

综 述

# 鱼 类 粘 液 细 胞 研 究 进 展

## A REVIEW ON THE RESEARCHES OF FISH MUCOUS CELLS

杨桂文 安利国

(山东师范大学生物系动物抗性生物学省重点实验室, 济南 250014)

YANG Gui-Wen, AN Li-Guo

(Animal Resistance of Provincial Key Laboratory, Biological Department of Shandong Normal University, Jinan 250014)

关键词 鱼类, 粘液细胞

KEYWORDS Fish, Mucous cells

鱼类粘液细胞(mucous cells)是普遍存在于鱼类上皮中的一种腺体细胞, 主要分布在鱼的皮肤、鳃及消化道的上皮中, 能分泌大量粘液。粘液中含有多种活性物质, 如粘多糖、糖蛋白、免疫球蛋白及各种水解性酶类等, 对鱼的许多生理功能有重要影响。对粘液细胞进行深入研究, 不仅有助于对鱼类生长、发育以及自我保护等方面的一些基本理论问题的理解, 而且在鱼类的养殖和病害防治中也具有重要的实践意义。有关鱼类粘液细胞的研究, 国外开展得较早, 也较广泛, 已对多种鱼类的粘液细胞进行了研究。但是, 国内有关这方面的研究却很少。本文结合本实验室近年来的工作对国内外鱼类粘液细胞的研究作一综述, 以期为鱼类的基础研究和养殖生产提供资料。

### 1 粘液细胞的形态学和组织化学研究

Sonja 和 Phillip[ 1968 ] 利用 PAS 可显示不同糖类的染色技术, 通过光镜及电镜观察, 对非洲肺鱼 (*Protopterus annectens*) 的粘液细胞进行形态学研究, 根据着色差异及细胞形态将粘液细胞分为 iv、㊶、㊷三种类型; Sibbing 和 Uribe[ 1985 ] 利用 HID 染色、酸性条件下的阿新兰 (AB) 染色及 AB 和 PAS 相结合的方法, 对鲤 (*Cyprinus carpio* L.) 粘液细胞进行形态及组织化学研究同样观察到三种形态的粘液细胞, 并对其化学成分作了分析: (1) 囊状 (sacciform) 粘液细胞, 可被 HID 强烈着色, 内含硫粘蛋白; (2) 梨状 (pyriform) 粘液细胞, 不被 HID 着色, 内含唾液粘蛋白; (3) 杯状 (goblet) 粘液细胞, 不被 HID 着色, 内含唾液粘蛋白。许多作者认为, 粘液细胞的三种类型只是粘液细胞发育过程中不同阶段表现形态及不同阶段合成不同物质造成的, 即囊状细胞是发育的早期, 梨状细胞为中期, 杯状细胞为发育的成熟期[ Sinha 1975 ]。本实验室袁金铎等[ 1997 ] 利用阿新兰与 PAS 联合染色法对淡水白鲢 (*Colossoma* sp.) 粘液细胞类型进行了研究, 根据形态, 他们将粘液细胞分为

山东省自然科学基金资助项目(鲤鱼皮肤粘液细胞的发育和分化), Q94D0222号。

收稿日期: 1997- 12- 01

球状、囊状及长椭圆状三种类型,再依据着色情况,每种类型又分成不同的亚型,分型更为详细。利用不同酸度下的阿新兰(AB)染色与PAS反应相结合可以区分粘液中的酸性和中性粘液物质,研究结果显示,粘液的主要成分是中性和酸性粘多糖,在酸性粘多糖中主要是含羧基(-COOH)、硫酸基(-SO<sub>3</sub>H)和磷酸基(-OPO<sub>3</sub>H<sub>2</sub>)的粘多糖[Zaccone 1973],另外粘液中还含有多种蛋白质[Singh等1974],特别是在皮肤、肠及胆汁粘液中发现含有免疫球蛋白IgM[Rombout等1993a、b,杨桂文等1998b],这些免疫球蛋白可能在鱼类免疫中起着重要作用。

