

# 褐菖鲉的视觉器官发育

许诺<sup>①</sup> 林少珍<sup>③</sup> 朱晓静<sup>①</sup> 刘梦迪<sup>①</sup> 齐闯<sup>①</sup> 徐善良<sup>②\*</sup>

① 宁波大学海洋学院 宁波 315211; ② 应用海洋生物技术教育部重点实验室 宁波 315211;

③ 浙江省海洋水产养殖研究所 温州 325000

**摘要:** 为研究褐菖鲉 (*Sebastiscus marmoratus*) 视觉器官发育与生态习性及摄食行为之间的关系, 用组织学方法对人工培育条件下的褐菖鲉仔、稚鱼的视觉器官发育特征进行了详细观察。结果表明, 褐菖鲉为卵胎生鱼类, 其视觉器官的分化速度较一般鱼类快, 从母体产出时, 仔鱼视网膜神经细胞层和原始晶状体已形成; 1日龄仔鱼的视网膜分化为6层, 晶状体出现纤维化, 直径约 72  $\mu\text{m}$ , 仔鱼开始具有一定趋光性; 2日龄仔鱼视网膜分化完成, 可见10层结构, 巩膜出现, 与仔鱼开口摄食相适应, 游泳能力增强; 5~7日龄晶状体直径达 99  $\mu\text{m}$ , 晶状囊形成; 17日龄, 仔鱼角膜结构分化完成, 脉络膜趋于完善; 37日龄稚鱼的视觉器官各部分已经发育完全。

**关键词:** 褐菖鲉; 视觉器官; 发育; 组织学

**中图分类号:** Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 05-742-10

## The Development of Visual Organ in *Sebastiscus marmoratus*

XU Nuo<sup>①</sup> LIN Shao-Zhen<sup>③</sup> ZHU Xiao-Jing<sup>①</sup> LIU Meng-Di<sup>①</sup> QI Chuang<sup>①</sup> XU Shan-Liang<sup>②\*</sup>

① School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211; ② The Key Laboratory of Applied Marine Biotechnology Ministry of Education, Ningbo University, Ningbo 315211; ③ Zhejiang Mariculture Research Institute, Wenzhou 325000, China

**Abstract:** To explore the relationship between the development of visual organ, ecological habits and the feeding behaviors of *Sebastiscus marmoratus*, histological methods were employed to study the developmental characteristics of visual organ in larvae and juvenile fish. The results showed that the differentiation rate of *S. marmoratus* was faster than that of other species. As an ovoviviparous fish, the retinal nerve cell layer and the original lens were already formed at birth. The 1-day-old larvae of *S. marmoratus* already had phototaxis. The retina of 1-day-old larvae differentiated into six layers, the lens became fibrosis, and the diameter was about 72  $\mu\text{m}$ . The retina differentiated into ten layers and the sclera appeared to adapt to its feeding behavior at 2-day-old. In this period, the swimming ability was enhanced. The crystalline capsule was formed during 5 - 7 days and its diameter of lens was about 99  $\mu\text{m}$ . Table 1 describes *S. marmoratus*' structural characteristics and development speed of the retina, and Fig. 1 shows the development characteristics of visual organ in *S. marmoratus* 1 - 5 days old larvae. On the 17th day, the

**基金项目** 浙江省“十三五”优势专业建设项目 (宁波大学水产养殖专业), 宁波市重大科技专项 (No. 2015C110003);

\* 通讯作者, E-mail: xushanliang@nbu.edu.cn;

**第一作者介绍** 许诺, 女, 本硕一体研究生; 研究方向: 鱼类繁殖生物学; E-mail: 15268469188@163.com;

收稿日期: 2018-03-24, 修回日期: 2018-07-03 DOI: 10.13859/j.cjz.201805009

corneal structure was differentiated and the choroid was fully developed. Until 37 days, the vision organ was completely developed in the juveniles. Fig. 2 shows microscope observation of the development characteristics of visual organ in *S. marmoratus* 5 - 26 days old larvae and young fish, and Table 2 reflects the relationship between the retinal formation time and behavior development in different fishes.

**Key words:** *Sebastiscus marmoratus*; Visual organ; Development; Histology

探究鱼类早期发育中器官组织的发育对于了解鱼类生长发育规律及特点有着重要意义, 同时也为鱼类人工养殖技术的完善提供理论依据。视觉器官是鱼类观察周围事物, 捕捉目标、辅助逃避危险的重要器官, 它的发育关系到鱼类的趋光性, 以及平衡、游泳、摄食等行为的建立, 在鱼的生长发育过程中占据着举足轻重的地位。国内已对黑鲷 (*Sparus macrocephalus*) (单保党等 1995)、南方鲇 (*Silurus meridionalis*) (敖磊 2002)、中华鲟 (*Acipenser sinensis*) (柴毅 2006, 柴毅等 2009)、河川沙塘鳢 (*Odontobutis potamophila*) (胡先成等 2007)、半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*) (马爱军等 2007)、条石鲷 (*Oplegnathus fasciatus*) (何滔等 2012) 等鱼种视觉器官的早期发育组织学及其与摄食行为的关系进行了观察研究。国外有学者研究了伯氏朴丽鱼 (*Astatotilapia burtoni*) (Kröger 2001) 的晶状体发育对视觉的影响, 太平洋红大麻哈鱼 (*Oncorhynchus nerka*) (Flamarique 1996) 的视网膜发育等。

