

文章编号:1000-0615(2014)03-0400-10

DOI:10.3724/SP.J.1231.2014.49000

4种岩礁性鱼类视网膜感光细胞和最小分辨角的比较

李超, 王亮, 覃乐政, 张秀梅*

(中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003)

摘要:运用组织学方法, 对铠平鲉、花斑平鲉、大泷六线鱼和斑头六线鱼的性成熟个体视网膜感光细胞和最小分辨角进行了比较研究。结果表明:(1)大泷六线鱼和斑头六线鱼视锥细胞的排列方式为4个双锥细胞围绕一个单锥细胞构成正方形或者菱形镶嵌结构, 铠平鲉和花斑平鲉的双锥细胞排列成行, 单锥细胞随机分布于4个双锥细胞之间; 分析认为, 大泷六线鱼和斑头六线鱼视锥排列方式更复杂, 单锥细胞与双锥细胞的比值(SC/DC)更高, 推测其具有更好的色觉。(2)铠平鲉和花斑平鲉视柱细胞与视锥细胞的比值(R/C)大于7:1, 而大泷六线鱼和斑头六线鱼的R/C小于3:1; 推测铠平鲉和花斑平鲉更适合在夜间活动, 而大泷六线鱼和斑头六线鱼属白天活动的鱼类。(3)铠平鲉、花斑平鲉、大泷六线鱼和斑头六线鱼视锥细胞密度最高处分别位于视网膜的腹-颞(V-T)区、腹区(V)、腹-颞(V-T)区和背-颞区(D-T), 与各自的生活习性和摄食行为相适应。(4)4种岩礁性鱼类的成熟个体中, 铠平鲉的最小分辨角最大, 其次为花斑平鲉和大泷六线鱼, 斑头六线鱼的最小分辨角最小。分析认为, 即使是同样栖息于礁区的鱼类, 其视觉特征也存在差异, 这或许可以为礁区选择性渔具的开发提供一些有益的参考。

关键词: 铠平鲉; 花斑平鲉; 大泷六线鱼; 斑头六线鱼; 感光细胞; 最小分辨角; 渔具

中图分类号: Q 436; S 972

文献标志码:A

对大部分鱼类而言, 视觉是其主要的感觉功能之一, 在渔业生产作业中, 目标鱼类的色觉和视觉灵敏度对渔具的捕捞效率具有重要影响^[1]。为此, 许多学者运用行为学实验和刺网捕捞实验开展了不同颜色^[2-7]、不同粗度的网线^[8-11]对鱼类行为以及捕捞效率影响的研究, 从视觉机能角度分析了鱼类对不同网片色彩和网线粗细的认知差异。

视网膜位于眼球壁的最内层, 是鱼类形成视觉的生理基础, 其形态特点与鱼类的生态类型紧密相关, 视网膜结构也是研究鱼类生态习性及鱼类对环境适应性的良好素材。为适应不同环境特点, 鱼类视网膜上感光细胞的分布也存在明显差异^[12]。关于鱼类视网膜感光细胞的分布特征, 国外已进行了一些研究^[13-17]。国内研究主要集中

在视觉早期发育^[18-23]和视网膜结构分析^[24-25]等方面, 对于感光细胞在视网膜上分布的定量分析研究甚少^[26-27]。

铠平鲉(*Sebastes hubbsi*)、花斑平鲉(*Sebastes nigricans*)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)和斑头六线鱼(*Hexagrammos agrammus*)同属鲉形目(Scorpaeniformes), 均为黄渤海区习见的岩礁性鱼类, 也是岩礁区钓捕和人工鱼礁区地笼网的主要捕捞对象。其中, 铠平鲉和花斑平鲉属鲉科(Scorpaenidae)、平鲉属(*Sebastes*); 大泷六线鱼和斑头六线鱼属六线鱼科(Hexagrammidae)、六线鱼属(*Hexagrammos*)^[28-29]。国内外学者对大泷六线鱼和斑头六线鱼的年龄生长^[30-31]、生态习性和摄食习性^[32]等方面进行了较为深入的研究, 对于铠平鲉和花斑平鲉的研究较少^[33], 而关于这4

收稿日期:2013-11-19 修回日期:2013-12-21

资助项目:国家自然科学基金项目(31172447, 41176117); 国家海洋公益性行业科研专项(201305043)

通信作者:张秀梅, E-mail:gaozhang@ouc.edu.cn

种岩礁性鱼类视觉特征的研究则均未见报道。目前,黄渤海海域岩礁区和人工鱼礁区的主要作业渔具为地笼网,该类网具选择性极差,对礁区渔业资源破坏力度很大,礁区传统渔具的改良和选择性渔具的开发势在必行。

本实验运用组织学实验方法,通过定量分析4种岩礁性鱼类视网膜光感受细胞的分布和最小分辨角的差异,比较研究4种岩礁性鱼类的明暗感觉、色觉和对物体的分别能力等,探讨其喜好的栖息环境,比较其生态习性的差异,以期进一步丰富鱼类视觉生理学研究内容,为岩礁区选择性渔具的开发提供基础参考数据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

4种实验鱼类均以地笼网进行捕获,选取性成熟活体进行实验。其中,铠平鲉和花斑平鲉于2013年6月捕自青岛胶州湾,体长分别为125和190 mm;大泷六线鱼和斑头六线鱼于2013年7月捕自荣成俚岛,体长分别为164和234 mm。

1.2 视网膜切向切片

实验鱼用乙醚麻醉,迅速斩下头部,在角膜上扎几个小孔后将头部整体用Bouin氏液进行固定。材料固定24 h后将其放入70%乙醇进行保存,以备使用。制作视网膜切向切片时,取右眼,在眼球朝向鼻端的部位剪破一小口,以确定视网膜的朝向。剥取视网膜后,参考文献[17]的方法,将视网膜分为腹-鼻区(V-N)、腹区(V)、腹-颞区(V-T)、背-颞区(D-T)、背区(D)、背-鼻区(D-N)6个大区,再将每个大区分为4个小区(图1)。拍照记录每个小区的形状后,将24个视网膜小块进行常规梯度乙醇脱水,二甲苯透明,石蜡包埋,制作连续切片(厚4 μm),H.E染色,中性树胶封片,NIKON光镜下观察并利用NIKON coolpix-4500数码相机进行显微拍照。

