

山邊学界

JOURNAL OF FISHERIES OF CHINA





大型围栏适养海水鱼类肠道组织学比较

张家荣^{1,2,3}, 高云涛^{1,2,3}, 高云红^{1,2,3}, 李明月^{1,3}, 秦宏宇^{1,3},
谢 婷^{1,3}, 关长涛^{1,3}, 贾玉东^{1,3*}
(1.中国水产科学研究院黄海水产研究所,山东青岛 266071;
2.上海海洋大学水产与生命学院,上海 201306;
3.青岛海洋科技中心海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室,山东青岛 266237)

摘要:精准化投喂是保障大型围栏养殖鱼类高效摄食的关键,而肠道是鱼类营养物质消化 吸收的主要场所,探明其组织形态结构可为精准化投喂提供理论基础。本研究通过组织切 片和光学显微镜观察,比较了5种围栏适养鱼类(圆斑星鲽、牙鲆、斑石鲷、绿鳍马面鲀、 梭鱼)肠道组织形态结构,统计了比肠长,肠道褶皱高度、宽度、数量,环肌、纵肌厚度 和杯状细胞数量并进行相关性分析。结果显示,比肠长数值大小为梭鱼>绿鳍马面鲀>斑石 鲷>圆斑星鲽和牙鲆;前肠褶皱发达程度为梭鱼>圆斑星鲽>斑石鲷>牙鲆>绿鳍马面鲀;肠 道肌层厚度为斑石鲷>圆斑星鲽>梭鱼>牙鲆和绿鳍马面鲀;肠道杯状细胞数量为梭鱼>斑石 鲷>牙鲆>圆斑星鲽>绿鳍马面鲀。相关性分析发现,圆斑星鲽、牙鲆、斑石鲷、绿鳍马面 鲀肠道肌层与褶皱呈显著负相关,与杯状细胞数量呈显著正相关;梭鱼肠道肌层与褶皱呈 显著正相关。综上,5种鱼类比肠长,肠道褶皱数量、高度、宽度,环肌和纵肌厚度以及 杯状细胞数量和各参数间相关性存在显著种属间差异,这表明5种围栏适养鱼类对摄食营 养物质的消化吸收进程不同,采取了不同策略保障正常营养状态,维持正常生长发育。本 研究为大型围栏适养鱼类制定精准化摄食投喂策略,提供了基础性数据支撑和重要参考。 关键词:鱼类;比肠长;道褶皱;肠道肌层;杯状细胞;围栏养殖

中图分类号:Q174; S967.9

文献标志码:A

肠道是消化系统中的重要器官,不仅在营养物质消化吸收过程中起着重要作用^[1],还具有免疫,分泌和屏障保护等功能^[2]。鱼类在长期进化和演变过程中,生存环境、摄食类型等不同导致其肠道组织结构和细胞数量分布等产生显著种属间差异,同时各肠段间组织结构也明显不同。大量研究发现,肠道长度和肠道褶皱发达程度以及肠道肌层厚度同摄食营养物质消化能力显著正相关^[3-5]。且摄食习性不同的鱼类,肠道内分泌细胞

分布和消化酶活性存在显著差异^[6-7]。植食性鱼类 肠道一般较狭长,弯曲盘绕在腹腔内,通过延长 食物在肠道内存留的时间,对富含植物纤维的食 物进行充分消化吸收,而肉食性鱼类其摄食食物 蛋白和脂肪含量较高,较易消化吸收,因此肠道 较短^[8-10]。此外,温度和溶解氧等重要环境因子也 可通过对鱼类行为和生理状态产生影响,间接调 控其摄食消化进程^[11-12]。因此鱼类肠道组织形态 学变化,可间接反映摄食和环境改变对其生理状

版权所有 ©《水产学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0) 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

Copyright © Editorial Office of Journal of Fisheries of China (CC BY-NC-ND 4.0) https://www.china-fishery.cn

收稿日期: 2022-01-17 修回日期: 2022-09-24

资助项目:中国水产科学研究院基本科研业务费专项 (2023TD81);中央引导地方科技发展基金项目 (YDZX2022120)

第一作者: 张家荣 (照片), 从事海水鱼类繁育理论和养殖技术研究, E-mail: zrong88a@163.com

通信作者:贾玉东,从事海水鱼类繁育和深远海养殖研究,E-mail: jiayd@ysfri.ac.cn

态的影响。

大型工程化围栏是指以柱桩嵌入或整体构架 坐落于海床(底)、设施顶部始终在水面以上,整 体构架周边布设网体(衣)形成包围水体的水产养 殖设施。围栏形成的养殖水体体积大,相当于数 十个或上百个网箱,其底部直达海底,养殖对象 活动空间大,品质更接近自然生态。与工厂化循 环水和池塘等养殖模式不同,围栏养殖位于水体 充足和环境自然的开放海域,更适宜于名特优水 产品的养殖,逐渐发展成为深远海养殖的重要模 式之一[13]。大型工程化围栏为中国特有一类养殖 设施, 也是当前在积极探索和实践的深远海养殖 设施之一,目前主要有双圆周管桩式、双圆周大 跨距管桩式和栅栏堤坝式三类,分布在东海和黄 渤海开放和半开放海域[14]。目前在围栏广泛开展 了大黄鱼 (Larimichthys crocea)、斑石鲷 (Oplegnathus punctatus)、许氏平鲉(Sebastes schlegelii)和 卵形鲳鲹(Trachinotus ovatus)等鱼类养殖,取得了 阶段性成果,积累了经验^[15-17]。2018年在莱州湾 海域建成了北方首座大型管桩式围栏,初步构建 了底栖性和中上层鱼类立体生态混养模式[18]。但 在养殖过程中涉及到陆海接力转运、大水面精准 投喂、疾病防控, 高效起捕和环境监测等技术工 艺尚不完善,特别是在围栏适养品种的养殖投喂 策略方面,缺乏系统研究。在大型围栏圈养水体 中,可开展不同生态位鱼类混合养殖,充分利用 水体空间,提高养殖生产效能,但鱼类摄食习性 存在显著种属差异,因此要查明适养鱼类摄食消 化特性,针对性研发精准投喂技术,既满足养殖 鱼类正常生长需求,又最大程度减少残饵量,保 障健康生态环境。

