

黑棘鲷早期色素细胞发育与体色变化

于道德 刘洪军* 关健 王其翔 官曙光 周健

(山东省海水养殖研究所, 青岛 266002)

摘要 对黑棘鲷早期发育过程中体色和色素细胞的分布及形态变化进行了连续观察。结果表明,黑棘鲷幼体黑色素在原口关闭前期开始出现,黄色素在嗅囊期出现,彩虹色素出现较晚,孵化后6d(Day post hatching, dph)在眼球上端出现,而后密集于腹腔(28 dph)以及鳃盖骨附近(32 dph)。黑色素细胞在发育过程中,不仅数量增多,而且形状也由点状逐渐变成以树枝状和雪花状为主,为幼体黑色素的发育过程;28 dph 幼体黑色素完全被成体黑色素替代,形态上再次变为小点状。黄色素几乎伴随着黑色素的分布,色素细胞几乎无形态变化,最终被黑色素覆盖而不明显。初孵仔鱼,尾端6~8体节躯干部具有黑色素丛,构成了该鱼的种属特征。在28 dph,体色发育进入到模式形成期,首先在躯干部形成相互间隔的3个色素带,至40 dph共7条色素带形成,完成体色的模式发育。

关键词 黑棘鲷 黑色素 黄色素 彩虹色素

中图分类号 S917.4 **文献识别码** A **文章编号** 1000-7075(2012)05-0001-07

Early ontogeny of chromatophores and body color changes of *Acanthopagrus schlegelii*

YU Dao-de LIU Hong-jun* GUAN Jian

WANG Qi-xiang GUAN Shu-guang ZHOU Jian

(Mariculture Institute of Shandong Province, Qingdao 266002)

ABSTRACT The morphological characteristics and distribution of chromatophores, as well as body color changes during early life history(0~40dph) of *Acanthopagrus schlegelii* were observed and photographed. The larval melanophores occurred firstly at blastopore closure stage. Larval xanthophores occurred at olfactory vesicle stage, and iridophores at 6dph on the upper side of eye, then on the abdominal cavity (28dph) and around the opercle (32dph). Melanophores appeared as spots, then formed dendrites, and the number of cells with dendrites increased during the ontogenetic process. At 28dph, the larval melanophores were substituted by adult spotted melanophores. Xanthophores cocurred with the melanophores during the early ontogeny, then obscured due to the overlapping by melanophores with no obvious morphological changes during the entire study. Melanin aggregation at 6~8 segments from the tail in newly-hatched larvae became a special characteristics of this species. At 28dph, the larval body color developed into the pattern formation stage, and firstly three stripes formed, then seven stripes at 40dph. And from then on, the body color was similar to that of the adult, which suggests

海洋公益性行业科研专项(201005007)和山东省良种工程共同资助

* 通讯作者。E-mail: hongjunl@126.com

收稿日期:2011-12-21;接受日期:2012-03-08

作者简介:于道德(1978-),男,助理研究员,主要从事鱼类生物学研究。E-mail:wensentte@163.com,Tel:18660297029

that the mode pattern was already formed.

KEY WORDS *Acanthopagrus schlegelii* Melanophore Xanthophore Iridophore

硬骨鱼类的体色具有很多作用,包括集群行为(同类认知)、繁殖(婚姻色)、躲避敌害(模拟色或保护色)等(Randall 2005)。鱼类体色主要取决于皮肤色素细胞数量、位置以及排列方式;而色素细胞最早起源于胚胎发育时期神经嵴(Neural crest)的色素母细胞(Chromatoblast)(Reedy *et al.* 1997),然后再由色素母细胞分化为各种色素细胞。在早期发育过程中,正是这些色素细胞数量、位置以及排列方式的变化最终决定了鱼类的体色模式。从另一个角度来看,鱼类在不同的发育时期同样具有不同的体色模式,例如早期仔鱼阶段(分类标准,具有种属特征)、变态期(幼体色素和成体色素替换阶段)、成鱼期。虽然体色最为稳定,同样可以由于环境变化或者压力而改变体色(如体色的生理性变化)(杨纪明 2000)。

