

半滑舌鳎摄食机理及营养策略

马爱军 王新安 周洲

(农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071)

摘要 目前半滑舌鳎苗种培育技术方面已经取得重大突破,然而,由于半滑舌鳎在人工养殖条件下投喂困难,产业化养殖规模仍受到限制。为了解决半滑舌鳎的投喂摄食难题,本文对其捕食特征、摄食机理等进行了深入研究,并综合分析了半滑舌鳎摄食机理的最新研究成果。认为半滑舌鳎摄食机制具有两种模式:(1)对运动状态饵料,利用机械感觉定位(侧线),利用化学感觉识别(口咽腔味蕾);(2)对静止状态饵料,利用化学感觉定位(嗅觉),利用机械感觉识别(无眼侧乳头状突)。基于半滑舌鳎的摄食机理,作者认为,对半滑舌鳎营养策略问题,应从在饵料中添加诱食剂增强嗅觉刺激和强化侧线刺激两方面来进行研究。

关键词 半滑舌鳎 摄食机理 营养策略 感觉器官

中图分类号 S91;Q959.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7075(2009)04-0124-07

The feeding mechanism and nutritional strategy of the tongue sole *Cynoglossus semilaevis* Günther

MA Ai-jun WANG Xin-an ZHOU Zhou

(Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resource, Ministry of Agriculture,
Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071)

ABSTRACT *Cynoglossus semilaevis* Günther, a deep water flat fish species, is a popular marine species in aquaculture with high market value and a good taste. Although techniques of large-scale artificial breeding have made significant break-through in recent years, which resulted in a successful seedling breeding of *C. semilaevis*, *C. semilaevis* culture was not successful due to a difficulty in feeding with pelleted diets under industrial conditions. To solve the problems, study of the sensory mechanisms of the tongue sole in feeding is of special significance. The feeding mechanisms of *C. semilaevis* were reported in this paper according to the late research. The author suppose that *C. semilaevis* has two possible feeding modes. For motile prey, fish use mainly lateral line and gustation in the oropharyngeal cavity for the detection and recognition of prey, and for still prey, olfactory organ and papillae on the abocular side of the head for the detection and recognition of prey. Based on these studies, the author confer that both stimulating the chemistry sense organ and stimulating the mechanism sense organ should

中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费专项资金、青岛市应用基础研究项目(09-1-3-10-jch)、青岛市自然科学基金项目(05-2-jc-59)和国家自然科学基金项目(30871913)共同资助

收稿日期:2008-06-20;修改日期:2008-12-25

作者简介:马爱军(1971-),女,研究员。主要从事海水鱼类增殖研究。E-mail: maaj@ysfri.ac.cn, Tel:0532-85835103

be considered to improve the feeding.

KEY WORDS *Cynoglossus semilaevis* Feeding mechanism Nutritional strategy
Sense organ

半滑舌鳎 *Cynoglossus semilaevis* 作为我国特有的一种大型名贵暖温性底层鱼类,早在 20 世纪 80 年代后期,我国就已对其进行研究(雷霖霖 2005)。杨东莱等(1983)对渤海湾半滑舌鳎和焦氏舌鳎的形态学进行了比较;姜言伟等(1988a,b,1993)对渤海半滑舌鳎的早期发育的形态特征、生殖习性进行了研究,并初步探索了半滑舌鳎的人工育苗技术。2002 年,黄海水产研究所承担了“半滑舌鳎生殖调控及人工繁育技术的研究”项目,在苗种培育技术方面取得新突破。然而,由于半滑舌鳎的摄食习性非常特殊,对颗粒饲料采取底匍摄食,明显不同于鲆鲽类养殖品种牙鲆和大菱鲆等采取投喂后主动从池底跃起摄食的习性(马爱军等 2005)。这一特殊的摄食行为,使人工养殖条件下的投喂非常困难,摄食差、死亡率高并表现出生长缓慢现象,这已成为半滑舌鳎推广养殖的瓶颈。为了解决半滑舌鳎的摄食难题,本课题组对“半滑舌鳎的摄食反应机制”进行了研究,尽管摄食行为学试验在实验室内完成,不能完全反应半滑舌鳎真实的自然栖息环境,课题组仍然得到了非常重要的试验结果。本文综合分析了半滑舌鳎的摄食行为和主要感觉器官(例如:视觉、化学感觉和机械感觉等)的生理学的最新研究成果,以期全面探讨半滑舌鳎的摄食机理和促进摄食方法。

