

综述

# 鱼类的化学通讯

## CHEMICAL COMMUNICATION OF FISH

宋天复

Song Tianfu

(上海水产大学)

(Shanghai Fisheries University)

鱼类的通讯主要有视觉的、听觉的、电感觉的和化学觉的几种,其中视觉的最重要。但在鱼类行为的某些方面和在某种生态条件下,化学觉具有独特的功能。鱼类依靠其灵敏的化学觉进行着奇妙的化学通讯<sup>[66,66]</sup>。对昆虫和哺乳动物的化学通讯已有相当研究,而对鱼类化学通讯的研究还很肤浅。随着人类的活动,尤其是污水排放、航运事业的发展 and 海上钻探开发,将有大量的废弃物不断地进入水体中,而几乎所有的水生动物均具有灵敏的化学感觉能力。因此,了解这些化学物质对水生动物影响就显得十分重要。鱼类化学通讯的研究不仅有助于揭示鱼类的行为生理学、生态学、心理学等方面的基本规律,而且还具有一定的生产实践意义。在研究鱼类的通讯上往往注重于较为明显的视觉或听觉的作用,可是在夜晚、深水处、光暗的环境中或在浑浊的水体中,鱼类的化学通讯就显得十分重要了<sup>[66]</sup>。早在1920年,人们就已了解到鱼类有味觉,Strieck(1924)采用条件反射实验法证明了鲟鱼能辨别葡萄糖(甜味)、醋酸(酸味)、喹宁(苦味)、盐(咸味)这四种人们可以辨别的基本味道。后来,有人成功地研究了鲟鱼对同种鱼因物理性损害而散发出来的气味发生反应的现象而引起了人们的关注。近几十年来,鱼类的化学通讯才渐渐受到了重视。然而,对鱼类化学觉的研究还停留在描述阶段。进行化学通讯的信息素的化学结构尚未明确,甚致对化学信号的来源也不完全清楚。更重要的是,鱼类的信息素是一种偶然释放的代谢产物还是具有一定信号意义的特殊物质主动释放出来而引起同种(或别种)鱼类发生信息的作用,还是由非信号的前身衍生或派生而来,都不甚了解。我们可以看到,尿可以作为哺乳动物的领地标记物。因此,这些问题有进一步加以深入研究的必要。

### 一、化学通讯与信息素

鱼类的化学通讯在鱼类的生命活动中十分重要,它决定了群体结构的建立,个体与群体之间的联系和群体中一系列的行为:防御、进攻、领地标记、亲-子关系、摄食、洄游、回归、繁殖等方面,从而影响了鱼类生活的全过程。进行化学通讯的递质为信息素,它是由个体释放至外界而被同种的另一个体所接收并产生一系列特殊反应——一定的行为或生理性反应的一种物质。这种物质对另一个体起到了“释放”和“易化”的作用<sup>[189]</sup>。

### 二、信息素的化学性质和分泌的控制

有人认为能引起鱼发生运动反应的信息素为性激素,但Crow和Liley(1979)却没有发现雄鰕虎鱼

对  $17\beta$ -雌二醇有反应。Partidge 等(1976)首先分析了金鱼卵巢液的活性成分,发现该活性成分可溶于乙醚,故认为该物质是一种脂质或是一种类固醇。Honda (1980)指出雌虹鳞的信息素是二种水溶性和/或醚溶性的碱性物质。也有人认为刺激求偶活动的活性成分可能是一种蛋白质或具有蛋白质结构的物质。而鲢鱼的粘液、尿、精囊和 Urophyscal 都是信息素源<sup>[116,118]</sup>。Rubeo (1979)分馏了鲢鱼尿中的活性物质,指出至少有二种信息素,一种是脂质;另一种为蛋白质。由于供体的不同,尿中这两种物质的特性也不同,在尿中的浓度取决于供体当时的生理状况。看来各种信息素的化学性质不尽相同。信息素的释放是在内分泌的控制下进行的。卵巢是性信息素的分泌部位或性信息素是卵巢的代谢产物,性激素只是一种刺激剂<sup>[140,108]</sup>。与性行为 and 性成熟无关的那些个体间进行识别(见表 4)的信息素的分泌,完全或部分地不受性激素控制。

水环境常常是混浊的,往往又携带着高水平的本底噪声。信息素种类繁多,化学性质又各不相同。因此,鱼体发育了各有特色的鉴别系统(主要为嗅觉和味觉系统)来实现识别这些释放于水中的各种信息素。鱼类的化学通讯能在黑暗和周围有干扰的环境中进行,用量少,传递远,作用持久。但传递取决于该信息素的弥散方式或流动方式,是非直接的,速度较慢,虽作用持久但消失也慢,从而影响了更换的速率。

### 三、鱼类的嗅觉和味觉

鱼类的味觉与摄食有关,在个别的鱼上可见到对同类信息素有发生反应的能力。鱼类的嗅觉与食物的检测、远距离的化学物质,包括同类个体的化学信号有关,能识别鱼类的性别。嗅觉容易建立条件反射而味觉则难以建立<sup>[9]</sup>。

#### (一) 鱼类的嗅觉

1. 嗅觉器官的一般构造 嗅觉感受器是一种具有纤毛或微绒毛的双极神经元,树突朝向表皮,终端膨大成嗅突带有不等的纤毛。表皮上平均有  $4\sim 8 \times 10^4$  个感受细胞/平方毫米。由细胞基底部发出轴突,通过底膜在粘液层下变粗形成嗅束,终止于嗅球<sup>[2,37,19,44,105,125]</sup>。嗅上皮成褶皱,大大增加了表面积。狗鱼嗅上皮表面积约为总体面积的 0.2%,刺鱼为 0.4%,鲈鱼为 3.6%,鲟鱼为 1.9%,鳗、江鲈为 1.3%。但嗅上皮表面积的大小与嗅感受器细胞数量之间无一定相应关系。能被鱼类检测到的气味物质必定是挥发性的,可溶于水的,最后能溶于脂质,这样才能到达鱼鼻而穿透嗅感受器外膜的类脂质层从而刺激嗅感受器。如何形成嗅觉,目前可被接受的是立体化学说(Stereo-chemical theory)。认为,各种气味分子有不同的形状,有着相应的感受器。如樟脑的气味分子呈圆球状,与它相应的感受器为碗形而相配合进行编码。根据该学说可视化化合物分子的形状而预测其气味,看来嗅刺激的关键是气味分子的形状。不同的鱼类,化学物质流经嗅器官的速度也不同,鱼类借助于嗅上皮上的纤毛或泵式结构推动水流<sup>[40]</sup>,水流速度约在 2.2~17 毫米/秒之间<sup>[12]</sup>。