褐菖鲉 (*Sebastiscus marmoratus*) 属卵胎生鱼类, 作为一种岛礁性定居鱼类, 其生活习性及其行为发展与其视觉的发育特点具有密切联系。已有学者研究了褐菖鲉的生长发育及其对声光的反应等, 并对褐菖鲉的色觉和视网膜特性进行过观察 (郑微云等 1988, 王志铮等 2002, 邱成功等 2013, 侍炯 2014)。因此, 本文在褐菖鲉人工繁育的基础上, 详细观察了褐菖鲉视觉器官早期发育的组织学特点, 揭示褐菖鲉视觉发育与其摄食行为的关系, 以丰富鱼类视觉器官发育的资料, 并为褐菖鲉人工育苗中饵料的投喂及转换提供指导。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验材料来源

本研究所用的材料为从野生褐菖鲉卵巢中获取的胚胎和未产出仔鱼, 以及自然产出的健康活泼的初产仔鱼, 仔稚鱼取自浙江省海洋水产养殖研究所洞头基地的褐菖鲉鱼苗培育池。培育池面积 22 m<sup>2</sup>, 水温 18 ~ 21 °C, 盐度 28 ~ 30, 溶解氧 6 ~ 8 mg/L。根据不同日龄分别投喂轮虫、卤虫、桡足类、糠虾等。每天吸污换水一次。

### 1.2 取样及固定

母体内胚胎及仔鱼根据发育进程用取卵工具连续获取, 在显微镜下观察。仔鱼产出后, 每天取样一次, 10 d 后每 2 d 取样一次。每次取 20 尾, 持续至 50 日龄。所取样品用 Bouin's 液固定 24 h, 70% 的酒精保存。

### 1.3 组织切片与观察

将固定的样品常规石蜡包埋, 连续切片, 切片厚度为 6 μm。H.E 染色, 而后用中性树脂胶封片。待玻片干后, 在 Olympus 显微镜下初步观察, 针对不同观察结果, 拍摄具有代表性结构的照片。然后利用目微尺比例在电脑上用测量软件计算晶体直径、视网膜厚度。

## 2 结 果

### 2.1 胚胎期视觉器官发育观察

受精后, 30 h 眼基出现期, 在前脑两侧出现一肾型的突起, 为眼的原基; 37 h 至眼囊期, 眼囊呈长椭圆形; 46 h 至尾芽期, 眼囊由长椭圆形逐渐变圆形; 57 h 晶体出现期, 当胚体包裹卵黄囊的 2/3 时, 胚体上的眼囊发育成视杯, 视杯近圆形。出膜时, 在视杯中出现透明晶体,

切片中染色为淡紫红色, 此时嗅囊和听囊也相继出现 (图 1a)。

## 2.2 仔、稚鱼的视觉器官发育

1 日龄的褐菖鲉仔鱼受卵黄囊浮力作用多数在水表层游动, 已具有一定的趋光性。眼球的外侧出现了眼调节肌, 黑色素颗粒在视网膜的最外侧出现并形成色素层, 神经细胞增生, 形成神经节细胞层。视网膜已经分化为 6 层, 分别为色素层、外核层、外网状层、内核层、内网状层和神经节细胞层, 视网膜厚度约为 67  $\mu\text{m}$  (图 1b)。色素上皮层包裹着一层间质细胞, 为原始的脉络膜。虹膜出现锥形, 脉络膜向角膜与晶状体之间延长, 形成黑色环形虹膜, 有单一的色素层。内核层较内网状层厚 11  $\mu\text{m}$ 。从切片看, 晶状体出现纤维化, 晶状体纤维形成年轮状的同心圆, 外密内疏, 染色为中间红, 四周浅紫色, 直径约 72  $\mu\text{m}$ 。角膜和巩膜明显, 但结构简单, 角膜分化出扁平上皮层 (图 1b, c)。

2 日龄褐菖鲉眼球在显微镜下出现淡蓝色, 视网膜上的黑色素增加, 内外核层和内外网状层的厚度增厚, 视锥细胞和视杆细胞数量增加。同时, 视网膜上的 10 层结构也已经基本发育完成, 从外向内分别为色素层、视神经层、外界膜、外核层、外网状层、内核层、内网状层、神经节细胞层、神经纤维层和内界膜。内界膜作为视网膜接近玻璃体的一层, 将视网膜的其他层面与玻璃体分开。软骨和结缔组织形成了巩膜, 与角膜将整个眼球包围, 角膜内皮细胞向虹膜延伸形成虹膜内皮层, 晶状体外层有一层细胞, 表面附着一层透明而有弹性的被膜。晶状体的中间依然为纤维状, 晶状体纤维大多失去细胞结构。色素层的色素颗粒扩散到了视锥细胞和视杆细胞之间 (图 1d)。2~3 日龄仔鱼的游动能力已明显增强, 出现平游和垂直游动的姿势, 有弱趋光性。视网膜各层具体结构描述见表 1。

4 日龄, 眼球稍微向外突出。视网膜内界膜出现毛细血管, 可为视网膜内层组织提供必要的营养, 虹膜外层出现两层纤维层, 分别为

虹膜基质层和前缘层 (图 1e)。4 日龄仔鱼大部分均在水的上层活动, 且喜欢聚集在池角, 反应灵敏。

5~7 日龄, 视杆细胞和视锥细胞更为完善。晶状体直径达 99  $\mu\text{m}$ , 其外层透明晶膜形成晶状囊, 内侧上皮细胞呈扁平状晶膜上皮; 内层晶状体纤维被晶膜上皮包被, 此时已完全失去细胞结构, 视网膜各层厚度增加 (图 1f, 图 2a)。此时, 仔鱼已经能在水中迅速游动, 主要在水的中层游动, 在池边池角仍有集群现象出现。

