

# 暗纹东方鲀侧线系统早期形态和生长发育

宋丽姿 宋佳坤\* 王晓杰

(上海海洋大学海洋生物系统与神经科学研究所 上海 201306)

**摘要:**通过光镜和扫描电镜对暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*) 的侧线系统进行形态学及组织学的研究。研究结果首次揭示了暗纹东方鲀侧线系统除了主侧线外还包括辅助侧线和辅助神经丘。主侧线分布主要包括眶上线、眶下线、耳后侧线、下颌线、前鳃盖线、上颞线、背侧线、腹侧线。辅助侧线和辅助神经丘分布主要包括口部辅助侧线、眶下辅助侧线、下颌前辅助侧线、下颌后辅助侧线、眶上后辅助侧线、上颞腹辅助神经丘、上颞背辅助神经丘、前鳃盖后辅助神经丘、背部辅助神经丘、尾部辅助神经丘。暗纹东方鲀侧线器官为接受机械刺激的神丘,数目上千,神经丘分布在体表的凹槽里,且位于高低不同突起顶端。神经丘由套细胞、支持细胞和感觉毛细胞组成。感觉毛细胞呈圆形排列,并且每个细胞的游离面均有一根动纤毛和几十根静纤毛。据本研究对暗纹东方鲀侧线分布特征和神经丘的生长特征等的观察结果,认为尽管暗纹东方鲀侧线系统没有如其他真骨鱼类的管道系统,但是依然具有两套不同生理机能的机械感受系统,符合“七管模式”的主侧线神经丘与管道神经丘同源,而辅助侧线和辅助神经丘才是真正的表面神经丘。

**关键词:**暗纹东方鲀;侧线系统;管道神经丘;表面神经丘;辅助神经丘

**中图分类号:**Q954 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2010)06-19-11

## A Postembryonic Study on the Morphological and Growth Pattern of the Lateral Line System in the Pufferfish *Takifugu obscurus*

SONG Li-Zi SONG Jia-Kun\* WANG Xiao-Jie

(Institute for Marine Biosystem and Neurosciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** By using light and scanning electron microscopy, unique characteristics in the morphology, histology, and growth patterns of the lateral line system was observed in the Pufferfish, *Takifugu obscurus*. The lateral line system of *T. obscurus* is consisted of the main lines and accessory lines (and accessory neuromasts). The former includes supraorbital, infraorbital, postotic, mandibular, preopercular, and supratemporal lines on the head, and dorsal, and ventral trunk lines on the body. The later includes rostral accessory, infraorbital accessory, mandibular accessory, posteriodorsal mandibular accessory, and posterodorsal supraorbital accessory lines, and ventral supratemporal accessory, dorsal supratemporal accessory, posterior preopercular accessory, trunk accessory and caudal accessory neuromasts. There are over one thousand neuromasts, the mechanoreceptive organs, in the lateral line system of *T. obscurus*. They are uniquely located at the top of the individual tubercle, and distribute in the superficial grooves which are arranged according to the above topographic line patterns. Each of the neuromast consists of sensory hair cells, supporting cells and surrounded by mental cells. Sensory

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30970365),上海市重点学科建设项目(No. S30701);

\* 通讯作者, E-mail: jksong@umc.edu;

第一作者介绍 宋丽姿,女,硕士研究生;研究方向:鱼类神经生物学;E-mail: lizi-baobao@163.com。

收稿日期:2010-06-21,修回日期:2010-09-07

hair cells stay in circular at the centre of the neuromast. Each of them has one kinocilium and dozens of stereocilia on the top. Even though there is no real canal system in the *T. obscurus*, the patterns of the line distribution and the growth of neuromasts that indicate that the lateral line system in the *T. obscurus* still have two mechanoreceptive systems such as in other teleoste fishes. The neuromasts in the main lines may be homologues of the canal neuromasts and the neuromasts in the accessory lateral line and accessory neuromasts may be the real superficial neuromasts.

**Key words:** *Takifugu obscurus*; Lateral line system; Canal neuromast; Superficial neuromast; Accessory neuromast

侧线系统是无羊膜脊椎动物特有的感觉器官,它包括接受机械刺激的神经丘和电感受器官即壶腹器官<sup>[1-2]</sup>。神经丘广泛分布于鱼体,通常呈线形排列于眼部的上侧和下侧,鳃盖前沿,以及上下颌,并向鱼体后部延伸构成了主要的躯干部侧线<sup>[3-4]</sup>。神经丘包括表面神经丘和管道神经丘,前者直接分布于鱼体表面,后者则位于皮下充满液体的管道中,并通过一些小孔与外界水环境相通,由感觉细胞、支持细胞和套细胞组成<sup>[5]</sup>。对神经丘的研究始于17世纪Stenonis对侧线管道的观察,直到1884年神经丘正式定名并沿用至今<sup>[6]</sup>。此后,学者们对侧线器官的结构功能和神经支配等展开了较为细致的研究。其中国外学者对侧线系统的研究已经较为深入<sup>[7-12]</sup>,而国内相关研究较少<sup>[13-15]</sup>。

研究表明,鱼类侧线形态多样化可能与其发育和体型有关,也可能是鱼类适应不同生活环境的结果<sup>[3,16]</sup>。从系统发生学来讲,鱼类侧线系统的总体形态学对于物种进化水平的描述具有重要作用,然而,由于目前关于鱼类侧线系统形态的资料很少,也就很难利用侧线系统进行系统发生研究<sup>[17]</sup>。鲀形目鱼类由于其相对简单的侧线系统一直以来未能引起科学家们的注意,目前只有少数文章报道<sup>[18-19]</sup>。

暗纹东方鲀(*Takifugu obscurus*)隶属于鲀形目四齿鲀科东方鲀属。在我国主要分布于渤海、东海、黄海及通海的江河中下游,为近海与河川底栖鱼类,具生殖洄游习性。暗纹东方鲀是一种经济价值较高的名贵水产品,野生种所含剧毒的河鲀毒素(tetrodotoxin, TTX)具有极高的医疗价值,因此对于暗纹东方鲀的研究大部分都围绕于此<sup>[20-22]</sup>,而对其侧线器官的分布

及组织形态学特征的研究还未见报道。因此,本文主要从形态学和组织学角度,应用光镜和扫描电镜技术对暗纹东方鲀侧线器官的分布和结构开展研究,为了解侧线系统的个体发育模式提供依据;并为应用侧线形态特征研究鲀形目以及鱼类系统进化提供参考资料。