2. 鱼类嗅觉的研究 有二种方法,行为实验法(分辨法)和电生理方法(味觉研究亦同)。Hoagland (1933)首次用电极对鲢鱼的须神经进行了研究,近来在鲤鱼等鱼上亦进行了研究<sup>[2,121]</sup>。在嗅上皮上可记录到嗅电图(EOG)<sup>[111]</sup>,鳗为 12.4 毫伏,泥鳅为 8.7 毫伏,鲟为 8.6 毫伏,鲤为 7.6 毫伏<sup>[22]</sup>;在嗅球上可记录到脑电图(EEG),鲫为 14~16 Hz,幅度 70~100 微伏。灌注鼻腔可诱导出高幅度同步的波(150~200 微伏),持续时间最大为 3~6 秒的 EEG。嗅神经受到刺激后可记录到有 30 毫秒延迟的动作电位,为一单波,速度为 0.2 米/秒<sup>[39]</sup>。嗅球上一定的区仅对一定的气味有反应,氨基酸诱发的部位在背侧部,胆汁盐诱发的部位在正中<sup>[41,42,122~126]</sup>。钙离子是嗅器官完成机能的必要条件,红大麻哈鱼需要的钙离子浓度大于  $10^{-6}M$ <sup>[129]</sup>。

3. 污染物质对鱼类嗅觉的影响 在污染物质中主要为石油及其制品,能使嗅上皮的感受细胞和支持细胞坏死。在 5% 浓度下似乎不受损害<sup>[14,34]</sup>。对苯和原油的 96 小时试验的平均耐药力为

2.7~14.7 微升/升,在 4.3 毫克/升中 12 天可使粘液细胞变空,嗅毛脱落。污染物亦能阻滞天然气味对鱼的引诱作用,对嗅觉系统发生生理性干扰,据此可用来监测污染程度<sup>[10,11,15,69,94,102]</sup>。

## (二) 鱼类的味觉

1. 鱼类味觉器官的一般构造 对鱼类味觉器官发生兴趣起始于 1827 年,Weber 在鲤鱼味觉器官上发现有味蕾。到 19 世纪 50 年代对鱼类的味觉器官才有了相当研究<sup>[67-71,119]</sup>。软骨鱼类的味蕾如同哺乳动物,仅局限于口咽部位,硬骨鱼类不但在口咽部还分布于唇、头、触须、鳍、体侧、鳃部等口外部位,几乎布满全身。口和口外部味蕾的密度约 130 个/平方毫米<sup>[6,8,97,98]</sup>。口外部味蕾的增加并不直接增强味觉的敏感度,仅使鱼有较强的确定食物源的能力<sup>[61]</sup>。鱼类的味蕾受面神经、舌咽神经和迷走神经支配。胸鳍上的味蕾受脊神经支配<sup>[89,87-89]</sup>。鱼类的味蕾长 30~80 微米,宽 20~50 微米。每个味蕾约有 100~150 个细胞<sup>[93,74]</sup>。味细胞缺味孔,有一薄层粘液复盖着。因此,有味物质比哺乳动物可更为直接地到达鱼的味觉感受器膜。

2. 鱼类味觉的研究 鱼类味觉的电生理研究始于 Hoagland (1933)在淡水鲑鱼和鲤鱼离体头部的颌神经上记录到的电变化。Bardach 等(1967)研究了鱼对氨基酸的味觉敏锐度,从而鱼类味觉生理的研究才渐渐兴起。味刺激的开始到感受的产生仅需 1.5~4.0 毫秒,较视觉(13~45 毫秒)快一个数量级,接近于神经的传导速度。对咸感最快,苦感最慢。温度的升高对酸感不变,甜感加强而咸、苦感削弱。海淡水鱼类的味觉功能是不一样的<sup>[48]</sup>。采用支配神经再接法技术发现,味蕾对化学刺激的反应不取决于神经末梢的分布而决定于感受器——味蕾固有性质。感觉上皮赋予的味觉特征超过了支配它的神经。Herriek (1904)详细地研究了鱼类味觉的调节作用<sup>[13,69]</sup>。

## 四、鱼类嗅、味觉的基本特点

鱼类的侧线系统能测知震动源,但不能从动物中辨别出捕获物或发现不太活动的捕获物或底栖性食物以及逃避掠食者。由于许多物质(代谢产物、尸体、分解物、信息素)都可溶于水,分散于水流内,从而有利于鱼从水环境中得到这些无机的或有机的化学信息,鱼类的嗅、味觉就此应运而生。鱼类借助于灵敏的嗅、味觉执行着独特的化学通讯功能。那些易挥发的甲苯、吡啶和麝香等是嗅觉系统有效的化学刺激物,那些无挥发性的葡萄糖和氯化钠等是味觉系统有效的化学刺激物<sup>[123]</sup>。然而,最近发现挥发性弱的氨基酸亦能刺激鱼的嗅觉感受器<sup>[89,49-51,56,62,127,128]</sup>。鱼类的嗅味觉可说都属于距离感受器<sup>[19,21,85,141]</sup>。鱼类的嗅味觉与摄食行为有关<sup>[7,112]</sup>,而鱼的嗅觉与非摄食行为亦有关系,如洄游性鱼类的洄游<sup>[29,60]</sup>、回归<sup>[64]</sup>。味觉感受器对二氧化碳<sup>[92]</sup>、稀释海水<sup>[97,73]</sup>、酸碱度<sup>[311,(1)]</sup>等都有高度的敏感性<sup>[116]</sup>。不同鱼类嗅味觉的灵敏度不同,可依嗅上皮与视网膜表面积之比加以区别<sup>[139]</sup>。鱼类化学感觉之间的差别可见下表。

化学感觉	位置	感觉细胞	神经支配	中枢	刺激相对阈值
嗅觉	鼻腔	初级感觉细胞	嗅神经	端脑的嗅叶	低(远距离感受器)
味觉	口腔、咽、触须、唇、鳍、体表等	次级感觉细胞	面神经、舌咽神经、迷走神经、三叉神经	延脑	中等(近距离感受器)
普通化学觉	皮肤	神经游离末梢	脊神经(三叉神经)	脊髓(延脑)	高(近距离感受器)

(1) 宋天复等,1986。氨基酸对金鱼摄食行为的影响(未发表)。

## 五、鱼类的化学通讯

### (一) 性信息素与性成熟

1. 雌性信息素 在所研究的9种卵生鱼类的性成熟中发现,繁殖期间性成熟的雌鱼可释放出一种化学物质引诱雄鱼并使之出现性活动。如成熟的雄金鱼被排卵的雌鱼所引诱而不受虽成熟但尚未排卵雌鱼的引诱<sup>[118]</sup>。若使鱼暂时丧失嗅觉,就失去鉴别排卵和非排卵雌鱼。从而可知,进行识别主要取决于嗅觉。性激素对金鱼嗅球电活动的影响也证实了这一点<sup>[119]</sup>。在一些胎生鱼上(表1,序号10~12)可看到类似情况。说明雌鱼能散发出一种引诱雄鱼和激发雄鱼进行性活动的化学物质,这种化学物质被认为存在于排卵后的卵巢液中(表1,序号1、2、3、4、5、15)。

