

# 大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)鱼苗视网膜 组织结构与视觉特性\*

车景青 陈京华<sup>①</sup> 胡苗峰

(青岛农业大学海洋科学与工程学院 青岛 266109)

**摘要** 采用石蜡连续切片技术研究了初孵至 50 日龄大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)鱼苗的视网膜结构及视觉特性。测定了鱼苗发育过程中视网膜横切面上视锥细胞(CC)、外核层细胞核(ONN)和神经节细胞(GC)的数量变化,以及鱼苗经明暗适应后视网膜色素指数的变化。结果显示,2 日龄仔鱼视网膜上出现色素层和视锥细胞层,为仔鱼开口摄食提供了视觉基础。5 日龄仔鱼的视网膜没有运动反应。鱼苗从 16 日龄发育到 30 日龄,明暗适应后视网膜色素指数的差值显著升高( $P<0.01$ ),表明视网膜出现了显著的运动反应。16–39 日龄,鱼苗视网膜上 CC、GC 数量显著减少( $P<0.01$ ), ONN 数量显著增多( $P<0.01$ ), 39–50 日龄,视网膜上 CC、GC 和 ONN 数量没有出现显著差异( $P>0.05$ )。大菱鲂鱼苗变态前视网膜视敏度高,光敏性低,变态后视敏度降低,光敏性增强,视网膜逐步适应感受弱光的刺激,这与大菱鲂鱼苗变态后从浮游到底栖的生活习性相适应。变态后的大菱鲂光感受系统不发达。

**关键词** 大菱鲂; 视网膜; 组织结构; 视觉特性

**中图分类号** S917 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2016)02-0025-08

鱼类能够通过视觉来辨别物体的大小、形状、颜色、距离方位和移动情况(林浩然, 2011),在摄食过程中,一些鱼类靠视觉寻找和发现食物,辨认和选择食物,摄食时方向和姿态的调整(李大勇等, 1994)。不同摄食习性的鱼类的视网膜结构特征存在一定差异(林浩然, 2011),摄食中视觉起主要作用的鱼类被称为“视觉鱼类”,如白昼时在中上层和浅水层摄食浮游、底栖生物鱼类以及追逐捕食的凶猛鱼类,这些鱼类的视觉具有明视和暗视两种光感受系统(梁旭方等, 1998)。研究鱼类视网膜的结构特征及其相关特性,有助于进一步深入分析鱼类的摄食行为。

国外有关鱼类视觉特性与摄食行为方面的研究比较深入(Bailes *et al.*, 2010; Evans *et al.*, 1993; Ota *et al.*, 1999; Robinson *et al.*, 2011; Sabatés *et al.*, 2003)。Blaxter 等(1970)研究发现,欧鲷(*Solea solea*)、小头油

鲈(*Microstomus kitt*)和欧鲈(*Pleuronectes platessa*)在鱼苗变态期和成鱼期存在视网膜运动反应。Robinson 等(2011)研究发现,不同波长的光线会影响金赤鲷(*Pagrus auratus*)的视力。国内学者也开展了一些鱼类视觉特征方面的研究,如有关蓝圆鲈(*Decapterus maruadsi*)、鲈鱼(*Pneumatophorus japonicus*)(杨雄里等, 1976)、河川沙塘鳢(*Odontobutis potamophila*)(胡先成等, 2007)、半滑舌鲷(*Cynoglossus semilaevis*)(马爱军等, 2007)、条石鲷(*Oplegnathus fasciatus*)(何滔等, 2012)和达氏鲟(*Acipenser dabryanus*)(史玲玲等, 2013)的视觉特性研究。

大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)是我国北方沿海重要的养殖经济鱼类。国内外在大菱鲂养殖技术、营养与饲料、消化系统发育特征等方面进行了大量的研究(鲁媛媛等, 2014; Leknes *et al.*, 2012; 陈慕雁等,

\* 公益性行业(农业)科研专项项目(201303053)和山东省自然科学基金(ZR2010CL025)共同资助。车景青, E-mail: chejingqing@163.com

① 通讯作者: 陈京华, 副教授, E-mail: Chen\_jinghua@163.com

收稿日期: 2015-02-06, 收修改稿日期: 2015-04-08

2006)。Neave(1984)研究了光照强度对大菱鲆视网膜运动反应的影响,但有关大菱鲆早期发育阶段视觉器官组织学特征的研究未见报道。作者采取石蜡组织切片的方法,对不同发育阶段大菱鲆的视网膜发育特征和视觉特性进行了研究,为大菱鲆摄食生理的研究提供理论依据,并为鲆鲽鱼类视觉器官的组织发育研究补充相关的生物学资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼苗

实验所用大菱鲆仔稚幼鱼为同批次孵化的鱼苗,取自烟台泰华海洋科技有限公司。鱼苗培育水温为 $(20.5\pm 2)^{\circ}\text{C}$ ,盐度为 $29\pm 1$ 。实验从2013年7月16日开始,至9月3日结束,共50 d。根据大菱鲆鱼苗发育阶段划分,1–16日龄鱼苗处于仔鱼期,20–30日龄鱼苗处于稚鱼期,34–60日龄鱼苗处于幼鱼期(雷霖霖等,2003),分别取初孵、2、5、10、16、20、23、26、30、34、39、43和50日龄的健康鱼苗用于实验。

