

鱼类嗅觉器官的形态与生理研究进展

刘东^{①②} 张振玲^{①③} 赵亚辉^{①③} 唐文乔^② 张春光^{①*}

(①中国科学院动物研究所 北京 100080; ②上海水产大学生命科学与技术学院 上海 200090;

③中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要:对鱼类嗅觉器官的发生、宏观和微观形态结构、嗅觉生理等方面的研究进行了综述,并指出,依据鱼类嗅觉器官开展系统进化方面的研究,以及基于嗅觉分子生理机制而开展的有关行为学方面的研究,可能是未来鱼类嗅觉器官的重要研究方向。

关键词:鱼 嗅觉器官 形态 嗅觉生理

中图分类号: 文献标识码:A 文章编号: 0250-3263(2005)06-122-07

Advancements in the Morphological and Physiological Research on the Olfactory Organ of Fishes

LIU Dong^{①②} ZHANG Zhen-Ling^{①③} ZHAO Ya-Hui^{①③} TANG Wen-Qiao^② ZHANG Chun-Guang^①

(① *Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080;*

② *College of Aqua-life Science and Technology, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090;*

③ *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: The advancements in the development, morphology (macrostructure and ultrastructure), physiology of olfactory organ of fishes are reviewed. The research on the systematics, physiology and molecular biology of fishes based on olfactory organ will be the focuses in the future in the view of the authors.

Key words: Fish; Olfactory organ; Morphology; Olfaction mechanism

嗅觉器官作为鱼类的重要化学感受器,可以感受的刺激十分广泛,如食物的气味、地理位置和同类的识别等等^[1]。对嗅觉器官宏观和微观的结构,以及嗅觉和神经细胞生理机制的深入研究,具有重要的理论和实际意义:一方面可以探讨同源器官间的形态进化、嗅觉器官的功能形态学、化学信号的识别和嗅觉神经生物学等基本理论问题;另一方面,对于人工养殖的嗅觉灵敏鱼类,可以设计高效低廉的饲料配方,从而直接服务于生产。

1 鱼类嗅觉器官的结构与发生

鱼类嗅觉器官由鼻孔、鼻腔和位于鼻腔内的嗅囊构成,嗅囊由嗅囊膜(olfactory sac membrane)、嗅轴(rachis)和嗅板(olfactory

lamellae)组成。从胚胎发育的角度分析,鱼类嗅觉器官是由胚胎头部前端的外胚层发育而成的^[2]。多数真骨鱼类嗅觉器官的发生过程非常相似,最初都是在外胚层的内侧出现两个嗅基板(olfactory placodes),左右各一,腹侧位;接着,每侧嗅基板加厚,中间部分内陷,分别形成两个嗅孔。嗅孔底部沿身体前后轴方向出现皱褶,并在轴的两侧出现嗅板;同时,嗅孔沿轴向前后延长成嗅沟,并向头部的背侧面移动。嗅沟两

基金项目 国家自然科学基金(No. 39899400, 30270173), 国家基础科学人才培养基金(No. NSFC-J0030092);

* 通讯作者, E-mail: fish@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 刘东,男,硕士研究生,研究方向:鱼类学。

收稿日期: 2005-02-02, 修回日期: 2005-09-19

侧壁中部上缘分别向内突起,相互靠近,并逐渐愈合后形成中隔;被中隔前后分开的孔分别形成前鼻孔和后鼻孔,嗅基板细胞分化出所有的嗅板细胞,由此形成了一个完整的嗅觉器官^[3,4]。

1.1 嗅囊的形态结构 嗅囊的形态变化很大,从外形上可分为杯形、瓮形、豆荚形^[5]、椭圆形或圆形^[6-8]等形状。依嗅囊内嗅轴的形态可分为细棒形、梨形、纺锤形^[7]和披针形^[9]等。依嗅板在嗅轴上的排列方式划分:软骨鱼中的六鳃鲨科(Hexanchidae)和银鲛目(Chimaeriformes)的初级嗅板呈花朵状辐射排列,其他为对称或不对称的羽状排列^[5,10];真骨鱼类可分为8大类^[11],即A型(没有嗅板)、B型(一块纵向嗅板)、C型(一块横向嗅板)、D型(一组纵向平行排列的嗅板)、E型(嗅轴位于一端,嗅板呈一扇状排列)、F型(嗅板沿嗅轴呈辐射状排列)、G型(嗅板横向或倾斜的对称排列于一长嗅轴两侧)和H型(嗅板横向对称地排列于一很长嗅轴两侧)。