圆斑星鲽 (Verasper variegatus)和牙鲆 (Paralichthys olivaceus)是底栖肉食性鱼类,在北方黄渤 海海域大规模养殖,有较为完整的产业链,市场 需求稳定^[19-20]。斑石鲷和绿鳍马面鲀(Thamnaconus modestus)属于中下层杂食性鱼类,经济价值 高,是目前围栏和网箱等深远海大型养殖设施 积极开发的适养品种,产业化前景广阔^[21-22]。梭 鱼 (Mugil soiuy)是中上层植食性鱼类,可在自然 海区内越冬度夏,在大型深远海养殖设施可实现 全周年连续养殖^[23]。上述 5 种鱼类作为工程化围 栏或深水网箱等深远海大型养殖设施适养和备选 品种,其生态习性不同,进行不同品种混养时科 学精准投喂是保障高效养殖生产的关键环节之一。 基于此,本研究以牙鲆、圆斑星鲽、斑石鲷、绿 鳍马面鲀和梭鱼为研究对象,通过分析肠道组织 形态结构差异,比较比肠长、肠道褶皱高度、宽 度、数量,肌层厚度和杯状细胞数量,探讨5种 大型围栏适养鱼类摄食消化吸收过程,以期为北 方黄渤海海域大型围栏养殖模式下摄食投喂策略 优化提供理论依据和基础数据支撑。

1 材料与方法

1.1 实验动物

实验用圆斑星鲽 (142.57±25.35)g、牙鲆 (111.72±5.58)g、斑石鲷 (158.70±5.00)g、绿鳍马 面鲀(106.88±17.02)g、梭鱼 (293.41±26.51)g各 15 尾由莱州明波水产有限公司和烟台市开发区天源 水产有限公司提供。实验前分别在 5 个养殖水桶 (100 L)中暂养 2 周,暂养过程中保持正常流水, 圆斑星鲽、牙鲆和绿鳍马面鲀水温维持在 (18.00± 0.50)°C,斑石鲷和梭鱼水温维持在 (22.00±0.50)°C。 水体溶解氧含量>7.50 mg/L、pH 7.60±0.30、盐度 30.00±1.50。每日 8:00 和 16:00 进行饱食投喂 [海 童,三通生物工程 (潍坊)有限公司]。本实验中 实验鱼处理程序按照中国水产科学研究院黄海水 产研究所机构动物保护与利用委员会制定的规章 制度执行。

1.2 样品采集

正式实验前,实验鱼禁食 24 h,分别从每个 养殖水桶中随机挑选 7 尾鱼,放入含有 200 mg/L 的 MS-222 海水溶液中深度麻醉。测量体长后, 解剖分离出完整肠道组织(去除肠脂肪),测量肠 道长度,随后将肠道组织保存于 4% 多聚甲醛, 用于组织切片。比肠长(relative length, RL)计算 公式:

比肠长 (RL)= <u>肠道长度(IL)</u> 身体长度(BL)

1.3 石蜡切片与观察测量

肠道组织固定 24 h 后,从 4% 多聚甲醛固定 液中取出,分别取前、中、后肠组织(图 1) 3~4 mm 于包埋盒中,经无水乙醇脱水、二甲苯透明、浸 蜡后进行包埋(湖北孝感阔海医疗科技有限公司, KH-BL)。于切片机(湖北孝感阔海医疗科技有限 公司,KH-Q330)上进行连续切片,再经展片、烘 干后,进行苏木素-伊红(H.E)染色。封片后在显



图1 5种鱼类肠道分段示意图

1. 圆斑星鲽, 2. 牙鲆, 3. 斑石鲷, 4. 绿鳍马面鲀, 5. 梭鱼, 图 2~图 5 同。A. 前肠, B. 中肠, C. 后肠。



1. V. variegatus 2. P. olivaceus 3. O. punctatus 4. T. modestus 5. M. soiuy, the same as Fig.2-4. A. foregut, B. midgut, C. hindgut.

微镜 (徕卡, DM500) 下观察肠道组织形态结构并 拍照,利用 Image Scope 软件,测量肠道褶皱高 度、宽度、数量,环肌与纵肌厚度及杯状细胞数 量 (图版)。褶皱高度 (μm):褶皱顶端至肌层内侧 边缘的垂直距离;褶皱宽度 (μm):褶皱两侧表面 间的直线距离;褶皱数量 (个):一个肠道切片内 的肠道褶皱数量;环肌厚度 (μm):环肌两侧边缘 间的直线距离; 纵肌厚度 (μm): 纵肌两侧边缘间 的直线距离; 杯状细胞数量 (个): 80 倍视野下可 观察到的杯状细胞数量。

1.4 数据分析

本实验数据用平均值±标准差 (mean±SD) 表示,用 SPSS 22.0 软件进行单因素方差分析 (Oneway ANOVA),用 Duncan 氏法进行组间多重比较, P<0.05 表示差异显著。用 Origin 2021 Pro 对 5 种 鱼类肠道各参数进行 Spearman 相关性分析,P< 0.05 表示差异显著。

2 结果

2.1 5 种鱼类比肠长

梭鱼比肠长数值最大,显著大于其他4种鱼 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries 类 (P<0.05)(表 1)。其次为绿鳍马面鲀,显著大于 斑石鲷 (P<0.05),圆斑星鲽和牙鲆比肠长值最小, 显著低于其他 3 种鱼类 (P<0.05)。

2.2 5种鱼类肠道组织形态比较

5种鱼类肠道组织切片显示,5种鱼类肠道 由内向外分别是黏膜层、黏膜下层、肌肉层和浆 膜层(图版)。黏膜层向上隆起形成肠道褶皱,其 长度由前肠至后肠呈递减趋势。牙鲆和圆斑星鲽 肠道褶皱有大量分支,绿鳍马面鲀和斑石鲷分支 相对较少; 梭鱼肠道褶皱无分支。肌层分为内层 的环肌和外层的纵肌,环肌较纵肌发达。杯状细 胞分布于肠道褶皱表面的黏膜层。