## 1 材料与方法

**1.1 材料** 暗纹东方鲀实验鱼受精卵于2009年5月采自上海水产研究所苗种技术中心,带回实验室,在循环淡水水体中孵化、养殖,水温控制在22~25℃左右,定期换水和吸污,保持良好的水质环境,所投饲料为粉末状配合饲料。  
**1.2 方法** 实验中,在幼体阶段定期将实验鱼用MS-222麻醉后固定,其中60尾用4%多聚甲醛(pH 7.4)固定(根据鱼体体长每15尾作为一组),用于染色观察侧线分布和神经丘数目;2尾用2.5%戊二醛(pH 7.2)固定,体长分别为11.33 cm、12.17 cm,用于扫描电镜观察;3尾用Bouin氏液固定,24 h后转入70%酒精中保存,体长分别为3.81 cm、8.86 cm、12.17 cm,用于石蜡切片。

实验鱼经蒸馏水冲洗,然后用亚甲基蓝和苏丹黑染色,使用OLYMPUS SZ61体视解剖镜(OLYMPUS LG-PS2光源)(放大倍数为0.67×至4.5×)观察样本的侧线系统,拍照记录头部及身体各部的侧线器官分布情况和神经丘数目。每一组鱼体数目为15尾,所有实验数据用平均值±标准误(Mean±SE)表示;用单因素方差分析方法和Tukey多重比较对组间数据进行差异显著性分析,以 $P < 0.05$ 为差异显著标准。统计分析使用SPSS软件进行。

切取实验鱼眼睛周围和躯干背侧部有侧线器官的皮肤,制成厚度为  $5\ \mu\text{m}$  的石蜡组织切片, H. E 染色。Carl Zeiss SteREO Discovery. V12 体视显微镜观察,并拍照记录侧线器官的形态结构。

在 OLYMPUS SZ61 体视解剖镜下切取实验鱼头部和躯干部有侧线器官的皮肤, 0.1% PBS 缓冲液置换固定液 3 次, 每次 15 min, 锇酸处理样品 2 h, 0.1% PBS 缓冲液清洗 3 次, 每次 15 min, 梯度 (30%、40%、50%、60%、70%、80%、90%、90%、95%、100%) 酒精脱水, 每个梯度酒精脱水 3 次, 每次 15 min, 然后送往中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所及中国科学院有机化学研究所进行临界点干燥和喷金, 电镜 (JEOL JSM-6390LV) 观察拍照。

## 2 结 果

### 2.1 暗纹东方鲀侧线分布

观察发现,暗纹东方鲀侧线系统发育过程中,当侧线凹槽较明显 [鱼体平均体长为  $(9.55 \pm 0.09)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ )] 时,主侧线和辅助侧线系统大体上都是呈左右对称形式分布,包括头部、耳颞部和躯干部侧线。主侧线在头部分成眶上线、眶下线、耳后侧线、下颌线、前鳃盖线等 5 支;耳颞部侧线主要为上颞线;躯干部侧线主要分成背侧线和腹侧线 (图版 I:1)。

眶上线始于眼后背方,从耳后侧线和眶下线交界处分出,向前延伸至鼻侧,弯向背面;眶下线始于眶上线和耳后侧线交界处,向眼的前腹侧延伸,在背面鼻侧与眶上线相接;耳后侧线位于头后方,后端与上颞线相连,前端于眶上线、眶下线相接;下颌线位于下颌后方,从大约与嘴角齐平处开始,弯向腹面,延伸至体纵轴方向,与前鳃盖线的一支交接;前鳃盖线共分两支,其中位于腹面的一支始于下颌线与下颌辅助线交界处,向后延伸至大约胸鳍处,弯向鱼体腹面中央,另外一支始于眶下线,向腹面延伸,不与另一支交接;上颞线始于耳后侧线与背侧线交接处,向背面中央延伸,略倾向于后方,左右两侧的上颞线不相接;背侧线始于耳后侧线于

上颞线交接处向后延伸至尾鳍;腹侧线位于鱼体腹面,始于胸鳍后方,向后延伸至尾鳍 (图版 I:1~4)。

除此之外,暗纹东方鲀体表还有辅助侧线和辅助神经丘 (图版 II:1, 2)。辅助侧线和辅助神经丘分布主要包括:口部辅助侧线、眶下辅助侧线、下颌前辅助侧线、下颌后辅助神经丘、眶上后辅助侧线、上颞腹辅助神经丘、上颞背辅助神经丘、前鳃盖后辅助神经丘、背部辅助神经丘、尾部辅助神经丘 (图版 I:1)。辅助侧线和辅助神经丘或多或少分布于鱼体表面,同样具有侧线凹槽,辅助侧线大都与主侧线有一定角度,背部的辅助侧线几乎与背侧线垂直。

### 2.2 侧线系统生长特征

暗纹东方鲀的侧线感受器为神经丘,终身存在于皮肤表面,数量多,间隔较小,经亚甲基蓝和苏丹黑染色后,在体视显微镜下观察可见皮肤表面具有明显的凹槽,在凹槽内有一些染色较深的长圆柱形突起,神经丘就位于这些突起的顶端。

幼体阶段暗纹东方鲀主侧线内神经丘数目随着体长的增加而不断增加 (图 1),但是单位体长神经丘数目却在短暂增加后趋于减少 (图 2)。用单因素方差分析方法和 Tukey 多重比较对组间数据进行差异显著性分析,以  $P < 0.05$  为差异显著标准,经统计分析后发现在鱼体平均体长达到  $(3.96 \pm 0.11)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ ) 之前,单位体长主侧线内神经丘数目不断增加,而在之后直到鱼体平均体长  $(9.55 \pm 0.09)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ ) 时,单位体长主侧线内神经丘的数目则显著降低。其中,主要侧线的每一分支神经丘个数也是随体长不断增长,如右背侧线分别在鱼体平均体长为  $(3.19 \pm 0.05)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ ) 和  $(9.55 \pm 0.09)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ ) 时,神经丘个数分别为  $(43.00 \pm 1.30)$  个和  $(137.00 \pm 1.88)$  个,每条辅助侧线神经丘个数随鱼体体长的增加也有所增加,但是并不如主要侧线增加的明显,如右下颌辅助侧线在鱼体平均体长为  $(3.19 \pm 0.05)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ ) 和  $(9.55 \pm 0.09)\ \text{cm}$  ( $n = 15$ ) 时,神经丘个数分别为  $(7.00 \pm 1.12)$  个和  $(10.00 \pm 0.83)$  个。