15 日龄, 角膜扁平上皮变成了复层扁平上皮, 之后复层上皮与内皮层间出现无细胞结构的薄膜, 即前弹性膜。虹膜色素层开始形成柱状结构。

17 日龄, 褐菖鲉眼睛黑白分明, 视网膜厚度达到 92  $\mu\text{m}$ , 虹膜色素层柱状结构明显 (图 2b), 角膜的前弹性膜与内皮层间出现后弹性膜, 前弹性膜与后弹性膜之间出现角膜纤维层, 此时晶状体纤维层的 H.E 染色由红色变为黄色, 眼球背部的脉络膜趋于完善, 具有脉络外膜, 脉络腺和血管膜。眼球外层出现肌纤维, 使眼球转动更为灵敏。在虹膜基质层和色素层间形成后缘层 (图 2b, c)。此时, 仔鱼主动捕食能力明显增强。

26 日龄, 切片上可见铃状体, 眼球的调节功能得到加强, 虹膜进一步发育, 但发育未完全 (图 2d, e)。用肉眼观察也与初产仔鱼的眼睛有着显著区别 (图 1a, 图 2e)。

37 日龄, 褐菖鲉已进入稚鱼期, 眼睛清澈透明, 其眼睛的视网膜、虹膜、巩膜、脉络膜等结构均已发育完全, 视网膜厚度达 205  $\mu\text{m}$ , 晶状体直径为 205  $\mu\text{m}$  (图 2f)。