2.3 5种鱼类肠道褶皱

5种鱼类肠道褶皱高度比较,发现圆斑星鲽, 绿鳍马面鲀前肠和中肠之间褶皱高度无显著差异, 但后肠褶皱高度显著小于前肠和中肠 (P<0.05), 牙鲆和梭鱼前肠褶皱高度显著大于中肠和后肠 (P< 0.05),斑石鲷肠道褶皱高度呈前肠至后肠逐渐递 减趋势,且各肠段间差异显著 (P<0.05) (图 2-a)。 5种鱼类前肠褶皱高度梭鱼最高,其次是斑石鲷 和牙鲆,圆斑星鲽和绿鳍马面鲀前肠褶皱高度最低。



图版 5种鱼类肠道组织切片

1~3. 圆斑星鲽前肠、中肠和后肠; 4~6. 牙鲆前肠、中肠和后肠; 7~8. 绿鳍马面鲀前肠、中肠和后肠; 10~11. 斑石鲷前肠、中肠和后肠; 13~15. 梭鱼前肠中肠和后肠组织形态。H. 肠道褶皱高度; W. 肠道褶皱宽度; Cm. 环肌厚度; Lm. 纵肌厚度; Gc. 杯状细胞。

Plate Intestinal tissue morphology of five fish species

1-3. V. variegatus foregut, midgut and hindgut in turn; 4-6. P. olivaceus foregut, midgut and hindgut in turn; 7-8. T. modestus foregut, midgut and hindgut in turn; 10-11. O. punctatus foregut, midgut, and hindgut in turn; 13-15. M. soiuy foregut, midgut and hindgut in turn. H. the intestinal plica height; W. the intestinal plica width; CM. the thickness of circular muscle; LM. the thickness of longitudinal muscle.

表1 5种鱼类比肠长

Fab. 1	Relative intestinal length of five fish species	

cm

种类 species	圆斑星鲽 V. variegatus	牙鲆 P. olivaceus	绿鳍马面鲀 T. modestus	斑石鲷 O. punctatus	梭鱼 M. soiuy
体长 body length	19.35±0.19	17.40±0.22	16.43±0.24	14.21±0.57	28.29±1.49
肠道长 intestinal length	10.28±0.18	9.42±0.22	28.49±0.29	13.53±1.07	96.51±1.28
比肠长 relative intestinal length	$0.53{\pm}0.01^{d}$	$0.55{\pm}0.06^{d}$	1.73±0.1°	0.95±0.06 ^b	3.41±0.04ª

注:表格中肩标不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Notes: Values with different letter superscripts mean significant difference (P<0.05).

比较肠道褶皱宽度,发现圆斑星鲽和牙鲆前 肠褶皱宽度显著大于后肠 (P<0.05),后肠褶皱宽 度显著大于中肠 (P<0.05)。绿鳍马面鲀和斑石鲷 前肠和中肠肠道褶皱宽度差异不大均显著大于后 肠 (P<0.05) (图 2-b)。梭鱼肠道褶皱宽度呈前肠至 后肠递减趋势,且各肠段间差异显著 (P<0.05)。梭 鱼前肠褶皱宽度最大,其次是圆斑星鲽,再次之 是牙鲆和绿鳍马面鲀,斑石鲷肠道褶皱宽度最小。

https://www.china-fishery.cn

比较肠道褶皱数量,发现圆斑星鲽和绿鳍马 面鲀前肠和中肠之间褶皱数量无显著差异(P> 0.05),均显著大于后肠(P<0.05);牙鲆前肠褶皱 数量显著大于中肠和后肠(P<0.05);斑石鲷肠道 褶皱数量从前肠至后肠呈递减趋势且差异显著 (P<0.05)(图 2-c)。梭鱼前肠褶皱数量显著大于后 肠(P<0.05)均显著大于中肠(P<0.05)。圆斑星鲽 前肠褶皱数量最多,梭鱼次之,斑石鲷再次之, 牙鲆和绿鳍马面鲀前肠褶皱数量最少。

牙鲆和梭鱼前肠肠道褶皱最为发达;而圆斑 星鲽、绿鳍马面鲀和斑石鲷前肠和中肠肠道褶皱 都较为发达,5种鱼类前肠褶皱发达程度为梭鱼> 圆斑星鲽>斑石鲷>牙鲆>绿鳍马面鲀。

2.4 5种鱼类肠道肌层厚度

5种鱼类肠道环肌比较,发现圆斑星鲽前肠 环肌厚度显著小于后肠 (P<0.05),均显著大于中 肠 (P<0.05) (图 3-a)。牙鲆和绿鳍马面鲀各肠段肠 道环肌厚度差异不显著 (P>0.05);斑石鲷肠道环 肌厚度呈前肠至后肠递增趋势,且各肠段间差异 显著 (P<0.05)。梭鱼前肠环肌厚度显著大于后肠 (P<0.05),均显著大于中肠 (P<0.05)。5种鱼类中 斑石鲷肠道环肌最厚,圆斑星鲽次之,梭鱼再次 之,牙鲆和绿鳍马面鲀肠道环肌厚最小。

比较肠道纵肌,发现圆斑星鲽和牙鲆后肠纵 肌厚度显著大于前肠和中肠 (P<0.05),且前肠和 中肠间差异不显著 (P>0.05) (图 3-b)。绿鳍马面鲀 后肠肠道纵肌厚度显著大于中肠 (P<0.05),前肠 肠道纵肌与后肠差异不显著 (P>0.05)。斑石鲷肠 道纵肌呈前肠至后肠递减趋势且各肠段间差异显 著 (P<0.05)。梭鱼前肠肠道纵肌厚度显著大于中 肠和后肠 (P<0.05)。5 种鱼类中斑石鲷肠道纵肌厚 度最大,其次是梭鱼和圆斑星鲽,牙鲆和绿鳍马 面鲀最小。

5种鱼类肠道肌层发达程度为斑石鲷>圆斑星 鲽>梭鱼>牙鲆和绿鳍马面鲀。

2.5 5种鱼类杯状细胞数量

通过比较 5 种鱼类肠道杯状细胞,发现圆斑 星鲽、牙鲆和斑石鲷肠道杯状细胞主要分布在后 肠和前肠,中肠较少,且各肠段间杯状细胞数量 差异显著 (P<0.05) (图 4)。绿鳍马面鲀前肠和中肠 肠道杯状细胞数量无显著差异 (P>0.05),均显著 小于后肠 (P<0.05);梭鱼中肠杯状细胞数量最多, 其次是前肠,后肠最少,且各肠段间差异显著 (P<0.05)。5 种鱼类肠道杯状细胞数量比较结果为 梭鱼>斑石鲷>牙鲆>圆斑星鲽>绿鳍马面鲀。