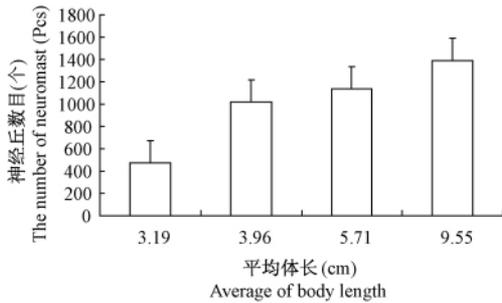


图 1 不同体长暗纹东方鲀神经丘数目 (每组鱼的个体数为 15)

Fig. 1 The number of neuromast in *Takifugu obscurus* with different body length

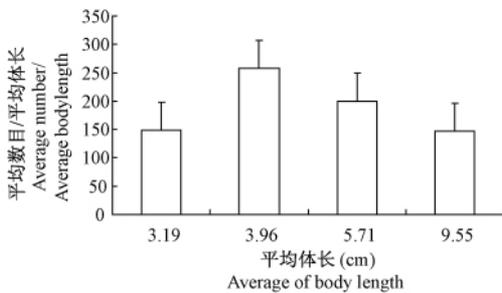


图 2 不同体长暗纹东方鲀单位体长神经丘数量的变化 (每组鱼的个体数为 15)

Fig. 2 The change of the number of neuromast with unit length in *Takifugu obscurus* with different body length

实验中观察发现鱼体体长较短、表皮较薄时 (大约在体长为 1.5 cm 之前), 侧线凹槽并不明显, 甚至观察不到有侧线凹槽的存在, 只见有神经丘较规则的排列在皮肤表面, 随着鱼体体长增加, 皮肤厚度也随之增加, 皮肤的上皮嵴在每个神经丘群的两侧增高, 使得看起来好像是神经丘在两脊之间下沉到上皮凹槽里。头部侧线凹槽出现时间较早, 在鱼体体长约为 2 cm 时可逐渐观察到头部侧线凹槽, 随着鱼体发育, 侧线凹槽越来越明显, 凹槽直径越来越大。

**2.3 神经丘的形态特征** 暗纹东方鲀神经丘位于侧线凹槽内的长圆柱形突起顶端上 (图版 II:3), 大多呈圆形 (图版 II:4), 也有的略成椭圆形。神经丘大小差异明显, 比较不同体长实验鱼的神经丘发现, 神经丘的大小与鱼体大小和表皮的厚度有关。鱼体越大, 表皮越厚, 侧线

凹陷越明显, 突起越高, 神经丘相对也越大。并且, 同一尾鱼体表神经丘大小也有很大差异, 通常在两个突起较高并且直径较大的神经丘之间会出现 2~4 个突起较小、直径较小、毛细胞数目较少的神经丘, 这些小的神经丘有的突起较小 (图版 II:5), 有的并没有坐落在突起上, 而直接位于凹槽内的上皮表面 (图版 II:6)。通过石蜡切片发现神经丘是由表皮下逐渐生长到表皮外的 (图版 III:1)。辅助神经丘形态结构与主侧线的神经丘相似, 大小不同, 也是坐落在长圆柱形的突起上, 突起大小不一、高低不平 (图版 II:1)。

暗纹东方鲀主要神经丘和辅助神经丘都是由套细胞、支持细胞和感觉细胞组成的 (图版 III:2~6)。从器官的纵切面观察, 套细胞形成神经丘的外侧缘, 通常细长, 从突起表皮的基层升起, 细胞核呈长条形, 细胞质延伸至神经丘顶部。支持细胞细长, 是器官的主要组成部分, 通常也是从基层升起, 细胞核呈椭圆形, 位于细胞的基部, 细胞质延伸至神经丘的顶端。感觉细胞分散于支持细胞的延伸之间, 细胞核呈椭圆形, 比其他细胞的细胞核略大。

扫描电镜下可见, 侧线凹槽内具有长圆柱形突起, 突起高低不同, 而在突起顶端的中央, 圆形神经丘略向下凹陷, 成束的感觉细胞的纤毛伸向器官外面, 每一根较长的动纤毛旁边都有几十根静纤毛 (图版 II:4~7)。整个神经丘感觉斑的直径在 8~24 μm 之间。躯干部刚长出皮肤表面的略呈椭圆形的神经丘, 其长轴与侧线凹槽平行。电镜下还发现, 辅助神经丘其在突起表皮上凹陷的程度比管道神经丘的更浅一些 (图版 II:4, 7), 而且辅助神经丘有退化现象, 而且, 退化的都是外观较大的神经丘 (图版 II:8)。

### 3 讨论

**3.1 暗纹东方鲀侧线分布及命名的特征** 暗纹东方鲀侧线分布与其他鲀形目鱼类大致相似<sup>[19]</sup>。尽管主侧线的学名主要参考 Webb<sup>[16]</sup>对鱼类侧线系统的命名, 但是鲀形目和鲛鲙鱼

科物种的侧线与其他具有侧线管道的鱼类具有很大不同<sup>[19]</sup>。本研究中侧线命名主要是依据侧线管的位置,鲀形目等鱼类神经丘均在体表,相关的神经丘在皮肤表面排列成线,而缺少起支持作用的封闭管道结构,这样就导致了在这些鱼类中眶下线与前鳃盖线相连接(图版 I:1A),而在其他具有侧线管的鱼类中这两个管道是分开的(如佛罗里达雀鲷 *Lepisosteus platyrhincus*)<sup>[8]</sup>。基于侧线分布在鱼体的位置,眶下线和前鳃盖线这个连接点后面的部分可以归于眶下线、前鳃盖线、耳侧线或者是耳后侧线<sup>[19]</sup>。而且,本研究中前鳃盖线与下颌线的分界也不明显,因为这两条侧线在皮肤表面是连接的(图版 I:1C)。由于眶下线、前鳃盖线及下颌线分别是被神经的下颌支、鳃盖分支和下颌支的次级分支支配,因此需要以神经分布作为主要研究方法,进一步确定暗纹东方鲀眶下线与前鳃盖线的分界以及前鳃盖线和下颌线的分界。