表1. 雌鱼散发的性信息素

序号	种类	反 应	方 法	作者
1	海七鳃鳗	性成熟雄鱼表示偏爱雌鱼曾生活过的水	引诱物质在排卵雌鱼的卵巢液中	[181]
2	虹鳟	a. 强烈地引诱雄、雌鱼 b. 微弱地引诱雄鱼	a. 繁殖亲鱼的下游水 b. 成熟雌鱼的生活水和洗卵水	[106]
3	虹鳟	增强正趋流性	排卵后的卵巢液	[43]
4	虹鳟	雄鱼选择排卵雌鱼的生活水,除去雄鱼嗅觉后减弱了对排卵雌鱼的求偶活动	排卵雌鱼卵巢中的信息素	[78]
5	香鱼	雄鱼被雌鱼的生活水引诱	排卵雌鱼的生活水	[77]
6	金鱼	雄鱼选择和跟随排卵雌鱼并碰撞雌鱼发动繁殖活动	排卵雌鱼的生活水及其卵巢液	[113]
7	金鱼	雄激素处理的鱼积极地追逐雌激素处理的鱼,与性别无关	对垂体切除的鱼用雄或雌激素处理	[140]
8	斑点叉尾鲷	雄鱼被养有成熟雌鱼的水流所引诱	成熟雌鱼的生活水	[136]
9	鲟鱼	雄和雌鱼被引诱至同种鱼的标记处,对同性成熟个体的标记物反应最强	粘液或尿	[118]
10	网纹花鲈	雄鱼被引诱至雌鱼的生活水中,当加入雌鱼的生活水时,可增强雄鱼对切除卵巢雌鱼的求偶活动	雌鱼的生活水;分娩后几天内效果最大,信息素可因卵巢切除而消失	[33]
11	网纹花鲈	雄鱼被引诱至雌鱼的生活水中,增强了雄鱼的求偶活动	信息素的产生需要完整的卵巢和卵巢激素	[94]
12	花鲈	增强了雄鱼的活动和社群活动	雌鱼的生活水	[132]
13	毛腹鱼	影响雄鱼的筑巢	雌鱼的生活水	[27]
14	光鳃鱼	增强了雄鱼的争斗性,加入雌鱼生活水后3~5天出现求偶活动	有孕雌鱼的生活水,雄鱼或非孕雌鱼的无效	[82]
15	深鰕虎鱼	引起单养雄鱼的求偶活动	排卵雌鱼的生活水,卵巢液	[180]

Yamazaki 和 Watanaba (1979)证明,金鱼的一种性引诱物是在雌鱼的激素控制下,由泄殖腔释放。又发现,雌激素处理后,肾小管上有明显变化,从而认为引诱剂源可能是肾脏。在网纹花鲈上,卵巢是性信息素源(表1,序号10,11)。分娩后不久的性信息素最多,不同于卵生鱼类(表1,序号10),信息素的产生与雌鱼性行为一致(表1,序号10)。皮肤和尿可作为鲟鱼的性区别信息素(表1,序号9)。从表1上可知,嗅觉是这些反应的主要化学觉器官。然而,不排除味觉的作用。雄鱼受到了雌鱼信息素的引诱和刺激,使生殖活动同步化,有利于繁殖活动的正常进行,从而提高了卵的受精率。

2. 雄性信息素 有些化学信息是由雄性释放的,如雌海七鳃鳗、虹鳟和鲟鱼能被成熟的同种雄鱼所引诱(表2,序号16、18、20)。雄鲟对积极求偶和交配中的雄鱼气味(表2,序号22)有反应(不排除雌鱼的性信息素作用)。尿或皮肤的粘液是鲟鱼的性信息素源(表2,序号20)。尿也是雌海七鳃鳗的

性信息素源(表 2, 序号 16)。虹鳟(表 2, 序号 18), 太平洋鲱(表 2, 序号 17) 的精巢提取液有效而雌鱼的卵巢腔液无效。雄短但尼鱼能释出一种化学物质(表 2, 序号 19), 可刺激单养雌鱼的排卵。雄天使鱼释放的化学物质能引诱单养雌鱼的繁殖, 其速率相似于成对雌雄鱼的繁殖(表 2, 序号 21)。看来性信息素对鱼类或一些无脊椎动物的性成熟的协调、触发繁殖、配偶选择都有重要作用<sup>[4, 30, 98, 124]</sup>。

表 2. 雄鱼释放的性信息素

序号	种类	反 应	方 法	作者
16	海七鳃鳗	性成熟雌鱼选择含有成熟雄鱼的水	引诱物质存在于雄鱼尿液中, 对只含有精液的无效	[131]
17	太平洋鲱	对雌雄鱼的繁殖活动有很大的刺激作用	成熟雄鱼的精液	[125]
18	虹鳟	a. 强烈地引诱雌、雄鱼 b. 强烈地引诱雌鱼	a. 配对繁殖鱼的下游水 b. 成熟雄鱼的生活水	[106]
19	短但尼鱼	在雄鱼的生活水中, 雌鱼可排卵几小时	同种或有关种类雄鱼的生活水	[28]
20	鲑鱼	a. 雌雄鱼被标记物所引诱, 同性个体的作用最强 b. 同种雄鱼尿可引诱雌鱼	a. 粘液和/或尿 b. 雄鱼的尿	[118]
21	天使鱼	对隔离雌鱼的排卵和繁殖率有促进作用	雄鱼的生活水	
22	鲷鱼	同种雄鱼的生活水对成熟雄鱼的引诱最强	积极求偶交配中的信息素 雄鱼有特化了的臀肢	[95]

## (二) 社群行为与个体间的识别

1. 亲-子关系 鱼在繁殖期间常出现一些复杂的社群行为。幼体往往遭到掠食者的吞食, 双亲有必要测知幼体的位置以便抚育; 幼体也需了解双亲的所在以求保护。在缺少视觉信息的环境中, 嗅觉就显得重要了。亲丽体鱼对养有同种子代的水源有定向能力(表 3, 序号 23)。亲鱼能辨别自己与同种别的子代之间的差别(表 3, 序号 23), 嗅觉都负有责任。丽体鱼苗对养有亲鱼的水源有定向作用(表 3, 序号 24), 但不能辨别自己与同种另一亲鱼之间的差别。

表 3. 亲-子之间的信息素

序号	种类	反 应	方 法	作者
23	丽体鱼	双亲对养有幼体的水有定向作用, 鼻子塞住后这种能力消失	亲鱼能识别自己的与别的幼鱼的气味	[102]
24	丽体鱼	鱼苗对亲鱼有定向能力	鱼苗不能识别自己的与另一同种雌亲鱼的气味	[10, 11]

