

水产动物摄食化学感觉研究进展

ADVANCE IN RESEARCH ON FEEDING CHEMICAL SENSE OF AQUATIC ANIMALS

苗玉涛 张亦陈 王安利 王维娜 李国立

(河北大学生命科学学院 保定 071002)

水产动物的化学感觉分嗅觉(也称距离化学感觉)和味觉(也称接触化学感觉),两者在生理机能方面有些类似,它们都是特殊分化了的外部感受器。这两种感觉联系密切而又相互影响,它们在功能上也相互配合。水产动物大多具有敏锐的化学感觉,以感受其生存环境中的许多信息。水环境中的化学信息几乎控制着水产动物行为的各个方面,诸如摄食、觅偶、交配、洄游、避敌、集群、共栖和附着生物幼体的附着变态等。研究水产动物的化学感觉及其机制有助于深入了解它们的各种行为过程,从而进一步探索动物行为的人工调控模式,为水产养殖服务。

1 嗅觉

鱼类的嗅觉器官是一对内陷的嗅囊,由一些多褶的嗅觉上皮组成。嗅觉上皮细胞由头顶外胚层发生,下陷入皮肤,形成嗅囊,通过外鼻孔与外界相通。嗅囊是由一些多褶的嗅觉上皮组成,它分化为嗅觉细胞和支持细胞。嗅觉细胞呈杆状或线状,在其特大的球状细胞核周围细胞特别膨大,游离一端有纤毛,基部有神经末梢分布,最后由嗅神经通到端脑的嗅叶上,支持细胞较粗壮。

姜希泉^[6]1997年解剖观察了19种鲇形目鱼类(分属6科10属)发现其嗅囊可分为椭圆形、肾形和卵圆形,初级嗅板形态可分为复板亚型、厚板亚型及薄板亚型。长椭圆形嗅囊中的初级嗅板为复板亚型和厚板亚型;肾形嗅囊含复板、厚板及薄板三种亚型;卵圆形嗅囊仅有厚板一种亚型。鳊鱼嗅板不发达,初级嗅板排列方式属于G型,由纤毛细胞、感觉细胞、支持细胞、粘液细胞及基底细胞组成。这些细胞具一般细胞所具有的细胞器,突出特点是纤毛细胞内高尔基体两端膨大呈囊泡状,溶酶体在其中形成,感觉细胞内质网及核糖体丰富,支持细胞内有大小不一的囊泡和溶酶体,粘液细胞内有丰富粘液,基底细胞孕有子细胞^[1]。

王艺磊等^[8]1994年研究发现,黑鲟嗅上皮内侧是感觉上皮区,其主要细胞类型是:纤毛感觉细胞、微绒毛感觉细胞、柱状细胞、支持细胞和基细胞。非感觉上皮分布在嗅上皮边缘及点缀于感觉上皮区,似指状结构,具有粘液细胞、支持细胞和基细胞等。认为黑鲟属于以视觉为主进行日常活动的鱼类。1995年王艺磊等^[7]又发现牙鲟嗅上皮边缘为非感觉区,内侧为连续的感觉区,属嗅觉鱼类。非感觉区由表皮细胞及基底细胞组成,表皮细胞在游离面相互连接形成似指纹状的嵴的结构;感觉区由纤毛细胞、微绒毛感觉细胞、纤毛非感觉细胞、支持细胞及基底细胞组成。

甲壳动物的第一触角是主要的嗅觉器官,其上分布着整齐排列的嗅毛,是执行第一触角嗅觉功能的主要感觉毛。陈楠生等^[10]1992年研究发现,嗅毛位于第一触角外鞭基部的膨大部分,每节上有两排嗅毛,共约100排,每排13~22根。嗅毛外形基本上呈圆柱形,末端有孔,其它类型的感觉毛有轮生羽状刚毛、羽状刚毛和简单光滑刚毛,他们认为中国对虾第一触角的主要功能是距离化学感觉,而起作用的主要刚毛为嗅毛。脊椎动物嗅觉细胞的树突外覆以粘液层,而甲壳类嗅觉细胞的树突则浸没在感觉器的感觉淋巴液中,Gruneit等^[25]1988年研究发现龙虾(*Panulirus argus*)的一根感觉毛中含有300个初级神经元的树突束,占感觉毛体积的60%~80%,嗅感觉淋巴液是味觉物分子与感受器膜之间相互作用的介质,故感觉淋巴液对嗅觉过程具有重要意义。在对中国对虾幼体及早期仔虾的摄食行为及化学感觉研究中,陈楠生^[11]1996年研究认为对虾幼体及早期仔虾的化学感觉不明显,对食物的选择基本不涉及食物营养方面的特