## 3 讨论

### 3.1 褐菖鲉眼睛的基本形态与特点

褐菖鲉的眼睛与其生活环境和习性相适应, 其眼球较为凸出, 由眼球壁和眼球内容物组成, 发育完善的眼球壁包括巩膜、脉络膜和

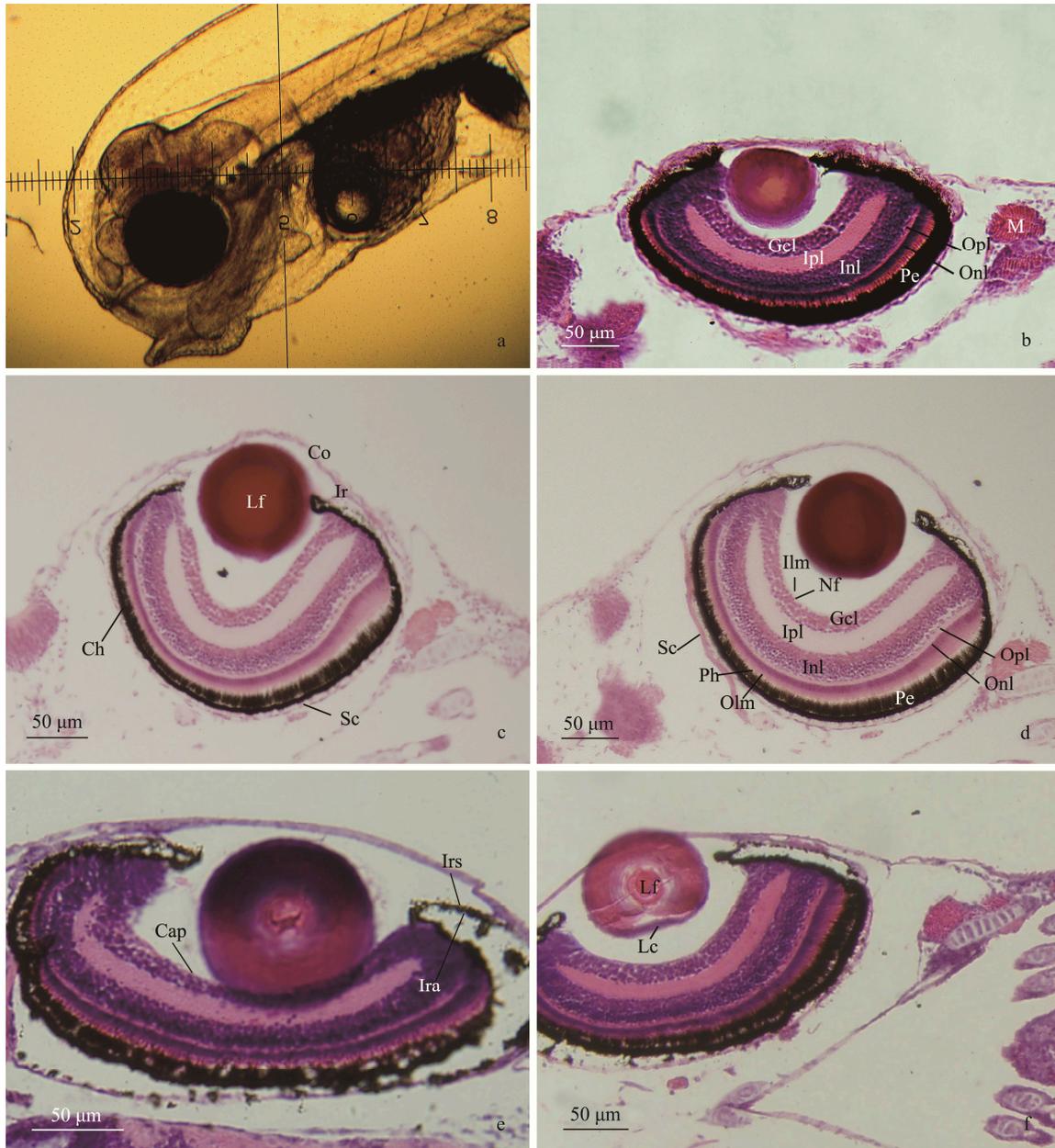


图 1 褐菖鲈 1~5 日龄仔鱼视觉器官发育的组织学特征

Fig. 1 The development characteristics of visual organ in *Sebastiscus marmoratus* 1 - 5 days old larvae

a. 初产仔鱼; b. 1 d 仔鱼; c. 1 d 仔鱼; d. 2 d 仔鱼; e. 4 d 仔鱼; f. 5 d 仔鱼。

a. Newborn larvae; b. 1 day old larvae; c. 1 day old larvae; d. 2 days old larvae; e. 4 days old larvae; f. 5 days old larvae.

Cap. 毛细血管; Ch. 脉络膜; Co. 角膜; Gcl. 神经节细胞层; Ilm. 内界膜; Inl. 内核层; Ipl. 内网状层; Ir. 虹膜; Ira. 虹膜基质层; Irs. 虹膜前缘层; Lc. 晶状体囊; Lf. 晶状纤维层; M. 眼调节肌; Nf. 神经纤维; Olm. 外界膜; Onl. 外核层; Opl. 外网状层; Pe. 色素层; Ph. 视神经层; Sc. 巩膜。

Cap. Capillary; Ch. Choroid; Co. Cornea; Gcl. Ganglion cell layer; Ilm. Inner limiting membrane; Inl. Inner nuclear layer; Ipl. Inner plexiform layer; Ir. Iris; Ira. Iris anterior border layer; Irs. Iris stroma layer; Lc. Lens capsule; Lf. Lens fibre; M. Eye regulating muscle; Nf. Nerve fibers; Olm. Outside limiting membrane; Onl. Outer nuclear layer; Opl. Outer plexiform layer; Pe. Pigmented epithelium; Ph. Photoreceptor cell; Sc. Sclera.

表 1 褐菖鲈视网膜各层结构特点

Table 1 The retinal characteristics of each layer

视网膜分层 The layers of retina	结构特点 Structural features	发育时间 Development time
色素层 Pigment epithelium	位于视网膜最外层, 由单层短柱状色素上皮细胞所构成。其细胞中有一明显核仁, 黑色素颗粒由色素细胞分泌 The outermost layer of the retina, comprised of a single layer of short columnar pigment epithelial cells. There is an obvious nucleolus in pigment cells, and the melanin granules are secreted by them	1 d 出现, 17 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 17 days
视细胞层 Visual cell layer	又称光感受器间隔。由两种细胞组成, 分别为视杆细胞和视锥细胞 Also called photoreceptor space, made up of two kinds of cells, each of which are the rods and the cones	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
外界膜 External limiting membrane	视杆细胞内侧和其他细胞核之间的一层膜状结构 A membranous structure between the inside of the rod cells and other nuclei of the rods	2 d 出现并完善 Appears and develop completes on the second day
外核层 Outer nuclear layer	主要由视杆细胞和视锥细胞组成, 细胞核排列紧密 Mainly composed of rods and cones. The nuclei of its cells are closely aligned	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
外网状层 Outer plexiform layer	视杆细胞、视锥细胞的纤维末梢和内核层的神经细胞突触结合的层面 The layer that the fiber ends of rods and cones combined with the synapses of the cellular nerve in the inner nuclear layer	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
内核层 Inner nuclear layer	由水平细胞、双极细胞和无长突细胞组成, 两侧与视细胞和神经细胞相连 Made up of horizontal cells, bipolar cells and amacrine cells, both sides are connected to the visual and nerve cells	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
内网状层 Inner plexiform layer	是无长突细胞与水平细胞、双极细胞的突起及树突结合的部分 The part where amacrine cells combined with the dendrites and axons of horizontal cells and bipolar cells	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
神经节细胞层 Ganglion cell layer	由神经节细胞组成 Composed of ganglion cells	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
神经纤维层 Nerve fiber layer	由神经节细胞的轴突组成, 较为单薄 Composed of the axons of ganglion cells. It is relatively thin	1 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the first day Develop completes in 5 - 7 days
内界膜 Inner limiting membrane	一层无细胞结构的薄膜, 用来隔开玻璃体的视网膜外侧 A membrane without cell structure, used to separate the outer retina of the vitreous body	2 d 出现, 5~7 d 发育完善 Appears on the second day Develop completes in 5 - 7 days

视网膜等结构。眼球壁外层由角膜和巩膜组成, 主要用于保护眼内组织和维持眼球外形。角膜扁平而不太突出, 从而减少因生于头部两侧而受到摩擦所导致的机械损伤; 眼球壁中层由虹膜、睫状肌、脉络膜组成, 具有为眼球提供营养等功能。脉络膜主要由银膜、血管膜和色素膜三层结构组成; 眼球壁内层为视网膜, 为一层透明的薄膜状结构, 是形成视觉信息的重要功能处理站, 成熟褐菖鲈的视网膜拥有 10 层结构。而眼球内容物则包括水状液、晶状体和玻