### 1.2 实验方法

**1.2.1 鱼苗明暗适应** 准备6个水体为6 L的方形塑料水槽,调节水温为 $20.5\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ ,将每阶段所取的72尾鱼苗随机放入6个水槽内,每槽12尾。3个水槽置于自然光下3 h,光照强度为100–500 lx,对鱼苗进行明适应;另外3个水槽用不透光的黑色胶带覆盖侧面和底部,上方用不透光的黑色塑料板覆盖,光照强度为0,对鱼苗进行暗适应3 h。

**1.2.2 鱼苗固定与石蜡切片** 明暗适应后的鱼苗均用波恩氏液进行固定处理。其中,明适应后的鱼苗在自然光下直接固定,暗适应后的鱼苗在全暗环境的安全红光下进行固定。安全红光用3 W的红色LED灯距离0.5 m照射。样品固定24 h后,用70%酒精冲洗,并保存于其中。

样品经过乙醇梯度脱水、二甲苯透明、浸蜡、石蜡包埋后,进行横向和纵向的连续切片,16日龄前鱼苗的切片厚度为 $4\ \mu\text{m}$ ,16日龄后鱼苗的切片厚度为 $5\ \mu\text{m}$ 。经HE染色后,在SMART生物显微镜下进行观察,用ISCapture图像采集软件拍摄照片。

### 1.3 测量与计算

**1.3.1 鱼苗视网膜主要细胞层厚度的测量** 在生物显微镜下,经台微尺校准,用目微尺测量各日龄鱼苗视网膜上外核层(ONL)、内核层(INL)和神经节细胞层(GCL)的厚度。

**1.3.2 鱼苗视网膜横切面上3种细胞的数量和比值计算** 计数视网膜横切面上 $100\ \mu\text{m}$ 长度内,视锥细胞(CC)、外核层细胞核(ONN)及神经节细胞(GC)的数量,其中1个双锥以2个单锥计(Blaxter *et al.*, 1967),每个样品随机选择5个不同的区域进行计数。

分别计算视网膜上外核层细胞核与视锥细胞的数量比值(ONN/CC)、外核层细胞核与神经节细胞的数量比值(ONN/GC)(Blaxter *et al.*, 1967)。

**1.3.3 明暗适应后鱼苗视网膜色素指数计算** 在视网膜上等距离取5个点,测量色素层厚度( $P$ ),即从视网膜外缘到黑色素移动最外缘间的距离。测量视觉细胞层厚度( $V$ ),即视网膜外缘到外界膜之间的距离。色素指数(Pigment Index,  $PI$ )= $P/V$ (章厚泉等,1989)。

### 1.4 统计分析

实验数据(平均值 $\pm$ 标准差)(Mean $\pm$ SD)采用SPSS 19.0统计软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA)( $P<0.05$ 表示差异显著, $P<0.01$ 表示差异极显著)。

## 2 结果

### 2.1 大菱鲆仔鱼视网膜的结构变化

初孵仔鱼视网膜结构简单,晶体已发育,从脉络膜向玻璃体方向,视网膜分化为外核层、内核层和神经节细胞层(图1-1)。2日龄仔鱼视网膜主要结构发育完备,视网膜上出现色素层,少量的视单锥细胞形成视锥细胞层(图1-2)。10日龄仔鱼视网膜上出现1层水平细胞(图1-3)。

### 2.2 大菱鲆鱼苗视网膜上外核层、内核层及神经节细胞层厚度的变化

初孵仔鱼视网膜外核层较薄,只有1层细胞(图1-1),厚度为 $(5.2\pm 1.1)\ \mu\text{m}$ (表1),10日龄仔鱼外核层有1–2层细胞(图1-3),34日龄幼鱼外核层有3–4层细胞(图1-4)。从表1可知,鱼苗从2日龄发育到16日龄,视网膜的外核层厚度显著增大( $P<0.01$ ),从16日龄发育到50日龄,外核层厚度没有出现显著变化( $P>0.05$ )。

初孵仔鱼视网膜内核层有5–6层细胞,此时内核层仅由双极细胞和无长突细胞组成,两种细胞间界限不明显(图1-1)。10日龄仔鱼视网膜内核层出现水平细胞,但数量稀少(图1-3)。34日龄幼鱼视网膜内核层最厚,包括1–2层水平细胞、6–7层双极细胞和5层无长突细胞(图1-4)。随着鱼苗发育,内核层逐渐变薄,50日龄幼鱼视网膜内核层仅有1层水平细胞、

3-4 层双极细胞和 3-4 层无长突细胞(图 1-5)。由表 1 可知, 鱼苗发育过程中视网膜内核层的厚度先增大后减小。初孵仔鱼视网膜内核层的厚度仅为(12.2±0.8) μm, 随着鱼苗发育, 内核层的厚度显著增大( $P<0.01$ ), 至 34 日龄时内核层的厚度达到最大(36.6±1.7) μm, 之后内核层的厚度显著减小( $P<0.01$ ), 50 日龄时厚度减小至(26.8±2.3) μm。