第一作者:苗玉涛,出生于1977年,硕士,研究方向:水生动物营养和病害研究。E-Mail:aqua-miao@263.net

收稿日期:2001-03-12;修回日期:2001-04-25

性,而是依据食物的大小、形状、运动性等非营养特性进行的。

2 味觉

味觉器官和嗅觉器官在生理机能方面相似,然而它们在结构和发生上是十分不同的。鱼类在寻食过程中,就是依靠了这两种构造完善的不同器官。味觉是由一组细胞聚合而成的味蕾主持的。味蕾多呈烧瓶状,但在发生初期呈球形,随着生长而中部逐渐细长。味蕾有数个感觉细胞,其外层为支持细胞,感觉细胞上端均有纤毛突起,由味蕾孔伸至外面,基部有神经纤维细支分布。味蕾起源于内胚层,有别于其它的感觉器官。路纪琪^[12] 1993年实验发现,鲤鱼味蕾主要分布在触须、唇、颚、舌、鳍等处,鳃部也有少量味蕾分布,味蕾结构及分布与其生活习性是相适应的。在皮肤上未发现味蕾,但有丰富的环状结构和粘液细胞,可分泌大量粘液润滑身体,两种细胞的结构并不完全一致,分布位置上已有所差异。鲤鱼味蕾可见3种类型:亮细胞、暗细胞和基细胞。其中亮细胞上的上行突起能达到味觉刺激位点孔,且它的中下部细胞体又以神经突触形式与味觉神经纤维相联系,因此潘鸿青^[13] 1997年研究认为亮细胞可能是鲤鱼味觉感觉细胞。栾雅文^[14] 1997年发现青鱼味蕾分布于上唇、下唇、口角、舌、上颚及咽等处的上皮细胞间,味蕾数量随摄食部位功能不同而有所差别。舌上的味蕾数量众多,其次是上颚和咽,口角处和上下唇最少。味蕾的部位、数量和摄食部位是密切相关的,即结构和功能是相互统一的。青鱼腮耙上没有发现味蕾的分布,与鲢鳙的腮耙上有味蕾的分布是不同的。方静等^[15] 1996年研究发现齐口裂腹鱼口腔粘膜上皮均为复层上皮,其中有较多粘液分泌细胞和味蕾。复层上皮由数层细胞组成,可分为基底层、中间层和皮层。味蕾呈梨形,主要由D细胞和L细胞组成,两种细胞分别占70%和30%。D细胞较细长,顶端有短而密集的微绒毛,相邻D细胞间或D细胞与L细胞间有桥粒。L细胞外形与D细胞相似,但电子密度较低,色浅,顶部有一个粗而长的突起,细胞核呈卵形。黄宝贵等^[16] 1997年在花身鸡鱼(*Tempon jibua*)味蕾分布及形态学研究发现该鱼有3种味蕾与其它鱼类相似,I型和II型具有突起于表皮组织的味蕾,II型周围有显著凹槽;III型的突起不明显,需通过其味蕾孔辨认;I型味蕾分布于舌尖的边缘,该型具有数个味蕾分布在同一味觉乳突。该鱼IV型味蕾的分布与其它鱼类不同,呈现种间差异,但与虹鳟较相似,密布于齿间周围,呈现肉食鱼种的特征,且其体表味蕾极稀,因而推测该鱼不依赖