璃体。眼球内容物和角膜共同构成了鱼眼的屈光系统。

### 3.2 鱼类视觉发育与摄食行为的关系

视网膜和晶状体在视觉成像中具有决定性作用, 在鱼类视觉发育过程中最早形成 (高小强等 2018), 而角膜、巩膜、脉络膜和虹膜的发育则相对较晚。视网膜主要控制神经冲动的传递, 是视觉器官中不可或缺的一部分。在硬骨鱼中, 存在着 8 层和 10 层两种结构的视网膜。真鲷 (*Pagrosomus major*) (刘晓春等 1994)、

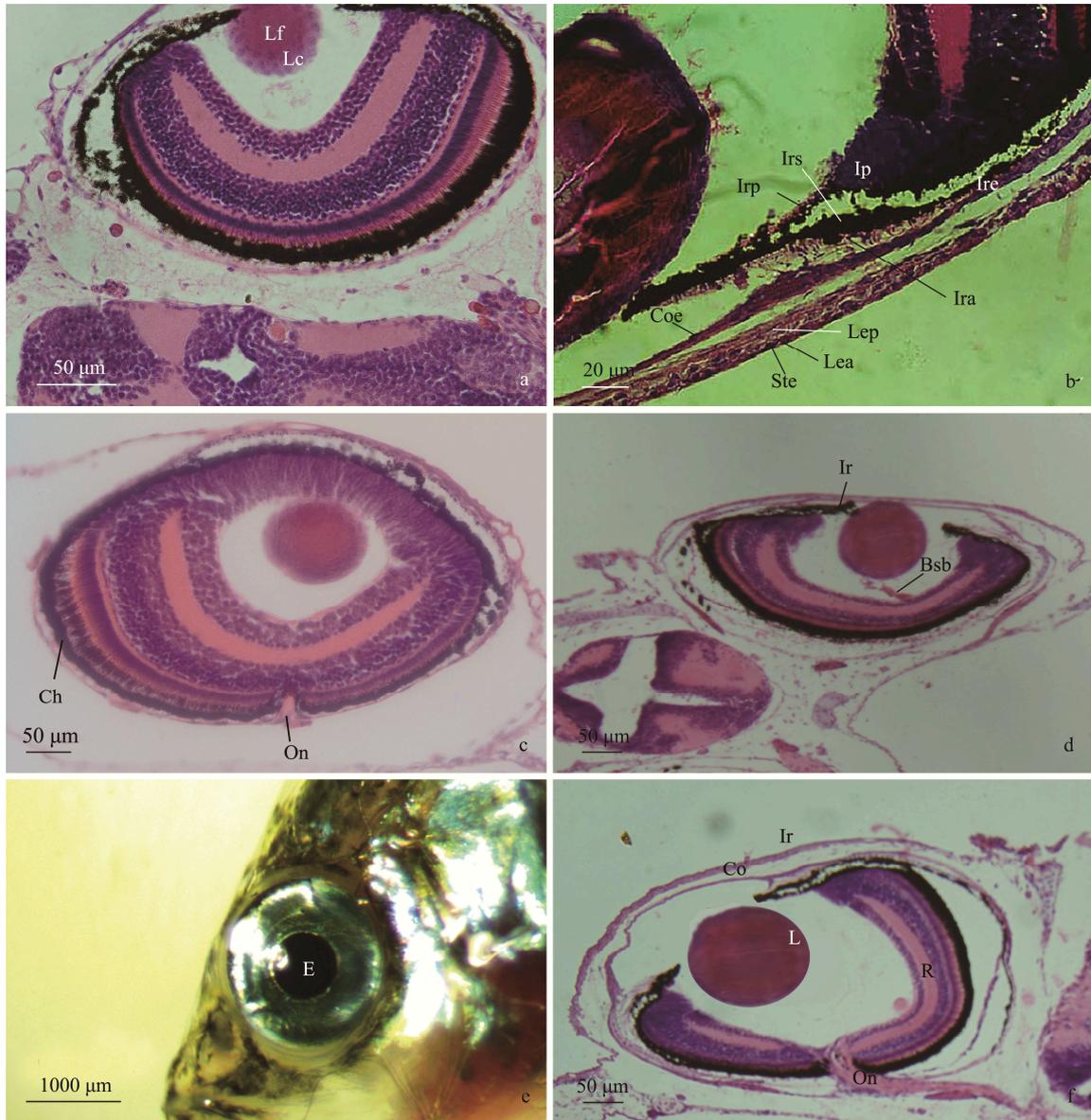


图2 褐菖鲈5~37日龄仔鱼及稚鱼视觉器官发育特征组织切片观察

Fig. 2 Microscope observation of the development characteristics of visual organ in *Sebastiscus marmoratus* 5 - 37 days old larvae and young fish

a. 5 d 仔鱼; b. 17 d 仔鱼; c. 17 d 仔鱼; d. 26 d 仔鱼; e. 26 d 仔鱼; f. 37 d 稚鱼。

a. 5 days old larvae; b. 17 days old larvae; c. 17 days old larvae; d. 26 days old larvae; e. 26 days old larvae; f. 37 days old juvenile fish.

