

Research progression in secretion of fish skin mucous and its function

黄智慧^{1,2}, 马爱军², 汪岷¹

(1.中国海洋大学 海洋生命学院, 山东 青岛 266003; 2.中国水产科学研究院 黄海水产研究所 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 山东 青岛 266071)

中图分类号: Q26

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2009)01-0090-05

鱼类皮肤的上皮组织中分布着大量的黏液细胞,分泌的黏液广泛覆盖在鱼体表面构成了鱼体与外界直接接触的第一道门户,在鱼类整个生命过程中起着至关重要的作用。它可以润滑鱼的体表减少游泳时与水的摩擦;调节渗透压以适应环境的变化;还可以保护鱼体免遭病菌、寄生物和病毒的侵袭等等。鱼类体表黏液有如此诸多功能,因此研究其成分、功能及其作用机制,对研究养殖鱼类对不同底质的适应、疾病防治问题、养殖过程中及销售过程中活鱼的运输问题、和遗传育种中抗逆性状选育等问题都有着重要的意义。有关体表黏液的研究,国外开展的较早,也较深入,而国内的报道却相当有限。作者主要以鱼类体表黏液为研究对象,结合国内外研究成果,对其成分和功能进行阐述,为今后在该方向的深入研究提供理论参考。

1 鱼类黏液细胞组织形态学研究

黏液细胞是黏液分泌的生理基础,它是鱼类上皮中的一种腺体细胞,主要分布在鳃、消化道、皮肤等部位。根据鱼类黏液细胞的分泌产物性质,尹苗等^[1]2001年对黏液细胞进行了分类,即通过AB-PAS染色反应将黏液细胞分为4种类型: I型,AB-PAS染色呈红色,含有中性黏多糖; II型为蓝色,含酸性黏多糖; III型为紫红色,同时含有中性黏多糖和酸性黏多糖,以中性黏多糖为主; IV型为蓝紫色,仍是同时含有两种黏多糖,以酸性黏多糖为主。目前,国内大多数是按照这种方法对鱼类黏液细胞进行分类。而且黏液细胞在鱼的不同发育阶段,有着不同的形态学及组化等特性的不同。

Sinha^[2]1975年将黏液细胞的发育分为形成、成熟、功能和退化4个阶段,并认为黏液细胞是由基底膜正上方表皮生发层即马氏层的普通表皮细胞发育而来的:(1)形成阶段:一些表皮细胞经过修饰而转变为黏液细胞,在该阶段,黏液细胞只存在于表皮的生发层中,其形态学特征是,细胞为圆形,体积小,强烈PAS阳性反应;(2)成熟阶段:黏液细胞产生并积累了大量黏多糖、黏蛋白等物质,其形态学特征为:整个细胞变长变大,细胞位于黏膜的中间层,PAS阳性反应。(3)功能阶段:成熟的黏液细胞开口释放出大量的黏蛋白等黏液物质,黏液细胞的突起与周围的上皮细胞相接触,形成了镶嵌连接,黏液细胞位于黏膜的外周,与PAS反应为阳性。(4)退化阶段:当细胞释放出黏液以后,细胞变空,最后退化消失,PAS反应,着色很弱。黏液细胞在鱼体内的分布情况也不相同,如体表黏液细胞主要分布在腺层内,包括杯状细胞、颗粒细胞、浆液细胞、棒状细胞等单细胞,其分布特点为:无鳞区黏液细胞数量比有鳞区多^[3],鱼体的前部要比后部多,鳍条上的黏液细胞数目最少;生活在深水里的鱼类较生活在浅水里的鱼黏液细胞多。

收稿日期: 2008-05-30;修回日期: 2008-09-05

基金项目: 国家支撑计划专题(2006BAD01A12012); 农业公益性行业科研专项经费项目(nyhyzx07-046); '泰山学者'建设工程专项经费资助项目
作者简介: 黄智慧(1982-),女,山东菏泽人,硕士研究生, E-mail: zhihuih0710@yahoo.com.cn; 马爱军,通讯作者, E-mail: maaj@ysfri.ac.cn