2.6 5种鱼类肠道参数相关性分析

5种鱼类肠道各参数间相关性分析,发现圆 斑星鲽肠道褶皱间相关性不显著(P>0.05)(图 5)。 牙鲆、斑石鲷和梭鱼肠道褶皱高度与宽度呈显著 正相关(P<0.05);绿鳍马面鲀肠道褶皱数量与宽 度显著正相关(P<0.05)。梭鱼肌层间相关性不显 著(P>0.05),肌层与肠道褶皱呈显著正相关 (P<0.05)。其余4种鱼类肠道环肌厚度与纵肌厚度 都呈显著正相关且与褶皱数量呈显著负相关 (P<0.05)。圆斑星鲽和斑石鲷肠道肌层厚度与杯状 细胞数量呈显著正相关(P<0.05)。5种鱼类肠道各 参数相关性分析结果显示,圆斑星鲽、牙鲆、绿



图 2 5 种鱼类肠道褶皱高度、宽度和数量

(a) 肠道褶皱高度比较,(b) 肠道褶皱宽度比较,(c) 肠道褶皱数量比较。不同小写字母表示组内差异显著(P<0.05),下同。

Fig. 2 Height, width and numbers of intestinal plica in five fish species

(a) intestinal plica height comparison, (b) intestinal plica width comparison, (c) the number of Intestinal plica comparison. Different lowercase letters indicate significant differences (P<0.05), the same below.



(a) 肠道环肌厚度比较,(b) 肠道纵肌厚度比较。

Fig. 3 The intestinal muscularis of five fish species

(a) intestinal circular muscle thickness comparison, (b) intestinal longitudinal muscle thickness comparison.

鳍马面鲀和斑石鲷肠道肌层与褶皱呈显著负相关 (P<0.05),与杯状细胞呈显著正相关(P<0.05)。而 梭鱼肠道褶皱则与肌层呈显著正相关(P<0.05)。</p>

3 讨论

肠道的相对长度通常用比肠长 (IL/BL) 来衡 量,其数值的大小与鱼类摄食习性密切相关,同 时存在显著种属间差异^[24]。研究表明,在鱼类早 期发育阶段,投喂偏植物源性的饵料会增加其比 肠长数值^[25]。通过比较不同食性鱼类比肠长,发 现肉食性鱼类比肠长数值最小 (<1),草食性鱼类 比肠长数值为 2~8,而杂食性鱼类介于二者之 间^[26]。这是因植物源性饵料,富含粗纤维,相较 于动物源性饵料更难消化吸收,而更长的肠道能 扩大食物消化吸收表面积,延长摄食营养物质在 肠道内停留时间,从而提高消化吸收率^[27]。本实



图 4 5 种鱼类肠道杯状细胞数量



https://www.china-fishery.cn

验结果发现,圆斑星鲽和牙鲆的比肠长分别为 0.53和0.55,绿鳍马面鲀的比肠长为1.75,斑石 鲷的比肠长为0.97,梭鱼的比肠长为3.37,5种 鱼类肠道比肠长,显著符合植食性>杂食性>肉食 性变化规律。在鲤(Cyprinus carpio)、鲢(Hypophthalmichthys molitrix)、鳙(Aristichthys nobilis)、草 鱼(Ctenopharyngodon idella)4种食性不同的鱼类 有关消化道的比较研究中^[28],以及3种裂腹鱼的 摄食及消化器官的比较研究中发现了相似的规 律^[29]。以上结果进一步证明了鱼类比肠长与其摄 食习性密切相关。

肠道黏膜层向上隆起形成肠道褶皱,其高度 和宽度以及数量决定了肠道的吸收表面积,发达 的肠道褶皱能增加肠道与食物接触和吸收的面积, 从而提高对摄食营养物质的吸收效率^[30-31]。大多 数鱼类前肠或前肠和中肠拥有发达的褶皱结构, 是进行消化吸收的主要场所[32-34]。肠道褶皱数量 和结构,同摄食习性密切相关,肉食性鱼类肠道 较短,但通过增加肠道褶皱分支数量,显著提高 了肠道褶皱表面积,从而提高对摄食营养物质消 化吸收的能力[35]。本研究结果发现,5种鱼类肠 道褶皱高度、宽度和数量均在前肠或前肠和中肠 较大,显著大于后肠。肉食性鱼类圆斑星鲽和牙 鲆前肠褶皱有大量分支且肠道最短。5种鱼类前 肠褶皱综合发达程度比较结果为梭鱼>圆斑星鲽> 斑石鲷>牙鲆>绿鳍马面鲀。梭鱼为植食性鱼类, 食物为高植物纤维的藻类,最难消化吸收^[36]。圆 斑星鲽和斑石鲷主要摄食对象都为甲壳类, 也较 难消化吸收[37-38]。而牙鲆主要摄食其他小型鱼类



图 5 5 种鱼类肠道参数相关性分析

(a) 圆斑星鲽, (b) 牙鲆, (c) 绿鳍马面鲀, (d) 斑石鲷, (e) 梭鱼。A. 褶皱高度, B. 褶皱宽度, C. 褶皱数量, D. 环肌厚度, E. 纵肌厚度, F. 杯状细胞数量。*表示差异显著 (P<0.05)。

Fig. 5 Correlations of intestinal parameters in five fish species

(a) *V. variegatus*, (b) *P. olivaceus*, (c) *T. modestus*, (d) *O. punctatus*, (e) *M. soiuy*. A. plica height, B. plica width, C. the number of plica, D. circular muscle thickness, E. longitudinal muscle thickness, F. the number of goblet cells. * indicate significant difference (*P*<0.05).