Bsb. 铃状体; Ch. 脉络膜; Co. 角膜; Coe. 角膜内皮; E. 眼睛; Ip. 虹膜色素层; Ir. 虹膜; Ira. 虹膜基质层; Ire. 虹膜内皮层; Irs. 虹膜前缘层; Irs. 虹膜前缘层; L. 晶状体; Lc. 晶状体囊; Lea. 前弹性膜; Lep. 后弹性膜; Lf. 晶状纤维层; On. 视神经; R. 视网膜; Ste. 复层扁平上皮。

Bsb. Bell shaped body; Ch. Choroid; Co. Cornea; Coe. Corneal endothelium; E. Eyes; Ip. Iris pigment; Ir. Iris; Ira. Iris anterior border layer; Ire. Iris endothelium; Irs. Iris stroma layer; L. Lens; Lc. Lens capsule; Lea. Lamina elastic anterior; Lep. Lamina elastic porterior; Lf. Lens fibre; On. Optic nerve; R. Retina; Ste. Stratified squamous epithelium.

黑鲷、河川沙塘鳢、花鲈(*Lateolabrax japonicus*) (王小平等 1999) 等均是 10 层视网膜结构, 而施氏鲟(*Acipenser schrenckii*) 则为 8 层结构。本研究观察发现褐菖鲉具有 10 层的视网膜结构, 分别为色素层、光感受器间隔、外界膜、外核层、外网状层、内核层、内网状层、神经节细胞层、视神经及内界膜。

褐菖鲉在胚胎期便开始逐步形成晶状体, 视杯细胞也开始分层, 外层视网膜出现色素层, 内层形成神经视网膜。1 日龄的褐菖鲉视网膜已经分化, 形成 6 层视网膜结构, 分别为神经节细胞层、内核层、外核层、内网状层、外网状层和色素层。然而此时的视网膜尚不能清晰成像, 故仔鱼无法捕食, 仍依靠卵黄囊中的卵黄维持营养。2 日龄仔鱼的视网膜发育迅速, 10 层结构已经基本分化完全, 新增了视细胞层(光感受器间隔)、外界膜、视神经和内界膜。随着视网膜的发育趋于完善, 晶状体发育也进一步完善, 褐菖鲉开始表现出趋光性和集群性。与此同时, 仔鱼开始能辨识食物, 便有了最初的摄食行为, 但此时卵黄囊中的卵黄尚未吸收完毕, 营养由卵黄囊中的卵黄和外界捕食同时提供, 有利于仔鱼视觉捕食机制的建立, 提高仔鱼生存率(胡先成 1996)。许多研究表明, 鱼类视网膜发育成型的时间与鱼类摄食行为紧密相关。表 2 列出了部分鱼类视网膜发育速度与摄食行为建立之间的关系。

从表 2 可以看出, 视网膜的发育与鱼类的摄食行为、对光的感受能力, 以及生活习性都有着重要联系。如南方鲇到 18 日龄才形成视网膜 10 层结构(敖磊 2002), 中华鲟 9 日龄才具有 10 层结构(柴毅等 2009), 条石鲷 6 日龄视网膜的 10 层结构形成(何滔等 2012)。这些鱼类由于视网膜发育成型较晚, 导致其开口摄食时间也较晚, 皆在相应的视网膜成型后才真正开口摄食。而褐菖鲉、真鲷等则不同, 褐菖鲉自 2 日龄便开始摄食, 4 日龄的褐菖鲉具有较强的游泳能力及较强的趋光性。这是因为褐菖鲉是海洋中为数不多的卵胎生鱼类, 在娩出前

已在母体内得到了较充分的发育, 1 日龄仔鱼已具有 6 层视网膜结构, 2 日龄 10 层结构发育完成。由此可见, 褐菖鲉的摄食和生活习性与其视觉器官的较早发育密切相关。

视网膜是视觉形成的主要功能部位, Blaxter 和 Satnies (1970) 发现, 许多仔鱼首次摄食时其眼睛是纯视锥视网膜, 只有鳗鲡科和长尾鳕科物种是纯视杆视网膜(刘晓春等 1994), 纯视锥视网膜可能有利于仔鱼的首次摄食。从表 2 中我们也发现, 大部分海水鱼其视网膜 10 层结构发育完全的时间大概在 2~3 日龄, 陈剑明等(2018) 甚至发现海洋青鲈鱼(*Oryzias melastigma*) 出膜 1 d 时, 视网膜结构分化就基本完成, 这是因为海洋青鲈鱼的膜内发育时间比一般鱼类长, 需要 9~10 d 才孵出仔鱼。而淡水鱼的视网膜结构发育完全的时间则相对较晚, 均在 5 日龄后才发育完全。何滔等(2012) 在研究条石鲷一文中也提出淡水鱼的视网膜分化较海水鱼晚。通过对鱼类视网膜发育时间的了解, 也为鱼类苗种繁育中开口饵料的适时投放提供了理论依据。

### 3.3 褐菖鲉视觉功能的完善与捕食行为的发展

视觉是鱼类摄食的重要感觉之一, 也是鱼类最早建立的感觉, 在胚胎期视泡是出现最早的器官(张孝威等 1980)。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: 寻找和发现饵料, 辨认和选择饵料, 以及摄食时方向和姿态的调整。仔鱼视觉器官的迅速分化和发育对其生长发育至关重要, 不仅可以为早期仔鱼视觉成像系统的建立提供保证, 而且为仔鱼开口摄食提供了必备的视觉基础(高小强等 2018)。即便是在鱼类拥有嗅觉等其他感觉后, 视觉对于其摄食行为依然至关重要, 大多数鱼类只有在其摄食目标出现在其视野中时才会进行摄食(柴毅等 2009)。因此, 褐菖鲉视觉器官的迅速分化发育有益于其寻找、辨别和选择食物, 同时也能有效地帮助其调整摄食方向和姿态。柳琪等(2006) 认为视觉是黑鲷仔鱼开口摄食的第一感觉, 开口后随