初孵仔鱼视网膜神经节细胞层有 5-6 层细胞(图 1-1), 随鱼苗发育, 神经节细胞层细胞数量逐渐减少, 50 日龄幼鱼的神经节细胞层仅有 1 层细胞, 且细胞排列稀疏(图 1-6)。从细胞层厚度来看(表 1), 初孵仔鱼视网膜神经节细胞层的厚度最大(21.6±2.1) μm, 随着鱼苗

发育, 神经节细胞层的厚度显著减小( $P<0.01$ ), 其中, 10-16 日龄仔鱼的神经节细胞层厚度显著低于初孵仔鱼( $P<0.01$ ), 20-26 日龄稚鱼的神经节细胞层厚度显著低于 2 日龄仔鱼( $P<0.01$ ), 50 日龄幼鱼的神经节细胞层厚度显著低于 20 日龄稚鱼( $P<0.01$ ), 34-50 日龄幼鱼的神经节细胞层厚度没有显著变化( $P>0.05$ )。

### 2.3 大菱鲆视网膜上视锥细胞、神经节细胞和外核层细胞核的数量变化

从表 2 可知, 鱼苗发育过程中视网膜上视锥细胞的数量呈下降趋势, 其中, 26-30 日龄稚鱼视网膜上视锥细胞的数量显著低于 16 日龄仔鱼( $P<0.01$ ), 43-50 日龄

表 1 不同发育阶段大菱鲆鱼苗视网膜的外核层(ONL)、内核层(INL)与神经节细胞层(GCL)厚度的变化(平均数±标准差)

Tab.1 Thickness variations of outer nuclear layer (ONL), internal nuclear layer (INL) and ganglion cell layer (GCL) of retinal of turbot fries (Mean±SD)

日龄 Age (d)	外核层厚度 Thickness of ONL (μm)	内核层厚度 Thickness of INL (μm)	神经节细胞层厚度 Thickness of GCL (μm)
0	5.2±1.1 <sup>a</sup>	12.2±0.8 <sup>a</sup>	21.6±2.1 <sup>f</sup>
2	6.0±0.0 <sup>ab</sup>	14.8±1.1 <sup>a</sup>	20.2±1.8 <sup>ef</sup>
10	8.4±0.5 <sup>b</sup>	18.4±2.2 <sup>b</sup>	17.8±1.1 <sup>de</sup>
16	11.6±1.7 <sup>c</sup>	25.2±1.1 <sup>c</sup>	17.2±2.3 <sup>cde</sup>
20	11.6±1.1 <sup>c</sup>	26.2±2.0 <sup>c</sup>	16.4±0.9 <sup>bcd</sup>
26	13.2±1.1 <sup>c</sup>	29.8±1.1 <sup>de</sup>	14.4±2.2 <sup>abcd</sup>
34	13.6±0.9 <sup>c</sup>	36.6±1.7 <sup>f</sup>	13.8±1.1 <sup>abc</sup>
43	13.0±0.7 <sup>c</sup>	31.8±1.1 <sup>e</sup>	13.4±1.1 <sup>ab</sup>
50	12.8±3.0 <sup>c</sup>	26.8±2.3 <sup>cd</sup>	11.6±1.7 <sup>a</sup>
<i>P</i>	0	0	0

注: 表中数据为平均数和标准差; 同一列中平均数后上标不同表示差异显著( $P<0.05$ ), 下同

Note: Values are means and standard deviation; Means with different superscripts within the same column have significant differences ( $P<0.05$ ), the same as follows

表 2 大菱鲆鱼苗视网膜横切面上 100 μm 长度内视锥细胞(CC)、神经节细胞(GC)和外核层细胞(ONN)的数量及数量比(平均数±标准差)

Tab.2 The amounts of cone cell (CC), ganglion cell (GC) and nuclei of the outer nuclear layer (ONN), ratio of the amounts of ONN and CC, ratio of the amounts of ONN and GC per 100 μm length of the retina cross section of turbot fries (Mean±SD)