## 2 粘液细胞的分布

### 2.1 皮肤粘液细胞的分布

多数鱼类的皮肤中存在着大量的粘液细胞。鱼体不同部位其粘液细胞的数目不同,无鳞区粘液细胞数比有鳞区要多[Harris和Hunt1975],鱼体前部比后部要多,而鳍的粘液细胞数比身体其它部位都要少[Alan1974]。鱼种不同,粘液细胞的分布和数量也不同。生活在深水层的鱼类比生活在浅水层的鱼类具有更多的粘液细胞,这说明粘液细胞的数量同其生活环境也是有关的[Singh和Mittal1990]。

### 2.2 消化系统中的粘液细胞

口咽部的粘液细胞:鲤的口咽部有三种类型的粘液细胞,即犁状粘液细胞,内含唾液粘蛋白;囊状粘液细胞,内含硫酸粘蛋白;杯状粘液细胞,内含唾液粘蛋白。口腔表面只有犁状细胞分布;唇部和下颌区几乎没有粘液细胞的分布,腭的前半部分粘液细胞中含唾液酸性粘多糖,咀嚼垫前方的咽顶部的粘液细胞含硫酸粘多糖,在咽底部,从前向后,硫酸性粘液细胞逐渐增多,而唾液酸性粘液细胞逐渐减少。粘液细胞在口腔中从前向后逐渐增多,有助于鱼类对食物的吞咽[Sibbing和Uribe1985]。电镜下,口腔粘液细胞内可见大量粘液小泡靠近高尔基复合体,泡膜上附着有大量微丝,细胞顶端质膜下也有微管的集聚,这些微管与微丝可能都跟粘液在细胞内的运输及释放有关[Uehara1994]。鱼的种类不同,口腔中粘液细胞的密度也不同,斗鱼(*Macropodus opercularis*)口腔中的粘液细胞是搏鱼(*Batta splerdlens*)的4倍,毛腹鱼则为搏鱼的6倍[Gona1979a]。

食道中的粘液细胞:Al-Hussaini和Kholyl[1953]、Gargiulo等[1996]及Scocco等[1998]分别对不同鱼的食道粘液细胞进行了研究,他们认为鱼类食道中存在一类PAS及阿新兰反应都呈阳性的大型粘液细胞。张峰[1997]在对日本海马仔鱼的消化系统组织学进行研究时发现,其食道前1/2段的上皮细胞间夹有大量的球形粘液细胞,粘液细胞体积相当大,是上皮细胞的10倍左右;食道后1/2部分粘膜上皮突然变为单层低柱状细胞构成,上皮细胞间无球形粘液细胞分布。而Pasha[1964]和Morrison和Wright[1999]则研究认为鱼类食道粘液细胞除上述所描述的类型外,还有一类小型杯状粘液细胞,呈PAS阳性及弱的阿新兰阳性反应。野鲮的食道可分前、中、后三部分,粘液细胞从前向后逐渐减少,前部为1984~2064个/mm<sup>2</sup>,中部为1840~1920个/mm<sup>2</sup>,后部48~64个/mm<sup>2</sup>,随着生长发育,各部分的粘液细胞的数量都有所增加[Sinha1977]。不同种鱼食道中的粘液细胞不仅数量有差异,而且粘液的化学组成也有很大区别[Gona1979b],这种区别主要是同食性和饲养习惯有关,肉食性鱼的粘液细胞的数量最少,草食性鱼的粘液细胞的数量最大,杂食性鱼的粘液细胞的数量居中[Sinha1977]。

胃部的粘液细胞:河鲈胃部有两类粘液细胞,一类为表面粘液细胞,另一类为粘液颈细胞。表面粘液细胞位于胃粘膜的内表面,细胞细长,核位于基底。粘液颈细胞位于胃粘膜的基底部,大量粘液颗粒密集于细胞顶部的细胞质中,颗粒直径比表面粘液细胞中的大[Noailles-depeyre和Gas1987]。