2 鱼类体表黏液中化学组成及活性物质的研究

体表黏液主要成分为多糖类蛋白和部分纤维物质,当从黏液细胞中释放后,与水结合即成黏液,覆盖在上皮游离面,形成了一道天然的防护屏障。目前国内外研究者对其化学成分已有了不同层面的认识。

早期在对日本鳗鲡(*Anguilla japonica*)黏液成分化学分析就已经指出其属于蛋白类,表现有12%的干物质,其中含9%蛋白质,其他是脂混合物,出现胆固醇,二氨基磷脂,一种卵磷脂形的磷脂,以及一种甜菜碱状的碱^[4],后来的学者也证实了这一表述。而且随着生物化学技术的发展,尤其是分离纯化技术的不断革新,研究者们不仅能够纯化出存在于体表黏液中不同的生物活性物质并能鉴别出他们的种类,对某些成分的分子机制和功能也有了更深入的研究。

免疫球蛋白在黏液中的存在是最早被发现的,即早在1969年,Fletcher等^[5]就提出了在血清和黏液中都存在着免疫球蛋白这一事实;1983年,Hjelmeland^[6]在对虹鳟(*Salmo gairdneri* Richardson)的体表黏液的研究中,又提出其黏液中有一种类似胰蛋白酶的蛋白酶类,并指出在其他种类中也存在,后来Kowalski^[7]2003年在鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)的体表黏液中发现了一种79 ku的丝氨酸蛋白酶,2007年,Salles^[8]在对tambacu的体表黏液蛋白酶的研究结果显示:其体表黏液中含有大量的蛋白酶,其主要是丝氨酸蛋白酶和金属蛋白酶类,为前者的研究结论提供了更可靠的证据。除了蛋白酶类和免疫球蛋白之外,1998年Buchman^[9]在对虹鳟体表黏液活性物质分析中还得到:溶菌酶、白细胞介素IL-1、凝集素、肾上腺皮质激素等免疫活性物质。其中凝集素类,Ingram^[10]早在1980年时就提出了,描述它为一种碳水化合物结合的蛋白,既不是抗体类也非酶类,即凝集素类,到现今已发现了4种类型,即:从海鳗中提取的AJL-1, AJL-2, 河鲀凝集素, 鲷科类凝集素^[11], 其中AJL-2是日本鳗鲡中独特的凝集素,显示Ca²⁺不依赖性^[12],而河鲀凝集素类是从红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)中提取的一种特异性甘露糖凝集素,与单子叶植物凝集素结构相似,现在通过突变分析对其甘露糖结合位点有了全面的了解,为其抗菌特异性的研究提供了依据^[13]; Sangeetha^[14]等1996年从鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)皮

肤黏液中分离纯化得到了一种抗菌肽,1999年Nathalie^[15]也发现在淡水鱼和海水鱼中均含有抗菌肽;1999年梁明山^[16]在泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)体表黏液中发现了一种超氧化物歧化酶(SOD);最近,Yoichiro等^[17]从黑平鲷(*Sebastes schlegelii*)中提取出一种蛋白分子质量为120 ku的酸性糖蛋白即L-氨基酸氧化酶(LAO),它具有较高的抗菌效能,并对病菌有一定的选择性。

对黏液成分的研究结果揭示了鱼类体表黏液蛋白中含有大量的,种类丰富的生物活性物质,在鱼类抵抗外源病菌侵入,保护机体内外环境平衡等生命活动中起着及其重要的作用。

3 体表黏液功能研究

鱼类体表黏液做为鱼体与外界直接接触的第一道门户,且化学成分复杂,功能多种多样,所以对其功能性的研究也显得及其重要。

3.1 免疫防御功能

黏液中含有的抵抗病原微生物入侵的非特异性的免疫活性物质,从而保护鱼体不受细菌、病毒等微小有机体的侵害,这一功能又称为黏液的免疫性作用。自1969年Fletcher等^[5]提出在血清和黏液中都存在着免疫球蛋白这一事实,国内外研究者对鱼类黏液的免疫功能产生了浓厚的兴趣。