1 半滑舌鳎的捕食特征

半滑舌鳎栖息于泥沙质海底,食性广,喜食活饵,作为“夜间鱼”家族中的一员,习惯夜间摄食(马爱军等 2005;Ma *et al.* 2006),在自然海区中主要以底栖虾类、蟹类和小型贝类及沙蚕类等为食(窦硕增等 1992)。半滑舌鳎的摄食方式为典型主动咬食攻击型,肉食性鱼类摄食特点非常突出。在人工养殖条件下,即使对颗粒料,仍采取底匍咬食攻击,主动咬食动作极其显著;在自然海域,对活饵料沙蚕、虾和蟹等底栖无脊椎动物,一般情况下,半滑舌鳎采取底匍咬食的方式摄食;当活饵料位于半滑舌鳎头部上方时,可主动跃起摄食。实验室观察还发现,半滑舌鳎在摄食沙蚕时,一般是咬住沙蚕,猛地甩头,把沙蚕抛到无眼的有眼侧口裂间夹住,用有眼的无眼侧咀嚼。通过夜视仪观察半滑舌鳎在完全黑暗条件下的捕食行为发现,其捕食特征与有光照条件下完全相同。半滑舌鳎具有侧扁的体形,有眼侧体色与海底泥沙颜色极其相似,这即可以起到保护色的作用,避免被捕食,也非常有利于迷惑猎物,使一些猎物主动游到半滑舌鳎附近,从而有利于半滑舌鳎对其进行攻击。这可能是由于半滑舌鳎长期匍匐于泥沙中生活的结果(马爱军等 2007)。

2 半滑舌鳎的摄食机理

对于欧鳎 *Solea solea* 摄食机理的研究,尽管部分学者利用行为学实验发现“在摄食行为中,好像机械感觉(侧线系统)比化学感觉(嗅觉)具有更为重要的作用”,但欧洲鳎主要利用嗅觉进行摄食的观点,到目前仍然被大多数人所接受(Mackie *et al.* 1980;Appelbaum *et al.* 1983)。正因如此,与欧洲鳎生活习性极其相近的半滑舌鳎也主要利用嗅觉摄食,这种观点更容易被接受。事实上,在实验室条件下,对半滑舌鳎摄食机理的研究表明,半滑舌鳎主要依靠侧线摄食,嗅觉起辅助作用,视觉在捕食中的作用不大,口咽腔味蕾对饵料的最后识别具有重要作用(王新安等 2006;马爱军等 2007)。

2.1 视觉

半滑舌鳎仔、稚、幼鱼视网膜结构和视觉特性的研究发现(马爱军等 2007),视网膜内核层结构特殊,只有 1 层水平细胞,属感光系统不发达类型,双极细胞和无长突细胞共 4~5 层,但不可分辨;内核层细胞层数的减少,基本上没有分化的水平细胞、双极细胞和无长突细胞,说明半滑舌鳎视网膜的光敏感性不高。这种内核层 3 种细胞没有分化的存在形式在其他鱼类的相关研究中尚未见有报道。研究表明,光感受系统发达的中上层鱼类,其内核层发育成典型的 4 层水平细胞(梁旭方 1994),且水平细胞、双极细胞和无长突细胞的分化非常明显,通常情况下,内核层外侧的水平细胞和双极细胞较小,内侧的无长突细胞较大;一些光感受系统不发达的