养殖条件下,鲆鲽鱼类在早期发育过程中易出现体色异常,导致白化病(Albinism, hypomelanosis)、黑化(Hypermelanosis)以及双色(Ambicolouration)等现象,严重影响苗种以及商品鱼的价值,制约着鲆鲽鱼类商业化的进程(马爱军等 2003)。因此,大量学者开始注重海水鱼类鲆鲽鱼类色素发育规律,以及影响色素发育的环境变量(朱杰等 2002;马学坤等 2006),以便能够找到解决该问题的方法。尽管还没有关于鲷科鱼类体色异常的报道,但是白化病同样见于其他鱼类,如草鱼(Rothbard *et al.* 1993)、虹鳟(Nakamura *et al.* 2001)。因此,关于黑棘鲷体色发育的研究,对了解硬骨鱼类体色发育规律以及体色异常等都增添了新的内容。

作为我国鲷科经济鱼类,黑棘鲷繁育工作始于 20 世纪 80 年代,随着黑棘鲷人工繁殖技术的突破和苗种培育试验的成功,在中国沿海及咸淡水地区,黑棘鲷的池塘养殖和网箱养殖取得了迅猛发展,成为中国重要的海水养殖品种之一(朱德芬 1996)。黑棘鲷在人工养殖条件下可以自然产卵,不存在繁育技术上的瓶颈。对其早期发育的研究也很早出现(雷霖霖等 1986;席玉琴等 1995),但是缺乏黑棘鲷色素发育规律的研究。因此,本研究通过了解鲷科鱼类黑棘鲷的色素发育规律,用于生产实践的指导,通过色素发育判断鱼类的发育进程,并为大规模开展黑棘鲷的育苗生产积累基础生物学资料。

1 材料与方法

1.1 亲鱼来源

黑棘鲷亲鱼为威海周边海域捕捞的 2~3 龄野生黑棘鲷,繁殖前(2009 年 5 月)运至山东省龙口市烟台百佳水产有限公司亲鱼车间,亲鱼群体为 30 尾,雌、雄各半。通过自制亲鱼饵料进行营养强化和人工生殖调控促性腺发育,培育成熟,6 月 3 日开始自然产卵。

1.2 受精卵及孵化条件

每天下午 16:00~17:00 为亲鱼的产卵高峰期,停气通过溢水法用网袋收集受精卵,利用孵化网箱放入恒温水池进行孵化,受精卵孵化条件为:水温 $21.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$,盐度 32~33, pH 7.8~8.2,微充气;初孵仔鱼的培育水温为 $22.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$,随仔鱼发育缓慢升高至 23~24 $^\circ\text{C}$,保持此温度进行培育。

1.3 仔稚幼鱼培育条件

仔鱼孵化后在 5m×8m×1.5m 的培育池中培育,水深 80~110cm,早期培育水温为 $22.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$,随仔鱼发育缓慢升高至 23~24 $^\circ\text{C}$;不间断充气,保持培育水体溶解氧(DO)≥8 mg/L;开口初期(1~6dph)不换水,后期(7~30dph)日换水量 15%~50%,之后随苗种的生长发育逐渐加大至全天不间断流水培育。苗种培育所使用的饵料系列为:褶皱臂尾轮虫→卤虫无节幼体→人工微颗粒配合饲料→鱼糜,根据实验鱼的发育和生长情况适时转换饵料种类和调整投喂量。

