

# 重口裂腹鱼鳞片发育和覆盖过程

严太明 刘小帅 杨 淞 杨世勇 何 智\*

四川农业大学动物科技学院 雅安 625014

**摘要:** 为探讨重口裂腹鱼 (*Schizothorax davidi*) 鳞片发育规律, 采用茜素红饱和中性水溶液染色法和组织学方法观察了实验室养殖的重口裂腹鱼稚鱼鳞片发生和覆盖过程。结果显示, 重口裂腹鱼鳞片开始发生和覆盖完成的时间分别为出膜后第 62 天和第 110 天。鳞片覆盖过程中, 出现的 6 个鳞片发生的起始位置 (出现时间) 依次为鳃盖后缘侧线处 (出膜后 62 天)、尾柄中部侧线处 (出膜后 71 天)、臀鳍基部 (出膜后 79 天)、腹鳍基部 (出膜后 83 天)、背鳍基部前缘 (出膜后 91 天) 和峡部 (出膜后 104 天)。组织学观察结果表明, 鳞片发育主要经历了形态发生早期、形态发生晚期、分化早期、分化晚期和鳞片折叠期 5 个阶段。鳞被覆盖过程中, 鳞被覆盖率 ( $CR$ , %) 与日龄 ( $D$ , d) 和体长 ( $L$ , mm) 的关系分别为:  $CR = -0.0014D^3 + 0.3573D^2 - 28.4080D + 712.78$  (拟合度判定系数  $R^2 = 0.9805$ ,  $n = 77$ ,  $P < 0.0001$ ),  $CR = 0.0077L^3 - 0.9444L^2 + 43.0920L - 634.35$  (拟合度判定系数  $R^2 = 0.5084$ ,  $n = 77$ ,  $P < 0.0001$ ), 鳞被覆盖率与日龄显著相关 ( $r = 0.984$ ,  $P < 0.0001$ ), 与体长的相关性较低 ( $r = 0.771$ ,  $P < 0.0001$ ), 这表明重口裂腹鱼鳞片发生和覆盖与日龄关系密切。这些研究结果丰富了重口裂腹鱼早期发育生物学资料, 有助于了解其在系统学和功能形态学上的特征。

**关键词:** 重口裂腹鱼; 鳞片发育; 鳞片覆盖

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2014)03-391-08

## Scale Development and Squamation Chronology for Davids's Schizothoracin (*Schizothorax davidi*)

YAN Tai-Ming LIU Xiao-Shuai YANG Song YANG Shi-Yong HE Zhi\*

College of Animal Science and Technology, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

**Abstract:** To determine the pattern of scale formation, scale morphology, growth and squamation chronology were described for the Davids's Schizothoracin (*Schizothorax davidi*) reared in the laboratory condition, using alizarin red staining and histology methods. The data analysis was performed by the software of Microsoft Excel 2010 and bivariable analysis of SPSS17.0. The onset and completion of scale formation occurred at the 62 and 110 days post hatching (dph) (Fig. 1 and 2), respectively. The onset of six locations of scale development occurred in the 62 day at the lateral line near the posterior border of gill cover, in the 71 day at the lateral line near the middle of caudal peduncle, in the 79 day at the base of anal fin, in the 83 day at the base of pelvic fin, in the 91 day at the base of dorsal fin, and the 104 day at the isthmus (Fig. 1 and 2), respectively. Furthermore, the histology analysis distinguished five steps in the scale formation and development as early morphogenesis, late morphogenesis, early differentiation, late differentiation and scale fold (Fig. 3). The

**基金项目** 农业部淡水鱼类种质资源与生物技术重点开放实验室开放课题 (No. LFB20070609);

\* 通讯作者, E-mail: hezhisicau@hotmail.com;

**第一作者介绍** 严太明, 男, 博士; 研究方向: 鱼类生态学; E-mail: yantaiming@sina.com。

收稿日期: 2013-08-26, 修回日期: 2014-01-26

relationship between scale coverage rate ( $CR$ , %) and days post hatching ( $D$ , d) was  $CR = -0.0014D^3 + 0.3573D^2 - 28.4080D + 712.78$  (coefficient of determination  $R^2 = 0.9805$ ,  $n = 77$ ,  $P < 0.0001$ ) (Fig. 4a), between scale coverage rate and body length was  $CR = 0.0077L^3 - 0.9444L^2 + 43.0920L - 634.35$  (coefficient of determination  $R^2 = 0.5084$ ,  $n = 77$ ,  $P < 0.0001$ ) (Fig. 4b), by regression analysis, respectively. By bivariable analysis, the scales coverage rate were significantly associated with age ( $r = 0.984$ ,  $P < 0.0001$ ), and low correlation was between scales coverage rate and body length ( $r = 0.771$ ,  $P < 0.0001$ ). The results of this study suggested that the scale development and squamation chronology in Davids' Schizothoracin closely related to age. These knowledge may be useful in understanding of the systematics, functional morphology and habitat use for this fish.