消化难度较小,绿鳍马面鲀主要摄食浮游生物, 最易消化吸收^[39-40]。以上结果表明,5种鱼类前肠 或前中肠具有发达的褶皱结构,并且其发达程度 与摄食营养物质消化难易程度相对应。

鱼类肠道肌层由内层环肌和外层纵肌组成, 肠道肌层可通过波状收缩推动食物团,形成肠道 蠕动,使肠道内食物与消化液充分接触、混匀, 提高消化吸收效率,同时伴随着消化吸收进程, 规律性肠道蠕动促进食物残渣的排出^[41]。研究发 现,大鳍异鳅(Creteuchiloglanis macropterus)前肠 和后肠肌层厚度显著大于中肠,这与本研究中圆 斑星鲽、绿鳍马面鲀和梭鱼肠道肌层观察结果一 致^[42]。对大刺色鳅 (Chromobotia macracanthus) 肠 道研究发现,其中肠和后肠肠道肌层厚度显著大 于前肠^[43],这与本研究中牙鲆和斑石鲷肠道肌层 观察结果相似。本研究中5种鱼类肠道肌层厚度 比较结果为斑石鲷>圆斑星鲽>梭鱼>牙鲆和绿鳍 马面鲀。斑石鲷与圆斑星鲽肠道主要摄食甲壳类, 食物残渣较多,因此需要发达的肠道肌层促进食 物消化吸收和残渣排出[37-38]。梭鱼肠道较长且食 物较难消化吸收,发达的肠道肌层可促进食物消

化吸收以及在较长的肠道内移动^[36]。而牙鲆肠道 较短,且摄食频率较低因此肠道肌层不发达^[39]。 绿鳍马面鲀食物主要为浮游生物,在肠道内较易 移动,因此肠道肌层最不发达^[40]。综上表明,肠 道肌层厚度不仅与食物消化难易程度密切相关, 同时也影响食物残渣排出进程。

肠道的杯状细胞能产生具有润滑、保护、免疫防御、消化和吸收等多种功能的黏蛋白,有助于鱼类的消化吸收和食物残渣排出^[44]。在对尖吻 鲈(Lates calcarifer)、克林雷氏鲇(Rhamdia quelen) 以及龟纹圆鲀(Sphoeroides testudineus)的研究中均 发现鱼类肠道杯状细胞主要分布于前肠和后肠, 而中肠杯状细胞较少^[45-47]。本研究在圆斑星鲽、 牙鲆、绿鳍马面鲀和斑石鲷肠道上也观察到相似 的结果。而在对大口虾虎鱼(Chasmichthys gulosus) 和子陵吻虾虎鱼(Rhinogobius giurinus)的研究中发 现,二者肠道杯状细胞主要分布于前肠和中肠且 中肠最多,这与本研究中梭鱼的肠道杯状细胞分 布相似^[48]。5种鱼类肠道杯状细胞数量比较结果 为梭鱼>斑石鲷>牙鲆>圆斑星鲽>绿鳍马面鲀。梭 鱼肠道杯状细胞数量最多,且主要分布于前中肠,

这有助于高植物纤维的食物消化吸收以及在弯曲 盘绕的肠道内移动。其余4种鱼类肠道杯状细胞 主要分布于前肠和后肠,这有助于前肠食物的消 化吸收,以及后肠食物残渣的排出。以上结果表 明鱼类肠道杯状细胞分布和数量存在显著种属差 异,且和摄食习性密切相关。

肠道褶皱高度、宽度、数量,环肌、纵肌厚 度和杯状细胞数量都是衡量肠道消化吸收能力的 重要参数。肠道褶皱通过增加肠道表面积和食物 在肠道内停留的时间,来提高消化吸收的能力^[49]。 肠道肌层,杯状细胞促进食物的消化吸收和食物 残渣的排出^[50]。本研究通过相关数据矩阵分析发 现,梭鱼肠道褶皱与肠道肌层呈显著正相关关系。 圆斑星鲽、牙鲆、绿鳍马面鲀和斑石鲷肠道肌层 与肠道褶皱呈显著负相关关系,与杯状细胞数量 呈显著正相关关系。梭鱼作为植食性鱼类,同时 拥有发达的肠道褶皱和肠道肌层,可增强对植物 性纤维的消化吸收。而其余4种鱼类主要摄食较 易消化吸收的动物性蛋白,代谢较快,褶皱与肌 层和杯状细胞数量呈负相关关系,可能是为了平 衡食物的消化吸收和食物残渣排出。

综上所述,本实验结果表明,5种围栏适养 鱼类比肠长,肠道褶皱高度、宽度、数量,环肌、 纵肌厚度,杯状细胞数量存在显著种属间差异, 同其摄食习性,代谢速率,生活环境密切相关。 圆斑星鲽和斑石鲷消化能力强,代谢快,摄食频 率高,而牙鲆和绿鳍马面鲀消化能力较弱,代谢 较慢,摄食频率较低,梭鱼消化能力强,但食物 消化时间长,摄食频率也较低。因此,在大型围 栏养殖过程中应当根据不同鱼类特征制定摄食投 喂策略,根据不同水层鱼类摄食特性,考虑饲料 配比和沉降系数,设置投喂间隔,选择最佳投喂 频率。从而提高摄食效率,降低饲料成本,减少 养殖环境压力。相关结果为大型围栏适养鱼类制 定精准投喂策略提供了理论依据和基础性数据支撑。

感谢莱州明波水产有限公司和烟台开发区天 源水产有限公司在实验材料收集和保存过程中给 予支持与帮助。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

[1] Wilson J M, Castro L F C. Morphological diversity of https://www.china-fishery.cn the gastrointestinal tract in fishes[J]. Fish Physiology, 2010, 30: 1-55.

- [2] 米海峰, 孙瑞健, 张璐, 等. 鱼类肠道健康研究进展[J]. 中国饲料, 2015(15): 19-22.
 Mi H F, Sun R J, Zhang L, *et al.* Review on the intestinal health of fish[J]. China Feed, 2015(15): 19-22 (in Chinese).
- [3] 林浩然. 5种不同食性鲤科鱼的消化道[J]. 中山大学学报, 1962(3): 65-78.
 Lin H R. Digestive tracts of five carps with different

feeding habits[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 1962(3): 65-78 (in Chinese).

 [4] 曾端, 叶元土. 鱼类食性与消化系统结构的研究[J]. 西 南农业大学学报, 1998, 20(4): 81-84.
 Zeng D, Ye Y T. Studies on digestive system and differ-

ent feeding habits of some fishes in freshwater[J]. Journal of Southwest Agricultural University, 1998, 20(4): 81-84 (in Chinese).