暗纹东方鲀侧线系统具有辅助侧线,本研究中辅助侧线的命名主要依据 Nakae 等<sup>[19]</sup>。正如 Coobs 等<sup>[3]</sup>的论述,硬骨鱼类辅线分布广泛,使得在同一种族中规范其命名有一定的困难,而区分辅助侧线也有一定的主观性<sup>[19]</sup>。鲀形目鱼类普遍存在辅助侧线和辅助神经丘<sup>[19]</sup>,如拟三刺鲀 (*Triacanthodes anomalus*),其他无封闭侧线管道的鱼类和两栖类,有的也具有辅助神经丘,如黑鲉 (*Lophiomus setigerus*)<sup>[19]</sup>、版纳鱼螈 (*Ichthyophis bannanica*)<sup>[23]</sup>。在辅助侧线和辅助神经丘的神经分布还未确定的情况下,只能以其位置来命名,其生理功能也未知。

**3.2 暗纹东方鲀侧线器官神经丘的特征** 神经丘包括表面神经丘和管道神经丘,表面神经丘直接分布于鱼体表面,多数管道神经丘完全装入真骨或软骨槽中,通过小孔与体表相连;有些管道神经丘位于皮肤表面,或仅陷入软骨凹槽未埋入管道,但其分布仍遵循大多数侧线管的“七管模式”<sup>[8]</sup>(眶上管、眶下管、颞管、颞上管、耳管、体侧线管和下颌管)。本研究发现,暗纹东方鲀神经丘通常比较小,有一个圆形的

轮廓。神经丘的存在方式可能是单个存在于皮肤表皮,或者是在小凹槽内的突起顶端,或者是薄鱼鳞边缘,或者是皮肤细长的脊上<sup>[24]</sup>。暗纹东方鲀成熟的神经丘位于皮肤表面或者侧线凹槽内的长圆柱形突起顶端。Nakae 等<sup>[19]</sup>认为鲀形目鱼类只有表面神经丘,且根据表面神经丘是否存在支持结构而分为两种:A 型神经丘和 B 型神经丘,其中 A 型神经丘呈三明治状,具有修饰结构,而 B 型神经丘无修饰结构,并且位于突起上。鲀形目鱼类神经丘大多属 B 型,而拟三刺鲀、黄鳍多棘鳞鲀 (*Sufflamen chrysopterum*) 和丝鳍粗单角鲀 (*Stephanolepis cirrhifer*) 既有 A 型神经丘也有 B 型神经丘,翻车鲀 (*Mola mola*) 则只有 A 型神经丘<sup>[19]</sup>。暗纹东方鲀属于四齿鲀科,本研究中观察到暗纹东方鲀神经丘在形态上与 Nakae 等<sup>[19]</sup>描述的四齿鲀科鱼类 B 型表面神经丘相似,其特点是没有支持结构,具有相对较高的突起。

暗纹东方鲀主侧线神经丘虽然只是位于侧线凹槽内,并未埋入管道中,但是其分布基本符合其他鱼类管道神经丘的“七管模式”<sup>[24]</sup>,而且辅助侧线和辅助神经丘的分布也与有些鱼类表面神经丘的分布相似,如佛罗里达雀鲷<sup>[8]</sup>。暗纹东方鲀没有闭合的侧线管道,其所有的神经丘均在皮肤表面,主侧线和辅助侧线的神经丘在电镜下观察没有显著差异,但是在电镜下发现主侧线的神经丘在突起顶端的凹陷程度比辅助神经丘的更深。不能排除在侧线进化过程中,闭合侧线管的消失可能导致管道神经丘也发生了一定的形态变化,但是其生理功能是否发生变化目前还不清楚。对斑马鱼 (*Danio rerio*) 胚胎侧线发育的观察发现,神经丘分别由两个迁移原基发育而来,第一原基首先迁移,放下初级神经丘,随后第二原基开始迁移,同时初级神经丘间细胞开始沿鱼体纵轴方向分化、集群形成次级神经丘,而第二原基的神经丘沿鱼体背腹轴迁移、分化<sup>[25]</sup>。暗纹东方鲀主侧线的两个较大的神经丘间会出现几个较小的神经丘,并且大部分辅助侧线和辅助神经丘都与主侧线有一定角度,特别是背部辅助侧线,几乎与背侧线垂

直。基于以上特征推测暗纹东方鲀侧线系统可能具有两套不同生理机能的机械感受系统,符合“七管模式”的主侧线内神经丘与管道神经丘同源,而辅助侧线内神经丘和辅助神经丘才是真正的表面神经丘。这需要以神经分布、神经发育和神经电生理等研究方法,进一步验证我们的推测。

与湖沼型鱼类类似<sup>[26]</sup>,暗纹东方鲀具有大量的神经丘,而且随着其体长的不断增加神经丘的数目也不断增加,目前不能确定其最终数目。与其他鲀形目鱼类如拟三刺鲀(134个)、黑点箱鲀(*Ostracion immaculatus*)(126个)、翻车鲀(155个)<sup>[19]</sup>相比,暗纹东方鲀神经丘的数目显然要多得多[平均体长为(9.55 ± 0.09) cm时约为1390个]。

本研究发现,暗纹东方鲀侧线系统的神经丘位于皮肤表面或者是开放的凹槽里的突起顶端,而没有闭合的管道结构。通过对鲀形目鱼类侧线系统(包括头部和躯干部)的观察研究发现,鲀形目鱼类的神经丘都位于皮肤表面,而缺乏闭合的管道结构<sup>[18-19]</sup>。事实上,封闭侧线管道的缺失现象在很多硬骨鱼类中也有报道<sup>[3]</sup>。那么侧线管道为什么会消失,又是如何消失的?侧线模式的微小变异主要与体形、生活环境和摄食行为相关,而侧线模式和感受器类型的大范围变异使得侧线系统能够反映系统发生的关系<sup>[27]</sup>。每一种侧线感受器都有其不同的系统发生史,神经丘出现在无羊膜动物所有副鳍亚纲生活史的一些时期(除了八目鳗类鱼)<sup>[4]</sup>,大多数无羊膜动物都拥有至少两种神经丘。最早的脊椎动物的神经丘显然是被覆盖在一系列的管道里,在后来的发展史上,其特征是消失的管道被神经丘排列成的侧线所取代,甚至有的丧失了所有的管道<sup>[4]</sup>。如今实验已证实,许多生活在流动或汹涌水中的鱼类或者是快速游泳的鱼类,倾向于侧线管的延长或者是侧线管的特殊化(侧线管分支甚至再分支),但是表面神经丘会退化;相对的,生活于静水中、游泳速度较慢或者行为懒惰的鱼类,侧线管道会退化,而表面神经丘数目会增加(有时甚

