能渡过这一关。鱼类早期生活史的研究是鱼类自然资源繁殖保护和养殖业苗种培育的基础。20 世纪 60 年代以来,围绕着决定鱼类早期存活的生态因子所展开的研究,在国际上受到广泛重视,现已发展成为水产科学的一个崭新领域。殷名称(1991)曾有综述报道这一领域的主要研究内容与其进展。在此基础上,作者重点查阅了自 1991 年以来有关鱼类早期发育学的研究内容,现将其概述如下。

1.1 早期生活史阶段的划分

鱼类的生活史是指精卵结合直至衰老死亡的整个生命过程,亦称生命周期。鱼类的生活史可以划分为若干个不同的发育期。鱼类早期生活史阶段是一个在形态上和生理上变化都非常大的时期,因此不论是内在和外在都有明显的阶段特征。现在最普遍的分期方法即胚胎期、仔鱼期、稚鱼期三个阶段,以占鱼类绝大多数的卵生硬骨鱼类为例,简介如下。

胚胎(embryo)期 当精子进入卵膜孔,精卵完成结合过程,即标志着胚胎期的开始。此期特点是仔胚发育仅限于卵膜内,因此亦称卵发育期。仔胚发育所需营养完全依靠卵黄,与环境联系方式主要和呼吸及敌害掠食相关。

仔鱼(larva)期 仔胚孵化出膜,便进入仔鱼期。初孵仔鱼身体透明,血液常无色素,眼色素部分形成或未形成,各鳍呈薄膜状、无鳍条,口和消化道发育不完全,有一个大的卵黄囊作为营养来源。这个阶段,又特称为卵黄囊期仔鱼(yolk-sac larva),亦可称为前期仔鱼(pre-larva)。此期与环境联系方式,仍以呼吸和防御敌害掠食为主。和胚胎期不同的是,卵黄囊期仔鱼开始具有避敌能力和行为特征。此后,随着仔鱼的进一步发育,眼、鳍、口和消化道功能逐步形成,鳃发育开始,巡游模式建立,仔鱼开始转向外界摄食。此期仔鱼一般均营浮游生活方式,与浮游生物生活在同一水层,溶氧条件获得改善,与外界联系方式逐步转向以营养和御敌为主。

稚鱼(juvenile)期 当仔鱼发育到身体透明、血液无色素等仔鱼期特征消失,各鳍鳍条初步形成,特别是鳞片形成过程开始,便是进入稚鱼期的标志。早期稚鱼

一般仍营浮游生活方式, 到后期才转向各类群自己固有的生活方式。此期与外界的联系方式以营养和御敌为主。

各国学者在划分鱼类早期生活史的阶段上标准各异, 但基本上是卵(胚胎)、仔鱼、稚鱼三个阶段, 以下概括了几个常见划分早期生活史阶段的基本观点。

一种观点以孵化作为区分胚胎和仔鱼的界限, 将“孵化出膜”看作是一重大事件, 着重强调了胚胎从卵中出膜这个环节。认为出膜前后有本质上的差别, 出膜前没有任何的主动行为特征, 出膜后尽管还是内营养, 但是已经具备了主动行为的能力。早期的研究者大多主张或接受这种划分方法, 在这一方法之中, 有些学者将孵化前通称为卵(egg), 也有些通称为胚胎(embryo), 还有些学者又将孵化前细分为卵和胚胎两个时期。同时将出膜后的仔鱼也细分为前期仔鱼(pre-larva)、卵黄囊仔鱼(yolk-sac larva)、早期仔鱼(early-stage larva)、初期仔鱼、中期仔鱼以及后期仔鱼(post-larva)、晚期仔鱼(late-stage larva)和变态仔鱼(transformation larva)。

另一种观点以开口摄食作为区分胚胎和仔鱼的界限, 强调了开口摄食这一环节, 认为开口摄食主动地索取营养在其生活史中有极其重要的意义, 而将孵化作为一个相对不重要的过程, 并认为鱼类从内源性营养到外源性营养这个过程要克服机体发育上的重大障碍。将“开口摄食”以前通称为“胚胎”, 这一方法较前者简化了许多, 欧美学者自上世纪 70 年代以后, 大多采用了这种方法, 同时为了区分孵化前后的胚胎, 提出了自由胚(eleutheroembryo & free living embryo)的概念, 即在孵化出膜后, 开口摄食以前, 这一时期可以主动运动的胚胎称为自由胚。

另外仔鱼期与稚鱼期的区分相对胚胎期与仔鱼期的区分要简单的多, 在学术上也不存在重大的分歧。一般以鳞片的出现作为划分仔鱼和稚鱼的重要特征, 稚鱼期是体形迅速趋近成鱼的时期, 消化器官不仅在质上向成鱼的基本类型发育, 而且, 胃、肠、幽门垂等也均达到了“种”所固有的类型和数量, 鳞片完全和变态完成标志着稚鱼期的结束, 这一时期还有一个显著的特征就是集群明显增强。对于无鳞鱼类, 不能完全采用有鳞鱼类的分期标准, 可以参照该标准进行具体分期。

1.2 卵的质量与发育异常

卵的质量是早期发育成功的关键之一。卵的质量变动有多种表现形式, 以卵的活性最为重要, 其常随排卵后在鱼体内停留时间延长而下降。据报道, 发情后的华鳊(*Sarcocheilichthys sinensis sinensis* Blecker)若不及时捕捉雌鱼挤卵, 则其有可能在水族箱自行产卵或滞留在体内造成卵过熟, 活性即明显下降(宋天祥, 1996)。雌体所产卵的大小和所含营养成分, 也是卵的质量指标之一。卵的大小和繁殖力一般倾向于负相关, 鱼卵的最适大小, 往往是种适应环境, 在后代数量和遭受饥饿和敌害危险之间取得平衡的结果。卵的营养成分主要是脂肪和蛋白质, 鲑鳟鱼类的卵含有一种重要成分——类胡萝卜素, 对仔鱼发育、变态都有重要作用, 当其含量超过临界浓度时, 孵化率即很高。

绝大多数鱼类的受精作用在体外水环境中完成,精卵遇合即为受精卵。根据卵内胚胎的发育循序和形态特点,发育生物学通常将卵的发育过程划分为许多期相,这些发育期相在不同的鱼类往往有所变动,但大致都符合“卵裂—胚体形成—器官分化—孵出”这样一个基本顺序。近年来,有关如何提高孵化率有很多报道。杨再福(2000)使用混合稀土-常乐益植素(Cl^{-1})溶液提高草鱼孵化率 13%-25%;在 La^{3+} (属稀土)对青虾(*Macrobrachium nipponense*) 卵子孵化出蚤状幼体的试验中,通过对 La^{3+} 的吸收,卵子孵化率提高了 22.8%-27.7%。使用的稀土溶液必须在最佳浓度范围内,否则将导致卵的发育异常,降低孵化率。此外,一些水环境因素如盐度、溶氧、水温也会影响卵的发育。刘锡胤(2000)发现,在淡水中发育至原肠后期的大银鱼(*Protosalanx hyalocranius*) 受精卵,能够在 20%以下盐度的咸水中发育并孵出仔鱼,但孵化率随盐度的升高而下降,在 25%的盐度下只发育至视泡出现即全部死掉;随着盐度的递增,孵出的仔鱼畸形率也逐渐上升,20%盐度孵出的畸形率高达 100%;15%盐度孵出仔鱼的畸形率为 55.5%。水霉病对鱼卵的侵害也比较严重,据报道,在大银鱼卵水霉病发生后,甲醛、双氧水、强力霉素、痢特灵及氯霉素均具有较好的抑菌作用,尤其是甲醛和强力霉素。但从孵化率来看,痢特灵组和氯霉素组较高(杨彩根,2000)。王云龙(1999)应用模拟实验方法,对疏浚作业后长江口悬浮物和溶出 Zn^{2+} 对中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*) 产卵率和早期发育的影响进行了研究。

1.3 仔鱼死亡率和饥饿关系

正值开口或摄食不久的仔鱼,抗病力弱,极易出现骤然大批死亡,该时期称为敏感期。许多鱼类的仔鱼在敏感期发生大量死亡的原因,主要是由于饵料与仔鱼食性不相适应、不适口或供应不足所造成的(宋昭彬,1998;熊传喜和谢从新,1995)。不可逆点(PNR)可以从生态学的角度测定仔鱼耐受饥饿的能力。不可逆点是仔鱼耐受饥饿的时间临界点,仔鱼饥饿到该点时,尽管还能活一段时间,但已虚弱得不可能恢复摄食能力(殷名称,1993)。可见,饥饿是该时期仔鱼高死亡率的主要原因。

仔鱼饥饿的研究不仅作为仔鱼生态研究中的一个重要内容受到重视,同时也可对生产起直接指导作用。如海水仔鱼饥饿研究可指导海洋资源调查。随温度的升高,鳊(*Siniperca chuatsi* Basilewsky) 仔鱼的饥饿耐力也显著提高,但超过 28℃后,仔鱼对饥饿耐受力急剧下降,25℃时对饥饿的耐受力最高(张晓华,2000)。有关早期仔鱼在持续饥饿状态下对环境因子的耐受力研究很少,北海鲱(*Clupea pallasii*) 和鳕(*Gadus macrocephalus*) 该方面的研究(Yin & Blaxter, 1987) 以及在饥饿状态下鳕鱼仔鱼的浮力变化(Ehrlich, 1974; Blaxter & Ehrlich, 1974) 均有所报道。鲍宝龙(1997)对真鲷(*Pagrosomus major*) 早期仔鱼在持续饥饿下高温、低盐耐力和浮力的测试对真鲷鱼种培育和野外仔鱼资源调查有一定意义,同时也可了解早期仔鱼在水层中的分布机制。另外还发现,完成外源性摄食的卵黄囊期仔鱼,其平均巡游

速度一般大于同期饥饿仔鱼在饥饿期的高峰值, 而其最大巡游速度仍低于同期饥饿仔鱼在饥饿期的高峰值, 充分显示饥饿对仔鱼巡游活动的影响程度, 在卵黄囊耗尽前后, 仍不能建立外源性摄食的仔鱼, 其巡游速度有增快的倾向(殷名称, 1989)。

饥饿作为一种非正常生理状态, 是仔稚鱼死亡的主要原因之一, 越来越受到人们的注意, 围绕饥饿仔稚鱼的形态、行为、生态、生理和生物化学所作的研究与摄食仔稚鱼相比较, 有助于解释仔稚鱼生命现象的本质, 特别对准确评价自然种群补充量有重要意义。目前, 在养殖实践中测定仔稚鱼初次摄食时间和食物种类以及 PNR 点, 对仔稚鱼培育具有重要指导作用。

1.4 开口饵料的最佳配合

仔鱼的开口摄食阶段是影响其成活率的关键时期, 这一期间的饵料选择和投喂技术是长期以来水产养殖苗种繁育科研领域的重点。从商业角度讲, 规模化养殖中必须使用人工饲料, 在食性驯化转化过程中, 饵料的适口性和可得性至关重要。近年来, 有关微型饵料的报道很多。微型饵料的生产最早应用于虾苗培育, 经试验发现, 对虾微型饵料具有良好的育苗效果, 完全可以代替通常苗期所用的常规饵料, 并且可降低育苗成本, 提高出苗量和简化育苗工艺。有关微型饵料诱食效果的研究也有不少报道(戴贤君, 2000)。

随着集约化、工厂化水产养殖业的发展, 鱼虾的养殖密度大幅度增加并大量投喂配合饵料, 在饵料的基本营养指标如蛋白质、能量等满足需要的前提下, 添加剂对配合饵料的质量起着关键作用。除营养型添加剂, 如氨基酸、维生素、矿物元素等之外, 非营养型添加剂如促生长剂、诱食剂、粘合剂、着色剂、保健剂等的研究和使用也很普遍。如在饵料中添加维生素 C 可增强鱼虾对各种应激现象的适应性, 提高免疫力并且提高受精率(张超, 1996)。有研究表明在配合饲料中添加光合细菌对对虾(*Penaeus orientalis*)有明显的促生长作用(陈强, 1996)。868 细菌的发酵产物作为大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*)、鲈鱼(*Lateolabrax japonicus*)、甲鱼(*Trionyx sinensis*)、鳗鲡(*Plotosus anguillaris*)、白鲟(*Colossoma brachypomum*)和罗非鱼(*Tilapia mossambica*)的饵料添加剂使用, 发现不但具有增产和提高成活率的作用, 而且具有改善品质的功能(郑永标, 2000; 朱丹和江枝和, 1998)。此外, 针对配合饲料中营养物质消化不彻底, 酶制剂在饵料中也广泛使用。酶制剂是高效生物催化剂, 具有提高饲料利用率、消除抗营养因子、提高功能生长速度等作用, 且无不良残留。酶制剂在水产养殖中报道还不太多。据报道, 酶制剂可以提高罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)产量(李其才等, 1997)。刘文斌(1999)发现, 饲料中添加酶制剂可提高异育银鲫(allogynogenetic silver crucian carp)的消化率、饲料利用率和增重率, 另外也可促进中华鳖(*Pelodiscus sinensis*)的生长和其它生产性能的提高。另外, 添加复合酶制剂的饵料投喂鲤鱼(*Cyprinus carpio*), 对其增重、饵料系数有显著影响。而对摄食量和运输成活率没有影响(周小秋和王若军, 2001)。

也应当指出,一些饲料厂家为了降低鱼饵料的生产成本,非法追求暴利,在鱼饵料中大量添加激素和抗生素,给鱼的免疫、疾病等带来很大的负作用,对人体健康也有一定危害(霍仟祥和李培高,2001)。

为了预防或治疗疾病,可在鱼虾饵料中添加保健型的药物。在鱼虾饵料中添加中草药已不少见,例如在对虾、尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)饵料中添加促生长剂有显著促生长效果(王盛伦等,1988;徐家敏等,1988)。据报道,在草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)苗开口阶段采用特异化饵料进行接种草鱼出血病疫苗试验,可使草鱼对呼肠孤病毒的免疫保护力达到90-100%(戚少燕,2000)。

1.5 生长和日轮

研究鱼类的年轮和生长,是研究鱼类生活习性的重要组成部分,能为科学养鱼和合理捕捞提供理论依据,在科学理论上和生产实践上都有重要的意义。

首先可以掌握鱼类的生长规律,可确定鱼生长最快的时期。在人工养殖鱼类时,若饲养期超过了生长迅速期,则鱼体消耗饵料量大且生长缓慢,在生产上是不经济的。因此在进行鱼类引种驯化时,必须先了解其年龄和生长规律,才能考虑是否引种驯化,以获得较好的经济效益。其次通过分析某种鱼历年鱼群的年龄组成以及生长速度的资料,能够清楚地了解各世代数量的消长情况,以作为预测资源数量变动的主要依据。可以大体找出这些鱼的最适自然环境条件,进而预测某一世代的鱼在今后几年中产量的大概情况。再次可以根据捕获鱼类的年龄组成分析,判断渔获量对资源的影响。对于一些年龄组成比较复杂的鱼类,当它们的渔获物中低龄鱼比重增加时,即表明捕捞过度,反之,高龄鱼比重过大,则说明资源利用不足。而年龄组成比较简单的鱼,当低龄鱼的比例减少时,则表明资源受到影响,应该补充群体数量的不足。最后,通过产卵群体的年龄组成分析,可进一步分析产卵群体的类型。某些鱼的不同种族,其分布区域、产卵季节等有许多不同之处,而且在产卵群体的年龄组成上也有差异,因此,年龄组成也是鉴别种族的重要参考依据。

自Pannella(1971)首次引入鱼类日龄的概念以及Brothers等(1976)首次应用鱼类耳石鉴定鱼类幼体的日龄以来,鱼类耳石日轮的观察、日龄的鉴定已成为鱼类生物、生态研究中越来越重要的方法和手段。国外已有许多学者对多种鱼类进行了耳石日轮的研究,许多学者使用光学显微镜在实验室中饲养的鱼类仔鱼耳石上观察到并证实了日轮的形成(董双林和王志余,1988;Jones,1986),而对野外采集的鱼类标本,特别是仔、稚鱼阶段以后的日龄研究以及应用电子显微镜进行观察的则较少。在我国,有关鱼类日龄的研究也有不少报道,董双林等(1989)在饲养的鲤鱼仔、稚、幼鱼耳石上观察到了日轮;陈卫忠(1990)对野外采集的鲢的日龄与生长也作了相关报道;另外,白仔鳊幼鳊耳石也有所报道,对鳊苗开发利用和鳊苗养殖具有重要的参考价值(李勃等,1992)。李城华等(1993)分别在实验室内饲养和野外采集的梭鱼(*Liza haematochila*)仔鱼的耳石上观察到了相似的日生长轮。陈卫

忠和李长松(1996)用扫描电镜对鲐(*Pneumatophorus japonicus*)幼鱼耳石标本作了研究;解玉浩等(1995;1999)分别研究了鳙(*Aristichthys nobilis*)仔鱼耳石的日轮与生长以及饥饿和光照对耳石沉积和日轮形成的影响。耳石日轮生长的研究,可为更精细地研究鱼类的生长、生命史和种群生态学特征等提供新的途径,故该研究不仅具有一定的理论意义,而且也有广泛的应用价值。

1.6 疾病的防治

苗种发病高峰期主要集中在仔鱼进入稚鱼的敏感期,依病因可以分为细菌性、真菌性、寄生虫以及环境因素和生物敌害几类,主要是寄生性疾病。张繁荣等(2000)对家鱼初孵仔鱼车轮病爆发原因作了分析。近年来,随着养殖鲟鱼业的兴起,有关鲟鱼多种疾病防治的报道也有很多。潘连德(2000)对鲟鱼(*Acipenser*)非寄生性疾病的诊断与控制做了研究。在预防疾病方面,免疫激活剂的应用具有现实意义,主要是通过激活鱼类自身的非特异性免疫能力,增强各种养殖鱼类对各种疾病的抵抗力。另外,在应用疫苗浸泡草鱼受精卵的免疫效果的研究中,发现其免疫效果显著,且对草鱼冬片鱼种防治出血病有一定效果,而且对草鱼“老三病”也有一定的防治效果(江谋臣,1994)。

鱼类早期生活史的研究是我国鱼类学研究的薄弱环节,近年来虽然开始较多地注意到了仔稚鱼生物学和生态学的研究,但大量工作局限于形态、生活习性和分类方面的描述,这些工作对我国的鱼类学研究以及淡水鱼类养殖起到积极的推动作用。由于过去工作的局限性和研究手段较陈旧落后,即使在生产经验比较丰富的淡水养殖鱼类苗种培养方面,也缺少系统的基础理论来进一步指导和推动生产的发展,如引发苗种培育期间高死亡率的原因及其预防措施仍是生产实践中迫切需要解决的问题。因此,有必要吸收国外有关的先进理论、技术和方法,密切结合我国渔业生产实际,深入系统地开展鱼类早期生活史的研究。

2 鱼类行为学研究进展

鱼类行为学的研究从 20 世纪初期开始就有报道,但直到 20 世纪中叶才引起足够的重视,而且在这一时期主要是为了适应渔业捕捞的需要,大多研究与捕捞有关的行为学问题(何大仁和蔡厚才,1998)。1957 年在前联邦德国的汉堡、1963 年在英国伦敦、1970 年在冰岛召开的三次世界性渔具会议都有专门讨论鱼类行为和捕捞技术、设备的论文,并强调鱼类行为研究工作是渔具设计的重要依据。FAO(联合国粮农组织)于 1967 年在挪威卑尔根召开了鱼类行为和渔具渔法的国际会议。1977 年国际水生生物管理中心(ICLARM)在意大利召开的会议上专题讨论了鱼类行为以及捕捞业、养殖业的关系,首次将鱼类行为学在水产养殖中的应用与在捕捞业中的应用放在了同等重要的位置。1992 年国际海洋理事会(ICES)在挪威召开了规模较大的与捕捞有关的鱼类行为学学术会议,会上强调了在渔业选择性捕捞、渔业资源评估和管理等方面应用鱼类行为学知识的必要性。现在,鱼类行为学这门科学已经成为捕捞和增殖鱼类的重要理论基础,同时与渔业资源的保护和管理也有着密切的关系。

鱼类行为学的研究对捕捞业的发展起了巨大的推动作用,随着鱼类设施养殖业的发展,设施中鱼的行为研究能为养殖提供重要信息和指导。鱼类行为学是一门古老而年轻的科学,在动物行为进化上和渔业生产发展中均具有重要意义。近年来随着渔业生产的发展、改进和提高旧生产技术,探讨新技术的应用,将来海洋养殖农牧化中对鱼类行为的控制,在水利建设、农业灌溉用水及水域环境污染中鱼类行为的变化与控制,这些都与鱼类行为学的研究紧密相关,因此,鱼类行为学的研究也逐渐被人们所认识,而且研究的成果也越来越多地应用于生产。

2.1 鱼类行为学研究内容

全世界共计有现存鱼类 22,000 余种,从沙漠中季节性的水坑到浩瀚的海洋;从海拔 5000 米以上的青藏高原到深壑的海沟;从温泉到 0℃ 以下的南极水域都发现有鱼类的生存。鱼类的行为在它们如此高的生存能力和环境之间表演着重要的角色,行为的可塑性是它们能够成功生存的关键之一。从这一点就足以看出研究鱼类行为的意义所在。

鱼类行为学与鱼类生态学、鱼类生理学、水产学等有着密切的关系,其具体研究内容应该包括如下几个方面。

2.1.1 鱼类行为的生理机制

主要研究鱼类行为的感觉生理基础,神经系统和内分泌系统对行为的影响。如视觉、嗅觉、侧线等在行为中的作用,听觉系统对声音的探测和破译等(何大仁,1985;何大仁和蔡厚才,1994;单保党和何大仁,1997;Abu-Gideiri,1966;Champalbert

et al., 1992a, 1992b; Dale, 1980; Devitsina, 1999; Guthrie, 1986; Hasler & Scholz, 1983; Kasumyan & Kazhlayev, 1993a, 1993b, 1993c, 1999; Lythgoe, 1980; Northcote, 1978; Sillman *et al.*, 1990)。

较早的动物行为学家认识到了感觉输入对行为的重要性, 并通过大量的实验来证实是某一刺激引发了某种行为 (Abu-Gideiri, 1966)。现在已知道了许多关于感觉器官和感觉分析是如何判别来自于其它鱼或周围环境中的信息 (Jonsson, 1980)。从环境中得来的声音、光照、水流等刺激通过大量的多功能的神经丘细胞和神经末梢传感变换为神经信息, 对于一些复杂的和大量的信息则在感觉器官中通过过滤和分析处理, 然后再送入中枢神经系统 (CNS) 做进一步的综合信号加工处理, 在加入主观动机的调和以后, 鱼类的行为决定便迅速地做出 (Peter, 1979)。

2.1.2 鱼类行为的遗传与进化

主要研究鱼类的遗传基础和进化史, 探讨基因与行为的表达之间的联系, 不同个体间基因与行为的差异性。研究行为的生物学意义, 探讨其对环境的适应性 (Brannon, 1987; Huntingford, 1986; Keenleyside, 1979; Klar *et al.*, 1979; Moser *et al.*, 1984; Noakes, 1986; Simon, 1997)。

行为的遗传性是人们所熟知的, 但几乎还没有发现动物的行为像酶甚至是显性表达的结构特征那样与基因有直接的、一一对应的关系 (Dawkins, 1982; Thomson, 1984)。行为不应被认为只是肌肉、腺体和神经细胞的简单模式输出过程, 行为学的研究应包括原因、功能、个体发育和进化等方面 (Peter, 1979)。

2.1.3 鱼类行为的动机与发育

研究鱼类在不同的场合对某一刺激有不同的反应的原因, 这不仅仅是生理学上的问题, 有人认为动物从生理学上的感觉所表现出的整个行为活动都是为了满足生存的需要, 这就是行为的动机问题 (Colgan, 1986; Huntingford, 1986; Konstantinov & Zdancovich, 1993)。

鱼类的行为从胚胎在卵囊中的第一次肌肉搐动, 到开口摄食、逃避敌害的追食、栖息地的选择、洄游, 以致性成熟鱼的竞争行为、性行为和护幼行为等, 有一个完整的成长步骤, 这就是行为的发育。鱼类行为的发育面对环境有稳定性的一面, 也有可塑性的一面 (Keenleyside, 1979)。另外, 在行为发育过程中还有先天行为和后天学习行为。

2.1.4 鱼类行为生态学

行为生态学是一门行为学 (Ethology) 和生态学 (Ecology) 的交叉学科, 主要是研究生态学中的行为机制、动物行为的生态学意义和进化意义, 在理论及方法论方面是动物行为学中发展最快、最为活跃的一个领域 (尚玉昌, 1999)。国际行为生态学杂志《Behavioral Ecology》则解释为: 用生态学过程和进化过程解释行为类型

和进化意义,用行为学过程预测生态类型,比较分析与环境关联的行为。

鱼类行为生态学研究领域主要涉及为了生存和繁衍的适应性行为 (Godin, 1997)。包括鱼类的洄游、栖息地的选择、领地行为、索饵行为的机制和策略、食性的选择、逃避和侦探敌害、交配行为和性比、护幼行为等内容 (刘晓春等, 1993; 殷名称, 1989; Kauffman *et al.*, 1979; McCabe *et al.*, 1993)。行为生态学是一门新兴的学科,它与姐妹学科社会生物学 (sociobiology) 一道,后者是研究引起社会行为进化的因素,近 20 年来行为学的研究注入了许多新鲜的概念和动力 (Godin, 1997)。

2.1.5 鱼类行为的应用

此方向研究将鱼类的行为特征应用于渔业实践中的途径,如行为特征与捕捞方法、行为特征与渔业资源管理、行为特征与养殖技术的改进等方面 (何大仁和蔡厚才, 1994; 梁旭方等, 1995; Bugrov & Muraviev, 1993; Cushing, 1981; Wardle, 1983)。

2.2 鱼类行为学研究现状及进展

近年来随着渔业生产的不断发展,以及现代科学技术的日益发达,为研究鱼类的行为提供了必不可少的条件,有关鱼类行为学的研究也逐渐开展起来,从方法的摸索到应用于生产实践已经取得了大量的成果,而鱼类行为学已经作为一门新兴的学科为广大人们所接受。最近以来,许多学者致力于鱼类行为学的研究并取得重大突破。如我国学者何大仁 (1985) 对几种幼鱼视觉运动反应进行了研究,结果表明:视觉反应率随照度的降低或屏幕转速的提高而下降。庄平 (1999) 以三种鲟科鱼类—中华鲟 (*Acipenser sinensis*)、史氏鲟 (*Acipenser schrenckii*)、俄罗斯鲟 (*Acipenser gueldenstaedtii*) 为材料,对它们在早期发育阶段的趋性及其相关行为学进行了系统的实验研究,研究的内容包括:对光照的选择、水深的选择、栖息地底质颜色的选择、穴居行为、洄游习性、昼夜活动节律等几个行为学特征,探讨了鲟科鱼类个体发育行为学特征与系统进化的关系。Stephan peake (1998) 对一种湖鲟的底质选择性进行了试验,发现这种湖鲟的底质选择与鱼的大小、水的流速、水温有较密切的关系。Burrows (2001) 进行了欧鲟稚鱼在人工模拟斜面上对深度的选择行为试验,结果表明:欧鲟稚鱼白天趋向于选择深水处而晚上选择浅水区。鱼类行为研究一般与鱼类捕捞联系较紧,在这方面也取得了较大的成就。何大仁和蔡厚才 (1994) 对鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、草鱼的幼鱼对三种不同形状网目定置网片的反应作了研究,发现鲢、草鱼幼鱼穿过网的能力与网目高度、鱼体高度之差和网目宽度、鱼体宽度之差的乘积成正比。Wardle (1983) 报道,当渔船拖着网具行进时,鱼类首先感觉到的是渔船的发动机和螺旋桨的声音,所以,当渔船经过时鱼类便向更深的海底游去,不易捕获。鱼类行为学的研究与水产养殖业的发展有直接的关系。1977 年在意大利召开的有关鱼类行为学的会议上,首次将鱼类行为学在水产养殖中的应用与在捕捞业中的应用放在了同等重要的位置。美国海洋渔业署檀香山研究所西南

渔业中心和太平洋金枪鱼开发基金会,于 1977 年 5 月在夏威夷水域开展了浮筏集鱼试验,结果表明在集鱼筏附近明显提高了产量。前苏联科学家使用一种生物学装置可以推测池塘内鱼类的摄食强度,新建的水库由于底栖植物没有生长出来,有藏匿行为的鱼类便缺少栖息场所,如果要开展水产养殖,需在库中以一些旧轮胎等材料作人工鱼礁。近年来许多国内外学者对鱼类的摄食行为研究非常重视,刘晓春等(1993)对真鲷早期发育阶段行为生态学进行了研究,并将真鲷早期阶段游泳行为的发育分为旋转式运动、阶梯式运动、间断式水平运动和滑翔、巡游、疾游几个部分。殷名称(1989)对海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度进行了研究,结果表明仔鱼巡游模式的发育和完善符合种的发育和生长过程。单保党和何大仁(1995a, 1995b)研究了黑鲷(*Sparus macrocephalus*)感觉发育与摄食行为的关系,发现黑鲷与摄食行为相关的感觉发育顺序为:视觉、味觉、丘状感觉器的触觉、听觉、侧线感觉、嗅觉。另外,乌鳢(*Ophiocephalus argus Cantor*)和南方鲇(*Silurus meridionalis Chen*)在不同光照强度下的摄食强度及摄食动力学也有详细的报道(谢从新等, 1997; 谢从新, 2002)。随着鱼类行为学研究的不断发展,近 20 年来与鱼类行为有关的专著也越来越丰富。Mostafshy 1978 年著的《The behavior of fish and other aquatic animals》(鱼类和其它水生动物的行为),Keenleyside (1979)年著述的《Diversity and adaptation in fish behavior》(鱼类行为的多样性和适应性),Hocutt 1980 年的《Power plants effects on fish and shellfish behavior》(电站对鱼类和甲壳动物行为的影响),Laverk (1985)年的《Physiological adaptations of marine animals》(海水动物的生理学适应性),Pitcher 1986 年第一版和 1993 年第二版的《The behavior of teleost fishes》(硬骨鱼类行为学)等。国内出版的专著有赵传涸、唐小曼、陈思行 1989 年出版的《鱼类的行动》,何大仁、俞文钊 1984 年译注的《鱼类的行动》,何大仁、蔡厚才 1988 年出版的《鱼类行为学》等,茅绍廉 1985 年编著的《鱼类行动与捕鱼技术》。

2.3 鱼类行为学的研究方法

鱼类行为可以从生理学、形态比较、解剖、生态习性、心理学等方面进行研究(赵传涸等, 1989; 任为公, 1992), 以下是几种比较普遍的研究方法:

2.3.1 现场观测法

这种方法具有最形象化和实在化的优点,可分为直接目视观测及仪器观测两类。由于各种搭载工具及水下装备的开发,例如水中机器人、潜水车、潜水船、水中摄影、录像、超声波探测、轻便潜水器以及航空、卫星的快速大范围探索等,使对鱼类行为及相关因子的观察范围、观测可能性得到很大的提高。

2.3.2 渔获试验法

渔获试验是应用不同渔具、渔法的渔获比较来间接地探究鱼类行为的方法。这

种方法便于生产者应用。例如使用同一渔具在不同的季节、时间、地点、水深等进行渔获比较,也可以用不同的渔具在同一渔场进行渔获比较。利用这种方法对于改进渔具、渔法,探明渔获过程及机制,提高渔获效率,改进渔业管理等都有实效。这种方法易为生产者接受并较方便采用。

2.3.3 水槽实验法

水槽实验是研究鱼类行为的常用方法,也是进行基础研究的方法,可以用鱼或鱼模型网具在水槽中试验。这种试验方法能排除众多复杂的环境因素,强化某一个刺激源的作用,易于直接观测及定量比较,可作为现场试验的基础,试验结果能多次再现。对鱼类的视觉、嗅觉、味觉等感觉器官的敏锐度等能进行比较和测定。

2.3.4 鱼群行为模拟法

这种方法是以前实验结果为依据,对实验数据进行修补鉴别,使鱼类行为规律进行数学模式化,把鱼类行为当作鱼的自身部分,鱼与群体的组成部分,鱼与环境的组成部分等所构成的一个系统工程,分析其相互关系。由于涉及到生物内在因子的复杂性,如鱼的生理、神经、肌肉等状况难以考虑,所以要达到完善阶段,尚有许多工作要做。

2.4 鱼类行为学在水产养殖中的应用研究

养殖生产中如果了解了鱼类的繁殖行为规律和原理,便可对其繁殖行为进行人为的控制,一方面可以对那些不易产卵的种类促进其产卵,另一方面对那些极易产卵的种类,进行一定程度的控制,这在鱼类养殖生产中是至关重要的。使鱼类的成熟期适当提前,可以降低养殖成本,延长生长时间,从而提高养殖效率。相当有效的办法是使用内分泌处理,通常采用垂体促性腺激素的制品。物理因子如温度、日光周期、气压的升降、某些海水鱼类的产卵行动与月相、潮汐周期都有关系,掌握鱼类的这些产卵规律将会对养殖业的发展有很大促进作用。

研究鱼的摄食行为可以为养殖过程中的投饵、人工饵料的驯食、人工配合饵料研制(包括营养、诱食剂、饲料颗粒的大小、形状、颜色、沉浮性、硬度等物理性状)和养殖环境条件提供指导信息,以提高饵料利用率,降低养殖过程中的饵料成本,减少水环境的污染。Ang & Petrell (1998)研究了海洋网箱中不同的喂食方法对鲑鱼水下、水表面摄食行为和饵料浪费率的影响。Petrell & Ang (2001)研究了饲料颜色对比度和光强度对网箱中养殖的鲑鱼摄食行为的影响,发现鱼喜欢在光线暗的地方摄食,喂银色饵料的饵料浪费率要小于普通褐色饵料,饵料浪费率随环境光强的增加而减少。Clark *et al.* (1995)对养殖在网箱中的鳕鱼喂三种不同饵料时的行为反应进行了观察,发现喂食小海鱼时鳕鱼对饵料的反应时间显著小于其它两种人工饲料,喂食小海鱼的鳕鱼生长明显快于喂人工饲料的鳕鱼。随着温度的下降,喂食活跃水平降低,鱼对三种饵料的反应时间都增加。高少波和朱志荣(1994)对网箱

中的鳊鱼对活饵和死饵的摄食反应、摄食节律和活饵对鳊鱼的防御行为等进行了研究。林利民等 (1996) 研究了配合饵料的硬度、沉浮性和颜色对赤点石斑鱼 (*Epinephelus akaara*) 摄食行为的影响。Irwin *et al.* (2002) 研究了饵料颗粒大小和含水率对大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) 稚鱼摄食行为的反应。Brown *et al.* (1997) 发现间断性喂食活饵时, 生长和摄食活跃性要显著高于相同密度的连续性喂食。

仔鱼发育阶段是鱼类自然繁殖保护和养殖业苗种培育的重要时期, 在这个阶段鱼的行为、形态和生理的发育变化快, 死亡率很高。对仔、稚鱼阶段的行为观察具有较长的历史, 有助于了解仔、稚鱼的行为生态适应过程。仔鱼开口摄食主动摄取营养在其生活史中有重要的意义, 研究仔鱼的摄食行为可以为人工苗种培育过程中提供开口饵料的种类、密度、投喂时间安排、开始人工饵料驯食的时间、适于摄食的环境条件 (如水温、光强) 等非常有价值的信息。Gisbert & Williot (1997) 描述了西伯利亚鲟鱼 (*Acipenser baerii*) 在仔鱼阶段开口摄食方面的主要行为变化, 研究了首次喂食时间选择对鱼摄食行为、生长、存活率和形态特征变化的影响。照明的颜色影响仔鱼的分布和健康状态。仔鱼对浑浊水中散射光的反应使鱼分布均匀, 发育较好。

鱼和其它动物一样要保护自己的食物和领地, 攻击行为会引起鱼的皮肤和鳍受伤, 使鱼易感染疾病和死亡, 攻击行为还消耗用于生长的能量, 导致养殖生产量的损失、降低食物转化率和生长缓慢。如罗非鱼的生长和摄食活跃程度成正相关, 与竞争攻击行为强度成负相关 (Robinson & Doyle, 1990)。Ross & Watten (1998) 报道了不同的养殖单元设计和养殖密度对湖红点鲃 (*Salvelinus namaycush*) 幼鱼侵略行为的影响。北极嘉鱼 (*Salvelinus alpinus* L.) 在高密度养殖条件下能抑止竞争行为, 促进集群行为 (Wallace *et al.*, 1998)。虹鳟的竞争和领域行为的发生和形式与生命发展阶段、水流速度和养殖密度有关 (Cole & Noakes, 1980)。

肉食性鱼的互相残食行为比较常见, 尤其在苗种期, 大大降低了仔鱼的成活率。在食肉鱼的高密度养殖中, 同类互相残食会造成较大的产量损失 (Kubitza & Lovshin, 1999)。近年来对各种鱼相互残食的影响因素研究较多, 不同的鱼个体大小、个体间差异、不同的生长阶段饵料的充足和适口性、养殖密度、温度、光强、底质等对鱼互相残食行为的强度都有影响。饵料的驯喂、充足且均匀分布的饵料、适当的养殖密度和及时分级可以减少肉食性鱼的互相残食。

随着现代科学技术的迅速发展, 新技术 (主要包括声、光、电) 开始直接应用于捕鱼生产, 它标志着人类在捕鱼生产活动中进入了一个可以控制鱼类行动进行捕鱼的新阶段。尤其是无网捕鱼技术的兴起, 成为捕鱼技术现代化的新标志。光诱捕鱼就是利用鱼类对人工光线产生趋向性的反应行动的这种特性, 采用人工光线 (如柴火光、石油灯光、电光、化学光等) 将分散的鱼诱集到预定的区域, 然后用渔具 (包括鱼泵等吸鱼工具) 加以捕捞的一种生产形式。它是当前捕捞中上层鱼类的一种主要生产形式。声诱捕鱼就是利用鱼类对声音产生趋集反应行动设计制造的声音

诱鱼器,向鱼群播放相应的模拟声音,加以诱集、引导鱼群进入预定的捕捞区域而达到捕捞目的的方法。根据各种鱼类发声的性质和特征,辨别鱼群的种类、数量和结聚的位置,根据鱼声在鱼类生活中的应用,采用人工模拟同种鱼声的录音,然后又利用这种“鱼声”进行诱集鱼类,这也是仿生学在渔业上的应用。电器捕鱼就是利用鱼类对电流刺激产生反应的行动特点,按照不同的要求,在水中建立电场,使鱼群产生电刺激反应,然后再用其它渔具配合而达到捕捞目的的新方法。随着科学技术的不断发展和进一步开发利用中上层鱼类资源的需要,无网捕鱼技术在国内外都有了一些新的发展。现在无网捕鱼法不仅是用“光—电—泵”联动作业法,而是结合声(波)诱集鱼群的“声—光—电—泵”和“声—电—泵”等多种新技术联合运用的作业方法也正在试验研究。

自古以来人们就知道利用鱼类的行为习性来捕获鱼类,鱼类有形形色色的行为特征,因此,大量的捕捞方法便随之发明。同时,由于捕捞业的发展,又帮助了人们对于鱼类行为学的研究。

由于鱼类周期性的洄游,所以鱼群常会出现在不同的区域,为了有效地捕捞,渔民应在不同的区域捕捞作业,因此,需掌握当地鱼类每日的活动规律和分布场所。总之,要根据鱼类的行为特征在不同的时间、不同的地点使用不同的方法来捕获鱼类。

还有一些研究者对某些鱼类的趋性行为,如趋声、趋光等在捕捞上的应用进行了研究(赵传涸等,1989;何大仁和蔡厚才,1998)。

一些鱼类种群的参数,如年龄、生长和种群大小等对于渔业资源的管理非常重要,而这些参数的得来离不开对行为学的研究。鱼类的年龄是根据年轮来鉴定的,年轮的形成除了与生长速度相关的环境温度有关外,许多年轮的现象还需用鱼类行为学来解释(O'Hara,1986)。大西洋鲑(*Salmon salar*)的年轮与它们洄游的时间和在海洋中生活的周期有关(Harden-Jones,1968)。鳟鱼从河流洄游至湖泊中时在年轮中也留下了烙印(Hasler *et al.*,1983)。在热带地区季节温度变化很小,所以温度对鱼类生长的影响很有限,但大量的行为事件会留下一些规律性的模式,可以借此来解释鱼类的年龄。

在调查鱼类种群大小时,一定要了解鱼类是否有集群、分散或者领地行为,否则会完全错过鱼类的聚集地而没有采集到标本,导致调查结果的错误。由于鱼类的活动性非常强,准确地评估其种群大小十分困难,尤其是当取样较小的时候,要充分地分析鱼类的行为习性。

了解鱼类的洄游习性,对于渔业资源的管理,尤其是保护工作意义重大。曹文宣(1992)指出,江河修建大坝,阻隔了鱼类上溯下行的道路,对一些必须到上游去繁殖的种类带来了严重的不利影响。不论是江河还是湖泊,许多淡水鱼类都有或长或短的洄游习性(Hynes,1970;Northcote,1978)。但是在江河的规划治理过程中鱼类的这一习性很少被认真的考虑,破坏鱼类传统的洄游通道所带来的生态学影响是