1.4 观察方法

定期取样,使用适量 MS-222 麻醉后观察。使用 Nikon YS100 型显微镜和奥林巴斯 SZ61 解剖镜观察个体发

育情况,记录发育各时期的形态特征、体表色素的形态及其分布变化,并进行显微摄影。

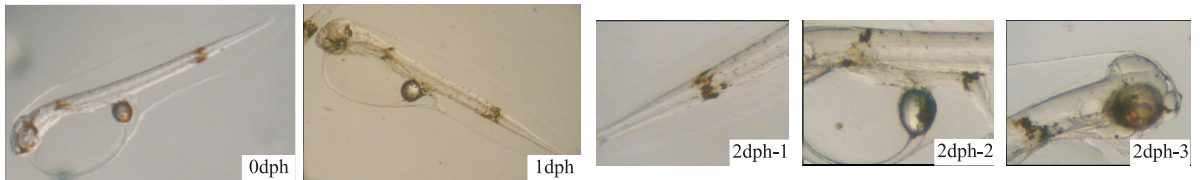
2 结果

2.1 胚胎发育过程色素变化

在温度为 $21.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、盐度 $32 \sim 33$ 、pH $7.8 \sim 8.2$ 的条件下,受精后约 14h,黑棘鲷胚胎发育至原口关闭前期,胚体此时开始出现黑色素。受精后约 20h,胚胎发育至听囊期,黑色素数量增加,密度增大,主要分布在躯干、油球及油球卵黄囊膜上。黄色素在躯干腹侧出现。此后一直到孵化,黑色素逐渐增多,分布区域也有扩散的趋势,但是形状多以点状为主,而黄色素无论是数量、位置还是形态上皆无明显变化。

2.2 卵黄囊仔鱼

0dph:初孵仔鱼,卵黄囊呈椭圆形,长度占体长 $1/3$;油球 1 个,位于卵黄囊后方。头部的晶体无色透明,耳石清晰。肠道呈倒“L”状,由卵黄囊上方沿脊柱向后延伸,并沿卵黄囊后缘向下弯折,可见肠道细胞形成的窄的肠腔,口与肛门皆未开通。色素呈现褐色(为黑色素),黑色素丛主要分布于 4 个地方,1)头部除晶体外,视囊与脑颅上方和后方皆有黑色素丛;2)耳石后方,体节形成位置的躯干部具黑色素丛;3)油球囊表面分布有黑色素丛;4)尾端 6~8 体节躯干部具有黑色素丛。除了 4 处黑色素密集的区域外,躯干其他部位零散分布有点状黑色素(图版 1)。



图版 1 黑棘鲷的 0~2dph 仔鱼形态发育

Plate 1 Morphological development of *A. schlegelii* at 0~2dph

1dph:仔鱼头部上抬,卵黄囊体积缩小不明显。4 处黑色素密集的区域仍可清晰辨别,但是色素丛明显可以区分为点状色素的聚集,躯干其他部位的色素开始密集化。身体已经呈直线形,背鳍膜大大增高,肛门前端移动(图版 1)。

2dph:仔鱼卵黄囊大大减少,油球体积显著缩小。半球形脑颅向上高高鼓起,其后出现一个凹刻,由于黑色素的分布,视囊局部变黑,耳石腔膨大。仔鱼肠道加粗,消化腔明显,但是尚未开口。胸鳍出现,摆动频繁。尾端 6~8 体节黑色素密度增大,颜色加深,躯干其他部位散布点状黑色素(图版 1)。

3dph:卵黄消耗完毕,油球几乎消失,部分仔鱼开口(发育较快个体),肛门与外界联通,此时开始投轮虫作为开口饵料。视囊和晶体表面遍布黑色素,多以点状为主,消化腔色素开始扩散,肠道出现弯曲。尾端 6~8 体节背腹两侧黑色素相互链接,形成色素带,色素呈细长条型,为仔鱼全身最为发达的色素群,其腹侧前方形成一条间隔分布的色素点群(图版 2)。

2.3 后期仔鱼

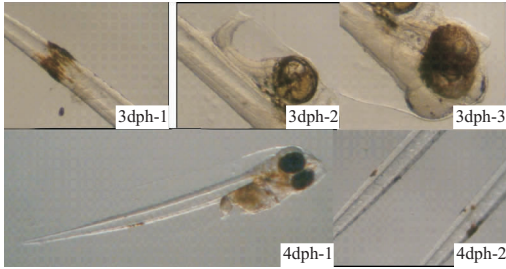
4dph:仔鱼晶体形成,内含丰富黑色素,大部分仔鱼开口摄食,此时,腹腔(消化腔)与头部色素连接成片,而尾端 6~8 体节背腹两侧黑色素开始退化,有的仔鱼背部色素完全消失(图版 2,4dph-1),大部分在背腹两侧分别残留大点状黑色素(图版 2,4dph-2)。