1976年Harrell^[18]提出鱼类黏液中具有同血液相似的血清反应,余为一^[19]1999年在对鲫鱼(*Carassius auratus*)与8种淡水鱼的血清和体表黏液蛋白分子及其抗原进行相关性分析中表明:血清蛋白和体表黏液蛋白中存在相当数量的分子质量和抗原性相同的分子。尹绍武^[20]2003年在对黄鳢(*Monopterus albus* Zuiew)血清与体表黏液蛋白的比较研究中也证实了这一结论。然而随着对体表免疫功能研究的不断深入,研究者们对黏液免疫提出了两种截然相反的观点:Rombout等^[21,22]提出了真骨鱼中存在着一个黏液性免疫系统,但是杨桂文等^[17]在对鲤鱼皮肤黏液进行研究认为,已有的实验证据并不能证明在鱼类中存在着一个完全独立于血清免疫球蛋白的分泌性免疫系统。现在对黏液中免疫球蛋白的来源还不清楚,因此,真骨鱼中黏液性免疫系统的存在与否还需要进一步研究^[23,24]。

除了免疫球蛋白外,还存在其他多种具有抗菌活性的抗性因子:早在1983年,Hjelmeland^[6]在对虹鳟的体表黏液的研究中,就提出其黏液中有一种类似胰蛋白酶的蛋白酶类,以后人们在不同的鱼种

中相继发现了丝氨酸蛋白酶^[7]、金属蛋白酶类^[8]，以及半胱氨酸蛋白水解酶类^[25-27]。研究结果显示：丝氨酸和半胱氨酸蛋白水解酶类可以溶解寄生物来保护机体免受细菌和原生动物的侵袭；金属蛋白酶促进前组织蛋白酶D的活性，而组织蛋白酶D可以水解蛋白质从而产生多肽^[8]，起到防御寄生物侵袭的作用。另外还有一种蛋白活性物质即转铁蛋白，它可通过剥夺细菌基本营养物质从而延长它们细胞增加的时间，达到抵抗作用^[28]，最近，Palaksha等^[29]在对牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)体表黏液非特异性活性物质的研究也为转铁蛋白的特性及功能提供了更可靠的证据。1998年Buchman^[9]在对虹鳟体表黏液活性物质分析中还得到：蛋白水解酶类、溶菌酶、白细胞介素IL-1、凝集素、肾上腺皮质激素等多种免疫活性物质，并对这些成分的抗菌活性进行了检测，表明其在抵抗细菌等寄生物入侵时都有一定的作用。Lemaltre等^[30]1996年从鲤鱼皮肤黏液中分离纯化得到了一种抗菌蛋白，其可以作用于细菌等外侵物的细胞膜，使其脂质双分子层形成离子通道从而改变细胞膜的渗透性导致靶细胞的破裂死亡。Yoichiro^[17]2008年对从黑平鲈中纯化的LAO进行研究，结果显示细菌结合活性可能与细菌细胞对LAO的选择性有关，从而显示了LAO的抗菌的特异性。Sangeetha^[14]2008年对红点鲑(*Salvelinus alpinus*)、河鲈(*Squaliobarbus fontinalis*)、鲤鱼、花条鲈(*Morone saxatilis*)、黑线鲟(*Melanogrammus aeglefinus*)和黏盲鳗(*Myxine glutinosa*)6种鱼的体表黏液的抗菌活性进行检测，发现河鲈、黑线鲟、黏盲鳗的酸性黏液提取物对鱼和人类的病原具有较强的特殊抗菌活性，因此推断这些鱼种的黏液可能是应用鱼和人类的特异的抗菌剂源头。这为黏液在抵抗外源微生物侵害等免疫抵御作用提供了更有利证据，也使这一方向的研究显得举足轻重。

3.2 体表黏液调节渗透压作用

鱼的体液正常情况下比海水缺盐比淡水多盐，在淡水鱼中有水渗入到体内和盐类渗出体外的倾向，海水鱼的情况相反。黏液层可缓和这一过程，有助于保持体内适当浓度的盐类。

Shephard^[31]1994年提出鱼类黏液的功能包括渗透调节和离子调控，但作者也提到并不能确定水分子通过鱼体表会受到黏液层的影响；随着对鱼类黏液潜在的离子调控功能的研究不断深入同时也激发了一些新的分析手段，比如原位测量法^[32]和将