视网膜上光感受细胞的分布数量 视网膜上视锥细胞(C)和外核层细胞(ON)的分布数量以视网膜切向切片中0.01 mm²面积内细胞的数量表示。每个小区选取3~5个不同部位进行计数,以Surfer 10作图软件生成单位面积视网膜视锥密度分布图。单位面积(0.01 mm²)视柱细胞(R)的数量为外核层细胞(ON)数量减去对应视锥细胞(C)的数量。计算视锥细胞时,一个双锥

细胞(DC)以两个单锥细胞(SC)计^[34]。

视网膜上光感受细胞的数量比例 对每个视网膜大区不同区域的光感受细胞求平均值,以代表这个区域内各细胞的数量分布值。视网膜上单锥细胞(SC)与双锥细胞(DC)的数量比例以及视柱细胞(R)与视锥细胞(C)的数量比例用其分布数量值进行计算,分别以SC/DC和R/C表示。

最小分辨角的比较 剥取4种实验鱼类的晶状体,以目测微尺测定其直径。最小分辨角的计算方法参照文献[34],按以下公式进行计算。

$$\sin \alpha = (1/f) \times [0.1 \times (1 + 0.25) \times 2/\sqrt{n}], \\ f = 2.55r$$

式中,f为晶状体的焦距长度(mm);r为晶状体的半径(mm);n为单位面积(0.01 mm²)视网膜上最大视锥细胞数(一个双锥细胞以两个单锥细胞计)。

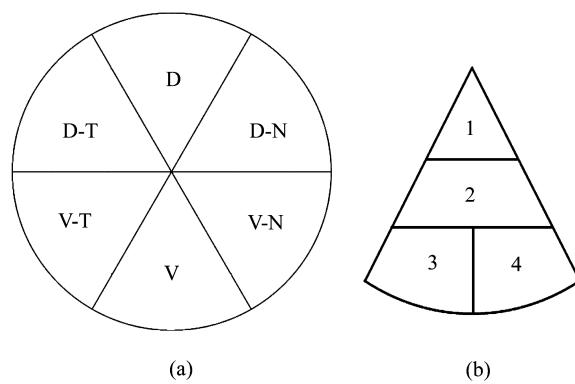


图1 视网膜分区示意图

(a) 将视网膜分为6个大区,(b)将每个大区分为4个小区;
V-N. 腹-鼻区; V. 腹区; V-T. 腹-颞区; D-T. 背-颞区;
D. 背区; D-N. 背-鼻区

Fig. 1 Maps showing the partition of retina

(a) the retina was divided into six pieces, and (b) each piece was divided into four smaller pieces; V-N. ventral-nasal; V. ventral; V-T. ventral-temporal; D-T. dorsal-temporal; D. dorsal; D-N. dorsal-nasal

1.3 数据处理

数据采用SPSS 17.0统计分析软件进行分析。

2 结果

2.1 视锥细胞排列方式比较

对4种不同实验鱼类视网膜的组织学研究表明,铠平鲉、花斑平鲉、大泷六线鱼和斑头六线鱼的视锥细胞排列方式存在差异。

实验发现,这4种鱼类的视锥细胞都由单锥细胞(SC)和双锥细胞(DC)组成,其中大泷六线鱼和斑头六线鱼视锥排列方式相似,都由4个双锥细胞和一个中央单锥细胞组成方形镶嵌结构;铠平鲉和花斑平鲉的双锥成行排列,单锥细胞随机分布于双锥细胞之间(图版)。

实验同时比较了同种鱼类视网膜不同区域的视锥排列方式,发现除了视锥细胞大小不同、排列疏密程度各异之外,单锥细胞和双锥细胞的组合方式并没有因区域不同而发生变化(图版)。

2.2 感光细胞数量分布的比较分析

实验运用SPSS统计分析软件对4种实验鱼类视网膜切向切片 0.01 mm^2 内视锥细胞(C)数、

视柱细胞(R)数、单锥细胞与双锥细胞比值(SC/DC)以及视柱细胞与视锥细胞比值(R/C)进行了One-Way ANOVA分析(表1、图2)。结果表明,4种实验鱼类在所有的4项指标中都存在显著性差异($P < 0.05$)。其中,大泷六线鱼和斑头六线鱼的C值、SC/DC值显著大于铠平鲉和花斑平鲉,R值、R/C值则显著小于铠平鲉和花斑平鲉;花斑平鲉的R值以及R/C值均显著大于其他3种鱼类(图2)。同属种类之间比较,铠平鲉和花斑平鲉除了C值差异不显著外($P > 0.05$),其它3项指标均存在显著性差异($P < 0.05$);大泷六线鱼和斑头六线鱼除了R值差异显著外($P < 0.05$),其它3项指标差异不显著($P > 0.05$)。

表1 4种实验鱼类视网膜切向切片 0.01 mm^2 内视锥细胞数量(C)、视柱细胞数量(R)、单锥细胞与双锥细胞比值(SC/DC)以及视柱细胞与视锥细胞比值(R/C)

Tab. 1 The amount of cone(C), rod(R) and the ratio of single cone to double cone(SC/DC), rod to cone(R/C) per 0.01 mm^2 unit area of the tangential section for the four experimental species

种类 species	视锥细胞 cone(C)		视柱细胞 rod(R)		单锥/双锥 (SC/DC)		视柱/视锥 (R/C)		视细胞检测 样本量 number
	mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD	
铠平鲉 <i>S. hubbsi</i>	117 ^a	30	789 ^c	67	0.178 ^g	0.028	7.141 ^j	1.765	108
花斑平鲉 <i>S. nigricans</i>	134 ^a	35	994 ^d	104	0.156 ^h	0.038	8.029 ^k	2.425	114
大泷六线鱼 <i>H. otakii</i>	283 ^b	123	562 ^e	142	0.494 ⁱ	0.030	2.434 ^l	1.192	97
斑头六线鱼 <i>H. agrammus</i>	257 ^b	81	681 ^f	185	0.492 ⁱ	0.030	2.977 ^l	1.236	113