底栖鱼类水平细胞最终只发育到1~2层,水平细胞、双极细胞和无长突细胞的分化仍然显著,如牙鲆。尽管半滑舌鳎和牙鲆同属于底栖鱼类,但二者早期发育阶段摄食节律的研究结果存在明显不同。半滑舌鳎的摄食高峰变态前出现在白天,营底栖生活后属夜间活动类型,白天基本不摄食(马爱军等 2005; Ma *et al.* 2006);而牙鲆仔、稚鱼和幼鱼的摄食节律,呈现白天摄食为主,清晨和黄昏双高峰的特征。显然,与半滑舌鳎比较,牙鲆视觉在捕食中具有更为重要的作用(林利民等 2006)。根据半滑舌鳎和牙鲆内核层的差异,并结合光感受系统发达的中上层鱼类内核层的结构,作者认为,层数少,且水平细胞、双极细胞和无长突细胞分化不明显的内核层是光敏感性较弱的类型。半滑舌鳎较小的眼睛和内核侧的特殊结构可能分别是视觉退化的外在和内在标志。研究还发现,半滑舌鳎仔鱼浮游生活阶段视敏度较高,视觉在捕食行为中应该具有重要意义;底栖生活后,视敏度和光敏感性都较差,视觉在捕食行为中不可能具有重要作用,这里仅是从理论上分析在发生捕食行为时,视觉在浮游阶段相对于底栖阶段更为重要,视觉在浮游阶段究竟是否在捕食行为中起作用以及作用的大小,尚缺乏行为学论证。半滑舌鳎头部无眼侧盾牌状皮肤感受器的发现(马爱军等 2007),使作者更倾向于认为,在浮游阶段,这种新型皮肤感觉器官可能在捕食行为中具有更为重要的意义。一个疑问被提出,既然视觉在捕食行为中没有作用,那么眼睛的作用是什么?作者根据对视觉完整和盲半滑舌鳎行为学实验观察,倾向于前苏联科学家 Дилер 研究鲟科鱼类摄食行为视觉作用的观点(Дилер 1949),认为半滑舌鳎视觉在摄食行为中的作用类似于鲟科鱼类,即“在摄取食物时,不是依靠视觉而是仰赖其他感觉器官的感受,但是视觉在周围环境物体中确定方位时起着很大作用”。

2.2 化学感觉

对半滑舌鳎化学感觉器官的研究集中于嗅觉和口咽腔味蕾。

2.2.1 嗅觉

鱼类嗅觉器官的特点,反映鱼类嗅觉在感觉器官中的作用大小。通常从嗅囊长径/眼球长径(孟庆闻等 1987)、嗅板的排列方式(Yamamoto 1982)、嗅板的数目(Wunder 1957)和嗅板表面感觉上皮和非感觉上皮的分布类型(Yamamoto 1982)等4个方面进行分析。半滑舌鳎嗅觉器官的研究发现(Ma *et al.* 2009),在其有眼侧和无眼侧,嗅囊长径与眼径的比值都大于1,认为半滑舌鳎应属嗅觉鱼类(孟庆闻等 1987)。半滑舌鳎嗅板的排列方式为H型(Yamamoto 1982),这种方式被认为能更有效地发挥嗅觉器官的感觉功能(Hara 1971)。半滑舌鳎有眼侧嗅板数平均91个,无眼侧嗅板数平均69个,与部分比目鱼嗅板数目(Livingston 1987)和部分养殖鱼类嗅觉器官的嗅小板总数(Hara *et al.* 1982;曾瑞等 2002)比较,其数目都属于较高的类型;显然,按照Wunder的观点,半滑舌鳎应属于嗅觉鱼类。Yamamoto(1982)等依感觉上皮和非感觉上皮在嗅板表面的分布情况而将嗅板表面感觉上皮分为4种类型:I型(感觉区连续分布)、II型(感觉区断续分布)、III型(感觉区网状分布)和IV型(感觉区斑状分布)。主要依靠嗅觉进行摄食等活动的鱼类,即嗅觉鱼类属于I或II型,主要依靠视觉进行活动的鱼类,即视觉鱼类属于III型或IV型。半滑舌鳎嗅囊前部嗅板和嗅囊后部嗅板表面结构显著不同,根据前部嗅板和后部嗅板表面感觉上皮和非感觉上皮的分布情况,仿照Yamamoto等(1982)的4种分布类型,作者把嗅囊前部和后部的嗅板分别定为I'和IV'型,认为I'型嗅板的嗅觉灵敏度稍次于I型而高于II型,IV'型嗅板的灵敏度次于IV型,即认为I'型是嗅觉灵敏度较高的类型,IV'型是嗅觉极不灵敏的类型。