嗅囊内初级嗅板的形状有桨状、钩状、卜状^[6]及盘状^[12]等。硬骨鱼类墨西哥管鼻鳎(*Hoplopagnrus guentheri*)初级嗅板的数目最多,其初级嗅板数达到230片^[13];相对硬骨鱼类而言,软骨鱼类初级嗅板数普遍偏多,如锤头双髻鲨(*Sphyrna zygaena*)的初级嗅板数达到317片^[5]。多数鱼类初级嗅板的数目随体长的增加而增加^[6,9,12,13]。

有些鱼类的初级嗅板上还具有呈片状的次级嗅板,如部分鲤科鱼类每片初级嗅板表面具3~5片次级嗅板^[5];但也有同一类群次级嗅板呈多种类形的,如鲨类有箭形、三角形、双三角形、叉形、针形和叶形^[5]。

有些鱼类的嗅板在嗅轴的远端部具游离的舌状突起(linguiform process),其形态在不同鱼类中不同。印度囊鳃鲶(*Heteropneustes fossilis*)的舌状突呈指状,顶端光秃,但具很多有如火山口似的嗅孔^[14];舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)的舌状突顶端表面较为偏平光滑,向下密被纤毛^[3];沙蛇鳗(*Ophisurus macrothynchus*)的舌状突

被以纤毛;鳐类中有些种类嗅板的游离边缘伸出数目不等的触手状舌状突(olfactory tentacle)^[10]。而据我们对康吉鳗科(Congridae)鱼类的观察,未见到舌状突结构。

有些硬骨鱼类具有与嗅囊相连通的附属囊(accessory sac),其在鼻腔内的数量和位置因种而异。一些种类只有一个,位于鼻腔的背面、后面或腹面,如大西洋鲭(*Scomber scombrus*)^[15];而有些则具有两个,分别位于背面和腹面,如淡水石首鱼(*Aplodinotus grunniens*)^[15]、舌齿鲈^[3]和黑口新鰕虎鱼(*Neogobius melanostomus*)^[16]。这些附属囊起着泵的作用,使外界水流进入和流出鼻腔^[17]。

不同鱼类嗅囊的位置和形态往往存在着较大的差异,嗅囊内的一些结构如嗅板、嗅轴的形态变化也很大,这些差异在鱼类的分类上具有较大的应用价值,已在上面提到的一些学者的研究中提及。关于嗅觉器官的形态结构在鱼类系统发育研究中的应用,目前尚未见报道,我们正在尝试嗅觉器官在鳗鲡目系统发育研究中的应用工作。

1.2 嗅囊的组织结构和嗅觉上皮细胞 嗅板由两层嗅觉上皮(olfactory epithelium)中间夹一固有膜(lamina propria)构成,嗅板内有结缔组织、血管和神经轴突组成的无髓神经纤维^[3],无髓神经纤维末端与嗅球(olfactory bulb)相连^[18]。在鲨和鳐类中,嗅球紧贴嗅囊底壁,嗅球可分为双叶形和单叶形,嗅神经在嗅球部位交换神经原,其轴突组成嗅束(olfactory tract)与大脑的嗅叶(olfactory lobe)相连^[2]。而真骨鱼类如鳗鲡目(Anguilliformes)和平头鱼科(Alepocephalidae)的嗅球则位于端脑^[19]。嗅觉上皮细胞,从功能上可以大致分为两类,即感觉细胞和非感觉细胞。

1.2.1 感觉细胞(receptor cells)

1.2.1.1 纤毛感觉细胞(ciliated receptor cells)

细胞为两极神经元,轴突通出固有膜后彼此结合成束,形成嗅神经;树突末端突出于嗅板表面并膨大成嗅结节(olfactory knob)^[3,11]。有些鱼类嗅结节被粘液层或致密的纤毛所遮盖,须借助透射电镜或神经元染色才可以鉴别^[16,20,21]。

从嗅结节面伸出 1~20 根数目不等的纤毛,纤毛长度为 2~15 μm ,直径 0.1~0.3 μm ^[2,20,22]。纤毛中微管的组合模式一般为 9+2(外周为 9 根微管形成的联合体,中央为 2 根微管)^[11,23],但在有些种类为 9+0 模式^[24]。