日龄 Age (d)	视锥细胞数量 Amount of CC (个/100 μm)	神经节细胞数量 Amount of GC (个/100 μm)	外核层细胞核数量 Amount of ONN (个/100 μm)	外核层细胞核与视锥 细胞的数量比 Ratio of ONN and CC	外核层细胞核与神经节 细胞的数量比 Ratio of ONN and GC
16	35.4±0.9 <sup>c</sup>	64.8±6.6 <sup>c</sup>	65.8±1.6 <sup>a</sup>	1.86±0.04 <sup>a</sup>	1.02±0.10 <sup>a</sup>
20	33.2±3.3 <sup>de</sup>	63.2±8.0 <sup>c</sup>	75.2±2.9 <sup>b</sup>	2.27±0.04 <sup>ab</sup>	1.20±0.13 <sup>ab</sup>
23	30.0±1.6 <sup>cde</sup>	63.0±8.6 <sup>c</sup>	88.2±3.1 <sup>c</sup>	2.94±0.36 <sup>abc</sup>	1.42±0.23 <sup>ab</sup>
26	27.6±2.7 <sup>bcd</sup>	57.0±19.0 <sup>c</sup>	92.2±1.0 <sup>cd</sup>	3.36±0.16 <sup>bcd</sup>	1.75±0.51 <sup>ab</sup>
30	25.6±3.3 <sup>abc</sup>	48.8±17.4 <sup>bc</sup>	93.0±3.5 <sup>cd</sup>	3.70±0.21 <sup>cde</sup>	2.16±0.90 <sup>bc</sup>
34	24.0±2.0 <sup>abc</sup>	45.0±7.6 <sup>abc</sup>	93.8±3.2 <sup>cd</sup>	3.93±0.13 <sup>cde</sup>	2.14±0.41 <sup>bc</sup>
39	23.4±2.7 <sup>ab</sup>	34.2±6.1 <sup>ab</sup>	96.2±2.6 <sup>d</sup>	4.45±0.21 <sup>de</sup>	2.88±0.48 <sup>c</sup>
43	21.4±5.2 <sup>a</sup>	30.8±1.9 <sup>ab</sup>	94.8±4.0 <sup>d</sup>	4.63±0.11 <sup>e</sup>	3.10±0.20 <sup>cd</sup>
50	20.4±2.1 <sup>a</sup>	24.4±4.3 <sup>a</sup>	94.2±3.4 <sup>cd</sup>	4.64±0.15 <sup>e</sup>	3.90±0.62 <sup>d</sup>
<i>P</i>	0	0	0	0	0

幼鱼视网膜上视锥细胞的数量显著低于 20–26 日龄稚鱼( $P<0.01$ ), 34–50 日龄幼鱼视网膜上视锥细胞的数量相比较没有显著差异( $P>0.05$ )。

鱼苗发育过程中视网膜上神经节细胞的数量呈显著下降趋势, 其中 39–50 日龄幼鱼视网膜上神经节细胞的数量显著低于 20–30 日龄稚鱼( $P<0.01$ ), 从 16 日龄仔鱼发育到 30 日龄稚鱼, 视网膜上神经节细胞的数量相比较没有显著差异( $P>0.05$ ), 34–50 日龄幼鱼视网膜上神经节细胞的数量相比较没有显著差异( $P>0.05$ )。

从 16 日龄仔鱼发育到 30 日龄稚鱼, 视网膜上外核层细胞核的数量显著增多( $P<0.01$ ), 从 30 日龄稚鱼发育到 50 日龄幼鱼, 视网膜上外核层细胞核的数量没有显著变化( $P>0.05$ )。

鱼苗发育过程中视网膜上 ONN/CC 值呈显著上升的趋势, 其中 16 日龄仔鱼视网膜的 ONN/CC 值显著低于 34 日龄幼鱼( $P<0.01$ ), 34–50 日龄幼鱼视网膜的 ONN/CC 值相比较没有显著差异( $P>0.05$ )。

鱼苗发育过程中视网膜上 ONN/GC 值呈显著上

升的趋势, 其中 16 日龄仔鱼视网膜的 ONN/GC 值显著低于 30 日龄稚鱼( $P<0.01$ ), 20–26 日龄稚鱼视网膜的 ONN/GC 值显著低于 39–50 日龄幼鱼( $P<0.01$ ), 50 日龄幼鱼视网膜的 ONN/GC 值显著高于 34–39 日龄幼鱼( $P<0.01$ )。

## 2.4 大菱鲆鱼苗视网膜色素上皮层细胞内黑色素的分布及色素指数变化

5 日龄仔鱼经自然光明适应后, 黑色素屏蔽了视锥外段(图 1-7), 经暗适应后黑色素没有退回至色素层(图 1-8), 明暗适应下黑色素分布状态一致。34 日龄幼鱼经自然光明适应后, 黑色素完全覆盖视锥层(图 1-9), 经暗适应后黑色素基本退回至色素层(图 1-10)。

由表 3 可知, 5 日龄仔鱼明暗适应后色素指数持平, 16 日龄仔鱼明暗适应后色素指数出现差异。从 16 日龄仔鱼发育到 30 日龄稚鱼, 明暗适应后色素指数的差值显著升高( $P<0.01$ ), 34–50 日龄幼鱼明暗适应后色素指数的差值差异不显著( $P>0.05$ )。

表 3 不同发育阶段大菱鲆鱼苗明暗适应后视网膜色素指数的变化(平均数±标准差)

Tab.3 Variation of the pigment index (PI) of retinal of turbot fries after the light or dark adaption (Mean±SD)

日龄 Age (d)	明适应后色素指数 PI after light adaption (LPI)	暗适应后色素指数 PI after dark adaption (DPI)	明暗适应后色素 指数差值(LPI-DPI)
5	0.81±0.08 <sup>ab</sup>	0.81±0.02 <sup>c</sup>	0.00±0.07 <sup>a</sup>
16	0.87±0.01 <sup>bc</sup>	0.75±0.05 <sup>de</sup>	0.13±0.05 <sup>b</sup>
20	0.80±0.02 <sup>a</sup>	0.63±0.07 <sup>c</sup>	0.17±0.08 <sup>b</sup>
26	0.87±0.04 <sup>bc</sup>	0.66±0.06 <sup>cd</sup>	0.22±0.05 <sup>bc</sup>
30	0.91±0.01 <sup>cd</sup>	0.60±0.05 <sup>bc</sup>	0.32±0.05 <sup>c</sup>
34	1.00±0.00 <sup>e</sup>	0.50±0.04 <sup>a</sup>	0.50±0.04 <sup>d</sup>
43	0.96±0.04 <sup>de</sup>	0.53±0.04 <sup>ab</sup>	0.44±0.05 <sup>d</sup>
50	0.98±0.02 <sup>de</sup>	0.44±0.03 <sup>a</sup>	0.54±0.03 <sup>d</sup>
P	0	0	0