严重的 (Bowen, 1983)。

渔业资源管理的另一个重要方面是对鱼类生活、摄食、生殖场所的管理,即鱼类栖息地的管理。恢复和重建鱼类的栖息地,必须有赖于对鱼类行为学的研究。例如,因为发现了鲢鱼大部分时间栖息于藏匿处的习性,所以通过增加和扩大水域中的隐蔽场所,以满足鲢鱼的这一习性,达到增殖种群的目的 (Hartzler, 1983)。

鱼类的人工增殖放流是恢复和重建自然种群的有效方法之一,放流技术的确立,如放流水域、放流时机、放流方法等,离不开对放流对象的行为学研究。美国在西鲱的放流增殖和恢复自然种群方面取得的巨大成功,得益于他们对西鲱仔幼鱼的行为学有全面透彻的研究。在欧洲建立大麻哈鱼 (*Oncorhynchus keta walbaum*) 种群的计划没有成功,重要的原因之一是被放流的对象失去了洄游习性,放流的稚鱼似乎不能适应新的环境,只有极其少数的鱼能够回归洄游进行繁殖。

鱼类行为学的研究在过鱼设施,如鱼道的设计、建造和运行中有重要的指导作用,要求过鱼设施发挥有效的作用,必须要符合鱼类的行为习性。

水质的一些参数变化,尤其是水质的污染对鱼类行为有明显的影响。Marcuncella & Abramson (1978) 首次使用了“行为毒理学”(behavioral toxicology) 这一词。O'Hara (1986) 提出,在评价不断增多的热电厂的热水排放对鱼类的影响时,其行为学反应是一个重要的指标。

2.5 鱼类行为学研究的设想和展望

尽管鱼类行为学作为一门新兴的学科已显现出巨大的发展前景,各种行为学的研究也逐渐开展起来并取得了较大进展,但大部分研究只是为捕捞业的发展打基础,真正运用于养殖生产上却不普遍,也许我们对某种养殖鱼类的行为特征非常清楚,但由于对鱼类的生长及其它没有显著影响,所以在实际情况下往往忽视了根据它的特定行为制定相关措施。因此,鱼类行为学的研究在养殖生产中还没有得到大力推广。另外,我国鱼类行为学的研究起步较晚,从试验方法到试验设备还存在着许多不完善的地方,还有很多方面只是处于设想和摸索的阶段,因此在未来的长时间内,还必须做大量的有关这方面的研究工作,在与国外现代化的研究手段接轨的同时,还必须大力推广在生产实践中的应用。

3 鱼类感觉器官概述

动物在生存竞争中必须随时检测身体外部环境和自身内在环境的变化,以便及时作出相应的反应,这一检测的功能是由感觉器官来完成的。感觉器官由感受器及其辅助装置构成,与神经系统有密切的联系。感受器是特殊形式的换能器,能将机械能、电能、热能、化学能等转换成感觉神经元的神经冲动,然后通过感觉神经纤维向中枢神经传导。鱼类通过眼、耳、鼻、侧线、皮肤等部位的感受器产生视觉、听觉、嗅觉、味觉、体感等五大类感觉,此外,有些鱼类还具有电觉和磁觉。鱼类在感知环境变化之后,通过传出神经将反应信息传递到肌肉、鳍等效应器,作出相应的反应行动,如索饵、集群、逃避敌害、洄游等。感觉机能与运动机能的密切联系能够使鱼类适应外界环境的变化,一旦鱼类丧失感觉机能,就会影响正常的生命活动。

3.1 视觉器官

视觉器官可感受光的刺激,进入眼中的光线形成适当影像投射到感光上皮即视网膜上,产生冲动并经视神经传至神经中枢,看到周围环境中的物体形状及方向。鱼眼的构造与其它脊椎动物的结构基本一致,包括3层膜(巩膜、脉络膜和视网膜),一套折光系统(角膜、房水、晶状体和玻璃体)和一些辅助装置。但由于鱼类生活在水中,无须任何干燥设备,其眼睑只是眼眶周缘的皮褶,无上、下眼睑和瞬膜,只有少数鲨鱼具有能动的瞬膜,但均无泪腺和其它眼腺。鱼类由于角膜的折射系数(1.37)与水(1.33)的相近,因而鱼类的角膜无聚光作用,聚光完全由晶状体完成。因此鱼眼的共同特点是角膜平坦,晶状体大而圆,聚光能力大。

受进化程度和生存环境、生活方式的影响,鱼类的视力不能与人类的相比,即使是鱼类中视力最强的鲷,其视力从距离、宽度上也无法与人类相比。鱼类的视力大致与眼珠的大小成正比,眼珠越大,视力越强;相反,眼珠越小,视力越差。长期的水中生活,使鱼的眼睛形成了一套特殊的结构和调节的方法。

鱼类的晶状体是圆球形状的,太远地方物体所反射的光线通过晶状体折射而形成的物体影像,只能落在视网膜的前方,所以鱼类看不清太远的物体。另外,在水中由于受微生物、悬浮物和水层的影响,光线投射受阻,不像在空气中那样可以看的远,因此,鱼的研究构造适于看近物,即鱼是近视眼。

视觉不仅在白昼摄食的中上层鱼类摄食行为中非常重要,而且一些主要在夜间摄食的种类也被证实利用视觉进行捕食(何大仁和罗会明,1980)。关于白昼摄食的中上层鱼类的视觉特性国内外已进行了很多研究,一般认为这些鱼类的视觉具有明视和暗视两种感光系统,并具有色觉(刘理东等,1986;杨雄里,1977)。梁旭方等(1994)指出鳊鱼的视网膜仅存在单一的光感受系统,即暗视系统,不可能形成色

觉,但鳊鱼视网膜具有很高的光敏感性,适于弱光视觉。鳊鱼视觉的这种特性与其捕食习性是非常适应的。鳊鱼营底栖生活,白天卧穴避光,夜间才出来活动。鳊鱼主要依靠视觉捕食,视觉可对猎物运动进行远距离的识别,并决定其对猎物的远距离跟踪反应,对不连续运动和梭形形状的猎物进行近距离跟踪反应和攻击反应(梁旭方, 1995a; 1995b)。另外一些研究发现鱼类通过视觉可以观察和识别物体的三维形状,并且可根据物体的形状将物体进行分类,而不是依据物体的大小(Vonder Emde, 2004)。

对 15 种天竺鲷科 (*Apogonichthys*) 鱼眼的形态结构比较结果表明,夜间活动的鲷鱼眼的直径较大,而白天活动的鲷鱼眼的直径比前者小。夜间活动的鲷鱼,其眼直径占体长的 12~13%;而白天活动的鲷鱼,其鱼眼直径与体长比值则小于 10% (Fishelson *et al.*, 2004)。鱼类的视网膜—顶盖系统已成为视神经发育和再生的一个重要实验模型。

关于鱼类视神经研究最早的为 Tapp (1973) 对硬骨鱼 *Eugerres Plumieri* 视神经纤维的计数,表明其视神经纤维数量大约为 200,000 根,纤维的直径范围为 0.26~9.2 μ m。金鱼 (*Carassius auratus*) 视神经含有大约 2.05×10^5 根有髓神经纤维 (Murray, 1982),其相邻视网膜神经节细胞的轴突(视神经纤维),在顶盖上投射的终末分支相互重叠(王子仁, 1998)。并且金鱼视神经纤维直径和髓鞘厚度与环境有一定的相关,低温生活的金鱼出现大纤维的频率比高温生活的要高,但前者纤维髓鞘厚度比后者的薄,这可能对环境的一种适应 (Matheson & Roots, 1988)。

3.2 听觉器官

鱼类的听觉器官是内耳,侧线器官和气鳔亦参与或辅助内耳的听觉作用。鱼类仅有内耳(即只具有膜迷路部分),包藏在头骨的听囊内,没有中耳及内耳,鱼类的内耳与脊椎动物其它各纲内耳的区别,在于没有耳蜗的构造和任何耳蜗的痕迹。鱼类的内耳是声音的感受器,也是身体平衡的器官(林浩然, 2002)。

鱼类的内耳包括上、下两部分,上部是椭圆囊及 3 个半规管。每个半规管的一端膨大成囊,称为壶腹,其内具有感觉上皮形成的听嵴。感觉上皮由感觉毛细胞和支持细胞所组成,其中感觉毛细胞和侧线系统的毛细胞是同源的。内耳的下部为球囊,球囊后方有一突出的瓶状囊,球囊与瓶状囊内具有听斑。由于内耳有这样复杂的结构,故称膜迷路,有第Ⅷ对脑神经分布。

鱼类的听觉很差,对声音的感受作用很有限,所感受的频率比较低。Lowenstein (1971) 报道了一些鱼类感受声波的频率。对于鱼类听觉功能本身形态学机制,近几十年才有较大进展,特别是电子显微镜及电子计算机的应用,促使人们对鱼类内耳形态结构进行了较深入的研究 (Fay & Popper, 1983; Popper, 1977; Popper & Platt, 1983)。黄玉霖等 (1994) 研究表明,罗非鱼内耳器官结构与典型硬骨鱼的内耳结构一致,球状囊呈椭圆体状,听囊呈圆形,椭圆囊呈不规则椭球体状。人们不但认识

到鱼类内耳不同器官形态结构差异以及与听觉功能的关系,而且还发现同一器官在不同种类中的差异,特别是对感觉毛细胞的分布类型、取向类型以及纤毛束差异等结构特性与听觉功能关系的认识。

Adrian & Craik (1938) 从鱼类内耳记录到真正的球状囊微音器电位, Zotterman (1943) 指出鱼类内耳微音器电位是刺激声信号频率的两倍, 这种 1:2 关系是鱼类球状囊微音器电位的主要特征。Tavolga & Wodinsky (1963) 发表了关于行为听觉阈值的研究, 引起人们对鱼类听觉研究的兴趣。陈毓祯 (1981) 用微音器电位方法首次研究鲈鱼 (*Lateolabrax japonicus*) 听觉功能。申钧与朱美珍 (1982) 对鱼类内耳球状囊微音器电位测量方法作了简要描述。黄玉霖等 (1996) 研究表明罗非鱼球状囊微音器电位是一个双峰波, 不同区域对一定的声频敏感性不一样, 罗非鱼气鳔与内耳无直接关系, 去鳔对其微音电位听力曲线无明显影响。另外, 乌鳢、月鳢 (*Channa asiatica*)、草鱼、鲤、鲮、白鲢及鲟的听觉功能和机制也有所研究 (黄玉霖, 1984; 黄玉霖和张平, 1983; 黄玉霖和周仕杰, 1982)。

鱼类的听神经收集外界环境声波振动刺激迅速传到中枢, 然后将信息传至尾部肌肉产生快速运动, 出现惊吓逃跑反应。茂氏细胞 (Mauthner cell) 是硬骨鱼类延脑内一对大神经元, 细胞体有许多突触小体, 大多数属于第 8 对脑神经 (听神经), 据已有的文献报道, 来自第Ⅷ神经的兴奋性输入投射到 M 细胞的外侧树突 (Furshpan & Furukawa, 1962)。

3.3 嗅觉器官

鱼类嗅觉器官对甜、苦、咸、酸等化学刺激起反应, 气味不是借挥发而是溶解在水中才能感受嗅觉, 由嗅囊粘膜上的嗅觉细胞经嗅神经传递于中枢神经系统。嗅觉器官是一种远距离化学感受器, 敏感性极强, 它对于鱼类的摄食、集群、求偶、洄游、识别和防御等均有重要意义, 尤其在求偶方面, 同种个体间通过嗅觉感受异性或同性的性外刺激, 反馈调节体内性激素水平, 从而调控生理生殖行为 (宋天复, 1987)。同时鱼类的嗅觉也是人类不可多得的一种灵敏的生物学检测指标 (柴敏娟和潘丽婷, 1996)。

鱼类嗅觉器官 (olfactory organ) 是一对内陷的嗅囊, 并以外鼻孔与外界相通, 一般不与口腔相通 (肺鱼类例外)。嗅囊内衬嗅粘膜, 嗅粘膜由嗅觉上皮和固有膜构成。嗅觉上皮包括三种细胞: 嗅觉细胞 (olfactory cell)、支持细胞 (supporting cell) 和基细胞 (basal cell)。固有膜由结缔组织构成。有的鱼类还有分泌粘液的杯状细胞和棒状细胞。嗅粘膜上除有嗅神经分布外还有血管和淋巴管。鱼类嗅觉发达程度, 可以从嗅上皮的形状加以判断。嗅觉迟钝的鱼类, 嗅上皮呈圆形, 皱褶少或无; 嗅觉敏锐的鱼类, 嗅上皮多呈椭圆形, 皱褶多, 有的呈玫瑰状, 因而得名“嗅玫瑰”。

我国对海水鱼类的嗅觉器官做过较多的解剖研究 (苏锦详和李婉端, 1982), 而对淡水鱼类嗅觉器官的研究较少 (杨秀平等, 1999)。孟庆闻和殷名称 (1981a, 1981b)

等对鲨鱼 (Shark)、鳐类 (Rajiformes) 和鲑形目 (Tetraodontiformes) 鱼类的嗅觉器官之外部形态进行了观察和描述, 以及王典群 (1988) 对青海湖裸鲤 (*Gymnocypris przewalskii przewalskii* Kessler) 和花斑裸鲤 (*Gymnocypris eckloni*) 嗅囊的外部及组织学进行了比较分析。另外, 乌鳢的嗅觉器官的发育也有报道 (张柱蓉等, 2003)。

黑鲷嗅上皮超微结构研究结果表明, 嗅上皮内侧为感觉上皮, 其由多种类型的细胞组成, 主要是纤毛感觉细胞、微绒毛感觉细胞、柱状细胞、支持细胞、基细胞和粘液细胞; 非感觉区位于嗅上皮的边缘, 由支持细胞、粘液细胞及基底细胞等组成 (王艺磊和张子平, 1994)。牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 嗅上皮感觉区和非感觉区的结构与黑鲷的相似 (王艺磊等, 1995)。鳊鱼的感觉上皮连续地分布在初级嗅板的外周区, 细胞类型与黑鲷的相似。但嗅板部发达, 初级嗅板排列方式属于 G 型 (杨秀平等, 1999)。

嗅觉是鱼类摄食的一种重要的化学感觉。黑鲷的嗅觉可以对远、近距离的食物发生反应, 是对黑暗条件下视觉摄食的补充 (单保党和何大仁, 1995b)。另外鱼类可通过嗅觉感受异性或同性的性外激素, 反馈调节体内性激素水平, 从而调控生理生殖行为。Moore & Waring (1995) 和 Irvine & Sorensen (1993) 研究表明大西洋鲑、鲤的嗅上皮对性外激素的敏感性与性成熟状况明显相关。性成熟的中华乌塘鳢 (*Bostrichthys sinensis* Lacepede) 嗅上皮对性外激素的敏感性明显高于性未成熟的鱼。

端脑是鱼类的嗅觉中枢, 凡嗅觉发达的鱼都具有比较大的端脑。河南鲤科端脑的最外层是一层没有神经细胞的原脑皮, 纹状体成为端脑本部的主要组成部分 (李仲辉等, 1997)。齐口裂腹鱼的端脑发达, 形态与同科的其它鱼类在形态上差异较小, 保持了鲤科鱼类端脑的共有特性 (潘康成和方静, 2002)。嗅觉信息通过嗅神经传递到嗅觉中枢, 嗅神经末端的特点是将感觉信息从鼻子传导脑中 (Murphy *et al.*, 2004)。刺激嗅神经可诱发茂氏细胞产生分级的复合兴奋性突触后电位 (EPSP) (张英才和张淑华, 1989)。在鲫鱼 (*Carassius auratus*) 嗅神经兴奋性输入分别集中投射在茂氏细胞胞体附近和腹侧树突末梢端 (张英才等, 1997)。

3.4 味觉器官

鱼类味觉除了有寻觅食饵的作用外, 还能辨别生活环境中的各种可溶性信息物质 (Finger, 1983)。对鱼类味觉功能的研究, 在鱼类生态生理、渔业和环境保护上都有其重要的意义。

和高等脊椎动物一样, 鱼类的味觉器官是味蕾 (Taste buds)。味蕾是由味细胞及支持细胞所组成。味觉细胞呈梭形, 细胞顶端有感觉毛, 从味蕾孔伸出外面, 基部有味觉神经末梢的分布。支持细胞也呈梭形, 细胞较大, 顶端无纤毛, 与味觉细胞并列。与哺乳动物不同的是, 鱼类的味觉有两个亚感觉通路。分布于体表的味蕾, 其传入纤维投射到延髓的面叶; 而口腔和鳃弓上的味蕾, 其传入纤维与迷走叶相联

(Little, 1983)。上述两个亚感觉通路分别形成鱼类面叶的外味觉系统和迷走叶的内味觉系统(孟庆闻, 1961; 章裳亮, 1988), 由于缺乏同种鱼的对比资料, 内味觉系统和外味觉系统的味觉器官在形态、分布和功能上究竟有何不同, 至今尚不清楚。

龙天澄(1994)研究革胡子鲶(*Clarias fazeza*)触须和口腔粘膜的味觉器官表明它们分属于两个亚感觉通路(迷走叶何面叶味觉系统)的两类味蕾, 其感受器细胞组成和形态结构没有明显的不同, 主要区别是味蕾是否通过味孔与外界接触, 以及在上皮中的分布状况。各个部位的味蕾中都有两类细胞, 即明细胞和暗细胞, 梁长林和邵作华(1981)研究认为, 这两类细胞都是感觉细胞, 不将暗细胞看成是分泌细胞或支持细胞。鲤鱼的味蕾中两类细胞都是感觉细胞, 不将暗细胞看成是分泌细胞或支持细胞(潘鸿春, 1994)。鲤鱼的味蕾中可见三种类型的细胞: 亮细胞(light cell)、暗细胞(dark cell)和基细胞(basal cell)。关于鱼类的味蕾有无味孔说法不一。Reutter(1978)研究认为, 鱼类味蕾所在的上皮区, 常常凹陷下去成为味孔, 味孔与周围上皮平齐或者位于小的乳头状凸起的顶端。Caprio(1982)认为, 鱼的味蕾一般缺乏味孔, 只有一薄层粘液覆盖味蕾。

硬骨鱼类的味蕾通常分布于口腔、咽喉、鳃弓、触须, 以至身体表面。革胡子鲶上颌须上有味蕾存在。Atema(1971)测得美洲鲶鲶上颌触须的味蕾为 25 个/mm², Kiyohara *et al.* (1981)测得鲮鱼口内和口外味蕾为 130 个/mm² 以上。胡子鲶的味蕾数量较少, 分布也有其局限性。在四对口须腹面的上皮细胞间分布有味蕾, 数量较多, 个体也较大, 味蕾数量从基部往末端递增。在舌的上皮细胞间分布有少量的味蕾, 而且多在舌的两侧(栾雅文等, 2003)。青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)的味蕾只分布在上唇、下唇、口角、舌、上腭及咽等处的上皮细胞间, 分布部位、数量与觅食部位的功能有密切关系。青鱼鳃耙上没有发现味蕾的分布(栾雅文等, 1997)。与鲢、鳙的鳃耙上有味蕾的分布不同(李德尚和董双林, 1996), 鲤鱼的味蕾主要集中在头部, 其中鳃耙和咽部分布密度最大(潘鸿春和唐剑云, 1994)。鳊的口、咽腔中有 3 种类型的味蕾, 3 种类型的味蕾在口咽腔中广泛分布, 以咽腔种味蕾的出现最多, 约占总数的 70.52%; 仔、稚鱼味蕾以唇中的味蕾最多, 约占味蕾总数的 35.14%~46.27%(杨秀平等, 1996)。

在味蕾的基部有神经纤维的分布, 它们和味蕾细胞形成的突触联系处有许多小囊。鳊咽部味蕾的明细胞、暗细胞及基底细胞与神经末梢之间有着大量的突触分布, 味觉感受器中的突触形态具有化学突触的结构特征(张训蒲等, 1996)。鳊咽部味蕾有 3 种类型的味蕾, I、II 型味蕾与胆碱能型神经纤维联系, 除了化学感受器作用外, 高出周围上皮的微绒毛兼有机械感受器功能; III 型味蕾的微绒毛完全没有超出周围上皮, 与肾上腺素能型神经纤维联系, 主要为化学感受器(黎会平等, 1997)。

鱼类的味觉器官除品尝味道外, 还有辨别酸、碱、重金属离子及其它水污染物的作用。当鱼的味蕾遭到破坏, 鱼便失去逃避有害物质的能力。据报道, 虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、白鲢(*Coregonus*)、香鱼(*Plecoglossus altivelis*)、大西洋

鲑、刺鱼 (*Acanthogobio guentheri*) 等对重金属离子铜、汞、镉和洗涤剂、氯气等水污染物均有不同程度的回避行为 (黄溢明, 1990)。龙天澄 (1994) 研究表明革胡子鲇鼻粘膜毁损后, 对亚致死的水污染物 DDT、硫酸铜、苯酚、LAS 等表现回避行为, 而当鱼的上颌须被切除后, 回避反应几乎消失。

3.5 侧线系统

侧线系统为水生脊椎动物所特有, 包括圆口类、鱼类、两栖类中的部分无足目、有尾目及无尾目的水生种类和幼体蝌蚪。侧线是沟状或管状的皮肤感受器, 为鱼类和两栖类所特有。侧线在鱼体的分布形式基本相同, 主支分布在头后身体两侧, 一般侧线在身体两侧各有一条, 但在有些鱼类可能出现中断或分支, 也有 2 条或多条的。由于进化程度和生活习性不同, 侧线在各类鱼纲的存在形式也是不同的。低等板鳃鱼类的侧线结构简单, 是一条纵走的深沟, 由头部延伸到尾部, 沟的边缘铺以结集排列的栉鳞。全头鱼类的侧线亦是开沟型的。在高等板鳃鱼类和硬骨鱼类, 侧线沟已发展为封闭的侧线管, 并有间隔排列的一系列侧线孔和外界相通。而有些硬骨鱼类由于生活方式的改变, 其管道侧线器官又退化、消失, 代之以体表神经丘; 也有一些鱼的侧线发生易位, 以适应特殊体形或生活方式, 如飞鱼 (*Exocoetus volitans*), 其侧线移到腹部两侧以保证侧线在滑翔时与水面接触。另外, 软骨鱼类所特有的罗伦管 (tubule) 是侧线管的变形结构, 是特化的感觉器官。电鳗目所特有的沙维囊 (visicles of Savi) 是由侧线管演变而来的, 可能是部分侧线管中断衰退的残留物。侧线系统包括两类: 机械感受器官 (mechanoreceptive organ) 即神经丘器官和陷器官, 感受水流的速度和方向; 电感受器官 (electroreceptor) 即壶腹器官, 感受水环境中电场的变化。

侧线在鱼的行为中起重要的作用, 被称为鱼体上的“雷达”。侧线的机能主要是水里的感受器。研究发现侧线可探测鱼体周围低频水波的振动 (Bleckmann, 1986, 1988; Coombs & Janssen, 1989, 1990; Saunders, 1985; Schellart *et al.*, 1998) 和声波的振动 (Bleckmann, 1986)。除此之外侧线还具有其它的功能, 如在鱼类集群行为中避免个体间相互碰撞 (Patridge, 1982), 捕食 (Montgomery & Saunders, 1985; Montgomery, 1989; Enger *et al.*, 1989) 或逃避敌害, 种群交流 (Bleckmann, 1986)。Lighthill (1995) 在研究鲱鱼时证明侧线在鱼的活动具有减少鱼体水流阻力的作用。研究还发现侧线可以辅助视觉确定远距离物体的位置。对于一些主要在弱光环境中捕食活动性饵料的鱼类, 由于视觉受到很大限制, 侧线在捕食活动中往往具有很大的作用 (梁旭方, 1996)。另外, 澳大利亚肺鱼 (*Neoceratodus forsteri*) 和中国大鲵的侧线也有简要研究 (程红等, 1991; 杨国华等, 2001)。国外关于侧线形态结构也有一些报道 (Blaxter J H S, 1987; Stone L S, 1993)。

4 中华鲟研究进展

4.1 中华鲟生物学概述

中华鲟 (*Acipenser sinensis* Gray) 是鲟鱼类中个体最大、分布纬度最南、唯一于秋季产卵的种类。中华鲟鱼体为长梭形, 横切面呈五角形。头部呈三角形, 略微扁平。头部腹面及侧面有许多梅花状的斑纹, 称陷器。鳃孔位于头之两侧, 有喷水孔 1 对位于鳃盖前上方, 呈新月形。躯干部具 5 行骨板, 背骨板 1 行; 侧骨板左右各 1 行; 腹骨板左右各 1 行。体前部腹侧有胸鳍 1 对, 后部具腹鳍 1 对, 尾部背面有背鳍 1 个, 尾鳍歪形。鳃耙较短, 有退化迹象, 排列稀疏。体色在侧骨板以上为青灰、灰褐色或灰黄色, 侧骨板以下由浅灰渐趋黄白色, 鳍显灰色。中华鲟体较长, 内骨骼为软骨, 头部有膜骨, 中轴骨骼为非骨化的弹性脊索。吻较突出, 有 4 条吻须, 呈“一”字形排列。口有伸缩性, 口腔无齿 (幼鱼期除外)。胸鳍第一鳍条已经演变为棘。肛门和泄殖孔位于腹鳍基底附近。幼鱼骨板较光滑, 成鱼较粗糙 (四川省长江水产资源调查组, 1988)。

中华鲟主要分布在我国东海、黄海、珠江和长江干流。珠江种群在春季繁殖, 数量稀少, 近乎绝迹; 长江种群秋季繁殖, 数量相对较多。中华鲟属典型的江-河洄游性鱼类, 每年 7-8 月份入江口进行溯河生殖洄游, 翌年 10-11 月在长江上游江段产卵, 产后即降河返回海洋。后因葛洲坝阻隔洄游路线, 便在坝下宜昌江段进行产卵繁殖, 这也是自葛洲坝截流后到目前为止已查明的唯一的中华鲟产卵场 (危起伟, 2003)。受精卵在产卵场孵化后, 鲟苗顺江而下, 也于第二年 4 月中旬至 10 月上旬出现在长江口然后进入海洋, 待性成熟后再溯河产卵。

中华鲟幼体主要食用动物性食物, 随着个体的成长, 植物性食物的种类相应增加, 所以中华鲟是以动物性食物为主的杂食性鱼类。主要食物为一些底栖鱼类, 少量植物类食物也有发现, 食物组成随时间和地区的不同而表现出差异, 分布在河口的群体主要食物是近海的底栖鱼类舌鳎属 (*Cynoglossus*)、鲮属 (*plalycephalus*)、磷虾和蚬类等, 也有一些黄丝藻和水生维管束植物。分布在淡水中的群体主要以虾、蟹、螺类为主。

中华鲟生长速度很快, 是所有鲟鱼类中自然生长速度最快的种类, 具有明显的生长优势。人工养殖条件下的中华鲟生长优势更为明显, 养殖 1 年可达 3kg 以上。有报道捕获到的中华鲟大年龄结构分析, 雄性多数个体的年龄是 12-15 龄, 最小个体是 8 龄, 最大个体为 26 龄; 雌性多数为 17-25 龄, 最小个体为 13 龄, 最大个体是 32 龄 (危起伟, 2003)。1996 年中国科学院水生生物研究所在葛洲坝下宜昌江段监测到中华鲟 76 尾。其中雌性最大个体全长 456.0cm, 最大个体体重 316.5kg; 雄性最小个体全长 230.0cm, 最小个体体重 40.5kg。观测到的中华鲟最大年龄为 34 龄。

Wei et al. (1997) 在 1981 年至 1993 年间, 用 384 条中华鲟来鉴别年龄, 其中种群平均年龄 17 龄 (雄性 14 龄, 雌性 20.7 龄), 雄性年龄在 8-27 龄, 在 10-18 龄的占 90.2%; 雌性年龄在 13-34 龄, 在 16-27 龄的占 86.4%。

中华鲟虽然生长速度比较快, 但是性成熟较晚。雌性中华鲟性腺初次成熟在 14-26 龄 (平均 18 龄), 体重一般在 150kg 以上, 雄性性腺初次成熟在 8-18 龄 (平均 12 龄), 体重一般在 50kg 以上。中华鲟属于一次产卵类型 (monospawning type), 生殖间期约在 4 年以上, 也有意见认为其产卵间隔至少 5-7 年。每年 7-8 月份, 在海中成长、即将性成熟的中华鲟进入长江口, 溯江而上, 于翌年秋季的 10-11 月份进入葛洲坝下宜昌江段进行产卵繁殖 (历史上在金沙江下游和长江上游江段), 在整个溯江期间中华鲟停止摄食, 依靠体内脂肪提供运动的能量并完成性腺的最后成熟 (余志堂等, 1986)。中华鲟产粘性卵, 受精卵在江底粘着孵化后, 仔鱼便随江水而下, 于第二年 4 月中旬至 10 月上旬到达长江口, 此时中华鲟幼鲟体长约 7-38cm, 在长江口徘徊一段时间后进入海洋, 而亲鱼在产卵后也立即返回海洋, 离开产卵场就开始摄食 (危起伟等, 1998)。

4.2 中华鲟的资源状况

4.2.1 人工增殖放流以及繁殖群体数量和结构

由于长江葛洲坝水电站的建设, 截断了中华鲟的生殖通道, 再加上人为的过度捕捞, 中华鲟天然资源受到严重的威胁, 从而导致了中华鲟幼鱼补充群体大幅度的减少, 物种濒临灭绝。为对中华鲟进行保护, 从上世纪 50 年代开始在中华鲟的生态及生物学方面展开了研究。70 年代开始人工繁殖及放流, 目前已建立起大规模的繁殖站几处, 每年都有一定数量的放流增殖量。

1972-1980 年未禁捕时, 长江全流域中华鲟成体捕获量为 394-636 尾 (平均每年 517 尾)。1982 年长江葛洲坝截流后中华鲟在大坝下江段聚集, 共捕获 1163 尾 (包括坝上 161 尾)。根据 1983 年和 1984 年在沙市和宜昌进行的标志回捕试验结果分析, 该年份长江中华鲟资源量为 2176 尾。自 1983 年以来, 每年用于科研和增殖放流的特许指标在 50-120 尾之间, 长江中华鲟产卵群体的数量呈现明显的减少趋势。1990 年以来长江中华鲟产卵群体结构发生了变化。低龄鱼相对减少, 高龄鱼比例增加, 说明产卵群体中补充群体减少了。自从 1994 年以来, 在中华鲟产卵繁殖期间 (10-11 月份), 在捕捞强度没有减弱的情况下, 在坝下至古老背江段, 出现了捕捉不到中华鲟的“断层期”长达 15-20 天, 在荆州的石首、郝穴及龙舟江段, 情况更为严重, 2 个月内没能完成 5 尾指标, 这是在葛洲坝截流后没有出现过的情况。

柯福恩等 (1992) 采用标志放流的方法, 估算出 1984 年中华鲟繁殖群体的数量约为 2176 尾。上世纪 80 年代前、中期的有关研究表明, 被阻隔在长江中游的中华鲟的种群数量和繁殖群体结构是相对稳定的 (邓中彝等, 1985; Deng et al., 1991),

大部分亲鱼的性腺能发育成熟（胡德高和柯福恩，1985）并自然繁殖（胡德高和柯福恩，1985；余志堂，1985；1986；Deng *et al.*, 1991）。但是危起伟等（1997）通过比较分析 1981-1993 年捕获个体的年龄结构，发现进入上世纪 90 年代，中华鲟繁殖群体明显老化。此外，70 年代末和 80 年代初的调查发现，中华鲟的繁殖群体可以划分为性腺发育成熟与性腺发育未成熟两个群体（邓中彝等，1985；四川省长江水产资源调查组，1988；赵燕等，1986）。赵燕等（1986）还根据葛洲坝修建前后的捕捞样本中，中华鲟繁殖群体性腺发育成熟个体比例的逐年变化，以及其与上年度亲鱼捕捞量的关系，认定性腺发育成熟群体为上年度进入长江的，而性腺未发育成熟的群体为调查年度刚入长江的；中华鲟洄游进入长江后需滞留一年左右性腺才发育成熟，于次年秋季产卵后，迅速降河入海。这样，如果在繁殖季节，不同年份对中华鲟亲鱼的捕捞量，以及年际之间中华鲟亲鱼进入长江的补充量大致平衡的话，则说明中华鲟的种群数量是相对稳定的。葛洲坝修建后，上世纪 90 年代之前，捕捞的用于人工繁殖的中华鲟亲鱼样本中，性腺发育成熟个体的比例则逐年上升，平均达 86.52%（肖慧，1998）。这可能意味着进入长江繁殖的中华鲟个体在逐年减少。

4.2.2 产卵量和产卵期间的亲鱼

胡德高等（1985，1992）采用标记放流研究了 1983-1984 年中华鲟的产卵量，认为葛洲坝下中华鲟的繁殖规模很小，洄游进入长江的亲鱼有些性腺发育停滞，有的由于找不到合适的繁殖场所，性腺发育成熟又退化。周春生等（1985）则认为，葛洲坝下中华鲟亲鱼的性腺基本上都能正常发育并进行产卵，只有少数个体发生性腺退化的现象。

Kynard 等（1995）用超声跟踪的方法研究了中华鲟亲鱼在产卵期间的活动情况，并判断中华鲟的产卵场可能局限在葛洲坝枢纽至庙嘴之间约 3km 的范围内。

此外，Deng *et al.*（1991）、余志堂等（1986）和 Wei *et al.*（1997）都对中华鲟产卵期间的水文状况进行了描述，并认为水文条件对其产卵有一定的刺激作用，但没有确定中华鲟产卵时对水文条件的严格需求范围。

中华鲟性比严重失调，雌性：雄性由原来稳定的 1：1 到目前的 1：3 以上。由此可以推测，中华鲟产卵群体数量将进一步下降。

据常剑波（1999）估计，在 1981-1990 年期间，中华鲟繁殖群体年补充量为 822-1650 尾；而采样水声学方法估计 1998 年在中华鲟自然繁殖前长江葛洲坝下至古老背约 20km 江段中，中华鲟亲体资源量为 1028 尾。可见，中华鲟产卵群体资源量在葛洲坝截流后可能下降了 50%。

4.2.3 长江口中华鲟幼鲟资源状况

中华鲟幼鱼入海之前，每年的 5-9 月份在长江口的崇明岛水域集群肥育。从渔民捕捞到中华鲟幼鱼的时间和地点分析，其分布区主要在崇明滩涂一带。上世纪 80

年代之前, 幼鲟在崇明出现的季节为 6-9 月, 1982 年以后, 开始出现的时间提前到 5 月上、中旬(易继舫, 1999)。60 年代, 中华鲟幼鱼在崇明水域的捕获量较大。以后由于各种原因, 其资源量持续下降, 1982-1983 年(葛洲坝修建后)降至历史最低点。1983 年后, 中华鲟成为我国重点保护水生野生动物, 其幼鱼也在禁捕之列, 因此没有足够的捕捞资料对其资源量作出准确估算。但是, 根据易继舫(1999)对崇明岛不同局部水域渔民误捕中华鲟幼鱼数量记录, 可以大致判断 1982-1996 年崇明岛中华鲟幼鱼资源量年际间的相对变化为: 1982-1989 年, 崇明岛水域中华鲟幼鱼的相对数量在波动中上升; 1989-1993 年, 相对数量较多而稳定; 1993 年以后开始有较明显的下降, 至 1996 年又有回升的迹象。1997 年以后, 尽管也有一些误捕捞的记录, 但由于调查的范围和时间与 1996 年以前的不完全一致, 因此很难得出资源量的变化趋势(常剑波, 1999)。

4.3 中华鲟的研究现状

4.3.1 葛洲坝截流前的中华鲟研究

1971 以前的中华鲟研究主要是一些形态、分类、分布和生活习性的零星记载, 没有系统研究。在此期间, 中华鲟和达氏鲟的种名问题仍较为混乱。对长江中华鲟进行较为系统的研究, 开始于 1972 年的“长江鲟鱼专题调查”, 此次由长江水产研究所、四川省长江水产资源调查组共同执行的专题调查, 历时三年, 研究了长江三种鲟鱼(中华鲟、达氏鲟和白鲟)的外部形态和内部结构, 初步查清了中华鲟产卵场的分布和大致洄游路线, 取得了中华鲟和达氏鲟的人工繁殖成功, 其研究成果被编写为《长江鲟鱼类研究》, 作内部交流。后来四川省长江水产资源调查组做了一些增补和修订, 改名为《长江鲟鱼类生物学及人工繁殖研究》, 于 1988 年正式出版(四川省长江水产资源调查组, 1988)。此书是迄今为止唯一一本关于我国鲟鱼基础性研究的专著。

4.3.2 葛洲坝截流后的中华鲟研究

1981 年葛洲坝正式截流。由于葛洲坝的建立威胁到长江鲟鱼类的生存, 1982 年国家禁止长江鲟鱼类的所有商业捕捞, 科研用鱼的数量也受到严格的限制和监控, 在我国“野生动物保护法”颁布(1988)后, 中华鲟等 3 种鲟鱼全部被列为国家一级重点保护动物(中华人民共和国濒危物种进出口管理办公室, 1996)。1982 年在葛洲坝下首次发现中华鲟自然产卵现象后, 1983 年和 1984 年长江水产研究所和葛洲坝工程水产处(现更名为葛洲坝集团公司中华鲟研究所)在坝下先后取得中华鲟人工繁殖成功, 中华鲟人工增殖放流从此开始, 并延续至今(2002 年因故暂停), 放流的技术也不断改进。湖北省和上海市分别于 1996 年和 2002 年批准建设长江宜昌段中华鲟自然保护区(省级)和长江口中华鲟幼鱼自然保护区(省级)。2003 年, 位于葛洲坝上游 47km 处的三峡大坝开始蓄水, 导致葛洲坝下水文条件的新变化,

中华鲟的保护问题因此增加了新的疑点。

与此同时,从1980年以来,围绕葛洲坝水利工程的建设对长江鲟鱼类资源的影响和救鱼问题,我国学者开展了一系列的关于中华鲟资源和生态的调查研究,参加工作的单位主要有长江水产研究所和中国科学院武汉水生生物研究所。特别是1995年以来,长江水产研究所与美国专家 Kynard 等合作,引进超声波遥测追踪及定位系统、河床扫描系统,研究中华鲟的繁殖生态问题,还通过幼鱼标志和回捕技术,评估中华鲟人工放流效果,取得了重要的研究进展。截止到2003年,葛洲坝下中华鲟产卵群体的资源和生态学研究告一段落,在产卵群体的资源量、群体结构及其变化、产卵场的水文条件及河床底质地貌、产卵的具体地点和具体时间、产卵规模、中华鲟在产卵场的分布和迁移、幼鲟的降海洄游及人工繁殖对长江口幼鲟的贡献率等方面,获得了大量的科学数据(常剑波,1999;邓中彝等,1985;柯福恩,1999;柯福恩等,1992;危起伟,2003;危起伟等,1998;余志堂等,1986; Deng *et al.*, 1991; Deng X *et al.*, 1991; Kynard *et al.*, 1995; Wei *et al.*, 1997)。但三峡大坝的建立对中华鲟会进一步产生什么样的影响,还有待于继续调查研究。

此外,人们对于中华鲟精液生物学、精液冷冻保存技术、受精细胞生物学、蛋白质化学、基因组的分子生物学等也有所研究(白俊杰等,2002;柳凌等,1999;鲁大椿等,1998;许雁和熊全沫,1990;张四明,1998;张四明等,1999; Zhu B *et al.*, 2002)。

1997年以来,长江水产研究所采用适宜的运输方法,将成熟亲鲟安全进行较长距离(110km)的运输,到达荆州,同时在中华鲟人工繁殖和苗种培育技术上获得新的突破。

进行人工规模化养殖和后备亲鱼培育,进而实现中华鲟全人工繁殖,建立中华鲟资源的人工备份,是保护中华鲟物种的另一途径。1997年开始,长江水产研究所同时进行中华鲟幼鱼工厂化驯养研究,至今已在湖北、广东、福建等地(国家批准的养殖场)建立了各年繁育的中华鲟人工后备亲鱼梯队,其中1997年孵化的中华鲟是目前我国养殖时间最长、规模最大的中华鲟人工种群。

4.3.3 中华鲟早期发育研究现状

相对于中华鲟产卵群体在资源生态学及个体的形态解剖学研究而言,中华鲟的早期发育方面的研究比较薄弱。

1988年出版的《长江鲟鱼类生物学及人工繁殖研究》一书,对人工繁殖的中华鲟胚胎、仔鱼、幼鱼按照不同的发育阶段进行了外部形态和生活习性的观察。葛洲坝下中华鲟人工繁殖获得成功后,鲁大椿等(1986)观察了中华鲟的胚胎发育过程。另外,中华鲟性腺发育的系统研究也有报道(陈细华,2004)。

5 本研究的目的、意义

中华鲟是鲟鱼类中地球上分布最南、唯一于秋季产卵（长江中华鲟）的物种，也是具有典型江海洄游习性、洄游路线最长、体形最大、卵径最大的鲟种之一。1996 年被国际自然保护联盟（IUCN）列入红皮书，划分到濒危等级，也是目前被我国列为一级重点保护动物的四种珍稀鱼类之一。另外，在长江三种鲟鱼（白鲟、达氏鲟、）中，目前唯一有中华鲟仍具有可以预期达到的捕捞量，并已形成了人工繁殖子一代的规模化养殖种群。与白鲟（其濒危程度最高）相比，中华鲟是目前最有希望在可预见的将来突破全人工繁殖大关的鲟种。