注:SC. 单锥细胞;DC. 双锥细胞;n. 视细胞检测样本量;Mean. 平均值;SD. 标准偏差。实验数据上标表示多重比较结果,同列字母相同表示差异不显著($P > 0.05$);同列字母不同表示差异显著($P < 0.05$)。下表各注释同此

Notes: SC. single cone; DC. double cone; n. the sample size of test for visual cell; SD. the standard deviation. Values in same superscripts are the result of multiple comparisons. Same superscripted letters of a column mean no significant difference($P > 0.05$); different superscripted letters of a column mean significant difference($P < 0.05$). The same as the following

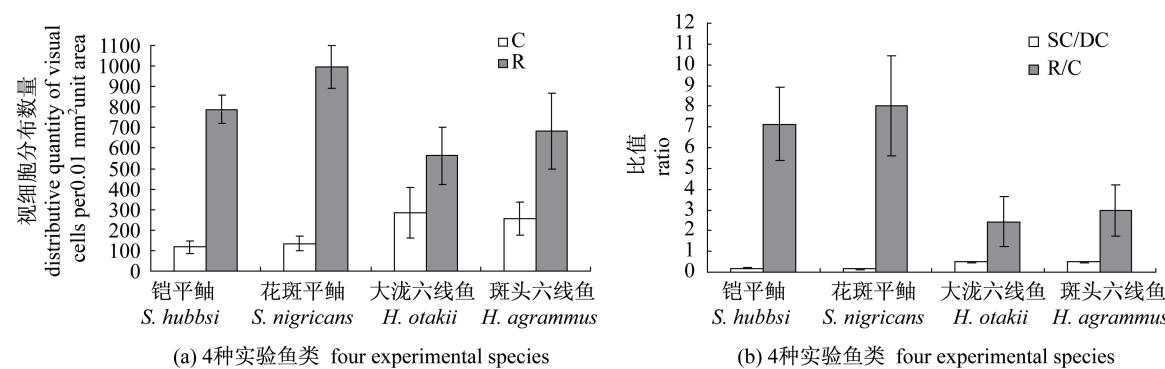


图2 4种实验鱼类单位面积(a)视锥细胞(C)、视柱细胞(R)的数量和(b)单锥细胞与双锥细胞比值(SC/DC)、视柱细胞与视锥细胞比值(R/C)的比较

Fig. 2 Comparison of (a) the amount of cone(C), rod(R) and (b) the ratio of single cone to double cone(SC/DC), rod to cone(R/C) per 0.01 mm^2 unit area of the tangential section for the four experimental species

2.3 视网膜视锥细胞分布的比较分析

通过计算4种实验鱼类视网膜不同区域的视锥数量,拟合出视锥细胞在每种鱼类视网膜上的分布情况。结果发现,铠平鲉和大泷六线鱼视网膜视锥细胞密度最高处位于腹-颞区(图3-a,c);花斑平鲉位于腹区(图3-b);斑头六线鱼为背-颞区(图3-d)。在铠平鲉和花斑平

鲉的视网膜上,只存在一处视锥密度的极大值,而在大泷六线鱼和斑头六线鱼的视网膜上发现两处视锥密度的峰值,其一为位于颞区附近的视锥密度极大值(分别为754、500),另外一处密度值较小的峰值位于背-鼻区(分别为320、315,图3-c,d)。