离子注入黏液测量扩散率^[33]等。但这些研究显示的主要观点是体表黏液在限制离子渗透性上意义并不重大。然而，Stamatis^[34]2005年提到黏液糖蛋白是酸性的或是近中性的，黏液可能起到离子交换器的作用，即黏液在离子调控上起到作用。Lasker等^[35]早在1968年第一次报告提出沙丁鱼(*Sardina caerulea*)幼鱼的皮肤上存在离子细胞。Filik^[36]1984年也证明在鱼类黏液中存在钙调蛋白，其为一种增强结合Ca²⁺能力的蛋白，可以间接地与离子吸收有关。

氯细胞对鱼的渗透调节过程起着重要的作用，其胞质中充满发达的微小管系统含有大量的Na-K-ATPase，有较高的离子泵活性，在鱼类的离子调控中具有重要作用。其通常存在于广盐性硬骨鱼的鱼鳃中，而在早期幼鱼的鳃中并不存在或是不发达，但在这一时期皮肤中含有大量的氯细胞，并被认为主要的离子交换场所。Shelbourne^[37]1957年利用活体染色荧光定量法第一次报道了在欧鳎(*Pleuronectes platessa*)幼鱼的皮肤中发现了氯细胞，其在结构和生物化学方面都与成鱼相似。朱杰^[38]2003年在大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)幼鱼的体表上皮中发现典型的充满线粒体和管状系统的氯细胞。Alex^[39]2001年详细描述了氯细胞在鱼体表的戏剧性的由多到少，以至退化的发育变化过程。但是皮肤氯细胞的作用机制还不明确，它与黏液分泌之间的关系有待探讨。目前对体表黏液的渗透作用机制还不清楚，若能将其机制研究清楚，在鱼类选育引种，活鱼运输等养殖实践过程中是一个重大的突破。

3.3 体表黏液在鱼类抗逆性生长中的作用

不同种类的鱼有着各自的适应性，其中体表黏液是鱼类机体与外界环境的天然屏障，所以在环境因子如水的pH、盐度、温度、溶氧量、离子浓度等发生变化时，体表黏液也随着变化，如分泌细胞的分泌量增加等。

Prasad^[40]1987年的研究表明，鱼类的鳃上皮黏液细胞在亚致死剂量的原油胁迫下，分泌大量黏液在鳃的表面形成一层保护膜，但是，在致死剂量下，黏液细胞的数量减少，体积变小。还有实验表明鱼类黏液细胞的分泌物对于酸胁迫也有一定的抵抗作用，如果外界环境中的渗透压过大，则部分黏液细胞会转化为氯化物分泌细胞，增加鱼类的渗透压调节^[41]。鱼类黏液细胞对于外界环境刺激的反应是一个复杂的过程，黏液细胞反应机制也不相同，国

内外目前仅限于几种常见理化因子对黏液的影响有所研究^[20]，而对其机制研究甚少。因此，对于外界环境对鱼类黏液细胞的影响和黏液细胞的变化进行深入的研究，具有广泛的应用价值^[23]，尤其在鱼种引种和养殖方面。

3.4 体表黏液的其他功能

Kenny^[42] 2005 年对慈鲷科的 *Symphysodon* spp. 研究中发现其亲体的黏液含量高于幼体，但其黏液蛋白成分相似；并且双亲用其自身产生的黏液分泌物来饲养幼体至第 15 天为止，随后逐渐减少，这可能是由于幼鱼时没有捕食外界食物的能力，而需要亲体分泌物的喂养，更进一步地说，由于黏液中含有重要的物质比如蛋白、激素和抗体，从而促进幼体的存活和生长；体表黏液可将混浊的水体变清，创造一个相对较好的生存环境；体表分泌的黏液可以润滑鱼的体表，减少摩擦，使鱼体付出较小的能量，而获得较快的运动速度^[43]；体表黏液还有警戒作用功能，例如鲤形目的鱼类棒状细胞的分泌物里含有一种蝶呤，具有惊吓作用^[43]等等。

