

多斑岭鳅嗅觉器官表面超微结构 及其形态适应

黄金清^{①②} 李高岩^{①③} 彭瑞明^④ 张春光^② 赵亚辉^{②*}

① 广西师范大学生命科学院 桂林 541004; ② 中国科学院动物研究所, 中国科学院动物进化与系统学重点实验室 北京 100101;

③ 广西壮族自治区富川瑶族自治县 富川 542700; ④ 广西壮族自治区富川瑶族自治县水产站 富川 542700

摘要: 多斑岭鳅 (*Oreonectes polystigmus*) 是营洞穴生活的鱼类, 嗅觉器官在其生活中发挥了重要作用。本文对保藏于中国科学院动物研究所鱼类标本馆的 4 尾多斑岭鳅标本进行解剖, 利用扫描电镜观察多斑岭鳅嗅囊上皮超微结构, 以期了解嗅觉器官适应洞穴黑暗环境而产生的形态适应。多斑岭鳅的嗅囊呈椭圆形, 嗅囊长径平均为 2.27 mm, 嗅囊长径与眼径比平均为 1.36, 揭示其为“嗅觉”鱼类。其嗅轴为直线型, 嗅囊腔内对称紧密排列 2 排嗅板, 嗅板数为 22~24 个。单个嗅板呈卜状亚型, 舌状突起较发达。观察发现, 非感觉纤毛连续广布在嗅板各个部位, 但在嗅板近嗅轴处较少, 此处裸露的表皮多褶皱, 其上分布很多细微小孔。感觉纤毛主要分布于非感觉纤毛分布较稀疏的地方。上皮表面微绒毛多, 一般在非感觉纤毛下, 前后两端嗅板上的微绒毛数量相对较少。多斑岭鳅嗅囊水动力机制应属嗅上皮纤毛运动机制。嗅孔分布不均, 中间嗅板上的嗅孔较嗅轴前、后分布的嗅板为多, 同一嗅板上近嗅轴处的嗅孔最多。由于纤毛分布不均, 嗅上皮可分为裸露区和非裸露区, 一般裸露区和非裸露区边界清晰, 嗅轴上非感觉纤毛和微绒毛主要分布在非裸露区的凹槽里。嗅轴和嗅板近嗅轴处裸露区面积较大, 嗅轴裸露区上皮被一系列的连续的微脊切割成多边形, 多边形内具有许多隆起与小孔。嗅轴处正是嗅囊中水流回流的区域, 为感受水中气味的重要位置, 推测与洞穴生活的习性有密切关系。多斑岭鳅嗅囊形态属于 G 型, 这类鱼类其嗅觉功能在鱼类生命活动中发挥了重要作用。同近缘的地表种相比, 多斑岭鳅具有较多的嗅板数目、较多数量感觉纤毛和微绒毛, 且其嗅囊长径与眼球径比值大于 1, 这些都揭示了其为“嗅觉”鱼类, 表现出了对洞穴黑暗环境的适应。

关键词: 岭鳅; 洞穴鱼类; 嗅囊; 形态适应; 扫描电镜

中图分类号: Q951 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 03-396-09

Surface Ultrastructure of the Olfactory Epithelium and Morphological Adaptation of a Cave-dwelling Loach, *Oreonectes polystigmus*

HUANG Jin-Qing^{①②} LI Gao-Yan^{①③} PENG Rui-Ming^④ ZHANG Chun-Guang^② ZHAO Ya-Hui^{②*}

① College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541004; ② Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Chinese

基金项目 国家自然科学基金面上项目 (No. 31071884, 31471961, 31460556) 和国家 973 项目 (No. 2011CB943800);

* 通讯作者, E-mail: zhaoyh@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 黄金清, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鱼类学; E-mail: auhuangjinqing@foxmail.com.

收稿日期: 2014-10-10, 修回日期: 2015-01-08 DOI: 10.13859/j.cjz.201503010

Academy of Sciences, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; ③People's Government of Fuchuan Yao Autonomous County, Guangxi Zhuang Autonomous Region, Fuchuan 542700; ④ Aquaculture Station of Fuchuan Yao Autonomous County, Guangxi Zhuang Autonomous Region, Fuchuan 542700, China