表 2 不同生活习性鱼类视网膜成形时间与行为发展的关系  
Table 2 The relationship between retinal formation time and behavior development in different fishes

种类 Species	视网膜成形日龄 (d) The retina formation days old	胚胎发育水温 (°C) The water temperature of embryonic development	生活习性 Living habit	视网膜成形后摄食习性 The eating habits after retinal molding	文献来源 Literature resources
褐鳇 <i>Sebastiscus marmoratus</i>	2	15 ~ 18	岛礁性定居鱼类 Reef settled fish	开口摄食, 呈趋光性 Initial feeding, shows phototaxis	林丹军等 2002, 邱成功等 2013
真鲷 <i>Pagrosomus major</i>	3	20 ~ 24	暖水性中下层鱼类 Warm water mid- and bottom-layer fish	光照下开口摄食 Initial feeding in the light	刘晓春等 1994
牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>	3	14 ~ 16	冷温性底栖鱼类 Cold temperate bottom-dwelling fish	开口摄食 Initial feeding	Kawamura 1984, 田永胜等 2004
黑鲷 <i>Sparus macrocephalus</i>	3	26.5 ~ 27.8	温带沿岸杂食性底层鱼类 Temperate coastal omnivorous bottom-layer fish	开口摄食, 黑暗不摄食 Initial feeding, do not ingest in the dark	单保党等 1995, 楼宝等 2007
鳊鱼 <i>Simiperca chuatsi</i>	5	20 ~ 22	淡水底层鱼类 Freshwater bottom-layer fish	开口摄食, 具有趋光性 Initial feeding, has phototaxis	田文斐等 2012
条石鲷 <i>Oplegnathus fasciatus</i>	6	22.5 ~ 24.5	暖温性中下层鱼类 Warm water mid- and bottom-layer fish	出现趋光性和集群性 Shows phototaxis and gregariousness	柳学周等 2008
中华鲟 <i>Acipenser sinensis</i>	9	22 ~ 26	近海水域底栖鱼类 Inshore bottom-dwelling fish	开口摄食, 出现避光行为 Initial feeding, shows photopathy	柴毅等 2009
花鲈 <i>Lateolabrax japonicus</i>	10	16.3	海、咸淡水中下层鱼类 Salty and brackish water mid- and bottom-layer fish	开口摄食, 黑暗不摄食 Initial feeding, do not ingest in the dark	王小平等 1999
施氏鲟 <i>A. schrenski</i>	12	17 ~ 26	淡水定居鱼类 Freshwater settled fish	7 d 主动摄食, 出膜 1 d 呈现趋光性 Take the initiative to feeding in 7 d, shows phototaxis in 1 d	李大鹏等 2005
南方鲈 <i>Silurus meridionalis</i>	18	21	温水性淡水底层鱼类 Warm-freshwater bottom-layer fish	开口摄食, 摄食效率提高 Initial feeding, feeding efficiency increased	敖磊 2002

视觉器官的完善,摄食能力逐渐增强,摄食成功率也明显提高,并认为化学感觉的嗅觉和味觉对摄食的作用则是作为对黑暗条件下视觉摄食的补充。单保党等(1995)在研究黑鲷视觉发育与摄食的关系时指出,黑鲷眼睛的发育早于其他感觉器官的发育,视觉的出现为仔鱼开口打下了可靠的感觉基础,刚开口的仔鱼是靠视觉来摄食的,因为此时其他感觉尚没形成。同样,褐菖鲉的视觉器官发育最早,视觉作为褐菖鲉开口摄食建立的第一感觉,在其他器官尚未发育完全时,2日龄的褐菖鲉已经开始摄食,17日龄便可快速主动出击捕食,很显然褐菖鲉的摄食习性与视觉提前发育有着密不可分的关系。

研究发现,视网膜运动反应是伴随着视杆细胞的产生而产生的,它有利于在强光时保护视杆细胞,在弱光时提高视杆细胞的感光能力(单保党等 1995)。一般鱼类的视杆细胞发育形成较晚,在视网膜发育至6层以上时才真正出现视杆细胞,才有了初期的视网膜运动反应。故初孵的褐菖鲉仔鱼为6层视网膜结构,尚未分化成型,不能行使视网膜运动功能。2日龄的褐菖鲉视网膜就已经分化完毕,故2日龄仔鱼开始摄食,刚开口的仔鱼其视网膜仅具视锥,在10 lx光照下仔鱼不摄食,适当提高光照强度褐菖鲉便开始摄食,这表明视锥细胞对弱光反应较差,但同时也与褐菖鲉自身昼出夜伏的节律性有关。因此在褐菖鲉苗种生产实践中可采用夜间点灯诱食的方法来提高仔鱼的摄食率(邱成功等 2013)。在声光对褐菖鲉行为影响的研究中也发现,在50 lx光照下,褐菖鲉表现出趋光性,然后随着光照强度的增强逐渐呈现负趋光性(侍炯 2014)。在对褐菖鲉视网膜感受系统和色觉的研究中发现褐菖鲉视网膜不是单一感受系统,具有辨色能力(郑微云等 1988, 1990)。这些研究表明,褐菖鲉不仅视网膜成型较早,且具有敏感的光强感受能力,趋弱光,避强光。视觉的发育对其捕食、躲避危险等行为的发生均起着重要作用。