综合半滑舌鳎嗅觉器官的特点,作者认为,半滑舌鳎属于嗅觉较为发达的类型,在摄食行为中应具有一定的作用,但并不认为在捕食行为中处于主导地位。研究表明,鱼类嗅觉存在两个截然不同的子系统,分别对繁殖(性外激素)和摄食(促摄食物质)进行控制(Hara *et al.* 1994)。因此,尽管认为嗅觉发达,但对半滑舌鳎摄食行为感觉作用的研究,仍坚持营养生理学和行为学的研究结果,即侧线具有重要作用,嗅觉起辅助作用(王新安等 2006;马爱军等 2007)。发达的嗅觉很可能对繁殖具有重要作用。

2.2.2 味觉

半滑舌鳎味蕾存在于口咽腔内部。皮肤表面没有发现这种化学感觉器官(王新安等 2008)。味蕾在口腔表面分布比较集中,主要存在于上颌前部吻钩内表面和骨质舌表面。根据味蕾的微绒毛及其味孔与周围上

皮高度的差异,一般将味蕾分为Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ型3类:Ⅰ型味蕾顶部显著高于表皮,Ⅱ型味蕾顶部仅略高于表皮,Ⅲ型味蕾顶部则与表皮在同一水平面上。Ⅰ型和Ⅱ型味蕾同时具有机械感觉和化学感觉的功能,Ⅲ型味蕾仅具有化学感觉功能(Reutter *et al.* 1974; Ezeasor *et al.* 1982)。吻沟内表面味蕾为典型的Ⅰ型味蕾,骨质舌表面分布Ⅱ型味蕾(王新安等 2008)。观察发现,无论是在全黑暗还是在自然光照环境下,感官完整的半滑舌鳎对适宜低频振动饵料或模拟饵料都能进行积极攻击,对其形状、颜色、味道、硬度甚至大小不能进行识别,当用铁边纱网(长:24 cm;宽:17 cm)轻轻靠近半滑舌鳎对其进行捕获时,有时会出现半滑舌鳎对纱网进行攻击的现象。进一步说明侧线在其摄食行为中的重要作用。在自然海域,半滑舌鳎虽然能够利用侧线对饵料准确定位进行捕食,但在对饵料的识别上却不能够具备白昼型视觉鱼类的高精确性,即使视觉和嗅觉共同作用,也不能对振动状态饵料正确识别。半滑舌鳎觅食场所环境复杂,很容易被一些水流推动的沙粒、腐烂的生物饵料等非适口性食物所蒙蔽,将其吞入口中,因此,半滑舌鳎口咽腔内同时对化学刺激和机械刺激敏感的Ⅰ、Ⅱ型味蕾对猎物进行最后识别是非常必要的,能够有效地避免误食适口性猎物以外的其他物体。

2.3 机械感觉

对半滑舌鳎机械感觉器官的研究集中于有眼侧侧线器官和头部无眼侧盾牌状皮肤感受器。

2.3.1 有眼侧侧线器官

半滑舌鳎有眼侧侧线管发达,表面分布较一般舌鳎科或鳎科鱼类更为复杂,主要由上侧线管、中侧线管、下侧线管、颞上支、前鳃盖支、鳃盖下颌支和叉支等7支组成,极少数有眼前支。对侧线管各分支剥离后用适当浓度的亚甲基蓝染色并在解剖镜下观察发现,侧线孔圆形,孔径与所在部位的侧线管径相同,孔上连有一胶质管,整个结构类似于侧向开口的漏斗,这种特殊的侧线孔结构尚未见有报道(马爱军等 2007)。作者推测,较大的开孔有利于提高管道内感觉器官(管道神经丘)对外界环境中刺激信号的敏感性;而与侧线孔相连的胶质管既可控制侧线管内水流的方向,保证管内水流的单向流动(从与侧线孔相连的胶质管的伸展方向发现,侧线管内水流的方向是从前向后,从右向左),同时又能阻止外界环境中的泥沙等微小颗粒进入侧线管内部,具有保护作用。半滑舌鳎不同部位侧线管管径存在显著差异,头部侧线管各分支及与其相连的附近的上、中、下支侧线管管径较大,而向尾部和吻部延伸部分的侧线管管径较小(马爱军等 2007)。扫描电镜观察发现,伸向吻部末梢的侧线管完全开放,管内没有发现存在神经丘,显然,吻部末梢的侧线管部不可能具有机械感觉功能。此外,上、中枝侧线管在头部的部分,中枝管径及其管上的侧线孔孔径均比上支管径及侧线孔大得多。弗罗洛夫(1958)对多种鱼类侧线形态进行研究,结果发现,“大多数硬骨鱼的侧线管上每两个侧线孔之间的距离几乎相等”。半滑舌鳎不同侧线分支两相邻侧线孔之间的距离存在差异,头部和躯干部相接部分的颞上支、鳃盖下颌支和前鳃盖支及与其相连的附近的上、中、下支两相邻侧线孔之间的距离较短,而向尾部和吻部延伸部分两相邻侧线孔之间的距离较长。这表明在口腔附近的侧线管管径及侧线孔孔径较其他部位大,侧线孔密度较其他部位高,这些变化能够显著提高口腔附近侧线管对外部机械刺激的敏感性。灵敏性高的侧线管在鱼类捕食行为中可能具有重要作用。梁旭方(1996)运用形态学和行为学实验方法研究了鳊鱼侧线管的形态结构和捕食行为反应特性。形态学研究发现头部侧线管管径、侧线孔孔径较其他部位管径大,结合行为学的研究结果,推测这类侧线管灵敏性高,并在摄食中起很大作用;而其他部位侧线管灵敏性低,一般仅能产生警戒行为。采用光镜和扫描电镜手段对半滑舌鳎有眼侧侧线管结构的研究(马爱军等 2007)与半滑舌鳎摄食行为感觉作用的研究(王新安等 2006)相结合同样证实了侧线器官的这一功能形态学特点。