Abstract: China is the richest country in terms of cavefish species diversity, which brings us excellent materials for studying adapted evolution of cave animals. For instance, most of species from the genus *Oreonectes* have cave-dwelling behavior. Due to the darkness all the time, cave is an extreme environment for organisms. To adapt this dark environment, cavefish always has degenerated eyes. On the contrary, other sensory organs including olfactory organ have been developed for satisfying the needs of their normal life. Therefore, we chose cave-dwelling loach, *O. polystigmus*, as a target species to study the structure of the olfactory epithelium. For getting more knowledge and data on its morphological adaptation to cave dark environment, we observed the olfactory epithelium of four individuals of *O. polystigmus* by using a scanning electron microscopy (SEM). The olfactory organs of *O. polystigmus* are oval and lie in the olfactory chamber. The average length of olfactory sac is 2.27 mm, 1.36 times of eye diameter, which revealed that *O. polystigmus* is a kind of “olfactory sensation” fish. The olfactory apparatus has 22 to 24 primary lamellae arranged on both sides of a narrow raphe. Each lamella has developed tongue-like structure (Plate I: 3). Non-sensory cilia are continuously distributed on the lamellae (Plate I: 4), more on the terminal and the middle of lamellae than the area closed to the raphe, where has many folds with plenty of tiny pores (Plate I: 7). Sensory cilia mainly locate in the area with thin non-sensory cilia (Plate I: 8). Microvilli are always distributed under non-sensory cilia (Plate I: 9). The number of pits on the lamellae located in the middle of raphe is more than that on the lamellae of the anterior or posterior raphe. And on the same lamella, pits on the place close to raphe are denser than those on anywhere else. There is a clear boundary between bare and non-bare regions on the lamella and raphe. Generally, no sensory cilia and microvilli on the raphe are distributed in the grooves of non-bare region. Areas of bare and non-bare regions on the raphe are almost equal (Plate I: 7). Epithelium of raphe is formed to a series of polygons by continued microridges (Plate I: 10 - 12). Olfactory sac belongs to G-type, defined by Yamamoto, and always plays an important role in the teleost. Due to the existence of plenty of non-sensory cilia and a certain amount of sensory cilia and microvilli on the lamella and raphe, *O. polystigmus* is a typical fish relying on the sense of smell in their life. Moreover, isosmate is the hydrodynamic mechanism for *O. polystigmus*, revealing its adaptation from another angle.

Key words: *Oreonectes*; Cavefish; Olfactory sac; Morphological adaptation; Scanning electron microscope (SEM)

多斑岭鳅 (*Oreonectes polystigmus*) 隶属鲤形目 (Cypriniformes) 条鳅科 (Nemacheilidae) 岭鳅属, 分布于广西北部的喀斯特地区 (Du et al. 2008)。该种具有洞穴生活的习性, 属于非典型洞穴鱼类 (赵亚辉等 2006)。对于生物体而言, 洞穴是一种极端的生活环境。因为终年

缺少自然光, 洞穴内往往漆黑一片, 洞穴动物的视觉器官逐渐退化甚至消失; 而其他感觉器官, 如嗅觉器官则在洞穴动物觅食、交配、躲避敌害等方面发挥了极其重要的作用, 这是对洞穴这一特殊生活环境的适应。

鱼类的嗅觉器官是一种化学感受器, 是一

对由嗅觉上皮形成的内陷的鼻囊，通过外鼻孔与外界发生联系（陈星玉 1988），可以感受非常广泛的化学信号（包括氨基酸、核苷酸、多肽及类固醇化合物等）的刺激，在寻食、避害、识别同类等行为上起着重要作用（姜希泉 1997，符浩 2013）。鱼类嗅觉器官形态结构不仅能初步反映出鱼类嗅觉在其感觉器官中的作用大小，同时鱼类嗅觉器官的形态、初级嗅板的数量、次级嗅板的有无等都可作为重要指标来判断其嗅觉器官的发达程度，还能在一定程度上反映出鱼类对其生活环境所产生的适应性变化或由此产生的某种演化规律，如眼球径与嗅觉器官比值可反映出鱼类视觉或嗅觉的相对重要性（姜希泉 1998）。

目前国内对于鱼类嗅觉器官上皮表面超微结构的研究已经有过一些报道，但针对的多为一些分布于地表水体的鱼类（王艺磊等 1994，敖磊 2002，李加儿等 2014），而对于洞穴鱼类嗅觉器官的研究则比较少，最近才有零星报道，如 Waryani 等（2013a）对洞穴生活的鲤科鱼类季氏金线鲃（*Sinocyclocheilus jii*）和叉背金线鲃（*S. furcodrsalis*）嗅觉器官超微结构进行了扫描电镜观察。目前尚未有洞穴鱼鳅科鱼类嗅觉器官的研究。

本文主要利用扫描电镜，观察洞穴生活的多斑岭鳅嗅囊上皮超微结构，探讨其嗅觉器官在洞穴这一极端环境下通过适应演化而发生的形态变化，为进一步研究洞穴鱼类的形态适应提供更多信息。