5dph:此时仔鱼最大的特点就是肛门前移,口裂增大,尾端 6~8 体节背腹两侧黑色素完全消失(图版 2,4dph-1)。卵黄囊和油球完全消失,眼睛的色素沉积进一步密集。此时色素模式出现最大的变化,6~8 尾节处色素开始消退,尤其是背侧色素的消失很快,有的仔鱼甚至完全消失,即躯干部无色素分布。仔鱼内脏团后方的脊柱发生略微向下的弯曲;脑后脊柱上侧出现微小的背鳍棘原基;鳔原基出现,未充气;仔鱼全部开口摄食,

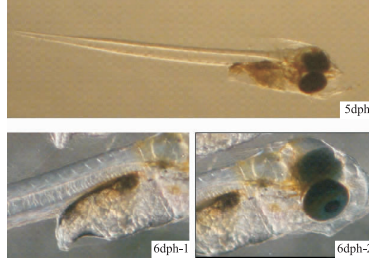
肠道内充满食物。

6dph:仔鱼摄食能力大大增强,为了避免由于摄食轮虫和/或卤虫无节幼体而影响对色素发育的观察,作者挑选摄食后4h仔鱼进行观察。眼球发育完善,眼球上端开始具彩虹色素(图版3,6dph-2),但是不明显。鳃盖基本形成,鳃丝清晰,为淡粉红色,显微拍摄不明显。腹腔色素主要集中于靠近躯干的位置,6~8尾节处色素完全消失,即躯干部无色素分布(图版4,6dph-3)。另外,脑颅、躯干以及听囊位置黄色素明显,主要以丝条连接呈网状。眼睛的色素沉积完全,眼球与瞳孔区分明显,眼睛周边已经开始具有彩虹色素。眼睛后上方的头颅以及耳石腔附近具有丝状黄色素,腹腔色素在背腹两侧从后向前扩散、密集,并明显呈现黑色,区别于前期发育过程的褐色。

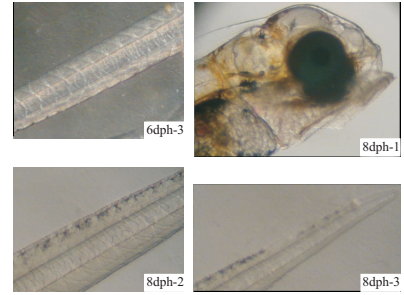
8dph:色素进一步分布,体表黑色素色彩变浓黑,尾端6~8体节腹侧位置向前开始零星分布雪花状色素群,除了尾尖部缺失并出现一个断带外,整个躯干腹侧都分布小雪花状黑色素,每个色素约占一个肌节位置,除此外,躯干其他部位仍透明。头颅上大点黑色素与无定形黄色素间隔分布,腹腔色素向前扩散,已经占据腹腔的1/2以上(图版4)。



图版2 黑棘鲷的3~4dph仔鱼形态发育
Plate 2 Morphological development of
A. schlegelii at 3~4dph



图版3 黑棘鲷的5~6dph仔鱼
色素和体色发育
Plate 3 Body color and pigmentation
development of *A. schlegelii* at 5~6dph



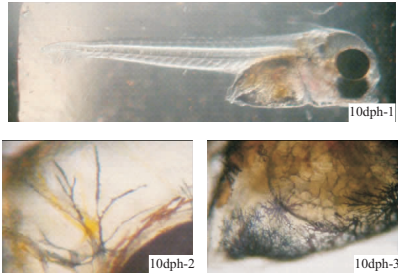
图版4 黑棘鲷6~8dph仔
鱼色素和体色发育
Plate 4 Body color and pigmentation
development of *A. schlegelii* at 6~8dph

10dph:仔鱼整体观察躯干部分仍然透明,色素群主要集中于腹腔以及头部。眼球上侧近头颅位置,树枝状黑色素与黄色素伴生,其中黑色素明显分为两种颜色,黑色和褐色,其中褐色类似于前期仔鱼体表黑色素的颜色,靠近眼球附近(图版5,10dph-1)。腹腔黄色素不明显,但是整体具有黄褐色,黑色素为雪花状。仔鱼体高生长明显,整体呈三角形;尾部出现放射丝。眼睛上方黑色素和黄色素呈现出典型的长树枝状,黑、黄、褐3种颜色区分明显(图版5,10dph-2)。腹腔膜色素也开始呈现出树枝状,色素带向前扩散至下颌骨(图版5,10dph-3)。