2.3.2 无眼侧盾牌状皮肤感受器

“盾牌状皮肤感受器”是位于半滑舌鳎头部无眼侧皮肤表面一种尚未报道过的鱼类感觉器官,一般多个簇生在一起镶嵌在皮肤表面。这种感觉器官外部形态的典型特征表现为令人惊奇的四角星型盾牌状覆盖物被覆在乳头状突起的顶部,其中相对的两角钝圆,另相对两角尖锐(马爱军等 2007)。为了研究的需要,将其命名为“盾牌状皮肤感受器”。这种感觉器官的感觉生理功能尚未定论,将其归为机械感受器,仅仅是根据外部形态的一种推测。

鱼类皮肤表面的丘状感受器通常包括游离神经丘、陷器官和皮肤表面味蕾。半滑舌鳎皮肤表面的盾牌状

感受器,与部分鱼类的游离神经丘较为相近,表面形态突出变现在顶部都被覆有一盾牌状结构(半滑舌鳎的盾牌状感受器与其他鱼类游离神经丘表面的盾牌状结构差异显著)(Appelbaum *et al.* 1983; Livingston 1987; Marshall 1996),内部结构都有周边套细胞和中央感觉细胞。然而这种感觉器官又与游离神经丘存在显著的差异,尽管游离神经丘的外部形态具有种的特有模式(Peach 2000),但它们仍然具有一些共同的特征。游离神经丘的顶部存在裸露的动纤毛和静纤毛或顶器(Appelbaum *et al.* 1983; Livingston 1987; Marshall 1996),而这种感觉器官在其对应部位则未见动纤毛和静纤毛,这就意味着盾牌状感受器无法像游离神经丘那样行使功能性;盾牌状感受器在钝圆两角的内部存在两柄,游离神经丘的内部结构则未见有柄的报道。此外,游离神经丘作为侧线系统的一种存在形式,无论是单独还是成簇存在,在体表均按一定的路线排列,而半滑舌鳎的乳头状结构则无规则排列在皮肤表面(Roper 1981; Marshall 1996),即不以“线形”排列,显然,这种盾牌状感受器不属于侧线系统。盾牌状感受器不以“线形”排列的存在形式同时表明,即使盾牌状感受器表面存在动纤毛和静纤毛(扫描电镜下是否在样品处理过程中或其他未知因素导致纤毛脱落,作者尚不确定),也不应属于传统意义上的游离神经丘。在对不同批次样品进行扫描电镜观察时还发现,有的样品表面的盾牌状感受器存在收缩现象,相对尖锐两角收缩幅度较大,两角完全缩入器官内部,相对钝圆的两角收缩幅度稍小。这种收缩现象无论是器官本身所具有的功能还是样品处理所致,都反应出这种感觉器官的收缩方向(正常收缩或非正常收缩)。根据多次扫描电镜观察,作者认为这是盾牌状感受器本身所具有的一种收缩功能。根据半滑舌鳎盾牌状乳头突的外部形态和内部结构及其所具有的收缩功能,并结合其生态习性推测,这种乳头状突可能是半滑舌鳎特有的一种触觉器官(机械感觉),覆盖在表面的四角星形盾牌状结构为触觉板。半滑舌鳎在海底泥沙中静俯或穿行时,通过触觉板接触蟹、贝和沙蚕等运动缓慢的饵料,引起收缩,并与内部的柄相碰触,将外部信息传到器官内部,从而完成对饵料的识别。前鼻孔附近分布密度极高的乳头状突起表明了化学感觉和机械感觉在摄食行为中功能统一性。不可否认,侧线器官在半滑舌鳎捕食活饵料时具有重要作用,尤其在实验室条件下,特殊的生活环境使得侧线的作用尤为突出(王新安等 2006),然而,在自然海域中,这种发达的盾牌状感觉器官在半滑舌鳎的捕食行为中可能同样具有重要的作用。在实验室条件下,通过特定感官消除或抑制方法对半滑舌鳎摄食行为反应机制进行研究(马爱军等 2007)。发现在视觉、嗅觉和侧线同时被去除或抑制时,半滑舌鳎仍然具有部分摄食能力,说明半滑舌鳎除了上述3种感觉以外,还有其他感觉在捕食活动中起作用。这种未知的感觉器官很可能就是盾牌状感受器。目前,盾牌状感受器具有触觉功能仅仅是一种推测,至于这种皮肤感受器感觉功能的具体界定,需要用行为学、电生理学和免疫组织化学(介导机械感觉或化学感觉的瞬时受体电位通道蛋白-TRP家族的定性研究)方法对其进行详细的研究,综合判断这种特殊感觉器官的感觉生理功能。