自上世纪七十年代以来，经过我国三代人的努力，在中华鲟产卵群体的资源生态学及个体的形态解剖学研究方面，取得了明显的进展，目前对中华鲟的报道主要集中在生理、生态等保护生物学方面，早期发育方面的报道比较少。本博士论文以中华鲟生理学和行为学为总体目标，围绕中华鲟感觉器官的发育及相应功能行为学内容展开工作，重点进行如下研究：

（1）中华鲟视觉器官早期发育及行为机能研究：运用组织显微技术并观测其相关感觉行为，系统研究中华鲟眼球及视网膜发育过程，揭示中华鲟视觉器官早期发育的规律及其趋光行为变化规律。

（2）中华鲟化学感觉器官早期发育及行为机能研究：运用组织显微技术并观测其相关感觉行为，系统研究中华鲟嗅囊、味蕾（唇、口腔、咽、须、鳃耙）发育过程，揭示中华鲟化学感觉器官早期发育的规律及其嗅觉、味觉对不同食物的吞食反应行为。

（3）中华鲟侧线早期发育及行为机能研究：运用组织显微技术并观测其相关感觉行为，系统研究中华鲟头部侧线和躯干部侧线发育过程，揭示中华鲟侧线系统早期发育的规律及其对水体中身体不同位置的振动反应规律。

（4）中华鲟陷器早期发育及行为机能研究：运用组织显微技术和摄食并观测其相关感觉行为，系统研究中华鲟头部陷器发育过程，揭示中华鲟陷器早期发育的规律及其电生理反应。

第二章 中华鲟眼睛的发育

1 前言

视觉在鱼类摄食、集群、繁殖、垂直移动及洄游等活动中起着重要的信息传递作用,深入研究鱼类的视觉特性,对阐明其行为机制,了解视觉结构在不同发育时期的生态适应性具有重要意义。眼睛是视觉器官,外界物体的可见光线射入眼中,在视网膜上成像,视网膜感受后产生不同形式的信息组合,经过有关中枢分析产生视觉,包括物体的大小,颜色、空间位置、运动等感觉。鱼类角膜的折射系数(1.37)与水(1.33)相近,因而鱼类的角膜无聚光作用,聚光完全由晶状体完成。因此鱼类眼的共同点是角膜平坦,晶体大而圆,聚光能力最大。硬骨鱼类的晶状体的正常位置却适于近视,晶状体紧挨在角膜之后,视远物时晶状体须后移(上海水产大学,1979)。视网膜(retina)是眼球壁的最内层,是高度分化的神经组织,共分两部分。后部贴附在脉络膜内面,有感光能力,构成视网膜视部,即一般所称的视网膜。前部衬贴在虹膜和睫状体的内面,构成视网膜虹膜部和视网膜睫状体部,无感光能力,通常称为视网膜盲部。视部与盲部交界处呈锯齿状,称锯齿缘。视网膜为神经组织,视部自外向内依次是色素上皮层、视觉细胞层、双极细胞层和节细胞层(王平等,2004)。目前鲟鱼类眼睛研究也有所报道(A. Rodriguez & E. Gisbert, 2001)。本文对中华鲟不同发育时期的视网膜结构、各类细胞数量变化、最小分辨角、视网膜运动反应及其不同发育时期的趋光性进行了研究,为中华鲟的基础生物学研究增加科学依据和理论知识。

2 材料与方法

2.1 材料来源与处理

2004年10月上旬从长江宜昌江段捕获中华鲟亲鱼,运回长江水产研究所水生野生动物繁育救护中心进行人工催产授精,受精卵在孵化框内孵化,10月19日为出膜高峰期,记载当日为0日龄,出膜后5日龄内每12hr取材一次,6日龄至30日龄内每48hr取材一次,此后每5日取材一次,直至180日龄。每阶段取材10尾,将同批材料分成两组(每组5尾),分别进行自然光下明适应和暗箱中暗适应1hr以上后使用Bouin氏液固定(魏开建等,1996),全长小于50.0mm的小样品鱼固定整个头部,大样品鱼麻醉后解剖取眼固定。固定样品经三氯乙酸脱钙,常规乙醇脱水和二甲苯透明,再分别作横切纵切包埋,作连续切片(厚度5~7 μ m),H.E染色后封片(王平等,2004)。

2.2 测量

2.2.1 眼径和晶状体直径

固定前的样品鱼置于 Olympus 双筒解剖镜下, 目测微尺测定眼的直径, 10 日龄后仔鱼眼径由游标卡尺测得。固定后的样品鱼用解剖针剥离晶状体, 目测微尺测定其直径。

2.2.2 眼的最小分辨角

中华鲟眼的最小分辨角 α (分) 参照此换算公式进行计算 (Blaxter and Janes, 1967):

$$\sin \alpha = (1/f)[0.1(1+0.25) \times 2/n^{1/2}], f=2.55r$$

式中, f : 晶状体的焦距长度 (mm)

r : 晶状体的半径 (mm)

n : 视网膜单位面积 (0.01mm^2) 上视锥的数量

2.2.3 视网膜内细胞数量

在视网膜上分等长的 5 份, 每个等长份中测定单位长度 ($100\mu\text{m}$) 中外核层细胞核数、视锥细胞数和神经节细胞数量 (Trowell & Westgarth, 1959)。

2.2.4 视网膜运动反应

在视网膜上约等距离取 5 个点, 分别测定明适应和暗适应下的色素层厚度 (P) 和视细胞层厚度 (V), 其中 P 为视网膜外缘到黑色素所达到的最远位置之间的距离; V 为视网膜外缘到外界膜之间的距离, 根据色素指数的大小来判断视网膜运动反应的出现与否, 色素指数 (PI) 按式 $PI=P/V$ 计算 (魏开建等, 2001)。

2.3 示意图的绘制和摄影

通过 Olympus 光学显微镜观察, 选择各个发育阶段有代表性标本绘制示意图并进行摄影。切片尺寸为目镜与物镜放大倍数之乘积。

2.4 行为机能实验

2.4.1 水族箱装置

玻璃水族箱规格为 $150 \times 80 \times 60\text{cm}^3$, 除光源端侧壁外, 其余三面玻璃壁内贴黑色筛绢布, 防止光线在箱内反射。光源置于一端的水族箱外壁, 另一端水族箱玻璃壁以黑布遮住。在箱底以白线作标记, 将强光区 ($1200\text{-}1500\text{lx}$) 划分出来。水深 30cm 。采用水平照明方式, 通过调压变压器调节电源电压而获得不同的水平光梯度, 光区的照度采用 ST-80C (北京师范大学光电仪器厂生产) 数字式水下照度计测定 (庄平,

1999)。

2.4.2 行为试验设计

实验前随机从培育池中挑选 10 尾鱼,集中放入一个塑料箱内适应 10min 后再单尾取出,从实验水族箱的中央部位放入。实验鱼在水族箱内适应 2min,然后连续记录其在强光区的停留时间,每尾鱼连续观察 5min。实验完毕后,将此实验鱼放回培育池,再从塑料箱中取下一尾,同样方法观测操作。将实验鱼在强光区的停留时间换算成占实验观察时间的百分比,作为趋光性的指标(庄平,1999)。

3 结果

3.1 中华鲟眼球形态结构观察

图 2.1 是中华鲟眼球结构模式图。中华鲟眼球近似球体,前面稍突出,分为眼球壁和眼球内容物两部分。眼球内容物和角膜共同构成眼的屈光装置。

眼球壁由外向内依次分为纤维膜、血管膜和视网膜三层。

纤维膜(tunica fibrosa) 构成眼球壁的最外层,厚而坚韧,是眼球的外廓。纤维膜可分为两部分,前 1/6 段透明部分称为角膜,后 5/6 段称为巩膜,包围着眼球内部柔软的结构。角膜(cornea)为无色透明的圆盘,略向前方突出,中央较薄,周边较厚。角膜的组织结构由外到内可分为五层:

复层扁平上皮 覆盖在角膜的外表面,表面的细胞比较光滑。

前弹性膜 为一层透明均质的膜,与其下方的角膜固有层相连。

角膜固有层 此层最厚,由胶原纤维和少量弹性纤维所组成。

后弹性膜 为一层均质膜,由胶原蛋白构成。

内皮细胞层 为一层扁平细胞,覆盖在角膜的后面。

巩膜(Sclera) 呈白色,由致密结缔组织构成,坚韧不透明,对眼球有支持保护作用。在巩膜与角膜交界处,巩膜形成环形嵴突,称为巩膜距。

血管膜(Membrana vasculosa) 又称色素膜,由富含血管和色素细胞的疏松结缔组织构成。自前向后分为虹膜、睫状体和脉络膜三部分。虹膜(iris)为环形薄膜,位于角膜后方,中央是瞳孔,外缘与睫状体相连。和大多数硬骨鱼类一样,中华鲟的瞳孔也不能缩小和扩大。晶状体的背侧附有游离的悬韧带,腹侧附有晶状体收缩肌。虹膜把角膜和晶状体之间的腔分为眼前房和眼后房,二者借瞳孔相通。睫状体(ciliary body)是血管膜最厚的一段,在脉络膜和睫状体的交界处凹凸交错呈锯齿状,称为锯齿缘。在眼球横切面上呈三角形,后部较平坦,前部有许多突起,称睫状突。脉络膜(choroid)是血管膜的后 2/3 段,衬于巩膜与视网膜之间,富含血管和色素细胞。

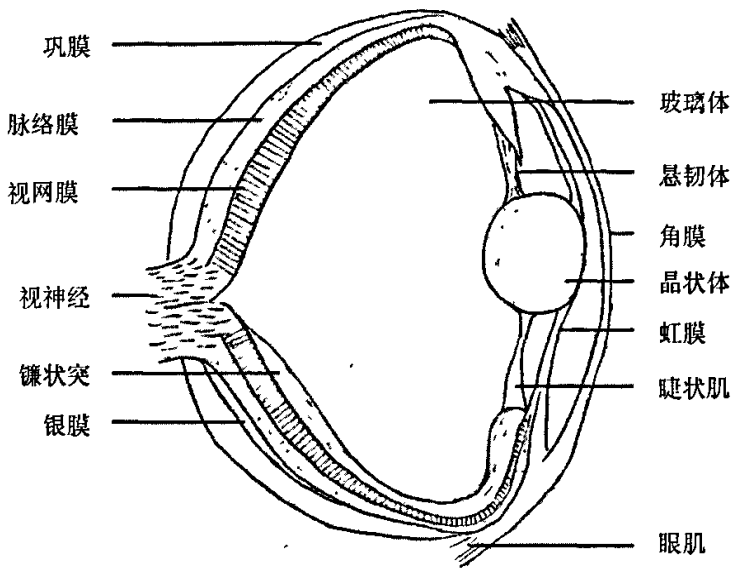


图 2.1 中华鲟眼球结构模式图

Fig. 2.1 Pattern of eyeball structure of Chinese sturgeon

视网膜 (retina) 是眼球壁的最内层, 是高度分化的神经组织, 共分两部分。后部贴附在脉络膜内面, 有感光能力, 构成视网膜视部, 即一般所称的视网膜。前部衬贴在虹膜和睫状体的内面, 构成视网膜虹膜部和视网膜睫状体部, 无感光能力, 通常称为视网膜盲部。视部与盲部交界处呈锯齿状, 称锯齿缘。视网膜为神经组织, 视部自外向内依次是色素上皮层、视觉细胞层、双极细胞层和节细胞层。

眼球内容物包括水状液、晶状体和玻璃体。

水状液 (Aqueous humor) 为无色透明的液体, 由睫状体的细胞渗出或分泌而成, 流入眼后房。后房是一个狭窄的环状间隙, 被虹膜、晶状体、睫状体和玻璃体所包围。水状液由后房经瞳孔入前房, 大部分的液体由虹膜角区域处吸收入巩膜静脉窦。

晶状体 (lens) 晶状体是一个两面凸起的透明的半固体, 位于瞳孔的后方。它借着无数纤细的透明胶样纤维悬于睫状突上, 此纤维称睫状小带, 亦称悬韧带, 起于睫状突的内面, 辐射地伸向晶状体, 而附着在晶状体的被膜上。晶状体外面包着一层透明而有弹性的被膜。晶状体前面在被膜之下有一层扁平上皮细胞, 渐近晶状体的边缘, 晶状体的实质是由细长的晶状体纤维组成。

玻璃体 (Vitreous body) 是一种胶状透明的物质, 在晶状体和睫状小带的后方, 占据眼球内腔的大部分。一般的, 玻璃体内没有固定的细胞核和血管。

3.2 中华鲟眼球的早期发育

中华鲟眼球早期发育见图版 I。

初孵仔鱼(a) 整个眼睛没有颜色,晶状体较软,无色。角膜无色透明,厚而平。睫状肌还没有到达晶状体,属游离状态。此时视网膜亦没有分化,各层细胞结构均匀一致。

孵出 24hr 仔鱼(b) 晶状体开始分层,颜色逐渐由无色透明变成乳白色。出现虹膜,呈浅黑棕色。视网膜内开始出现色素细胞层,黑色素呈一薄层均匀分布。睫状肌到达晶状体。

3 日龄仔鱼(c, d) 眼球呈乳白色,晶状体增大,淡黄色。角膜变薄,凸度变大。巩膜色素出现。视网膜内出现高密度的单锥细胞,具有感光功能。虹膜分化完毕。出现视神经。

9 日龄仔鱼(e, f) 眼径显著增大。晶状体直径也增大,颜色继续变深。视网膜内各层分化完毕,具典型十层结构。睫状肌变粗。虹膜色素增多,呈黑棕色。视神经变粗。

17 日龄仔鱼(g, h) 角膜凸度增大,变薄。巩膜色素增多,不透明。虹膜颜色继续加深。

25 日龄仔鱼(i, j) 眼径增大近似球体。晶状体圆而硬,呈球体状,为不透明的乳白色。虹膜发育完善,可见其三层结构。视网膜内视觉细胞发育完善。视神经增粗成束。

40 日龄幼鱼(k) (晶状体已剥离) 眼球各部分形态发育基本完毕,中央凹还不甚明显。

60 日龄幼鱼(l) (晶状体已剥离) 此时整个眼球发育完善,近似球体,角膜凸起,可看到其五层结构。巩膜呈不透明的白色。虹膜呈深黑棕色。眼球中央凹清晰可见。视神经粗大成束。

表 2.1 中华鲟不同发育阶段形态数据记录 (n=10)

Tab. 2.1 Morphological characters in different stages of Chinese sturgeon

日龄/d	全长/mm	体长/mm	眼径	晶状体直径/ μm
Day	Total length	Body length	Eye diameter	Lens diameter
0	13.3	8.9	1379.6 μm	119.5
1	15.6	11.8	1804.3 μm	143.6
2	16.6	12.4	1928.4 μm	168.9
3	18.3	13.9	2258.1 μm	190.7
4	20.5	14.4	2346.7 μm	217.8
5	22.2	15.6	2628.7 μm	245.7
6	23.8	16.7	2709.8 μm	274.1
7	25.2	17.4	2797.5 μm	307.4
8	26.7	18.0	2845.6 μm	342.1
9	28.4	19.6	3026.7 μm	365.9
10	29.3	20.5	3321.8 μm	389.4
11	31.4	23.1	3.4mm	424.1
13	32.3	24.1	3.7mm	464.2
16	34.3	25.0	3.8mm	546.8
28	40.5	28.1	4.0mm	620.7
30	41.4	30.4	4.2mm	718.9
40	47.8	34.5	5.3mm	849.4
55	59.9	43.8	6.5mm	1086.9
70	76.3	55.8	8.6mm	1241.2
100	108.7	81.8	15.1mm	1330.1
110	119.8	90.8	16.9mm	1407.4
120	148.6	111.6	20.9mm	1494.8
140	187.5	143.3	25.6mm	1612.4
160	235.1	175.4	33.1mm	1679.6
180	301.6	224.8	45.5mm	1756.8

表 2.1 为中华鲟不同发育阶段全长、体长、眼径及晶状体直径的变化。由表可知, 中华鲟体长约占全长的 66.9%~76.4%, 前期发育缓慢, 40 日龄后全长、体长增长速度较快。中华鲟眼径相对体长较小, 占体长比例为 1.49%~1.64%, 随着个体发育, 40 日龄后的眼径增长速度较快。晶状体占眼径的 5.43%~16.67%, 相对较大, 前期发育缓慢, 10 日龄以后的增长速度较明显。

3.3 中华鲟视网膜形态结构观察

如图版Ⅶ、图 2.2 所示, 中华鲟视网膜具有典型十层结构, 自外向内依次为色素上皮层、视觉细胞层、外界膜、外核层、外网状层、内核层、内网状层、神经节细胞层、视神经纤维层及内界膜。这十层由四层细胞所构成, 从外到内依次为: 色素上皮层、视觉细胞层、双极细胞层和神经节细胞层。除色素上皮层之外, 其余三种细胞都是神经细胞和一些神经胶质细胞。其中 Fig.2.2a 是视网膜超微结构示意图 (王平, 2004)。

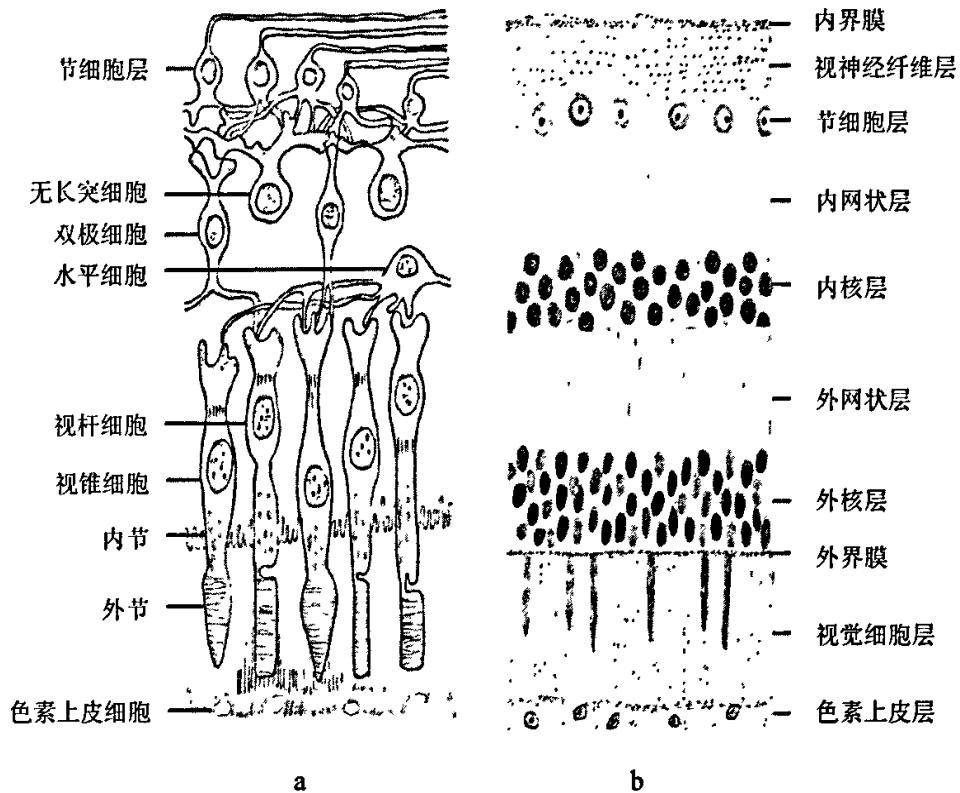


图 2.2 中华鲟视网膜结构模式图

Fig.2.2 Pattern of retina structure of Chinese sturgeon

色素上皮层 (pigment epithelium) 位于视网膜的最外层, 为单层矮柱状上皮, 基底部紧贴在玻璃膜上。色素上皮细胞质内及突起内有许多黑色素颗粒, 可以调节感光细胞所感受的光强度。当光线较强时, 黑色素颗粒移入细胞突起内, 吸收部分光线, 使感光细胞免受过强光线的损伤; 当光线较弱时, 黑色素颗粒移回细胞体内, 使感光细胞更充分接受弱光的刺激, 以适应暗视。色素上皮除了构成屏障、调节光

线强度外,还能吞噬、消化视杆细胞脱落的膜盘,并能贮存维生素 A,参与视紫红质的再生。

视觉细胞层主要有视杆细胞和视锥细胞两种。视杆细胞 (rod cell),呈细长杆状,由细胞体内和内、外侧突起构成。外侧突起呈细长杆状称视杆,分内、外两节。视杆细胞感受弱光或暗光。视锥细胞 (cone cell) 结构与视杆细胞相似,外形较视杆细胞粗壮。外侧突起呈圆锥状,称为视锥。视锥细胞的膜盘上嵌有视色素。如果缺少一种或多种类型的视锥细胞,则形成相应颜色的色盲。视锥细胞感受强光和颜色。在中央凹只有视锥细胞,无视杆细胞。从中央凹边缘开始出现视杆细胞,再向外,视杆细胞逐渐增多,视锥细胞逐渐减少。

双极细胞层 (bipolar cell) 是联合神经细胞,连接视觉细胞和神经节细胞的中间神经元。其细胞体集中成内核层。双极细胞的树突分枝与视锥、视杆细胞的轴突互相联系,组成外网状层。

神经节细胞层 (ganglion cell) 位于视网膜的最内层,为多极神经元。其树突与双极细胞的轴突形成突触,其轴突向视盘集中,形成视神经。此外,在视网膜内还有横向联络神经元,起到视觉调节作用。在视盘颞侧有一浅黄色区域,称为黄斑 (macula lutea)。黄斑中央有浅凹,称中央凹。该处视网膜最薄,只有视锥细胞和色素上皮细胞。中央凹的视力最敏锐、最精确。视盘 (optic disc) 又称视神经乳头或盲点,是视网膜全部神经节细胞发出的轴突在眼球后端集中的区域,呈圆盘状,轴突突出巩膜筛板,称为视神经。视网膜中央动脉、静脉也由此进出。此处无感光细胞。

3.4 中华鲟视网膜的早期发育 (见图版 II)

3.4.1 视网膜的分层

初孵仔鱼的视网膜没有分化,各层细胞结构均匀一致 (II-a)。2 日龄时出现色素细胞层 (II-b),黑色素呈一薄层均匀分布,色素上皮细胞数量很少,排列稀疏,细胞形状不规则,染色较浅。3 日龄时视杆视锥细胞层和外核层开始发育,明适应视网膜上可以看到大量紧密排列的单锥细胞 (II-c)。4 日龄时出现神经节细胞层 (II-d),此时整个视网膜共分化成 4 层,可以分辨出色素细胞层、视细胞层、外核层和神经节细胞层。9 日龄时视网膜进一步发育分化 (II-e),外网状层、内网状层以及内核层均已形成,其中外网状层较薄,染色较深,内网状层较厚,染色较浅。至此,视网膜各层分化完毕,排列顺序和一般硬骨鱼类相似。视网膜各层的细胞数量和大小继续变化,到 30 日龄时整个视网膜结构发育完善 (II-i,j)。

3.4.2 色素细胞层中黑色素的分布

在孵化后 2-9 昼夜中华鲟仔鱼的暗适应视网膜上,黑色素均匀地分布在视锥细胞层外侧,没有回复到色素细胞层,且视锥椭圆体在外界膜外侧整齐排列,表明此

时还没有明显的视网膜运动反应。3 日龄中华鲟明适应视网膜上 (II-c), 黑色素较均匀地分布在视锥层外侧并遮蔽视锥细胞的部分外段, 说明此时视锥细胞具有感受强光的功能。16 日龄暗适应视网膜上, 部分黑色素能回复到色素细胞层, 说明此时已经出现了视网膜运动反应 (II-f, g)。而达到 25 日龄后, 暗适应后黑色素能较好地回复到色素细胞层, 浓密地分布在视锥层外侧, 说明此时视网膜运动反应已经很明显 (II-h)。

3.4.3 光感受细胞的种类和分布

3 日龄中华鲟仔鱼的视网膜上出现高密度的单锥细胞 (SC) (II-c), 呈无规则紧密排列, 染色较浅。9 日龄时出现视杆细胞 (II-e), 初始数量较多且增长迅速, 染色较视锥细胞深。随着中华鲟的生长发育, 单锥细胞密度不断减小, 排列逐渐稀疏, 而视杆细胞数量不断增多, 最终形成单锥细胞较少、没有双锥细胞、视杆细胞数量占绝对优势的视网膜类型。

3.4.4 外核层

外核层包含视锥和视杆两种细胞的细胞核。3 日龄中华鲟视网膜上出现外核层 (II-c), 很薄, 细胞核排列紧密, 此时全都是视锥细胞的细胞核, 呈卵圆形, 染色较深。随着视杆细胞的出现, 外核层中出现了视杆细胞的细胞核, 形状也呈卵圆形, 但比视锥细胞核稍小, 染色较浅。随其生长, 视锥细胞核密度不断减小, 视杆细胞核密度不断增大, 整个外核层着色逐渐变深, 厚度逐渐增加, 当发育到 30 日龄时 (II-i, j), 外核层厚度基本稳定, 层内细胞核主要是视杆细胞核, 排列紧密。

3.4.5 内核层

9 日龄时内核层出现较明显的分化 (II-e), 已经分化出 1-2 层具有完整外形的水平细胞, 呈长圆形, 染色较深。

3.4.6 神经节细胞层

发育初期的神经节细胞层较厚, 细胞密集, 排列不规则, 多呈长圆形, 染色较浅。随着生长发育, 细胞层逐渐变薄, 细胞分散, 染色变深, 形状接近圆形, 当达到 9 日龄时 (II-e), 神经节细胞稀疏地排列为一个薄层。

3.5 视锥细胞、神经节细胞及外核层细胞核的分布数量及其数量比

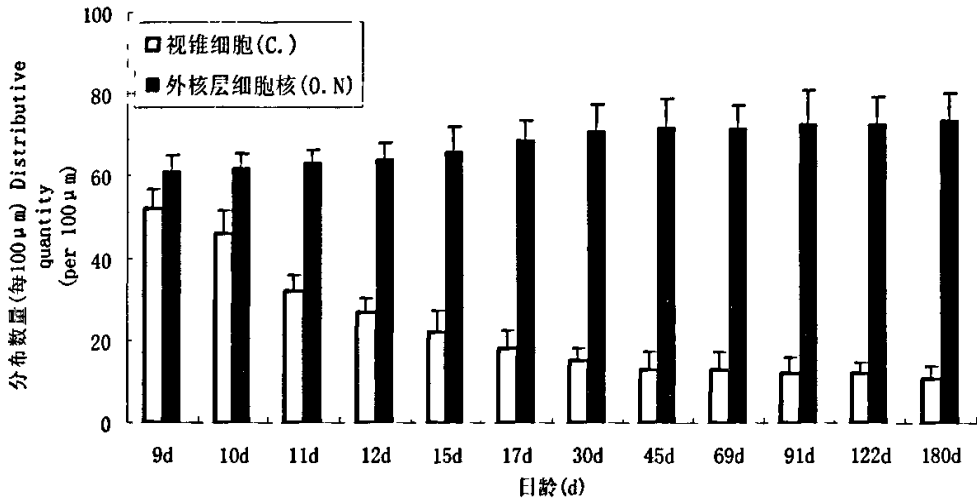


图 2.3 中华鲟视网膜横切片上 100μm 内视锥细胞 (C.)、
和外核层细胞核 (O.N.) 分布数量

Fig.2.3 The distributive quantity of cones (C.) and nuclei of the outernuclear layer (O.N.) per 100μm unit length in the retinal cross section of Chinese sturgeon

由图 2.3 可知,随着中华鲟的发育,视锥细胞 (C.) 密度呈持续下降的趋势,17 日龄以前,降低趋势非常显著,以后降低幅度逐渐减小,最终变得非常平缓且细胞数量维持在较低的水平。与此相反的是,外核层细胞核 (O.N.) 的密度呈逐步增加的趋势,由于外核层包含了视锥和视杆两种细胞的细胞核,表明了从 9 日龄开始,视杆细胞密度显著增加,到了第 17 日龄,外核层细胞核的增加幅度变的比较缓慢,此时的视锥细胞数量趋于稳定,说明视杆细胞数量也趋于稳定。这些变化表明:在中华鲟视网膜的发育过程中,单锥细胞的密度逐渐减小,视杆细胞密度逐渐增大,其中 9 日龄至 17 日龄是单锥细胞分布数量从高到低、视杆细胞和外核层细胞核数量从低到高的显著变化时期。

由图 2.4 可知,神经节细胞 (G.) 密度随着中华鲟个体的发育呈下降趋势。从 4 日龄出现开始便呈显著下降趋势,直至 9 日龄,此后的下降幅度变得非常平缓,最终神经节细胞的数量保持在较低的水平,表明 4 日龄至 9 日龄是神经节细胞密度从高到低的明显变化时期。

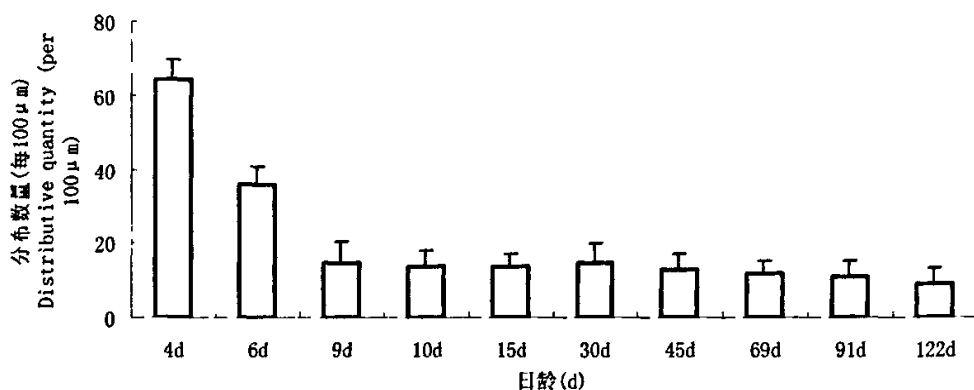


图 2.4 中华鲟视网膜横切片上 100μm 内神经节细胞 (G) 分布数量
Fig.2.4 The distributive quantity of ganglion cells (G) per 100μm unit length
in the retinal cross section of Chinese sturgeon

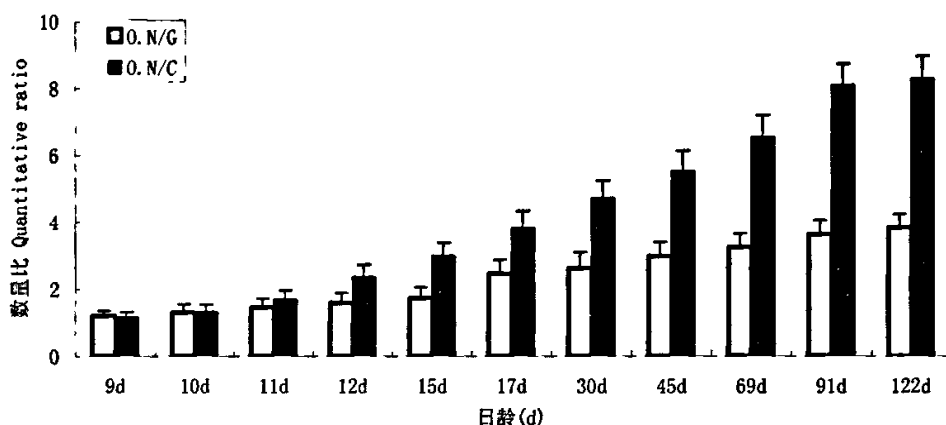


图 2.5 中华鲟视网膜上外核层细胞核 (O.N.) 与视锥细胞 (C.)
及神经节细胞 (G) 的数量比
Fig.2.5 The quantitative ratio of nuclei of the outer nuclear layer (O.N.) to cones (C.) and
to ganglion cells (G) in the retina of Chinese sturgeon

图 2.5 所示为外核层细胞核与视锥细胞 (O.N/C.)、外核层细胞核与神经节细胞 (O.N/G) 数量比的变化趋势。O.N/C. 和 O.N/G. 均随中华鲟的生长发育表现出相似的递增趋势。9 日龄时 O.N/C. 为 1.2, 说明此时视杆细胞已经初步分化, 但其光感受细胞仍以视锥细胞为主。9 日龄-17 日龄时期 O.N/C. 呈显著增长趋势, 这说明光感受细胞过渡到以视杆细胞为主, 此时期 (9d 龄-17d 龄) 即是视杆细胞数量增长的一

个明显过渡时期。O.N/G很好地反映了视网膜网络结构会聚程度由低到高的变化趋势(魏开建等, 2001), 由 2.5 图可知, 整个增长趋势都比较平缓, 其中 9 日龄-17 日龄的增长幅度稍大。

3.6 最小分辨角 (α)

视敏度一般由最小分辨角表示, 分辨角越小, 视敏度越大。视敏度的大小由晶状体的大小和视网膜的分辨力决定, 视网膜的分辨力取决于视细胞的密度以及视细胞之间横向联系的发达程度。晶状体的大小决定了焦距的长度。图 2.6 所示为中华鲟眼的各发育阶段的最小分辨角的变化。视敏度随个体发育而提高, 但是幅度比较缓慢, 最小分辨角 4d 龄的 64.2' 减小到 91d 龄的 11.3', 其中 9d 龄-17d 龄的减小幅度较显著。

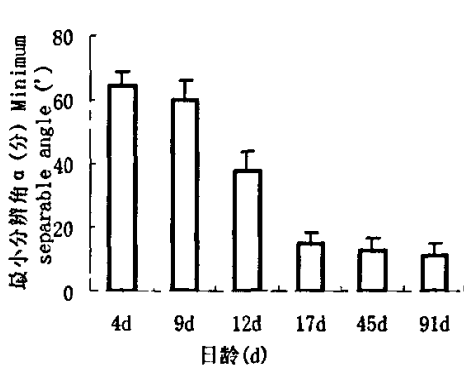


图 2.6 中华鲟眼的最小分辨角的变化

Fig.2.6 Changes in the minimum separable angles (α) of Chinese sturgeon eyes

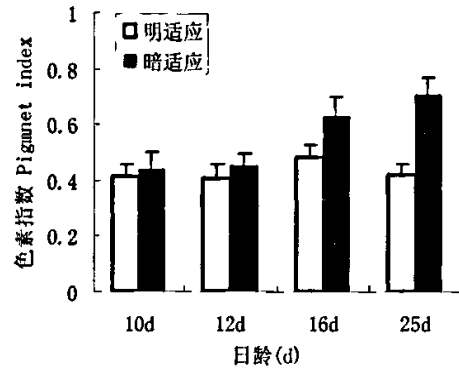


图 2.7 明、暗适应条件下色素指数的变化

Fig.2.7 Changes in the pigment indices for light and dark adapted retina of Chinese sturgeon

3.7 视网膜运动反应的发育

图 2.7 反映的是不同发育阶段的中华鲟在明、暗适应条件下色素指数的变化。12 日龄前的仔鱼明适应和暗适应下的色素指数差异不大, 明适应下的 PI 值变化在 0.502-0.597 之间, 暗适应下的 PI 值变化在 0.498-0.579 之间, 说明此时还没有出现明显的视网膜运动反应。当发育到 16 日龄时, 明适应 PI 均值为 0.625, 而暗适应 PI 均值显著减少到 0.480, 这说明已经产生了明显的色素颗粒位移, 25 日龄时的视网膜运动反应更加显著, PI 均值由明适应的 0.712 降为暗适应的 0.437。

3.8 行为机能试验

由图 2.8 可知, 中华鲟从出膜至 8 日龄内, 对强光 (1200lx-1500lx) 表现出明显的正趋向性, 100% 趋光。第 9 日龄时开始有些仔鱼趋性不强烈, 趋光率陡降至约 76%, 且趋光比例持续下降。第 10 日龄选择亮区的几率最低, 平均约 45%。从 12 日龄开始有些仔鱼恢复趋光性, 趋光率有所回升, 平均值为 51%。第 13 日龄比第 12 日龄略为上升。此后趋光率快速上升, 16 日龄时已经达到 89%。第 17 日龄以后, 绝大部分仔鱼恢复到了与刚出膜时一样, 100% 趋光, 以后中华鲟的趋光性趋于稳定, 没有出现任何变化。

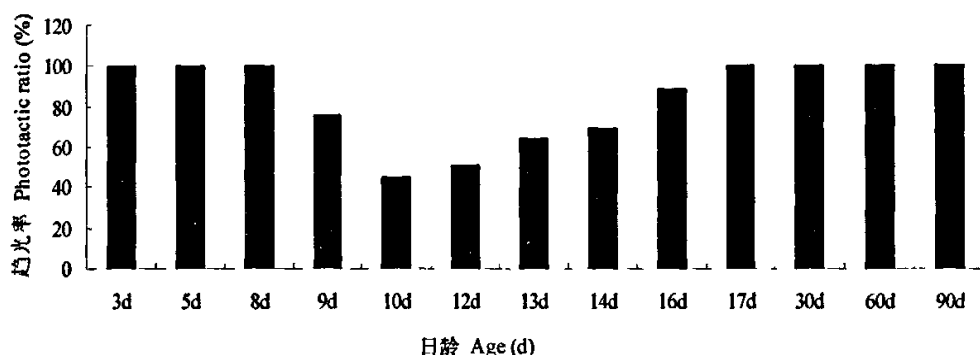


图 2.8 中华鲟早期发育阶段趋光行为变化

Fig.2.8 Daily means percent of Chinese sturgeon preferring illumination

4 讨论

4.1 中华鲟眼球的发育

刚孵化出膜的中华鲟整个眼睛没有颜色, 晶体未分化。9 日龄时视网膜发育完毕, 呈典型十层结构。25 日龄时视神经粗大成束, 40 日龄时眼球发育完善。一般认为鱼是近视眼, 因为鱼的晶状体是球形, 焦距短。在鸟类和哺乳类, 眼的调节是通过改变晶状体的曲率调节焦距。但鱼类的晶状体很坚实, 没有弹性, 不能改变形状, 所以鱼眼的调节是改变晶状体与视网膜之间的距离。硬骨鱼类依靠晶状体收缩肌的收缩, 使晶状体后移, 缩短晶状体与视网膜间的距离。中华鲟的晶状体相对较大且很坚硬 (占眼径的 5.43%-16.67%), 睫状肌较细小, 调节晶状体能力较差, 因此可以推断中华鲟眼调节的速度较慢。

4.2 视锥细胞和视杆细胞的发育

刚孵出的中华鲟仔鱼视网膜没有分化好的光感觉细胞, 这与其他许多鲟鱼类及

一些硬骨鱼类的研究结果是一致的(Baburina, 1956; Boglione *et al.*, 1997; Hocutt, 1980; Wahl and Mills, 1993)。孵出后 3 日龄出现高密度的单锥细胞, 9 日龄时出现视杆细胞, 此时中华鲟仔鱼正处在由内源性营养向外源性营养转变时期(9d 龄-11d 龄), 卵黄囊期即将结束, 部分仔鱼已经开始摄取外界食物。一些研究发现, 许多种鱼首次摄食时的视网膜都是纯视锥细胞型视网膜, 只有在鳗鲡科和长尾鳕科是纯视杆视网膜(Blaxter, 1970)。而对西伯利亚鲟的研究中发现, 卵黄囊期仔鱼(5 日龄-6 日龄)视网膜各层已经分化完全, 单锥细胞和视杆细胞均已出现, 即仔鱼首次摄食时的视网膜存在两种光感受细胞(Rodriguez and Gisbert, 2002)。可见中华鲟仔鱼首次摄食时的视网膜类型与西伯利亚鲟相似。同许多硬骨鱼类一样(魏开建和张海明, 1996; 魏开建等, 1997), 中华鲟的光感受细胞最先发育视锥细胞, 然后出现视杆细胞(9 日龄), 0 日龄-9 日龄时, 仔鱼处于垂直游泳阶段和水平游泳阶段, 都在水体中上层, 此时的光感受细胞为高密度的单锥细胞, 适于感受强光。卵黄囊期结束后转为底栖生活, 此时出现视杆细胞, 适于感受弱光。由此可见, 视锥细胞和视杆细胞出现的时间和中华鲟仔鱼由垂直游泳阶段、水平游泳阶段转至底栖生活的生态习性是相适应的(四川省长江水产资源调查组, 1988), 并可以认为这是为视觉环境的改变所做的准备。Blaxter(1986)认为视网膜运动反应是伴随着视杆细胞的出现而产生的, 其意义在于强光时保护视杆细胞, 弱光时提高视杆细胞的感光能力, 徐永淦和何大仁(1988)在对黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼的研究中也得到了类似的结论。由本实验观察可知, 9 日龄视网膜各层分化完毕后, 单锥细胞个体变粗, 密度降低, 排列逐渐稀疏, 视杆细胞个体变粗长, 密度增大, 排列紧密, 直至 17 日龄后二者数量保持相对稳定。从中华鲟早期视网膜中单锥细胞和视杆细胞形态结构及数量变化中可以发现, 在从水体中上层向底层迁移的过程中, 9 日龄-17 日龄是视网膜明显快速生长的一个时期。