肠道的粘液细胞:鱼类的肠道可分为前肠、中肠和后肠三部分,从前向后粘液细胞的数目是逐渐减少的。肠道粘液细胞可向肠中分泌大量粘液,口服疫苗免疫鱼后可使肠粘液中的免疫球蛋白比血清中免疫球蛋白的含量高出4倍[Rombout等1993a]。对此进行深入研究,将有助于理解鱼类口服疫苗的免疫机理。

## 2.3 呼吸器官中的粘液细胞

许多研究表明, 鱼类鳃部的粘液细胞可分泌大量粘液性物质, 在鳃的表面形成一层对鳃组织具有保护作用的屏障[Laurent 等 1985]。鳃丝上的粘液细胞较少, 大量的粘液细胞分布于鳃弓和鳃片上皮组织中, 并且不同鱼类鳃组织粘液细胞含有不同的粘液物质[McCahon 等 1987, Handy 和 Eddy 1989]。Sabia 和 Moraes 等[1996] 对单点花鱈(*Poecilia vivipara*) 鳃中不同部位的粘液细胞进行了较详细的比较研究, 根据细胞形态, 他将鳃部粘液细胞分为四种类型: I 型粘液细胞呈杯状, 主要存在于鳃丝顶部; II 型粘液细胞呈球形, 主要位于鳃丝顶部和鳃片间隙上皮组织中; III 型粘液细胞呈球形, 主要位于鳃片间隙上皮组织和鳃辐上皮中, 同 II 型粘液细胞的主要区别在于细胞内所含颗粒大小的不同, III 型粘液细胞内颗粒较大; IV 型粘液细胞呈球形或梨状, 主要位于鳃弓部, 细胞体积较大。鳃组织粘液细胞中的羧基和磷酸基粘多糖随鱼体的发育而增加, 硫酸基粘多糖随发育而减少[Zaccone 1973, Solanki 和 Benjamin 1982]。鲤鳃丝上发现有二类分泌性细胞, 粘液细胞位于浅层, 颗粒状细胞位于深层[Hidalgo 1987]。

## 3 粘液细胞发育过程的研究

粘液细胞在鱼的不同发育阶段, 其形态学及组化等特性是各不相同的。有关组织形态学资料显示, 在鱼的口咽、鳃弓和鳃丝中, 随着鱼的发育成熟, 粘液细胞的数量是不断增长的。而组织化学资料显示, 随着鱼的发育成熟, 含羧基和磷酸基的粘多糖数量是逐渐增长的, 而含硫酸基的粘多糖数量总是占很小的一部分, 变化不大[Zaccone 1973]。Sinha[1977] 在研究野鲮属(*Labeo*) 鱼的鱼苗、幼鱼和成鱼食管前、中、后部粘液细胞的分布情况时发现, 鱼苗粘液细胞的数量最少, 幼鱼居中, 成鱼最多。即随着鱼的发育成熟, 粘液细胞的数量是逐渐增长的。Ottesen 和 Olafsen[1997] 研究发现, 大西洋比目鱼在发育成熟过程中粘液细胞的数量和成分都在发生变化, 粘液细胞的数量随着鱼的发育成熟而不断增加, 粘液细胞成分由早期的中性粘液性物质占主导地位向成熟期的中性和酸性混合粘液性物质为主过渡。粘液细胞是从位于基底膜正上方表皮生发层(马氏层)的普通表皮细胞中发育来的, 可以分为形成、成熟、功能和退化四个阶段[Sinha 1975]:

**形成阶段:** 根据涉及到的器官需要, 一些表皮细胞经过修饰而成为粘液细胞, 此时它们仅存在于马氏层中, 细胞呈圆形, 体积小, 强烈 PAS 阳性反应。

**成熟阶段:** 此阶段球形粘液细胞产生并积累粘蛋白等粘液物质而使细胞加长加大, 此时粘液细胞位于复层粘膜中层, PAS 阳性反应。

**功能阶段:** 成熟粘液细胞通过开口释放粘蛋白等粘液物质, 开始发挥作用, 此时粘液细胞位于粘膜外周, PAS 阳性反应。

**退化阶段:** 释放粘液物质后不久, 粘液细胞变空, 最后退化消失, PAS 着色很弱。

综上所述, 我们可以看出粘液细胞在发育过程中不仅形态、合成的粘液物质不同, 并且粘液细胞所处的位置也不同。鱼类粘液细胞发育的研究, 对了解整个鱼类发育生物学有重要意义。