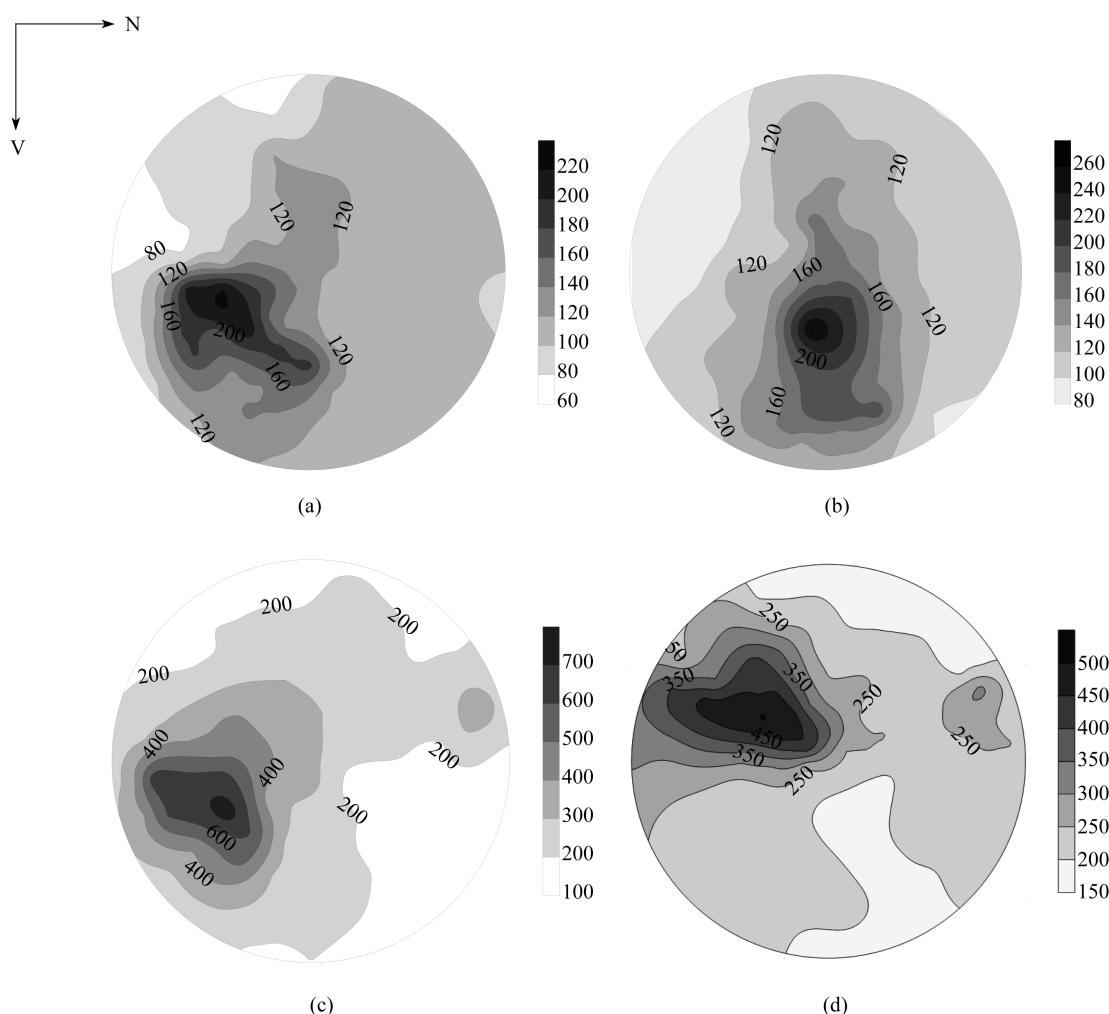


图3 4种实验鱼类视网膜视锥细胞密度分布示意图

(a) 铠平鲉视网膜视锥细胞分布; (b) 花斑平鲉视网膜视锥细胞分布; (c) 大泷六线鱼视网膜视锥细胞分布; (d) 斑头六线鱼视网膜视锥细胞分布; N. 鼻端; V. 腹侧

Fig. 3 Cone density distribution of right eye's retinas for the four experimental species

(a) *S. hubbsi*; (b) *S. nigricans*; (c) *H. otakii*; (d) *H. agrammus*; N. nasal; V. ventral

2.4 不同区域视网膜单锥细胞/双锥细胞比值的比较分析

大泷六线鱼和斑头六线鱼视网膜各区的SC/DC值差异不显著($P > 0.05$),均为0.50左

右(图4)。而铠平鲉和花斑平鲉视网膜各区的SC/DC值差异显著($P < 0.05$),其中,铠平鲉视网膜V、V-T和D-N区、花斑平鲉视网膜V区的SC/DC值显著比其他区域大(图4)。

表2 4种实验鱼类视网膜不同区域单锥/双锥比值

Tab.2 SC/DC in the different areas of retina for the four experimental species

视网膜分区 partition of retinas	铠平鲉 <i>S. hubbsi</i>			花斑平鲉 <i>S. nigricans</i>			大泷六线鱼 <i>H. otakii</i>			斑头六线鱼 <i>H. agrammus</i>		
	mean	SD	n	mean	SD	n	mean	SD	n	mean	SD	n
V-N	0.150 ^a	0.026	19	0.144 ^d	0.044	15	0.496 ^f	0.034	16	0.500 ^g	0.040	16
V	0.192 ^b	0.018	19	0.192 ^e	0.018	24	0.484 ^f	0.036	14	0.490 ^g	0.022	16
V-T	0.192 ^b	0.026	18	0.154 ^d	0.026	22	0.496 ^f	0.034	18	0.506 ^g	0.044	13
D-T	0.166 ^{ac}	0.024	19	0.148 ^d	0.038	22	0.492 ^f	0.030	17	0.498 ^g	0.024	20
D	0.182 ^{bc}	0.026	17	0.144 ^d	0.038	17	0.500 ^f	0.030	16	0.492 ^g	0.024	24
D-N	0.196 ^b	0.002	16	0.136 ^d	0.028	14	0.496 ^f	0.024	16	0.480 ^g	0.022	24

注: V-N. 腹 - 鼻区; V. 腹区; V-T. 腹 - 颞区; D-T. 背 - 颞区; D. 背区; D-N. 背 - 鼻区; mean. 平均值; SD. 标准偏差; n. 样本容量

Notes: V-N. ventral-nasal; V. ventral; V-T. ventral-temporal; D-T. dorsal-temporal; D. dorsal; D-N. dorsal-nasal; SD. the standard deviation; n. the size of sample

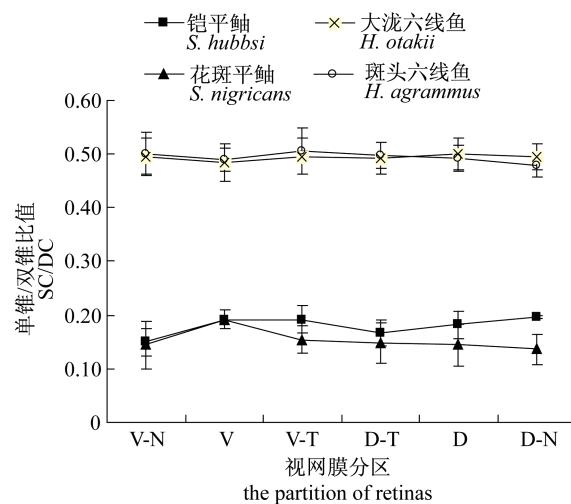


图4 4种实验鱼类不同区域视网膜单锥/双锥比值

Fig.4 SC/DC in the different areas for the four experimental species

2.5 最小分辨角比较

根据4种实验鱼类的最大视锥密度和晶状体直径,计算了其最小分辨角。分析显示,4种实验鱼类成熟个体的最小分辨角存在显著性差异

($P < 0.05$),其中,斑头六线鱼最小分辨角最小,视敏度最高,其次为花斑平鲉、大泷六线鱼,铠平鲉视敏度最低(表3)。

3 讨论

鱼类视锥细胞在视网膜上的排列是规则而非随机的,一般呈正方形镶嵌排列或者是呈行排列^[35]。与其他硬骨鱼类一样,铠平鲉、花斑平鲉、大泷六线鱼和斑头六线鱼的视锥也呈规则排列,其中大泷六线鱼和斑头六线鱼的视锥排列方式为4个双锥细胞围绕一个单锥细胞构成正方形或者菱形镶嵌结构,与大西洋鲑(*Salmo salar*)和伯氏朴丽鱼(*Haplochromis burtoni*)视网膜的视锥排列方式一致^[15,36];铠平鲉和花斑平鲉的双锥细胞排列成行,单锥细胞随机分布于4个双锥细胞之间,部分形成正方形镶嵌结构,类似于小个体太平洋蓝鳍金枪鱼(*Thunnus orientalis*)的视锥排列^[14]。Wagner^[37]研究认为,视锥细胞正方形镶嵌结构的排列方式能加强鱼类对形态的对比,而最近的研究则表明,鱼类视锥细胞的正方形镶嵌排列结构