**Key words:** *Schizothorax davidi*; Scale development; Squamation chronology

鱼鳞是鱼类特有的皮肤衍生物,对鱼体具有保护功能,同时在鱼类学和鱼类资源研究中也具有重要意义(Sire et al. 1997, Sharpe 2001, Sire et al. 2004, Able et al. 2009)。鳞片发生位置和覆盖过程的研究有助于对鱼类演化过程的探讨和亲缘关系的鉴定(Chapoton 1967, Cooper 1971, White 1977, Park et al. 1988),同时也可辅助判断鱼苗的生长状况和培育效果(李思发等 1986)。众多研究表明,鱼鳞发生和发育过程在不同物种之间基本相似(Sire et al. 2004),而其发育起始位置、数量以及覆盖过程却有较大的差异(李思发 1983, 李思发等 1986, Park et al. 1988, Sire et al. 2004, Able et al. 2009)。

裂腹鱼类在分类学上属于鲤形目(Cypriniformes)裂腹鱼亚科(Schizothoracinae),仅分布在亚洲中部青藏高原及其周边水域,全世界分布有12个属,中国有11个属,共计76种或亚种,这些种类多为当地水体中的重要经济鱼类(曹文宣等 1981, 乐佩琪等 2000)。重口裂腹鱼(*Schizothorax davidi*)隶属于裂腹鱼亚科裂腹鱼属,主要分布于长江干流、嘉陵江和岷江水系及各支流中、上游峡谷急流中,体被细鳞,是当地一种重要经济鱼类(丁瑞华 1994)。对该鱼针对肌肉营养成分(周兴华等 2006)、消化道细胞结构(方静等 2007, 2008, 何敏等 2008)、精子超微结构(杨世勇等 2010)、早期发育等(严太明等 2007, 何春林等 2008, Liang et al. 2013)已进行了研究。本文

采用茜素红染色法和组织学方法研究了重口裂腹鱼稚鱼鳞片发生起始位置、发育过程和覆盖规律,旨在丰富重口裂腹鱼早期发育的生物学资料,揭示裂腹鱼亚科鱼类鳞片发育的基本规律,为鱼类鳞片发育的进一步研究提供基础资料。

## 1 材料与方 法

**1.1 实验鱼来源与饲养** 将在雅安市芦山宝剑渔业有限公司人工授精的重口裂腹鱼受精卵带回四川农业大学水产系实验室进行静水孵化,用充氧泵充氧。选择孵出时间基本一致的初孵仔鱼饲养于玻璃水族箱(长×宽×高为90.0 cm×40.0 cm×75.0 cm)中,用加热棒控制水温在20.0℃左右。仔鱼开口后前20 d投喂人工海水孵化的卤虫(*Artemia salia*)无节幼体,之后投喂消毒剁碎的水蚯蚓(Tubificidae)。每天分别在8:00时和20:00时进行投喂,投喂1 h后换1/2充分曝气的自来水,并及时清除缸底粪便和残饵。

**1.2 样品采集与处理** 在90%仔鱼腹鳍褶消失以后每天观察鳞片发生情况,待鱼体出现鳞片时开始取样,之后每4 d取样一次。实验鱼用盐酸利多卡因(浓度为30.0 ml/L,使用剂量为1 L)麻醉后,在Leica-MZ475立体显微镜照相系统下拍照,并用系统自带软件测量鱼体体长(精确度0.1 mm)。用吸水纸吸干鱼体表面水分后在分析天平上称重(精度0.01 mg)。每次随机抽取15尾鱼,其中10尾用于直接染色

观察鳞片出现位置以及鳞片覆盖情况,5尾用10.0%的福尔马林溶液固定用于鳞片发生的组织学观察。

**1.3 鱼皮染色和组织切片观察** 用手术剪去掉所有鳍条后,利用手术刀沿背部中线剖开,再用镊子和手术刀轻轻剥离出尾部后缘至尾柄末端的整个躯干部的鱼体表皮。鱼皮采用茜素红饱和中性水溶液染色(李思发 1983),用蒸馏水清洗干净后在显微镜(Nikon E800)下观察和照相,并用照相系统自带软件测量鱼体躯干表面积和鳞片覆盖面积。对福尔马林溶液固定材料的尾柄部进行常规石蜡切片,切片厚度 $6\ \mu\text{m}$ ,H.E染色,中性树胶封片后进行鳞片发生的组织学观察,并在Nikon E800显微镜下照相。