## 4 化学和物理等外界因子对粘液细胞的影响

通过研究鳃上皮粘液细胞对原油毒性的反应发现, 在亚致死量下, 可导致粘液产物过量分泌, 在鳃上皮表面形成保护层, 在致死剂量下, 可引起粘液细胞数量减少, 体积变小, 短时间暴露(4h), 导致粘液分泌不足, 在长期暴露下(12h), 粘液细胞退化分解[Prasad 1987]。另外粘液细胞分泌物对鱼类所处的酸胁迫具有保护作用, 当外界渗透压增大时, 粘液细胞可转化为氯化物分泌细胞, 增加鱼类调节渗透压的能力, 适应改变了的环境[Zaccone 1981]。Dunel 和 Erb 等[1996] 研究发现, 当鳗鲡处于高压(101TAT) 或低温时(9℃) 时, 鳃组织粘液细胞显著降低。总之, 粘液细胞在一定限度内对不良环境可产生反应并具保护作用, 超过一定限度, 粘液细胞将会受到破坏, 失去应有的作用。

## 5 粘液物质的免疫作用

鱼类粘液细胞所分泌的粘液中具有抵抗病原微生物入侵的非特异性的免疫化学反应物质, 这些物质包括溶菌酶、转移因子、C- 反应蛋白、几丁质、I 型干扰素及补体类物质等[Fletcher 和 Grant 1968 1969, Alexander 和 Ingram 1992, Mansoon 等 1992, Shephary, 1994, Buchmann 和 Bresciani 1998]。它们有的可以杀灭细菌(如溶菌酶), 有的可抑制病毒的复制(如干扰素), 有的可作为调理素增加吞噬细胞的吞噬量(如 C- 反应蛋白)[Dorson 等 1992, Pinto 等 1993]。Lema tre 等[1996] 从鲤皮肤粘液中分离纯化出抗菌离子通道形成蛋白。Videler 等[1999] 发现鹦嘴鱼(*Sacrus vetula*) 皮肤粘液中存在一些抗菌物质, 对许多著名热带鱼类病原菌具有抗性, 并且对人类病原菌也具有一定的杀菌活性, 为人类寻找新型杀菌物质提供了新的来源。

不少研究发现, 鱼类粘液中具有同血液相似的血清学反应[Harel 等 1976], 免疫电泳分析也证明了粘液中含有免疫球蛋白, 并且这种免疫球蛋白同血清免疫球蛋白具有一定的相似性[杨桂文等 1998a], 随着对粘液免疫球蛋白研究的深入, Rombout 等[1993] 发现皮肤粘液免疫球蛋白和血清免疫球蛋白在结构和功能上并不完全相同, 它们对抗原的反应也不相同, 如口服疫苗可使肠粘液中免疫球蛋白含量比血清中高许多倍, 注射疫苗可使血清中免疫球蛋白含量比粘液中高, 浸泡法可使皮肤粘液中免疫球蛋白含量明显提高, 并且在粘液中还发现有补体系统存在。据此, 几位学者提出了真骨鱼中存在着一个粘液性免疫系统[Rombout 等 1993a, b]。同哺乳类分泌性免疫系统相似, 粘液性免疫在鱼类对抵御病原体侵害、保护自身方面起一定的辅助作用。粘液中免疫球蛋白的研究将是今后鱼类免疫学研究的一个重要方面, 粘液免疫球蛋白和血清免疫球蛋白在鱼类免疫反应中的相互关系及粘液免疫球蛋白来源等方面都将是今后研究的重点。