13dph:仔鱼整体色素仍不明显,但较10dph,躯干及头部色素含量有所增加。腹腔上方的脊柱发生略微向上的弯曲。除了腹鳍外,各鳍鳍条在鳍膜内开始形成,预示着仔鱼骨骼矿化的起始。所有鳍条发育中的基部伴有黑黄色素点,其中较为明显的是臀鳍和尾鳍,背鳍次之。血细胞的成熟和数量的增多,使得腹腔的脾脏以及鳃丝清晰可辨。尾索末端上翘近45°,仔鱼躯干部肌肉生长较快,鱼体开始变宽,肠道褶皱明显,预示消化吸收能力进一步增强。头颅正上方仍具有菊花状黑色素,其他长树枝状色素集中为点状。上下颌都开始具色素分布,躯干腹侧色素区(包括黑色素和黄色素两种)开始形成臀鳍支鳍骨,与其对应的躯干背侧亦开始形成背鳍的支鳍骨,发育速度相对较慢。头部黄色素明显密集,围心腔处较透明,使得红色跳动的的心脏较明显,与腹腔内的脾脏相应,称为鱼体两处明显的红色标志。尾柄形成处一条色素带,将上翘尾索与尾鳍分开,支鳍骨已经开始分节(图版6)。

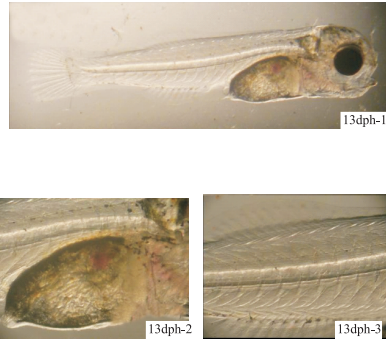
17dph:上下颌牙齿明显,尾鳍增大,尾鳍条分6~7节,背鳍分2节,形态与位置已经接近成鱼。头部黑色素为大墨点状或者菊花状,主要分布于表面。黄色素已经具有扩散能力,表现为大点状。背鳍和臀鳍的鳍条和支鳍骨都分布有黑色素和黄色素。但是背鳍的色素在密度和数量以及色彩上,都不如臀鳍的发达,尾柄处色素带仍存在,肌肉分节明显,在脊索背缘靠近轴上肌处色素带明显,并发达于背鳍。菊花状黑色素集中分布在颅

顶、腹腔、围心腔附近,同时伴生有点状黄色素(图版 7,17dph-3)。



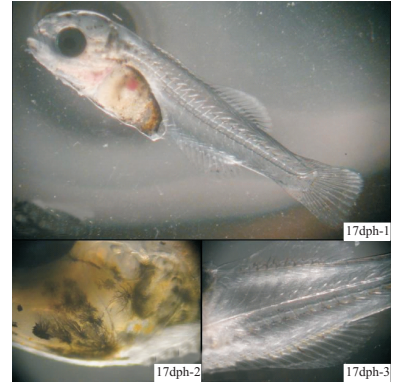
图版 5 黑棘鲷 10dph 仔鱼色素和体色发育

Plate 5 Body color and pigmentation development of *A. schlegelii* at 10dph



图版 6 黑棘鲷 13dph 仔鱼色素和体色发育

Plate 6 Body color and pigmentation development of *A. schlegelii* at 13dph



图版 7 黑棘鲷 17dph 仔鱼色素和体色发育

Plate 7 Body color and pigmentation development of *A. schlegelii* at 17dph

20dph:此时最明显的特征为:眼球彩虹色素的大大增加,由于黑色素的不均匀分布,反射出深浅不一的荧光性黑蓝色,并与瞳孔(黑色)对比明显。头部以及腹腔黑色素明显加深,上下颌黑色亦清晰可辨。形态上,头部至背鳍起始处开始微微隆起,前额向前伸出(图版 8)。