4.3 不同发育时期的趋光性

中华鲟仔鱼在发育过程中, 其生态发生显著的变化。0 日龄-3 日龄时处于垂直游泳阶段, 仔鱼间歇地摆动尾部, 身体上升到水面, 然后又停止运动, 身体自然下降, 主要活动在水的中上层, 在该阶段仔鱼的趋光性很强, 且对白色底质表现出喜好性(庄平, 1999), 这与西伯利亚鲟是相似的(A. Rodriguez and E. Gisbert, 2002)。5 日龄-9 日龄时期进入水平游泳阶段, 此时仔鱼身体已能保持平衡, 不停地摆动尾部在水体表层水平方向游动, 此时仔鱼仍对强光有较强的趋光性。当达到 9 日龄时进入底栖生活, 并开口摄取外界食物, 开始出现避光行为, 17 日龄后又恢复至 8 日龄以前的趋光性, 此后中华鲟的趋光性一直保持不变。中华鲟表现出的这种生态特性与其视网膜的发育是一致的。3 日龄时的视网膜出现高密度的单锥细胞, 直至 9 日龄视杆细胞出现, 这个阶段视敏度较高, 适于感受强光, 高视敏度有利于准确分辨小型水生动物饵料的大小、运动和位置, 可以弥补发育初期晶状体过小而造成的

较弱视力。9 日龄后视杆细胞出现且数量骤增, 视锥细胞数量增长速度较慢, 此时视网膜的视敏度降低, 光敏感性增强, 逐步适宜感受弱光的刺激, 本行为实验表明此阶段的仔鱼的趋光性较垂直游泳阶段有所降低, 这也是鱼眼对弱光环境的逐步适应。

4.4 视觉的发育和摄食的关系

视觉是鱼类摄食的重要感觉之一, 李大勇等(1994)认为视觉在鱼类摄食行为中的作用主要表现在三个方面: 寻找和发现, 辨认和选择, 摄食时方向和姿势的调整; 单保党和何大仁(1995a; 1995b)对黑鲟的研究中也发现了这几方面的作用。中华鲟仔鱼 9 日龄后进入底栖生活并开始摄取外界食物, 单锥细胞和视杆细胞均已存在, 且视神经已经功能化, 而此时其它感觉器官尚未发育完善, 所以我们可以认为刚开口的仔鱼主要是靠视觉来摄食的, 此时的视网膜各层虽然分化完毕, 但其视觉功能还比较差, 这也就决定了中华鲟的食性和捕食方式。该阶段的仔鱼主要以浮游动物为食, 探索食物。在其它感觉逐渐形成之后, 中华鲟都不直接追捕食物, 而是探索食物, 当触到食物后才张口咬住和吞下, 这种摄食方式也可能和它的吻很长和口下位有关。

4.5 视敏度

中华鲟眼睛的视敏度随着个体的发育而提高, 最小分辨角由 4 日龄的 $64.2'$ 减小到 91 日龄时的 $11.3'$, 说明虽然视锥细胞的密度随发育降低了, 但晶状体直径的增加补偿了由视锥密度下降而可能造成的视敏度的下降, 从而使早期发育阶段中华鲟的视敏度依然随着个体的发育而提高。9 日龄-17 日龄的最小分辨角下降趋势比较显著, 而后趋于平缓, 表明视敏度在仔鱼刚开口时的选择摄食中起着重要作用。

4.6 视觉在感觉中的作用

张孝威等(1980)报道许多种鱼的视觉是仔鱼开口摄食的第一种感觉。从本实验可以看出, 视网膜分化完毕, 仔鱼已经开始摄取外界食物时, 其它感觉尚未发育完善, 可见中华鲟的生态特性也符合上述“视觉在仔鱼开口摄食时是第一种感觉”的情况。此后随着中华鲟个体的发育, 视网膜在完成了 9 日龄-17 日龄这个典型过渡时期的迅速发育后, 视敏度随个体发育而增加的幅度缓慢, 且该阶段中华鲟的栖息水层也由水体中上层转到水底, 光线很弱甚至无光。与此同时, 其它感觉不断完善, 须部、唇部都存在大量的味蕾, 嗅觉发育迅速, 鲟鱼类极其重要的感觉器官-陷器也已经在吻的背腹面及两侧和头部的眼眶上下都有分布, 以及中华鲟体长的增长幅度远远超过了眼径的增长幅度。这些都表明, 在中华鲟完成了早期视网膜的迅速发育后, 视觉在整个感觉中所处的地位已经慢慢消退。

4.7 中华鲟的颜色视觉

关于视网膜接收光刺激产生色觉的机理有许多说法,三色觉学说至今仍被人们所采用(杨雄里,1996)。视网膜上有三种不同的视锥细胞,其外段分别含有红、绿、蓝光敏感的三种不同感光色素,主要分布在单锥细胞的外段和双锥细胞的每个外段,这3种视锥细胞具有相应的神经纤维,能分别把来自不同视锥细胞的信息传递到视觉中枢。由于这3种视锥细胞对于不同波长的敏感性不同,所以受光照射时,相对的兴奋程度也不同,这样的信息传递到中枢,经过综合产生颜色视觉。颜色视觉仅仅是单锥细胞与双锥细胞行使的功能,因此没有单锥细胞和双锥细胞的鱼类只能感知光亮度的差别,不能辨别颜色。梁旭方等(1994)指出鳊鱼的视网膜仅存在单一的光感受系统,即暗视系统,不可能形成色觉,但鳊鱼视网膜具有很高的光敏感性,适于弱光视觉。中华鲟视网膜内只具有单锥细胞没有双锥细胞,理论上不能产生颜色视觉,而其颜色感觉机能方面还需要进一步的行为学实验证明。

第三章 中华鲟化学感受器官的发育

1 前言

味觉器官和嗅觉器官在生理机能方面类似,有时也统称这两类感受器官为化学感受器官,鱼类在搜寻食物的过程中,就是依靠这两种构造完善的不同的感受器官,化学感受器官在鱼类摄食、集群、繁殖、垂直移动及洄游等活动中起着重要的信息传递作用(杨安峰和程红,1999;赵维信,1992)。鱼类与高等脊椎动物一样,其味觉感受器是味蕾。鱼类味蕾的分布范围很广,在口腔、舌、唇、鳃、咽、食道、体表等处皆有分布,借以感受气味(王敏等,1993;杨秀平等,1996)。味蕾的分布区域也随种而异。鱼类的嗅觉器官是一对内陷的嗅囊,嗅囊由一些多褶的嗅觉上皮组成,以外鼻孔与外界相通。软骨鱼类外鼻孔开口于吻的腹面,硬骨鱼类开口于吻的背面。水流在鼻囊中的流动依靠嗅上皮表面纤毛的运动和鱼类自身的运动。软骨鱼和大部分硬骨鱼的鼻孔中央有一个皮褶将鼻孔分为前入水孔和后出水孔,均不与口腔相通(杨安峰和程红,1999)。对鱼类味觉功能的研究,在鱼类生态生理、渔业和环境保护上都有其重要的意义。深入研究鱼类的化学感受特性,对阐明其行为机制,了解化学感觉结构在不同发育时期的生态适应性也具有重要意义(宋天复,1987)。

2 材料与方法

2.1 材料来源与处理

2004年10月上旬从长江宜昌江段捕获中华鲟亲鱼,运回渔场进行人工催产授精,受精卵在孵化框内孵化,10月19日为出膜高峰期,记载当日为0日龄,出膜后5日内每12hr取材一次,6日至30日龄每48hr取材一次,此后每5日取材一次,直至180日龄。每阶段取材10尾,全长小于50.0mm的仔鱼经Bouin氏液固定后,将鱼头剪下经三氯乙酸脱钙,按纵切和横切要求进行常规石蜡切片。大规格鱼取下头部,观察鼻孔在头部的位置和外形。将Bouin氏液从鼻孔滴注到嗅囊腔内暂时固定0.5hr,剪下含有完整嗅囊的组织块投入固定液中固定24hr以上后再解剖取出嗅囊组织。然后取整个口腔、须和鳃耙固定。固定好的组织经三氯乙酸脱钙,常规乙醇脱水和二甲苯透明,再分别作横切纵切包埋,作连续切片(厚度5~7 μ m),H.E染色后封片(王平等,2004)。

2.2 示意图的绘制和摄影

通过Olympus光学显微镜观察,选择各个发育阶段有代表性标本绘制示意图并

进行摄影。切片尺寸为目镜与物镜放大倍数之乘积。通过 Olympus 光学解剖镜及肉眼观察嗅囊组织的外形结构并绘制示意图。

2.3 测量与计算

味蕾的测量与计数 在连续切片中取横截面最大的一个味蕾计数并测定其高度和宽度。

嗅觉上皮的厚度 在横切片上测定嗅觉上皮表面至基膜的距离,即为嗅觉上皮的厚度。

初级嗅板的隆起高度 在嗅囊的横切面上沿嗅觉上皮表面方向测定初级嗅板隆起顶端至两侧凹陷处的最大距离,分别作为其两侧的隆起高度。在此基础上求出嗅板的平均隆起高度。

2.4 行为机能实验

口咽腔味蕾功能通过行为学实验定量测定。用不透明黑纸贴在 60 日龄中华鲟双眼上,以除去视觉。失去视觉的中华鲟对摄入口咽腔食物的吞咽行为出现率通过 10 次观察计算,10 次摄入行为中出现吞噬行为的几率即为吞噬行为出现率。共分 3 组,每组 10 尾饲养于 $150 \times 80 \times 60\text{cm}^3$ 的玻璃水族箱中,水温 $18\sim 22^\circ\text{C}$,饥饿 1 天后,每种食物重复测定 15 次,对测定结果作统计学处理。

3 结果

3.1 中华鲟味蕾的发育

图 3.1 所示为中华鲟味蕾的发育模式图。味蕾的发育初期为深埋在表皮内的原始细胞团,近圆形,感觉细胞和支持细胞不甚清楚且数量较少。随后细胞团高度不断增加变成椭圆形,顶部表皮也稍稍隆起。感觉毛刚出现时较短,还没有超出表皮高度。发育完善的味蕾呈卵圆形,基部和周围的上皮都在基膜上,顶端有味孔(Taste pore)通于消化管腔或体表。味蕾由感觉细胞和支持细胞构成。感觉细胞呈长柱形,细胞的长轴与上皮表面相垂直。细胞核呈椭圆形,染色较深,位于细胞的中部,顶部有感觉敏锐的感觉毛突起。细胞的基部有味觉神经末梢的分布。支持细胞亦呈梭形,细胞的体形较大,染色较淡,细胞核圆形或椭圆形。支持细胞的数目较多,与感觉细胞并列。

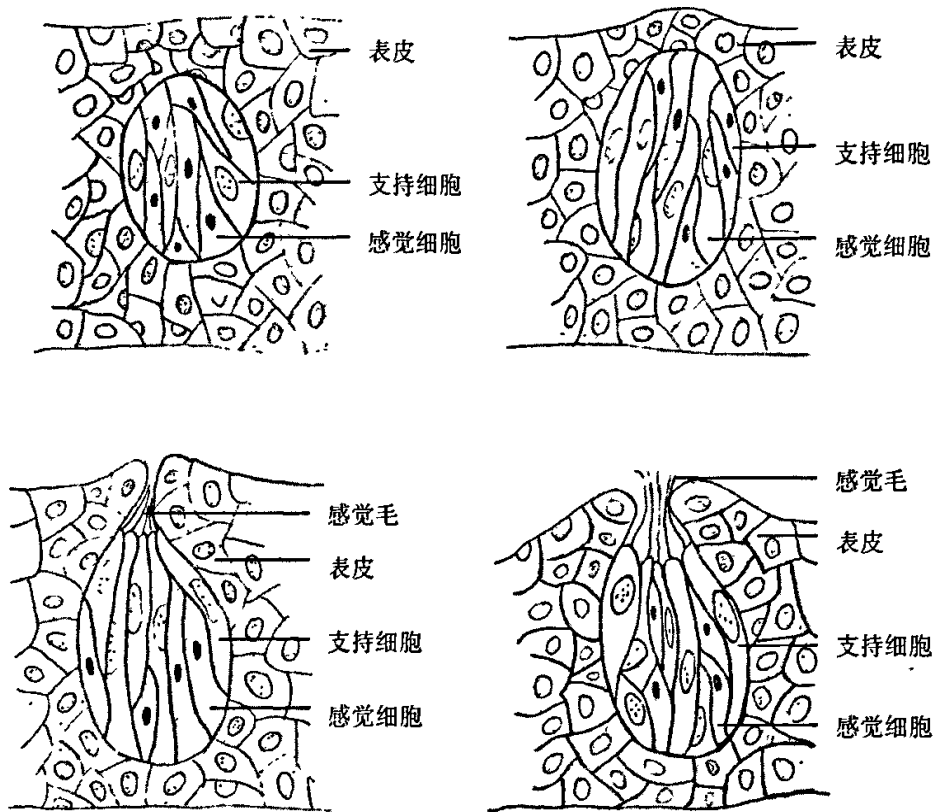


图 3.1 中华鲟味蕾发育模式图

Fig.3.1 Pattern of development of Chinese sturgeon's taste bud

由表 3.1, 3.2 可知, 中华鲟味蕾主要分布在须、上下唇、舌、上腭、鳃耙和咽部。其中须部味蕾最早出现, 紧接着下唇、上唇也出现味蕾, 咽部味蕾出现最迟。上腭部及上下唇部味蕾较大, 鳃耙和咽部味蕾较小。舌部味蕾数量最多, 其次是上腭、须、上唇和下唇。鳃耙较短且排列稀疏, 有退化迹象, 味蕾只有零星几个。咽部味蕾也较少, 食道未见有味蕾分布。

表 3.1 中华鲟各部味蕾的大小变化 (n=10)

Fig.3.1 Size changes of taste bud in different regions of Chinese sturgeon

日 龄 (d)	味蕾最大高度 (μm)、最大宽度 (μm) The largest height and width of taste bud													
Days	须 Barbel		舌 Tongue		上腭 Palate		上唇 Upper lip		下唇 Lower lip		鳃耙 Gillrakers		咽 Pharynx	
12	20.7	5.9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
14	25.8	7.1	*	*	*	*	*	*	20.4	5.1	*	*	*	*
16	31.4	9.4	*	*	*	*	21.3	5.2	26.4	9.2	*	*	*	*
18	36.8	12.7	16.8	6.8	24.1	6.4	32.4	11.8	30.6	16.4	17.2	4.8	*	*
20	47.1	19.4	20.7	12.4	32.8	12.2	38.9	20.7	37.8	22.7	23.4	6.2	*	*
25	58.5	30.2	29.3	19.1	43.5	21.7	54.7	34.4	46.1	30.8	31.5	10.8	*	*
30	70.8	46.1	40.8	30.2	51.7	34.5	70.4	48.4	58.7	44.5	39.7	15.2	25.8	6.4
35	86.4	58.4	53.4	41.7	76.8	56.1	76.8	54.3	70.8	59.4	50.4	22.8	41.7	14.8
40	94.2	69.2	62.8	51.8	92.8	74.2	84.2	67.1	88.6	78.6	57.6	31.0	58.2	35.4
50	97.5	72.6	85.4	70.3	123.8	97.5	105.6	97.3	118.6	95.4	74.3	68.5	82.4	68.1

表 3.2 中华鲟各部味蕾的数量变化 (n=10)

Fig.3.2 Number changes of taste bud in different regions of Chinese sturgeon

日 龄 (d)	味蕾数量 (n) The number of taste bud						
Days	须 Barbel	舌 Tongue	上腭 Palate	上唇 Upper lip	下唇 Lower lip	鳃耙 Gillrakers	咽 Pharynx
12	6	*	*	*	*	*	*
14	9	*	*	*	7	*	*
16	14	*	*	4	10	*	*
18	20	8	6	8	14	4	*
20	26	15	11	13	19	5	*
25	43	34	28	22	24	12	*
30	58	53	41	31	38	19	6
35	67	78	54	39	40	21	10
40	75	86	68	47	49	25	14
50	82	104	84	56	67	28	17

3.1.1 中华鲟须部味蕾的发育 (见图版III)

5 日龄仔鱼 (a) 须开始向后伸长, 很软, 无色透明。各层还未发育完善, 隐约可见软骨层和表皮层。

7 日龄仔鱼 (b) 整个须发育完毕, 由外向内可分为四层: 表皮、真皮、肌肉和软骨。其中表皮层较薄, 还未见味蕾出现。

10 日龄仔鱼 (c, d) 表皮层增厚, 在表皮层的底部出现味蕾的原始细胞团, 接近圆形, 其内只有少量几个形状不规则的细胞。

12 日龄仔鱼 (e, f) 表皮层继续增厚。味蕾原始细胞团数量增多, 细胞团向上隆起成椭圆形。其内的细胞数量也增多, 表皮隆起不明显。

15 日龄仔鱼 (g, h) 味蕾继续向上隆起, 顶端有感觉毛伸出味孔, 至此须部味蕾发育完毕。呈长椭圆形, 凸起不明显, 大部分都埋在表皮组织中。主要由感觉细胞、支持细胞和基细胞构成。感觉细胞呈长梭形, 细胞核及细胞质染色均较深。支持细胞也呈梭形, 染色较浅。感觉毛长度相对较长。

20 日龄仔鱼 (i, j) 表皮变厚, 味蕾数量增多, 感觉细胞数量增多, 染色变深。味蕾的高度、宽度也在增加。

30 日龄仔鱼 (k, l) 表皮继续增厚。味蕾形态变化不大, 数量继续增多, 主要集中在不靠近吻部的须部外侧。感觉毛相对较长, 可达整个味蕾高度的 1/3。

3.1.2 中华鲟唇部味蕾的发育 (见图版IV)

5 日龄仔鱼 (a) 中华鲟仔鱼口形成管状, 出现唇褶。还未见味蕾出现。

9 日龄仔鱼 (b) 唇的表皮厚度增加, 在下唇中部首先出现了味蕾原始细胞团, 接近圆形, 内有少量形状不规则的细胞。

12 日龄仔鱼 (c) 唇的表皮继续增厚。下唇中味蕾原始细胞团数量增多, 上唇中也开始出现零星几个, 表皮隆起较明显。

14 日龄仔鱼 (d) 下唇味蕾隆起明显, 顶端有感觉毛伸出味孔, 此时下唇部味蕾发育完毕。呈椭圆形。感觉毛长度相对较短。

16 日龄仔鱼 (e, f) 唇表皮继续增厚, 味蕾数量增多, 上唇部味蕾发育完毕, 椭圆形, 凸起较明显。下唇味蕾数量明显多于上唇。

30 日龄仔鱼 (g, h) 唇表皮厚度变化不大。味蕾数量较多, 与唇表面的感觉颗粒紧密排列。口角部位的上皮较唇中部薄, 有一些粘液细胞的分布, 但味蕾数量非常少, 只有零星几个。

3.1.3 口腔内味蕾发育 (见图版V)

5 日龄仔鱼 (a) 上颌上皮细胞排列整齐, 有一些粘液细胞, 未见到味蕾。口腔内还未形成舌突起。

8 日龄仔鱼 (b) 上腭表皮中出现少数几个味蕾原始细胞团。下腭表皮层增厚,

出现舌隆起。表皮底部出现味蕾的原始细胞团，近圆形，数量较上腭多，内含未发育好的感觉细胞和支持细胞，只有零星几个。

13 日龄仔鱼 (c, d) 出现圆锥形下颌齿，数量较多，紧密排列。下腭中的味蕾原始细胞团数量增多，发育呈椭圆形，表皮隆起不明显。原始细胞团内的感觉细胞和支持数量也增多，染色变深。靠近咽部的上腭有褶皱，大量粘液细胞紧密排列，未见有味蕾出现。

18 日龄仔鱼 (e, f) 味蕾继续向上隆起，顶端有感觉毛伸出味孔，口腔内味蕾发育完毕。近圆形，表皮隆起较明显。感觉细胞和支持细胞数量较多，染色较深。感觉毛长度相对较长。

30 日龄仔鱼 (g, h) 味蕾数量增多，其内的感觉细胞数量也增多，味蕾的高度、宽度也在增加。感觉毛长度相对较长，可达整个味蕾高度的 1/3。此时仔鱼的口腔齿较发达，上颌齿、下颌齿均为圆锥形，有膨大的基部和尖锐的齿尖。

40 日龄幼鱼 (i, j) 舌发育完善，表面多皱褶，有大量粘液细胞分布。味蕾分布在舌的上皮细胞间，数量较多。

45 日龄幼鱼 (k, l) 靠近咽部的口腔内有零星味蕾出现，椭圆形，表皮隆起不明显。

3.1.4 鳃耙味蕾发育 (见图版VI)

8 日龄仔鱼 (a) 此时第四对鳃形成，在鳃弓上出现瘤状突起，类似鳃耙，但真正的鳃耙尚未形成。

12 日龄仔鱼 (b) 鳃耙形成，上皮隆起增厚，出现味蕾的原始细胞团，近圆形，较小，感觉细胞和支持细胞的数量较少。

18 日龄仔鱼 (c, d) 味蕾继续向上隆起，顶端有感觉毛伸出味孔，此时鳃耙味蕾发育完毕。染色较深，隆起明显。

30 日龄仔鱼 (e, f) 味蕾数量增多，但增幅较小。味蕾分布不均匀，主要集中在鳃耙的顶部。感觉毛长度相对较长。

3.2 中华鲟嗅囊的发育

3.2.1 中华鲟嗅囊形态结构

中华鲟嗅囊位于头背部、眼前方，由左右 2 个嗅囊组成 (见图 3.2-A, B)。每个嗅囊有分化完整的 2 个鼻孔开口于头部背方。两鼻孔的前后排列顺序差异不显著。前鼻孔位于头背内侧，稍稍凸起于表面之上，椭圆形，孔径较小，还不及后鼻孔的 1/2。后鼻孔位于头背外侧，呈长圆形，孔径较大。中华鲟的初级嗅板排列类型为辐射式 (180°型)，呈椭圆形 (见图 3.2-C)。

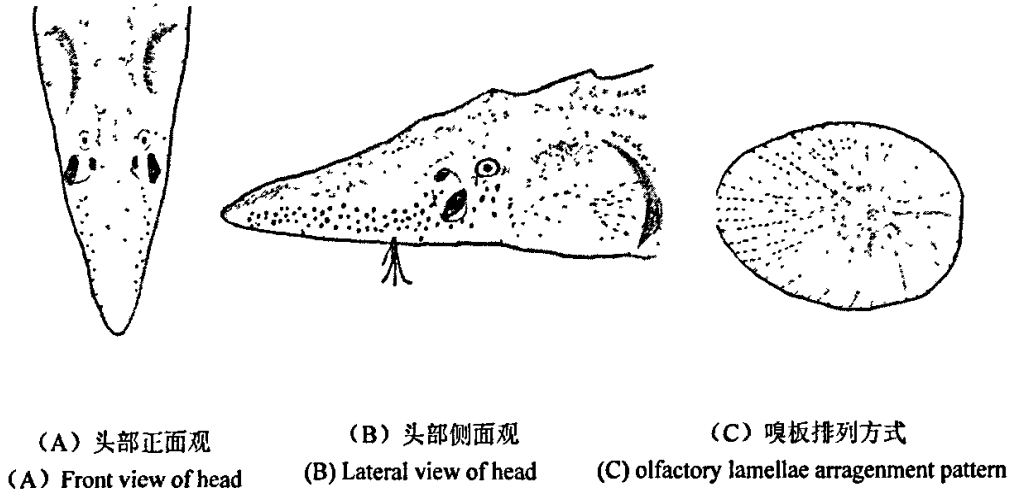


图 3.2 中华鲟嗅囊在头部的位置以及嗅板排列模式图

Fig.3.2 Pattern of regions of olfactory sacs in head and olfactory lamellae arrangement pattern of Chinese sturgeon

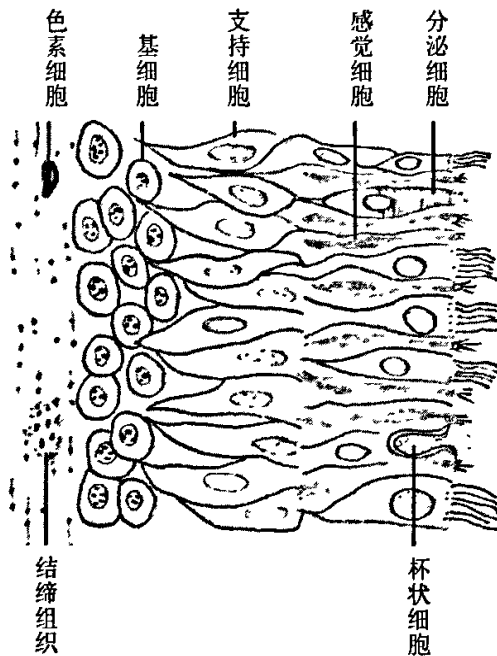


图 3.3 中华鲟嗅觉上皮模式图

Fig.3.3 Pattern of olfactory epithelium of Chinese sturgeon

图 3.3 为中华鲟嗅觉上皮结构模式图。嗅觉上皮包括三种细胞：嗅觉细胞、支持细胞和基细胞。嗅觉细胞分布在支持细胞之间，细胞呈梭形，有两个突起，是一种双极型感受细胞。细胞核呈圆形，位于细胞膨大的地方。嗅觉细胞的一个突起伸至上皮表面，另一个突起伸向固有膜，前者较后者略粗，表面有纤毛，称为嗅毛。另一突起细而长即嗅细胞的轴突，称为嗅神经纤维，属于无膜无髓神经纤维，它们在固有膜内集合形成嗅神经，通向端脑的嗅叶。支持细胞位于嗅细胞之间，呈高柱状，其顶端抵达上皮的表面，细胞核椭圆形，各细胞的核大多排列于同一水平。支持细胞的数量较多。基细胞位于上皮的基部。细胞呈锥体形或椭圆形，比较低矮。细胞核圆形，染色较深。固有膜由结缔组织构成，除了嗅神经之外，还有血管和淋巴结。嗅粘膜分化出初级嗅板和次级嗅板，分褶越多，嗅觉面积越大，嗅觉亦越灵敏。

表 3.3 中华鲟嗅觉上皮的厚度及初级嗅板厚度和数量变化 (n=10)

Tab.3.3 Changes of thickness of olfactory epithelium and thickness and number of primary olfactory lamellae of Chinese sturgeon (n=10)

日龄 (d) Days	嗅觉上皮厚度 (μm) Thickness of olfactory epithelium (μm)	初级嗅板隆起高度 (μm) Thickness of primary olfactory lamellae (μm)	初级嗅板数量 (n) The number of primary olfactory lamellae (n)
6	32.57	0	0
9	33.01	67.51	1
12	34.84	72.38	2
15	35.29	79.52	4
18	37.84	87.49	8
20	41.25	98.57	12
25	44.87	130.54	16
30	45.10	198.46	18
35	45.74	274.84	19
40	46.21	346.52	21
50	46.97	389.74	23
60	47.27	428.69	24
90	47.88	754.87	26
120	48.57	1157.05	27
150	51.13	1687.24	28
180	54.26	2157.28	28

不同发育时期中华鲟的嗅觉上皮厚度及初级嗅板隆起高度和数量见表 3.3。可以

看出, 随其发育, 仔鱼的嗅觉上皮厚度随着初级嗅板数量的增加而缓慢增加。中华鲟初级嗅板的隆起高度随其生长发育显著增加, 说明中华鲟嗅觉上皮的表面积也随生长而显著增大, 且初级嗅板的数量也在不断增加, 其中 12~25 日龄阶段为快速发育时期。

3.2.2 中华鲟嗅囊的发育 (见图版VIII)

4 日龄仔鱼 (a) 鼻孔为一简单穿孔, 较狭长。嗅粘膜较厚, 嗅囊顶部保留有未分化上皮的特征。

6 日龄仔鱼 (b, c) 鼻隔已经形成, 将嗅囊一分为二。嗅觉上皮底部出现黑色素细胞, 排列紧密。嗅粘膜较以前薄。

9 日龄仔鱼 (d) 前、后鼻孔基本发育成形。前鼻孔稍稍凸起于表面之上, 椭圆形, 孔径较小, 不及后鼻孔的 1/2。后鼻孔呈长圆形, 孔径较大。此时由嗅觉上皮和固有膜组成的嗅粘膜从底部向上隆起形成第一个初级嗅板。

12 日龄仔鱼 (e, f) 初级嗅板数量逐渐增多, 但隆起高度还较小。嗅觉上皮较以前薄。

15 日龄仔鱼 (g, h) 随着仔鱼的生长, 初级嗅板的数量及隆起高度都在增加。嗅板沿头尾方向彼此平行排列, 但排列还较稀疏。

20 日龄仔鱼 (i, j) 嗅板数量增多, 排列紧密, 隆起高度也明显增大。嗅觉上皮相对较薄。

30 日龄仔鱼 (k, l) 嗅囊发育基本完善, 嗅板数量较多, 排列紧密, 隆起较高。

3.2.3 中华鲟嗅觉上皮的发育 (见图版IX)

6 日龄仔鱼 (a, b) 嗅觉上皮底部出现黑色素细胞, 排列紧密。还未见嗅粘膜凸起, 细胞排列均匀。

9 日龄仔鱼 (c, d) 由嗅觉上皮和固有膜组成的嗅粘膜从底部向上隆起形成第一个初级嗅板。感觉细胞和支持细胞不明显, 染色较浅。有少量杯状细胞稀疏排列。

12 日龄仔鱼 (e, f) 初级嗅板数量逐渐增多, 但隆起高度还较小。色素细胞增多, 染色加深。杯状细胞增多。

15 日龄仔鱼 (g, h) 随着仔鱼的生长, 初级嗅板的数量及隆起高度都在增加。感觉细胞呈梭形, 染色较深, 支持细胞呈长柱形, 染色较浅。嗅板沿头尾方向彼此平行排列, 但还较稀疏。

20 日龄仔鱼 (i) 嗅板数量增多, 排列紧密, 隆起高度也明显增大。感觉细胞和支持细胞数量增多。

25 日龄仔鱼 (j) 嗅板隆起高度增大, 数量增多, 彼此平行排列。染色较深。

28 日龄仔鱼 (k, l) 嗅觉上皮发育基本完善。嗅板数量较多, 排列紧密, 色素细胞较多。

30 日龄仔鱼 (m, n) 嗅板数量较多, 排列紧密, 隆起较高。嗅觉细胞的上端凸起直达上皮表面并具有纤毛, 下端伸向固有膜。嗅觉细胞数量较多, 在上皮中间层分布较密集。支持细胞位于感觉细胞之间, 数量较感觉细胞少。基细胞位于嗅觉上皮的基部, 为小的椭圆形或卵圆形细胞, 染色较深。纤毛细胞位于嗅觉上皮的表层。

3.3 行为机能试验

表 3.4 盲中华鲟对摄入口咽腔不同味道和软硬度食物的吞食行为出现率

Tab.3.4 Frequency of occurrence of swallowing behaviour in blinded Chinese sturgeon to foods of different taste and texture ingested in the oropharyngeal cavity

食物 (Foods)	正常颗粒饲料 (normal pelleted feed)	奎宁浸泡后的颗粒饲料 (pelleted feed dipped in quina)	软颗粒饲料 (Soft-pelle ted feed)	糊状颗粒饲料 (Paste feed ball)	不同软硬度的橡皮泥 (plasticine balls of different texture)
吞食行为出现 率 (%)					
(Frequency of occurrence of swallowing behaviour/%)	100	0	84.67	0	0

对 60 日龄失去视觉的中华鲟进行化学感觉行为机能实验, 此时, 中华鲟已经转食驯化完毕开口摄取人工颗粒饲料, 且各个部位的味蕾均已发育完善。中华鲟对摄入口咽腔不同味道和软硬度食物吞噬行为出现率的实验结果见表 3.4。结果表明, 中华鲟摄入正常颗粒饲料, 对用奎宁液浸泡过的饲料吞噬后又吐出。说明中华鲟口咽腔的味蕾能辨别出正常饲料的味道和奎宁的苦味。对于营养组分完全相同的软颗粒饲料和糊状饲料团, 中华鲟对软颗粒饲料也表现出吞噬行为, 但对糊状饲料团则吞入后又吐出。说明除了食物的化学性质外, 食物的软硬度在中华鲟吞咽活动中也起着决定性作用。中华鲟对摄入口咽腔内不同软硬程度的橡皮泥球均无吞噬行为, 说明仅有合适的食物软硬度而无促进吞咽的化学刺激也不能诱导中华鲟的吞咽反应。

4 讨论

4.1 中华鲟味蕾的发育

鱼类的味蕾广泛分布于口腔和咽的顶部、侧壁和底部的上皮中,甚至鳃上。但在底栖或食腐类如鲇鱼、鲤鱼和亚口鱼类味蕾则从头至尾地广泛分布于体表,甚至在鲇鱼的触须上也分布大量味蕾。中华鲟味蕾在须、口腔、舌、上下唇、鳃耙、咽上均有分布。其中须部味蕾最早发育,其后依次是下唇、上唇、舌、上腭和咽。其中舌部和上腭味蕾数量较多,上唇、下唇及须部味蕾的数量较少。说明味蕾在中华鲟吞咽活动中的作用大于摄食活动中的作用(李红涛和邓少平,2005;栾雅文等,1997)。

有关味蕾的细胞组成说法不一:国内多数学者认为由支持细胞和感觉细胞组成;有的认为由明细胞、暗细胞和基细胞组成(梁长林,1981)。据 Klaus Reutter (1982)的描述和我们对中华鲟的研究证实,两套术语所指味蕾的细胞构成本质上是一致的:支持细胞实为明细胞,着色浅,位于四周和基底部;感觉细胞为暗细胞,着色深,位于味蕾的上部中央;基细胞为生发层细胞。作者更偏向于第1种说法:即味蕾仅由支持细胞和感觉细胞两种细胞组成。味蕾是由上皮分化而来的味觉器官,细胞已特化,分别具有感觉和支持作用。基细胞为生发层细胞,是一种未分化的干细胞,在原有味蕾细胞的诱导下,可以分化变长为支持细胞和味细胞;基细胞也可以分化成其它表皮细胞,它并不是味蕾特定的组成成分。可以推测:味蕾与上皮细胞一样随着自身的耗损消失,由生发层细胞特化更新,味蕾的生成象上皮一样终生存在。

4.2 味蕾的分布及数量

在中华鲟的上唇、下唇、口角、舌、上腭、咽、鳃耙部位均有味蕾的分布。味蕾的数量随摄食部位功能不同而有所差别。舌上味蕾数量最多,其次是上腭和须,分布数量较少的是咽部和鳃耙,其中鳃耙上的味蕾最少,只有零星几个。须部味蕾主要集中在不靠近吻部腹面的一侧,且数量从基部往端处逐渐增多。这些与其摄食方式和食性都是密切相关的。中华鲟是以动物性食物为主的杂食性鱼类。主要食物为一些底栖鱼类,如海水中的舌鳎属、鲮属、磷虾、蚬类等。在淡水中的主要食物是虾、蟹、螺类。少量植物类食物也有发现,如黄丝藻和水生维管束植物。中华鲟的摄食方式主要是在水底游动时以吸吮方式摄食底质上的食物,有时也可用吻翻掘底质。中华鲟不是滤食性鱼类,鳃耙排列疏松且短,有退化迹象,跟进食关系不大,这也是长期的进化结果,鳃耙无须有感觉器官的功能(栾雅文等,2003)。

4.3 中华鲟嗅囊的发育

中华鲟9日龄时,由嗅觉上皮和固有膜组成的嗅粘膜从底部向上隆起形成第一个初级嗅板,此后,嗅囊不断发育,直至30日龄发育完善,其中12~25日龄时嗅觉上皮和初级嗅板数量的快速发育时期。

和大多数硬骨鱼类一样(马细兰等,2005;杨秀平等,1999;张桂蓉等,2003;苏锦祥和李婉端,1982;孟庆闻等,1987),中华鲟的每一个嗅囊都具有完全分开的

前后两个鼻孔,前面的为进水孔,后面的为出水孔。只是中华鲟两鼻孔的前、后位置差异不太大。硬骨鱼类的嗅板排列方式一般可分为三种:并列式、半辐射式(90° 型)和辐射式(180° 型)。中华鲟的嗅板排列方式属于辐射式(180° 型)。其嗅觉上皮的层次结构与一般硬骨鱼类相似,但初级嗅板表面较光滑,缺乏次级嗅板。因此中华鲟主要是通过增加初级嗅板的数量,特别是增加嗅板的隆起高度来增大嗅觉上皮的表面积及嗅囊腔的使用效率来提高嗅觉机能。其嗅囊直径略大于眼径,可以认为中华鲟的嗅觉与视觉机能大致相当,都较弱。

4.4 中华鲟化学感觉器官与摄食的关系

对中华鲟摄食行为观察表明:中华鲟仅对吻部腹面下方很近距离的食物有摄食反应,对头部两侧的食物则无反应,即使离食物非常近,且对远距离食物亦无趋近行为。这表明视觉和嗅觉远距离感觉器官在中华鲟摄食行为中作用不大。

唇部味蕾在摄食中起确定食物位置和触发对食物的“咬食”反射作用。随着个体的发育,上下唇味蕾数量增多,增强了仔鱼搜索、判断和摄取食物的能力。可见唇部味蕾在中华鲟的摄食习性中所起的作用相当重要。口腔中的味蕾能判断随水进入口中食物的味道。中华鲟舌部和上腭处的味蕾数量较多,表明其对吞入口腔中的食物辨别能力较强,如果不是所需食物,便会吐出。这在行为机能实验中也有所证明。食道紧接咽腔后部,可以辅助咽共同完成吞咽活动,中华鲟食道部未见有味蕾分布。

4.5 中华鲟化学感觉特性在养殖生产中的应用

中华鲟化学感觉行为机能实验表明,中华鲟口腔咽腔味蕾对食物味道和软硬度均非常敏感,仅吞食同时具有一定味道和软硬度的食物。在中华鲟人工养殖中,可根据此摄食特性将饲料加工成其比较喜欢摄食的硬度,以提高摄食率,减少浪费。且投喂后如果未食用饲料溶解至较软,便可以进行排污处理,不必再等待中华鲟的食用,防止分解耗氧致溶氧继续降低,水质变坏。

第四章 中华鲟侧线的发育

1 前言

侧线系统为水生脊椎动物所特有,包括圆口类、鱼类、肺鱼类、两栖类中的部分无足目、有尾目及无尾目的水生种类和幼体蝌蚪。原始的侧线感觉器常个别地分散排列,其顶露于体表,这在刚孵化出来的鱼苗身上极为明显;后来侧线感觉器沉入皮下,称为短沟;继而彼此相连相通,形成封闭的长管。并完全与皮肤分开,仅以一个个小孔与外界相通。硬骨鱼类的侧线常呈管状。头部的侧线由于膜骨的形成,其管道常埋在膜骨内。通常,侧线按节分出小节,侧线管在鳞片上穿孔与外界相通。这种小管在有的鱼类的鳞片表面分出小支,以若干小孔分别通出,或者分支是盲支。

侧线在鱼的行为中起重要的作用,被称为鱼体上的“雷达”。侧线的机能主要是水里的感受器。研究发现侧线可探测鱼体周围低频水波的振动(Bleckmann, 1986, 1988; Coombs & Janssen, 1989, 1990; Saunders, 1985; Schellart *et al.*, 1998)和声波的振动(Bleckmann, 1986)。除此之外侧线还具有其它的功能,如在鱼类集群行为中避免个体间相互碰撞(Patridge, 1982),捕食(Montgomery *et al.*, 1985, 1989; Enger *et al.*, 1989)或逃避敌害,种群交流(Bleckmann, 1986)。Lighthill (1995)在研究鲱鱼时证明侧线在鱼的活动具有减少鱼体水流阻力的作用。研究还发现侧线可以辅助视觉确定远距离物体的位置。对于一些主要在弱光环境中捕食活动性饵料的鱼类,由于视觉受到很大限制,侧线在捕食活动中往往具有很大的作用(梁旭方, 1996)。

目前对鱼类侧线功能和组织形态方面的研究还较少报道。该方面的研究有利于探讨鱼类侧线功能与生活环境及生活习性适应的特点,同时可为研究侧线生理等方面提供一些重要的基础资料。

2 材料与方法

2.1 材料来源与处理

2004年10月上旬从长江宜昌江段捕获中华鲟亲鱼,运回渔场进行人工催产授精,受精卵在孵化框内孵化,10月19日为出膜高峰期,记载当日为0日龄,出膜后5日内每12hr取样一次,6日龄至30日龄每48hr取材一次,此后每5日取材一次,直至180日龄。每阶段取材10尾,全长小于50.0mm的仔鱼用Bouin氏液整体固定。大规格鱼将身体切成小段分开固定。固定好的组织经三氯乙酸脱钙,常规乙醇脱水、二甲苯透明和石蜡包埋,作连续切片(厚度5~7 μ m),H.E染色后封片(王平等, 2004)。

侧线管形态结构的研究采用Jakubowski (1967)的经典方法。福尔马林浸制的

标本用 H_2O_2 退色后, 将 Delafield 氏苏木精自眶上管注入。该程序需将标本浸入流水中操作, 灌注过程中有少量染液自侧线孔溢出, 可将鱼体轻轻转动以免鱼体着色。染色侧线管与半透明鱼体组织反差明显, 形态结构非常易于观察。将染色后标本浸入稀盐酸中, 可方便地除去侧线管的颜色。用同方法将次甲基蓝注入侧线管后, 除去侧线管外壁, 通过适度洗脱, 侧线管神经丘在解剖镜下即清晰可见。