表3 4种实验鱼类晶状体直径及最小分辨角的比较

Tab.3 Diameter of the lens and angle of minimum resolution for the four experimental species

种类 species	最大视锥密度 biggest density (cells/0.01 mm ²)	晶状体直径/mm diameter of lens		最小分辨角/min angle of minimum resolution	
		平均值 mean	标准差 SD	平均值 mean	标准差 SD
铠平鲉 <i>S. hubbsi</i>	219	3.554 ^a	0.032	12.82 ^e	0.11
花斑平鲉 <i>S. nigricans</i>	264	4.893 ^b	0.031	8.48 ^f	0.05
大泷六线鱼 <i>H. otakii</i>	754	2.875 ^c	0.008	8.54 ^f	0.00
斑头六线鱼 <i>H. agrammus</i>	504	3.785 ^d	0.026	7.93 ^g	0.06

使其对偏振光的敏感程度较高,这些鱼类通常能够利用偏振光来降低刺眼的光线,从而提高视野中的对比度^[38]。虽然实验选取的4种鱼类均栖息于近岸岩礁区,但对比六线鱼属鱼类和平鲉属鱼类的视锥排列方式可以发现,六线鱼属的两种鱼类正方形镶嵌结构发育更为完善,据此推测,在较强光线条件下,大泷六线鱼和斑头六线鱼的视觉机能可能比铠平鲉和花斑平鲉更发达。Ali等^[16]、Beaudet等^[39]在研究大眼梭鲈(*Stizostedion vitreum vitreum*)、加拿大梭鲈(*Stizostedion canadense*)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)视网膜结构时发现,视锥细胞的排列方式随视网膜区域的变化而有所不同。本研究的4种鱼类中并未发现上述现象。

数据分析表明,铠平鲉和花斑平鲉的视锥细胞数量显著小于大泷六线鱼和斑头六线鱼,视柱细胞数量则显著大于大泷六线鱼和斑头六线鱼。鱼类通常具有两套感光系统,分别为感受强光和色觉的视锥细胞和感受弱光的视柱细胞,在白天活动的鱼类,视柱细胞只略多于视锥细胞,而在夜间活动的鱼类,视柱细胞数则大大超过视锥细胞^[40]。铠平鲉和花斑平鲉R/C值均大于7:1,而大泷六线鱼和斑头六线鱼R/C值小于3:1。据此推测,大泷六线鱼和斑头六线鱼适合在白天活动,而铠平鲉和花斑平鲉则更适合在夜间活动。Kwak等^[32]也报道了大泷六线鱼和斑头六线鱼具有在白天摄食的行为习性,与本实验结果相吻合;而关于铠平鲉和花斑平鲉的行为习性,有待于今后野外调查等进一步验证。

不同视锥细胞含有的视色素也不同,通常双锥细胞上含有对较长波长表现敏感的红敏色素和绿敏色素,而单锥细胞则包含对较短波长表现敏感的蓝敏色素和紫外敏色素^[35]。数据显示,铠平鲉和花斑平鲉视网膜上SC/DC值显著小于大泷六线鱼和斑头六线鱼,推测铠平鲉和花斑平鲉的色觉不如大泷六线鱼和斑头六线鱼发达。Miyazaki等^[17]在研究小个体蓝鳍金枪鱼的视色素时发现,在不同区域的视网膜上,SC/DC值也会有变化。本实验在铠平鲉和花斑平鲉的视网膜上也发现了类似情况,其中铠平鲉视网膜SC/DC值最大处位于腹-颞区和背-鼻区,花斑平鲉SC/DC最大值则位于腹区。推测这样的排列方式有利于铠平鲉发现前上方和后下方的蓝色物

体,同时也使花斑平鲉更容易发现其上方的蓝色反光物体。但上述特征在大泷六线鱼和斑头六线鱼的视网膜上表现并不明显。

杨纪明^[41]研究了渤海常见鱼类的食性,发现大泷六线鱼主要摄食对象为中华安乐虾(20.8%)、其他甲壳类(16.7%)、方氏云鳚(12.9%)和鳀(10.3%),并将其归为底栖生物食性;叶青^[42]对青岛近海大泷六线鱼食性的研究发现,大泷六线鱼的饵料生物中,出现次数最多的为游泳虾类(27.78%),其次为鱼类(19.33%),爬行蟹类居第三位(18.29%);Horinouchi等^[43]研究发现,大个体的铠平鲉主要摄食较大型的甲壳类,如虾。本研究结果表明,铠平鲉和大泷六线鱼的视锥密度最高处位于视网膜的腹-颞(V-T)区,说明它们对前方偏上的物体具有更加精确的视觉,有利于摄食位于其身体上方的游泳虾类,与其摄食习性相适应。Kwak等^[32]研究发现,虽然大泷六线鱼和斑头六线鱼食性大体相似,都主要摄食甲壳类、多毛类、腹足类和鱼类;但二者食性也存在一些差异,主要体现在斑头六线鱼对腹足类和蟹类的摄食多于大泷六线鱼;同时,大泷六线鱼和斑头六线鱼对栖息环境的选择也存在细微的差异,大泷六线鱼更喜欢栖息于礁石周围或者下方,而斑头六线鱼则更喜欢栖息于藻礁附近^[44]。研究发现,斑头六线鱼视网膜视锥细胞密度最高处位于背-颞区(D-T),对前方偏下的物体具有最精确的视觉,有利于其发现位于身体下方的腹足类和蟹类,与其栖息环境和摄食习性相适应。花斑平鲉主要摄食小鱼、甲壳动物和其他无脊椎动物^[28],虽然对于花斑平鲉的行为习性尚无相关报道,但从其视网膜视锥细胞密度最大处位于腹区(V)可以推测,花斑平鲉对身体上方的物体具有更良好的辨识度。