2.4 稚鱼

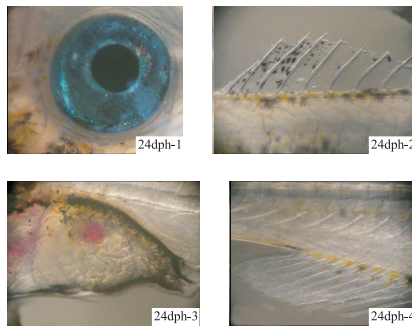
24dph:随着器官发育的进一步完善,仔鱼幼鳍鳍膜开始消失或被成鱼鳍膜替代,发育进入到稚鱼期。全身黑色素形态开始变小,预示着幼体黑色素细胞正逐渐被成体黑色素细胞替换,眼球荧光性增强(图版 9, 24dph-1),背鳍鳍棘开始形成,并伴随着色素的上行(图版 9,24dph-2)。腹腔色素仍集中于周边,脾脏与鳃丝粉红色更加明显(图版 9,24dph-3)。臀鳍鳍条尚未矿化,幼鳍膜已经开始退化,部分撕裂(图版 9,24dph-4)。

28dph:大型幼体黑色素细胞消失,全身性的点状黑色素明显(成体黑色素细胞形态)。黑棘鲷腹部的彩虹色素大大增加,在光线的反射下,呈现出与眼睛类似的深蓝色。鳃盖骨上亦有少量彩虹色素分布,反色性能不强。身体黑色素带已经开始形成,不明显。腹鳍明显,第一鳍条延长至肛门处(图版 10,28dph)。



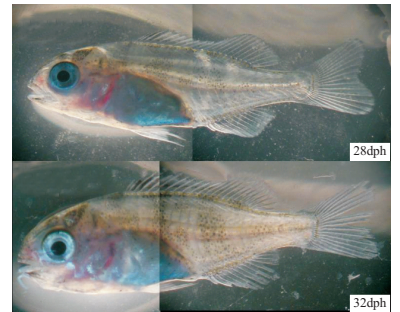
图版 8 黑棘鲷 20dph 仔鱼色素和体色发育

Plate 8 Body color and pigmentation development of *A. schlegelii* at 20dph



图版 9 黑棘鲷 24dph 仔鱼色素和体色发育

Plate 9 Body color and pigmentation development of *A. schlegelii* at 24dph



图版 10 黑棘鲷 28、32dph 仔鱼色素和体色发育

Plate 10 Body color and pigmentation development of *A. schlegelii* at 28dph and 32dph

32dph:鳃盖骨上彩虹色素增加,连接眼睛和腹腔的色素形成一整块蓝色区域。臀鳍与腹鳍鳍条开始形成,各个鳍条形态与成鱼类似。身体黑色素带开始逐渐明显(图版 10,32dph)。

2.5 幼鱼

40dph:黑棘鲷的外部形态已经与成鱼接近,体呈长椭圆形,侧扁而高、头部发达,眼大,头部至背鳍起始处隆起,前额向前伸出明显。起源于鳃盖骨后缘已经形成7条贯穿背腹的黑色素带,背鳍鳍膜色素仍然以鳍棘为主,鳍条处很少。此后,黑棘鲷的色素集中于7条黑色素带的完善,与成鱼类似(图版11)。此后,鱼类发育进入到鳞片形成,骨骼矿化完善和快速生长阶段,体色上已经无明显变化。

3 讨论

3.1 黑棘鲷仔、稚鱼色素细胞发育时序和类型

鱼类具有6种起源于神经嵴(Neural crest)的色素细胞,对应的就具有6种色素体,但是并非所有的鱼类都具有这6种色素细胞。从黑棘鲷的早期体色发育过程来看,黑棘鲷至少缺乏两种色素细胞,为红色素细胞(Erythrophores)和蓝色素细胞(Cyanophores)。从色素出现的时序和形态来看,黑棘鲷的色素细胞发育时序为:黑色素细胞发育最早(胚胎时期),其次是黄色素细胞,最后为彩虹色素细胞,这与大部分硬骨鱼类相同,例如牙鲆、大菱鲆等(Bolker *et al.* 2000)。虽然黄色素细胞(Xanthophores)与红色素细胞之间的定义区别不是很明显,但是通过形态色彩观察,黑棘鲷的早期体色很少表现为红色,因此可以断定该色素的缺乏或发育滞后,也许是其与同属真鲷体色的主要差异。