1 材料与方法

实验材料取自中国科学院动物研究所鱼类标本馆保存的 4 尾标本（表 1）。标本于 2002 年采集自广西壮族自治区贺州市富川县新华乡，先由福尔马林固定，后换用 75% 酒精长期保存。

首先对标本进行了详细的形态学测量，包括体长、眼径、前后鼻孔距离，在 ZEISS STEISV II 体视显微镜下观察鼻孔形状、位置，之后剥

去鼻孔周围部分皮肤，暴露出嗅囊，完整取出标本右侧嗅囊。分别对嗅囊长、短径进行测量（Exploit/开拓 200 mm 数显游标卡尺 032102，精确度 0.1 mm），并计数嗅板数目。全程使用 Canon EOS 5D Mark II 数码相机进行拍照记录，图像由 EOS Utility 2.8 进行采集。之后用蒸馏水将切下的嗅囊洗净，再用淡氨水浸泡处理数小时，期间用吸管对样品轻轻反复冲洗多次，最后用蒸馏水将样品冲洗干净。经预冷的 4% 戊二醛固定，0.1 mol/L 二甲砷酸钠缓冲液清洗，以 80% 至 100% 酒精梯度脱水，随后用乙酸异戊酯置换。利用 LEICAEMCPP 300 型临界点干燥仪进行干燥，HITACHI E-1010 SPUTTER 型离子溅射仪喷镀，利用 HITACHI S-3000 N 型扫描电镜以及 FESEM HITACHI SU8010 型扫描电镜观察样品并拍照。以靠近前鼻孔为嗅囊前端，分别取第一片、中间一片和最后一块嗅板的舌状突起、中间部位、近嗅轴部以及嗅轴的前、中、后三个部位进行观察比较。

2 结果

2.1 外部结构

多斑岭鳅头部两侧各具前后 2 个鼻孔，前后鼻孔间距 1.22 ~ 1.27 mm，前鼻孔在一短的管状突起中，管状突起顶端延长成须（图版 I: 1）。嗅囊长径与眼径比为 1.32 ~ 1.42（表 1）。后鼻孔距眼前缘的距离小于距吻端的距离。

2.2 嗅囊

2.2.1 嗅囊形态 多斑岭鳅的嗅囊位于头部两侧的鼻腔内，每侧一个，经前鼻孔和后鼻孔与外界相通。嗅囊位于前后两鼻孔之间，主要由嗅轴和嗅板等组成（图版 I: 2, 3）。多斑岭鳅的嗅囊呈椭圆形，嗅轴直线型，嗅囊腔内对称紧密排列左右各一排嗅板。

2.2.2 嗅板 嗅板沿嗅轴横向排列，沿嗅囊壁向上伸展，嗅板两侧分别连于嗅轴和嗅囊壁，顶部游离，舌状突起发达。嗅轴两侧嗅板数目相等，嗅板数为 22 ~ 24。从前向后嗅板逐渐变

表 1 多斑岭鳅嗅板数目、部分量度性状及其比值

Table 1 Number of olfactory lamellae, characters of some metric and ratios related to olfactory organ of *Oreonectes polystigmus*

	标本 Samples				平均值 ± 标准差 Mean ± SD
	No. 02020238	No. 02050734	No. 02050729	No. 02050728	
体长 Standard length (mm)	43.30	53.07	51.22	49.46	49.26 ± 4.30
前后鼻孔间距 (mm) Distance between anterior and posterior nostrils	1.22	1.22	1.27	1.26	1.24 ± 0.03
嗅囊长径 (mm) / 眼径 (mm) Olfactory sac length / Eye diameter	2.20 / 1.55 = 1.42	2.37 / 1.79 = 1.32	2.36 / 1.71 = 1.38	2.13 / 1.60 = 1.33	1.36 ± 0.05
嗅囊长径 (mm) / 短径 (mm) Olfactory sac length / width	2.20 / 1.31 = 1.68	2.37 / 1.71 = 1.39	2.36 / 1.60 = 1.48	2.13 / 1.32 = 1.61	1.54 ± 0.13
嗅板数 Number of olfactory lamellae	22	24	24	22	23 ± 1