## 6 粘液物质的其它生理作用

粘液细胞分泌的粘液物质中具有多种化学成分, 因而粘液物质也就具有不同的功能, 除具免疫作用外, 尚具有以下几种功能: 形成机械屏障, 阻止异物和病原体侵入[Hattingh 和 Warmolo 1975]; 形成化学屏障, 保持体内的渗透压[Zacone 1987]; 减少在水中运动时的摩擦力, 对鱼类皮肤起润滑作用[Sibbing 和 Uribe 1985]; 粘液可结合水, 可以防止鱼类短期离水环境时, 皮肤干燥[Singh 等 1974]; 口咽和食管中粘液细胞分泌的粘液, 在食物通过这些部位时起到润滑作用, 防止食物对这部位上皮的机械损伤[Simhn 1975]; 口腔内的粘液可粘着水中的浮游生物, 有助于鱼类获取食物及吞咽[Northcott 和 Beveridge 1988, Vandenberg 等 1994, Murray 等 1994]; 胃中粘液细胞中粘液具有调节胃中 pH 值的功能, 而且中性粘液细胞常与碱性磷酸酶共存, 故又有消化功能[Reifei 和 Travill 1979]。

综上所述, 虽然对鱼类粘液细胞进行了较广泛的研究, 取得了一些进展, 但是还很不深入, 很不系统, 并且现有的研究也多集中于形态学、组织化学以及粘液成分的分析等方面。因此, 仍存在许多尚未解决的问题, 例如, 粘液细胞是通过何种机制参与鱼类的免疫反应; 粘液中的抗体是如何产生的; 它的来源及其与血清抗体的关系; 在各种外界因子作用下, 粘液细胞变化反应的机理是什么; 以及粘液细胞在鱼的生长、发育中发展变化的详细情况, 目前所知也很少。因而对鱼类粘液细胞还需进行更深入全面的研究。通过研究不仅能解决鱼类粘液细胞及鱼类发育和免疫的一些基本理论问题, 而且对鱼类的养殖生产也具有一定的指导意义。

## 参 考 文 献

- 杨桂文, 安利国, 温武军等. 1998a. 鲤胆汁与血清中免疫球蛋白的比较研究. 水产学报, 22(3): 199~ 203  
 杨桂文, 安利国, 王长法等. 1998b. 鲤鱼皮肤粘液与血清中免疫球蛋白的比较研究. 动物学研究, 19(6): 489~ 492  
 张 峰. 1997. 日本海马仔鱼消化系统的组织学研究. 中国水产科学, 4(3): 92~ 94  
 袁金铎, 张 明, 王钦东等. 1997. 淡水白鲢粘液细胞类型和分布的研究. 细胞生物学杂志, (增刊) 1: 70~ 72  
 Alan D P. 1974. The distribution of mucous cells in the epidermis of the brown trout *Salmo trutta* (L.) and the Char *Sabellinus apinus* (L.). J. Fish Biol., 6: 111~ 118