## 3 讨论

### 3.1 大菱鲆鱼苗视网膜发育的结构特征

硬骨鱼类视网膜具备脊椎动物视网膜的典型结构, 从脉络膜至玻璃体方向可分为色素层、视锥视杆层、外界膜、外核层、外网状层、内核层、内网状层、神经节细胞层、神经纤维层和内界膜(张胜祥等, 2002)。在水温为(13.0±0.2)℃条件下, 大菱鲆受精卵孵化至 70 h 时开始出现晶体(朱杰等, 2002), 本研究中初孵仔鱼视网膜已分化形成外核层、内核层和神经节细胞层, 2 日龄仔鱼视网膜上出现色素层和视锥细胞层, 此时, 仔鱼视网膜为纯视锥结构, 该结构适应于

仔鱼的首次摄食, 为 3 日龄仔鱼开口摄食提供了视觉基础, 这与达氏鲟(史玲玲等, 2013)、半滑舌鳎(马爱军等, 2007)、花鲈(*Lateolabrax japonicus*)(王小平等, 1999)等其他硬骨鱼类的研究结果相一致。

光感受系统发达的中上层鱼类, 其内核层发育成 4 层水平细胞, 且水平细胞、双极细胞和无长突细胞的分化非常明显(何大仁等, 1993), 而以鳊鱼(*Siniperca chuatsi*)为代表的夜间捕食的底栖伏击型凶猛鱼类, 视网膜仅存在 1 层或 2 层水平细胞(梁旭方, 1994)。大菱鲆初孵仔鱼视网膜内核层有 5–6 层细胞, 但双极细胞和无长突细胞间界限不明显。10 日龄时, 视网膜出现水平细胞, 但数量稀少。34 日龄时, 水平细胞

增至 1-2 层, 表明此时视网膜光敏感性有所增强。随着鱼苗发育, 内核层逐渐变薄, 50 日龄幼鱼视网膜内核层仅有 1 层水平细胞, 表明大菱鲆是光感受系统不发达的鱼类。与半滑舌鳎相比较(马爱军等, 2007), 大菱鲆视网膜水平细胞、双极细胞与无长突细胞间界限更明显, 分化更显著, 表明大菱鲆视网膜的光敏性较半滑舌鳎强。

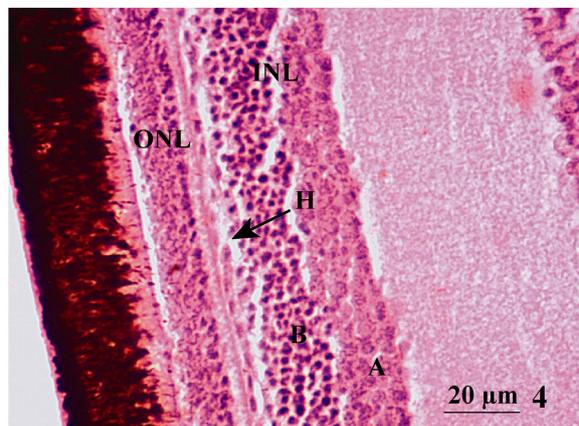
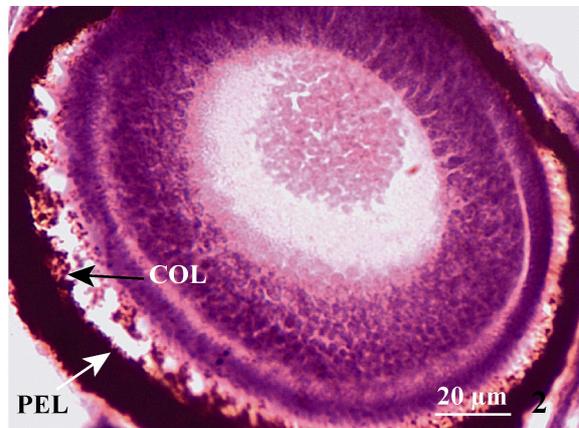
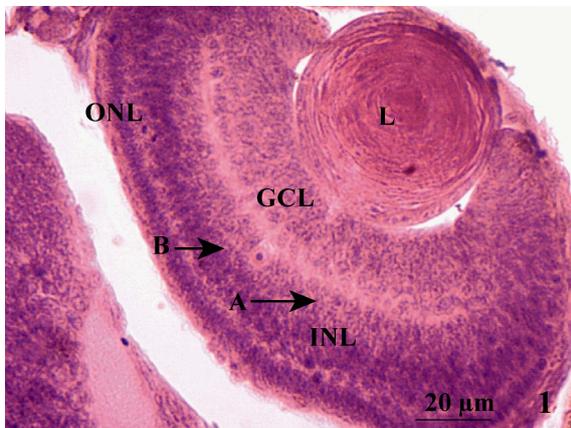
### 3.2 大菱鲆鱼苗视网膜发育的视觉特性