1.2.1.2 微绒毛感觉细胞(microvillous receptor cells) 细胞也为两极神经细胞,其轴突形成的嗅结节在嗅板表面不明显。微绒毛感觉细胞与纤毛感觉细胞在形态上最主要的差异,表现在嗅结节伸出的微绒毛较纤毛弱小且短,但数量多,一般有 30~80 根,其长度为 0.5~5 μm ^[11,25],此外,微绒毛还有分叉现象^[23],且微绒毛内无 9+2 结构^[22]。细胞内的差异,则为中心粒的数量较纤毛感觉细胞的为多,中心粒位置较偏上,靠近嗅结节^[25,26]。

有学者认为,微绒毛细胞是一种非感觉细胞^[27],或者是纤毛感觉细胞的一种未成熟形式(即纤毛感觉细胞成熟前的不同发育阶段)^[28],但多数研究表明,微绒毛感觉细胞和纤毛感觉细胞应是两种相对独立的感觉细胞^[4,25]。

1.2.1.3 杆状细胞(rod cells) 这种细胞只在有些鱼类中偶尔发现^[12,22,23,29~31]。根据作者的实际观察,蛇鳗科(Ophichthidae)鱼类中有些种类杆状细胞很丰富,而有些种类则没有。杆状细胞的突起有几种不同的形状:有些基部膨大,上部呈杆状形^[29];有些呈柱状^[22,23];也有在嗅板表面基部膨大,顶端呈芽状的荸荠形,有些种类由 8~10 根纤毛被粘液裹着,形成弯曲的长矛状^[3,20]。杆状突起部分的长度一般为 5~15 μm ,基部的直径为 1~2 μm ^[11,22,30]。

Yamamoto 和 Ueda^[30]在燕鳐(*Cheilopogon agoo*)中观察到一种属于纤毛感觉细胞和杆状细胞的中间类型的细胞,在其杆状突起基部另长出 1~3 根纤毛,这种细胞也存在于黑鲷(*Sparus macrocephalus*)^[22]。这一现象表明,杆状细胞可能是一种变形的纤毛感觉细胞,即可能是由嗅结节延长而呈杆状^[11]。

1.2.1.4 隐窝感觉细胞(crypt cells) 这类细胞最先由 Hansen 等^[32]作为鱼类一种有感觉功能的细胞进行报道。细胞体呈椭圆形,细胞顶

端凹陷,具数根纤毛和微绒毛,每根纤毛内的微管排列为典型的 9+2 模式。细胞具神经元轴突,在嗅板内固有膜处与其他神经元轴突相汇合,细胞质内有线粒体、核糖体^[33]。实际上,关于隐窝细胞的具体功能目前还不是很清楚^[16,28,32],应探明他们在嗅觉过程中的作用。

1.2.2 非感觉细胞(non-sensory cells)

1.2.2.1 纤毛非感觉细胞(ciliated non-sensory cells) 这类细胞在嗅板表面的游离面是平坦的,边缘略呈钝锯齿形^[3],突出面具有大量的纤毛,即运动纤毛^[2],一般为 10~60 根^[3,28,29,31,33];也有多达 140 根的^[34]。纤毛长为 7~15 μm ,直径 0.25~1.5 μm ^[3,31,33]。纤毛内的微管是一种 9+2 结构,或在一些纤毛集合体内存在多个这样的结构单位;在纤毛基部有 1~3 根细小纤毛^[11,20,33],小纤毛长 4.5~5 μm ,下端延伸至细胞核膜处,纤毛基部还有一些更短的小纤毛,长 0.5~0.7 μm ,斜向伸出,其末端通过基部的张力纤维层与细胞桥粒(desmosomes)相连接。小纤毛及张力纤维层可锚定非感觉纤毛,使其作定向摆动,可能有利于水进入嗅囊腔^[20]。在嗅觉器官不太发达的鱼类,这种小纤毛很少或完全缺乏^[35]。

1.2.2.2 支持细胞(supporting cells) 支持细胞位于感觉细胞及纤毛非感觉细胞周围,具分泌和营养功能。细胞游离面较其他细胞宽阔,表面不具纤毛或仅具少量很短、不超过 0.5 μm 的微绒毛^[3,11]。细胞体呈多角柱体,从嗅板表面向下伸入到固有膜处,末端呈皱褶固定于固有膜上。由此把感觉细胞、纤毛非感觉细胞分开,支持细胞和相邻细胞壁之间通过各种方式连接,从而又发挥支持其他细胞的功能^[4]。