- Alexander J B, Ingram G A. 1992. Noncellular nonspecific defence mechanisms of fish. *Annu Rev Fish*, 2: 249~ 279
- Al-Hussaini A H, Kholy A A. 1953. On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous fish. *Proceedings of the Egyptian Academy of Sciences*, 4: 17~ 39
- Buchmann K, Bresciani J. 1998. Microenvironment of *Gyrodactylus derjavini* on rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: association between mucous cell density in skin and site selection. *Parasitol Res*, 84(1): 17~ 24
- Dorson M, et al. 1992. Interferon synthesis in rainbow trout fry following infection with infectious pancreatic necrosis virus. *Fish Shellfish Immunol*, 2: 311~ 313
- Dunel-Ehr S, Sbert C, Chevalier C. 1996. Morphological changes induced by acclimation to high pressure in the gill epithelium of the freshwater yellow eel. *J Fish Biol*, 48: 1018~ 1022
- Fletcher T C, Grant P T. 1968. Glycoproteins in the external mucous secretions of the plaice *Pleuronectes platessa* and other fishes. *Biochem J*, 106: 12p
- Fletcher T C, Grant P T. 1969. Immunoglobulins in the serum and mucus of the plaice (*Pleuronectes platessa*). *Biochem J*, 115: 65
- Gargiulo A M, Dall' Aglio C, Tsoku Z, et al. 1996. Morphology and histology of the oesophagus of a warmwater tilapiine fish (Teleostei). *J Applied Ichthyol*, 12: 121~ 124
- Gona O. 1979a. Mucous glycoprotein of teleostean fish: a comparative histochemical study. *Histochem J*, 11: 709~ 718
- Gona O. 1979b. A comparative study of fish mucous cells, *Anta Rec*, 193(3): 552
- Hattingh J, Wamelo K V. 1975. The cuticular layer of the skin of certain Cyprinidae. *Zool African*, 10: 102~ 103
- Harris J E, Hunt S. 1975. The fine structure of the epidermis of two species of salmonid fish the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and the brown trout (*Salmo trutta*). *Cell Tiss Res*, 163: 535~ 545
- Harrell L. 1976. Humoral factors important in resistance of salmonid fish to bacterial disease II Anti-vibrato anguillarum activity in mucus and observations on complement. *Aquac*, 7: 363~ 370
- Handy R D, Eddy F B. 1989. Surface absorption of aluminium by gill tissue and body mucus of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, at the onset of episodic exposure. *J Fish Biol*, 34: 865~ 874
- Handy R D, Eddy F B, Romain G. 1989. In vitro evidence for the ionoregulatory role of rainbow trout mucus in acid, acid/aluminium and zinc toxicity. *J Fish Biol*, 35: 737~ 747
- Hidalgo J. 1987. Light microscopic characterization of glycoconjugates in secretory cells of the carp (*Cyprinus carpio*) gill epithelium. *Histochemistry*, 88: 65~ 73
- Laurent P, Hobe H, Dunel-Ehr S. 1985. The role of environmental sodium chloride relative to glycoconjugates in the intestinal mucosa of vertebrates by means of lectin histochemistry. *Acta Histochemical and Cytochemical*, 22: 1~ 4
- Lemaire C, Orange N, Saglio P, et al. 1996. Characterisation and ion channel activities of novel antibacterial proteins from the skin mucosa of carp (*Cyprinus carpio*). *Europ J Biochem*, 240: 143~ 149
- Manson F D C, et al. 1992. Localisation of chitinolytic enzymes in blood of turbot, *Scophthalmus maximus*, and their possible roles in defence. *J Fish Biol*, 40: 919~ 927
- McCahon C P, Pascoe D, Kavanagh M. 1987. Histochemical observations on the salmonids *Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L. and the ephemeropterans *Baetis rhodani* (Pic.) and *Ecdyonurus verosus* (Fabr.) following a simulated episode of acidity in an upland stream. *Hydrobiologia* 153, 3~ 12
- Morrison C M, Wright J R. 1999. A study of the histology of the digestive tract of the Nile tilapia. *J Fish Biol*, 54: 597~ 606
- Murray H M, Wright G M, Goff G P. 1994. A study of the posterior oesophagus in the winter flounder, *Pleuronectes americanus*, and the yellowtail flounder, *Pleuronectes ferrugineus*: morphological evidence for pregastric digestion? *Can J Zool*, 72: 1191~ 1198
- Noailae-depeyre J, Gac N. 1987. Ultra-structure and cytochemical study of the gastric epithelium in a fresh water teleostean fish (*Percu fluatilis*). *Cell Tiss Res*, 10(1): 23~ 37
- Northcott M E, Beveridge M C. 1988. The development and structure of pharyngeal apparatus associated with filter feeding in tilapias (*Oreochromis niloticus*). *J Zool*, 215: 133~ 149
- Ottesen O H, Olafsen J A. 1997. Ontogenetic development and composition of the mucous cells and the occurrence of saccular cells in the epidermis of Atlantic halibut. *J Fish Biol*, 50: 620~ 633
- Pasha, K. 1964. The anatomy and histology of the alimentary canal of herbivorous fish *Tilapia mossambica* (Peters). *Proceedings of the*