实验数据显示,大泷六线鱼和斑头六线鱼视网膜上视锥细胞密度存在两个峰值,其中最大值位于颞区(T)附近,另一个较低的峰值位于背-鼻区(D-N),在以往研究中尚未有过类似报道。分析认为,大泷六线鱼和斑头六线鱼视网膜背-鼻区的视锥密度峰值,或许可以增强其对身体后下方的视觉,从而对其逃避被捕食具有积极的生态学意义。

在4种实验鱼类的成熟个体中,斑头六线鱼的最小分辨角最小,视敏度最高,其次为花斑平鲉

和大泷六线鱼,铠平鲉视敏度最低。花斑平鲉视网膜单位面积视锥细胞数量与铠平鲉差别不大,但其视敏度却显著比铠平鲉高。分析认为,这与其具有较大的晶状体有关。

综上所述,本实验所研究的4种礁区鱼类中,大泷六线鱼和斑头六线鱼更适合在白天活动,而铠平鲉和花斑平鲉适合在比较暗的光线条件下活动;4种实验鱼类视网膜上视锥细胞的分布存在差异,并与各自的生活习性相适应;与铠平鲉和花斑平鲉相比,大泷六线鱼和斑头六线鱼可能具有更好的色觉。分析认为,即使是同样栖息于礁区的鱼类,其视觉特征也存在差异,这或许可以为岩礁区选择性渔具的开发提供一些有益的参考。

参考文献:

- [1] Zhou Y Q. Application of fish behavior [M]. Beijing: Science Press, 2011: 23–55. [周应祺. 应用鱼类行为学. 北京: 科学出版社, 2011: 23–55.]
- [2] Orsay B, Dartay M. Catch efficiency of monofilament gill nets configured at various colors and hanging ratios [J]. Journal of Animal and Veterinary Advances, 2011, 10(9): 1219–1226.
- [3] Balık İ, Çubuk H. Effect of net colours on efficiency of monofilament gillnets for catching some fish species in lake Beyehir [J]. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2001, 1 (1–2): 29–32.
- [4] Cai H C, He D R, Zhou S J, et al. Characteristics of reaction of Tilapia niloticus to set net pieces of different colours [J]. Journal of Oceanography In Taiwan Strait, 1992, 11(1): 69–73. [蔡厚才, 何大仁, 周仕杰, 等. 尼罗罗非鱼对不同颜色定置网片的反应特性. 台湾海峡, 1992, 11(1): 69–73.]
- [5] Wardle C S, Cui G, Mojsiewicz W R, et al. The effect of colour on the appearance of monofilament nylon under water [J]. Fisheries Research, 1991, 10 (3–4): 243–253.
- [6] Jester D B. Effects of color, mesh size, fishing in seasonal concentrations, and baiting on catch rates of fishes in gill nets [J]. Transactions of the American Fisheries Society, 1977, 106(1): 43–56.
- [7] Jester D B. Variations in catchability of fishes with color of gillnets [J]. Transactions of the American Fisheries Society, 1973, 102(1): 109–115.
- [8] Hamley J M. Review of gillnet selectivity [J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1975, 32(11): 1943–1969.
- [9] Yokota K, Fujimori Y, Shioda D, et al. Effect of thin twine on gill net size-selectivity analyzed with the direct estimation method [J]. Fisheries Science, 2001, 67(5): 851–856.
- [10] Holst R, Wileman D, Madsen N. The effect of twine thickness on the size selectivity and fishing power of Baltic cod gill nets [J]. Fisheries Research, 2002, 56 (3): 303–312.
- [11] Thomas S N, Edwin L, George V C. Catching efficiency of gill nets and trammel nets for penaeid prawns [J]. Fisheries Research, 2003, 60 (1): 141–150.
- [12] Collin S P, Pettigrew J D. Retinal topography in reef teleosts [J]. Brain, Behavior and Evolution, 1988, 31 (5): 269–282.
- [13] Kawamura G, Tsuda R, Kumai H, et al. The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats [J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1984, 50(12): 1975–1980.
- [14] Torisawa S, Takagi T, Ishibashi Y, et al. Changes in the retinal cone density distribution and the retinal resolution during growth of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* [J]. Fisheries Science, 2007, 73(5): 1202–1204.
- [15] Ahlbert I B. Organization of the cone cells in the retinae of salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta trutta*) in relation to their feeding habits [J]. Acta Zoologica, 1976, 57(1): 13–35.
- [16] Ali M A, Anctil M. Retinal structure and function in the walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and sauger (*S. canadense*) [J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1977, 34 (10): 1467–1474.
- [17] Miyazaki T, Kohbara J, Takii K, et al. Three cone opsin genes and cone cell arrangement in retina of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* [J]. Fisheries Science, 2008, 74(2): 314–321.
- [18] Wei K J, Zhang H M. Histological study on the development of retina of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Journal Huazhong (Central China) Agricultural University, 1996, 15(3): 263–269. [魏开建, 张海明. 鲢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.]
- [19] Shan B D, He D R. The relation between feeding and vision development of black porgy [J]. Journal of Oceanography In Taiwan Strait, 1995, 14(2): 169–