因此,探究褐菖鲉视觉器官发育过程,不仅可以了解褐菖鲉在发育早期不同阶段的视觉特性,而且可以通过对其视觉能力的了解,在不同的发育阶段投喂适宜的饵料(邱成功等 2013),既保证仔鱼较高的捕食成功率,又保证其营养的获得,从而提高仔鱼的存活率。

## 参 考 文 献

- Blaxter J H, Staines M. 1970. Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50(2): 449–460.
- Flamarique N, Hawryshyn C W. 1996. Retinal development and visual sensitivity of young Pacific sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of Experimental Biology*, 199(4): 869–882.
- Kawamura G, Tsuda R, Kumai H, et al. 1984. The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitat. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50(12): 1975–1980.
- Kröger R H. 2001. The development of the crystalline lens is sensitive to visual input in the African cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *Vision Research*, 41(5): 549–559.
- 敖磊. 2002. 南方鲈嗅觉和视觉器官结构及发育的研究. 重庆: 西南师范大学硕士学位论文.
- 柴毅. 2006. 中华鲟感觉器官的早期发育及其行为机能研究. 湖北: 华中农业大学博士学位论文.
- 柴毅, 谢从新. 2009. 中华鲟眼球的早期发育. *水生生态学杂志*, 2(6): 124–126.
- 陈剑明, 刘肖岑, 徐永健. 2018. 模式生物海洋青鳞鱼的视觉结构与功能发育. *中国实验动物学报*, 26(2): 150–157.
- 高小强, 黄滨, 关长涛, 等. 2018. 鱼类器官的早期发生发育研究. *水产研究*, 5(2): 51–63.
- 何滔, 肖志忠, 刘清华, 等. 2012. 条石鲷视觉器官早期发育的组织学观察. *海洋科学*, 36(3): 49–53.
- 胡先成. 1996. 河川沙塘鳢仔、稚、幼鱼的发育阶段及生长的研究. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, 13(2): 10–15.
- 胡先成, 赵云龙. 2007. 河川沙塘鳢视觉器官的发育及其与摄食的关系. *动物学杂志*, 42(5): 41–48.
- 李大鹏, 庄平, 严安生, 等. 2005. 施氏鲟幼鱼摄食和生长的最适

- 水温. 中国水产科学, 12(3): 294-299.
- 李大勇, 何大仁, 刘晓春. 1994. 光照对真鲷仔、稚、幼鱼摄食的影响. 台湾海峡, 13(1): 26-31.
- 林丹军, 尤永隆. 2002. 卵胎生硬骨鱼褐菖鲈胚胎及仔鱼的发育. 应用海洋学学报, 21(1): 45-52.
- 刘晓春, 何大仁, 李大勇. 1994. 真鲷视网膜和视网膜运动反应的发育. 厦门大学学报: 自然科学版, 33(6): 857-862.
- 柳琪, 区又君. 2006. 鱼类早期发育阶段摄食行为研究现状. 南方水产, 2(1): 71-75.
- 柳学周, 徐永江, 王妍妍, 等. 2008. 条石鲷的早期生长发育特征. 动物学报, 54(2): 332-341.
- 楼宝, 毛国民, 骆季安, 等. 2007. 不同投饵率对黑鲷生长及体生化成分的影响. 上海海洋大学学报, 16(3): 230-235.
- 马爱军, 王新安, 庄志猛, 等. 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.
- 邱成功, 徐善良, 齐闯, 等. 2013. 褐菖鲈 (*Sebastes marmoratus*) 早期生长发育与人工繁育技术研究. 宁波大学学报: 理工版, 26(4): 17-23.
- 单保党, 何大仁. 1995. 黑鲷视觉发育与摄食的关系. 应用海洋学学报, 14(2): 169-173.
- 侍炯. 2014. 声、光对褐菖鲈 (*Sebastes marmoratus*) 的行为影响研究. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文.
- 田文斐, 钟俊生, 钱叶洲, 等. 2012. 鳊仔鱼视网膜及口腔齿的发育对摄食的适应. 上海海洋大学学报, 21(2): 190-198.
- 田永胜, 陈松林, 严安生, 等. 2004. 牙鲆的胚胎发育. 水产学报, 28(6): 609-615.
- 王小平, 单保党, 洪万树, 等. 1999. 花鲈视觉发育与摄食行为的关系. 厦门大学学报: 自然科学版, 38(2): 323-327.
- 王志铮, 吴常文, 侯伟芬, 等. 2002. 褐菖鲈仔、稚鱼生长特性及其关键变态期的研究. 海洋科学, 26(5): 1-4.
- 张孝威, 何桂芬, 沙学绅. 1980. 黑鲷卵子及仔、稚、幼鱼的形态观察. 动物学报, 26(4): 331-336.
- 郑微云, 李伦平. 1988. 褐菖鲈视网膜感受系统及其适应特性研究. 厦门大学学报: 自然科学版, 27(3): 328-332.
- 郑微云, 林伟春, 李伦平. 1990. 褐菖鲈色觉的研究. 厦门大学学报: 自然科学版, 29(3): 328-332.