体表味觉寻找食物。南方鲇味蕾分布于皮肤、唇瓣、口腔腔壁和颌须上,有3种类型4种形态,IV型味蕾尤为特殊,未发现III型味蕾。味蕾由生发层细胞特化后形成,其衰老更替现象终生存在^[2]。郑文彪等^[17] 1992年研究发现胡子鲇味蕾呈现多种类型,口须、唇、颌齿、舌后区、咽齿垫、咽旁侧、下咽壁、食道的上皮具有不同类型和不同分布方式的味蕾。龙天澄等^[18] 在1995年采用革胡子鲇的离体上颌须——传入神经标本,记录传入神经电活动,测定了颌须味蕾对动物组织提取液、氨基酸、酸、盐、化合物等多种化学刺激的反应并将化学刺激引起的味觉反应分为3个单元类型。并认为革胡子鲇须中味蕾可能是一类与摄食行为相关,有多种感觉功能的体表感受器。1992年周洪淇^[19] 在罗非鱼的味觉敏感性研究中发现,罗非鱼对11种氨基酸和1%配合饲料水提取液刺激的味觉反应均为瞬间的位相变化,其中以精氨酸、谷氨酸、天门冬酰胺和1%配合饲料水提取液的刺激效果最强。可见罗非鱼的味觉敏感性具有种属特异性,它们对于饵料里某些化学成分具有特殊的敏感性,这种成分能诱发罗非鱼的摄食,同时味觉对鱼类选择性摄食的调节也具有适应性。黎会平等^[20] 1997年^[20]发现鳊鱼咽部粘膜褶上分布着大量味蕾,分3种类型,I、II型味蕾与胆碱能型神经纤维联系;除了化学感受外,高出周围上皮的微绒毛兼有机械感受器功能;III型味蕾的微绒毛完全没有超出周围上皮,与肾上腺素能受体神经纤维联系,主要为化学感受器。鳊鱼的味蕾孔小于一般硬骨鱼类的味蕾位孔,鳊鱼的口腔腔中有3种类型味蕾,呈簇状不均匀地分布于齿间上皮之中,以I、II型味蕾占绝大多数。幼鱼口腔腔中的味蕾较其它区域密集,数量也较多。杨秀平等^[21] 1996年证实味蕾在鳊幼鱼的吞咽及仔、稚鱼的摄食活动中有特殊的作用,III型味蕾的化学感觉作用对仔鱼的摄食有更重要的作用。鳊鱼口腔腔味蕾对食物的味道和软硬均非常敏感,它仅吞食具有一定味道和硬度的食物。金晓平^[22] 1996年发现鳊鱼口腔腔味蕾由暗、明和基底细胞组成,每个明细胞被暗细胞所环绕,而整个味蕾与周围的表皮细胞有明显的区别,暗、明细胞约占味蕾的4/5,暗细胞多为不规则状,明细胞较规则,基底细胞位于味蕾的基部,细胞核大。

口器和步足是甲壳动物的味觉器官,口器(特别是大颚)与食物咀嚼有关,步足与捕食有关,组成中国对虾口器的感觉毛绝大多数为细齿状刚毛,也有许多简单光滑刚毛;小颚内肢上成片分布着锥状刚毛;步足指节及钳足的掌节上广泛分布着鳞状刚毛;钳足的能动指与不动指上均生有一排齿状刚毛,根据这些感

觉毛的分布方式和外部形态,陈楠生^[9]1992年研究认为它们都与中国对虾的味觉有关。Ache^[26]在1982年研究表明,甲壳类刚毛受控于多个双极神经元,十足目感觉毛上每个刚毛具100多个神经元(每个寄居蟹感觉毛上具300~500个感觉器),双极神经元的树突伸入刚毛腔,树突具有广泛分支,感受外环境变化,各种神经元的轴突整合成束,通入中枢神经系统,每一束神经支配一个感觉毛。Divine等^[27]1982年研究发现,美国的龙螯虾(*Homarus americanus*)总是迅速无误地朝向食物味道方向,切除一侧第二触角的龙螯虾没有这种能力,但并不总是依赖另一侧触角;切除中央第二触角并不影响螯虾的定向能力;切除侧触角全部感觉毛后定向能力减弱,程度不及全部切除侧触角。表明龙螯虾对味觉的空间定位主要靠感觉毛上的感觉器;中间的触角无定向作用。Schmitt等^[28]1979年证实龙螯虾抽动触角能使紧密排列其上的感觉毛舒展开,增加了与周围化学物质的接触面;抽动波使化学物质的味道连续释放,延长了感受时间。

3 水产动物化学感受的研究方法

3.1 电生理学方法

这种方法的基本原理是水产动物接触到某些化学物质后,其味觉、嗅觉器官或细胞的兴奋性会产生变化,并引起感受器电位变化,通过仪器记录观察电位变化,从而判断某物质是否对该种动物有摄食促进作用。

记录鱼类嗅觉和味觉电生理的方法主要是记录味觉神经和嗅泡的电反应。测量味觉反应通常是将铂电极插入颞支面神经,通过电装置记录整个神经丛对刺激的反应作为终反应。嗅泡电生理方法通常是在嗅泡后部插入Ag-AgCl电极,指示电极插入头部肌肉,通过电装置记录试验物对嗅上皮作用的电变化作为终反应^[32]。