173. [单保党,何大仁. 黑鲷视觉发育与摄食的关系. 台湾海峡,1995,14(2):169-173.]
- [20] Chai Y. Development of sense organs and the behaviour function during Chinese sturgeon (*Acipenser Sinensis*) ontogeny [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2006. [柴毅. 中华鲟感觉器官的早期发育及其行为机能研究. 武汉: 华中农业大学, 2006.]
- [21] Hu X C, Zhao Y L. Visual Organ Development and Its Relationship with Feeding of *Odontobutis potamophila* [J]. Chinese Journal of Zoology, 2007, 42(5):41-48. [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.]
- [22] Wang X P, Shan B D, Hong W S, et al. The relation between feeding behaviour and vision development of *Lateolabrax japonicus* [J]. Journal of Xiamen University: Natural Science, 1999, 38(2):323-327. [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.]
- [23] Liu X C, Li D Y. The development of the retina and retinomotor responses in the red sea bream (*Pagrosomus major*) [J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 1994, 33(6):857-862. [刘晓春,李大勇. 真鲷视网膜和视网膜运动反应的发育. 厦门大学学报:自然科学版, 1994, 33(6):857-862.]
- [24] Xu Y J, He D R. Study on the retinal structure and ultrastructure of *Sparus latus houttuyn* [J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 1990, 21(6):544-549. [徐永淦,何大仁. 黄鳍鲷视网膜结构和超微结构的研究. 海洋与湖沼, 1990, 21(6):544-549.]
- [25] Wang Z R, Chang C, Bai X T. Quantitative study of normal retinal structure in zebrafish (*Brachydanio rerio*) [J]. Journal of Lanzhou University: Natural Science, 1994, 30(4):102-107. [王子仁,常城,白雪涛. 斑马鱼(*Brachydanio rerio*)视网膜正常结构的定量研究. 兰州大学学报:自然科学版, 1994, 30(4):102-107.]
- [26] Wang Y L, Zheng W Y. Studies on histological structure of retina of Red Sea bream (*Pagrosomus major*) [J]. Journal of Xiamen Fisheries College, 1993, 15(2):7-13. [王艺磊,郑微云. 真鲷视网膜结构及其视觉特性研究: I. 真鲷视网膜组织结构研究. 厦门水产学院学报, 1993, 15(2):7-13.]
- [27] He D R, Xu Y G. Comparison on retinal structure of five species of marine fishes [J]. Journal of Oceanography In Taiwan Strait, 1993, 12(4):342-350. [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.]
- [28] Jin X B. China animal Osteichthyes: Osteichthyes—Scorpaeniformes [M]. Beijing: Science Press, 2006: 143-156. [金鑫波. 中国动物志 硬骨鱼纲-鲉形目. 北京:科学出版社, 2006:143-156.]
- [29] Ren G J, Liu Q, Gao T X, et al. Study on the taxonomic of *agrammus agrammus* based on mitochondrial gene fragments [J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2011, 36(2):332-340. [任桂静,刘奇,高天翔,等. 基于线粒体DNA序列探讨斑头鱼分类地位. 动物分类学报, 2011, 36(2):332-340.]
- [30] Kurita Y, Sano M, Shimizu M. Age and growth of the hexagrammid fish *Hexagrammos agrammus* at Aburatsubo, Japan [J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1991, 57(7):1293-1299.
- [31] Kitagawa D, Kyushin K. Age and growth of spottybelly greenling, *Hexagrammos agrammus* (Temminck et Schlegel), in the shore reef at Moheji, southern Hokkaido [Japan] [J]. Bulletin of the Faculty of Fisheries-Hokkaido University, 1984, 35(1):8-16.
- [32] Kwak S N, Baeck G W, Klumpp D W. Comparative feeding ecology of two sympatric greenling species, *Hexagrammos otakii* and *Hexagrammos agrammus* in eelgrass *Zostera marina* beds [J]. Environmental Biology of Fishes, 2005, 74(2):129-140.
- [33] Wang Y J, Ye Z J, Zhang C, et al. The fisheries biology of sebastodes hubbsi in Che-niushan island [J]. Periodical of Ocean University of China: Natural Science, 2011, 41(12):46-52. [王英俊,叶振江,张弛,等. 车牛山岛铠平鲉繁殖群体生物学研究. 中国海洋大学学报:自然科学版, 2011, 41(12):46-52.]
- [34] Blaxter J H S, Jones M P. The development of the retina and retinomotor responses in the herring [J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1967, 47(3):677-697.
- [35] Bowmaker J K. Visual pigments of fishes [M]. Berlin: Springer Netherlands, 1990:7-19.
- [36] Fernald R D. Chromatic organization of a cichlid fish retina [J]. Vision Research, 1981, 21(12):1749-1751, 1753.
- [37] Wagner H J. Comparative analysis of the patterns of receptor and horizontal cells in teleost fishes [M]. Vision in Fishes. New York: Springer US, 1975:

- 517 – 524.
- [38] Marshall J, Cronin T W. Polarisation vision [J]. Current Biology, 2011, 21(3) : R101 – R105.
- [39] Beaudet L, Brownman H I, Hawryshyn C W. Optic nerve response and retinal structure in rainbow trout of different sizes [J]. Vision Research, 1993, 33 (13) : 1739 – 1746.
- [40] He D R, Cai H C. Fish Ethology [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 1998 : 12 – 17. [何大仁, 蔡厚才. 鱼类行为学. 厦门: 厦门大学出版社, 1998 : 12 – 17.]
- [41] Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea fish [J]. Modern Fisheries Information, 2001, 16(10) : 10 – 19. [杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级研究. 现代渔业信息, 2001, 16 (10) : 10 – 19.]
- [42] Ye Q. Feeding habits of greenling from coastal waters of Qingdao [J]. Transaction of Oceanology and Limnology, 1992(4) : 50 – 55. [叶青. 青岛近海欧氏六线鱼食性的研究. 海洋湖沼通报, 1992 (4) : 50 – 55.]
- [43] Horinouchi M, Sano M. Food habits of fishes in *Azostera marina* bed at Aburatsubo, central Japan [J]. Ichthyological Research, 2000, 47 (2) : 163 – 173.
- [44] Kanamoto Z. On the ecology of hexagrammid fish. 1: Habitats and behaviors of *Agrammus agrammus* (Temminck et schlegel) and *Hexagrammos otakii* (Jordan et Starks) [J]. Japanese Journal of Ecology, 1976, 26(1) : 1 – 12.