光线能引起鱼类视网膜发生运动反应和色素移动, 强光下视网膜的视锥细胞向外界膜延伸, 视杆细胞被色素细胞覆盖; 弱光下视杆细胞移向外界膜, 而视锥细胞末端的外节则靠近色素细胞。视网膜的这种色素移动是对光的视觉适应, 保护了视杆细胞在强光时不会受到损伤, 在弱光时暴露出来以增强感光能力(Neave, 1984)。Blaxter 等(1970)研究发现, 视杆细胞发育与视网膜产生色素移动同步发生。5 日龄大菱鲆仔鱼经明暗适应后, 视网膜上黑色素分布状态一致, 表明此时视网膜没有运动反应。16 日龄仔鱼视网膜经明暗适应后, 色素指数出现显著差异, 表明在临近变态时大菱鲆视网膜产生了明显的运动反应, 视杆细胞开始发育。从 16 日龄仔鱼发育到 30 日龄稚鱼, 明暗适应后视网膜色素指数的差值及 ONN/CC 值显著

增大( $P < 0.01$ ), 表明从临近变态期至变态期结束时, 视杆细胞的数量逐渐增多(魏开建等, 1996)。

ONN/GC 值反映了视网膜网络结构的会聚程度, 进而反映了鱼眼视敏度的高低及光敏性的强弱(梁旭方, 1994)。16 日龄仔鱼 ONN/GC 值较低, 表明此时视网膜网络会聚程度较低, 视敏度较高, 有利于准确辨认并摄取水中的食物。随着鱼苗发育, 视网膜网络会聚程度逐渐升高, 同时视锥细胞数量下降, 视网膜视敏度降低, 而视杆细胞的数量增加, 增强了视网膜的光敏性, 有助于大菱鲆视网膜逐步适应感受弱光的刺激, 这与鱼苗变态后从浮游到底栖的生活习性相适应。

何大仁等(1993)比较研究了黄鳍鲷(*Sparus latus*)、鳊鱼(*Mugil cephalus*)、赤点石斑鱼(*Epinephelus akaara*)、蓝圆鲀和金色小沙丁鱼(*Sardinella aurita*) 5 种海水鱼的视网膜结构, 发现具有高视敏度、高敏感性视网膜的鱼类对周围环境的光强变化有较强的适应性, 活动范围大。视网膜为高视敏度、低敏感性的鱼类只能在光线充足的水层活动, 而中下层鱼类的视网膜则属于低视敏度、高敏感性类型。本研究中, 大菱鲆鱼苗在变态期前视网膜视敏度较高, 光敏性低。鱼苗变态后视敏度降低, 光敏感性增强, 利于分辨弱光环境中的食物, 因此, 变态后的大菱鲆具有低视敏度、高敏感性的光感受系统。