2. 个体间识别 引起个体间相互识别的化学物质与生殖功能没有直接关系(表 4, 序号 25~32), 它能识别个体间的差异(表 4, 序号 30、31)。同种间的引诱源看来是在皮肤的粘液中(表 4, 序号 29、30), 尿和 Urophyscal 可作为个体、种类间的气味源(表 4, 序号 27、29)。白天, 视觉使鱼集群, 晚上由气味来维持。Hemmings (1966b) 在斜齿鳊上发现(表 4, 序号 27)个体间距离的保持是吸引力与排斥力间的平衡来实现的, 排斥力是由侧线压力感受器起作用, 吸引力是由气味来维持。有人认为聚集或分散是由气味的浓度所决定的, 低浓度时聚集, 高浓度时分散。Keenleyside (1955) 在红鳍鱼上发现(表 4, 序号 28), 一旦变盲就丧失了原初的群体模式但仍围绕在气味可达的范围内。由此可知, 黑暗中气味使鱼聚集。成鳗生活的水能吸引幼鳗, 有大量幼鳗存在的水能降低这种吸引力, 这样就使幼鳗均匀地分布于河

流中<sup>[104]</sup>。该物质可能是可被生物降解而不受高压影响的非挥发性物质。

表 4. 个体间识别的信息素

序号	种类	反 应	方 法	作者
25	大西洋鲱	a. 幼体增强活动力 b. 稚鱼选择同种气味的一端	a. 幼鲱的生活水 b. 稚鱼的生活水	[36]
26	短但尼鱼	被引诱至关有同种鱼的迷香中	生活水	[16]
27	斜齿鳊	聚集于有气味附近	生活水	[66]
28	红鳍鱼	聚集于有同种鱼气味的附近	生活水	[84]
29	鲶鱼	探究生活水源和有标记的栖息处	皮肤、腺腺、精囊和尿	[117,118]
30	美洲鲷鱼	对同种个体间的差别能建立条件反射	生活水	[137]
31	云斑叉尾鲷	对同种和别的 4 种鱼能识别	同种尿和 <i>Urophyseal</i> 提取 物中的化学物质	[117]
32	歧尾斗鱼	雌雄鱼探究生活水源	雌雄鱼的生活水	[35]

3. 拥挤因子 高密度养鱼往往产生差别生长率(大小差别很大)甚至停止摄食直至死亡。其原因并不是物理性欺凌而是水中的拥挤因子和大鱼对小鱼的心理性优势抑制了小个体鱼的进一步生长所造成<sup>[47]</sup>。小个体鱼较为敏感,受影响大于大个体鱼。该物质可用有机溶剂和活性炭进行提取,提取到的物质可阻止鱼类的繁殖和孵化,降低幼鱼的生长,死亡率提高。在自然界中,拥挤因子可起到疏散鱼类的作用,降低不适当的竞争现象<sup>[124]</sup>。拥挤因子的疏散与条件化水的引诱作用使鱼群密度处于最佳状态。

4. 回归 河流周围的植被和泥土决定了该河流特定的气味,幼鱼在离开母河之前对这种气味已“铭记于心”,因而成年后还能辨认久别后的母河气味重返家乡(表 5)。如克氏鲑鱼种在离开母河前能用嗅觉检测气味<sup>[93]</sup>。电生理研究证明,红点蛙、大西洋蛙等洄游性鱼类能辨别不同地理分布的鱼的气味。若脑内注射抗代谢物质,如嘌呤霉素、放线菌素 D 或放线菌酮可抑制嗅球对故乡水与别的水之间的辨别力,而 RNA 的合成与完成这种记忆有关。

表 5. 有关回归的信息素

序号	种类	反 应	方 法	作者
33	海七鳃鳗	含有同种幼体的水对繁殖洄游开始的雄鳗有引诱作用	生活水	[131]
34	大西洋蛙	幼蛙的存在能吸引成鱼的到来	幼鱼气味	[123]
35	红点蛙	在各孵化场中居住 4 年后,成熟蛙可回到自己的种群中去	幼鱼气味	[107,108]
36	红点蛙	经电生理研究确知能区别种群气味	皮肤粘液	[37]
37	美洲鳗鲡	洄游小鳗鲡对含有成鳗鲡水有被引诱的作用,对含有小鳗鲡的水无效	生活水	[104]

5. 惊恐反应 Pfeiffer (1977) 对引起惊恐反应的信息素作用已作了详细评述,可以看到某些鱼(主要为鲤科鱼类)的皮肤中含有一种物质,一旦泄入水中可引起同种或有关鱼类的惊恐反应。这种物质由嗅觉感受与味觉无关。惊恐反应无种族特异性,但反应的强弱与种类系统发生的亲疏有关。该物质由特化了的表皮细胞(立方细胞)产生,无导管至表皮,皮肤破损时才泄至外界。捕食鱼时,泄出的警戒物质使捕食者发生惊恐反应而使捕获物得到保护。在许多鲤科鱼类上发现,繁殖期间警戒物质的分泌细胞有发生退化的现象,这样可以避免因繁殖活动而泄出警戒物质妨碍生殖活动的正常进行,这是一种适应现象。各警戒物质的化学性质十分类似,是一种蝶呤,非挥发性和水溶性物质。异黄蝶呤也会产生警

戒反应。

6. 领地标记 鱼类能对巢区、食场、活动区域等领地进行化学标记,不仅占有者能识别,还能告诫别的动物不得侵犯的作用。鲈鱼、攀鲈和鲑鱼等雄性个体能分泌一种进行领地标记的信息素,起到保护巢区,引诱雌鱼的作用。

### (三) 摄食行为

鱼类的摄食行为常有一定的程式,程式的各阶段涉及不同的感受器,有视觉的(形状、颜色、活动情况),机械的(水的振动),电的(生物电,电场的干扰)和化学觉的。各阶段上各感受器的相对重要性随鱼而异。在某些鱼(鲈、鳗等)上,化学感受器是重要的<sup>[9,24]</sup>。大多数鱼的视觉是重要的,但味觉在促摄行为上亦有一定的作用,有时往往起决定性作用<sup>[72]</sup>。咽部的味蕾好似胃肠的管理员,能触发吞咽反射还是排斥反射(吐出)<sup>[44]、(1)</sup>。看来鱼类的摄食行为,味觉和机械感受器的作用不容忽视<sup>[20,24,45,100]</sup>。溶于水的一些化学物质会对鱼类的摄食行为产生刺激作用,抑制或促进摄食。化学物质中的含氮物质,尤其是氨基酸类和一些腺苷类是鱼类摄食行为有效的强引诱剂<sup>[52,57,58,62-64,74,82,87,109]</sup>。鱼类如同其它水生动物都会通过皮肤或鳃泄出一些含有氨基酸的物质,还排出尿和粪便。排出的这些物质就形成了该动物特有的气味,其它动物可依仗着灵敏的嗅觉觉识别它们的种类、性别、大小甚至判断鱼群的出现<sup>[8]</sup>,浮游动物的密度,捕获物的被食与尸体腐烂等情况。水环境中游离氨基酸的本底浓度很低( $\leq 10^{-6}M$ ),鱼不易产生适应性,故是鱼的极好的信息分子。大多数鱼类的味觉对含有 $\alpha$ -羟基、游离的 $\alpha$ -氨基和 $\alpha$ -羟基的2~3个碳原子的碱性氨基酸(精、赖),中性氨基酸(甘、丙、丝)和一种亚氨基酸(脯)的反应最强<sup>[98,99]</sup>,不同鱼类的反应并不一样<sup>[23]</sup>,反应的浓度范围也不同<sup>[141]</sup>。Harada (1985)采用26种氨基酸,32种含氮碱化合物对泥鳅的摄食行为进行了引诱性试验(试验浓度为7毫克分子,pH调至6.0~7.0)。结果,碱性氨基酸中活性高的有组、赖、精和鸟,其中组、赖最强;中性氨基酸中为甘、丙、高半胱氨酸,其中丙和高半胱氨酸最强;酸性氨基酸和亚氨基类以及酰胺类中只有天冬酰胺的作用最强。在精、赖和丙氨酸中前二者强于后者。32种含氮碱中主要为挥发性胺类,脂族胺类中高活性的为甲胺、二甲胺、三甲胺,乙醇胺稍弱。乙烯胺和二乙烯胺有强的引诱作用,亚氨和氨中的吡咯烷和氨有活性,尤其氨有强的活性。三者中氨>三甲胺>吡咯烷。前二种广泛存在于鱼贝组织中而二甲胺、乙醇胺和吡咯烷只在少数鱼组织中见到,说明与饵料成分有关。在非挥发性含氮碱中,高活性的有 $\gamma$ -氨基丁酸,低活性的有乙酰胆碱,居中的是氧化三甲胺、组胺和胆碱。但有人发现,氧化三甲胺对石鲈、真鲷、大菱鲆和欧洲鳗无效,差异的原因不详。甜菜碱是大多数鱼类强的摄食引诱剂<sup>[25,26]</sup>。