1.2.2.3 基细胞(basal cells) 基细胞位于嗅觉上皮的基部,形状多样,细胞底面贴于固有膜^[3]。由于基细胞形状多样,曾被一些学者分为多种不同的细胞^[27]。这类细胞一度被认为是初级感觉细胞或初级支持细胞^[27],一些凋亡后更新的细胞也起源于这类细胞^[4,11,20]。

1.2.2.4 粘液细胞(mucous cells) 粘液细胞呈杯状,也称杯状细胞(goblet cell)。有些鱼类

的粘液细胞数量较少,有些则较多。粘液细胞一般分散于嗅觉上皮的各个部位,但有的仅在嗅轴表面^[12],或在嗅觉上皮的非感觉区^[14]。粘液细胞通过两种方式分泌粘液:一是通过在嗅板表面的开口,即嗅孔分泌^[14];另一种不存在开口,由细胞表面分泌^[23]。

1.2.2.5 其他细胞 除了上述细胞之外,嗅觉上皮中还包括一些其他类型的细胞。白细胞(white cells)体较大,具退化的内质网,有学者认为这可能是一种正处于退化状态的神经细胞^[4]。上皮细胞(epidermal cells)其游离面呈指纹状微褶^[14]。小棒细胞(rodlet cells)细胞体呈梨形,其典型特征是细胞内具有很多呈小棒状的细胞质,但作用还不太清楚,有人推测其具有分泌腺的作用^[36]。迷宫细胞(labyrinth cells)为脊椎动物所特有,可能与维持离子平衡有关^[27]。

2 鱼类的嗅觉生理过程

2.1 嗅觉器官的水动力机制 外界水流经由前鼻孔进入嗅囊,使溶于水中的化学物质刺激嗅板上皮内的感觉细胞作出反应,其水动力机制有以下3种。

2.1.1 纤毛摆动机制(isosmates) 即依靠嗅板表面纤毛有节奏的摆动,产生压力,使水流动。具备这类机制的鱼类,其嗅囊内嗅轴上部的空腔称为中央沟(vestibule),嗅囊两侧膜在中央沟腹面折褶成一种帷幔结构(valence)。嗅板游离舌状突和帷幔结构间的空腔沿着嗅囊边缘构成了嗅囊的出水沟(gallery)相邻嗅板间的空隙为侧水沟(corridor)^[17]。嗅板侧面纤毛的主动摆动,造成水经前鼻孔→中央沟→侧水沟→出水沟→后鼻孔这样一种单向水流,且形成的水流是连续的。这已被一种水流染色的方法所证实^[17]。

2.1.2 泵机制(cyclosmates) 即依靠嗅囊中附属囊的作用或上下颌的张闭运动激动水流。这种类型嗅囊的典型特征是具有附属囊,附属囊随上下颌的开闭而收缩舒张。在具两个鼻孔的种类,嗅囊靠近前鼻孔,后鼻孔一般具瓣膜,可

防止水流从后鼻孔倒流入鼻腔^[17]。绵鲮(*Zoarces viviparus*)只有一个鼻孔,鼻腔内嗅囊底部有一系带,贴于上颌背面,附属囊的伸缩通过系带与嘴的运动相关联,这种机制形成的水流是不连续的^[37]。

2.1.3 游动机制(kolybosmates) 即依靠鱼向前的快速游动引起水流通过嗅囊。这种类型的嗅囊不具附属囊,主要靠鱼向前快速的游动引起水流通过嗅囊^[38]。

2.2 氨基酸对鱼类嗅觉的诱导作用 鱼类嗅觉的实现,最初依靠溶于水中氨基酸等的刺激,氨基酸是一种非常有效的嗅觉诱导物^[39]。如斑真鲷(*Ictalurus punctatus*),对水体中 $10^{-8.8}$ mol/L浓度的半胱氨酸引起的刺激就能产生嗅电图改变^[40]。虹鳟(*Salmo gairdneri*)卵受精孵化后20 d,便能对赖氨酸刺激作出反应^[25]。氨基酸对嗅觉神经的诱导是一种剂量依赖方式,即多种L型氨基酸不同比例的混合对鱼类嗅觉诱导的效果是不同的,另外,不同构型的氨基酸对鱼类嗅觉诱导的效果也不一样,D型氨基酸对虹鳟的诱导作用就较不明显^[25]。