大, 舌状突起越发达。无次级嗅板。

2.2.3 嗅上皮超微结构 嗅板表面超微结构包括纤毛、感觉纤毛、微绒毛、微脊和嗅孔。

非感觉纤毛 (non-sensory cilia): 由非感觉细胞生出, 纤毛长 3 ~ 8 μm , 直径约 0.1 μm , 连续分布在嗅板各个部位, 嗅板中部与远离嗅轴的端部非感觉纤毛较致密 (图版 I: 4), 但在近嗅轴处则较少 (图版 I: 5), 此处裸露的表皮多褶皱, 其上分布很多细微小孔 (图版 I: 6)。在嗅轴上非感觉纤毛呈网状分布 (图版 I: 7), 大约占嗅轴上表皮面积的一半。

感觉纤毛 (sensory cilia): 纤毛感觉细胞为两极神经元, 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节 (图版 I: 8), 感觉纤毛 (图版 I: 8) 从嗅节伸出, 成为嗅节表面的突起, 感觉纤毛较短小, 锥状, 一般在 0.5 μm 左右。一个嗅节通常有 3 ~ 5 根感觉纤毛。感觉纤毛主要集中在嗅板和嗅轴表面非感觉纤毛较稀疏的地方 (图版 I: 8)。

微绒毛 (microvillus): 亦属感觉细胞, 与感觉纤毛差异很大, 由嗅节伸出的微绒毛较感觉纤毛弱小且短 (图版 I: 8), 另外微绒毛着生的嗅节在扫描电镜下观察不到。多斑岭鳅嗅囊上的微绒毛数量多, 一般分布在非感觉纤毛下, 前后两端嗅板上的微绒毛数量相对较少 (图版 I: 9)。

嗅孔 (pit): 嗅孔是黏液细胞在嗅囊上分泌黏液的开口 (图版 I: 8), 分布不均, 2 000 倍电镜下, 中间嗅板上的嗅孔 50 ~ 66 个, 嗅囊前、后处的嗅板嗅孔分别为 43 ~ 47、45 ~ 55 个。同一嗅板上 2 000 倍电镜下, 靠近嗅轴处 22 ~ 26 个, 中间部位 15 ~ 18 个, 舌状突部位 16 ~ 18 个, 可见靠近嗅轴处的嗅孔最多 (图版 I: 5)。

裸露区 (bare region) 和非裸露区 (non-bare region): 嗅板裸露区 (图版 I: 7) 面积很小, 裸露区只分布在嗅板边缘和近嗅轴处。嗅轴裸露区和非裸露区 (图版 I: 7) 边界清晰, 非感觉纤毛和微绒毛主要分布在嗅轴非裸露区的凹槽里 (图版 I: 10); 嗅轴裸露区面积较大, 约占嗅轴上表皮面积的一半。

微脊 (microridges): 微脊出现在嗅轴上, 位于嗅轴裸露区。嗅轴裸露区上皮被一系列连续的微脊切割成多边形 (图版 I: 11), 多边形内具有许多隆起与小孔 (图版 I: 12)。

3 讨论

3.1 嗅囊的形态结构

不同鱼类嗅囊的形态结构变化很大, Yamamoto (1982) 曾将真骨鱼类的嗅囊分为 8 种类型 (图 1), 根据嗅板与嗅轴的排列形式及嗅板数目多少, 多斑岭鳅的嗅囊类型应为 G 型, 属于硬骨鱼类 8 种嗅板排列方式中较复杂的一种类型, 具有这种嗅板类型的鱼类嗅觉功能在

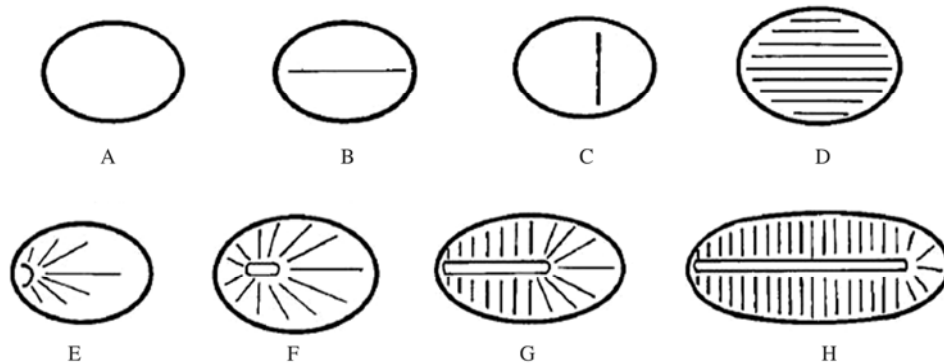


图 1 硬骨鱼类嗅囊的 8 种类型 (引自 Yamamoto 1982)

Fig. 1 Eight types of lamellae in the olfactory of teleosts (from Yamamoto 1982)