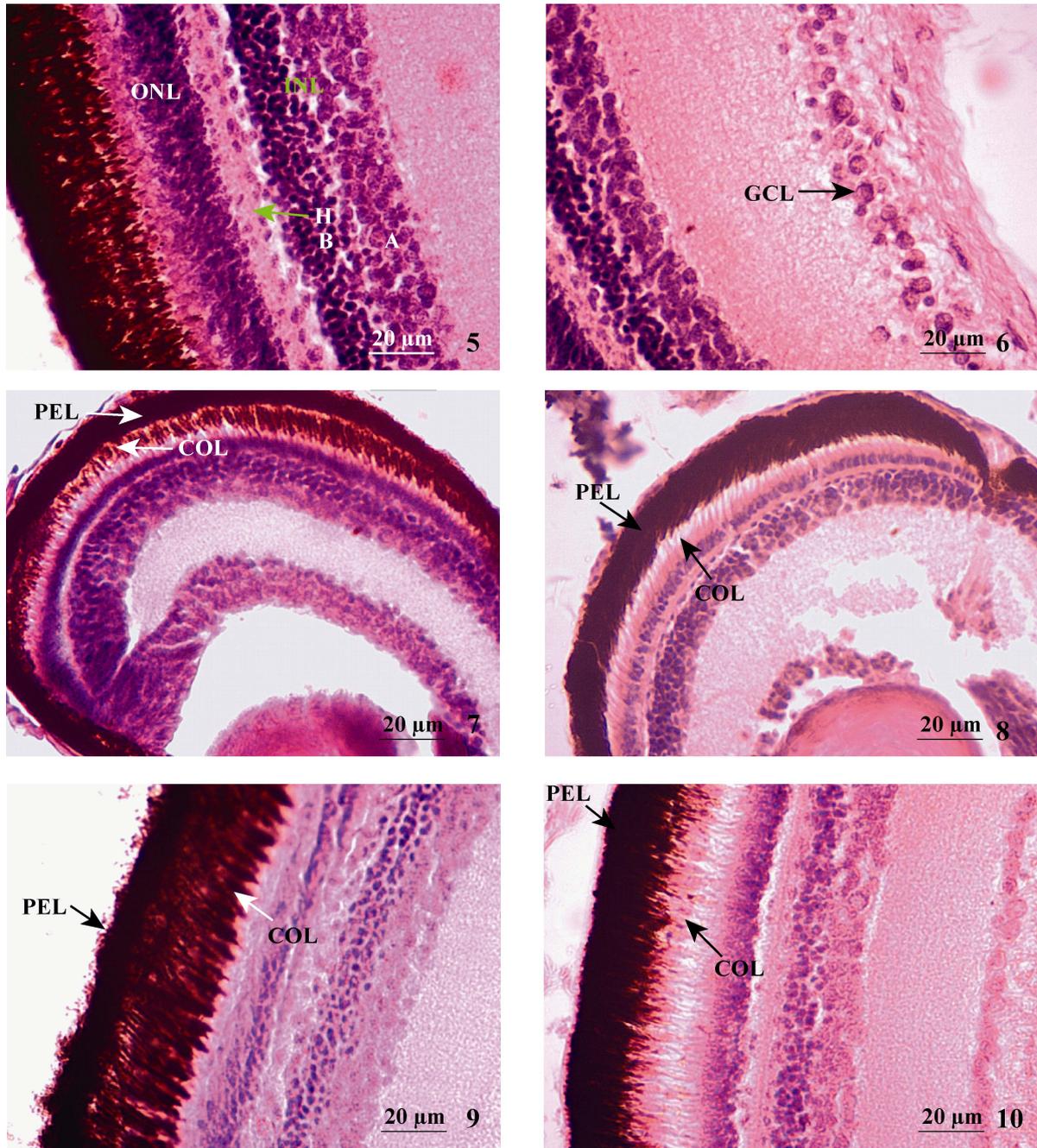


图1 大菱鲆鱼苗视网膜的早期发育特征

Fig.1 Retina development characteristics of turbot fry

1. 初孵仔鱼的视网膜结构; 2. 2 d 仔鱼的视网膜结构; 3. 10 d 仔鱼的视网膜结构; 4. 34 d 幼鱼的视网膜结构; 5. 50 d 幼鱼的视网膜结构(图示外核层、内核层); 6. 50 d 幼鱼的视网膜结构(图示神经节细胞层); 7. 5 d 仔鱼明适应后视网膜结构; 8. 5 d 仔鱼暗适应后视网膜结构; 9. 34 d 幼鱼明适应后视网膜结构; 10. 34 d 幼鱼暗适应后视网膜结构
- A: 无长突细胞; B: 双极细胞; COL: 视锥细胞层; GCL: 神经节细胞层; H: 水平细胞; INL: 内核层; L: 晶体; ONL: 外核层; PEL: 色素层; SC: 视单锥细胞
1. The retina structure of newly hatched larva; 2. The retina structure of 2 d larva; 3. The retina structure of 10 d larva; 4. The retina structure of 34 d young fish; 5. The retina structure of 50 d young fish (It shows ONL and INL); 6. The retina structure of 50 d young fish (It shows GCL); 7. The retina structure of 5 d larva after light adaption for 3 h; 8. The retina structure of 5 d larva after dark adaption for 3 h; 9. The retina structure of 34 d young fish after light adaption for 3 h; 10. The retina structure of 34 d young fish after dark adaption for 3 h.
- A: Amacrine cell; B: Bipolar cell; COL: Cone cell layer; GCL: Ganglion cell layer; H: Horizontal cell; INL: Internal nuclear layer; L: Lens; ONL: Outer nuclear layer; PEL: Pigment layer; SC: Single cone cell