[5] 许宝红, 王亚楠, 肖调义, 等. 4种淡水经济鱼类消化系统的组织学比较[J]. 中国农学通报, 2011, 27(32): 47-55.

Xu B H, Wang Y N, Xiao T Y, *et al.* The comparative histology studies on digestive system of four species of economic freshwater fishes[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(32): 47-55 (in Chinese).

- [6] Pereira R T, Nebo C, de Paula Naves L, *et al.* Distribution of goblet and endocrine cells in the intestine: a comparative study in Amazonian freshwater Tambaqui and hybrid catfish[J]. Journal of Morphology, 2020, 281(1): 55-67.
- [7] Gioda C R, Pretto A, de Souza Freitas C, *et al.* Different feeding habits influence the activity of digestive enzymes in freshwater fish[J]. Ciência Rural, 2017, 47(3): e20160113.
- [8] Kramer D L, Bryant M J. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet - the long and short of a convoluted issue[J]. Environmental Biology of Fishes, 1995, 42(2): 129-141.
- [9] Choat J H, Robbins W D, Clements K D. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs: II. Food processing modes and trophodynamics[J]. Marine Biology, 2004, 145(3): 445-454.
- [10] Karasov W H, del Rio C M. Physiological ecology: how animals process energy, nutrients, and toxins[M]. Prin-中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

ceton: Princeton University Press, 2007.

[11] 石华洪, 苗亮, 李明云, 等. 水体低氧对香鱼幼鱼生长
 和消化酶活性的影响[J]. 生命科学研究, 2019, 23(6):
 469-475.

Shi H H, Miao L, Li M Y, *et al.* Effects of hypoxia on growth and activities of digestive enzymes of juvenile sweet fish (*Plecoglossus altivelis*)[J]. Life Science Research, 2019, 23(6): 469-475 (in Chinese).

[12] 施兆鸿,谢明媚,彭士明,等.温度胁迫对银鲳(Pampus argenteus)幼鱼消化酶活性及血清生化指标的影响[J].
 渔业科学进展, 2016, 37(5): 30-37.

Shi Z H, Xie M M, Peng S M, *et al.* Effects of temperature stress on activities of digestive enzymes and serum biochemical indices of *Pampus argenteus* juveniles[J]. Progress in Fishery Sciences, 2016, 37(5): 30-37 (in Chinese).

[13] 李明云, 苗亮, 俞淳, 等. 大黄鱼大型座底式围栏养殖的不同形式和管理的效果[J]. 宁波大学学报(理工版), 2019, 32(6): 30-34.

> Li M Y, Miao L, Yu C, *et al.* Effects of different forms and management of large bottom-seated enclosure for culturing large yellow croaker (*Larimichthys crocea*)[J]. Journal of Ningbo University (Natural Science & Engineering Edition), 2019, 32(6): 30-34 (in Chinese).

- [14] 桂福坤, 祝含接, 冯德军. 海洋养殖网衣水动力特性研究进展[J]. 渔业现代化, 2019, 46(5): 9-14,21.
 Gui F K, Zhu H J, Feng D J. Measuring the frequency of swimming fish tail beats based on computer vision method[J]. Fishery Modernization, 2019, 46(5): 9-14,21 (in Chinese).
- [15] 周文博,石建高,余雯雯,等.中国海水围网养殖的现状与发展趋势探析[J]. 渔业信息与战略, 2018, 33(4):
 259-266.
 Zhou W B, Shi J G, Yu W W, *et al.* Current situation and

development trend of marine seine culture in China[J]. Fishery Information & Strategy, 2018, 33(4): 259-266 (in Chinese).

- [16] 徐琰斐, 徐皓, 刘晃, 等. 中国深远海养殖发展方式研究[J]. 渔业现代化, 2021, 48(1): 9-15.
 Xu Y F, Xu H, Liu H, *et al.* Research on the development way of deepsea mariculture in China[J]. Fishery Modernization, 2021, 48(1): 9-15 (in Chinese).
- [17] 石建高,余雯雯,卢本才,等.中国深远海网箱的发展 现状与展望[J].水产学报,2021,45(6):992-1005.

Shi J G, Yu W W, Lu B C, *et al.* Development status and prospect of Chinese deep-sea cage[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(6): 992-1005 (in Chinese).

- [18] 孔一颖. 明波模式"陆海接力"全年无间上市品质活 鱼[J]. 海洋与渔业, 2019(2): 36-39.
 Kong Y Y. Ming Bo model "Land-sea relay" uninterrupted quality live fish on the market throughout the year[J].
 Ocean and Fishery, 2019(2): 36-39 (in Chinese).
- [19] 杨珍珍. 圆斑星鲽性别相关基因的克隆与表达分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.
 Yang Z Z. Cloning and expression analysis of sexrelated genes of spotted halibut (*Verasper variegatus*)[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020 (in Chinese).
- [20] 宋立民, 于清海, 袁立来, 等. 回捕牙鲆生长和摄食状况调查研究[J]. 天津农业科学, 2019, 25(5): 33-38. Song L M, Yu Q H, Yuan L L, *et al.* Growth and feeding status of the captured population of *Paralichthys olivaceus*[J]. Tianjin Agricultural Sciences, 2019, 25(5): 33-38 (in Chinese).
- [21] 丁民权. 东海绿鳍马面鲀群体及其分布[J]. 水产学报, 1994, 18(1): 45-56.

Ding M Q. On the stocks of filefish *Navodon septentrionalis* and their distributions in the East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 1994, 18(1): 45-56 (in Chinese).

[22] 王枫林,高云涛,高云红,等.斑石鲷陆海接力养殖初步研究[J]. 渔业现代化, 2022, 49(4): 8-14.
Wang F L, Gao Y T, Gao Y H, *et al.* Preliminary study on land-sea alternate aquaculture of spotted knifejaw *Oplegnathus punctatus*[J]. Fishery Modernization, 2022, 49(4): 8-14 (in Chinese).

 [23] 施兆鸿,彭士明,侯俊利.我国鲻、梭鱼类资源开发及 其生态养殖前景的探讨[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(2): 120-125.