**1.4 数据处理** 选用鳞被覆盖率(鳞片覆盖面积与整个鱼皮总面积之百分比)作为判断鳞片覆盖指标。采用Adobe Photoshop CS3进行图片编辑处理。用Microsoft Excel 2010绘制鳞片覆盖率与日龄、体长的关系曲线。用SPSS17.0双变量相关性分析进行数据分析。

## 2 结 果

**2.1 鳞片发生起始位置及覆盖过程** 通过茜

素红饱和中性水溶液染色法确定了重口裂腹鱼有6个鳞片发生起始位置,按出现的先后顺序依次是鳃盖后缘侧线处、尾柄中部侧线处、臀鳍基部、腹鳍基部、背鳍基部和峡部(图1)。

出膜后第62天,稚鱼体长为 $(29.6 \pm 0.6)\text{mm}$ ( $29.0 \sim 30.1\text{mm}$ ,  $n=3$ ),鳃盖后缘首先出现侧线鳞(图2a)。出膜后第71天,体长 $(33.9 \pm 2.5)\text{mm}$ ( $32.4 \sim 34.9\text{mm}$ ,  $n=3$ ),第2个鳞片起始位置出现在尾柄中部侧线鳞处(图2b),鳞片以几乎相等的速度以该起点为中心向横轴和纵轴方向延伸及覆盖。出膜后第79天,第3个鳞片起始位置在臀鳍基部出现,鱼体体长 $(35.8 \pm 2.4)\text{mm}$ ( $31.7 \sim 39.5\text{mm}$ ,  $n=7$ ),此时鳃盖后缘侧线上下两侧出现鳞片,尾柄部鳞片覆盖基本完成(图2c)。出膜后第83天,体长 $(37.2 \pm 0.9)\text{mm}$ ( $36.9 \sim 40.0\text{mm}$ ,  $n=8$ ),第4个覆盖起始位置位于腹鳍基部(图2d),鳞片开始沿腹鳍基部向周围缓慢覆盖。出膜后第91天,体长增至 $(38.5 \pm 3.4)\text{mm}$ ( $31.4 \sim 40.9\text{mm}$ ,  $n=8$ ),背鳍基部前缘出现第5个鳞片起始位置,体中部鳞片迅速沿侧线向前延伸与鳃盖后缘处鳞片汇合形成完整的侧线鳞,腹部鳞片覆盖至腹鳍基部前方,背部鳞片覆盖至背鳍基部前方,鳃盖后缘几排鳞片特

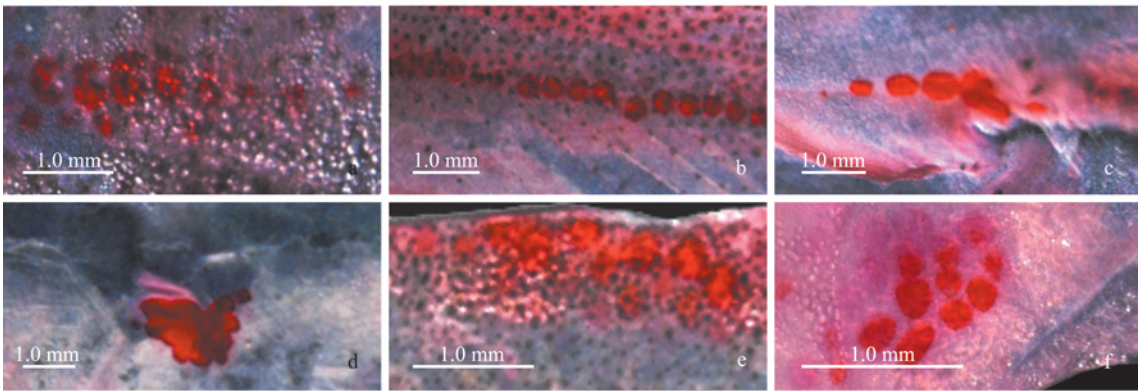


图1 重口裂腹鱼稚鱼鳞片发生起始位置

Fig. 1 Location of scale development in juvenile *Schizothorax davidi*

a. 鳃盖后缘侧线处; b. 尾柄中部侧线处; c. 臀鳍基部; d. 腹鳍基部; e. 背鳍基部; f. 峡部。

a. Lateral line near the posterior border of gill cover; b. Lateral line near the middle of caudal peduncle; c. Base of anal fin; d. Base of pelvic fin; e. Base of dorsal fin; f. Isthmus.