不同的鱼类就是同一鱼类不同发育阶段,不同的生态条件下其摄食引诱剂的种类、阈值都不相同需要各别加以研究。鱼类对一些电介质稀溶液亦有很高的敏感性,Beidler (1954, 1961)认为在味细胞的化学感受面上有许多不同性质的区域与离子和分子进行结合而引起感受器的去极化。这种结合不仅受到化学构型的影响也受到有味物质的离子特性和溶液浓度的影响。Konishi (1966, 1969)认为,鱼类化学感受器对稀电介质溶液的高敏感性是感受器膜的动力电化能的变化,是由膜对刺激物离子的吸附作用而引起的。

## 六、结 语

鱼类具有灵敏的嗅觉觉,进行着范围广泛的化学通讯,涉及鱼类行为的各个方面,影响了鱼类生命的全过程,与鱼类的洄游、回归、防御、进攻、领地保护、亲-子关系、群体的组成以及摄食、生长和繁殖都有着密切的关系。而我们在这样一个范围如此广泛的领域内几乎还是个空白,美、日、英、德、法国早已开展了这方面的研究,并已取得了大量基础知识,在生产实践上取得了不少可喜成果。如,密西西比湾渔民常把成熟的雌鲈置于网箱中作为引诱物而诱获到大量的雄鲈、虹鳟、鳊虎鱼;美国威斯康星大学经过卅年来的实验于1973年揭开了鲑鱼回归的秘密,了解到回归家乡河流的决定因素是母河独特气味

刺激了成鱼的嗅觉系统。他们应用“莫福林”(Morpholine)作为引诱鲑鱼的气味源<sup>[60]</sup>,成功地把成鲑引诱到人们所指定的地点,集群和繁殖。从而可人为地建立起新的产卵场,使资源得到增殖保护,开发新的渔场而提高渔获量。日本在鳗鲡的饲料中添加了摄食引诱剂,促进了鳗鲡的摄食活动,提高了产量,节约了饲料。最近康智遥等同志(1987)根据鲫鱼行为、心电、嗅球电反应了解到,地震前鱼行为异常和心电变化是由于震前的含硫地气通过嗅觉系统而起作用的事实。不难想象,如果我们能对各种信息素加以提取、纯化,得以人工合成,那么是否可以用性信息素来代替促性腺激素而免于注射呢;利用聚集信息素的种特异性对混合鱼群进行分类;设法除去水中的拥挤因子而提高放养密度,不致因大量换水提高成本和污染下游水体;利用警戒物质进行防鲨工作;利用促摄物质或诱饵物质开辟饲料源,加快鱼的生长、节约饲料;根据鱼类嗅器官对污染物的不同反应来监测水域的污染程度等等。

### 参 考 文 献

- [1] 康智遥等, 1987. 某些化学因素对鲫鱼行为、心电、嗅球电反应的影响及其阈值的比较. *动物学杂志*, 1: 17~22.
- [2] Adrian, E. D. and Ludwig, C., 1938. Nervous discharges from the olfactory organs of fish. *J. Physiol.*, 94: 441—460
- [3] Allison, A. C., 1953. The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.*, 28: 195—244.
- [4] Atema, J. and Engstrom, D. G., 1971. Sex pheromone in the lobster *Homarus americanus*. *Nature.*, 232: 261—263.
- [5] Atema, J., 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish. *Brain. Behav. Evol.*, 4: 273—294.
- [6] ———, 1977. Functional separation of smell and taste in fish and crustacea, p. 165—274. In J. Le Magnen and P. Macleod (ed.) *Olfaction and taste VI*. Information retrieval Ltd, London.
- [7] ———, et al., 1980. Olfactory responses of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors: chemical search image. *J. Chem. Ecol.*, 6: 457—465.
- [8] Atema, J., 1980. Smelling and tasting underwater. *Oceanus*. 23: 4—18.
- [9] Bardach, J. E. et al., 1967. Orientation by taste in fish of the genus *Ictalurus*. *Science.*, 155: 1276—1278.
- [10] Barnett, C., 1977a. Aspects of chemical communication with special reference to fish. *Bioso. Commun.* 3: 381—392.
- [11] Barnett, C., 1977b. Chemical recognition of the mother by the young of the cichlid fish *Cichlasoma citrinellum*. *J. Chem. Ecol.*, 3: 461—466.
- [12] Rashor, D. P. et al., 1974. Ciliary action and normal movement of tonot wavefronts in garfish nasal capsule of *Lepisosteus asseus*. *Experientia.*, 30: 777—779.
- [13] Beidler, L. M., 1954. A theory of taste stimulation. *J. Gen. Physiol.*, 38: 133—139.
- [14] ———, 1961. The chemical senses. *Ann. Rev. Psychol.*, 12: 363—388.
- [15] Bertmar, G., 1982. Structure and function of the olfactory mucosa of migrating Baltic trout under environmental stresses, with special reference to water pollution. In: *Chemoreception in Fishes*, edited by T. J. Hara, Amsterdam—Oxford New York: Elsevier., 395—422.
- [16] Bloom, H. D. and Perlmutter, A., 1977. A sexual aggregating pheromone system in the zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton—Buchanan). *J. Exp. Zool.*, 199: 215—226.
- [17] Burne, R. H., 1909. The anatomy of olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London.* 610—663.
- [18] Cancalon, P., 1983. Receptor cells of the catfish olfactory mucosa. *Chem. Senses.*, 8: 203—209.
- [19] Caprio, J., 1975. High sensitivity of catfish taste receptors to amino acids. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52A: 247—251.
- [20] Caprio, J., Tucker, D., 1976. Specialist and generalist taste fibers in the catfish. *Soc. Neurosci.*