2.2 示意图的绘制和摄影

通过 Olympus 光学显微镜观察, 选择各个发育阶段有代表性标本绘制示意图并进行摄影。切片尺寸为目镜与物镜放大倍数之乘积。通过 Olympus 光学解剖镜及肉眼观察侧线组织的结构并绘制示意图。

2.3 行为机能实验

侧线对振动刺激行为反应的实验仿 Coombs (1989)。用不透明的黑纸贴在中华鲟眼睛上, 以消除视觉对侧线行为反应的影响。振动刺激由自制电动机械装置驱动的塑料小球产生, 小球直径 1cm, 频率范围为 0~10Hz。该装置由马达通过曲柄和连杆驱动小球作上下简谐振动。实验在 $150 \times 80 \times 60\text{cm}^3$ 玻璃水族箱中进行。

3 结果

3.1 中华鲟侧线的形态结构

由图 4.1 可知, 中华鲟侧线系统可分为头部侧线和躯干部侧线两大部分。头部侧线管由后颞骨前方进入头部, 主要分成眶上管、眶上连管、眶下管、前鳃盖下颌管、眼后管和横枕管等 6 支, 管道大部分埋在膜骨中。侧线管通过侧线小管与外界相通。侧线小管均具分支、小分支或细小分支, 分支从基部到末端由粗变细, 呈树枝状 (图 4.1-B, C, D)。躯干部侧线管呈弧形, 与背缘平行, 不分支, 埋入侧骨板中 (图 4.1-A)。

眶上管位于眼眶背面, 管道由眶下管交汇处向前延伸至鼻前吻端, 鼻前部分亦被称为鼻管。左右两侧的眶上管通过 2 个管道越过背中线连接, 称眶上连管。眶上连管使中华鲟身体两侧的侧线管系统成为一个贯通的整体。眶上管有 4~5 个侧线小管, 末端开孔。眶上管的其它部分管径小, 埋入骨组织中。

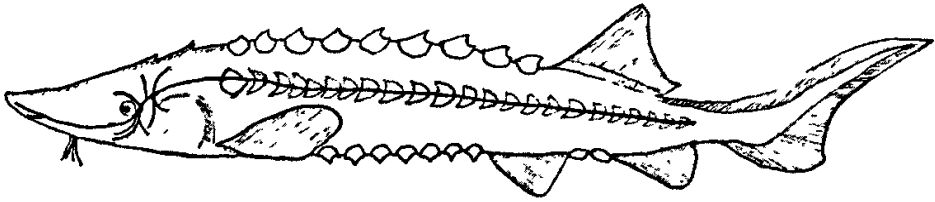
眶下管位于眼球的后面和腹面, 尔后再向前伸至鼻孔下方。眶下管有 10~12 个侧线小管。侧线管直径较大, 管道埋于骨组织中。

前鳃盖下颌管在鳃盖前缘呈一单管, 无分支。自前鳃盖骨弯角处开始, 具有 8~10 个小管, 管径较小, 全部埋入骨组织中。

眼后管自眶上管和眶下管汇合处向后延伸达横枕骨基部, 后端通过后颞骨与躯干部侧线管相连。由眼后管在翼耳骨和后颞骨间向背上侧延伸的管道称横枕管, 整

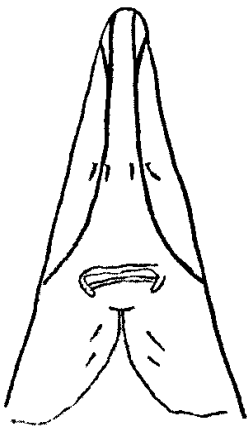
条管道埋于皮下，分支简单。眶后管和横枕管直径很小，深埋于骨组织中。躯干部侧线管全部为一单管，通过骨板中穿孔与外界相通。躯干部侧线管直径最小，管道埋于骨板中。

中华鲟侧线系统由上向下、由前向后，侧线管直径逐渐变小，侧线管分支数量也逐渐减少。



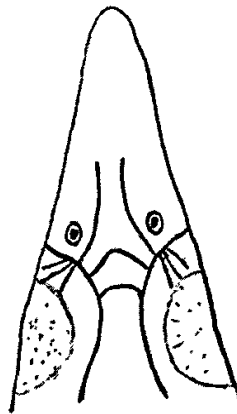
(A) 中华鲟躯干部侧线

(A) Lateral line in trunk of Chinese sturgeon



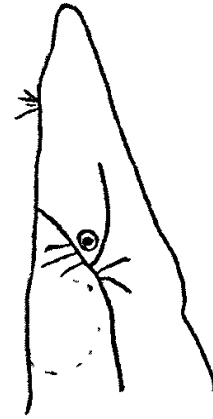
(B) 腹面观

(B) ventral view of head



(C) 背面观

(C) rear view of head



(D) 侧面观

(D) Lateral view of head

图 4.1 中华鲟的侧线系统

Fig.4.1 Lateral line system of Chinese sturgeon

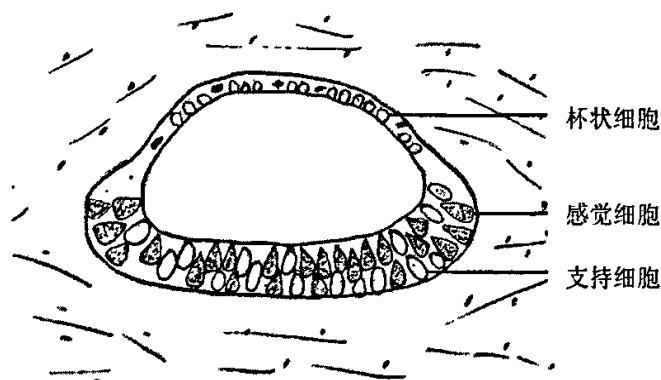


图 4.2 中华鲟侧线管截面结构模式图

Fig.4.2 Pattern of lateral line canal section structure of Chinese sturgeon

如图 4.2 所示, 中华鲟侧线感觉器呈结节状, 由感觉细胞和支持细胞构成。感觉细胞较短, 呈梨形, 数量较多。其游离端有纤毛, 另一端与神经纤维联系。在感觉细胞的周围有高柱状的支持细胞, 数量较感觉细胞少。感觉器上面还分布有少量杯状细胞。

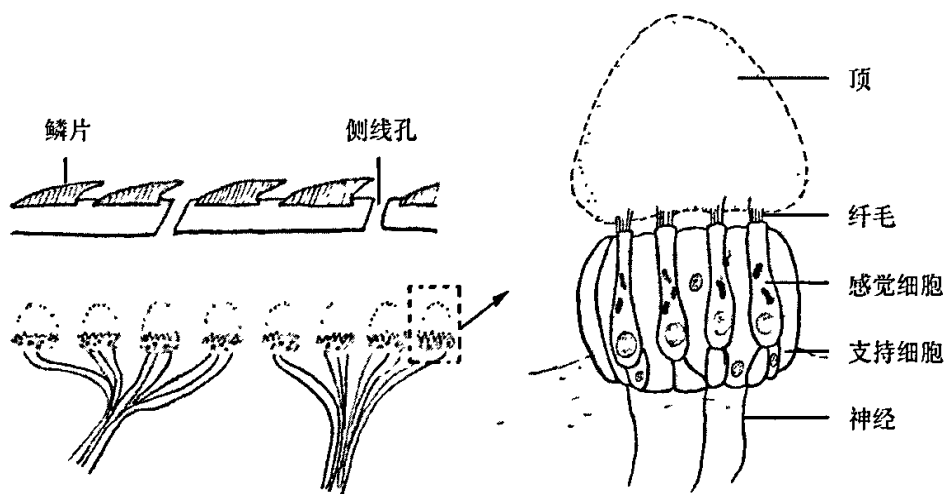


图 4.3 中华鲟侧线和神经丘模式图

Fig.4.3 Pattern of lateral line and neuromast of Chinese sturgeon

如图 4.3 所示, 中华鲟神经丘在侧线管内有规律地按一定距离分布。每一个神经丘由一定数量的感觉细胞、支持细胞和套细胞组成。感觉细胞表面有突起, 又称毛细胞(hair cell), 突起包括一根长的动纤毛(kinocilium)和数根静纤毛(stereocilia), 器官顶部有胶性冠或顶(cupula), 水的波动通过顶的摆动引起纤毛的弯曲而产生神

经冲动。神经丘是侧线管水流振动的感受器官，呈长椭圆形，位于侧线管底部、两个侧线小管之间。神经丘长径与侧线管方向相同，长径长度约为短径的 2 倍，短径长度与侧线管底宽基本相等或略小。

3.2 中华鲟头部侧线的发育（见图版 X）

5 日龄仔鱼（a）侧线管下陷已经形成，上皮较厚，有少量杯状细胞分布。还未见侧线感觉器形成。

8 日龄仔鱼（b）侧线管继续内凹，黑色素细胞散落分布在表皮底部。出现侧线感觉器的原始细胞团。

12 日龄仔鱼（c, d）头部侧线管系统已经形成。感觉细胞较短，呈梨形。在感觉细胞的周围有高柱状的支持细胞。神经丘在侧线管内有规律地按一定距离分布。每一个神经丘由一定数量的感觉细胞和支持细胞组成。感觉细胞表面有突起，又称毛细胞，突起包括一根长的动纤毛和数根静纤毛，器官顶部有胶性冠或顶。

20 日龄仔鱼（e）感觉细胞和支持细胞数量增多，染色较深。上皮较以前薄。杯状细胞减少。

25 日龄仔鱼（f, g）侧线管深埋于膜骨中，近圆形，上皮较薄。

30 日龄仔鱼（h）随着仔鱼的生长，侧线管直径不断增大，感觉细胞和支持细胞数量在逐渐增多。

40 日龄仔鱼（i, j）侧线管直径增大，感觉细胞和支持细胞数量较多，分布于 1/2 管壁，染色较深，上皮较薄。

3.3 中华鲟躯干部侧线的发育（见图版 XIII）

5 日龄仔鱼（a）出现侧骨板的原基，还未形成侧骨板。上皮较厚，有少量黑色素细胞散落其间。

8 日龄仔鱼（b）侧骨板原基增厚，逐渐骨化形成骨板。上皮较以前薄。黑色素呈颗粒状分布。

12 日龄仔鱼（c）侧骨板出现凹陷，还未见侧线感觉器形成。

15 日龄仔鱼（d）侧骨板继续凹陷，出现侧线感觉器的原始细胞团。黑色素颗粒增大。

18 日龄仔鱼（e）躯干部侧线形成。感觉细胞较短，呈梨形。在感觉细胞的周围有高柱状的支持细胞。感觉细胞和支持细胞数量较少。

25 日龄仔鱼（f）侧骨板继续凹陷，感觉细胞和支持细胞增多。

30 日龄仔鱼（g）侧线深埋于侧骨板内，上皮较薄。

35 日龄仔鱼（h）侧线管径增大，染色加深。

40 日龄仔鱼（i, j）侧线管直径增大，感觉细胞和支持细胞数量较多，分布于 1/2 管壁，染色较深，上皮较薄。

3.4 行为机能实验

表 4.1 中华鲟对身体不同部位附近振动刺激的行为反应

Tab.4.1 Behavioural response of Chinese sturgeon to vibrating stimuli
in different regions near its body

日龄 (d)		8	10	12	20	30	40	50	60	90	120	150	180
Days													
头前上方 Above and front the head	行为出现率 (%)	2~4	5~9	11~	13~	17~	21~	28~	33~	43~	53~	60~	68~
	Percent of occurrence			14	16	21	26	32	39	51	59	67	74
	(%)												
反应距离 (cm)	Distance to response	<2	<2	<2	<2	<3	<3	<3	<3	<3	<5	<5	<5
头部其它位置 Other position of the head	行为出现率 (%)	0	0	0	2~5	8~	15~	21~	27~	31~	36~	42~	51~
	Percent of occurrence					12	19	24	30	37	40	48	57
	(%)												
反应距离 (cm)	Distance to response	<2	<2	<2	<2	<3	<3	<3	<3	<3	<5	<5	<5
躯干部 两侧 Two sides of the trunk	行为出现率 (%)	0	0	4~6	12~	26~	40~	49~	64~	73~	84~	92~	100
	Percent of occurrence				15	32	47	61	70	79	91	97	
	(%)												
反应距离 (cm)	Distance to response	<5	<5	<5	<5	<	<	<	<	<	<	<	<
						10	10	10	10	10	15	20	20
躯干其它位置 Other position of the trunk	行为出现率 (%)	0	0	0	3~7	10~	22~	31~	40~	57~	64~	61~	76~
	Percent of occurrence					14	25	34	46	62	69	65	81
	(%)												
反应距离 (cm)	Distance to response	<5	<5	<5	<5	<	<	<	<	<	<	<	<
						10	10	10	10	10	15	20	20

对各个发育阶段失去视觉的中华鲟进行不同部位的振动刺激, 其行为反应的实验结果见表 4.1。实验结果表明, 中华鲟对身体周围的振动刺激均没有主动攻击行为, 而是表现出警戒反应或者逃避反应。警戒行为一般表现为鳍条的轻微摆动, 当振动

刺激距离较近时,仔鱼有时从振动源附近游开,进一步出现逃避行为反应。上述行为学实验表明,中华鲟对不同部位振动刺激的行为反应存在很大差异,行为反应的敏感性也有所不同。随着个体的发育及侧线系统的发育完善,中华鲟对不同部位振动刺激的反应率逐渐提高。其中头部上方的反应出现最早,随后是躯干部两侧,最后是头部其它位置和躯干部其它位置。随其发育,头部上方的反应率增长较为平缓,躯干部两侧的反应率增长较显著。当达到 180 日龄时,躯干部两侧对 20cm 内的刺激反应率达到 100%。

4 讨论

4.1 中华鲟侧线的发育

中华鲟头部侧线发育较躯干部侧线早,8 日龄时出现侧线感觉器的原始细胞团,12 日龄时侧线管发育完毕。躯干部侧线 15 日龄时出现侧线感觉器的原始细胞团,18 日龄时侧线管发育完毕。此后,头部侧线管的发育较平缓,躯干部侧线管发育较为快速。其中头部侧线管中吻部侧线部分可与外界相通,其它部位如眼眶周围均埋在膜骨内。躯干部侧线在骨板上穿孔与外界相通。这也是中华鲟对生存环境的一种适应。12 日龄时中华鲟仔鱼已经进入底栖生活阶段并已经开口摄取外界食物,此时头部侧线管部分已经发育完善,具备感受低频率水体振动的功能。能够帮助鱼体确定方位、辅助趋流性定向等。中华鲟的侧线系统相对来说较不发达,头部侧线分支较少,躯干部侧线管只有一条。这与其生活习性相关。中华鲟营底栖生活,游动缓慢,受水流刺激较少。

4.2 中华鲟侧线对刺激的反应

本行为实验表明,中华鲟对振动刺激的反应均没有主动攻击行为,而是表现出警戒反应或者逃避反应。警戒行为一般表现为鳍条的轻微摆动,当振动刺激距离较近时,仔鱼有时从振动源附近游开,进一步出现逃避行为反应。一般认为,刺激敏感性较高且出现攻击行为的侧线管灵敏性高,在鱼类摄食中起很大作用;而不出现攻击行为,只表现警戒反应和逃避反应的侧线管灵敏性低,可在鱼类集群中起作用(Disler & Smimov, 1977; Partridge, 1982)。但上述观点尚缺乏必要的行为学实验数据加以证实。对中华鲟不同部位侧线管行为反应的实验结果说明,侧线管与外界相通且管腔较大,均有利于提高侧线管的感觉灵敏性;而侧线分支小管长短及开孔大小对侧线管灵敏性的影响,尚需要进一步研究证实。

4.3 中华鲟侧线系统对摄食习性的适应

中华鲟游动速度缓慢,受惊扰时速度加快,甚至窜出水面。一般沿直线或非常平缓变化的曲线进行,仅在与其它个体、池壁等相撞或接近碰撞时才调整游动方向,

运动方向改变时较不灵活。中华鲟侧线管系统结构功能特性与其摄食习性是非常适应的。中华鲟口下位,在水底游动时以吸吮方式摄食。即使在人工饲养较长时间后,亦不能摄取中上层正在下落的食物。其整个侧线系统均为灵敏性较差的第二类侧线管,不能帮助中华鲟对食物进行识别、定位以及进而产生攻击行为。对振动刺激仅能诱导产生警戒行为反应,这可保证中华鲟在光线较暗的水底游动觅食时不会触碰底泥,而在岩石间穿行时,特别是沿障碍物曲线倒退洞穴时也不会碰撞岩壁,这正如在鱼类集群行为中侧线避免个体间相互碰撞一样 (Partidge, 1982)。

4.4 中华鲟侧线系统与其洄游习性

中华鲟属典型的江-河洄游性鱼类,每年 7-8 月份入江口进行溯河生殖洄游,翌年 10-11 月在长江上游江段产卵,产后即降河返回海洋。受精卵在产卵场孵化后,鲟苗顺江而下,也于第二年 4 月中旬至 10 月上旬出现在长江口然后进入海洋,待性成熟后再溯河产卵。对于过河口性鱼类的回归本能及其定向机制的探讨和实验验证工作始于 20 世纪 50 年代。鱼类的这一精密的定向行为可能从两个系统获得,其一来自太阳、月亮、极光甚至地磁场等;其二来自水流、水温和水化学等环境因素。鱼类在洄游中依靠其复杂敏感的感觉器官和中枢神经系统,接受外界信息从而使其成功回归 (殷名称, 1993)。鱼类的感受器从最简单的极小的感觉芽、较为复杂的丘状感觉器,到高度分化的侧线感觉系统,均具有感觉神经纤维相联系的感觉细胞,具有触觉、感知水温水流水压以及确定方位和辅助趋流性定向作用。当左右侧线感知水流压力不均时,便能迅速判别水的流向。在中华鲟的洄游行为上,侧线系统是极其重要的感觉器官,并进行信息传递和保持群内个体间的联系。

第五章 中华鲟陷器的发育

1 前言

丘状感觉器 (Hillock) 的感觉细胞低于其四周的支持细胞, 形成中凹的小丘状构造。它在发生时, 最初亦呈芽状突起, 后来从皮肤表面下陷成凹窝状, 又称陷器 (Pit organ) (上海水产大学, 1987)。陷器在板鳃鱼类和硬骨鱼类头背部、两侧及吻部的皮肤中常能见到。鲇鱼、泥鳅的躯干部具有许多陷器。陷器的排列形式也随种类而异。陷器的细胞结构与神经丘相似, 是神经丘的一种。单个或成束或以短列出现, 伴随在侧线的左右, 功能与神经丘相似。陷器的作用也可以感觉水流水压, 由第Ⅶ、第Ⅸ对脑神经分支所支配。陷器是鲟鱼类极其重要的感觉器官, 研究此感觉器官的发育及其感觉机理, 不仅为解决中华鲟驯食人工饲料难题提供理论依据, 也可以对鱼类摄食感觉的生物学研究提供基础资料 (四川省长江水产资源调查组, 1988)。

2 材料与方法

2.1 材料来源与处理

2004 年 10 月上旬从长江宜昌江段捕获中华鲟亲鱼, 运回渔场进行人工催产授精, 受精卵在孵化框内孵化, 10 月 19 日为出膜高峰期, 记载当日为 0 日龄, 出膜后 5 日内每 12hr 取材一次, 6 日龄至 30 日龄每 48hr 取材一次, 此后每 5 日取材一次, 直至 180 日龄。每阶段取材 10 尾, 全长小于 50.0mm 的仔鱼用 Bouin 氏液整体固定。大规格鱼将头部切成小块分别固定。固定好的组织经三氯乙酸脱钙, 常规乙醇脱水、二甲苯透明和石蜡包埋, 作连续切片 (厚度 5~7 μ m), H.E 染色后封片 (王平等, 2004)。

2.2 测量

每个发育阶段的中华鲟个体取 10 个样本, 测量其全长、体长、吻长、鼻前吻长、须前吻长、口前吻长、头长等形态学参数。在显微镜下观察组织切片, 每组连续切片中选择典型且截面最大的 10 个陷器, 用目测微尺测量其最大宽度及最大下陷深度。每个发育阶段的中华鲟个体选取 10 个样本, 在解剖镜下对吻部腹、侧面及眼眶周围的陷器进行计数。

2.3 示意图的绘制和摄影

通过 Olympus 光学显微镜观察, 选择各个发育阶段有代表性标本绘制示意图并

进行摄影。切片尺寸为目镜与物镜放大倍数之乘积。通过 Olympus 光学解剖镜及肉眼观察陷器组织的外形结构并绘制示意图。

2.4 行为机能实验

实验在 $150 \times 80 \times 60 \text{cm}^3$ 玻璃水族箱中进行, 分别用铁棒 ($r=2\text{cm}$, $L=30\text{cm}$)、塑料棒 ($r=2\text{cm}$, $L=30\text{cm}$)、活水蚯蚓以及死水蚯蚓对中华鲟进行刺激。每一种刺激持续 2min, 观察并记录中华鲟的行为变化。不同刺激间隔时间为 5~20min, 根据中华鲟对上一种刺激反应强弱确定, 下一种刺激均在鱼体完全恢复正常平缓游动后进行。

3 结果与分析

3.1 陷器的形态结构

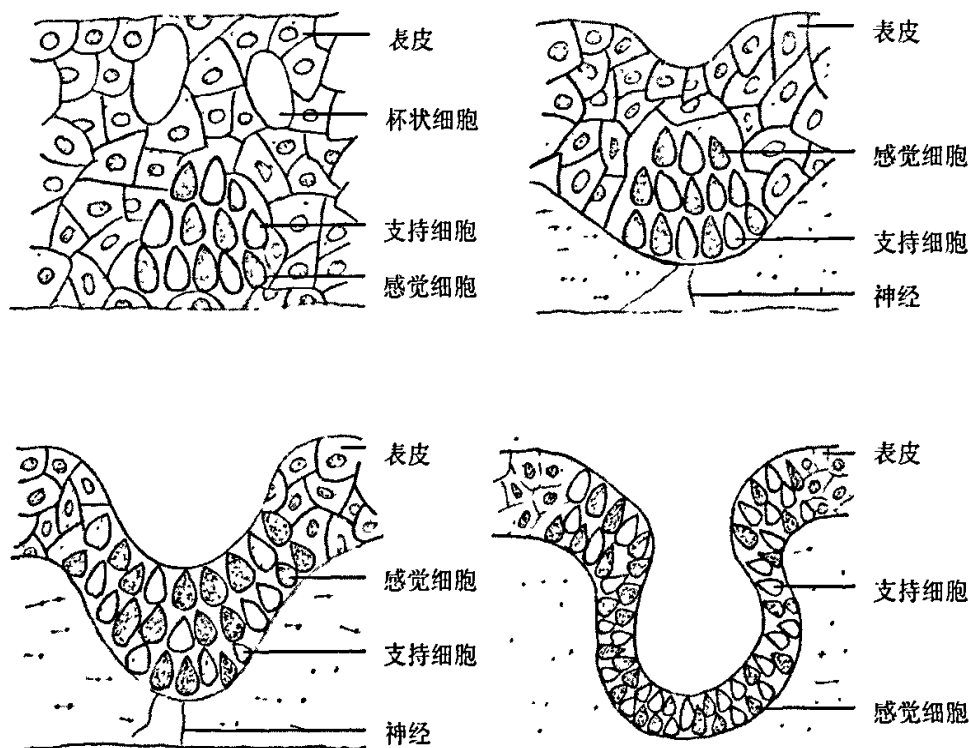


图 5.1 中华鲟陷器结构模式图

Fig.5.1 Pattern of pit organ structure of Chinese sturgeon

图 5.1 为中华鲟陷器模式图。陷器开孔呈卵圆形, 开孔下方呈不规则管状, 此即管道。管道底部呈囊状, 此即壶腹, 囊底和侧面均有纤毛分布。支持细胞和感觉

细胞均成梨形,感觉细胞染色较深。陷器主要分布在中华鲟吻的背腹面及两侧。头部的眼眶上下等处亦有零星分布,是鲟鱼类极其重要的感觉器官。在吻部两侧区域,2-5个陷器形成一簇,5-8簇陷器呈“梅花样”聚集在一起,并且该部分皮肤明显凹陷,形成花朵状凹穴,肉眼即可清晰可见。在吻部腹面靠近中央凹区域,2-5个陷器形成一簇,该部分皮肤表面仅略凹陷,簇间距离小,呈均匀密集分布,肉眼不易观察到单个陷器。头部的眼眶周围等处也有少量分布,数量以吻部腹面为最多,在吻部腹面正中两线狭窄区域、须部及身体表面均无陷器分布。

3.2 中华鲟陷器的早期发育 (见图版XIV)

5日龄仔鱼(a, b) 此时尚未形成陷器,吻部皮肤表面只有一层较厚的粘膜层,杯状细胞紧密排列,数量较多。粘膜层底部有黑色素颗粒。

6日龄仔鱼(c) 粘膜层下出现陷器的原始细胞团,含少量感觉细胞和支持细胞,形状不规则,染色较浅。

7日龄仔鱼(d) 表皮开始向下凹陷,具备陷器的雏形。感觉细胞呈梨形,染色较深。支持细胞稍多,形状不规则,多为柳叶形和卵圆形,染色较浅。此时陷器主要分布在吻部腹面,集中在靠近中央凹两侧。

9日龄仔鱼(e) 陷器凹陷继续加深,有陷器分布的皮肤表面也开始微微下凹,肉眼可见。感觉细胞和支持细胞的数量均有所增加,染色较深。有大颗粒色素细胞出现。

10日龄仔鱼(f) 感觉细胞和支持细胞的数量继续增加。感觉细胞排列于支持细胞其间。出现陷器的皮肤表面下陷程度也有所加深。随其发育,皮肤表面下陷明显。出现发育完善的单个的陷器。

12日龄仔鱼(g) 此时吻部腹面开始呈现出多个陷器聚集成簇,初具“梅花样”形状,但各个陷器的宽度和下陷深度还较小。分布区域扩大到吻部两侧与背面,但以腹面的数量最多。

15日龄仔鱼(h) 陷器的宽度和下陷深度继续增加,分布范围也不断扩大,此时在眼眶周围也有零星陷器出现。

20日龄仔鱼(i) 感觉细胞和支持细胞的数量增多,染色较深。黑色素颗粒也有所增加。

25日龄仔鱼(j) 陷器继续向下凹陷,感觉细胞数量较支持细胞多,排列紧密。

30日龄仔鱼(k, l) 整个陷器凹陷呈壶状,感觉细胞和支持细胞数量较多,占据整个陷器高度的1/2以上。感觉细胞数量较多,染色较深。

35日龄仔鱼(m, n) 多个陷器成簇排列,且该部分皮肤明显凹陷,形成花朵状凹穴,肉眼即可清晰可见。

40日龄仔鱼(o, p) 成簇的陷器“梅花样”聚集在一起,分布紧密。表皮有少量杯状细胞排列。

表 5.1 中华鲟陷器数目变化 (n=10)

Tab.5.1 Changes of pit organ number of Chinese sturgeon

日龄 (d) Days	全长(mm) Total length	头长(mm) Head length	吻长(mm) Rostral length	陷器数目(n)	
				吻部腹面 Ventral region of rostral	吻两侧及眼眶周围 Two sides of rostral and region around the eyepit
5	22.25	3.95	1.26	*	*
7	25.23	4.46	1.61	17	*
9	28.49	5.79	2.04	36	*
10	29.32	5.94	2.20	68	*
12	31.74	6.62	2.49	128	26
15	33.30	7.24	2.84	167	43
25	40.08	8.93	3.28	248	84
30	42.42	10.04	4.16	351	102
40	47.85	9.32	3.58	406	127
55	59.94	13.51	6.62	487	159
70	76.32	18.57	7.09	721	197
100	85.63	23.47	10.84	968	253
110	94.16	29.42	14.38	1042	284
120	148.68	41.25	23.14	1263	321
140	187.59	68.94	32.11	1597	357

由表 5.1 可知, 中华鲟头长增长迅速, 头长占全长的比例从 5 日龄的 17.75% 增长到 140 日龄的 36.75%。中华鲟吻较长, 140 日龄时吻长可达头长的 46.58%。吻部腹面出现陷器较早, 数目较多且增长速度较快。吻部两侧及眼眶周围的陷器出现较晚且数量较少。

由表 5.2 可知, 随着个体的发育, 陷器的宽度、下陷深度均呈持续增长趋势。其中陷器宽度的增长比较平缓。下陷深度在发育初期小于宽度且增长速度较为缓慢, 12 日龄~40 日龄为快速增长阶段, 15 日龄时候开始超过宽度。

表 5.2 中华鲟陷器宽度与下陷深度的变化 (n=10)

Tab.5.2 Changes in width and depth of pit organ of Chinese sturgeon

日龄(d)	全长 (mm)	最大宽度 (μm)	最大下陷深度 (μm)
Days	Total length	The largest width	The largest height
5	22.25	*	*
7	25.23	23.3	22.1
9	28.49	34.6	30.4
10	29.32	43.3	41.8
12	31.74	54.7	52.1
15	33.30	71.4	86.8
25	40.08	92.4	122.8
30	42.42	100.8	157.2
40	47.85	108.2	168.8
55	59.94	119.4	179.2
70	76.32	128.8	201.1
100	85.63	130.2	214.9
110	94.16	144.6	243.1
120	148.68	159.4	275.4
140	187.59	171.1	341.7

3.3 行为机能实验

不同发育时期中华鲟对水底不同刺激物的反应实验结果见表 5.3。自 7 日龄起, 中华鲟对放入水底的铁棒有逃避行为, 且反应十分强烈。呈极度受惊状, 游泳速度骤然加快, 从刺激物上方快速逃离, 有时甚至窜出水面。多次连续重复刺激后仍有强烈反应。对放入池底同样大小的玻璃棒则没有任何反应。9 日龄起开始摄食活水蚯蚓, 出现吸吮咬食反应。对死水蚯蚓没有任何反应。

表 5.3 中华鲟对几种刺激的反应

Tab.5.3 Response of Chinese sturgeon to several kinds of stimuli

日龄 (d)	铁棒 (pontil)		活水蚯蚓 (live oligochaeta)		玻璃棒	死水蚯蚓
Days	反应行为	反应距离	反应行为	反应距离	(vitreous	(dead
	reaction	(cm)	reaction	(cm)	stick)	oligochaeta)
		Distance to		Distance to		
		respond		respond		
		(cm)		(cm)		
5	无	*	无	*	无	无
7	逃避	<1	无	*	无	无
9	逃避	<1	无	*	无	无
10	逃避	<1	摄食	*	无	无
12	逃避	<1	摄食	<1	无	无
15	逃避	<1	摄食	<1	无	无
25	逃避	<2	摄食	<1	无	无
30	逃避	<2	摄食	<1	无	无
40	逃避	<2	摄食	<1	无	无
60	逃避	<2	摄食	<1	无	无
90	逃避	<5	摄食	<2	无	无
120	逃避	<5	摄食	<2	无	无
150	逃避	<10	摄食	<2	无	无
180	逃避	<10	摄食	<2	无	无

4 讨论

4.1 中华鲟陷器的发育

实验中发现陷器的发育情况如下：7 日龄时具备陷器雏形，10 日龄出现发育完善的单个陷器，12 日龄时吻部腹面呈现多个陷器聚集成簇。在 10 日龄-15 日龄期间陷器数目、最大宽度以及最大下陷深度均增长迅速大。中华鲟 9 日龄时从内源性营养转为外源性营养，开始摄取外界食物。陷器作为与摄食密切相关的感觉器官，快速完成了其早期发育，以利于仔鱼的摄食。

4.2 陷器与摄食的关系

对中华鲟的摄食行为和皮肤感觉器官进行观察，发现中华鲟仅对吻部腹面下方

很近距离的食物有摄食反应,对头部两侧的食物则无反应,即使食物的距离非常近,对远距离食物无趋近行为。这说明中华鲟利用吻部皮肤的近距离或接触型感觉器官识别食物,而视觉、嗅觉等远距离感觉器官在摄食中作用不大,这与中华鲟游动的不灵活性相适应。同时,通过实验发现中华鲟对较小电刺激物有咬食和吮吸反应,而其饵料生物(例如寡毛类、螺类等)均已被证实能产生微弱的特异性生物电信号,是理想的较小电刺激物(梁旭方,1996),会诱导中华鲟产生摄食反应,以此认为中华鲟具有灵敏的电觉器官并主要依靠电觉摄食。行为机能实验中发现中华鲟对死水蚯蚓无摄食反应,表明,此时的水蚯蚓已不能产生生物电信号,不能够引起中华鲟陷器对它的感觉。铁棒在水中能产生微弱电流,中华鲟陷器能够感觉到,因此出现逃避行为,而玻璃棒则不能产生电流,因而中华鲟对此无反应。陷器主要分布于吻的背腹面及两侧,头部的眼眶上下等处亦有零星分布,而吻部腹面的陷器数量占绝大多数。这与中华鲟的底栖生活及摄食方式密切相关。故认为10~15日龄后,陷器完成了迅速的早期发育后,在中华鲟的摄食行为中起到了决定性作用。

4.3 中华鲟陷器与软骨鱼类罗伦瓮和罗伦管系统的比较

陷器与罗伦瓮和罗伦管系统都是鱼类的一种重要的感觉器官,并且它们具有相似的结构和功能。在中华鲟陷器方面的研究,现阶段比较少,仅见梁旭方对其结构和功能进行了研究(梁旭方,1996)。但是梁旭方对陷器和罗伦瓮和罗伦管系统的概念有所混淆,陷器和罗伦瓮和罗伦管系统非常相似,但只有在软骨鱼类体中才有罗伦瓮和罗伦管系统的存在,在中华鲟体中的是陷器。二者的差异主要表现在以下几个方面:

陷器是鲟鱼类极重要的感觉器官,尤其是白鲟,其陷器非常发达,几乎布满了整个头部(四川省长江水产资源调查组,1988)。另外,板鳃鱼类的鲛、鳐的头部及身体上陷器分布很广,如七鳃鳗和日本扁鲨在头部两侧间有按节成行排列的陷器,鳐类背腹面也有。而罗伦瓮和罗伦管系统则为软骨鱼类所特有(个别硬骨鱼类如鳗鲡亦具有)(孟庆闻等,1987)。

陷器与罗伦瓮和罗伦管系统的结构较为相似,陷器开孔呈卵圆形,孔径在60-150 μm 有的开孔内尚可见到胶状物质。开孔下方呈不规则管状,此即管道,深100-300 μm 。管道底部呈囊状,此即壶腹,直径在70-130 μm ,囊底和侧面均密布纤毛(梁旭方,1996)。罗伦瓮和罗伦管系统位于头部皮肤内表面,每一单元有三部分构成:a.罗伦瓮为基部膨大的囊,有神经末梢分布,故外观稍呈乳白色;b.罗伦管是由罗伦瓮通出的管道,长短不一,个别分散,一般集成群;c.管孔为罗伦管开口于皮肤外表的通孔。瓮和管内均充满透明的粘液,故又称粘液管。但它们也有很大的差异,陷器常为单一的分散个体,而罗伦瓮和罗伦管系统中,瓮常集成瓮群,管常集成管群(朱元鼎和孟庆闻,1979)。

陷器的作用是感觉水流、水压以及感受盐度的变化,本实验也证明可陷器是电

感受器，它对摄食也起到了极其重要的作用。陷器是受第十对迷走神经所控制的。而罗伦瓮和罗伦管系统只受第七对颜面神经的分支所支配，Dotterweich (1932) 进行实验，认为罗伦瓮为水压感受器。Sand (1938) 发现鳐的罗伦瓮对温度变化有感应，为温度感受器。Murray (1982) 认为罗伦瓮还具有机械感受机能，用来辨别身体附近水压的局部变化。Waltmann (1966) 和 Kalmijin (1971) 等实验证明其为电感受器官，能检测出低限到 $0.01\mu\text{v}/\text{cm}$ 的电压。

4.4 陷器特性在养殖生产中的应用

中华鲟、稚、幼鱼在不同的发育阶段，具有不同的生理、生态特性。其中仔鱼培育阶段在中华鲟的苗种生产中极为重要。中华鲟属秋季产卵，仔鱼培育过程中的适宜水温为 $18\sim 22^{\circ}\text{C}$ ，而此时正值冬季，这就需要对养殖用水进行加温。除了使用锅炉外，必要时候还需要使用加热棒以进行小水体的加温。加热棒一般分为铜加热棒和玻璃加热棒两种，由于中华鲟对金属极为敏感，产生逃避行为，如果使用铜加热棒将会使中华鲟仔鱼出现慌乱逃窜行为，影响其摄食及正常生长，最终导致大批量死亡。这在以往生产过程中也遇到过相同情况。

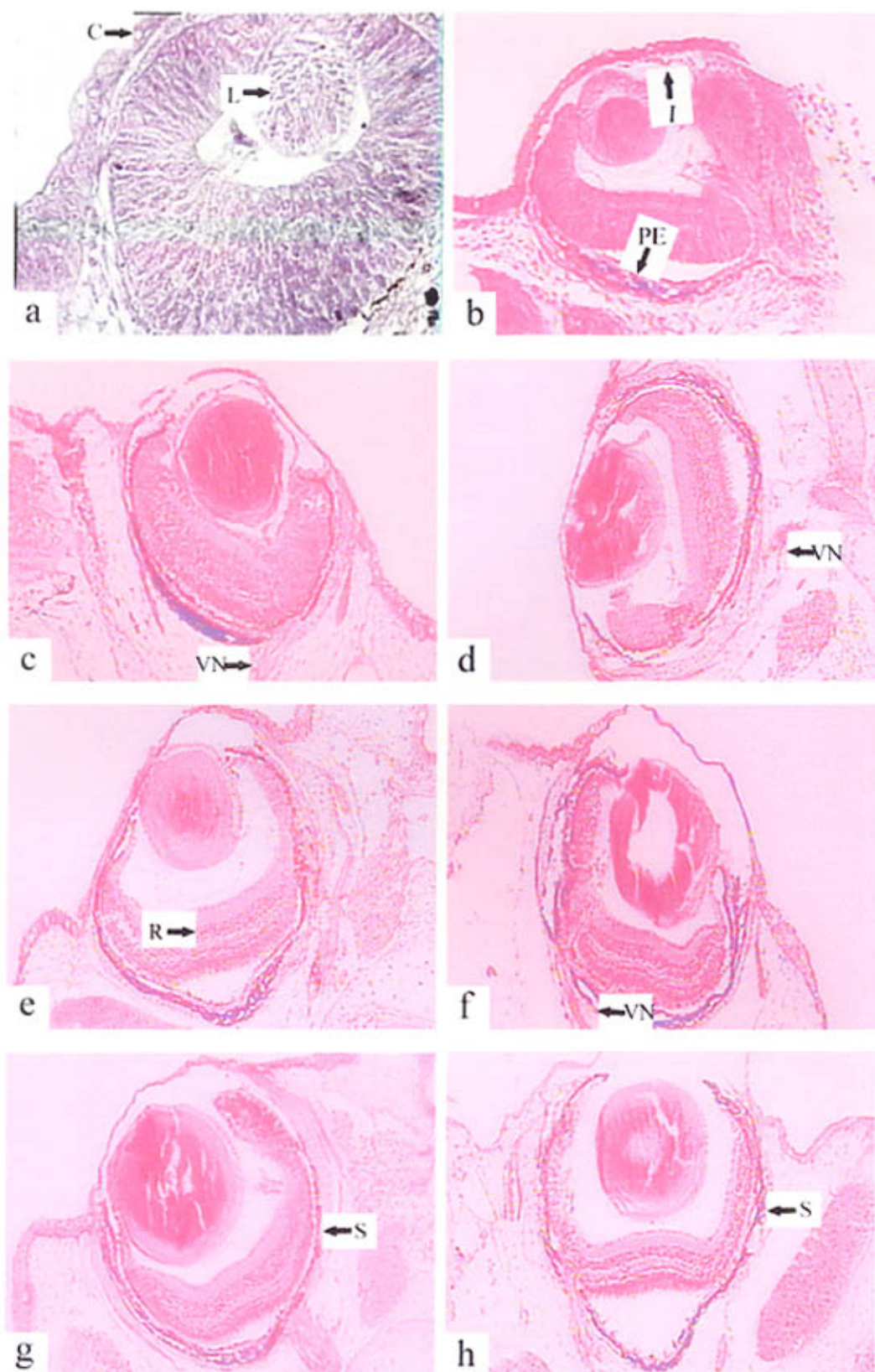
小 结

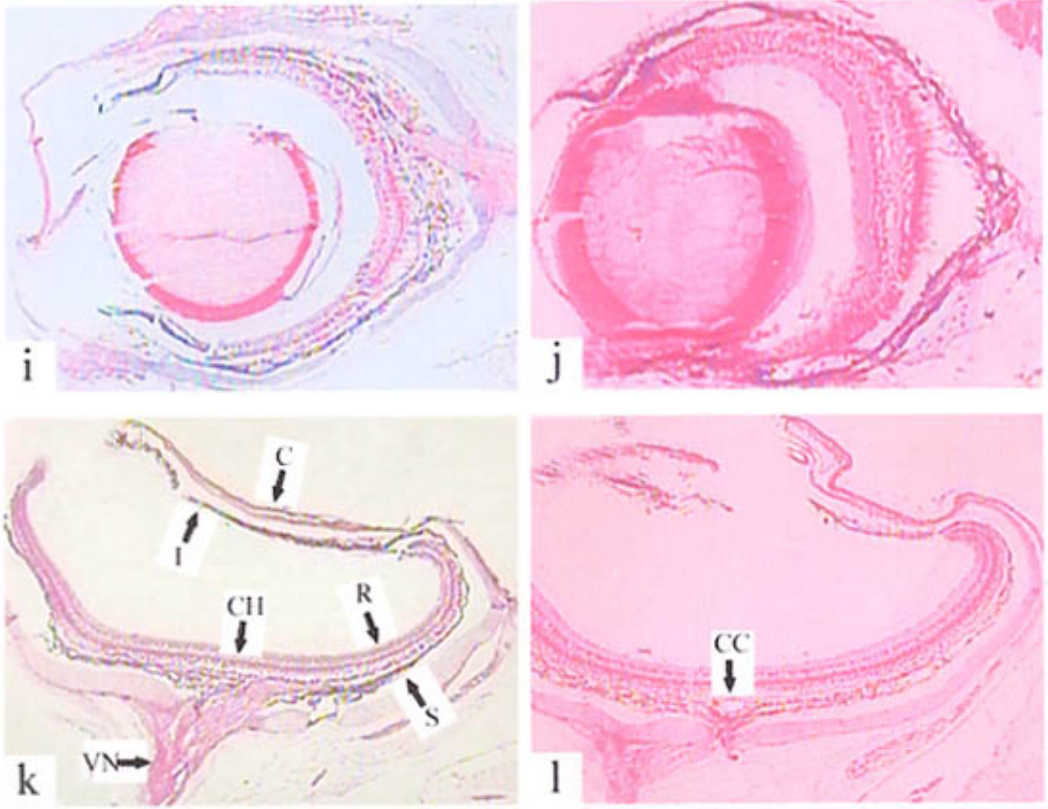
1. 中华鲟各感觉器官的发育时序

中华鲟各感觉器官的发育时序依次为：眼睛、嗅囊、陷器、味蕾及侧线。3 日龄中华鲟眼睛开始具有感光能力，趋强光。9 日龄视网膜发育完善。40 日龄眼球各结构发育完善。12 日龄中华鲟首先在须部出现味蕾，紧接着是下唇（14 日龄）与上唇（16 日龄），18 日龄时舌、上腭、鳃耙也均已出现。最后是咽部（30 日龄）。其中舌上味蕾数量最多，其次是上腭、须、下唇、上唇和咽，鳃耙处味蕾数量最少，零星几个。中华鲟 9 日龄嗅囊开始发育，30 日龄发育完善。中华鲟 12 日龄形成头部侧线，18 日龄形成躯干部侧线。10 日龄中华鲟出现发育完善的单个陷器，仅分布在吻部腹面。12 日龄吻部腹面开始呈现多个陷器聚集成簇，且陷器分布区域扩大到吻部两侧与背面。