彩虹色素细胞对于鱼类、两栖类等变温动物体色的形成具有重要的作用(Doucet *et al.* 2009)。彩虹色素细胞又名鸟粪素细胞(Guanophore)、光线反射的色素细胞,鱼类的彩虹色素细胞一般为卵圆形或多边形,不具有树枝状分支(Fujii *et al.* 1986)。虹彩色素主要以白色或银白色集中于鱼体的腹部,有时在体侧呈现金属色泽,彩虹色素与其他色素(黑色素和红黄色素等)一起,可以表现为多种颜色,包括银白色、绿色等(Doucet *et al.* 2009)。虹彩色素的反光特性取决于细胞内的反射板的存在,本质为嘌呤类,以鸟嘌呤为主(Fujii 1993)。本研究中,黑棘鲷彩虹色素细胞发育晚于黑色素细胞和黄色素细胞(6dph 出现于眼球,至28dph 才开始在腹腔聚集),在这一点上类似于其他鱼类,如鲆鲽类等(Bolker *et al.* 2000)。本研究中彩虹色素主要表现为闪烁的蓝色,而且在28dph 与黑色素形成的黑色共同构成鱼体主要的色调。而在鲆鲽类中的彩虹色素表现为亮银白色,同样在变态后期构成鱼类体色的主要色素细胞类型(Bolker *et al.* 2000;Roberts *et al.* 1972)。



图版11 黑棘鲷40dph幼鱼色素和体色发育
Plate 11 Body color and pigmentation
development of *A. schlegelii* at 40dph

3.2 黑棘鲷仔、稚鱼色素细胞形态变化

不同于哺乳类和鸟类,色素体可以在不同的细胞内转移。鱼类等变温脊椎动物的色素体只在色素细胞内发生形态变化(Mills *et al.* 2009)。因此,早期发育过程中作者看到的色素的形态实际上就代表了鱼类色素细胞的形态。

黑色素细胞发育最早,形态变化也最为丰富。从开始的点状(胚胎和前期仔鱼),变化为雪花状(8dph)、长的树枝枝条状(10dph-2)和大雪花状(10dph-3)。发育至20~24dph,虽然鱼苗在整体上呈黑色,但是具有雪花状或者枝条状的黑色素在减少或形态上变小,而至28dph,皮肤表面几乎所有的黑色素都为统一的小点状。由于鱼类的色素分为幼体色素和成体色素,幼体色素较大而成体色素较小。因此,从色素形态可以看出该阶段(24~28dph)是色素替换阶段,而此时形态上的变化就是仔鱼幼鳍鳍膜的消失,并开始形成背鳍鳍棘,发育进入到稚鱼阶段,也就是该鱼变态期的开始。

黄色素细胞内含黄色素体,化学本质为蝶啶(Spteridines)类物质或胡萝卜素(Carotenoid),也是构成鱼类

体色的主要色素细胞之一。例如牙鲆的褐色主要源于黑色素细胞和黄色素细胞的共存。2010年,报道牙鲆中具有两种不同形态的黄色素细胞,类似于黑色素细胞的幼体类型和成体类型(Nakamura *et al.* 2010)。但是观察中发现黄色素细胞形态变化很小,也无明显的幼体和成体类型的区分,这可能是由于黑棘鲷体色的主色调并不需要大量黄色素存在的缘故。

3.3 黑棘鲷仔、稚鱼体色模式

鱼类早期色素的发育可以做为资源调查中鱼卵仔鱼分类的标准之一,本研究中黑棘鲷初孵仔鱼,尾端(6~8体节)所具有的色素带与真鲷相同,是否可以做为鲷科鱼类的共性还需要进一步研究。相对条石鲷(石鲷科)的初孵仔鱼表现为4~5星状黑色素点(肖志忠等 2008);而舌鳎科鱼类初孵仔鱼的共同特征为躯干部出现5个色素带的间隔分布(马学坤等 2006)。值得一提的是,初孵仔鱼色素模式的特点是否都会如舌鳎科鱼类那样,在科的分阶元上具有共性?或者是更低的阶元(如亚科、属),以及这种共性的范围大小的原因,还需要进一步证实。