半滑舌鳎口腔内包含两类牙齿,无眼侧两颌存在犬齿状齿,骨质舌上表面镶嵌着臼状齿(王新安等 2008)。具有犬齿状齿的鱼类通常以鱼类和其他水生生物为主要食物,具有臼状齿的鱼类则以螺、蚌及其他坚硬的食料为主,借臼状齿轧碎(孟庆文等 1987)。半滑舌鳎的食性研究表明,存在上述两类饵料(窦硕增等 1992)。半滑舌鳎口腔内牙齿及食性的特点,结合摄食行为学和视觉、化学感觉器官和机械感觉器官组织学的研究结果,推测半滑舌鳎的摄食机制很可能存在两种模式:当饵料处于运动状态时,利用机械感觉定位(侧线),利用化学感觉识别(味蕾),通过犬齿状齿捕食饵料;当饵料处于静止状态时,侧线的作用受到抑制,此时,利用化学感觉定位(嗅觉),利用机械感觉识别(盾牌状皮肤感受器),通过臼状齿捕食饵料。当然,前一种模式是毋庸置疑的,后一种模式则需要进一步验证。

3 半滑舌鳎的营养策略

鱼类营养策略应从营养需求和促进摄食方法两个方面考虑。本文对营养策略的探讨主要是结合摄食机理讨论如何促进半滑舌鳎摄食。研究表明,在自然海域,半滑舌鳎主要依靠对运动刺激敏感的侧线感觉捕食虾、蟹等底栖活饵,嗅觉只是具有一定的辅助作用,视觉对捕食行为没有作用(窦硕增等 1992;马爱军等 2007)。在实际养殖过程中,一般养殖鱼类在摄食颗粒料时起很大作用的是视觉和化学感觉,因而半滑舌鳎对颗粒料的摄食较差。基于半滑舌鳎的摄食机理,对半滑舌鳎营养策略问题的研究,应从在饵料中添加幼食剂增强嗅觉刺