至会达到几千)<sup>[26]</sup>。南美肺鱼(*Lepidosiren* spp.)、硬骨鱼的仔鱼阶段、洞穴鱼类、虾虎鱼类等证明了不活跃的以及间歇性游动的鱼类侧线管道大部分都已退化,有的甚至完全退化<sup>[26]</sup>。鲀形目鱼类(例如本研究中的暗纹东方鲀),游泳速度相对缓慢,神经丘位于皮肤表面更适应这种运动模式,这可能是暗纹东方鲀管道神经丘表面化的主要原因。

同时,鲀形目鱼类中管道的缺失也可能与头部骨骼结构以及触觉、视觉和听觉凹槽的缺失有关<sup>[18]</sup>。在晚白垩纪时期鲀形目鱼类原始化石中,眶下和下颚的感觉管道仍然是可以辨认的<sup>[28]</sup>,这也表明鲀形目鱼类最初在眶下侧线和下颚侧线中是具有侧线管道的。鲀形目鱼类化石中的眶下颊部区域比较浅<sup>[18]</sup>,可能是为了适应进化需要,其在深度上从浅变到深凹,产生了一种相对自由变化的眶下侧线排列模式。本研究对于暗纹东方鲀侧线的整个发育过程的观察中未发现封闭管道的出现。

研究中还发现,皮肤表面有退化的辅助神经丘,这些退化的器官个体相对较大,感觉毛细胞上的纤毛已脱落,同时皮肤表面也会不断生出新的神经丘。已有研究表明,神经丘的感觉毛细胞与哺乳动物内耳毛细胞惊人的相似<sup>[7,27]</sup>。幼儿如果青霉素等使用过量或使用不当可能会使内耳毛细胞上的纤毛脱落,进而导致失聪,因此对于鱼内耳和侧线毛细胞的再生机制研究,有可能开发出新技术来医治人类的失聪<sup>[29]</sup>。

## 参 考 文 献

- [1] Bodanick D, Northcutt G R. Electrorception in lampreys: evidence that the earliest vertebrates were electroreceptive. *Science*, 1981, 212: 465 - 467.
- [2] Melissa A G. Lateral line receptors: where do they come from developmentally and where is out research going? *Brain, Behavior and Evolution*, 2004, 64: 163 - 181.
- [3] Coombs S, Janssen J, Webb J F. diversity of lateral line systems: Evolutionary and functional considerations // Atema J, Fay R R, Popper A N, et al. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York: Springer, 1988, 553 - 593.
- [4] Northcutt R G. The phylogenetic distribution and

- innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines // Coombs S, Corner P, Münz H. *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. New York: Springer, 1989, 17-78.
- [5] Münz H. Morphology and innervation of the lateral line system in *Sarotherodon niloticus* L. (Cichlidae, Teleostei). *Zoomorphol*, 1979, 93: 73-86.
- [6] 杨国华,程红,付宏兰,等.中国大鲈机械感受器的超微结构. *动物学报*, 2001, 47(5): 587-592.
- [7] Blaxter J H S. Structure and development of the lateral line. *Biological Reviews*, 1987, 62: 471-514.
- [8] Song J K, Northcutt R G. Morphology, Distribution and innervation of the lateral-line receptors of the Florida Gar, *Lepisosteus platyrhincus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 1991, 37: 10-37.
- [9] Northcutt R G, Catania K C, Criley B R. Development of line organs in the axolotl. *The Journal of Comparative Neurology*, 1994, 340: 480-514.
- [10] Schlessner G. Development and evolution of lateral line placodes in amphibians I. Development. *Zoology*, 2002, 105(2): 119-146.
- [11] Schlessner G. Development and evolution of lateral line placodes in amphibians II. Evolutionary diversification. *Zoology*, 2002, 105(3): 177-193.
- [12] Germanù A, Abbate F, Guerrera M, et al. S100 expression in the lateral line system of zebra fish from juvenile to adult stages. *Anatomia Histologia Embryologia*, 2005, 34: 16.
- [13] 程红,黄世强.中国大鲈侧线器官的研究. *动物学报*, 1995, 41(3): 235-244.
- [14] 梁旭方. 鳃侧线管结构与行为反应特性及其对捕食习性的适应. *海洋与湖泊*, 1996, 27(5): 457-462.
- [15] 杨国华,程红,付宏兰,等.中国大鲈机械感受器的超微结构. *动物学报*, 2001, 47(5): 587-592.
- [16] Webb J F. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain Behavior and Evolution*, 1989, 33: 34-53.
- [17] Nakae M S. Peripheral nervous system of the ocean sunfish *Mola mola* (Tetraodontiformes: Molidae). *Ichthyological Research*, 2006, 53: 233-246.
- [18] Nakae M, Sasaki K. The lateral line system and its innervation in the boxfish *Ostracion immaculatus* (Tetraodontiformes: Ostraciidae): description and comparisons with other tetraodontiform and perciform conditions. *Ichthyological Research*, 2005, 52: 343-353.
- [19] Nakae M, Sasaki K. Lateral line system and its innervation in Tetraodontiformes with outgroup comparisons: Descriptions and phylogenetic implications. *Journal of Morphology*, 2010, 271(5): 559-579.
- [20] 李密,刘彦红,蔡志基. 国产河豚毒素拮抗药物诱发的心律失常作用. *北京医科大学学报*, 1991, 23(4): 300.
- [21] Martinov V N, Nja A A. microcapsule technique for long-term conduction block of the sciatic nerve by tetrodotoxin. *Journal of Neuroscience Methods*, 2005, 141: 199-205.
- [22] 张风云,库宝善,姚海燕,等. 河豚毒素单用及与 indoxacarb 联合应用的镇痛抗炎作用. *中国临床康复*, 2006, 10(34): 115-119.
- [23] 李桂芬,许崇任. 版纳鱼鲷侧线系统的结构. *动物学报*, 2007, 53(2): 346-353.
- [24] Gibbs M A. Lateral line receptors: Where do they come from developmentally and where is our research going? *Brain, Behavior and Evolution*, 2004, 64: 163-181.
- [25] Whitfield T T. Lateral line: Precocious phenotypes and planar polarity. *Current Biology*, 2005, 15(2): 67-70.
- [26] Schmitz A, Bleckmann H, Mogdans G. Organization of the superficial neuromast system in goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Morphology*, 2008, 269: 751-761.
- [27] Smith S C. Pattern formation in the urodele mechanoreceptive lateral line-what features can be exploited for the study of development and evolution. *International Journal of Developmental Biology*, 1996, 40: 727-733.
- [28] Tyler J C, Sorbini L. New superfamily and three new families of tetraodontiform fishes from the Upper Cretaceous: The earliest and most morphologically primitive Plectognaths. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 1996, 82: 1-59.
- [29] Song J, Yan H Y, Popper A N. Damage and recovery of the hair cells in the canal (but not superficial) neuromasts after gentamicin exposure. *Hearing Research*, 1995, 91: 63-71.