4 研究前景

文中对鱼类黏液细胞的形成、发育，以及体表黏液的成分、功能等方面进行了阐述，可看出鱼类体表黏液在鱼类生命活动中的重要性。然而对体表黏液的研究尽管开展比较早，但发展非常缓慢，目前国外对该方向的研究已渐渐重视起来也开始进行深入的探究，但国内的研究报道则较少，而且大都是基础性的描述，对于已经发现的活性物质的作用及其机制的研究也不深入。至今仍存在许多尚未解决的问题，例如：各种活性物质的功能及其分子作用机制，它们的免疫反应机制；抗体的产生，以及它的来源与血清抗体的关系；渗透机制，体表黏液是否起到离子交换器的作用，该作用又是依靠什么机制来发挥的，是否存在一种特异蛋白与此机制有关等等，若能研究清楚这些问题，可为鱼类在疾病防治，鱼类疫苗的制备，引种繁育，活鱼运输，及其抗逆性状选育等养殖业中面临的问题，提供科学的依据和解决方法，从而在养殖等生产实践中起到不可估量的作用。

参考文献:

[1] 尹苗, 安利国, 杨桂文. 鲤鱼黏液细胞类型的研究[J]. 动物学杂志, 2000, 35(1): 8-10.
[2] Sinha G M. A histochemical study of the mucous cells in

the bucco-pharyngeal region of four Indian freshwater fishes in relation to their origin, development, occurrence and probable functions [J]. **Acta Histochem Biol**, 1967, 53S: 217-233.
[3] Harris J E, Hunt S. The fine structure of the epidermis of two species of salmonid fish the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and the brow trout (*Salmo trutta*) [J]. **Cell Tissue Res**, 1975, 163: 535-545.
[4] 勃朗 M E. 鱼类生理学[M]. 北京: 科学出版社, 1957. 215-218.
[5] Feltcher T, Grant P. Immunoglobulins in the serum and mucus of plaice, *Pleuronectes platessa* [J]. **J Biochem**, 1969, 115: 1-65.
[6] Hjelmeland K. Skin mucus protease from rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, and its biological significance [J]. **J Fish Biol**, 1983, 23:13-22.
[7] Kowalski R, Wojtczak M, Glogowski J, et al. Gelatinolytic and anti-trypsin. activities in seminal plasma of common carp: relationship to blood, skin mucus and spermatozoa [J]. **Aquat Living Res**, 2003, 16: 438-444.
[8] Sallles C M C. Identification and characterization of proteases from skin mucus of tambacu, a Neotropical hybrid fish [J]. **Fish Physiol Biochem**, 2007, 33: 173-179.
[9] Buchman K, Bresciani J. Microenvironment of *Gyrodactylus derjavini* on rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: association between cell density in skin site selection [J]. **Parasitol Res**, 1998, 84: 17-24.
[10] Ingram G A. Substances involved in the natural resistance of fish to infection—a review [J]. **J Fish Biol**, 1980, 16: 23-60.
[11] Yuzuru S, Satoshi T. Molecular diversity of skin mucus lectins in fish [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part B, Biochemistry & Molecular Biology**, 2003, 136: 723-730.
[12] Satoshi T, Wei-Jun Y. Characteristics and primary structure of a galectin in the skinmucus of the Japanese eel, *Anguilla japonica* [J]. **Developmental and Comparative Immunology**, 2004, 28: 325-335.
[13] Shigeyuki T, Satoshi T. Carbohydrate-binding site of a novel mannose-specific lectin from fugu (*Takifugu rubripes*) skin mucus [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part B, Biochemistry & Molecular Biology**, 2006, 143: 514-519.