A. 无嗅板; B. 一块纵向嗅板; C. 一块横向嗅板; D. 一组纵向平行排列的嗅板; E. 嗅轴位于一端, 嗅板呈扇状排列; F. 嗅板辐射状排列在嗅轴周围; G. 嗅板横向或倾斜的对称排列于一长嗅轴两侧; H. 嗅板横向对称地排列于一很长嗅轴两侧。

A. No lamella; B. One longitudinal lamella; C. One transverse lamella; D. Longitudinal lamella; E. Lamellae arranged in a fan-shape; F. Lamellae radiating in all directions from a raphe; G. Lamellae arranged transversely or obliquely to an elongate raphe; H. Numerous lamellae mostly arranged transversely to very long raphe.

其生命活动中往往发挥着重要作用 (Yamamoto 1982)。嗅囊内初级嗅板的形状有桨状、钩状、卜状等, 其中卜状亚型舌状突最为发达 (陈星玉 1988)。多斑岭鳅的初级嗅板具有一个发达的舌状突, 在形态上属卜状亚型。多斑岭鳅初

级嗅板的数目在 22~24 (单侧 11~12) 之间, 同亲缘关系相对较近的达里湖高原鳅 (*Triplophysa dalaica*) (Waryani et al. 2013b)、北鳅 (*Lefua costata*) (白音等 1990)、泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*) (白音等 1990)

表 2 多斑岭鳅与鲤形目鱼类嗅板数目比较

Table 2 Comparison of olfactory lamellae of *Oreonectes polystigmus* and other fish from Cypriniformes

物种 Species	嗅轴每侧嗅板数目 Number of olfactory lamellae on one side of raphe	初级嗅板形态 Morphology of primary lamellae	生境 Habitat	数据来源 Data source
多斑岭鳅 <i>Oreonectes polystigmus</i>	11~12	卜状亚型 “卜”-like sub-pattern	洞穴地下水体 Subterranean water	本文
叉背金线鲃 <i>Sinocyclocheilus furcodrsalis</i>	14	卜状亚型 “卜”-like sub-pattern	洞穴地下水体 Subterranean water	Waryani et al. 2013a
季氏金线鲃 <i>S. jii</i>	12~14	卜状亚型 “卜”-like sub-pattern	洞穴地下水体 Subterranean water	Waryani et al. 2013a
无眼金线鲃 <i>S. anophthalmus</i>	15	卜状亚型 “卜”-like sub-pattern	洞穴地下水体 Subterranean water	赵亚辉等 2009
达里湖高原鳅 <i>Triplophysa dalaica</i>	10	卜状亚型 “卜”-like sub-pattern	湖泊、河流 Lack and river	Waryani et al. 2013b
北鳅 <i>Lefua costata</i>	6~9	桨状亚型 Oar-like sub-pattern	溪流等 Stream	白音等 1990
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	5~8	钩状亚型 Hook-like sub-pattern	溪流等 Stream	白音等 1990

相比(表 2), 其嗅板数目较多。多斑岭鳅的初级嗅板数目与同为洞穴生活的金线鲃属鱼类 (Waryani et al. 2013a) 初级嗅板数目相当。初级嗅板数目虽然与物种类群有关, 但仍能间接反映出其与生活环境间的关系。洞穴种类比同属或近缘属的地表种类初级嗅板数目为多, 可能与较多嗅板可提供更大嗅上皮表面积有关, 从而可更好地感受外界化学信号的刺激。

Yamamoto (1982) 根据日本的 100 多种硬骨鱼类嗅囊上皮超微结构研究, 将感觉上皮和非感觉上皮在嗅板表面的分布情况分为四种类型。一般来讲, 嗅板边缘均为非感觉区, 但是嗅板内侧感觉区的排布形式为 I 型: 连续分布; II 型: 间断分布; III 型: 网状分布; IV 型: 斑块分布。I 和 II 型被认为是具有非常强的嗅觉能力的鱼类, III 和 IV 型为主要依靠视觉器官摄食的鱼类。多斑岭鳅嗅板上表皮感觉区和非感觉区的分布情况属于 I 型 (图版 I: 13)。

嗅囊长径和眼径的比值, 可一定程度上反映鱼类对嗅觉器官的依赖程度, 嗅囊长径和眼径比值小于 1 的种类, 一般视作“视觉”鱼类, 而该比值大于 1 的种类, 则视作“嗅觉”鱼类 (孟庆闻等 1981, 陈星玉 1988, 白音等 1990)。多斑岭鳅的嗅囊长径与眼径的比值平均为 1.36, 应属于较典型的“嗅觉”鱼类。这与多斑岭鳅生活在洞穴环境, 捕食等日常活动主要依靠嗅觉是相关联的。