- 2: 152.
- [21] Caprio, J., 1978. Olfaction and taste in the channel catfish: An electrophysiological study of the responses to amino acids and derivatives. *J. Comp. Physiol.*, **123**: 357—371.
- [22] ———, 1980. Similarity of olfactory receptor responses (EOG) of freshwater and marine catfish to amino acids. *Can. J. Zool.*, **58**: 1778—1784.
- [23] Caprio, J. and Byrd, R. P., 1984. Electrophysiological evidence for acidic, basic, and neutral amino acid olfactory receptor sites in the catfish. *J. Gen. Physiol.*, **84**(3): 403—422.
- [24] Carr, W. E. S. and Chaney, T. B., 1976. Chemical stimulation of feeding behavior in the pinfish, *Lagodon rhomboides*: characterization and identification of stimulatory substances from shrimp. *Comp. Biochem. Physiol.*, **54A**: 437—441.
- [25] Carr, W. E. S. et al., 1977. Chemoreception in the pigfish, *Orthopristus chrysopterus*: the contribution of amino acids and betaine to stimulation of feeding behavior by various extracts. *Comp. Biochem. Physiol.*, **88A**: 69—73.
- [26] Carr, W. E. S. et al., 1984. Chemoattractant of the shrimp, *Palaemonetes pugio*: variability in responsiveness and stimulatory capacity of mixtures containing amino acids, quaternary ammonium compounds, purines and other substances. *Comp. Biochem. Physiol.*, **77A**: 469—474.
- [27] Cheal, M. and Davis, R. E., 1974. Sexual behavior: social and ecological influences in the Anabantoid fish, *Trichogaster trichopterus*. *Behav. Biol.*, **10**: 435—445.
- [28] Chen, L. C. and Martinich, R. L., 1975. Pheromonal stimulation and metabolite inhibition of ovulation in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. *Fish. Bull.*, **73**: 889—894.
- [29] Chidester, F. E., 1924. A critical examination of the evidence for physical and chemical influences on fish migration. *J. Exp. Biol.*, **2**: 79—118.
- [30] Cole, W. H. and Allison, J. B., 1930. Chemical stimulation by alcohols in the barnacle, the frog, and *Planaria*. *J. Gen. Physiol.*, **14**: 71—86.
- [31] ———, 1931. Stimulation by hydrochloric acid in the catfish, *Schilbeodes*. *J. Gen. Physiol.*, **15**: 119—124.
- [32] Crapon De Caprona, M. D., 1974. The effect of chemical stimuli from conspecifics on the behaviour of *Haplochromis burtoni* (Cichlidae, Pisces). *Experientia*, **30**: 1394—1395.
- [33] Crow, R. T. and Liley, N. R., 1979. A sexual pheromone in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *Can. J. Zool.*, **57**: 184—188.
- [34] Davenport, C. J. and Caprio, J., 1982. Taste and tactile recordings from the ramus recurrens facialis innervating flank taste buds in the catfish. *J. Comp. Physiol.*, **147**: 217—229.
- [35] Davis, R. E. and Pilotte, N. T., 1975. Attraction to conspecific and non conspecific chemical stimuli in male and female *Macropodus opercularis* (Teleostei, Anabantoidei). *Behav. Biol.*, **13**: 191—196.
- [36] Dempsey, C. H., 1978. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behaviour of herring larvae. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **58**: 739—747.
- [37] Doving, K. B., Nordeng, H. and Oakley, B., 1974. Single unit discrimination of fish odours released by char (*Salmo alpinus* L.) populations. *Comp. Biochem. Physiol.*, **47A**: 1051—1063.
- [38] Doving, K. B. and Holmberg, K., 1974. A note on the function of the olfactory organ of the hagfish *Mycine glutinosa*. *Acta Physiol. scand.*, **91**: 430—432.
- [39] Doving, K. B. and Belghaug, R., 1977. Frequency of induced waves in the olfactory club in char (*Salmo alpinus* L.), a temperature dependence. *Comp. Biochem. Physiol.*, **56A**: 577—579.
- [40] Doving, K. B. et al., 1977. Functional anatomy of the olfactory organ of fish and the ciliary mechanism of water transport. *Acta Zool. (Stockholm)*, **58**: 245—255.
- [41] Doving, K. B. et al., 1980. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes. *Acta Physiol. Scand.*, **108**: 123—131.
- [42] Doving, K. B. and Selset, R., 1980. Behavior patterns in cod released by electrical stimulation of olfactory tract bundles. *Science*, **207**: 559—560.

- [43] Emanuel, M. E. and Dodson, J. J., 1979. Modification of the rheotropic, behavior of male rainbow trout (*Salmo gairdneri*) by ovarian fluid. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **36**: 63—68.
- [44] Erickson, J. R. and Caprio, J., 1984. The spatial distribution of ciliated and microvillous olfactory receptor neurons in the channel catfish is not matched by a differential specificity to amino acid and bile salt stimuli. *Chem. Senses.*, **9**: 127—141.
- [45] Finger, T. E., 1976. Gustatory pathways in the bullhead catfish. I. Connections of the anterior ganglion. *J. Comp. Neurol.*, **165**: 513—526.
- [46] ———, 1981. Laminar and columnar organization of the vagal lobe in goldfish: Possible neural substrate for sorting food from gravel. *Soc. Neurosci. Abstr.*, **7**: 665.
- [47] Francis, A. A. et al., 1974. A heart-rate bioassay for crowding factors in goldfish. *Progre. Fish. Cult.*, **36**(4): 196—200.
- [48] Fujiya, M. and Bardach, J. E., 1966. A comparison between the external taste sense of marine and freshwater fishes. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **32**: 45—56.
- [49] Goh, Y. and Tamura, T., 1978. The electrical responses of the olfactory tract to amino acids in carp. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **44**: 341—344.
- [50] ———, 1978. Electrical responses of the olfactory tract to some chemical stimulants in carp. *Bull. Japn. Soc. Sci. Fish.*, **44**: 1289—1294.
- [51] Goh, Y. et al., 1979. Olfactory responses to amino acids in marine teleosts. *Comp. Biochem. Physiol.*, **62A**: 863—868.
- [52] Goh, Y. and Tamura, T., 1980. Olfactory and gustatory responses to amino acids in two marine teleosts—red sea bream and mullet. *Comp. Biochem. Physiol.*, **66C**: 217—224.
- [53] Grover-Johnson, N. and Farbman, A. I., 1976. Fine structure of taste buds in the barbel of the catfish, *Ictalurus punctatus*. *Cell Tissue Res.* **169**: 395—403.
- [54] Hara, T. J., 1970. An electrophysiological basis for olfactory discrimination in homing salmon: A review. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**: 565—586.
- [55] ———, 1971. Chemoreception. *Fish Physiology.*, **5**: 79—120.
- [56] Hara, T. J. et al., 1973. A stimulatory apparatus for studying olfactory activity in fishes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**: 283—285.
- [57] Hara, T. J., 1973. Olfactory responses to amino acids in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* **44A**: 407—416.
- [58] Hara, T. J. et al., 1973. Comparison of the olfactory response to amino acids in rainbow trout, brooktrout and whitefish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45A**: 969—977.
- [59] Hara, T. J., 1975. Olfaction in Fish. *Progress in Neurobiology*, **5**: 271—335.
- [60] Hara, T. J. and Macdonald, S., 1975. Morpholine as olfactory stimulus in fish. *Science*, **187**: 81—82.
- [61] Hara, T. J., 1977. Further studies on the structure-activity relationships of amino acids in fish olfaction. *Comp. Biochem. Physiol.*, **56A**: 559—565.
- [62] Harada, K. and Matsuda, H., 1984. Feeding attractants in chemical constituents from the mid-gut gland of squid for juvenile yellowtail. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **50**: 623—626.
- [63] Harada, K., 1985. Feeding attraction activities of amino acids and lipids for juvenile yellowtail. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **51**: 453—459.
- [64] Hashimoto, Y. et al., 1968. Attractants for eels in the extracts of short-necked clam I. Survey of constituents eliciting feeding behaviour by the omission test. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **34**: 39—48.
- [65] Hemmings, C. C., 1966a. Olfaction and vision in fish schooling. *J. Exp. Biol.*, **45**: 449—464.
- [66] ———, 1966b. The mechanism of orientation of roach, *Rutilus rutilus* L. in an odour gradient. *J. Exp. Biol.*, **45**: 465—474.
- [67] Herrick, C. J., 1901. The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid fishes. *J. Comp. Neurol.*, **11**: 177—249.