激和强化侧线刺激两方面来考虑。对于欧鳎的摄食机理,国外早期文献基本坚持利用嗅觉摄食的观点,进行了大量的相关研究(Appelbaum *et al.* 1983)。近年来,部分学者通过行为学实验证实侧线在摄食行为中同样具有重要的作用(Batty *et al.* 1995),Appelbaum等(1983)甚至认为“好像机械感觉-侧线比化学感觉-嗅觉在摄食行为中具有更为重要的作用”,并建议通过强化对侧线刺激达到促进摄食的目的。然而,尽管侧线在摄食行为居于主导地位,但对实际应用却存在很大的技术障碍。通过在饵料中添加幼食剂增强嗅觉刺激达到促进摄食的目的仍然是较为实际的方法。Mackie(1980)对欧鳎的摄食行为研究发现,甜菜碱对体重达到50g的欧鳎具有极强的诱食作用,很小的鱼(约2.5g)需要甜菜碱和一种氨基酸的混合物。Mackie(1980)认为,甜菜碱之所以对欧鳎有极强的诱食作用,一个可能的原因是欧鳎在夜间摄食,它的天然食物主要由多毛目环节动物、软体动物和甲壳动物等底栖动物组成,这些饵料的组织中甜菜碱的含量相对较高(Konosu *et al.* 1975)。因此,欧鳎的化学感觉细胞对甜菜碱有很高的化学特异性。同半滑舌鳎一样,欧鳎对颗粒料也存在着摄食难题(Bromley 1977),Mackie认为这是由于颗粒料的主要成分是由不含高含量甜菜碱的硬骨鱼的废料组成(软骨鱼的组织中甜菜碱的含量较高),这可能是人工养殖的欧鳎不太愿意摄食颗粒料的原因。半滑舌鳎和欧鳎的生活习性和食性非常相类(Mackie 1980; 窦硕增等 1992; Ma 2006),同时,行为学研究发现,半滑舌鳎对甜菜碱的反应较其他试验用的氨基酸敏感(王新安等 2006),基于上述两方面的考虑,在半滑舌鳎的不同生长阶段,特别是在仔鱼期和变态后阶段,以甜菜碱加一种氨基酸或单独的甜菜碱作为诱食剂是值得研究的重要方向。

如果盾牌状皮肤感受器确证为触觉器官,无论它的感觉生理功能是机械感觉还是化学感觉,或者同时具有机械感觉和化学感觉,对于促进摄食颗粒料都具有重要意义,这就需要研究对盾牌状皮肤感受器适宜的食物味道或硬度。

参 考 文 献

- 马爱军,王新安,庄志猛,柳学周. 2007. 半滑舌鳎与摄食行为相关的特定感觉器官研究. 海洋与湖沼, 38(3): 240~245
- 马爱军,王新安,庄志猛,张秀梅,张立敬. 2007. 半滑舌鳎仔、稚鱼视网膜结构与视觉特性. 动物学报, 53(2): 354~363
- 马爱军,王新安,庄志猛. 2007. 半滑舌鳎侧线器官和无眼侧皮肤表面的特殊结构. 动物学报, 53(6): 1113~1120
- 马爱军,柳学周,徐永江,梁友,庄志猛,翟介明,李波. 2005. 半滑舌鳎早期发育阶段的摄食特性及生长研究. 海洋与湖沼, 36(2): 130~137
- 王新安,马爱军. 2008. 半滑舌鳎口腔味觉器官的形态、分布与功能之间的关系. 水产学报, 32(1): 32~38
- 王新安,马爱军,庄志猛,于宏,张秀梅,翟介明. 2006. 半滑舌鳎摄食行为感觉作用的研究. 海洋与湖沼, 37(6): 555~560
- 孟庆闻,苏锦祥,李婉瑞. 1987. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社, 327~334
- 孟庆闻,缪学祖,俞泰济. 1987. 鱼类学(形态·分类). 上海: 上海科学技术出版社, 76
- 杨东莱,吴光宗,庞鸿艳. 1983. 渤海半滑舌鳎及焦氏舌鳎的鱼卵和仔稚鱼的形态. 海洋科学, 2: 29~32
- 林利民,李益云,万瑞景,庄志猛. 2006. 牙鲆早期发育阶段的摄食节律. 水产学报, 30(3): 329~334
- 姜言伟,万瑞景. 1988a. 渤海半滑舌鳎生殖习性及其产卵生态的研究. 海洋水产研究, 9: 151~171
- 姜言伟,万瑞景. 1988b. 渤海半滑舌鳎早期形态及发育特征的研究. 海洋水产研究, 9: 185~192
- 姜言伟,万瑞景,陈瑞盛,刘英林,陈光武,张守本,范丁德,房慧. 1993. 渤海半滑舌鳎人工育苗工艺技术的研究. 海洋水产研究, 14: 25~33
- 梁旭方. 1994. 鳊鱼视觉特性及其对捕食习性适应的研究 II. 视网膜结构特性. 水生生物学报, 18(4): 376~377
- 梁旭方. 1996. 鳊侧线管结构和行为反应特性及其对捕食习性的适应. 海洋与湖沼, 27(5): 457~463
- 曾瑞,杨春贵. 2002. 水产动物的摄食化学感受器及水产诱食剂的开发应用. 中国饲料, 23: 15~17
- 窦硕增,杨纪明. 1992. 渤海南部半滑舌鳎的食性及摄食的季节变化. 生态学报, 12: 368~376
- 雷霖霖编著. 2005. 海水鱼类养殖理论与技术. 北京: 中国农业出版社, 647~665
- 弗罗洛夫. Ю. И. 1958. 鱼在不同生态条件下的行动与其感觉器官机能的关系. 见: E. H. 巴浦洛夫斯基主编(张亢西译,詹之吉校,1965). 鱼类生理学会议论文集. 北京: 科学出版社, 8~13
- Appelbaum, S., and Schemmel, C. H. 1983. Dermal sense organs and their significance in the feeding behavior of the common sole *Solea vulgaris*. Marine Ecology-Progress Series, 13: 29~36
- Batty, R. S., and Hoyt, R. D. 1995. The role of sense organs in the feeding behavior of juvenile sole and plaice. Journal of Fish Biology, 47: 931~939
- Bromley, P. J. 1977. Methods of weaning juvenile hatchery reared sole (*Solea solea* L.) from live food to prepared diets. Aquaculture, 12: 337~