3.2 嗅囊的组织结构和嗅觉上皮超微结构

Teichmann (1959) 通过水流染色的方法证实了水流通过前后鼻孔进出嗅囊的速度是非常快的, 并认为, 运动纤毛显然有激动水流的作用, 但也许更有利于使水流从嗅板间快速流过。推测多斑岭鳅的嗅板表面大量运动纤毛的存在可能也有激动水流、增加进出嗅囊水流的作用。

纤毛感觉细胞是最重要的嗅觉细胞。感觉纤毛在多斑岭鳅嗅上皮上有一定数量, 比较容易观察到; 而对地表生活的达里湖高原鳅嗅上皮进行观察, 却很难发现感觉纤毛 (Waryani et al. 2013b)。这是揭示多斑岭鳅嗅觉相对发达的

又一证据, 是其在洞穴极端黑暗环境下, 弥补视觉缺陷的一种演化适应。

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 (Zielinski et al. 1988)。微绒毛感觉细胞主要感受氨基酸和核苷酸, 纤毛感觉细胞主要感受氨基酸和胆汁盐 (Hansen et al. 2005)。

一般认为嗅孔是黏液细胞在嗅囊上表皮的分泌通道 (Bandhyopadhyay et al. 1998)。黏液细胞呈杯状, 也称杯状细胞。有些鱼类的黏液细胞数量较少, 有些则较多。鱼类嗅板中的黏液细胞多存在于非感觉区 (Yamamoto 1982, 王艺磊等 1995), 但也有一些鱼类的黏液细胞在整个嗅囊上皮中均有分布, 如斑鲴 (*Ictalurus punctatus*) (Caprio 1978), 只存在嗅轴表面上 (Olsén 1993)。

多斑岭鳅嗅囊上嗅孔数目较多, 特别是在嗅轴上分布嗅孔较多。多斑岭鳅生活的地下河环境多变, 湍急的水流可能会损伤嗅囊, 特别是裸露区容易受到机械损伤, 因此推测需要足够的黏液细胞分泌黏液来加以保护。

嗅轴处正是嗅囊中水流回流的区域, 为感受水中气味的重要位置, 多斑岭鳅嗅轴裸露区上皮被一系列的微脊切割成多边形。微脊是上皮细胞在游离面相互连结形成的 (王艺磊等 1995, Bandhyopadhyay et al. 1998)。而在地表种达里湖高原鳅却没有微脊 (Waryani et al. 2013b)。多斑岭鳅微脊的形成, 推测与洞穴生活的习性有密切关系。

3.3 水动机制

目前鱼类嗅觉器官气味采样的动力学机制有四种: (1) 嗅上皮纤毛运动机制, 即依靠嗅板表面纤毛有节奏的摆动, 产生压力, 使水流动; (2) 嗅觉附囊泵运动机制, 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;

(3) 鼻吸运动机制; (4) 嗅腔灌流运动机制, 即依靠鱼向前的快速游动引起水流通过嗅囊等动力学方式 (刘东等 2005)。也有采用组合型策略加强气味采样的 (符浩 2013)。多斑岭鳅