- [68] ———, 1903. On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of fishes. *Am. Nat.*, 37: 313—318.
- [69] ———, 1904. The organ and sense of taste in fishes. *Bull. O. S. Fish. Comm.*, 22: 237—272.
- [70] ———, 1905. The central gustatory paths in the brains of bony fishes. *J. Comp. Neurol.*, 15: 375—456.
- [71] Hidaka, J. et al., 1975. Gustatory responses in the puffer. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 41: 275—281.
- [72] ———, 1978. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer, *Fugu pardalis*. I. Effects of single chemicals. *Chem. Sens. Flav.*, 3: 341—354.
- [73] ———, 1979. High sensitivity of the palatal chemoreceptors of the yellowtail to dilution of sea water. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45: 643.
- [74] Hirata, Y., 1966. Fine structure of the terminal buds on the barbels of some fishes. *Arch. Histol. Jap.*, 26: 507—523.
- [75] Hoagland, H., 1938. Specific nerve impulses from gustatory and tactile receptors in catfish. *J. Gen. Physiol.*, 18: 685—693.
- [76] Holland, K. N. Teeter, J. H., 1981. Behavioral and cardiac reflex assays of the chemosensory acuity of channel catfish to amino acids. *Physiol. Behav.*, 27: 697—707.
- [77] Honda, H., 1979. Female sex pheromone of the ayu, *Plecoglossus altivelis* involved in courtship behavior. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45: 1375—1380.
- [78] ———, 1980. Female sex pheromone of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, involved in courtship behaviour. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 46: 1109—1112.
- [79] Jahn, L. A., 1976. Responses to odors by fingerling cutthroat trout from Yellowstone Lake. *Pro. Fish Culture*, 38: 207—210.
- [80] Johnsen, P. B. and Hasler, A. D., 1980. The use of chemical cues in the upstream migration of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. *J. Fish Biol.*, 17: 67—73.
- [81] Johnsen, P. B. and Teeter, J. H., 1980. Spatial gradient detection of chemical cues by catfish. *J. Comp. Physiol.*, 140: 95—99.
- [82] Johnstone, A. D. F., 1980. The detection of dissolved amino acids by the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish. Biol.*, 17: 219—230.
- [83] Kanwal, J. S. and Caprio, J., 1983. An electrophysiological investigation of the Oro-Pharyngeal (IX-X) taste system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Comp. Physiol.*, 150: 345—357.
- [84] Keenleyside, M. H. A., 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behaviour*, 8: 183—248.
- [85] Kiyohara, S. et al., 1981. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids. *Physiol. Behav.*, 26: 1103—1108.
- [86] Kleerekoper, H. et al., 1961. Diurnal periodicity in the activity of *Petromyzon marinus* and the effects of chemical stimulation. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 90: 73.
- [87] Konishi, J. and Zotterman, Y., 1961a. Function of taste fibres in the carp. *Nature*, 191: 286—287.
- [88] ———, 1961b. Taste functions in the carp. *Acta Physiol. Scand.*, 52: 150—161.
- [89] Konishi, J. et al., 1966. Gustatory fibers in the sea catfish. *Jpn. J. Physiol.*, 16: 194—204.
- [90] Konishi, J., 1966. Freshwater fish chemoreceptors responsive to dilute solutions of electrolytes. *J. Gen. Physiol.*, 49: 1241—1264.
- [91] Konishi, J. and Hidaka, I., 1969. On the stimulation of fish chemoreceptors by dilute solutions of polyelectrolytes. *Jap. J. Physiol.*, 19: 315—326.
- [92] Konishi, J. et al. 1969. High sensitivity of the palatal chemoreceptors of the carp to carbon dioxide. *Jap. J. Physiol.*, 19: 327—341.
- [93] Latendresse II, J. R. and Fisher, J. W., 1983. Histopathologic effects of JP-4 aviation fuel on fathead minnows (*Pimephales promelas*). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 30: 536—543.
- [94] Liley, N. R., 1982. Chemical communication in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 22—35.
- [95] Losey, G. S., JR., 1969. Sexual pheromones in some species of the genus *Hypsoblennius* Gill.