自从20世纪50年代Hasler和Wisby提出洄游的嗅觉假说后,直到现在,这些气味物质仍然未知,Shoji等^[41]的实验结果进一步证明了这种假说。鲑科(Salmonidae)鱼类能够记住它们出生地的气味物质,即溶于它们出生地的水中的氨基酸,鲑鱼长大后,就靠这种对以前气味的记忆而洄游到出生地产卵。Halvorsen和Stabell发现去除了嗅觉器官的一种鲑鱼再洄游到它们的出生地的要比没有去除的要少得多^[42],这说明了嗅觉在一些鱼类的洄游中起的作用是非常重要的。日本学者Mitamura研究了无备平鲈(*Sebastes inermis*)的洄游行为后发现,是嗅觉而不是视觉在无备平鲈的洄游当中起着主导作用^[43]。

2.3 嗅觉的实现是配体-受体耦联过程 嗅觉细胞对化学诱导物的感应,是通过纤毛上的特定蛋白质(受体G蛋白)与诱导分子(配体)相耦联,改变了膜电位,引起钠离子内流,膜去极化,打开了环核苷酸门控阳离子通道(cAMP

gated cation channel) 从而开启了嗅觉信号的通道,产生神经冲动,最终形成嗅觉^[44]。寻找耦联位点的最初方法是用嗅板膜碎片进行培养,然后在培养液中加入标记的氨基酸,发现嗅板膜和氨基酸之间存在一种特有的结合,这种结合能被未标记的氨基酸所代替,说明嗅觉诱导配体与嗅觉器官的特定蛋白受体发生了耦联。Cagan 和 Rhein 还用标记的氨基酸在剥离的虹鳟嗅觉纤毛上最先找到了两个配体-受体耦联位点,直接证明了纤毛表面蛋白具有耦联嗅觉刺激化学分子的活性^[45]。

2.4 嗅觉功能的恢复 嗅细胞是惟一直接与外界环境相接触的能够再生的双极神经元。鱼类的嗅觉器官具有较强的再生能力,金鱼是一种理想的研究嗅觉神经再生的脊椎动物。除去金鱼 50% ~ 85% 的嗅上皮组织,检测不到它行为上有任何改变,但切断嗅神经束,金鱼的嗅觉缺失,7 ~ 10 d 后,金鱼嗅上皮的感受细胞以及嗅神经束都可再生出来,嗅觉功能可以完全恢复^[46]。

2.5 嗅觉识别的分子机制 从分子水平上看,受体 G 蛋白能识别不同的刺激物,是一个具有差异性的受体蛋白家族,该家族成员由不同的基因编码^[47],嗅觉传导以嗅觉神经特有的 G 蛋白偶联机制来实现^[48]。对哺乳动物嗅觉的研究发现,气味受体 G 蛋白家族是由一个多基因家族表达的,嗅觉受体由单一的外显子进行编码,每个嗅觉受体基因只忠实编码一个受体蛋白^[49];目前,在哺乳动物鼻腔嗅上皮发现有 1 000 种不同的气味受体基因^[49],一种气味受体能识别多种气味分子,一种气味分子能被多种气味受体所识别,气味通过气味受体的组合作用来识别,这种组合可以产生多于 10 亿个“编码”,这很好地解释了嗅觉具有对不同气味分子的识别能力^[50]。并且,每一嗅觉感觉神经元也只表达一种受体蛋白^[50];由此,来自不同受体的信号被隔离,保证了传递到脑的是来自最初的气味受体传导信号^[51]。信号由嗅上皮的神经元传递至嗅球,经嗅球内的僧帽细胞(mitral cells)的树突把信号传导入嗅叶,再分散于大脑

嗅皮质的不同区域,由此实现了大脑对不同气味的感知^[52]。

3 鱼类嗅觉器官研究展望

鱼类嗅觉器官的形态结构在不同种类甚或同一种类中都存在着差异,这种差异是物种进化过程中对不同环境适应的结果,也是进化和适应共同作用的结果。因此,在研究鱼类系统的发育过程中,也可以结合对嗅觉器官形态特征的比较解剖学研究加以探讨。