**图版 II 说明**

1. 扫描电镜下暗纹东方鲀辅助侧线, 标尺 = 100  $\mu\text{m}$ ; 2. 扫描电镜下暗纹东方鲀主侧线和辅助神经丘, 标尺 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3. 扫描电镜下暗纹东方鲀主侧线, 标尺 = 100  $\mu\text{m}$ ; 4. 图 3 中 d 的放大, 示器官顶部中央圆形感觉细胞区, 标尺 = 5  $\mu\text{m}$ ; 5. 图 3 中 c 的放大, 主侧线未成熟神经丘, 标尺 = 5  $\mu\text{m}$ ; 6. 扫描电镜下暗纹东方鲀主侧线神经丘, 无突起, 标尺 = 5  $\mu\text{m}$ ; 7. 图 1 中 a 的放大, 标尺 = 5  $\mu\text{m}$ ; 8. 图 2 中 b 的放大, 纤毛已脱落, 标尺 = 5  $\mu\text{m}$ 。

**Explanation of Plate II**

1. Scanning electron micrograph showing the accessory line of a *Takifugu obscurus*, bar = 100  $\mu\text{m}$ ; 2. Scanning electron micrograph showing the main lateral line and an accessory neuromast of a *T. obscurus*, bar = 200  $\mu\text{m}$ ; 3. Scanning electron micrograph showing the main lateral line of a *T. obscurus*, bar = 100  $\mu\text{m}$ ; 4. Enlargement of the d in "3" showing the central circle zone of sensory cells, bar = 5  $\mu\text{m}$ ; 5. Enlargement of the c in "3" showing the immature neuromast from the main lateral line, bar = 5  $\mu\text{m}$ ; 6. Scanning electron micrograph showing the neuromast from the main lateral line of a *T. obscurus*, without the tubercle, bar = 5  $\mu\text{m}$ ; 7. Enlargement of the "a" in "1", bar = 5  $\mu\text{m}$ ; 8. Enlargement of the "b" in "2", without the cilia, bar = 5  $\mu\text{m}$ .

Ci: 感觉细胞突向器官表面的束状纤毛; a: 辅助神经丘; b: 退化的辅助神经丘; c: 未成熟的主要神经丘; d: 成熟的主要神经丘。

Ci: Microvilli extension out of the apex of the neuromast sending by sensory cell; a: Accessory neuromast; b: The degenerate accessory neuromast; c: The immature main neuromast; d: The mature main neuromast.

**图版 III 说明**

1. 光镜下暗纹东方鲀幼体眶上线的神经丘, 突起不明显; 2. 光镜下暗纹东方鲀幼体眶上线的神经丘, 突起明显; 3. 光镜下暗纹东方鲀幼体背侧线的神经丘, 突起不明显; 4. 光镜下暗纹东方鲀幼体背侧线的神经丘, 突起明显; 5. 光镜下暗纹东方鲀表皮下的神经丘; 6. 光镜下暗纹东方鲀成熟的辅助神经丘。标尺 = 50  $\mu\text{m}$ 。

**Explanation of Plate III**

1. Light micrograph showing the neuromast from supraorbital line of a larval *Takifugu obscurus*, without tubercle prominence; 2. Light micrograph showing the neuromast from supraorbital line of a larval *T. obscurus*, with tubercle prominence; 3. Light micrograph showing the neuromast from dorsal trunk line of a larval *T. obscurus*, without tubercle prominence; 4. Light micrograph showing the neuromast from dorsal trunk line of a larval *T. obscurus*, with tubercle prominence; 5. Light micrograph showing the neuromast under the epidermis of a *T. obscurus*; 6. Light micrograph showing the mature accessory neuromast of a *T. obscurus*. Bar = 50  $\mu\text{m}$ .