2. 中华鲟各感觉器官的作用地位

中华鲟 9 日龄开始摄取外界食物，此时视网膜已经发育完善，除嗅囊开始发育外，其它感觉器官都还没有发育。可见视觉是中华鲟开口摄食的第一感觉。对中华鲟摄食行为观察表明：中华鲟仅对吻部腹面下方很近距离的食物有摄食反应，对远距离食物无趋近行为。这表明视觉和嗅觉远距离感觉器官在中华鲟摄食行为中作用不大。中华鲟舌部和上腭处味蕾数量较多，对吞入口腔中的食物有较强的辨别能力。中华鲟的侧线系统相对来说较不发达，头部侧线分支较少，躯干部侧线管只有一条。不能帮助中华鲟对食物进行识别、定位以及进而产生攻击行为。陷器是中华鲟中华鲟极其重要的感觉器官，通过行为实验发现中华鲟对电刺激物反应强烈，而其饵料生物（如寡毛类、螺类等）均已被证实能产生微弱的特异性生物电信号，会诱导中华鲟产生摄食反应，以此认为陷器是中华鲟灵敏的电觉器官，在摄食行为中起到了决定性的作用。



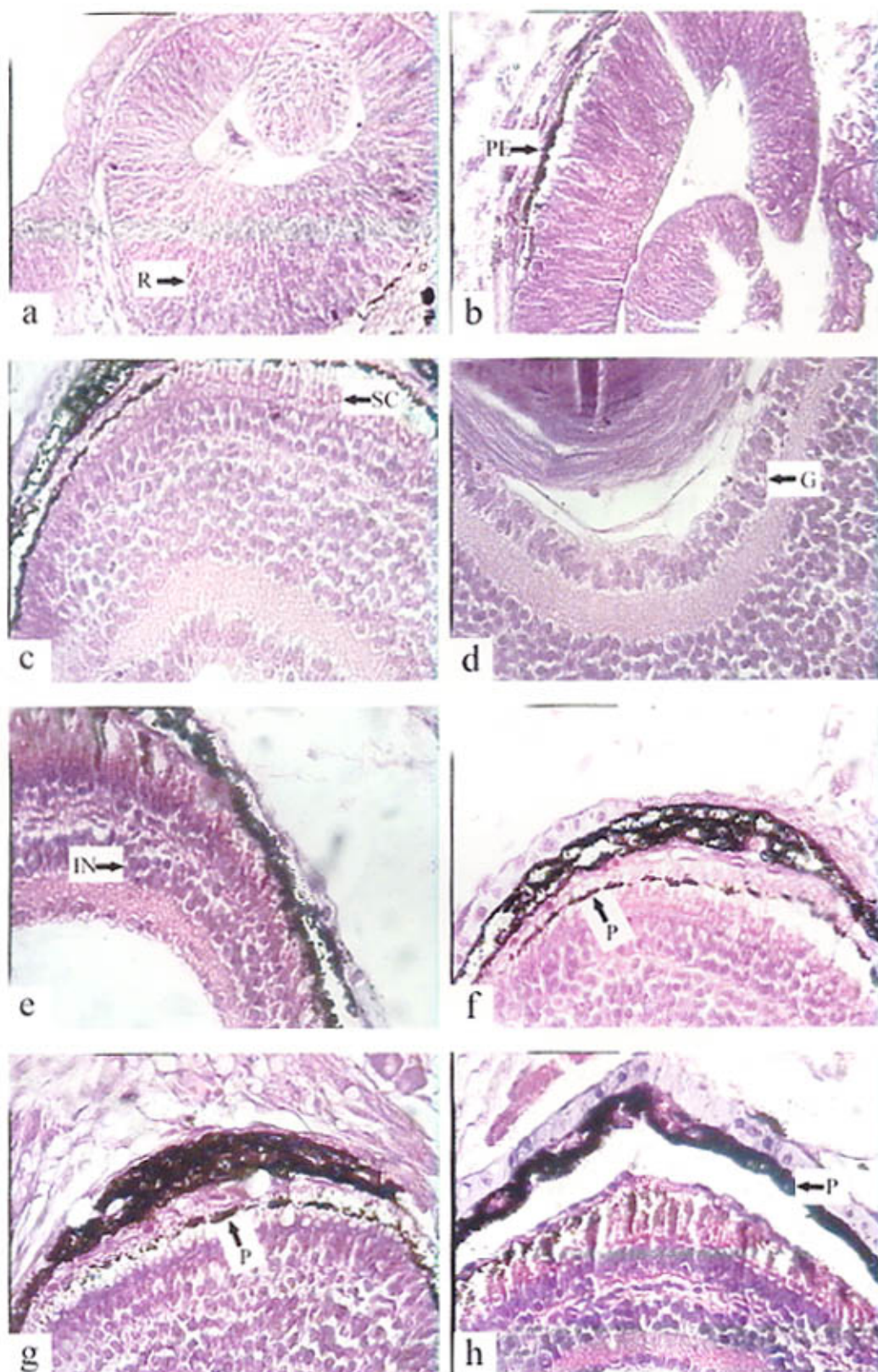


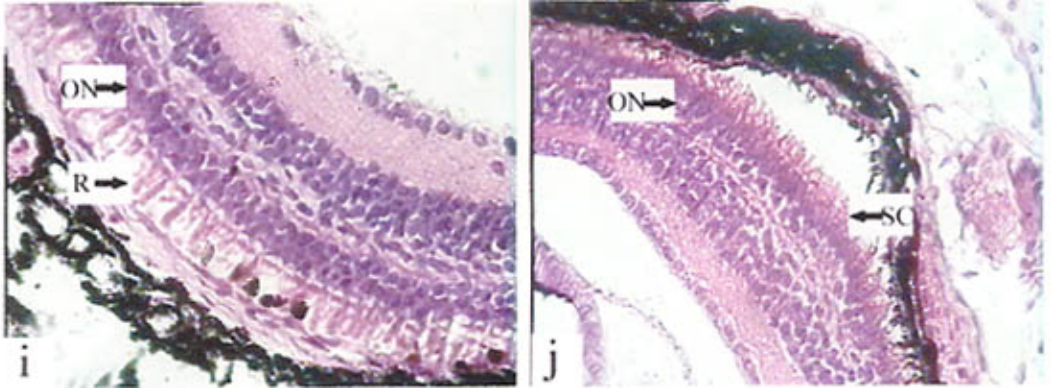
图版 I 中华鲟眼球早期发育

Plate I Development of eyeball during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 初孵中华鲟眼球结构 eyeball structure of 0 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
b: 2 日龄中华鲟眼球结构 eyeball structure of 2 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
c, d: 3 日龄中华鲟眼球结构 eyeball structure of 3 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
e, f: 9 日龄中华鲟眼球结构 eyeball structure of 9 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
g, h: 17 日龄中华鲟眼球结构 eyeball structure of 17 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
i, j: 25 日龄中华鲟眼球结构 eyeball structure of 25 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
k: 40 日龄中华鲟眼球结构 (晶状体已剥离) eyeball structure of 40 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
l: 60 日龄中华鲟眼球结构 (晶状体已剥离) eyeball structure of 60 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$

C: cornea (角膜); L: lens (晶状体); PE: pigment epithelium (色素上皮); I: iris (虹膜); VN: vision nerve (视神经); R: retina (视网膜); S: sclera (巩膜); CH: choroids (脉络膜); CC: center concavity (中央凹)



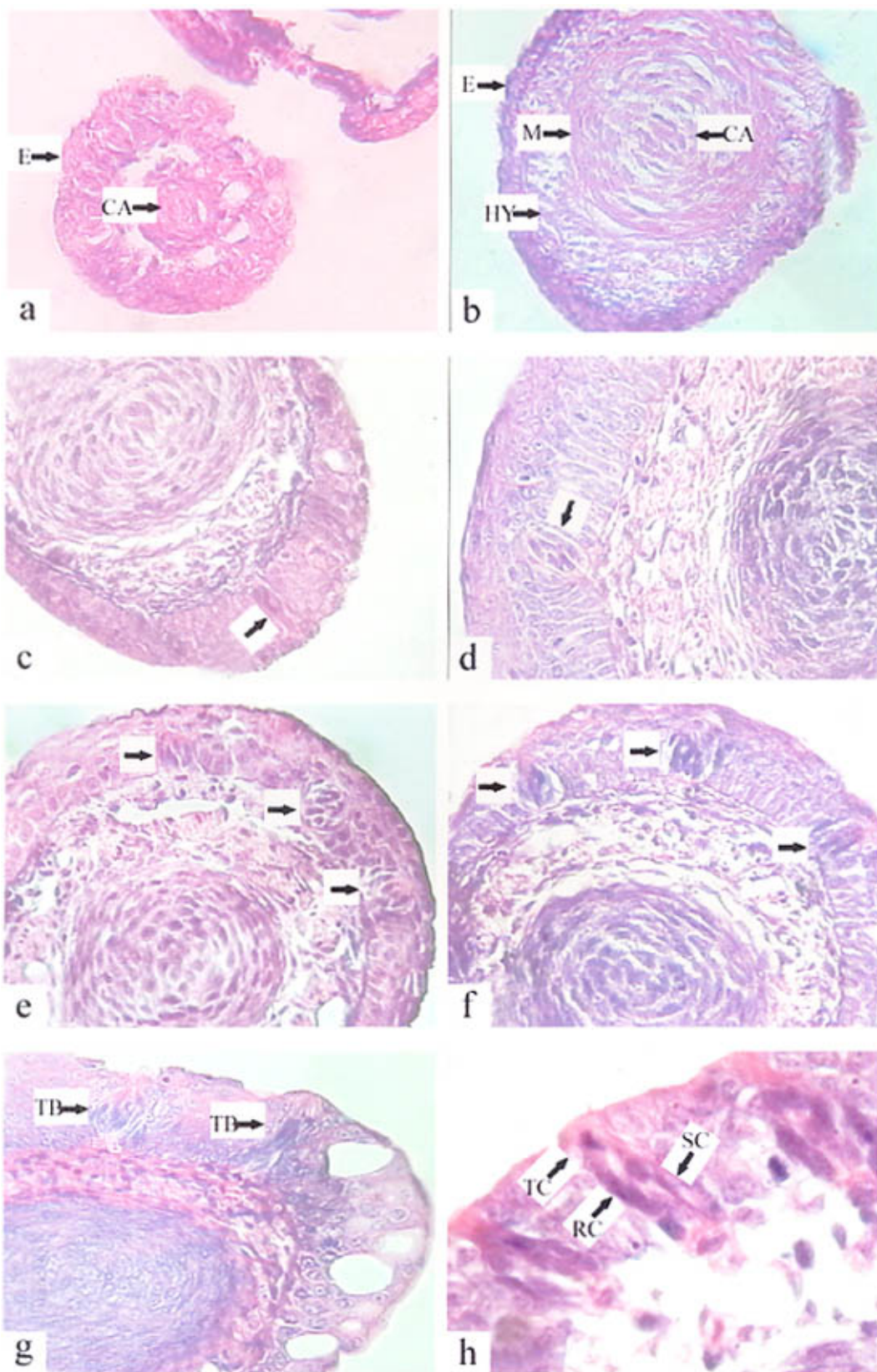


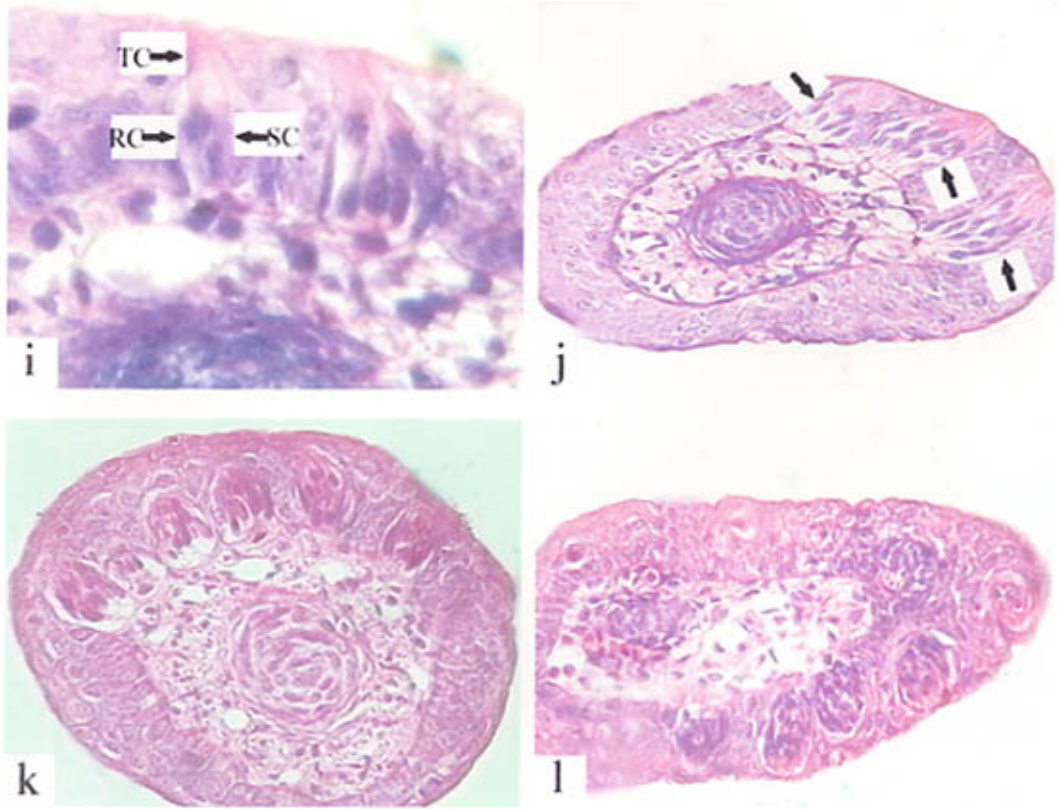
图版 II 中华鲟视网膜的早期发育

Plate II Development of retina during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 初孵中华鲟视网膜结构 retina structure of 0 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
b: 2 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 2 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
c: 3 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 3 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$
d: 4 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 4 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$
e: 9 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 9 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
f, g: 16 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 10 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$
h: 25 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 19 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$
i, j: 30 日龄中华鲟视网膜结构 retina structure of 30 d.p.h. Chinese sturgeon i: $\times 1000$; j: $\times 400$

R: rod cell (视杆细胞); PE: pigment epithelium (色素上皮层); SC: single cone (单锥细胞);
G: ganglion (神经节细胞); IN: inter nuclear layer (内核层); P: pigment (色素) ON: outer nuclear layer (外核层)



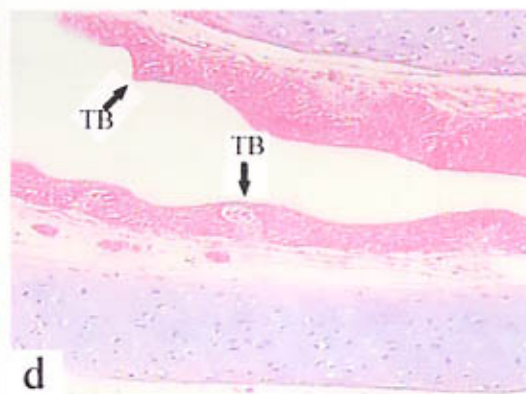
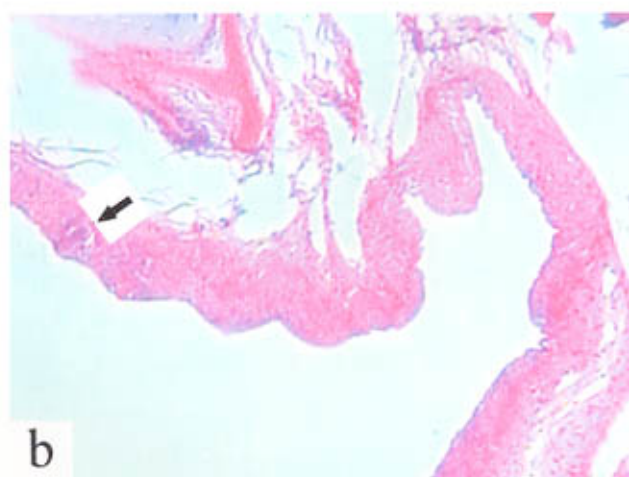
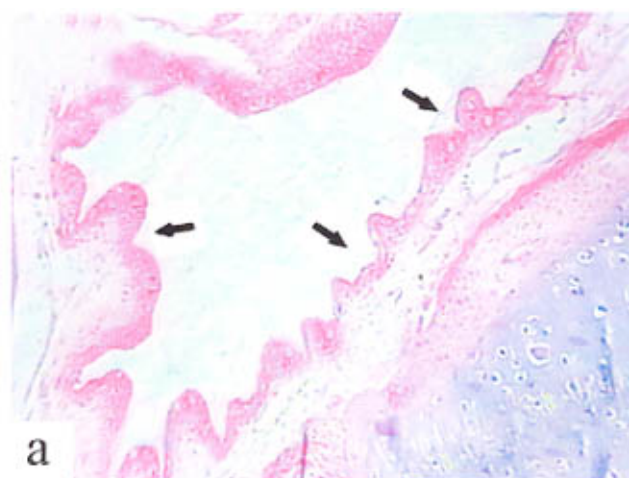


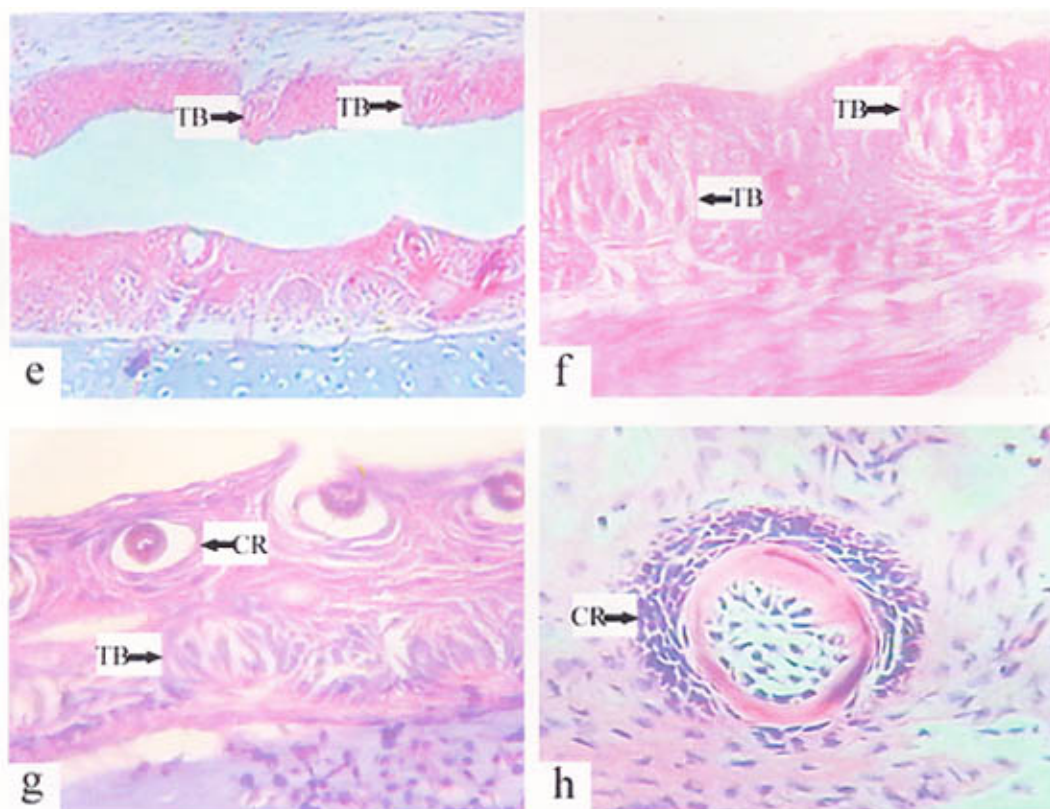
图版III 中华鲟须部味蕾的早期发育

Plate III Development of taste bud in barbell during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 5 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 5 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 b: 7 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 7 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 c, d: 10 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 10 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 e, f: 12 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 g, h: 15 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 15 d.p.h. Chinese sturgeon g: $\times 400$; h: $\times 1000$
 i, j: 20 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 20 d.p.h. Chinese sturgeon i: $\times 1000$; j: $\times 400$
 k, l: 30 日龄中华鲟须部味蕾 taste bud in barbell of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$

E: epithelium (表皮); CA: cartilage (软骨); HY: hypoderm 真皮); M: musculature (肌肉组织);
 TB: taste bud (味蕾); TC: taste cilia (感觉毛); RC: receptor cell (感受细胞); SC: supporting cell
 (支持细胞)



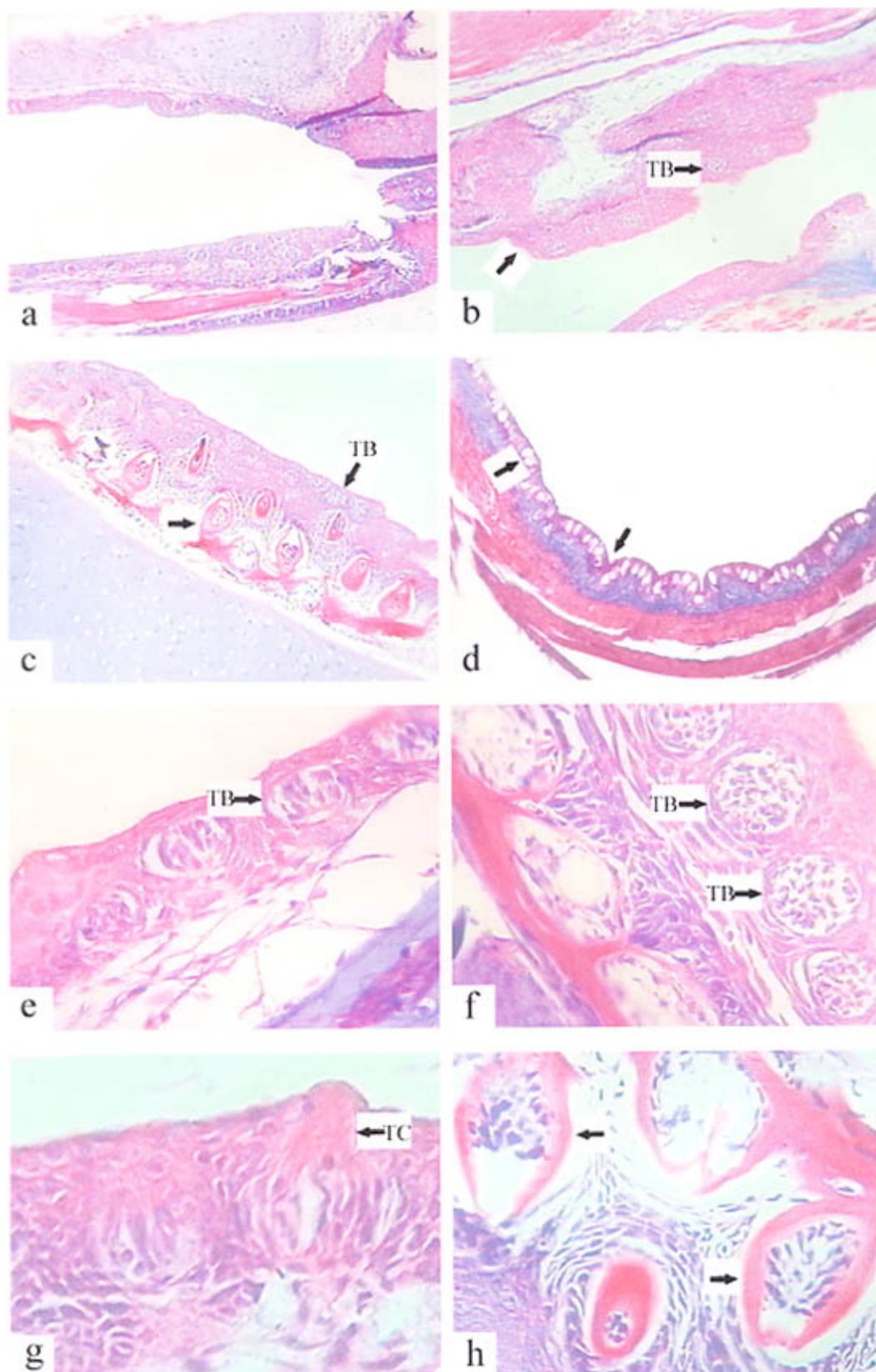


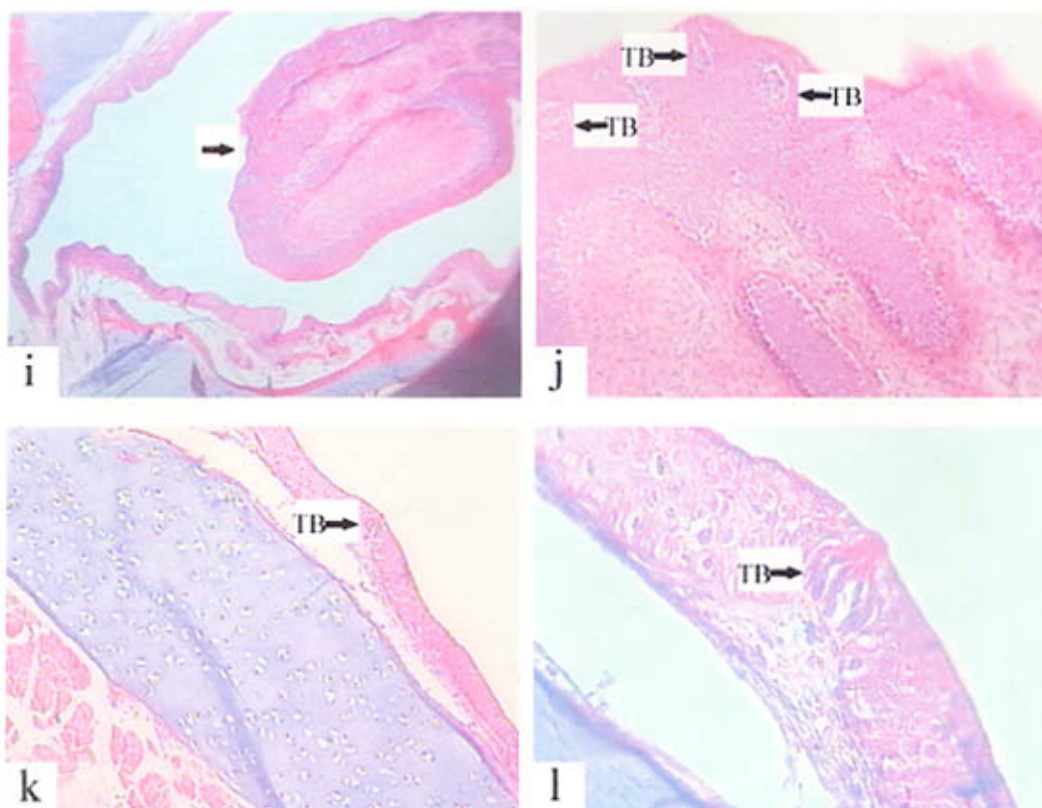
图版IV 中华鲟唇部味蕾的早期发育

Plate IV Development of taste bud in lips during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 5 日龄中华鲟唇部味蕾 taste bud in lips of 5 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 b: 9 日龄中华鲟唇部味蕾 taste bud in lips of 9 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 c: 12 日龄中华鲟唇部味蕾 taste bud in lips of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 d: 14 日龄中华鲟唇部味蕾 taste bud in lips of 14 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 e, f: 16 日龄中华鲟唇部味蕾 taste bud in lips of 16 d.p.h. Chinese sturgeon e: $\times 400$; f: $\times 1000$
 g, h: 30 日龄中华鲟唇部味蕾 taste bud in lips of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

TB: taste bud (味蕾); CR: cutaneous receptor (皮肤感受器)



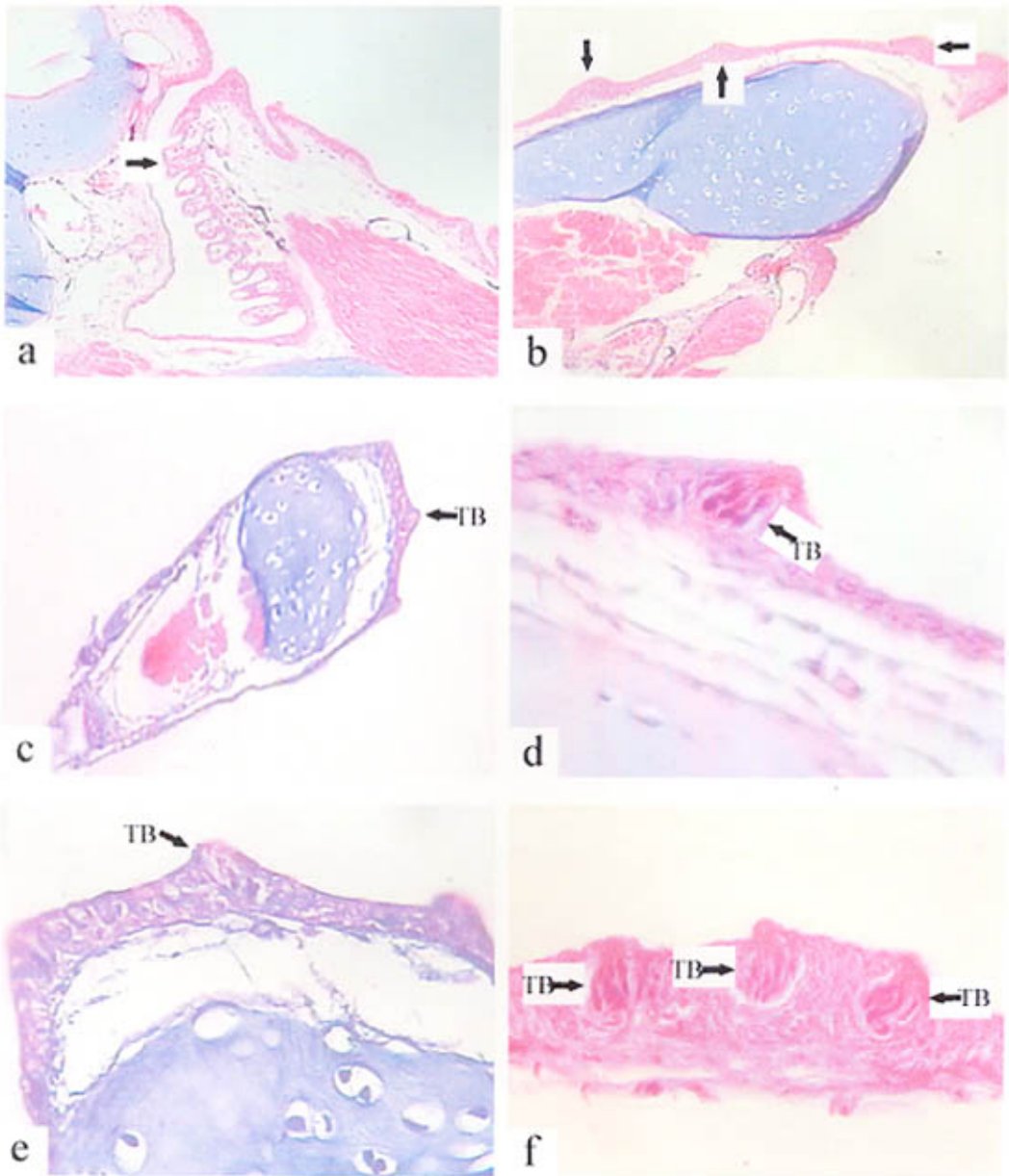


图版 V 中华鲟口腔味蕾的早期发育

Plate V Development of taste bud in oropharyngeal cavity during Chinese sturgeon

- a: 5 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 5 d.p.h Chinese sturgeon $\times 100$
 b: 8 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 8 d.p.h Chinese sturgeon $\times 400$
 c, d: 13 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 13 d.p.h Chinese sturgeon $\times 400$
 e, f: 18 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 18 d.p.h Chinese sturgeon $\times 100$
 g, h: 30 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 30 d.p.h Chinese sturgeon $\times 1000$
 i, j: 40 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 40 d.p.h Chinese sturgeon i: $\times 100$;
 j: $\times 400$
 k, l: 45 日龄中华鲟口腔味蕾 taste bud in oropharyngeal cavity of 45 d.p.h Chinese sturgeon k: $\times 100$;
 l: $\times 400$

TB: taste bud (味蕾); TC: taste cilia (感觉毛)



图版VI 中华鲟鳃耙味蕾的早期发育

Plate 4.5 Development of taste bud in gillrakers during Chinese sturgeon ontogeny

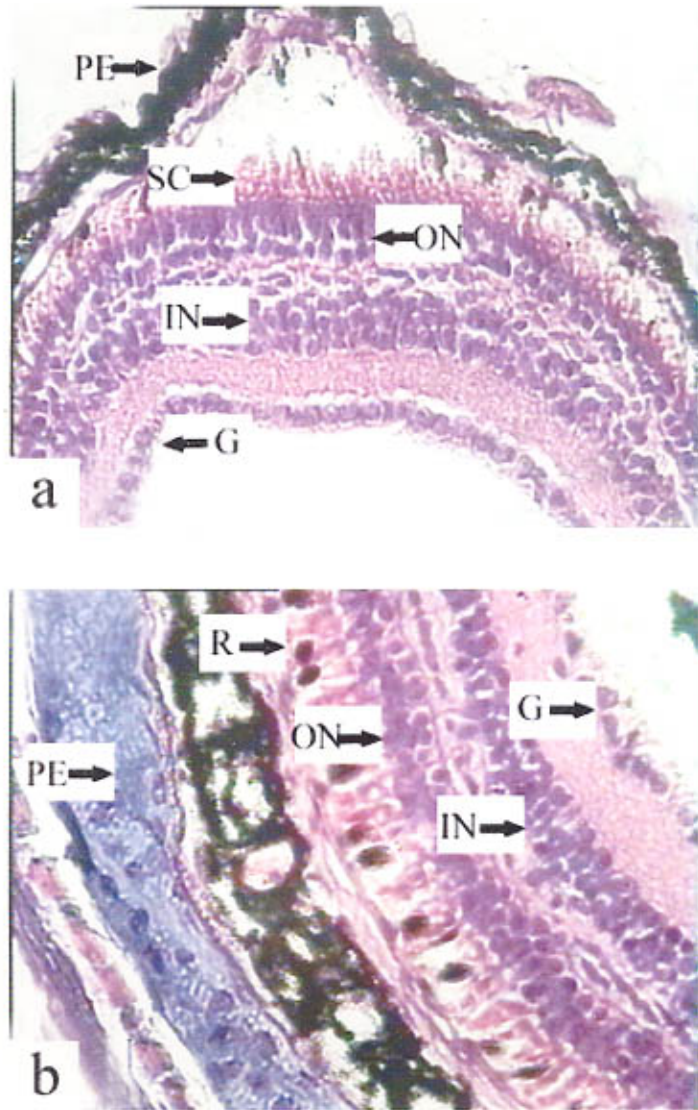
a: 8 日龄中华鲟鳃耙味蕾 taste bud in gillrakers of 8 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$

b: 12 日龄中华鲟鳃耙味蕾 taste bud in gillrakers of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$

c, d: 18 日龄中华鲟鳃耙味蕾 taste bud in gillrakers of 18 d.p.h. Chinese sturgeon c: $\times 100$; d: $\times 400$

e, f: 30 日龄中华鲟鳃耙味蕾 taste bud in gillrakers of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$

TB: taste bud (味蕾)