嗅觉器官形态结构上的差异会引起什么样的行为或生理差异,这方面的比较研究还很少。Halama^[53]认为嗅板的一些形态变化与性成熟期的生理变化有关,嗅觉灵敏性的增加有助于鱼类洄游产卵,Bertmar^[54]认为,同一种鱼类嗅觉器官在一些形态上的差异可能是不同发育期雌雄生理差异的反映。组织结构差异上,Thommeser^[55]认为鲑科鱼类的纤毛感觉细胞对胆汁盐(bile salt)敏感,而微绒毛对氨基酸敏感;Zippel 等^[56]对金鱼的嗅觉研究后认为纤毛感觉细胞对氨基酸灵敏;Hamdani 等^[57]认为鲫(*Carassius auratus*)的微绒毛感觉细胞与觅食行为有关。我们认为,基于嗅觉器官形态差异和嗅觉生理而展开的鱼类行为学研究,是今后的一个发展方向。

在嗅觉的分子水平研究方面,目前已取得了巨大的突破,表达气味受体的基因家族的确切^[47]、气味受体对气味的识别^[50]以及信号的传递^[52]等方面的研究成果,为嗅觉分子水平的研究奠定了基础。但传递到嗅皮质信息是如何保存记忆和再回忆?基细胞的分化机制是怎样实现的?这些问题若能解决将有利于更好地理解嗅觉器官的发生机理,也是生产嗅觉芯片的仿生学基础,应是嗅觉分子水平研究的方向。

参 考 文 献

- [1] Sorenson P W, Caprio J C. Chemoreception. In: Evans ed. *The Physiology of Fishes*. Boca Raton, FL: CRC Press, 1998, 375 ~ 405.
- [2] 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.