s: 感觉细胞; u: 支持细胞; m: 套细胞。

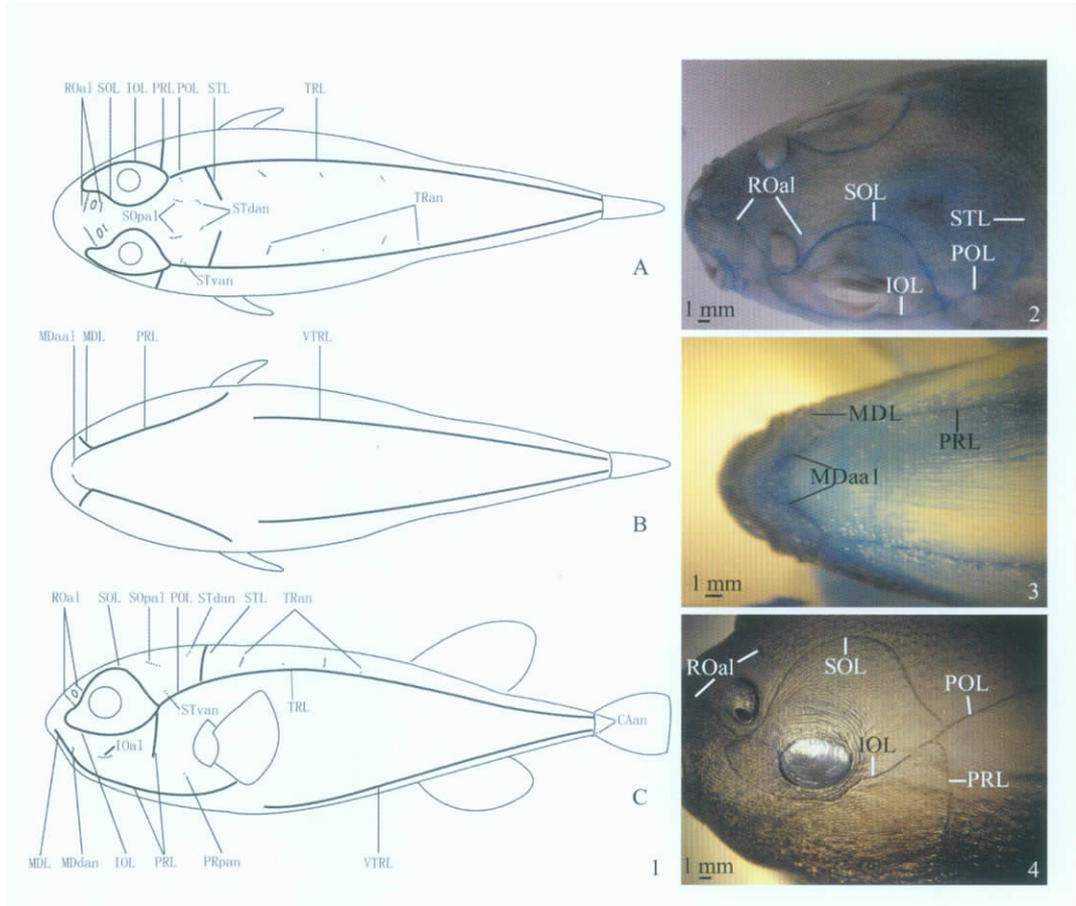
s: Sensory cell; u: Supporting cell; m: Mantle cell.

宋丽姿等:暗纹东方鲀侧线系统早期形态和生长发育

图版 I

SONG Li-Zi *et al*: A Postembryonic Study on the Morphological and Growth Pattern of the Lateral Line System in the Pufferfish *Takifugu obscurus*

Plate I



1. 暗纹东方鲀侧线系统的分布 [鱼体平均体长为 (9.55 ± 0.09) cm (n = 15) ]: A. 背面观 ,B. 腹面观 ,C. 侧面观 ; 2. 暗纹东方鲀头部侧面侧线分布 ; 3. 暗纹东方鲀头部背面侧线分布 ; 4. 暗纹东方鲀头部腹面侧线分布。标尺 = 1.0 mm。

1. The distribution of lateral system in *Takifugu obscurus*: A. Dorsal body view ,B. Ventral body view ,C. Lateral body view ; 2. Head lateral view of a *T. obscurus* showing the distribution of lateral line system ; 3. Head dorsal view of a *T. obscurus* showing the distribution of lateral line system ; 4. Head ventral view of a *T. obscurus* showing the distribution of lateral line system. Bar = 1.0 mm.

SOL:眶上线; IOL:眶下线; MDL:下颌线; PRL:前鳃盖线; POL:耳后侧线; STL:上颞线; TRL:背侧线; VTRL:腹侧线; MDaal:下颌前辅助侧线; IOal:眶下辅助侧线; MDdan:下颌后辅助神经丘; TRan:背部辅助神经丘; ROal:口部辅助侧线; S0pal:上眶后辅助侧线; STvan:上颞腹辅助侧线; STdan:上颞背辅助侧线; PRpan:前鳃盖后辅助神经丘; CAan:尾部辅助神经丘。

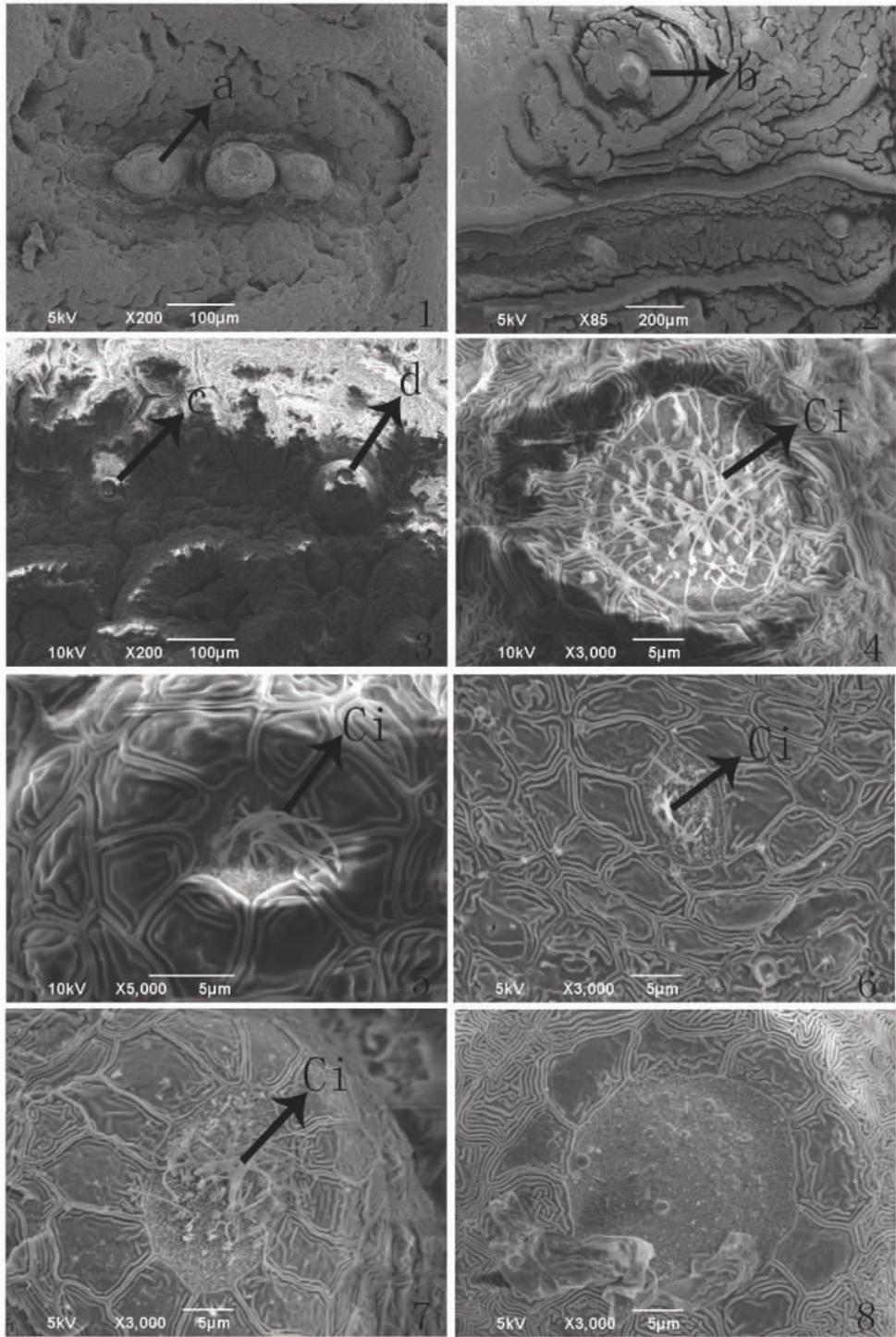
SOL: Supraorbital line; IOL: Infraorbital line; MDL: Mandibular line; PRL: Preopercular line; POL: Postotic line; STL: Supratemporal line; TRL: Dorsal trunk line; VTRL: Ventral trunk line; MDaal: Mandibular accessory line; IOal: Infraorbital accessory line; MDdan: Posterodorsal mandibular accessory neuromasts; TRan: Trunk accessory neuromasts; ROal: Rostral accessory line; S0pal: Posterodorsal supraorbital accessory line; STvan: Ventral supratemporal accessory neuromasts; STdan: Dorsal supratemporal accessory neuromasts; PRpan: Posterior preopercular accessory neuromast; CAan: Caudal accessory neuromasts.