嗅板上皮的运动纤毛十分致密, 嗅囊应是依靠这种纤毛有节奏的摆动, 使外部水流进入嗅囊, 其水动力机制应属嗅上皮纤毛运动机制。

参 考 文 献

- Bandhyopadhyay S K, Datta N C. 1998. Surface ultrastructure of the olfactory rosette of an air-breathing catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). *Journal of Biosciences*, 23(5): 617–622.
- Caprio J. 1978. Scanning electron microscopy of the channel catfish olfactory lamellae. *Tissue and Cell*, 10(1): 1–9.
- Du L N, Chen X Y, Yang J X. 2008. A review of the Nemacheilinae genus *Oreonectes* Günther with descriptions of two new species (Teleostei: Balitoridae). *Zootaxa*, 1729: 23–36.
- Hansen A, Rolen S H, Anderson K, et al. 2005. Olfactory receptor neurons in fish: structural, molecular and functional correlates. *Chemical Senses*, 30(Suppl 1): i311.
- Olsén K H. 1993. Development of the olfactory organ of the Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* (L.) (Teleostei, Salmonidae). *Canadian Journal of Zoology*, 71(10): 1973–1984.
- Teichmann H. 1959. Über die leistung des geruchssinnes beim aal [*Anguilla anguilla* (L.)]. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 42(3): 206–254.
- Waryani B, Dai R, Zhao Y, et al. 2013b. Surface ultrastructure of the olfactory epithelium of loach fish, *Triplophysa dalaica* (Kessler, 1876) (Cypriniformes: Balitoridae: Nemacheilinae). *Italian Journal of Zoology*, 80(2): 195–203.
- Waryani B, Zhao Y H, Zhang C G, et al. 2013a. Anatomical studies of the olfactory epithelium of two cave fishes *Sinocyclocheilus jii* and *S. furcodorsalis* (Cypriniformes: Cyprinidae) from China. *Pakistan Journal of Zoology*, 45(4): 1091–1101.
- Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts//Hara T J. *Chemoreception in Fishes*. Amsterdam: Elsevier, 39–59.
- Zielinski B, Hara T J. 1988. Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) embryos. *Journal of Comparative Neurology*, 271(2): 300–311.
- 敖磊. 2002. 南方鲇嗅觉和视觉器官结构及发育的研究. 重庆: 西南师范大学硕士学位论文.
- 白音, 吉格米德. 1990. 内蒙古鳅科部分鱼类嗅觉器官的比较解剖. 内蒙古师大学报: 自然科学汉文版, (2): 58–62.
- 陈星玉. 1988. 中国鲤科鱼类嗅觉器官的研究. *动物分类学报*, 13(2): 182–194.
- 符浩. 2013. 鲈形目和合鳃目几种鱼嗅觉器官形态学研究. 海口: 海南大学硕士学位论文.
- 姜希泉. 1997. 部分鲇形目鱼类嗅觉器官的研究. *重庆师范学院学报: 自然科学版*, 14(4): 53–59.
- 姜希泉. 1998. 鱼类嗅觉器官形态结构研究概要. *重庆师专学报*, (2): 18–20.
- 李加儿, 曹守花, 区又君, 等. 2014. 鲮嗅囊的组织形态结构观察及功能探讨. *动物学杂志*, 49(3): 399–406.
- 刘东, 张振玲, 赵亚辉, 等. 2005. 鱼类嗅觉器官的形态与生理研究进展. *动物学杂志*, 40(6): 122–128.
- 孟庆闻, 殷名称. 1981. 鲨类嗅觉器官的研究//张志强, 中国鱼类学会. *鱼类学论文集: 第二集*. 北京: 科学出版社, 1–24.
- 王艺磊, 张子平, 郑微云. 1994. 黑鲷嗅上皮的超微结构. *台湾海峡*, 13(2): 129–132.
- 王艺磊, 郑微云, 张子平. 1995. 牙鲆嗅上皮超微结构研究. *热带海洋*, 14(1): 77–81.
- 赵亚辉, 张春光. 2006. 洞穴鱼类: 概念、多样性及研究进展. *生物多样性*, 14(5): 451–460.
- 赵亚辉, 张春光. 2009. 中国特有金线鲃属鱼类——物种多样性、洞穴适应、系统演化和动物地理. 北京: 科学出版社, 29.

图版说明

多斑岭鳅嗅觉器官

1. 吻部；2. 撕开鼻孔的嗅囊；3. 嗅囊，同时指示了图 4 ~ 13 在嗅囊上的观察位置；4. 中部嗅板；5. 中部嗅板；6. 图 5 放大图；7. 嗅轴裸露区域非裸露区；8. 嗅板中部；9. 舌状突；10. 嗅轴中部；11 ~ 12. 嗅轴；13. 嗅板上表皮的感觉区域非感觉区分布。

Explanation of Plate

Olfactory sac of *Oreonectes polystigmus*

1. Snout; 2. The tear nostril of olfactory; 3. Olfactory sac and the observation site of Fig. 4 - 13 on the olfactory sac; 4. Middle part of olfactory lamellae; 5. Middle part of olfactory lamellae; 6. Enlarged Fig. 5; 7. Bare and non-bare regions on the lamella; 8. Middle part of olfactory lamellae; 9. Tongue-like structure; 10. Middle part of raphe; 11 - 12. Raphe; 13. Distribution of the sensory and non-sensory epithelium on the lamellae.