- [3] Diaz J P, Blasco C, Noell T, *et al.* Ultrastructural study of the olfactory organ in adult and developing European Sea Bass, *Dicentrarchus labrax*. *Can J Zool*, 2002, **80**(9): 1 610 ~ 1 622.
- [4] Evans R E, Zielinski B, Hara T J. Development and regeneration of the olfactory organ in Rainbow Trout. In: Hara T J ed. *Chemoreception in Fishes*. Amsterdam: Elsevier, 1982, 15 ~ 374.
- [5] 孟庆闻 殷名称. 鲨鱼嗅觉器官的研究. 见: 中国鱼类学会编. 鱼类学论文集(第二集). 北京: 科学出版社, 1981, 1 ~ 24.
- [6] 陈星玉. 中国鲤科鱼类嗅觉器官的研究. *动物分类学报*, 1988, **13**(2): 182 ~ 194.
- [7] 郑文莲. 鲭科鱼类的嗅觉器官及其在分类上的意义. *热带海洋*, 1987, **6**(1): 1 ~ 11.
- [8] 姜希泉. 部分鲆形目鱼类嗅觉器官的研究. *重庆师范学院学报(自然科学版)*, 1997, **14**(4): 51 ~ 57.
- [9] 白音, 吉格米德. 蒙古鳅科部分鱼类嗅觉器官的比较解剖. *内蒙古师大学报(自然科学汉文版)*, 1990(2): 58 ~ 62.
- [10] 孟庆闻 殷名称. 鳐和银鲛类嗅觉器官的研究. *水产学报*, 1981, **5**(3): 209 ~ 228.
- [11] Yamamoto M. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts. In: Hara T J ed. *Chemoreception in Fishes*. Amsterdam: Elsevier, 1982, 39 ~ 59.
- [12] Olsen K H. Development of the olfactory organ of the Arctic Char, *Salvelinus alpinus* (L.) (Teleostei, Salmonidae). *Can J Zool*, 1993, **71**: 1 973 ~ 1 984.
- [13] Pfeiffer W. The morphology of the olfactory organ of *Hoplopagrus guentheri* Gill 1862. *Can J Zool*, 1964, **42**: 235 ~ 237.
- [14] Bandyopadhyay S K, Datta N C. Surface ultrastructure of the olfactory rosette of an air-breathing catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). *J Biosci*, 1998, **23**(5): 617 ~ 622.
- [15] Burne R H. The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc Zool Soc London*, 1909, **44**: 610 ~ 663.
- [16] Belanger R M, Smith C M, Corkum L D, *et al.* Morphology and histochemistry of the peripheral olfactory organ in the Round Goby, *Neogobius melanostomus* (Teleostei: Gobiidae). *J Morphology*, 2003, **257**: 67 ~ 71.
- [17] Døving K B, Michel D D, Andre H, *et al.* Functional anatomy of the olfactory organ of fish and the ciliary mechanism of water transport. *Acta Zool (stockh)*, 1977, **58**: 245 ~ 255.
- [18] Leod P M. Structure and function of higher olfactory centers In: Amoore J E, Beidler L M eds. *Olfaction*. Berlin: Springer-verlag, 1971, 182 ~ 204.
- [19] Wagner H J. Sensory brain areas in three families of deep-sea fish (slickheads, eels and grenadiers): comparison of mesopelagic and demersal species. *Marine Biology*, 2002, **141**: 807 ~ 817.
- [20] Fishelson L. Comparative morphology and cytology of the olfactory organs in moray eels with remarks on their foraging behavior. *Anatomical Record*, 1995, **243**(4): 403 ~ 412.
- [21] Singh S P, Singh S B. A SEM study of the olfactory lamellae of the catfish *Heteropneustes fossilis* (B.). *Folia Morphologica*, 1989, **37**: 407 ~ 409.
- [22] 王艺磊, 张子平, 郑微云. 黑鲷嗅上皮的超微结构. *台湾海峡*, 1994, **13**(2): 129 ~ 132.
- [23] 杨秀平, 谭细畅, 王永祥. 鳃嗅板的组织学研究. *华中农业大学学报*, 1999, **18**(2): 169 ~ 172.
- [24] Zeiske E, Kux J, Melinkat R. Development of the olfactory organ of oviparous and viviparous cyprinodonts (Teleostei). *Zool Syst Evolut-forsch*, 1976, **14**: 34 ~ 40.
- [25] Zielinski B, Hara T. Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) embryos. *J Comp Neuro*, 1988, **271**: 300 ~ 311.
- [26] Bannister L H. The fine structure of the olfactory surface of teleostean fishes. *Q J Microsc Sci*, 1965, **106**: 333 ~ 342.
- [27] Bertmar G. Ultrastructure of the olfactory mucosa in the Homing Baltic Sea Trout *Salmo trutta trutta*. *Marine Biology*, 1973, **19**: 74 ~ 88.
- [28] Zeiske E, Kasumyan A, Bartsch P, *et al.* Early development of the olfactory organ in sturgeons of the genus *Acipenser*: a comparative and electron microscopic study. *Anat Embryol*, 2003, **206**: 357 ~ 372.
- [29] Yamamoto M, Ueda K. Comparative morphology of fish olfactory epithelium IV. Anguilliformes and Myctophiformes. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, 1978, **44**: 1 207 ~ 1 212.
- [30] Yamamoto M, Ueda K. Comparative morphology of fish olfactory epithelium VIII. Atheriniformes. *Zool Mag*, (Toyo), 1979, **88**: 155 ~ 164.
- [31] Thommesen G. Morphology, distribution, and specificity of olfactory receptor cells in Salmonid fishes. *Acta Physiol Scand*, 1983, **117**: 241 ~ 249.
- [32] Hansen A, Eller P, Finger T E. The crypt cell: a microvillous ciliated olfactory receptor cell in teleost fishes. *Chem Senses*, 1997, **22**: 694 ~ 695.
- [33] Hansen A, Zeiske E. The peripheral olfactory organ of the Zebrafish, *Danio rerio*: ultrastructural study. *Chem Senses*, 1998, **23**: 39 ~ 48.
- [34] Schulte E. Untersuchungen an der regio olfactoria des Aals, *Anguilla anguilla* L. I. Feinstruktur des Riechepithels. *Z*