条石鲷发育至40dph也是形成7条黑色素带,与黑棘鲷类似,但是条石鲷该体色模式持续终生(肖志忠等 2008);而黑棘鲷在成鱼阶段,7条黑色素带并不明显。杨纪明(2000)曾报道过真鲷成鱼在受到惊吓时,也出现类似黑棘鲷7条黑色素带的现象。因此,从系统发育的角度来看,7条黑色素带的体色模式应该是鲷科鱼类体色的共同祖征。这种体色祖征在变态过程中形成,而后产生分歧,形成各自物种特有的体色特征。

参 考 文 献

- 马学坤,柳学周,温海深,孙中之,徐永江. 2006. 半滑舌鳎早期发育过程中体表色素变化的研究. 海洋水产研究, 27(2): 62~68
- 马爱军,雷霖霖,陈四清,刘新富,王庚庚,张秀梅,陈大刚. 2003. 鲆鲽类白化机理的研究进展. 海洋水产研究, 24(3): 80~85
- 朱杰,张秀梅,高天翔,柳广东,杨原文. 2002. 大菱鲆早期变态发育和体表黑色素细胞形态学观察. 水产学报, 26(3): 193~200
- 朱德芬. 1996. 黑鲷生物学特性及增养殖概况. 水产养殖, 1: 30~32
- 肖志忠,郑炯,于道德,李军. 2008. 条石鲷早期发育的形态特征. 海洋科学, 32(3): 25~30
- 杨纪明. 2000. 未见记载的真鲷变色. 海洋科学, 24(6): 51
- Bolker, J. A., and Hill, C. R. 2000. Pigmentation development in hatchery-reared flatfishes. *Journal of Fish Biology*, 56(5): 1 029~1 052
- Doucet, S. M., and Meadows, M. G. 2009. Iridescence; a functional perspective. *Journal of the Royal Society Interface*, 6(Suppl 2): S115~S132
- Fujii, R. 1993. Cytophysiology of fish chromatophores. *International Review of Cytology*, 143: 191~255
- Fujii, R., and Oshima, N. 1986. Control of chromatophore movements in teleost fishes. *Zoological Science*, 3: 13~47
- Mills, M. G., and Patterson, L. B. 2009. Not just black and white: Pigment pattern development and evolution in vertebrates. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 20(1): 72~81
- Nakamura, K. N., Ozaki, A. O., Akutsu, T. A., Iwai, K. I., Sakamoto, T. S., Yoshizaki, G. Y., and Okamoto, N. O. 2001. Genetic mapping of the dominant albino locus in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Molecular Genetics and Genomics*, 265(4): 687~693
- Nakamura, M., Seikai, T., Aritaki, M., Masuda, R., Tanaka, M., and Tagawa, M. 2010. Dual appearance of xanthophores, and ontogenetic changes in other pigment cells during early development of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries Science*, 76(2): 243~250
- Randall, J. E. 2005. A review of mimicry in marine fishes. *Zoological Studies*, 44(3): 299~328
- Reedy, M. V., Parichy, D. M., Erickson, C. A., Mason, K. A., and Frost-Mason, S. K. The regulation of melanoblast migration and differentiation, in *The Pigmentary System and its Disorders*, J. J. Nordlund, Boissy, R. E., Hearing, V. J., King, R. A., Ortonne, J. P., Editor. 1997, Oxford University Press, Oxford. 75~95
- Roberts, R. J., Young, H., and Milne, J. A. 1972. Studies on the skin of plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Journal of Fish Biology*, 4(1): 87~98
- Rothbard, S., and Wohlfarth, G. W. 1993. Inheritance of albinism in the grass carp, *Ctenopharyngodon idella*. *Aquaculture*, 115(1-2): 13~17