Shi Z H, Peng S M, Hou J L. The prospects of resources exploitation and ecological culture of Mugilidae in China[J]. Progress in Fishery Sciences, 2010, 31(2): 120-125 (in Chinese).

- [24] Davis A M, Unmack P J, Pusey B J, et al. Ontogenetic development of intestinal length and relationships to diet in an Australasian fish family (Terapontidae)[J]. BMC Evolutionary Biology, 2013, 13(1): 53.
- [25] 尾崎久雄. 鱼类消化生理-下册 [M]. 李爱杰, 沈宗武, https://www.china-fishery.cn

译.上海:上海科学技术出版社,1985.

Ozaki H. Fish digestion and physiology-Volume 2[M]. Li A J, Shen Z W, trans. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985 (in Chinese).

- [26] 刘亚秋,李新辉,李跃飞,等.斑鳠消化系统组织结构 及适应性特征研究[J].淡水渔业, 2019, 49(2): 14-19.
 Liu Y Q, Li X H, Li Y F, *et al.* Study on tissue structure and adaptability characteristic for digestive system of *Mystus guttatus*[J]. Freshwater Fisheries, 2019, 49(2): 14-19 (in Chinese).
- [27] 麦康森.水产动物营养与饲料学 [M]. 第2版.北京:中国农业出版社, 2011.

Mai K S. Aquatic animal nutrition and feed science[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2011 (in Chinese).

- [28] 毕冰,孙中武,毛天强,等. 鲤、鲢、鳙、草鱼消化道 结构与食性的研究[J].水产学杂志, 2011, 24(1): 26-29.
 Bi B, Sun Z W, Mao T Q, *et al.* Relationship between digestive tract structure and feeding habits in common carp, grass carp, silver carp and bighead carp[J]. Chinese Journal Fisheries, 2011, 24(1): 26-29 (in Chinese).
- [29] 王起,刘明典,朱峰跃,等. 怒江上游三种裂腹鱼类摄 食及消化器官比较研究[J]. 动物学杂志, 2019, 54(2): 207-221.

Wang Q, Liu M D, Zhu F Y, *et al.* Comparative study of three species of *Schizothoracine* on feeding and digestive organs in upper Nujiang River[J]. Chinese Journal of Zoology, 2019, 54(2): 207-221 (in Chinese).

- [30] 孟庆闻. 鱼类比较解剖 [M]. 北京: 科学出版社, 1987.
 Meng Q W. Comparative anatomy of fish[M]. Beijing: Science Press, 1987 (in Chinese).
- [31] 翟少伟,史庆超,陈学豪. 饲料中添加抗菌肽Surfactin对吉富罗非鱼肠道健康的影响[J]. 水生生物学报, 2016, 40(4): 823-829.
 Zhai S W, Shi Q C, Chen X H. Effect of dietary antimi-

crobial peptides-surfactin supplementation on parameters of intestinal health Indices of genetically improved farmed Tilapia (GIFT, *Oreochromis niloticus*)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2016, 40(4): 823-829 (in Chinese).

[32] 胡佐灿, 解崇友, 蔡瑞钰, 等. 同域共存的两种平鳍鳅
 科鱼类消化系统的形态差异[J]. 水生生物学报, 2019,
 43(2): 379-387.

Hu Z C, Xie C Y, Cai R Y, et al. The morphological https://www.china-fishery.cn

characteristics of the digestive system in two coexisting balitoridaes[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2019, 43(2): 379-387 (in Chinese).

- [33] 曹潇, 孙敏, 朱亮华, 等. 黑鱾消化系统的形态学及组 织学研究[J]. 热带海洋学报, 2018, 37(1): 20-26.
 Cao X, Sun M, Zhu L H, *et al.* Morphology and histology of the digestive system in *Girella leonina*[J].
 Journal of Tropical Oceanography, 2018, 37(1): 20-26 (in Chinese).
- [34] 赵彦花,区又君,李加儿,等.黄唇鱼消化系统组织结构及黏液细胞分布特征[J]. 渔业科学进展, 2019, 40(3): 80-86.
 Zhao Y H, Ou Y J, Li J E, *et al.* Histology and distribu-

tion of mucous cells in digestive system of *Bahaba fla-volabiata*[J]. Progress in Fishery Sciences, 2019, 40(3):
80-86 (in Chinese).

- [35] Reifel C W, Travill A A. Structure and carbohydrate histochemistry of the intestine in ten teleostean species[J]. Journal of Morphology, 1979, 162(3): 343-359.
- [36] 林长虹. 梭鱼的生物学特性及人工养殖技术介绍[J]. 科学养鱼, 2004(1): 19-20.
 Lin C H. The biological characteristics of *Liza haematocheila* and artificial breeding technology[J]. Scientific Fish Farming, 2004(1): 19-20 (in Chinese).
- [37] 陈四清. 圆斑星鲽 (Verasper variegatus) 人工繁育技术 及遗传特性的研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.
 Chen S Q. Study on artificial breeding technique and hereditary characteristic of spotted halibut, Verasper variegatus[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005 (in Chinese).
- [38] 许燕.养殖斑石鲷黑身病的病原病理学及药物干预下 肠道菌群结构分析 [D]. 上海:上海海洋大学, 2017. Xu Y. Study on etiology, histopathology of dark-body diseases in cultured spotted knifejaw (*Oplegnathus punctatus*) and variance of microbial community structure under antibiotic intervention[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017 (in Chinese).
- [39] 陈思行. 日本牙鲆增养殖技术[J]. 海洋渔业, 1993(4): 184-188.

Chen S X. Bastard halibut breeding technology[J]. Marine Fisheries, 1993(4): 184-188 (in Chinese).

[40] 张家男. 绿鳍马面鲀的生殖调控与苗种繁育技术 [D].
 青岛: 中国海洋大学, 2011.
 Zhang J N. Reproductive regulation and fry breeding

technology of *Thamnaconus septentrionalis Günther*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011 (in Chinese).