Fuzessery等^[29]1978年实验得出了虾类化学感受器电生理研究的方法,将第一触角含感觉毛端侧面剥离5~6cm,露出感觉神经元,将它夹住穿过2-甲基丙烯酸室内的硅隔中,试验液连续流过试验室,第一触角的另一端连一电极,电极输出端连到交流放大器的输入端上,经集成电路放大后显示在记录仪上,依单位时间内电脉冲数量或相对刺激系数(RSQ)来衡量物质对嗅觉和味觉的刺激强度: $RSQ(\%) = (\text{某化合物每次反应时产生的脉冲数}) \times 100 / \text{牛磺酸每次反应时产生的脉冲数}$ 。每隔100ms所记录的最大脉冲数为最大脉冲频率,反应期间的最大脉冲频率之和为

每次反应时产生的脉冲数。

3.2 行为学方法

将实验刺激物直接或按一定比例与基础日粮混合后作用于水产动物,观察水产动物,用摄食行为(啄咬食物频率、对食物趋向性、摄食时间长短)或摄食数量等指标进行评价。葛继志等^[23]1997年在实验中将黄粉虫匀浆成食糜,按一定比例和淀粉混合制成试球,采用机械-电换能器记录法发现它对尼罗罗非鱼引诱作用明显,随黄粉虫含量增加啄咬次数明显增加。伍一军等^[24]在1993年用迷宫法测试了氨基酸对鲫鱼、泥鳅的引诱活性,以2min为单位,取被试鱼进入(停留于)加样区的次(尾)数作为观察值。梁萌青又将该方法进行了简化,以5min为单位,取试验鱼进入有效区的次数作为观察值,每次测试数据以3次重复的平均值±标准误差(M±SE)表示,以试验组与对照组的数值之差的大小判断受试品的刺激效果,负值表示抑制,正值表示促进摄食,采用t检验;以P<0.05视为有显著差异^[31]。

1995年陈楠生^[5]在中国对虾化学感觉研究中记录虾体随步足的逐渐剧烈运动游向进样口,横向爬向进样口、在进样口附近有停顿、用步足抱住进样口等各种情况用来描述试验样品对中国对虾的刺激作用。Coman等^[30]1996年以斑节对虾底物诱导触角拍动、步足活动为指示,证实谷氨酸盐、甜菜碱和牛磺酸是最有效的单一化合物,并且在 10^{-6} mol/L以上时会明显激发斑节对虾高活动性。Zimmer-Faust等^[31]1983年研究认为鱼类诱食实验中通常用的迷宫法也适用于虾蟹类。常青等采用类似迷宫法的“Y”型透明水槽进行对虾诱食试验,记录5min内进入各分槽的对虾尾数(对照饲料和实验饲料随机放入各分槽)用于结果计算^[4]。

关于水产动物化学感受的研究,国外学者在六七十年代就已开始,并逐步深入,已达到分子水平。国内此项研究工作起步较晚,但发展非常迅速,水产动物化学感受问题越来越受到广大水产科研工作者的重视。鳊鱼是淡水养殖珍品,研究其化学感受器特点并进行食饵性质分析有望使鳊鱼配合饲料的生产成为可能;中国对虾在海水养殖中占有举足轻重的地位,是世界三大虾种之一,中国对虾是否具有化学感觉以及化学感觉在寻食过程中是否起作用长期以来引人注目的问题,陈楠生^[5]在1995年通过实验证实中国对虾具明显化学感觉并且在寻食过程中起显著作用,实验中天然饵料匀浆具显著诱食效果。这样在设计中国对虾配合饲料时可以考虑一个重要的添加剂成份——诱食剂。