- Science*, 163: 181—183.
- [96] Mackie, A. M., 1973. The chemical basis of food detection in the lobster *Homarus gammarus*. *Mar. Biol.*, 21: 103—108.
- [97] Mackie, A. M. and Adron, J. W., 1973. Identification of inosine and inosine 5'-monophosphate as the gustatory feeding stimulants for the turbot, *Scophthalmus maximus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 60A: 79—83.
- [98] Mackie, A. M. et al., 1980. Chemical nature of feeding stimulants for the juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.). *J. Fish. Biol.*, 16: 701—708.
- [99] Mackie, A. M. and Mitchell, A. I., 1982. Further studies on the chemical control of feeding behaviour in the dover sole, *Solea solea*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A: 89—93.
- [100] Marni, T. and Caprio, J., 1982. Electrophysiological evidence for the topographical arrangement of taste and tactile neurons in the facial lobe of the channel catfish. *Brain Res.*, 231: 185—190.
- [101] McCauley, R. W., 1968. Suggested physiological interaction among rainbow trout fingerlings undergoing thermal stress. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25: 1983—1986.
- [102] McKaye, K. B. and Barlow, G. W., 1976. Chemical recognition of the young by the midas cichlid *Cichlasoma citrinellum*. *Copeia*, 276—282.
- [103] Meyer, H. and Liley, N. R., 1982. Hormonal control of pheromone production in the guppy (*Pocilia reticulata* Peters). *Can. J. Zool.*, 60: 1505—1510.
- [104] Miles, S. G., 1968. Rheotaxis of elvers of the American eel (*Anguilla rostrata*) in the laboratory to water from different streams in Nova Scotia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25: 1591—1602.
- [105] Muller, J. F. and Marc, R. F., 1984. Three distinct morphological classes of receptors in fish olfactory organs. *J. Comp. Neurol.*, 222: 482—495.
- [106] Newcombe, C. and Hartman, G., 1973. Some chemical signals in the spawning behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30: 995—997.
- [107] Nordeng, H., 1971. Is the local orientation of anadromous fish determined by pheromones? *Nature*, 233: 411—413.
- [108] Nordeng, H., 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. *Oikos*, 28: 155—159.
- [109] Ohsugi, T. et al., 1978. Taste receptor stimulation and feeding behaviour in the puffer, *Fugu pardalis*. II. Effects produced by mixtures of constituents of clam extracts. *Chem. Senses Flav.*, 3: 355—368.
- [110] Oshima, K. and Gorbman, A., 1968. Modification by sex hormones of the spontaneous and evoked bulbar electrical activity in goldfish. *J. Endocrinol.*, 40: 409—420.
- [111] Ottoson, D., 1956., Analysis of the electrical activity of the olfactory epithelium. *Acta Physiol. Scand.*, 35: 1—83.
- [112] Parker, G. H., 1912. The relation of smell, taste and the common chemical sense in vertebrates. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 15: 219—234.
- [113] Partridge, B. L. et al., 1976. The role of pheromones in the sexual behaviour of the goldfish. *Anim. Behav.*, 24: 291—299.
- [114] Pawson, M. G., 1977. Analysis of a natural chemical attractant for whiting, *Merlangus merlangus* L. and cod, *Gadus morhua* L. using a behavioural bioassay. *Comp. Biochem. Physiol.*, 56A: 129—135.
- [115] Pfeiffer, W., 1977. The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia*, 1977(4): 653—665.
- [116] Richards, I. S., 1974. Caudal neurosecretory system; possible role in pheromone production. *J. Exp. Zool.*, 187: 405—408.
- [117] Rubec, P. J. and Kleerekoper, H., 1977. Attraction of channel catfish to the water of a conspecific and evidence that catfish and bullhead species mark the substrate. *Copeia*, 1977(4): 818.
- [118] Rubec, P. J. and Thomas, P., 1979. Anatomical and concentration effects of pheromones on

- ictalurid catfish. *Am. Zool.*, **19**: 967.
- [119] Sheldon, R. E., 1909. The reactions of the dogfish to chemical stimuli. *J. Comp. Neurol.*, **19**: 278—311.
- [120] Silver, W. L., 1979. Olfactory responses from a marine elasmobranch, the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Mar. Behav. Physiol.*, **6**: 297—305.
- [121] Silver, W. L., 1982. Electrophysiological responses from the peripheral olfactory system of the American eel, *Anguilla rostrata*. *J. Comp. Physiol.*, **148**: 379—388.
- [122] Solangi, M. A. and Overstreet, R. M., 1982. Histopathological changes in two estuarine fishes, *Menidia beryllina* (cope) and *Trinectes maculatus* (Bloch and Schneider), exposed to crude oil and its water-soluble fractions. *J. Fish Diseases*, **5**: 18—35.
- [123] Solomon, D. J., 1973. Evidence for pheromone-influenced homing by migrating Atlantic Salmon, *Salmo salar* (L.). *Nature, Lond.*, **244**: 231—232.
- [124] Solomon, D. J., 1977. A review of chemical communication in freshwater fish. *J. Fish Biol.*, **11**: 363—376.
- [125] Stacey, N. E. and Hourston, A. S., 1982. Observations on the spawning and feeding behaviour of captive Pacific herring. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**.
- [126] Strieck, F., 1924. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Elritzen. *Z. Vergl. Physiol.*, **2**: 122—154.
- [127] Sutterlin, A. M. and Sutterlin, N., 1971. Electrical responses of the olfactory epithelium of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fish. Res. Bd. Can.*, **28**: 565—572.
- [128] Suzuki, N. and Tucker, D., 1971. Amino acids as olfactory stimuli in freshwater catfish, *Ictalurus catus* (Linn.). *Comp. Biochem. Physiol.*, **40A**: 399—404.
- [129] Suzuki, N., 1978. Effects of different ionic environments on the responses of single olfactory receptors in the lamprey. *Comp. Biochem. Physiol.*, **61A**: 461—467.
- [130] Tavolga, W. N., 1956. Visual, chemical and sound stimuli as cues in the sex discriminatory behaviour of the gobiid fish *Bathygobius soporator*. *Zoologica*, **41**: 49—64.
- [131] Teeter, J., 1980. Pheromone communication in Sea Lampreys (*Petromyzon marinus*): Implication Management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**: 2123—2132.
- [132] Thiessen, D. D. and Sturdivant, S. K., 1977. Female pheromone in the black molly fish (*Mollienesia latipinna*): a possible metabolic correlate. *J. Chem. Ecol.*, **3**: 207—217.
- [133] Thommesen, G., 1978. The spatial distribution of odour potentials in the olfactory bulb of char and trout (Salmonidae). *Acta Physiol. Scand.*, **102**: 205—217.
- [134] ———, 1982. Specificity and distribution of receptor cells in the olfactory mucosa of char (*Salmo alpinus* L.). *Acta Physiol. Scand.*, **115**: 47—56.
- [135] ———, 1983. Morphology, Distribution, and specificity of olfactory receptor cells in salmonid fishes. *Acta Physiol. Scand.*, **117**: 241—249.
- [136] Timms, A. M. and Kleerekoper, H., 1972. The locomotor response of male *Ictalurus punctatus*, the channel catfish, to a pheromone released by the ripe female of the species. *Trans. Am. Fish. Soc.* **102**: 302—310.
- [137] Todd, J. H., Atema, J. and Bardach, J. E., 1967. Chemical communication in social behaviour of a fish, the yellow bullhead, (*Ictalurus natalis*). *Science*, **158**: 672—673.
- [138] Umezu, T., 1966. Behavioral responses of fishes to chemical stimuli. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **32**: 352—376.
- [139] Wilson, E. O. and Bossert, W. H., 1963. Chemical communication among animals. *Recent progr. Hormone Res.*, **19**: 673—716.
- [140] Yamazaki, F. and Watanabe, K., 1979. The role of sex hormones in sex recognition during spawning behaviour of the goldfish, *Carassius auratus* L. *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.*, **B45**: 505—511.
- [141] Yoshii, K. et al., 1979. Gustatory responses of eel palatine receptors to amino acids and carboxylic acids. *J. Gen. Physiol.*, **74**: 301—317.