347

- Ezeasor, D. N. 1982. Distribution and ultructure of taste buds in the oropharyneal cavity of the rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. J. Fish Biology, 20: 53~68
- Hara, T. J. 1994. The diversity of chemical stimulation in fish olfaction and gustation. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 4: 1~35
- Hara, J. T. 1971. Chemoreception. In: Fish Physiology. Hoar, W. S., Randall, D. J. eds. New York: Academic Press, 5: 79~120
- Hara, J. T. *et al.* 1982. Chemoreception in fishes, Elsevies. New York: Academic Press
- Konosu, S., and Hayashi, T. 1975. Determination of β -alanine betaine and glycine betaine in some marine invertebrates. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish, 41: 743~746
- Livingston, M. E. 1987. Morphological and sensory specializations of five New Zealand flatfish species, in relation to feeding behaviour. J. Fish Biol. 31: 775~795
- Ma, A. J., Liu, X. Z., and Xu, Y. J. 2006. Feeding rhythm and growth of the tongue sole, *Cynoglossus semilaevis* Günther, during its early life stages. Aquaculture Research, 37: 586~593
- Ma, A. J., and Wang, X. A. 2009. The functional morphology of the olfactory organ of the tongue sole, *Cynoglossus semilaevis*. (In preparation.)
- Mackie, A. M., Adron, J. W., and Grant, P. T. 1980. Chemical nature of feeding stimulants for the juvenile Dover sole, *Solea solea* (L). J. Fish Biol. 16: 701~708
- Marshall, N. J. 1996. The lateral line system of three deep-sea fish. J. Fish Biol. 49 (Suppl.) : 239~258
- Reutter, K., Breipohl, W., and Bijvank, G. J. 1974. Taste bud types in fishes II. Scanning electron microscopical investigations on *Xiphophorus helleri* Heckel (Poeciliidae, Cyprinodontiformes, Teleostei). Cell Tissue Res. 153: 151~165
- Roper, D. S. 1981. Superficial neuromasts of the flatfish *Peltorhamphus novaezeelandiae* (Günther). J. Fish Biol. 18: 753~758
- Wunder, W. 1957. Die sinnesorgane der fische. Allg. Fisch. -Ztg, 82: 1~24
- Yamamoto, M. 1982. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts. Ciemoreception in Fishes. Amsterdam: Elsevier, 39~60
- Дислер, Н. Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы себрюги. Тр. Ин-та морфол. Животных АН СССР, вып. 1