加强水产动物化学感觉研究工作的力度,将会为全价配合饲料的设计和高效养殖提供科学依据,有着重要的科研和实践意义,前景十分广阔。

参考文献

- 1 杨秀平,谭细畅,王小祥。鳊鱼嗅板的组织学研究,华中农业大学学报,1999,18(2):169~172
- 2 杨桂枝,张耀光,姜希泉。南方鲇的皮肤腺和味蕾结构研究,西南师范大学学报(自然科学版),1998,23(6):693~699
- 3 梁萌青,于宏,常青等。不同诱食剂对3种鱼类诱食活性的研究,中国水产科学,2000,7(1):60~63
- 4 常青。不同添加剂对虾诱食活性的影响,饲料工业,1999,20(6):19~20
- 5 陈楠生。中国对虾摄食行为的化学感觉生理学研究——I。中国对虾寻食过程中的化学感觉,海洋科学,1995,6:32~37
- 6 姜希泉。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),1997,14(4):51~57
- 7 王艺磊,郑微云,张子平。牙鲆嗅上皮超微结构研究,热带海洋,1995,14(1):77~81
- 8 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
- 9 陈楠生,孙海宝。中国对虾体表感觉毛结构和功能的研究——II。嗅毛的神经调控方式,海洋科学,1992,4:28~32
- 10 陈楠生,孙海宝。中国对虾体表感觉毛结构和功能的研究——I。头胸部附肢上感觉毛的形态和分布,海洋科学,1992,3:36~40
- 11 陈楠生。中国对虾摄食行为的化学感觉生理学研究——III。中国对虾幼体及早期仔虾的摄食行为及化学感觉,海洋科学,1996,2:61~67
- 12 路纪琪,李仲辉。鲤鱼味蕾形态及分布观察,四川动物,1993,12(2):34~36
- 13 潘鸿青。鲤味蕾超微结构研究,动物学杂志,1997,32(3):11~13,封四
- 14 栾雅文,戴高栓,杨俊萍。青鱼味觉器官的分布与功能之间关系的研究,内蒙古大学学报(自然科学版),1997,28(6):825~829
- 15 方静,周毅,谢林。齐口裂腹鱼口腔粘膜上皮及味蕾的超微结构研究,四川农业大学学报,1996,14(2):297~300
- 16 黄宝贵,李俊文,林坤龙。花身鸡鱼(*Tempon jrbua*)的味蕾之分布及形态学之特征,台湾水产学会刊,1997,24(3):201~210
- 17 郑文彪,陈受。胡子鲇味蕾的表面形态和分布的扫描

- 电镜观察,动物学杂志,1992,27(5):7~9
- 18 龙天澄,黄溢明。草胡子鲇上颌须离体标本味觉反应的测定,动物学报,1995,41(2):158~166
- 19 周洪淇。罗非鱼的味觉敏感性,海洋与湖沼,1992,23(2):206~210
- 20 黎会平,赵雅心,张训蒲。鳊咽部味蕾神经组织化学的研究,华中农业大学学报,1997,16(3):296~298
- 21 杨秀平,黄祥柱,张训蒲。鳊的口咽腔味蕾形态和数量的初步研究,华中农业大学学报,1996,15(4):365~369
- 22 金晓平,张训蒲,杨秀平。鳊鱼咽部味蕾的超微结构研究,华中农业大学学报,1996,15(2):172~174
- 23 葛继志,葛盛芳,阮圣义。黄粉虫对尼罗罗非鱼摄饵引诱作用初探,淡水渔业,1997,27(2):10~11,15
- 24 伍一军,包华驹,吴文胜等。氨基酸对鲫鱼、泥鳅的诱食活性,水产学报,1993,17(4):337~339
- 25 Grunert U.,Ache B. W. . Ultrastructure of the aesthetasc (olfactory) sensilla of the spiny lobster, *Panulirus argus*, *Cell Tissue Res*,1988,251:95~103
- 26 Ache B. W. . Chemoreceptor and thermoreception. In: Bliss ed. the Biology of Crustacean Vol. 3. London: Academic Press Inc., Harcourt Brace Jovanovich Publishers,1982.
- 27 Devine D. V. and Atema J. . Function of chemoreceptor organs in spatial orientation of the lobster, *Homarus americanus*: differences and overlap. *The Biological Bulletin*,1982,163:144~153
- 28 Schmitt B. C. and Ache B. W. . Olfaction: responses of a decapod crustacean are enhanced by flicking, *Science*,1979,205:204~206
- 29 Fuzessery Z. M., Carr W. E. S. and Ache B. W. . Antennular chemosensitivity in the spiny lobster, *Panulirus argus*: studies of taurine sensitive receptors, *The Biological Bulletin*,1978,154:226~240
- 30 Coman G. J., Sarac H. Z., Filder. Thorne M. . Evaluation of crystalline amino acids, betaine and AMP as food attractants of the giant tiger prawn (*Penaeus monodon*), *Comp. Biochem. Physiol.* [A], 1996,113A(3):247~253
- 31 Zimmer-Faust R. K. and Case J. F. . A proposed dual role of odor in foraging by the California spiny lobster. *Panulirus interruptus*, *The Biological Bulletin*,1983,164:341~345
- 32 Kohbara J., Hidaka I., Morishita T. et al. . Gustatory and olfactory sensitivity to extracts of jack mackerel muscle in young yellowtail *Seniola quinque radiata*, *Aquaculture*, 2000,181:127~140

(本文编辑:刘珊珊)