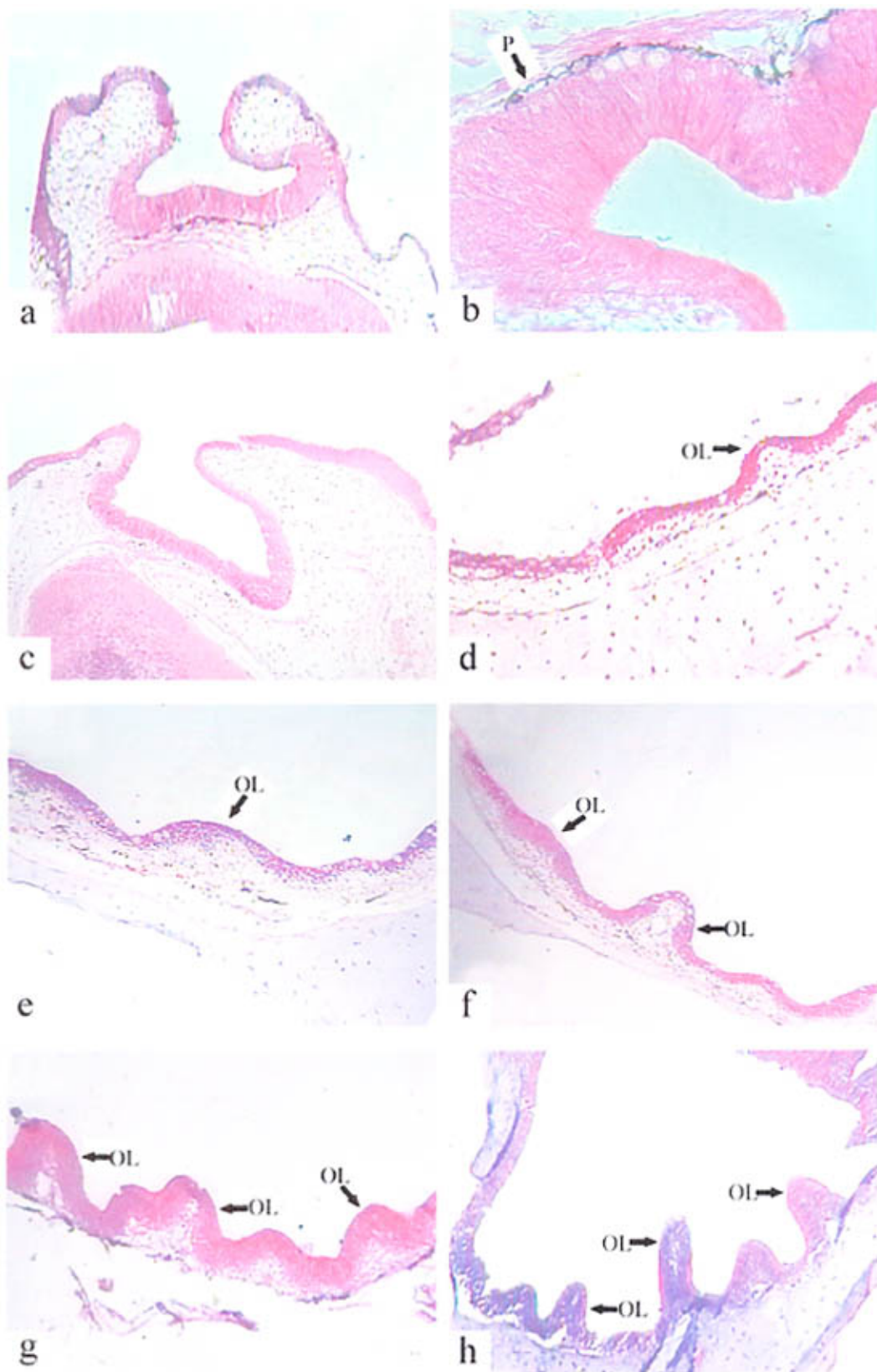
图版VII 中华鲟视网膜结构

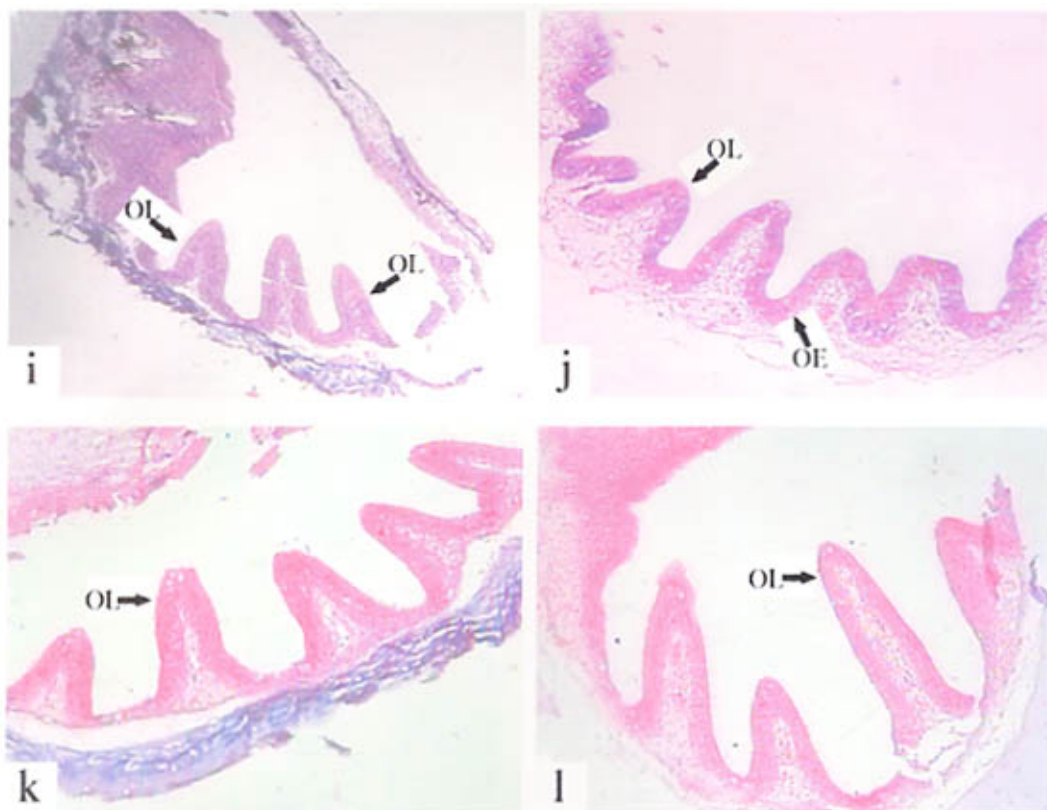
Plate VII Retina structure of Chinese sturgeon

a: 30 日龄中华鲟明适应视网膜 light-adapted retina of 30 d.p.h of Chinese sturgeon $\times 400$

b: 180 日中华鲟龄暗适应视网膜 dark-adapted retina of 180 d.p.h of Chinese sturgeon $\times 1000$

PE: pigment epithelium (色素上皮层); SC: single cone (单锥细胞); ON: outer nuclear layer (外核层) IN: inter nuclear layer (内核层); G: ganglion cell layer (神经节细胞层); R: rod cell (视杆细胞)



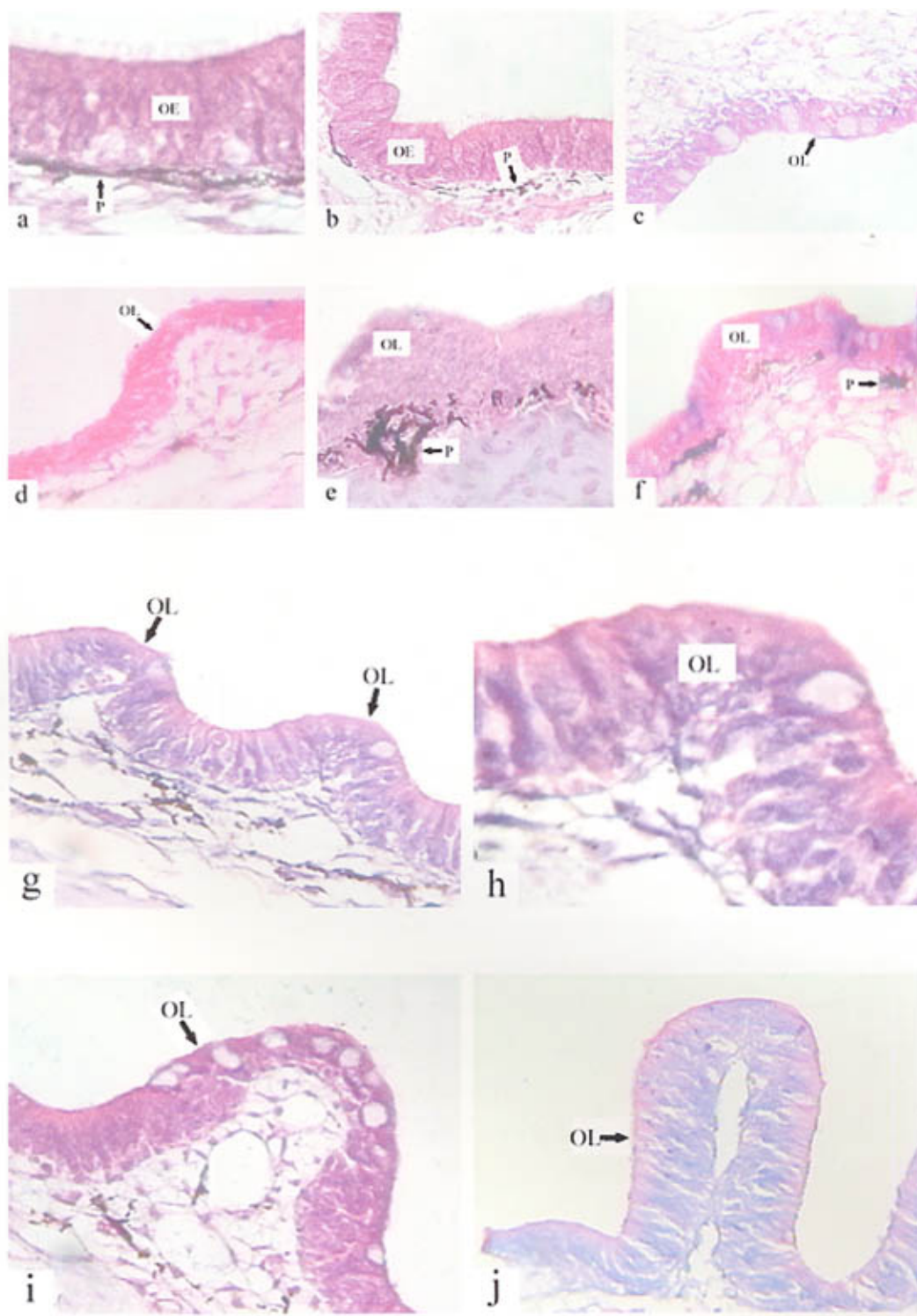


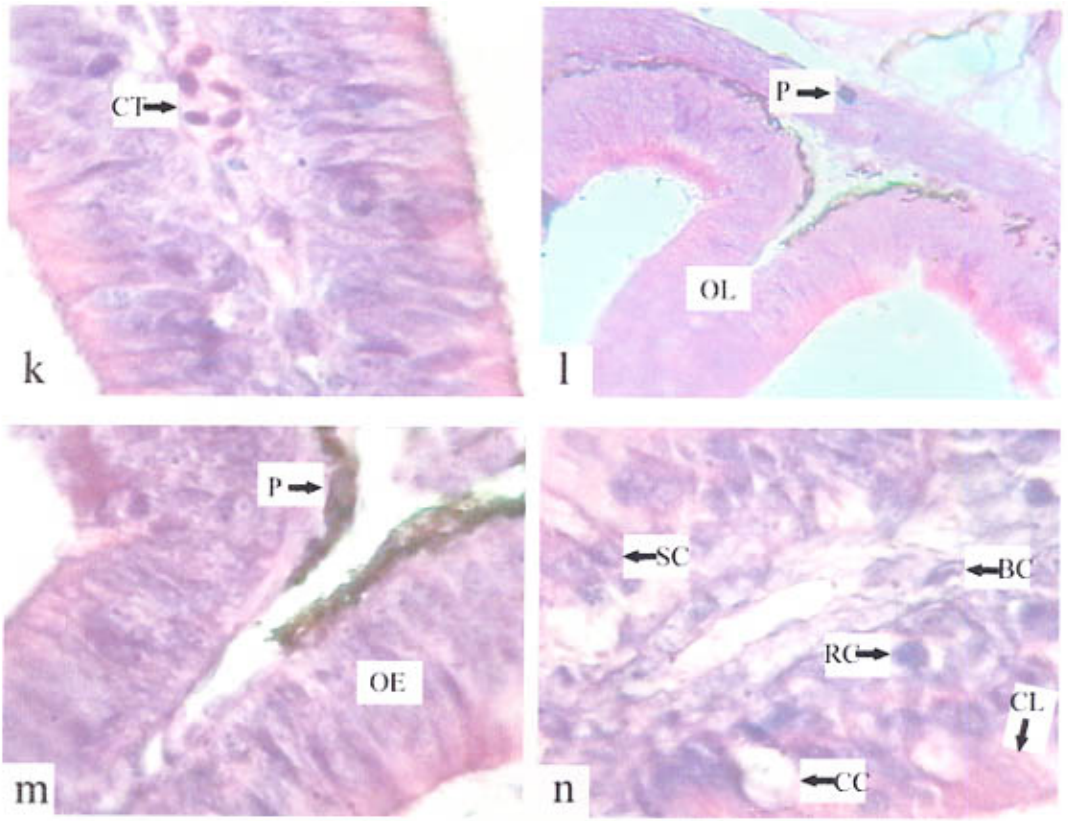
图版Ⅷ 中华鲟嗅囊的早期发育

Plate VIII Development of olfactory sacs during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 4 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 4 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 b, c: 6 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 6 d.p.h. Chinese sturgeon b: $\times 400$; c: $\times 100$
 d: 9 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 9 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 e, f: 12 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 g, h: 15 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 15 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 i, j: 20 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 20 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
 k, l: 30 日龄中华鲟嗅囊 olfactory sac of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$

P: pigment (色素); OL: olfactory lamellae (嗅板); OE: olfactory epithelium (嗅觉上皮)



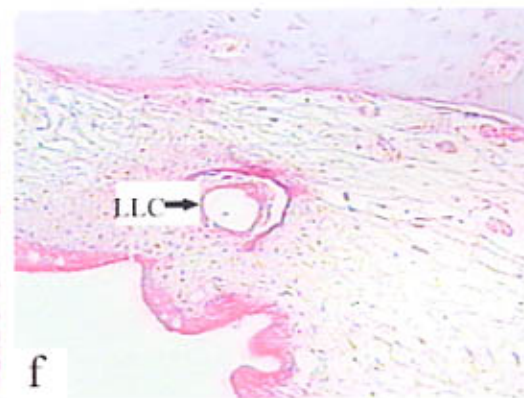
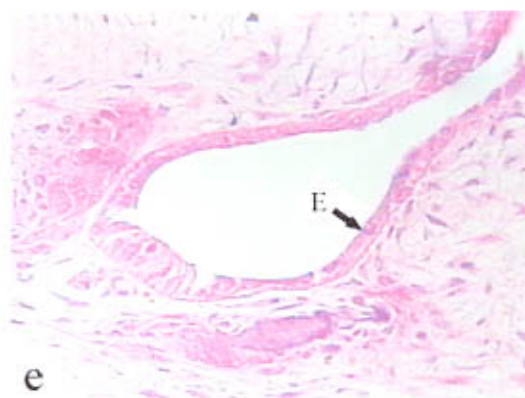
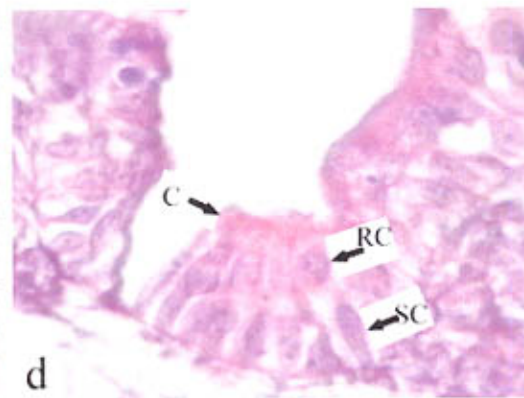
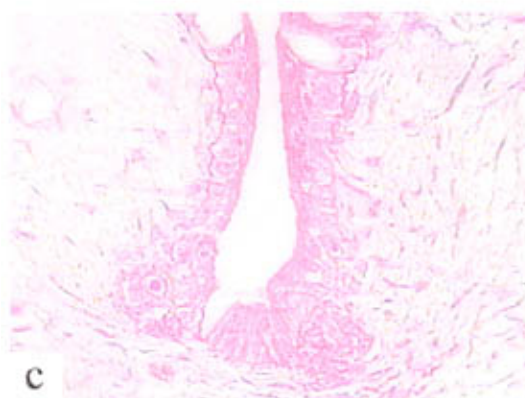
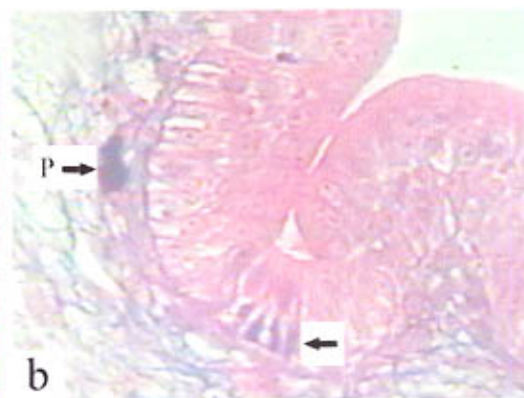


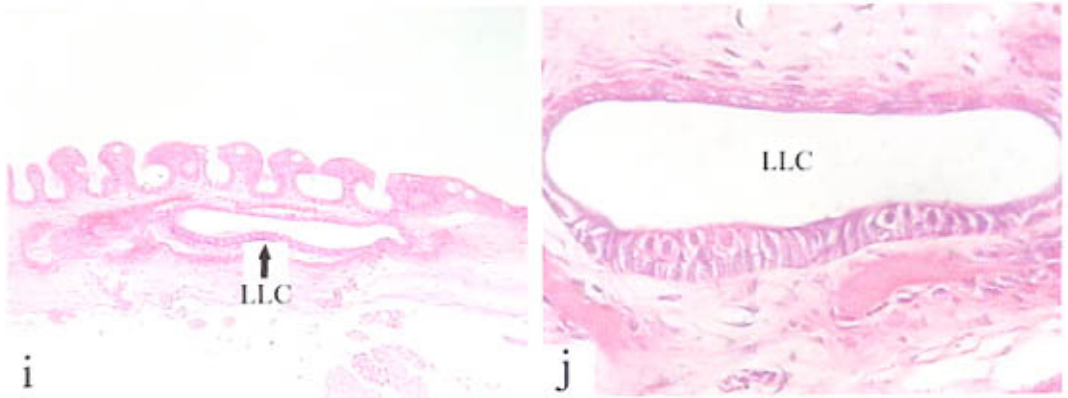
图版IX 中华鲟嗅觉上皮的早期发育

Plate IX Development of olfactory epithelium during Chinese sturgeon ontogeny

- a, b: 6 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 6 d.p.h. Chinese sturgeon a: $\times 1000$, b: $\times 400$
 c, d: 9 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 9 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 e, f: 12 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 g, h: 15 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 15 d.p.h. Chinese sturgeon g: $\times 400$, h: $\times 1000$
 i: 20 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 20 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 j: 25 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 25 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
 k, l: 28 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 28 d.p.h. Chinese sturgeon k: $\times 1000$; l: $\times 400$
 m, n: 30 日龄中华鲟嗅觉上皮 olfactory epithelium of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

P: pigment (色素); OE: olfactory epithelium (嗅觉上皮); OL: olfactory lamellae (嗅板); CT: connective tissue (结缔组织); SC: supporting cell (支持细胞); RC: receptor cell (感受细胞); BC: basal cell (基细胞); CC: calathiform cell (杯状细胞); CL: cilia layer (纤毛层)



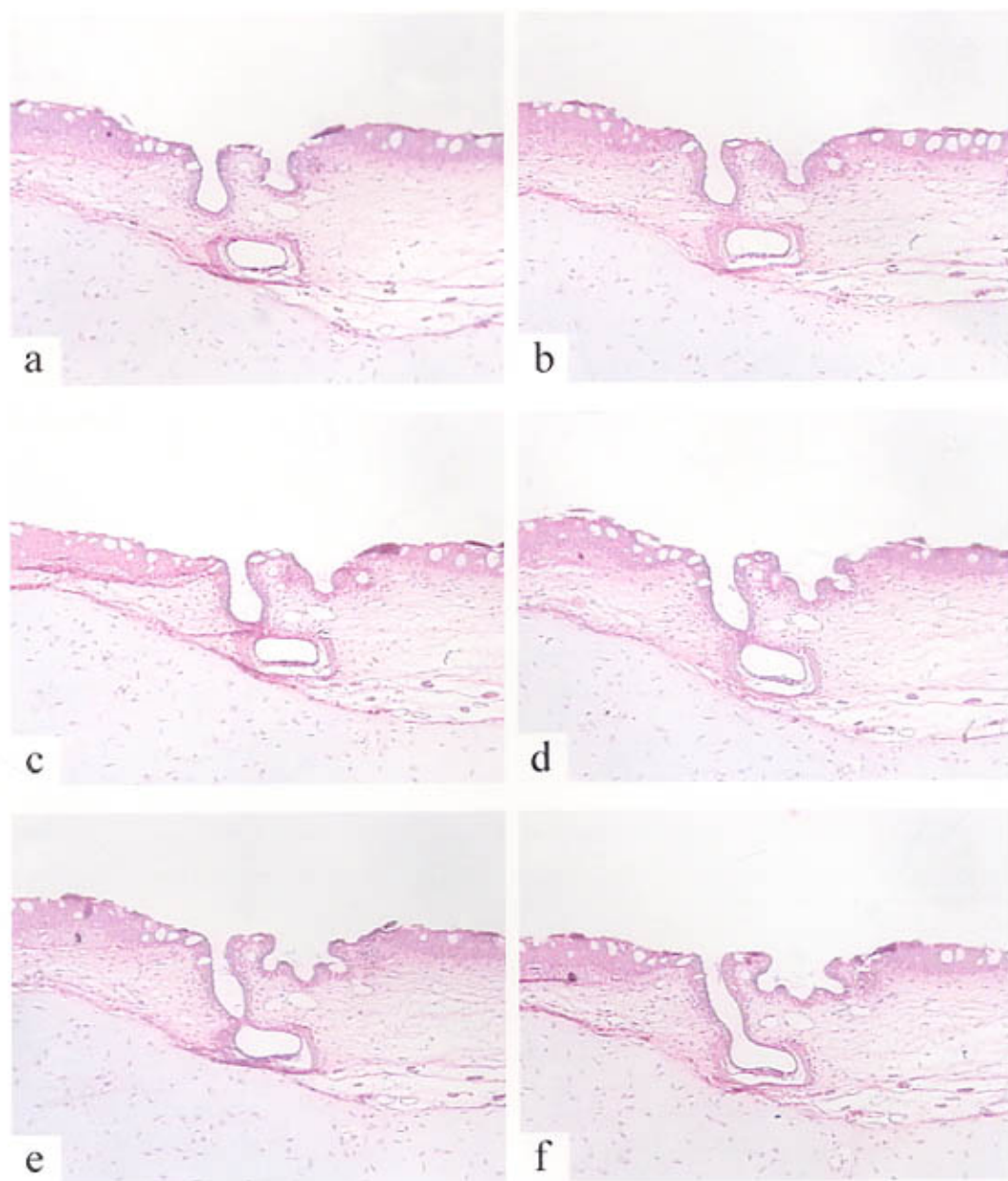


图版 X 中华鲟头部侧线的早期发育

Plate X Development of lateral line in head during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 5 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 5 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
b: 8 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 8 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
c, d: 12 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 12 d.p.h. Chinese sturgeon c: $\times 400$, d: $\times 1000$
e: 20 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 20 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
f, g: 25 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 25 d.p.h. Chinese sturgeon f: $\times 100$; g: $\times 400$
h: 30 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
i, j: 40 日龄中华鲟头部侧线 lateral line in head of 40 d.p.h. Chinese sturgeon i: $\times 100$; j: $\times 400$

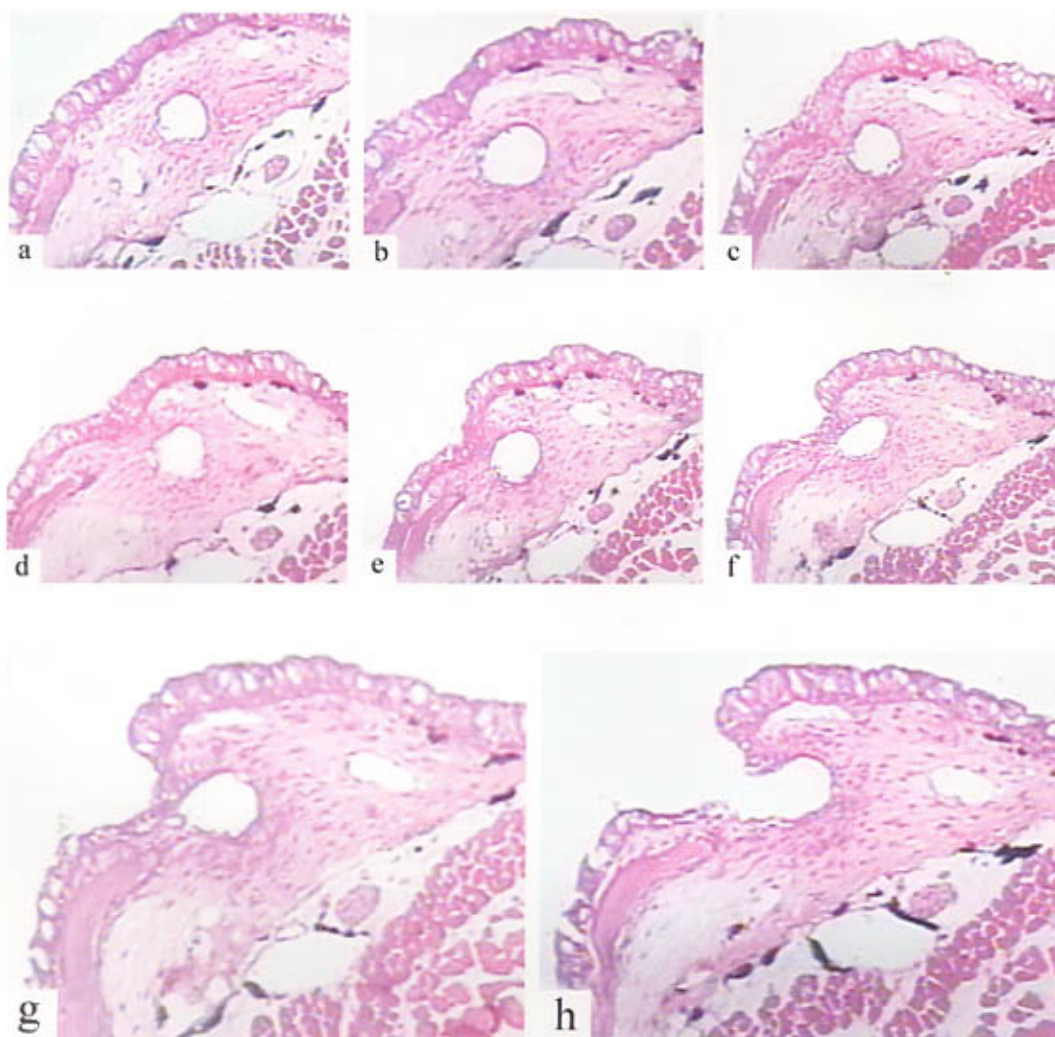
CC: calathiform cell (杯状细胞); P: pigment (色素); C: cilia (纤毛); SC: supporting cell (支持细胞); RC: receptor cell (感受细胞); E: epithelium (上皮); LLC: lateral line canal (侧线管)



图版XI 中华鲟吻部侧线系列图

Plate XI Serial section of lateral line in rostral of Chinese sturgeon

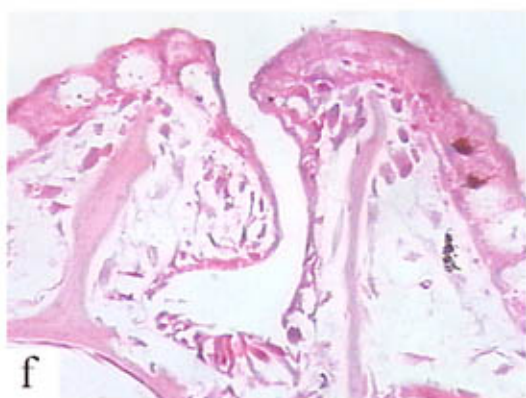
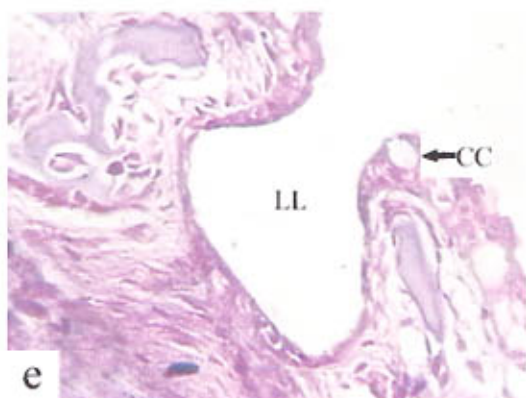
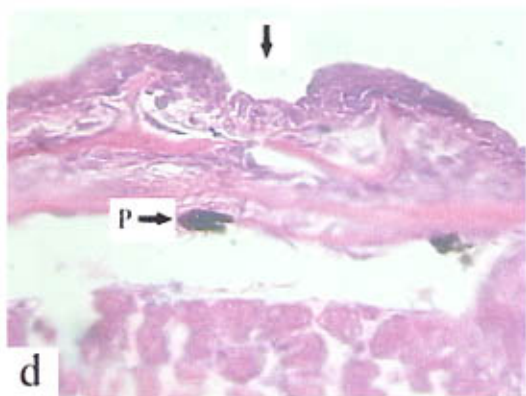
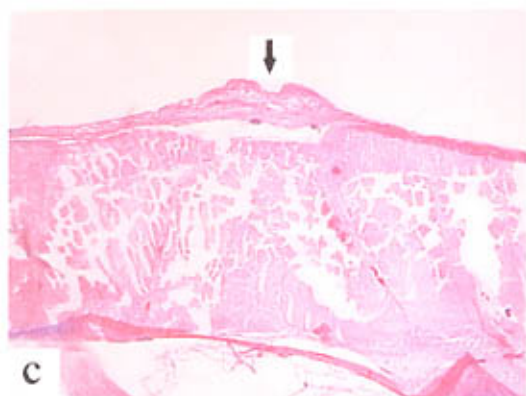
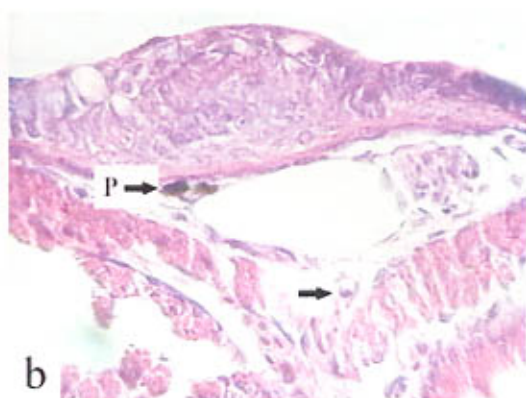
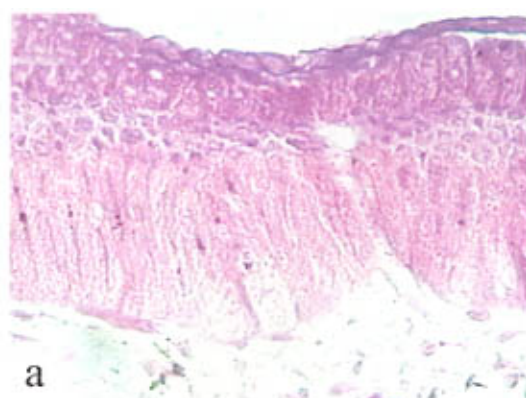
30 日龄中华鲟吻部侧线 lateral line in rostral of 30 d.p.h Chinese sturgeon $\times 100$

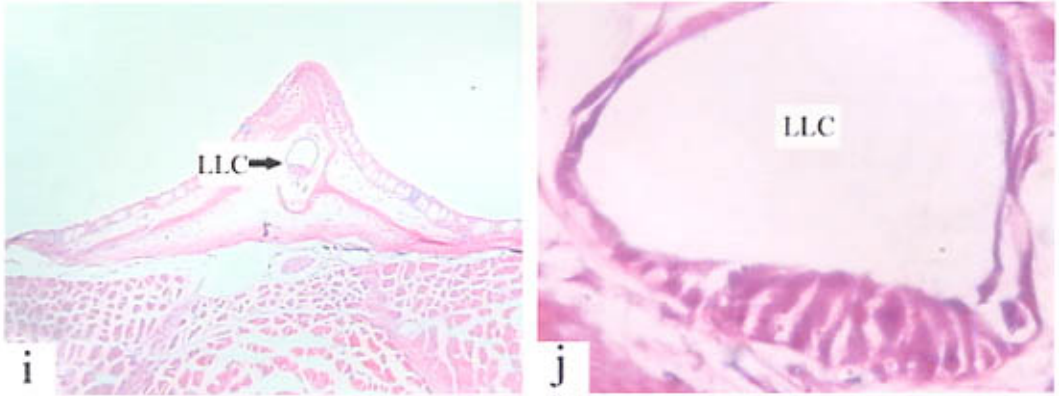


图版XII 中华鲟躯干部侧线系列图

Plate XII Serial section of lateral line in trunk of Chinese sturgeon

30 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 30 d.p.h Chinese sturgeon $\times 100$



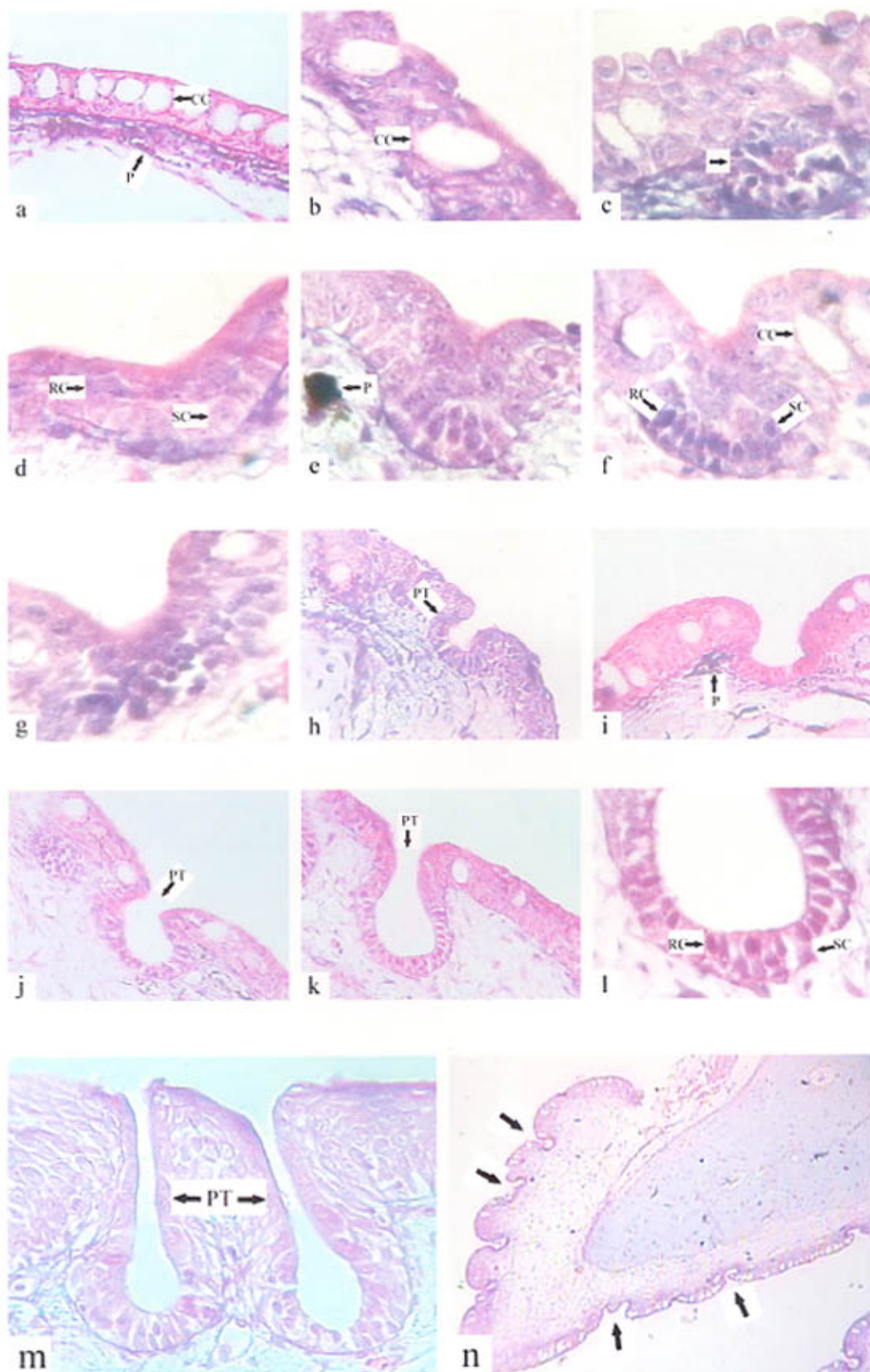


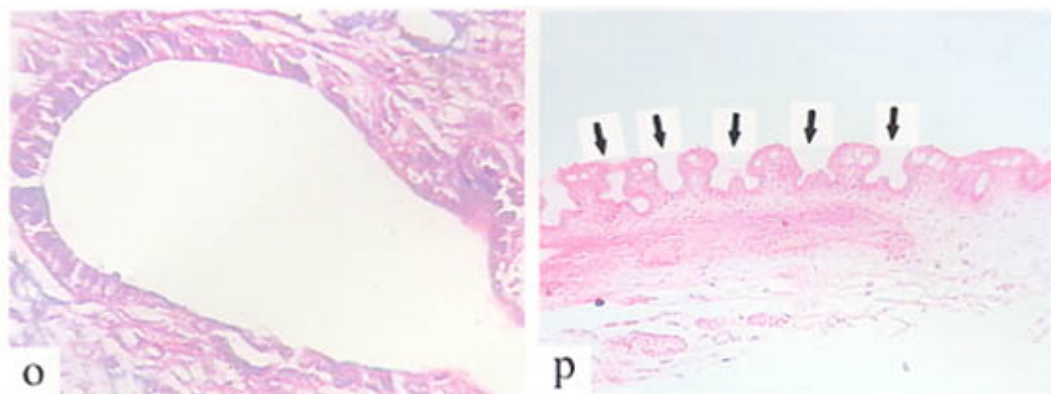
图版XIII 中华鲟躯干部侧线的早期发育

Plate XIII Development of lateral line in trunk during Chinese sturgeon ontogeny

- a: 5 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 5 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
b: 8 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 8 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
c: 12 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 100$
d: 15 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 15 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
e: 18 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 18 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
f: 25 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 25 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
g: 30 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 30 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$
h: 35 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 35 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 40$
i, j: 40 日龄中华鲟躯干部侧线 lateral line in trunk of 40 d.p.h. Chinese sturgeon i: $\times 100$; j: $\times 1000$

P: pigment (色素); CC: calathiform cell (杯状细胞); LL: lateral line (侧线); LLC: lateral line canal (侧线管)





图版XIV 中华鲟陷器的早期发育

Plate XIV Development of pit organ during Chinese sturgeon ontogeny

a, b: 5 日龄中华鲟陷器 pit organ of 5 d.p.h. Chinese sturgeon a: $\times 400$; b: $\times 1000$

c: 6 日龄中华鲟陷器 pit organ of 6 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

d: 7 日龄中华鲟陷器 pit organ of 7 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

e: 9 日龄中华鲟陷器 pit organ of 9 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

f: 10 日龄中华鲟陷器 pit organ of 10 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

g: 12 日龄中华鲟陷器 pit organ of 12 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

h: 15 日龄中华鲟陷器 pit organ of 15 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 1000$

i: 20 日龄中华鲟陷器 pit organ of 20 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$

j: 25 日龄中华鲟陷器 pit organ of 25 d.p.h. Chinese sturgeon $\times 400$

k, l: 30 日龄中华鲟陷器 pit organ of 30 d.p.h. Chinese sturgeon k: $\times 400$; l: $\times 1000$

m, n: 35 日龄中华鲟陷器 pit organ of 35 d.p.h. Chinese sturgeon m: $\times 1000$; n: $\times 400$

o, p: 40 日龄中华鲟陷器 pit organ of 40 d.p.h. Chinese sturgeon o: $\times 400$; p: $\times 100$

P: pigment (色素); CC: calathiform cell (杯状细胞); RC: receptor cell (感受细胞); SC: supporting cell (支持细胞); PT: pit organ (陷器)

参考文献

1. Kynard B., 危起伟, 柯福恩. 应用超声波遥测技术定位中华鲟产卵区. 科学通报, 1995, 40 (2): 172-174
2. 白俊杰, 劳海华, 叶星, 李英华, 罗建仁. 两种鲟半胱氨酸蛋白酶抑制剂成熟肽 cDNA 的克隆与分析. 动物学报, 2002, 48 (4): 570-573
3. 鲍宝龙. 饥饿状态下真鲷仔鱼早期阶段的高温、低盐耐力和浮力. 上海水产大学学报, 1997, 6 (2): 90-95
4. 曹文宣. 鱼类资源的保护. 见: 刘健康, 何碧梧主编, 中国淡水鱼类养殖学, 第三版. 北京: 科学出版社, 1992, 66-64
5. 柴敏娟, 潘丽婷. 重金属 (Cu^{2+} , Zn^{2+}) 对罗非鱼嗅电图反应的影响. 厦门大学学报 (自然科学版), 1996, 1, 35 (1): 94-99
6. 常剑波. 长江中华鲟繁殖群体结构特征和数量变动趋势研究. [博士学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 1999
7. 陈强. 人工配合饵料中添加光合细菌养殖对虾的试验. 中国饲料 1996, (16): 31-32
8. 陈卫忠, 李长松. 鲇鱼幼鱼耳石日轮的初步观察与研究. 水产学报, 1996, 20 (2): 139-143
9. 陈卫忠. 红眼脂眼鲃仔鱼日龄与生长的研究. 中国水产科学研究院学报, 1990, 3 (1): 49-56
10. 陈细华. 中华鲟胚胎发育和性腺早期发育的研究. [博士学位论文]. 广州: 中山大学, 2004
11. 陈毓桢. 鲈鱼听觉能力的电生理研究. 海洋水产研究, 1981, (2): 69-76
12. 程红, R.E., Barwick. 澳大利亚肺鱼侧线系统的再研究. 北京大学学报 (自然科学版), 1991, 27 (2): 248-256
13. 戴贤君. 水产动物微型饵料的研究进展. 饲料研究, 2000, (7): 14-16
14. 单保党, 何大仁. 黑鲷感觉发育与摄食行为的关系. 见: 曹文宣主编, 鱼类学论文集 (第六辑), 北京: 科学出版社, 1997, 112-119
15. 单保党, 何大仁. 黑鲷化学感受发育和摄食关系. 厦门大学学报 (自然科学版), 1995a, 9, 34 (5): 835-839
16. 单保党, 何大仁. 黑鲷视觉发育与摄食的关系. 台湾海峡, 1995b, 14 (2): 169-173
17. 邓中彝, 余志堂, 许蕴珩. 中华鲟年龄鉴别和产卵群体结构的研究. 水生生物学报, 1985, 9 (2): 99-109
18. 董双林, 王志余, 于信勇, 姜静颖. 鲤鱼仔、稚鱼和幼鱼早期耳石上日轮的初步观察. 大连水产学院学报, 1989, 4 (1): 58-61