- [14] Sangeetha S. Comparison of antimicrobial activity in the epidermal mucus extracts of fish [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology B**, 2008, doi:10.1016/j.cbpb.2008.01.011.
- [15] Nathalie E. Isolation and characterization of novel glycoproteins from fish epidermal mucus: correlation between their pore-forming properties and their antibacterial activities [J]. **Biochimica et Biophysica Acta**, 2000, 1476: 271-280.
- [16] 梁山, 刘煜. 泥鳅体表黏液超氧化物歧化酶的发现 [J]. 西南农业学报, 1999, **12**(4):120-122.
- [17] Yoichiro K, Nobuyo K. Antibacterial action of L-amino acid oxidase from the skin mucus of rockfish *Sebastes schlegelii* [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Part B, Biochemistry & Molecular Biology, 2008, 149: 394-400.
- [18] Harrell L. Humoral factors important in resistance of salmonid fish to bacterial disease II. Anti-vibrio activity in mucus and observations on complement [J]. **Aquac**, 1976, 7: 363-370.
- [19] 余为一. 鲫与 8 种淡水鱼血清和体表黏液蛋白分子及其抗原相关性分析 [J]. 安徽农业大学学报, 1999, **26**(1): 23-30.
- [20] 尹绍武. 黄鳝血清和体表黏液蛋白的比较研究 [J]. 激光生物学报, 2003, **12**(2): 128-131.
- [21] Rombout J H W M. The gut associated lymphoid tissue (GALT) of carp (*Cyprinus carpio* L.): An immunocytochemical analysis [J]. **Dev Comp Immunol**, 1993, 17: 56-66.
- [22] Rombout J H W M. Difference in mucus and serum immunoglobulin of carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. **Dev Comp Immunol**, 1993, 17: 309-317.
- [23] 杨桂文, 安利国. 鱼类黏液细胞研究进展 [J]. 水产学报, 1999, **23**(4): 403-408.
- [24] 杨桂文, 安利国, 王长法, 等. 鲤鱼皮肤黏液与血清中免疫球蛋白的比较研究 [J]. 动物学研究, 1998, **19**(6):489-492.
- [25] Aranishi F, Nakane M. Epidermal proteinases in the European eel [J]. **Physiol Zool**, 1997, 70:563-570.
- [26] Aranishi F, Nakane M. Epidermal proteinases of the Japanese eel [J]. **Fish Physiol Biochem**, 1997, 16:471-478.
- [27] Aranishi F, Nakane M. Epidermal proteases of American eel [J]. **J Aquat Anim Health**, 1998, 10:35-42.
- [28] Alexander J B, Ingram G A. Noncellular nonspecific defence mechanisms of fish [J]. **Annu Rev Fish Dis**, 1992, 2:249-279.
- [29] Palaksha K J. Evaluation of non-specific immune components from the skin mucus of olive flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. **Fish & Shellfish Immunology**, 2008, 24: 479-488.
- [30] Lemaitre C, Orange N, Saglio P, et al. Characterization and ion channel activities of novel antibacterial proteins from the skin mucosa of carp (*Cyprinus carpio*) [J]. **Eur J Biochem**, 1996, 240: 147-149.
- [31] Shephard K L. Functions for fish mucus [J]. **J Fish Biol**, 1994, 4: 401-429.
- [32] Shephard K L. The influence of mucus on the diffusion of ions across the oesophagus of fish [J]. **Physiol Zool**, 1982, 55: 401-429.
- [33] Marshall W S. On the involvement of mucous secretion in teleost osmoregulation. [J]. **Can J Zool**, 1978, 56: 1 088-1 091.
- [34] Stamatis V. Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: A review [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A, Molecular & Integrative Physiology**, 2005, 141: 401-429.
- [35] Lasker R, Threadgold L T. "Chloride cell" in the skin of the larval sardine [J]. **Exp Cell Res**, 1968, 52: 582-590.
- [36] Flik G, VanRijs H. Evidence for the presence of calmodulin in fish mucus [J]. **Eur J Biochem**, 1984, 138: 651-654.
- [37] Shelbourne J E. Site of chloride cell regulation in marine fish larvae [J]. **Nature**, 1957, 180: 920-922.
- [38] ZHU Jie. Development and ultrastructure of larval skin in *Scophthamus maximus* [J]. **J Fish China**, 2003, **27**(2): 97-101.
- [39] Alex M S. Metamorphosis and early larval development of the flatfishes (*Pleuronectiformes*): an osmoregulatory perspective [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part B, Biochemistry & Molecular Biology**, 2001, 129: 587-595.
- [40] Prasad M S. Histochemical observation on crude oil poisoning in the respiratory epithelium of *Puntius sophore* [J]. **Acta Hydrochim Hydrubiol**, 1987, **15**(5): 535-553.
- [41] 杨秀平. 鱼类生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. 89-96.
- [42] Kenny C. Characterisation of proteins in epidermal mucus of discus fish (*Symphysodon* spp.) during parental phase [J]. **Aquaculture**, 2005, 249: 469-476.
- [43] 赵连胜. 说说鱼体的黏液 [J]. 黑龙江水产, 2002, 6: 47-48.

(本文编辑: 刘珊珊)