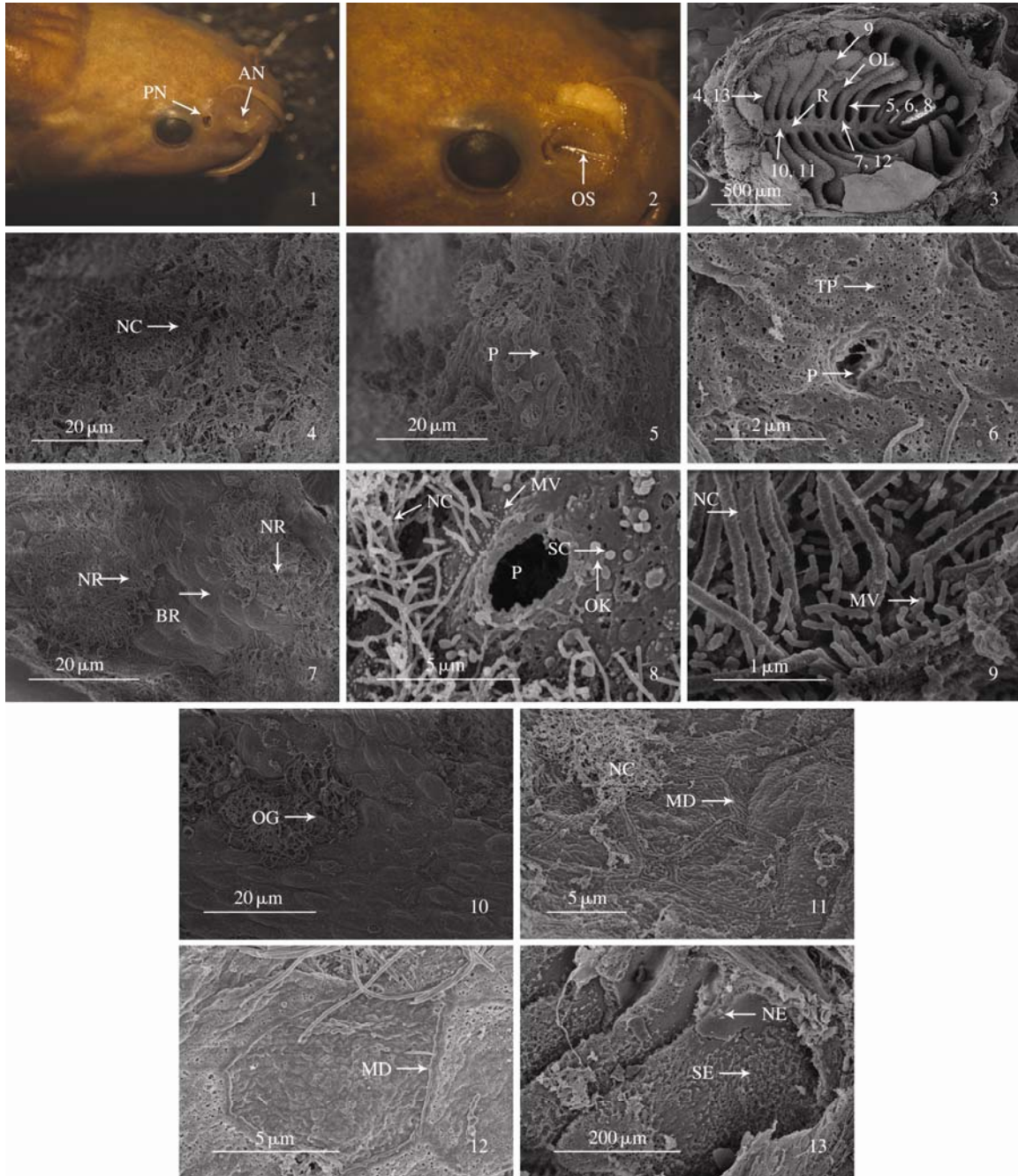
AN. 前鼻孔；BR. 裸露区；MD. 微脊；MV. 微绒毛；NC. 非感觉纤毛；NE. 非感觉区；NR. 非裸露区；OG. 嗅轴凹槽；OK. 嗅节；OL. 嗅板；OS. 嗅囊；P. 嗅孔；PN. 后鼻孔；R. 嗅轴；SC. 感觉纤毛；SE. 感觉区；TP. 小孔。

AN. Anterior nostril; BR. Bare region; MD. Microridges; MV. Microvillus; NC. Non-sensory cilia; NE. The sensory epithelium; NR. Non-bare region; OG. Olfactory groove; OK. Olfactory knob; OL. Olfactory lamella; OS. Olfactory sac; P. Pit; PN. Posterior nostril; R. Raphe; SC. Sensory cilia; SE. Non-sensory epithelium; TP. Tiny pores.

黄金清等: 多斑岭鳅嗅觉器官表面超微结构及其形态适应

图版 I

HUANG Jin-Qing *et al.*: Surface Ultrastructure of the Olfactory Epithelium and Morphological Adaptation of a Cave-dwelling Loach, *Oreonectes polystigmus* Plate I



图版说明见文后