- Zellforsch* , 1972 , **125** : 210 ~ 228.
- [35] Zeiske E , Theisen B , Breucker H. Structure , development , and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system. In : Hara T J ed. *Fish Chemoreception*. London : Chapman and Hall Press , 1992 , 13 ~ 39.
- [36] Wilson J A F , Westerman R A. The fine structure of the olfactory mucosa and nerve in the teleost *Carassius carassius* L. *Z Zellforsch* , 1967 **83** : 196 ~ 206.
- [37] Pipping M. Der geruchssinn der fisch mit besonderer berucksichtigung seiner bedeutung fur das aufsuchen des futters. *Soc Sci Fennica Comm Biol* , 1926 **2** : 1 ~ 27.
- [38] Zeiske E , Theisen B , Breucker H. The olfactory organ of the Hardhead Sea Catfish , *Arius felis* (L.) : gross morphology and fine structure. *Acta Zool (stockh)* , 1994 , **75** (2) : 115 ~ 123.
- [39] Hara T J. Olfaction and gustation in fish : an overview. *Acta Physiol Scand* , 1994 , **152** (2) : 207 ~ 217.
- [40] Caprio J. Olfaction and taste in the Channel Catfish : an electrophysiological study of the responses to amino acids and derivatives. *J Comp Physiol* , 1978 , **123** : 357 ~ 371.
- [41] Shoji T , Yamamoto Y , Nishikawa D , et al. Amino acids in stream water are essential for salmon homing migration. *Fish Physiology and Biochemistry* , 2003 , **28** : 249 ~ 251.
- [42] Halvorsen M , Stabell O B. Homing behaviour of displaced Stream-dwelling Brown Trout. *Animal Behaviour* , 1990 , **39** : 1 089 ~ 1 097.
- [43] Mitamura H , Mukai Y , Nakamura K , et al. Role of olfaction and vision in homing behaviour of Black Rockfish , *Sebastes inermis* . *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* , 2005 , **322** (2) : 123 ~ 134.
- [44] Nakamura T , Gold G H. A cyclic nucleotide-gated conductance in olfactory receptor cilia. *Nature* , 1987 , **325** : 442 ~ 444.
- [45] Cagan R H , Rhein L D. Biochemical basis of recognition of taste and olfactory stimuli. In : H Van Der Starre ed. *Olfaction and Taste VIII* . London : IRL Press Limited , 1980 , 35 ~ 44.
- [46] Zippel H P. In goldfish the discriminative ability for odours persists after reduction of the olfactory epithelium , and rapidly returns after olfactory nerve axotomy and crossing bulbs. *Phil Trans R Soc Lond B* , 2000 , **355** : 1 219 ~ 1 223.
- [47] Buck L B , Axel R. A novel multigene family may encode odorant receptors : a molecular basis for odor recognition. *Cell* , 1991 **65** : 175 ~ 187.
- [48] Jones D T , Reed R R. Golf : an olfactory neuron specific-G protein involved in odorant signal transduction. *Science* , 1989 **244** : 790 ~ 795.
- [49] Young J M , Friedman C , Williams E M , et al. Different evolutionary processes shaped the mouse and human olfactory receptor gene families. *Hum Mol Genet* , 2002 , **11** : 535 ~ 546.
- [50] Malnic B , Hirono J , Sato T. Combinatorial receptor codes for odors. *Cell* , 1999 , **96** : 713 ~ 723.
- [51] Buck L B. The search for odorant receptor. *Cell* , 2004 , **S116** : 117 ~ 119.
- [52] Zou Z , Horowitz L F , Jean-Pierre M , et al. Genetic tracing reveals a stereotyped sensory map in the olfactory cortex. *Nature* , 2001 , **414** : 173 ~ 179.
- [53] Halama L. Morphometry of the olfactory organs of the Rainbow Trout (*Salmo gairdneri* Rich). *Acta Biol Cracov Ser Zool* , 1982 , **24** : 1 ~ 7.
- [54] Bertmar G. Monthly development of Baltic Salmon olfactory organs before and during the imprinting period , and comparisons with precocious males of the same stock. *Aquilo Ser Zool* , 1983 , **22** : 37 ~ 44.
- [55] Thommesen G. Specificity and distribution of receptor cells in the olfactory mucosa of Char (*Salmo alpinus* L.). *Acta Physiol Scand* , 1982 , **115** : 47 ~ 56.
- [56] Zippel H P , Sorensen P W , Hansen A. High correlation between microvillous olfactory receptor cell abundance and sensitivity to pheromones in olfactory nerve-sectioned goldfish. *J Comp Physiol* , 1997 , **180A** : 39 ~ 52.
- [57] Hamdani E H , Alexander G , Døving K B. Projection of sensory neurons with microvilli to the lateral olfactory tract indicates their participation in feeding behaviour in Crucian Carp. *Chem Senses* , 2001 , **26** : 1 139 ~ 1 144.