- Ind Acad Sci, B54: 340- 349
- Pinto R M, et al. 1993. Interferon-like activity in sea bae affected by viral erythrocytic infection. *Fish Shellfish Immunol*, 3:89~ 96
- Prasad M S. 1987 Histochemical observation on crude oil poisoning in the respiratory epithelium of *Puntius sophore*. *Acta hydrochim hydriobiol*, 15(5): 535- 539
- Reifei C W, Travill A A. 1979. Structure and carbohydrate histochemistry of the intestine of ten teleostean species. *J Morph*, 162: 343~ 36
- Rombout J H W M, et al. 1993a. The gut-associated lymphoid tissue(GALT) of carp(*Cyprinus carpio* L.): An immunocytochemical analysis. *Dev Comp Immunol*, 17:55~ 66
- Rombout J H W M, et al. 1993b. Difference in mucus and serum immunoglobulin of carp(*Cyprinus carpio* L.). *Dev Comp Immunol*, 17:309~ 317
- Sab ia <sup>4</sup>/<sub>2</sub> Moraes S M, et al. 1996. Mucous cell types in the branchial epithelium of the euryhaline fish *Poecilia vivipara*. *J Fish Biol*, 49: 545~ 548
- Scocco P, Accili K, Menghi G, et al. 1998. Unusual glycoconjugates in the oesophagus of a tilapine polyhybrid. *J Fish Bio*, 53: 39~ 48
- Shephard K L. 1994. Functions for fish mucus. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4: 401~ 429
- Sibbing F A, Urbe R. 1985 Regional specializations in the oropharyngeal wall and food processing I the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Netherl J Zool*, 35(3): 377~ 422
- Singh S K, Mittal A K. 1990. A comparative study of the epidemics of the common carp and three Indian major carp. *J Fish Biol*, 36: 9 ~ 19
- Singh B R, Cuha G, Munshij S D. 1974. Mucous cells of the respiratory sac in an air-breathing fish, *Saccharinichthys argentea* (Bloch). *Cellule*, 70(1): 5~ 15
- Sinha G M. 1975. A histochemical study of the mucous cells in the bucco-pharyngeal region of four Indian freshwater fishes in relation to their origin, development, occurrence and probable functions. *Acta Histochem Bd*, 53S: 217~ 233
- Sinha G M. 1977. Functional histology of the different regions of the oesophagus of a freshwater major carp, *Labeo calbasu* (Hamilton) during the different life history stages. *Zoologische Beitrage* 23(3): 353~ 360
- Sonja M K, Phillip R S. 1968. A light and electron microscope study of the structure of *Prototenus amedens* epidemis. I Mucous protection. *Can J Zool*, 46: 764~ 773
- Uehara K. 1994. Function of the cytoskeleton in cells with microridge form the oral epithelium of the carp *Cyprinus carpio*. *Cell Tissue Res* 276: 45~ 50
- Vandenberg C, Vandenboogaart J G M, Sibbing F A, et al. 1994. Implications of gill arch movements for filter feeding: An X - Ray cinematographical study of filter-feeding white bream (*Blicca lyoerlna*) and common bream (*Abramis brama*). *J Exp Bio*, 191: 257~ 282
- Videler H, Gertjes G J, Videler J J. 1999. Biochemical characteristics and antibiotic properties of the mucous envelope of the queen parrotfish. *J Fish Bio*, 54: 1124~ 1127
- Zaccone G. 1973. Morphochemical analysis of the mucous cells during the development of the respiratory in *Mollionisia sphenops* Cuv. and Val(Teleostei Poecilidae). *Acta histochem Bd*, 47. S. 233~ 243
- Zaccone G. 1981. Effect of osmotic stress on the chloride and mucous cells in the gill epithelium of the fresh-water teleost *Barbus filamentosus* (Cypriniformes Pisces). A structural and histochemical study. *Acta histochem*, 68: 147~ 159