19. 董双林, 王志余. 国外对鱼类耳石日轮生长的研究. 大连水产学院学报, 1988, 4 (1): 54-61
20. 高少波, 朱志荣. 网箱中鳊鱼摄食行为的初步观察. 水利渔业, 1994, 69 (1): 12-14
21. 何大仁, 蔡厚才. 鲢、草幼鱼对不同形状网目反应的研究. 厦门大学学报 (自然科学版), 1994, 33 (3): 369-374
22. 何大仁, 蔡厚才. 鱼类行为学. 厦门: 厦门大学出版社, 1998, 388
23. 何大仁, 罗会明. 鱼类视觉及其近距离定向. 厦门: 厦门大学出版社, 1980, 83
24. 何大仁. 不同照度下鲢鱼幼鱼摄食强度及动力学. 见: 刘健康主编, 鱼类学论文集 (第三辑), 北京: 科学出版社, 1983, 21-27
25. 何大仁. 几种幼鱼视觉运动反应研究. 水生生物学报, 1985, 9 (4): 365-373
26. 胡德高, 柯福恩. 葛洲坝下中华鲟产卵场的调查研究. 淡水渔业, 1992, (5): 6-10
27. 胡德高, 柯福恩. 葛洲坝下中华鲟产卵场第二次调查. 淡水渔业, 1985, (3): 22-24
28. 胡德高, 柯福恩等. 葛洲坝下中华鲟产卵场的调查研究. 淡水渔业, 1992, (5): 6-10
29. 胡德高, 柯福恩等. 葛洲坝下中华鲟产卵场第二次调查. 淡水渔业, 1985, (3): 22-24
30. 黄溢明. 水污染物对鱼类某些生理机能的影响. 中山大学学报 (自然科学版), 1990, 9 (2): 156-160
31. 黄玉霖, 贾俊成, 何大仁. 罗非鱼内耳形态结构研究. 水声生物学报, 1994, 18 (3): 215-222
32. 黄玉霖, 贾俊成, 何大仁. 罗非鱼椭圆囊电生理学研究. 台湾海峡, 1996, 6, 15 (2): 182-190
33. 黄玉霖, 张平. 鲈鱼对声的反应. 台湾海峡, 1983, 2 (1): 119-125
34. 黄玉霖, 周仕杰. 两种鳢科鱼类对声反应特性初探. 厦门大学学报 (自然科学版), 1982, 21 (4): 491-495
35. 黄玉霖. 四种骨鳉类对间歇反应特性的研究. 厦门大学学报 (自然科学版), 1984, 22 (4): 103-110
36. 霍仟祥, 李培高. 关于在鱼饵料中添加激素有关问题的探讨. 饲料广角, 2001, (5): 27
37. 江谋臣. 应用疫苗浸泡草鱼受精卵的免疫效果. 江西水产科技, 1994, (1): 32-33
38. 解玉浩, 李勃, 富丽静, 解涵. 鳙仔—幼鱼耳石日轮与生长的研究. 中国水产科学, 1995, 2 (2): 34-42

39. 解玉浩, 李勃. 饥饿和光照对鳙仔鱼耳石沉积和日轮形成的影响. 大连水产学院学报 1999, 14 (3): 1-6
40. 柯福恩, 危起伟, 张国良, 胡德高, 罗俊德, 庄平. 中华鲟产卵洄游群体结构和资源量估算的研究. 淡水渔业, 1992, 4: 7-11
41. 柯福恩. 论中华鲟的保护与开发. 淡水渔业, 1999, 29 (9): 4-7
42. 黎会平, 赵雅心, 张训蒲, 杨秀平, 金晓萍. 鳊咽部味蕾神经组织化学的研究. 华中农业大学学报, 1997, 6, 16 (3): 296-298
43. 李勃, 解玉浩, 刘义新. 鳊鲴幼鱼耳石日轮的研究. 动物学研究, 1992, 13 (3): 201-207
44. 李城华, 沙学绅, 尤锋, 杨纯武, 黄瑞东. 梭鱼仔鱼耳石日轮形成及自然种群日龄的鉴定. 海洋与湖泊, 1993, 24 (4): 345-349
45. 李大勇, 何大仁, 刘晓春. 光照对真鲷仔、稚、幼鱼摄食的影响. 台湾海峡, 1994, 13 (1): 26-31
46. 李德尚, 董双林. 鲢、鳙滤食器官结构与功能的研究. 动物学报, 1996, 3, 42 (1): 10-15
47. 李红涛, 邓少平. 哺乳动物舌面味蕾的发育. 生命科学研究, 2005, 9 (2): 45-49
48. 李其才, 李志照, 岳永生. 酶饲料添加剂在罗氏沼虾养殖中的应用试验. 水利渔业, 1997, (3): 21-23
49. 李仲辉, 路纪琪, 王玉, 李玉玲. 河南鲤科鱼类脑的形态学研究. 四川动物, 1997, 16 (3): 109-112
50. 梁长林, 邵作华. 鲇鱼须部味蕾细胞的超微结构研究. 动物学报, 1981, 27 (3): 228-231
51. 梁长林. 鲇鱼须部味蕾细胞的超微结构研究. 动物学报, 1981, 27 (3): 218-230
52. 梁旭方, 郑微云, 王艺磊. 鳊鱼视觉特性及其对捕食习性适应的研究, I. 视网膜电图光谱敏感性和适应特性. 水生生物学报, 1994, 18 (3): 247-253
53. 梁旭方, 何炜, 贺锡勤. 中华鲟幼鱼摄食生物学和人工饵料问题. 中国水产科学, 1995a, 2 (5): 107-111
54. 梁旭方. 鳊鱼特性及其对捕食习性适应的研究, III. 视觉对猎物运动和性状的反应. 水生生物学报, 1995b, 19 (1): 70-75
55. 梁旭方. 鳊捕食行为的研究. 海洋与湖沼增刊, 1995c, 26 (5): 119-125
56. 梁旭方. 中华鲟吻部腹面罗伦氏囊结构与功能的研究. 海洋与湖沼, 1996a, 27 (1): 1-5
57. 梁旭方. 鳊侧线管结构与行为反应特性及其对捕食习性的适应. 海洋与湖沼, 1996b, 27 (5): 457-462
58. 林浩然. 鱼类生理学. 广州: 广东高等教育出版社, 2002, 267
59. 林利民, 周立红, 洪惠馨. 赤点石斑鱼配合饵料物理性状的初步研究. 厦门水

- 产学院学报, 1996, 17 (1): 17-20
60. 刘理东, 何大仁, 郑微云. 普通鲮鱼和棱鲮视觉特性的电生理研究. 厦门大学学报 (自然科学版), 1986, 25: 227
61. 刘文斌. 饲料中添加酶制剂对异育银鲫消化和增重的影响. 南京农业大学学报, 1999, 22 (3): 57-60
62. 刘锡胤. 盐度对大银鱼受精卵孵化率的影响. 齐鲁渔业, 2000, 17 (4): 34-35
63. 刘晓春, 何大仁, 李大勇. 真鲷早期发育阶段行为生态学研究. 热带海洋, 1993, 12 (3): 17-23
64. 柳凌, 危起伟, 鲁大椿. 中华鲟精子低温保存的相关因子. 水产学报, 1999, 23 (增刊): 86-89
65. 龙天澄, 黄溢明. 水污染物对革胡子鲶味觉功能的影响. 西南农业大学学报, 1994, 6, 16 (3): 229-232
66. 龙天澄. 革胡子鲶触须和口腔粘膜的味觉器官. 西南师范大学学报 (自然科学版), 1994, 4, 19 (2): 175-180
67. 鲁大椿, 傅朝君, 刘宪亨. 中华鲟胚胎发育的研究. 淡水渔业, 1986, (4): 2-5
68. 鲁大椿, 柳凌, 方建萍, 章龙珍. 中华鲟精液的生物学特征和精浆的氨基酸成分. 淡水渔业, 1998, 28 (6): 18-20
69. 栾雅文, 刘龙翔, 戴高柱, 郭砺, 刘立特, 杨俊萍. 青鱼味觉器官的分布与功能之间关系的研究. 内蒙古大学学报 (自然科学版), 1997, 28 (6): 825-829
70. 栾雅文, 刘龙翔, 戴高柱. 青鱼味觉器官的分布与功能之间关系的研究. 内蒙古大学学报 (自然科学版), 1997, 11, 28 (6): 825-829
71. 栾雅文, 邢自力, 刘伟靖, 张广忠, 陈路, 金海英. 胡子鲶味觉器官的数量、分布与功能之间关系的研究. 内蒙古大学学报 (自然科学版), 2003, 7, 34 (4): 432-435
72. 栾雅文, 邢自力, 刘伟靖, 张广忠, 陈路, 金海英. 胡子鲶味觉器官的数量、分布与功能之间关系的研究. 内蒙古大学学报 (自然科学版), 2003, 34 (4): 432-435
73. 马细兰, 洪万树, 张其永, 柴敏娟, 陈仕玺. 中华乌塘鳢嗅觉器官的形态结构. 2005, 12 (5): 525-532
74. 孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社. 1987, 327-334
75. 孟庆闻, 殷名称. 鲨鱼嗅觉器官的研究. 见: 鱼类学论文集 (第二辑), 北京: 科学出版社, 1981a, 1-24
76. 孟庆闻, 殷名称. 鲛类和银鲛类嗅觉器官的比较. 水产学报, 1981b, 5 (3): 209-227
77. 孟庆闻. 鱼类学. 北京: 农业出版社, 1961, 221-222
78. 潘鸿春, 唐剑云. 鲤鱼味蕾的分布及上皮解剖学的初步研究. 动物学杂志, 1994,

- 29 (5): 13-16
79. 潘鸿春. 鲤鱼味蕾超微结构的研究. 动物学杂志, 1997, 32 (3): 11-13
80. 潘康成, 方静. 齐口裂腹鱼端脑形态和组织学研究. 四川农业大学学报, 2002, 6, 20 (2): 144-147
81. 潘连德. 养殖鲟鱼非寄生性疾病的诊断与控制. 淡水渔业, 2000, 30 (6): 36-38
82. 戚少燕. 采用特异化饵料投喂草鱼对呼肠孤病毒免疫试验. 淡水渔业, 2000, 30 (8): 30-31
83. 任为公. 研究鱼类行为的目的与方法. 海洋渔业, 1992, 14 (5): 221-224
84. 上海水产大学. 鱼类学. 上海: 上海科学技术出版社. 1987, 147-148
85. 上海水产大学. 组织胚胎学. 北京: 农业出版社, 1979, 183-194
86. 尚玉昌. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社, 1999, 421
87. 申钧, 朱美珍. 鱼类内耳球状囊微音器电位测量. 生理学报, 1982, 34 (1): 131-133
88. 四川省长江水产资源调查组. 长江鲟鱼类生物学及人工繁殖研究. 成都: 四川科学技术出版社, 1988, 32-173
89. 宋天复. 鱼类的化学通讯. 水产学报, 1987, 11 (4): 359-371
90. 宋天祥. 华鲮人工繁殖和早期发育的研究. 湖泊科学, 1996, 8 (3): 31-37
91. 宋昭彬. 鱼类饥饿研究现状. 动物学杂志, 1998, 33 (1): 48-52
92. 苏锦详, 李婉端. 中国鲢形目鱼类嗅觉器官类型的研究. 动物学报, 1982, 28 (4): 389-398
93. 童裳亮. 鱼类生理学. 北京: 科学出版社, 1988, 114-116
94. 王典群. 青海湖裸鲤和花斑鲤嗅觉器官的比较解剖. 兰州大学学报 (自科版), 1988, 24 (2): 88-94
95. 王敏, 杨秀平, 孔令杰, 罗玉双. 草鱼仔、稚鱼消化器官与味蕾的研究. 华中农业大学学报, 1993, 12 (1): 64-68
96. 王平, 曹焯, 樊启昶, 陈茂生, 董巍. 简明脊椎动物组织与胚胎学. 北京: 北京大学出版社, 2004, 62-67
97. 王盛伦. 促生长剂对鲤鱼和尼罗罗非鱼幼鱼生长的影响的初步研究. 厦门水产学院学报, 1988, 10 (2): 1-6
98. 王艺磊, 张子平. 黑鲷嗅上皮的超微结构. 台湾海峡, 1994, 6, 13 (2): 130-133
99. 王艺磊, 郑微云, 张子平. 牙鲆嗅上皮超微结构研究. 热带海洋, 1995, 2, 14 (1): 77-81
100. 王云龙. 长江口疏浚土悬浮物及其溶出 Zn^{2+} 对中华绒螯蟹产卵率和早期发育的影响. 中国水产科学, 1999, 6 (5): 55-59
101. 王子仁. 用示踪技术研究视神经再生细胞学的新进展. 细胞生物学杂志, 1998, 20 (4): 165-169

102. 危起伟, 杨德国, 柯福恩, Boyd Kynard, Micah Kieffer. 长江超声波遥测技术. 水产学报, 1998, 22 (3): 211-217
103. 危起伟, 杨德国, 柯福恩. 长江鲟鱼类的保护对策, 21 世纪长江大型水利工程中的生态与环境保护. 北京: 中国环境科学出版社. 1998, 208-216
104. 危起伟. 中华鲟繁殖行为生态学与资源评估. [博士学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2003
105. 魏开建, 谢从新, 杨英, 周洁, 熊传喜. 乌鳢早期视网膜发育的初步研究. 华中农业大学学报, 1997, (5): 408-412
106. 魏开建, 张桂蓉, 张海明. 鳊鱼不同生长阶段中趋光特性的研究[J]. 华中农业大学学报, 2001, 20 (2): 164-168
107. 魏开建, 张海明. 鳊鱼视网膜发育的组织学研究. 华中农业大学学报, 1996, 15(3): 263-269
108. 肖慧. 葛洲坝水利枢纽与珍稀鱼类保护的实践. 21 世纪长江大型水利工程中的生态与环境保护. 北京: 中国环境科学出版社. 1998, 199-207
109. 谢从新, 熊传喜, 周洁, 万新森, 金晖. 不同光照强度下乌鳢幼鱼的摄食强度及动力学. 水生生物学报, 1997, 21 (3): 213-217
110. 谢从新. 不同光照度下南方鲇稚鱼的摄食强度及摄食动力学. 应用与环境生物学报, 2002, 8 (3): 267-269
111. 熊传喜, 谢从新. 建鲤卵和仔鱼发育阶段生化成分的变化. 华中农业大学学报, 1995, 14 (2): 11-17
112. 徐家敏. 几种促生长剂对中国对虾生长效果的研究. 海洋科学, 1988, (5): 35-38
113. 徐永淦, 何大仁. 黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼视网膜运动反应初步研究. 海洋与湖沼, 1988, 19 (2): 109-115
114. 许雁, 熊全沫. 中华鲟受精细胞学研究. 动物学报, 1990, 36 (3): 275-278
115. 杨安峰, 程红. 脊椎动物比较解剖学. 北京: 北京大学出版社. 1999, 266-285
116. 杨彩根. 抗菌药物对大银鱼卵水霉病防治效果的研究. 水利渔业, 2000, 20 (5): 38-39
117. 杨国华, 程红, 付宏兰, 马淑芳, 白焕红. 中国大鲵机械感受器的超微结构. 动物学报, 2001, 47 (5): 587-592
118. 杨雄里. 海水鱼趋光特性的电生理研究, I. 蓝圆鲈: 鲈鱼视网膜电图的一般特性. 生物化学与生物物理学报, 1977, 9: 25
119. 杨雄里. 视觉的神经机制. 上海: 上海科学技术出版社, 1996. 30-35
120. 杨秀平, 黄祥柱, 张训蒲, 金晓平, 潘璠. 鳊的口、咽腔味蕾形态和数量的初步研究. 华中农业大学学报, 1996, 15 (4): 365-371
121. 杨秀平, 谭细畅, 王永祥. 鳊嗅板的组织学研究. 华中农业大学学报, 1999, 18 (2): 169-172

122. 杨再福. 稀土对草鱼卵子孵化的影响. 稀土, 2000, 21 (3): 73-78
123. 杨再福. 稀土对青虾卵子孵化的影响研究初报. 水产养殖, 2000, (6): 31-32
124. 易继舫. 长江中华鲟繁殖群体资源现状的初步调查. 水生生物学报, 1999, 23 (6): 555-560
125. 殷名称. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. 海洋与湖沼, 1989, 20 (1): 1-8
126. 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1993, 132-145
127. 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社. 1993, 171-185
128. 殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报, 1991, 15 (4): 348-358
129. 余志堂, 许蕴肝, 邓中彝, 周春生, 向阳. 葛洲坝下水利枢纽下游中华鲟繁殖生态的研究. 鱼类学论文集 (第五辑). 北京: 科学出版社. 1986, 1-14
130. 余志堂. 长江葛洲坝水利枢纽兴建后鱼类资源变化的预测. 鱼类学论文集 (第四集). 1985, 193-196
131. 张超. 鱼虾饵料中维生素 C 的添加和保护. 中国饲料, 1996, (13): 26-27
132. 张繁荣, 彭彦, 张翠华. 家鱼初孵仔鱼车轮虫病暴发原因分析. 水产科技情报, 2000, 27 (2): 77-78
133. 张桂蓉, 魏开建, 严安生. 乌鳢嗅觉器官发育的组织学研究. 西南农业大学学报 (自然科学版), 2003, 12, 25 (6): 542-545
134. 张四明, 邓怀, 危起伟, 汪登强, 吴清江. 中华鲟天然群体蛋白质水平遗传多样性贫乏的初步证据. 动物学研究, 1999, 20 (2): 93-98
135. 张四明. 中华鲟分子群体遗传学以及鲟形目若干种类的细胞和分子进化研究. [博士学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 1998
136. 张晓华. 温度与鳊仔鱼饥饿耐力的关系. 安徽农业大学学报, 2000, 27 (4): 391-393
137. 张孝威, 何桂芬, 沙学绅. 黑鲟卵子及仔、稚、幼鱼的形态观察. 动物学报, 1980, 26 (4): 331-336
138. 张训蒲, 金晓萍, 杨秀平, 赵雅心. 鳊味觉器官突触区域的超微结构研究. 华中农业大学学报, 1996, 2, 15 (1): 57-59
139. 张英才, 张淑华, 虞棻, 童学红, 李效义, 张茂先. 嗅神经兴奋性输入在鲫鱼 Mauthner 细胞上的定位. 首都医科大学学报, 1997, 12, 18 (4): 301-304
140. 张英才, 张淑华. 嗅神经兴奋性输入在鲫鱼 Mauthner 细胞上的定位. 生理学报, 1989 增刊, 151
141. 赵传涸, 唐小曼, 陈思行. 鱼类的行动. 第二版. 北京: 农业出版社, 1989
142. 赵维信. 鱼类生理学. 北京: 高等教育出版社. 1992
143. 郑永标. 868 菌发酵物用作大黄鱼和鲈鱼饵料添加剂的初步试验. 浙江海洋学院学报, 2000, 20 (1): 60-61

144. 中华人民共和国濒危物种进出口管理办公室. 中国珍贵濒危动物. 上海: 上海科学技术出版社, 1996
145. 周小秋, 王若军. 复合酶制剂在鲤鱼饵料中适宜添加量研究. 饲料广角, 2001, (12): 24-25
146. 朱丹, 江枝和. 868 菌作鱼饵料添加剂对鱼肉质的影响. 福建农学院学报, 1998, 13 (1): 49-51
147. 朱元鼎, 孟庆闻. 中国软骨鱼类的侧线管系统及罗伦瓮和罗伦管系统的研究. 上海: 上海科学技术出版社, 1979
148. 庄平. 鲟科鱼类个体发育行为学及其在进化与实践上的意义. [博士学位论文]. 1999
149. Abu-Gideiri Y B. The behaviour and neuroanatomy of some developing teleost fishes. *J Zoo*, 1996, 149: 215-241
150. Adrian E D, Craik K J W, Sturdy R S. The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. *Proc R Soc Ser P*, 1938, 125: 435-455 (Abstract)
151. Ang K P, Petrell R J. Wastage and subsurface and surface feeding behaviour associated with different feeding systems in sea cage farming of salmonids, *Aqua Eng*, 1998, 18: 95-115
152. Atema J. Structures and functions of the sense of taste in the catfish. *Brain Behav Evol*, 1971, 4 (4) : 273-294 (Abstract)
153. Baburina. Development of the eye and its function in sturgeon and stellate. *Proc USSR Acad Sci*, 1956, 106: 359-361 (Abstract)
154. Blaxter J H S, K F Ehrlich. Changes in behaviour during starvation of herring and plaice larvae. Berlin: Blaxter J H S, 1974, 575-588
155. Blaxter J H S, Staines M. Pure-cone retinæ and retinomotor responses in larval teleosts. *J Mar Biol Ass UK*, 1970, 50: 449-460 (Abstract)
156. Blaxter J H S. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance, *Trans Ame Fish Soc*, 1986, 115: 98-114
157. Blaxter J H S. Structure and development of the lateral line. *Biol Rev*, 1987, 62: 471-514
158. Bleckmann H. Prey identification and prey localization in surface-feeding fish and fishing spiders. In: Atema J, Fay R R, Popper A N, Tavolga W N eds., *Sens biol aqu anim*. Springer-Verlag, 1988, 619-641
159. Bleckmann H. Role of the lateral line in fish behaviour. In: Pitcher T J ed., the Johns Hopkins University Press, 1986, 177-202

160. Boglione C, Bronzi P, Cataldi E, Serra S, Gagliardi F, Cataudella S. Aspects of early development in the Adriatic sturgeon *Acipenser nacarii*. *J Appl Ichthyol*, 1997, 15: 207-213
161. Bowen S H. Detritivory in neotropical fish communities. *Environ Biol Fish*, 1983, 9: 137-144
162. Brannon E A Setter, M Miller, S Brewer, G Winans. Columbia River white sturgeon (*Acipenser transmontanus*): Population genetics and early life history study. *Rep US Dep Energy*, 1987, 63
163. Brothers E B. Daily growth increments in otoliths for larval and adult fishes. *Fish Bull*, 1976, 74: 1-8 (Abstract)
164. Brown J A, Wiseman D, Kean P. The use of behavioural observations in the larviculture of cold-water marine fish. *Aqua*, 1997, 155: 297-306
165. Bugrov L, Muraviev W. Study of cultured fish behaviour: Methodologic approach for offshore areas. *Spec Publ Eur Aquacul. Soc*, 1993, (19)
166. Burrows M T. Depth selection behavior during activity cycles of juvenile plaice on stimulated beach solpe. *J Fish Biol*, 2001, 29: 116-125
167. Caprio J. High sensitivity and specificity of olfactory and gustatory receptors of catfish to amino acids. In: Chemoreception in Fishes. *Elsev Amster*, 1982, 109-113 (Abstract)
168. Champalbert G, C MacQuart-Moulin, G Patriti, L Direach-Boursier. Ontogenic fluctuations of geotaxis in larvae and juvenile sole (*Solea solea* L). *Mar Behav Physiol*, 1992, 9(4): 251-261
169. Champalbert G, C MacQuart-Moulin, G Patriti, L Direach-Boursier. Light control of vertical movements of larvae and juvenile sole (*Solea solea* L). *Mar Behav Physiol*, 1992, 19(4): 263-283
170. Clark D S, Brown J A, Goddard S J. Activity and feeding behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in sea pens. *Aquaculture*, 1995, 131: 49-57
171. Cole K S, Noakes D L G. Development of early social behaviour of rainbow trout, *Salmo Gairdneri* (*Pisces, Salmonidae*). *Behav Proc*, 1980, 5 (2): 97-112
172. Colgan P. The motivational basis of fish behaviour. In: Picher, T J ed., The behaviour of teleost fishes. London & Sydney: Croom Helm, 1986, 23-46
173. Coombs S, Janssen J. Behaviour and neurophysiological assessment of lateral line sensitivity in the mottles sculpin, *Cottus bairdi*. *J Comp Physiol*, 1990, 167A: 557-567
174. Coombs S, Janssen J. In: Coombs S, Gorner P, Munz H, eds., The mechanosensory lateral line. *Springer-Verlag*, 1989, 299-319

175. Cushing D H. Fisheries Biology, Second edition. Madison: The University of Wisconsin Press, 1981, 295
176. Dale T. Surface morphology of the acoustic-lateralis sensory organs in teleosts: functional and evolutionary aspects. In: Ali M A ed., Environmental Physiology of Fishes, New York: Plenum Press, 1980, 387-402 (Abstract)
177. Deng X, Deng Z L, Cai M Y. In: P Willot ed., Spawning population characteristics of *Acipenser sinensis* in Yangtze River just below Gezhouba dam. *Acipenser, Cemagref Publ*, 1991, 235-242
178. Deng Z L, Xu Y, Zhao Y. In: P Williot ed., Analysis on *Acipenser sinensis* spawning ground and spawning scales below Gezhouba hydro-electric dam by the means of examining the digestive contents of benthic fishes. *Acipenser, Cemagref Publ*, 1991, 243-250
179. Devitsina G, A Gadzhieva. Development of taste in sturgeons. *J Appl Ichthyol*, 1999, 15 (4-5): 337
180. Disler N N, Smirnov S A. Sensory organs of the lateral line system in two percids and their importance in behaviour. *J Fish Res Board Can*, 1977, 34: 1492-1503
181. Dotterweich H, Bauund. Function of Lorenzinischen Ampullen. *Zool Jahrb Abt Zool*, 1932, 50: 347-418 (Abstract)
182. Ehrich K F. Chemical changes during growth and starvation of herring larvae. Berlin: Blaxter J H S, 1974, 301-323
183. Enger P S, Kalmijn A, Sand O. Behavioural investigations on the functions of the lateral line and inner ear in predation. In: Coombs S, Gorner P, Munz H eds., The mechanosensory lateral line. *Springer-Verlag*, 1989, 575-587
184. Fay R R, Popper A N. In: Fay R R, Gourevitch G eds., Hearing and other senses, New York: The Amphora Press, 1983: 123-148
185. Finger T E. The gustatory system in teleost fish. In: Northcutt R G, Davis R E eds., Michigan Fish Neurobilolgy, Michigan: University of Michigan Press, 1983, (1)
186. Fishelson L, Ayalon G, Zverdling A, Holzman R. Comparative morphology of the eye (with particular attention to the retina) in various species of cardinal fish (Apogonidae, Teleostei). *Anat Reca Discov Mol Cell Evol Biol*, 2004, 4, 277 (2): 249-261
187. Furshpan E J, Furukawa T. Intracellular and extracellular responses of the several regions of the mauthner cell of the gold fish. *J Neurophysiol*, 1962, 25: 732-771 (Abstract)
188. Gisbert E, Williot P. Larval behaviour and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of Siberian sturgeon (*Acipenser heri*) larvae under small scale

- hatchery production. *Aquaculture*, 1997, 156: 63-76
189. Gordin J G J. Behavioural ecology of teleost fishes. In: Oxford. New York, Tokyo: Oxford University Press, 1997, 384
 190. Guthrie D M. Role of vision in fish behaviour. In: Pitcher T J ed., The behaviour of teleost fishes. London & Sydney: Croom Helm Ltd. 1986, 75-113
 191. Harden-Jones F R. Fish migration. London: Edward Arnold, 1968 (Abstract)
 192. Hartzler J R. The effects of half-log covers on angler harvest and standing crop of brown trout in McMichaels Creek, Pennsylvania. *N Amer J Fish Manage*, 1983, 31: 228-238
 193. Hasler A D, Scholz A T. Olfactory imprinting and homing in salmon. Berlin: Springer-Verlag, 1983
 194. Hocutt C. Power plants. Effects on fish and shellfish behaviour. New York: Academic Press, 1980
 195. Huntingford F A. Development of behaviour in fishes. In: Pitcher T J ed., The behaviour of teleost fishes. London & Sydney: Croom Helm Ltd. First edition, 1986, 47-60
 196. Hynes H B N. The ecology of running waters. Liverpool: Liverpool University Press, 1970 (Abstract)
 197. Irine I S A, Sorensen P W. Acute olfactory sensitivity of wild common carp, *Cyprinus Carpio*, to goldfish hormonal sexpheromones is influenced by gonadal maturity. *Can J Zool*, 1993, 71: 1999-2100
 198. Irwin S, O'Halloran J, FitzGerald R D. Mouth morphology and behavioural responses of cultured turbot towards food pellets of different sizes and moisture content. *Aquaculture*, 2002, 205: 77-88
 199. Jakubowski M. *Acta Biologica Cracoviensia. Cop eia*, 1967, 1: 234-235 (Abstract)
 200. Jones C. Determing age of larval fish with the otolith increment technique. *Fish Bull*, 1986, 84 (1): 91-103
 201. Jonsson L. Chemical stimuli: role in the behaviour of fishes. In: Ali M A ed., *Environmental Physiology of Fishes*. New York: Plenum Press, 1980, 353-368
 202. Kalmijin A J. The Electric Sense of Sharks and Rays. *J Exp Biol*, 1971, 55(2): 371
 203. Kasumyan A O, A A Kazhlayev. Behavioural responses of Siberian sturgeon, *Acipenser baeri*. and stellate sturgeon, *A. stellatus*, larvae and fry to substances producing the main types of taste sensation. *J Ichthyol*, 1993a, 33(3): 427-436
 204. Kasumyan A O, A Kazhlayev. Behavioural responses of early juveniles of Siberian sturgeon, *Acipenser baeri* and stellate sturgeon, *A. stellatus* (*Acipenseridae*) to gustatory stimulating substances. *J Ichthyol*, 1993c, 33 (9): 85-97

205. Kasumyan A O, A Kazhlayev. Formation of searching behavioural reaction and olfactory sensitivity to food chemical signals during ontogeny of sturgeons (Acipenseridae). *J Ichthyol*, 1993b, 33 (8): 51-65
206. Kasumyan A O. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour. *J Appl Ichthyol*, 1999, 15 (4-5): 228-232
207. Kauffman A, Lindsay J, Leithiser R. Vertical distribution and food selection of larval Atherinids. The early life history of fish: recent studies, Proceedings of the Second ICES Symposium, 1979, 342-343 (Abstract)
208. Keenleyside M H A. Diversity and adaptation in fish behaviour. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1979, 208 (Abstract)
209. Kiyohara S, Yamashita S, Harada S. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids, *Physiol Behav*, 1981, 1, 26 (6: 1103-1108
210. Klar G T, C B Stalnaker, T M Farley. Comparative physical and physiological performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, of distinct lactate dehydrogenase B2 phenotypes. *Comp. Biochem. Physiol*, 1979, 63A: 229-235 (Abstract)
211. Klaue Retter. Taste organ in the barbell of the Bullhead. In: Toshiari J ed., Chemoreceptor in fishes. New York: Hara Elsevier Scientific Publishing Company, 1982, 77-91
212. Konstantinov A S, Zdanovich V V. Some characteristics of young fish behaviour in a thermogradient field. *Vestn Mosk Univ Biol*, 1993, (1): 32-38
213. Kubitz F, Lovshin L L. Formulated diets, feeding strategies and cannibalism control during intensive culture of juvenile carnivorous fishes. *Rev Fish Sci*, 1999, 7 (1): 1-22
214. Lighthill J. The role of the lateral line in active drag reduction by clupeoid fishes. *Symp Soc Exp Biol*, 1995, 49: 35-48
215. Little E E. Behavioural function of olfaction and taste in fish. In: Northcutt R G, Davis R E eds., Fish Neurobiology. Mich: University of Michigan Press, 1983, (1)
216. Lowenstein O. The labyrinth. In: Hoar W S, Randall D J eds., Fish Physiology, Vol. 5. New York: Academic Press, 1971, 207-240
217. Lythgoe J N. Vision in fishes: ecological adaptations. In: Ali M A ed., Environmental Physiology of Fishes. New York: Plenum Press, 1980, 431-446
218. Marcucella H, Abramson C I. Behavioural toxicology and teleost fish. In: Mostoksky D I ed., The behaviour of fish and other aquatic animals. New York: Academic Press, INC, 1978, 33-78 (Abstract)
219. Matheson D F, Roots B I. Effect of acclimation temperature on the axon and fiber diameter spectra and thickness of myelin of fibers of the optic nerve of goldfish. *Exp*

- Neurol*, 1988, 7, 101 (1) : 29-40
220. McCabe G T, Emmett R L, Hinton S A. Feeding ecology of juvenile white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) in the lower Columbia River. *Northwest Sci*, 1993, 67 (3): 170-180
221. Montgomery J C, Sanunders A J. Functional morphology of the piper Hyporhamphusi with reference to the role of the lateral line in feeding. *Proc R Soc Lond*, 1985, 224B: 197-208
222. Montgomery J C. Lateral line detection of planktonic prey. In: Coombs S, Gorner P, Munz H eds., *The mechanosensory lateral line*. Springer-Verlag, 1989, 561-574
223. Moore A, Waring C P. Seasonal changes in olfactory sensitivity of mature male Atlantic salmon (*salmo salar* L) parr to prostaglandins. *Proceedings of the 5th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish*, 1995
224. Moser H G, W J Richards, D M Cohen, M P Faahay, A W Kendall, S L Richardson. *Ontogeny and systematics of fishes*. Lawrence: Allen Press, 1984, 760
225. Murphy G J, Glickfeld L L, Balsen Z. Sensory neuron signaling to the brain: properties of transmitter release from olfactory nerve terminals. *J Neurosci*, 2004, 3, 24 (12) : 3023-3030
226. Murray M A. Quantitative study of regenerative sprouting by optic axons in goldfish. *J Comp Neurol*, 1982, 209: 352-362
227. Murray R W. The Response of the Ampullae of Lorenzini of Elasmobranchs to Electrical Stimulation. *J Exper Biol*, 1962, 39 (Abstract)
228. Noakes D L G. The genetic basis of fish behaviour. In: Pitcher T J ed., *The behaviour of teleost fishes*. London & Sydney: Croom Helm Ltd, 1986, 3-22
229. Northcote T G. Migration strategies and production in freshwater fishes. In: Gerking S D ed., *Ecology of freshwater fish production*. Oxford: Blackwell, 1978, 326-359
230. O'Hara K. Fish behaviour and the management of freshwater fisheries. In: Pitcher T J ed., *The behaviour of teleost fishes*. London & Sydney: Croom Helm Ltd. First edition, 1986, 496-522
231. Pannella G. Daily growth layers and periodic patterns. *Sci*, 1971, 173: 1124-1127
232. Patridge B L. The structure and function of fish schools. *Sci Am*, 1982, 246 (6) : 114-123
233. Peter R E. The brain and feeding behaviour. In: Hoar W S, Randall D J, Brett J R eds., *Fish physiology Vol. VIII*. New York: Academic Press Inc, 1979, 121-161 (Abstract)
234. Petrell R J, Ang K P. Effects of pellet contrast and light intensity on salmonid feeding behaviours. *Aqua Eng*, 2001, 25 (3): 175-186
235. Popper A N, Platt C. Sensory surface of the saccule and lagena in the ears of

- Ostariophysan fishes. *J Morphol*, 1983, 176: 121-129
236. Popper A N. A scanning electron microscopic study of the sacculus and lagena in the ear of fifteen species of teleost fishes. *J Morphol*, 1997, 153: 396-417
237. Reutter K. Taste organ in the bullhead teleostei. *Adv Anat Embryol Cell Biol*, 1978, 55 (1) : 3-94 (Abstract)
238. Robinson B W, Doyle R W. Phenotypic correlations among behaviour and growth variable in tilapia: Implications for domestication selection. *Aquaculture*, 1990, 85 (1-4): 177-186
239. Rodriguez A, Gisbert E. Eye development and the role of vision during Siberian sturgeon early ontogeny. *J Appl Ichthyol*, 2002, 18: 280-285
240. Rodriguez A, Gisbert E. Eye development and the role of vision during Siberian sturgeon early ontogeny. *J Appl Ichthyol*, 2002, 18: 280-285
241. Rodriguez, Gisbert. Morphogenesis of the eye of Siberian sturgeon. *J Fish Bio*, 2001, 59: 1427-1429
242. Ross R M, Watten B J. Importance of rearing-unit design and stocking density to the behaviour, growth and metabolism of lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Aqua Eng*, 1998, 19: 41-56
243. Sand A. The function of the ampullae of lorenzini with some observations on the effect of temperature on sensory rhythmus. *Proc Roy Soc London*, 1938, 125 (Abstract)
244. Saunders A J, Montgomery J. Field and laboratory studies of the feeding behaviour of the piper *Hyporhamphus* with reference to the role of the lateral line in feeding. *Proc R Soc Lond*, 1985, 224B: 209-221
245. Schellart N A M, Wubberls R J. The auditory and mechanosensory lateral line system. In: Evans D H ed., *The physiology of fishes*. CRC Press. 1998, 283-312
246. Sillman A J, M D Spanfeller, E R Loew. The photoreceptors and visual pigments in the retina of the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Can J Zool*, 1990, 68(7): 1544-1551
247. Simon T P. Ontogeny of the darter subgenus *Doration* with comments on intrasubgenetic relationships. *Copeia*, 1997, (1): 60-69
248. Stephan Peake. Substrate preference of juvenile hatchery-reared lake sturgeon. *Env Biol Fish*, 1999, 56: 367-374
249. Stone L S. The development of lateral line sense organs in amphibians observed in living and vital stained preparations. *J Comp Neurol*, 1993, 57: 507-540
250. Tapp R L. Axon number and distribution, myelin thickness and the reconstruction of the compound action potential in the optic nerve of the teleost: *eugerres plumieri*. *J*

- Comp Neurol*, 1973, 153: 267-274 (Abstract)
251. Tavalga W N, Wodinsky J. Auditory capacities in fishes: pure tone thresholds in nine species of marine teleosts. *Bull Am Mus Nat Hist*, 1963, 126: 177-240 (Abstract)
252. Trowell O A, Westgarth D R. A method for differential cell counting in certain organs. *Anat Rec*, 1959, 134(3): 463-471 (Abstract)
253. Vonder Emde G. Distance and shape: perception of the 3-dimensional world by weakly electric fish. *J Physiol Paris*, 2004, 1-6, 98 (1-3) : 67-80
254. Wahl C, Mills E. Ontogenetic changes in prey selection and visual acuity of the yellow perch, *Perca flavescens*. *Can J Fish Aqua Sci*, 1993, 50: 743-749
255. Wallace J C, Kolbeinshavn A G, Reinsnes T G. The effects of stocking density on early growth in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Aquaculture*, 1998, 73 (1-4): 101-110
256. Waltmann B. Electrical properties and fine structure of the ampullary canals of lorenzini. *Acta Physiol Scand Suppl*, 1966, 264 (Abstract)
257. Wardle C S. Fish reactions to towed fishing gears. In: Macdonald A, I G Priede ed., *Experimental biology at sea*. New York: Academic Press, 1983, 167-195
258. Wei Q W, Ke F E, Zhang J M. Biology, fisheries and conservation of sturgeons and paddlefish in China. *Env Bio of Fish*, 1997, 48: 241—255
259. Yin M C, Blaxter J H S. Temperature, salinity tolerance and buoyancy during early development and starvation of Clyde and North Sea herring, cod and flounder larvae. *J Exp Biol*, 1987, 107: 279-290
260. Zhu B, Zhou F, Cao H. Analysis of genetic variation in the Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*: estimating the contribution of artificially produced larvae in a wild population. *J Appl Ichthyol*, 2002, 18: 301-306
261. Zotterman L. The microphonic effect of teleost labyrinths and biological significance. *J Physiol*, 1943, 102: 313-318 (Abstract)

致 谢

本论文是在导师谢从新教授和危起伟研究员的悉心指导与热情关怀下完成的。五年的硕士、博士生涯中，两位导师严谨的治学态度、忘我的工作热情、诲人不倦的育人作风都使我受益匪浅！他们为我创造了一个良好的学习和科研环境，为我以后的科研工作提供了一个有力的发展平台。我不仅学到了很多知识，而且也领略到了科学研究的辛苦与无穷乐趣，也学到了很多做人的道理，所有这一切都将使我终生受益！在此，谨向他们表示最诚挚的谢意！

本论文的顺利完成还得到了许多老师和同学的帮助。感谢张桂蓉老师在学习、工作和生活上的热情关心。感谢 Harvald Rosenthal 博士在实验设计、论文修改中无私的热情帮助。感谢长江所陈细华老师、杨德国老师、朱永久老师、刘鉴毅老师在实验过程中的指导。感谢徐雪峰、刘鸿艳、李红敬、杜浩、唐国盘、刘宗晓、刘海平、郭宝英、孟丽霞、朱艳芳在实验中给予的帮助。本科生张燕、宋丽波、叶帅东参加了部分实验工作，一并表示感谢。还要感谢我的同窗好友谢群、章焰、刘海梅、王艳艳在学习和生活上对我的鼓励和支持，是他们给了我诚挚的友谊，伴我度过了美好的研究生时光。

感谢我的父母，他们用劳动和智慧给我创造了良好的生活条件，使我成长为能为国家做贡献的工作者。特别是他们不屈不挠的精神，让我受用一生！感谢爱人李罗新对我学业的支持、理解和关怀，给予了我无穷向上的力量。

感谢所有关心、支持、帮助我的人！

本研究课题得到了科技部国家社会公益研究专项（2004DIB3J099）的资助。

柴毅

2006年6月10日于华中农业大学

附 录

攻读博士学位期间发表的论文:

1. Chai yi, Xie Cong-xin, Wei Qi-wei, Chen Xi-hua, Liu Jian-yi. Development of retina during Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) early ontogeny. *Journal of Applied Ichthyology*, 2006, (4) in press. (SCI 收录)
2. 柴毅, 谢从新, 危起伟, 陈细华, 刘鉴毅. 中华鲟视网膜的早期发育及其行为机能研究. 水生生物学报 (已接收)
3. 柴毅, 谢从新, 危起伟. 鱼类行为学研究进展. 水利渔业, 2006, (3) (已发表)