宋丽姿等:暗纹东方鲀侧线系统早期形态和生长发育

图版 II

SONG Li-Zi *et al*: A Postembryonic Study on the Morphological and Growth Pattern of the Lateral Line System in the Pufferfish *Takifugu obscurus*

Plate II



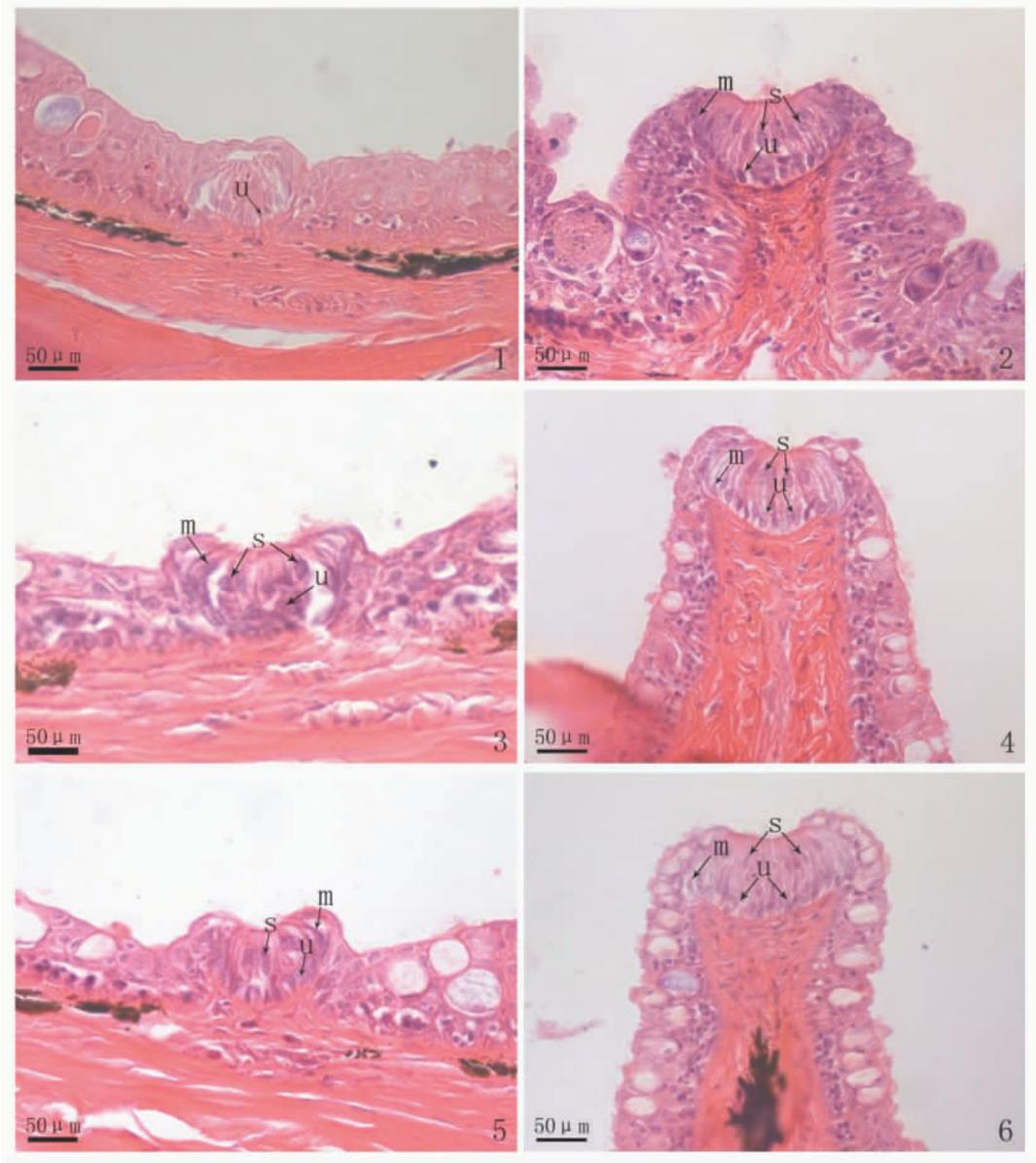
图版说明见文后

宋丽姿等:暗纹东方鲀侧线系统早期形态和生长发育

图版 III

SONG Li-Zi *et al*: A Postembryonic Study on the Morphological and Growth Pattern of the Lateral Line System in the Pufferfish *Takifugu obscurus*

Plate III



图版说明见文后