- [41] 殷江霞, 张耀光, 李萍, 等. 华鲮消化道组织学与组织 化学的初步研究[J]. 淡水渔业, 2005, 35(6): 7-10.
 Yin J X, Zhang Y G, Li P, *et al.* A tentative study on histology and histochemistry of digestive tract in *Sinilabeo rendahli* Kimurai[J]. Freshwater Fisheries, 2005, 35(6): 7-10 (in Chinese).
- [42] 黄自豪,易建华,陈冬明,等.大鳍异鳅消化系统形态 学和组织学观察[J]. 淡水渔业, 2015, 45(2): 8-14.
 Huang Z H, Yi J H, Chen D M, *et al.* Morphological and histological observations of digestive system in *Creteuchiloglanis macropterus*[J]. Freshwater Fisheries, 2015, 45(2): 8-14 (in Chinese).
- [43] 史晋绒,杨琴,王永明,等. 皇冠沙鳅消化道组织学观察[J].西南师范大学学报(自然科学版), 2016, 41(3): 67-71.

Shi J R, Yang Q, Wang Y M, *et al.* Histological observation on digestive tract of *Chromobotia macracanthus*[J]. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition), 2016, 41(3): 67-71 (in Chinese).

- [44] Karam S M. Lineage commitment and maturation of epithelial cells in the gut[J]. Frontiers in Bioscience, 1999, 4(4): 286-298.
- [45] Purushothaman K, Lau D, Saju J M, et al. Morpho-histological characterisation of the alimentary canal of an important food fish, Asian seabass (*Lates calcarifer*)[J].

PeerJ, 2016, 4: e2377.

- [46] Hernández D R, Pérez Gianeselli M, Domitrovic H A. Morphology, histology and histochemistry of the digestive system of South American catfish (*Rhamdia quelen*)[J]. International Journal of Morphology, 2009, 27(1): 105-111.
- [47] Fagundes K R C, Rotundo M M, Mari R B. Morphological and histochemical characterization of the digestive tract of the puffer fish *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus 1758) (Tetraodontiformes: Tetraodontidae)[J]. Anais da Academia Brasileira De Ciências, 2016, 88(3 Suppl): 1615-1624.
- [48] Hur S W, Kim S K, Kim D J, et al. Digestive physiological characteristics of the Gobiidae[J]. Developmant & Reproduction, 2016, 20(3): 207-217.
- [49] 涂永锋, 宋代军. 鱼类肠道组织结构及其功能适应性
 [J]. 江西饲料, 2004(4): 16-19.
 Tu Y F, Song D J. Fish intestinal tissue structure and functional adaptability[J]. Jiangxi Feed, 2004(4): 16-19 (in Chinese).
- [50] 徐革锋,陈侠君,杜佳,等.鱼类消化系统的结构、功 能及消化酶的分布与特性[J].水产学杂志,2009, 22(4):49-55.

Xu G F, Chen X J, Du J, *et al.* Fish digestive system: it's structure, function and the distributions and characteristics of digestive enzymes[J]. Chinese Journal Fisheries, 2009, 22(4): 49-55 (in Chinese).

Comparison of fish intestinal histology in offshore aquaculture net pen

ZHANG Jiarong^{1,2,3}, GAO Yuntao^{1,2,3}, GAO Yunhong^{1,2,3}, LI Mingyue^{1,3}, QIN Hongyu^{1,3}, XIE Ting^{1,3}, GUAN Changtao^{1,3}, JIA Yudong^{1,3*}

Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
 College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao Marine Science and

Technology Center, Qingdao 266237, China)

Abstract: Large offshore net pen aquaculture is one of the most important modes for the development of deep-sea aquaculture. Precise feeding is the key to ensureing efficient farming, nutrient digestion and absorption for farming fish. Intestine is the main area for digesting and absorbing nutrients. Thus, investigating its structure will provide a theoretical basis for accurate feeding in captivity. The intestinal tissue of five marine fishes (Verasper variegatus, Paralichthys olivaceus, Oplegnathus punctatus, Thamnaconus modestus, Mugil soiuy) reared in offshore aquaculture net pen were detected via tissue sectioning, hematoxylin-eosin (H.E) staining and optical microscope observing in this study. Meanwhile, the relative intestinal length, the height, width, the number of intestinal folds, the thickness of the circular muscle, the longitudinal muscle, the number of goblet cells, the morphological differences of different intestinal segments and correlations were evaluated. The results showed that M. soiuv had the most significant relative with intestinal length, followed by T. modestus and O. punctatus, and Verasper and P. olivaceus were the least significant relationship. The intestinal fold number, height and width of five fishes decreased from anterior intestine to posterior intestine, and the degree of intestinal fold developed M. soiuv>Verasper>O. punctatus>P. solivaceus>T. modestus. At the same time, the muscle thickness of O. punctatus intestinal tract was the largest, significantly higher than that of the other four fishes (P < 0.05). While P. olivaceus and O. punctatus had the smallest, significantly lower than that of the other three fishes (P < 0.05), M. soiuv and T. modestus had no significant difference (P>0.05). There were substantial differences in the number and distribution of intestinal goblet cells in the five fishes. The number of intestinal goblet cells in the five fishes was showed as sphyraenus>O. punctatus>P. olivaceus>Verasper>T. modestus. M. soiuv goblet cells were mainly distributed in the foregut and middle intestine, Verasper, P. solivaceus and O. punctatus intestinal goblet cells were mainly distributed in the foregut and posterior, and T. modestus intestine goblet cells were mainly distributed in the posterior. Correlations analysis results showed that the intestinal muscular layer of Verasper, P. olivaceus, O. punctatus, T. modestus was significantly negatively correlated with intestinal folds, and was significantly positively correlated with the number of intestinal goblet cells. M. soiuy had a significant positive correlation among intestinal parameters. In summary, the relative intestinal length, the number, height, width of intestinal folds, the thickness of the circular and the longitudinal muscles, and the distribution of goblet cells in different intestinal segments of the five fishes which were breeding suitably by offshore aquaculture net pen have significant differences among species. The aforementioned parameters indicated that five fish reared in the offshore net pen adopts different digestion and absorption strategies due to species specific. Therefore, these results provided basic data for the designing of precise feeding and feeding strategies in offshore aquaculture net pen.

Key words: fish; relative of intestine; intestinal plicas; intestinal muscularis; goblet cell; offshore aquaculture net pen

Corresponding author: JIA Yudong. E-mail: jiayd@ysfri.ac.cn

Funding projects: Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2023TD81); Central Guiding Local Science and Technology Development Fund Project (YDZX2022120)