## 参 考 文 献

- 马爱军, 王新安, 庄志猛, 等. 半滑舌鳎仔、稚鱼视网膜结构与视觉特性. *动物学报*, 2007, 53(2): 354–363
- 王小平, 单保党, 洪万树, 等. 花鲈视觉发育与摄食行为的关系. *厦门大学学报(自然科学版)*, 1999, 38(2): 323–327
- 史玲玲, 危起伟, 柴毅, 等. 达氏鲟视网膜早期发育及其相关机能. *中国水产科学*, 2013, 20(5): 958–967
- 朱杰, 张秀梅, 高天翔, 等. 大菱鲆早期变态发育和体表黑色素细胞形态学观察. *水产学报*, 2002, 26(3): 193–200
- 何大仁, 徐永淦. 五种海水鱼视网膜结构的比较. *台湾海峡*, 1993, 12(4): 342–350
- 何滔, 肖志忠, 刘清华, 等. 条石鲷视觉器官早期发育的组织学观察. *海洋科学*, 2012, 36(3): 49–53
- 李大勇, 何大仁, 刘晓春. 光照对真鲷仔、稚、幼鱼摄食的影响. *台湾海峡*, 1994, 13(1): 26–31
- 张胜祥, 李鹤, 王子仁. 斑马鱼视网膜-顶盖系统的组织学研究. *解剖学报*, 2002, 33(1): 108–110
- 陈慕雁, 张秀梅. 大菱鲆仔稚幼鱼消化系统发育的组织学研究. *水生生物学报*, 2006, 30(2): 236–240
- 杨雄里, 李震元, 施文龙, 等. 海水鱼趋光特性的电生理研究 I. 蓝圆鲹、鲈鱼视网膜电图的一般特性. *生物化学与生物物理学报*, 1977, 9(1): 27–38
- 林浩然. *鱼类生理学*. 广州: 中山大学出版社, 2011, 459–466
- 胡先成, 赵云龙. 河川沙塘鳢视觉器官的发育及其与摄食的关系. *动物学杂志*, 2007, 42(5): 41–48
- 章厚泉, 何大仁. 鲑点石斑鱼、大弹涂鱼在不同光照强度下视网膜运动反应的比较. *厦门大学学报(自然科学版)*, 1989, 28(6): 647–650
- 梁旭方. 鳎鱼视觉特性及其对捕食习性适应的研究 II. 视网膜结构特性. *水生生物学报*, 1994, 18(4): 376–377
- 梁旭方, 何大仁. 鱼类摄食行为的感觉基础. *水生生物学报*, 1998, 22(3): 278–284
- 鲁媛媛, 吴立新, 姜志强, 等. 饲料中添加外源酶对大菱鲆幼鱼生长和饲料利用率的影响. *水产科学*, 2014, 33(11): 674–679
- 雷霖霖, 马爱军, 刘新富, 等. 大菱鲆(*Scophthalmus maximus* L.)胚胎及仔稚幼鱼发育研究. *海洋与湖沼*, 2003, 34(1): 9–18
- 魏开建, 张海明. 鳎鱼视网膜发育的组织学研究. *华中农业大学学报*, 1996, 15(3): 263–269
- Bailes HJ, Lucas RJ. Melanopsin and inner retinal photoreception. *Cell Mol Life Sci*, 2010, 67(1): 99–111
- Blaxter JHS, Jones MP. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J Mar Biol Ass UK*, 1967, 47(3): 677–697
- Blaxter JHS, Staines M. Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *J Mar Biol Ass UK*, 1970, 50(2): 449–460
- Evans BI, Fernald RD. Retinal transformation at metamorphosis in the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Visual Neurosci*, 1993, 10(6): 1055–1064
- Leknes E, Imsland AK, Gústavsson A, *et al.* Optimum feed formulation for turbot, *Scophthalmus maximus* (Rafinesque, 1810) in the grow-out phase. *Aquaculture*, 2012, 344–349: 114–119
- Neave DA. The development of the retinomotor reactions on larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *J Exp Mar Biol Ecol*, 1984, 76(2): 167–175
- Ota D, Francese M, Ferrero EA. Vision in the grass goby, zosterisessor ophiocephalus (Teleostei, Gobiidae): A morphological and behavioural study. *Ital J Zool*, 1999, 66(2): 125–139
- Robinson E, Jerrett AR, Black SE, *et al.* Visual acuity of snapper *Pagrus auratus*: effect of size and spectral composition. *J Fish Biol*, 2011, 79(7): 1883–1894
- Sabatés A, Bozzano A, Vallvey I. Feeding pattern and the visual light environment in myctophid fish larvae. *J Fish Biol*, 2003, 63(6): 1476–1490

(编辑 马瑾艳)

## Histological Structure of Retina and Visual Characteristics of Turbot *Scophthalmus maximus* Fry

CHE Jingqing, CHEN Jinghua<sup>①</sup>, HU Miaofeng

(College of Marin Science and Engineering, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109)

**Abstract** Knowledge on fish retina structure and associated characteristics helps better understanding their feeding behaviors. In this study we studied the structure of retina and visual characteristics of fries of Turbot *Scophthalmus maximus* using paraffin sectioning method. The experimental water temperature was  $(20.5\pm 2.0)^{\circ}\text{C}$  and the water salinity was  $29\pm 1$ . Healthy fries were fixed after certain periods of light or dark adaptation that included newly hatched, 2 d, 5 d, 10 d, 16 d, 20 d, 23 d, 26 d, 30 d, 34 d, 39 d, 43 d and 50 d. We also measured the pigment index (*PI*) after the adaptation of retina, the thickness of outer nuclear layer, internal nuclear layer and ganglion cell layer of retina, and the amounts of cone cells (*CC*), ganglion cells (*GC*) and nuclei of the outer nuclear layer (*ONN*) on the retina cross section. It was observed that the pigment layer and cone cell layer appeared in the retina of 2 d larvae, which was the visual support for the first feeding. The retina of 5 d larvae showed no motion response. From 16 d larvae to 30 d juveniles, the difference in the retinal *PIs* after light and dark adaptation (the former subtracted by the latter) significantly increased ( $P<0.01$ ), which indicated the motion response in retina. During the development there was reduction in the amounts of *CC* and *GC* in the retina ( $P<0.01$ ), while there was an increase in the amounts of *ONN*, the ratio of *ONN* to *CC*, and the ratio of *ONN* to *GC* ( $P<0.01$ ). The retinas of turbot fries possessed high visual acuity and low photosensitivity before metamorphosis, however the former dropped and the latter increased after metamorphosis. This adapted to the weak light stimulation when their lifestyle changed from planktonic to benthic. The photo sensing system of post-metamorphosis benthic turbot was deficiently developed.

**Key words** *Scophthalmus maximus* (Turbot); Retina; Histological structure; Visual characteristic

① Corresponding author: CHEN Jinghua, E-mail: Chen\_jinghua@163.com