Comparison study of four species of coral-reef teleosts (Scorpaeniformes) with photoreceptor cells and the angle of minimum resolution

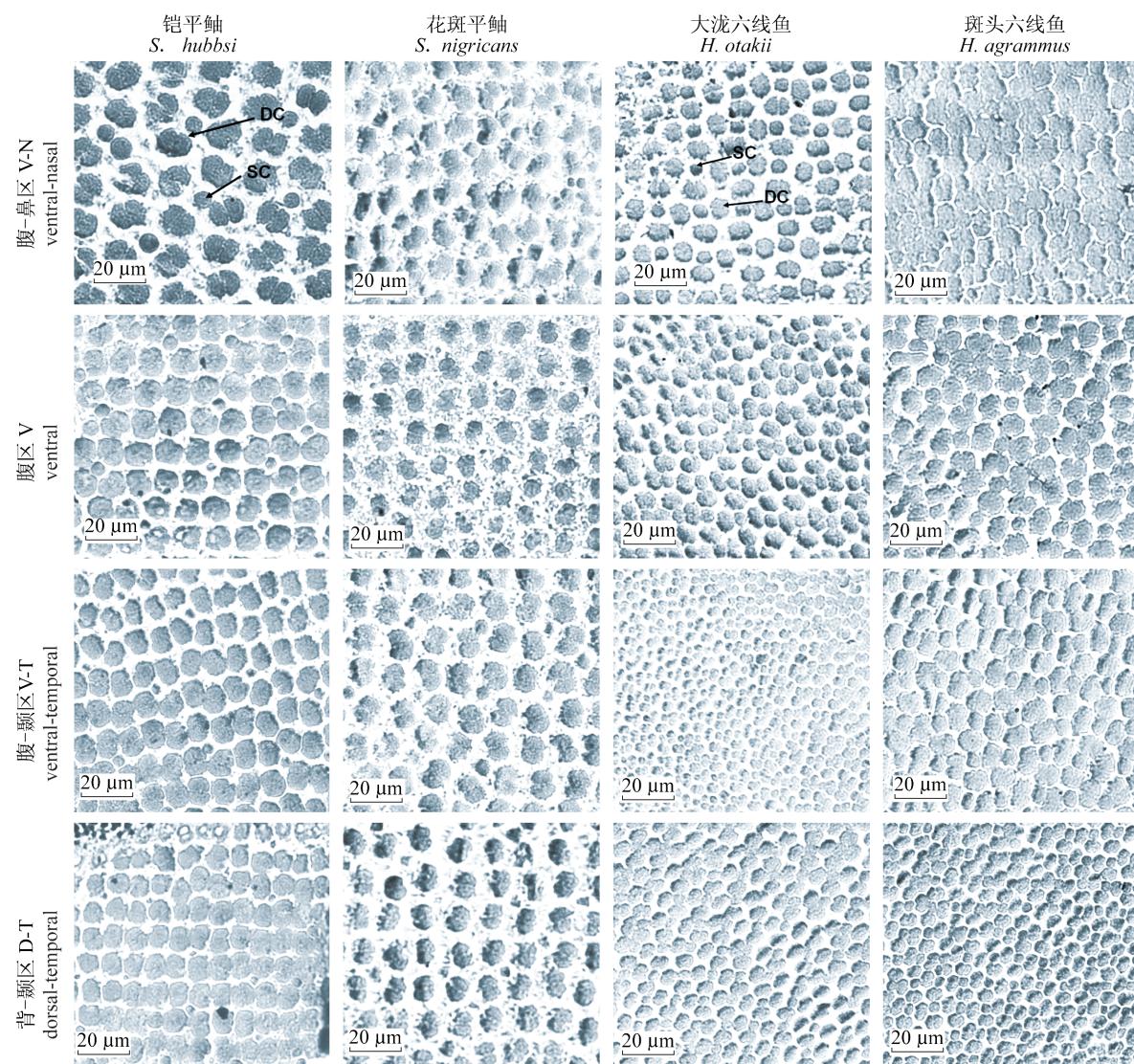
LI Chao, WANG Liang, QIN Lezheng, ZHANG Xiumei*

(Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: The photoreceptor cells and the angle of minimum resolution (AMR) for four species of coral-reef teleosts, *Sebastes hubbsi*, *Sebastes nigricans*, *Hexagrammos otakii* and *Hexagrammos agrammus* have been studied by means of common histological methods. The main results obtained are as follows: (1) Cone photoreceptors in the retinas of *H. otakii* and *H. agrammus* are arranged in a mosaic; four double cones are arranged in a square around a single central cone. The double cones of *S. hubbsi* and *S. nigricans* form highly organized rows and the single cones are distributed around four double cones occasionally. Compared with *S. hubbsi* and *S. nigricans*, the arrangement of cones for *H. otakii* and *H. agrammus* is more complex, and the ratio of single cones to double cones is greater in the retinas of *H. otakii* and *H. agrammus*, which may indicate that *H. otakii* and *H. agrammus* have a better color vision. (2) The ratio of rod cells to cones of *S. hubbsi* and *S. nigricans* is greater than 7:1, but for *H. otakii* and *H. agrammus* the ratio is less than 3:1. It is speculated that *S. hubbsi* and *S. nigricans* are nocturnal, while *H. otakii* and *H. agrammus* are diurnal. (3) The areas of greatest cone density for *S. hubbsi*, *S. nigricans*, *H. otakii* and *H. agrammus* are found in the ventral-temporal region, ventral region, ventral-temporal region and dorsal-temporal region, respectively, which is adapted to their ecology and feeding behavior. (4) For the four experimental species of fish, the AMR with *S. hubbsi*, *S. nigricans*, *H. otakii* and *H. agrammus* decrease in sequence. The preliminary analysis suggests that even in the same habitat, the visual characteristics for different species of fish vary a lot, which may provide some beneficial reference for the development of high selective fishing gear.

Key words: *Sebastes hubbsi*; *Sebastes nigricans*; *Hexagrammos otakii*; *Hexagrammos agrammus*; photoreceptor cell; angle of minimum resolution; fishing gear

Corresponding author: ZHANG Xiumei. E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn



图版 Plate

DC. 双锥细胞 double cone cell; SC. 单锥细胞 single cone cell