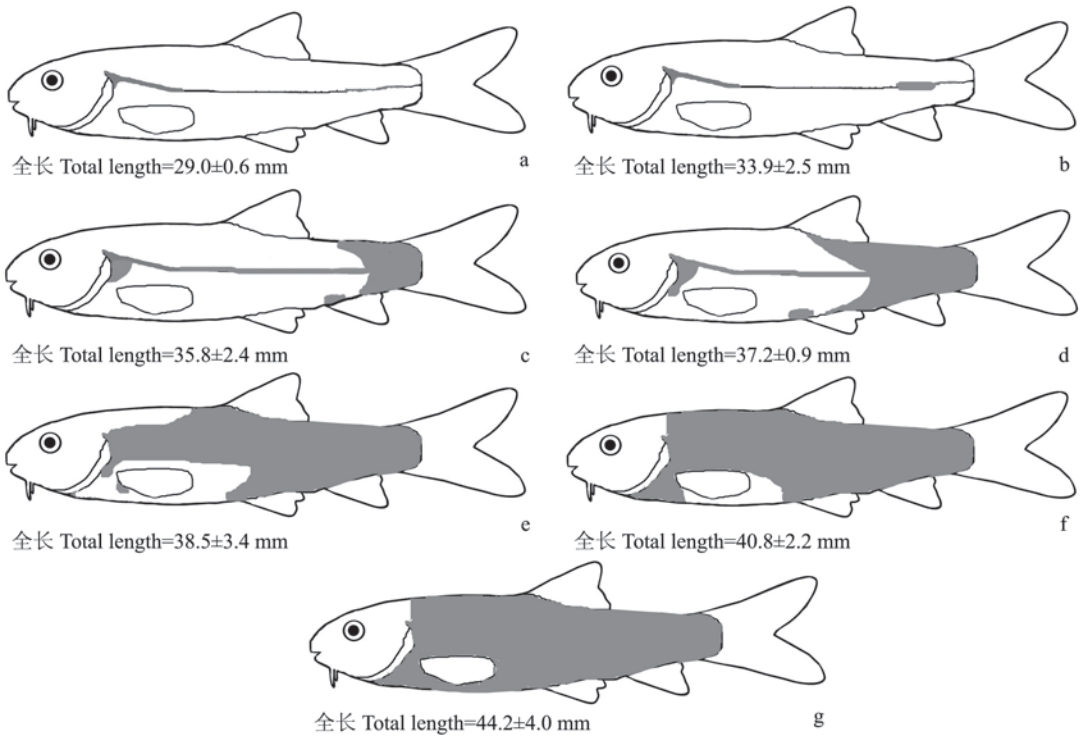


图2 重口裂腹鱼稚鱼鳞片覆盖过程示意图

Fig. 2 Diagrammatic illustrations of the squamation sequence in juvenile *Schizothorax davidi*

a. 出膜后第62天; b. 出膜后第71天; c. 出膜后第79天; d. 出膜后第83天; e. 出膜后第91天;

f. 出膜后第104天; g. 出膜后第110天。阴影部分表示覆盖区域。

a. 62 days post hatching; b. 71 days post hatching; c. 79 days post hatching; d. 83 days post hatching; e. 91 days post hatching; f. 104 days post hatching; g. 110 days post hatching. Shaded area indicates the presence of scales.

化,略大于周围鳞片(图2e)。出膜后第104天,体长( $40.8 \pm 2.2$ )mm( $37.5 \sim 44.2$  mm,  $n = 10$ ),在峡部出现最后一个鳞片发生起始位置。此时,两排臀鳞特化明显,背部鳞片覆盖已完成,腹部鳞片进一步缓慢向腹鳍前方覆盖(图2f)。出膜后第110天,体长( $44.2 \pm 4.0$ )mm( $33.5 \sim 47.3$  mm,  $n = 10$ ),鱼体全身鳞片基本覆盖完成(图2g)。从鳞片覆盖速度的总趋势来看,尾柄部鳞片向身体前部的覆盖速度明显快于鳃盖后缘附近鳞片向后覆盖的速度,背部鳞片的覆盖速度快于腹部,腹鳍基部附近鳞片的覆盖速度最慢(图2)。

**2.2 鳞片发生的组织学观察** 组织切片观察重口裂腹鱼的鳞片发育,主要经历了以下过程。

发生早期 胶原纤维致密层在表皮基质细

胞下面迅速堆积形成真皮基质(图3a)。表皮基质细胞形状不规则,细胞核较大,并列排列;纤维样细胞开始侵入真皮中部,单独形成一层细胞;成纤维细胞在表皮和真皮交界处大量形成(图3b),预示着鳞片发生过程的开始。

发育晚期 表皮基质细胞形成一层连续细胞层,细胞并列排列,真皮底部的内皮细胞变得更加扁平;表皮和真皮交界处的纤维样细胞分化为更大的细胞,开始形成鳞片乳突(图3c)。

分化早期 鳞片乳突形成两层细胞,上层细胞紧密连接在表皮与真皮交界处(图3d);鳞片基质开始沉积,鳞片乳突继续增多,细胞核变得细长,进一步向表皮基质凹入,开始分化为鳞囊(图3e)。鳞片乳突分化成两层鳞片形成细胞,两层细胞之间出现鳞片基质层,同

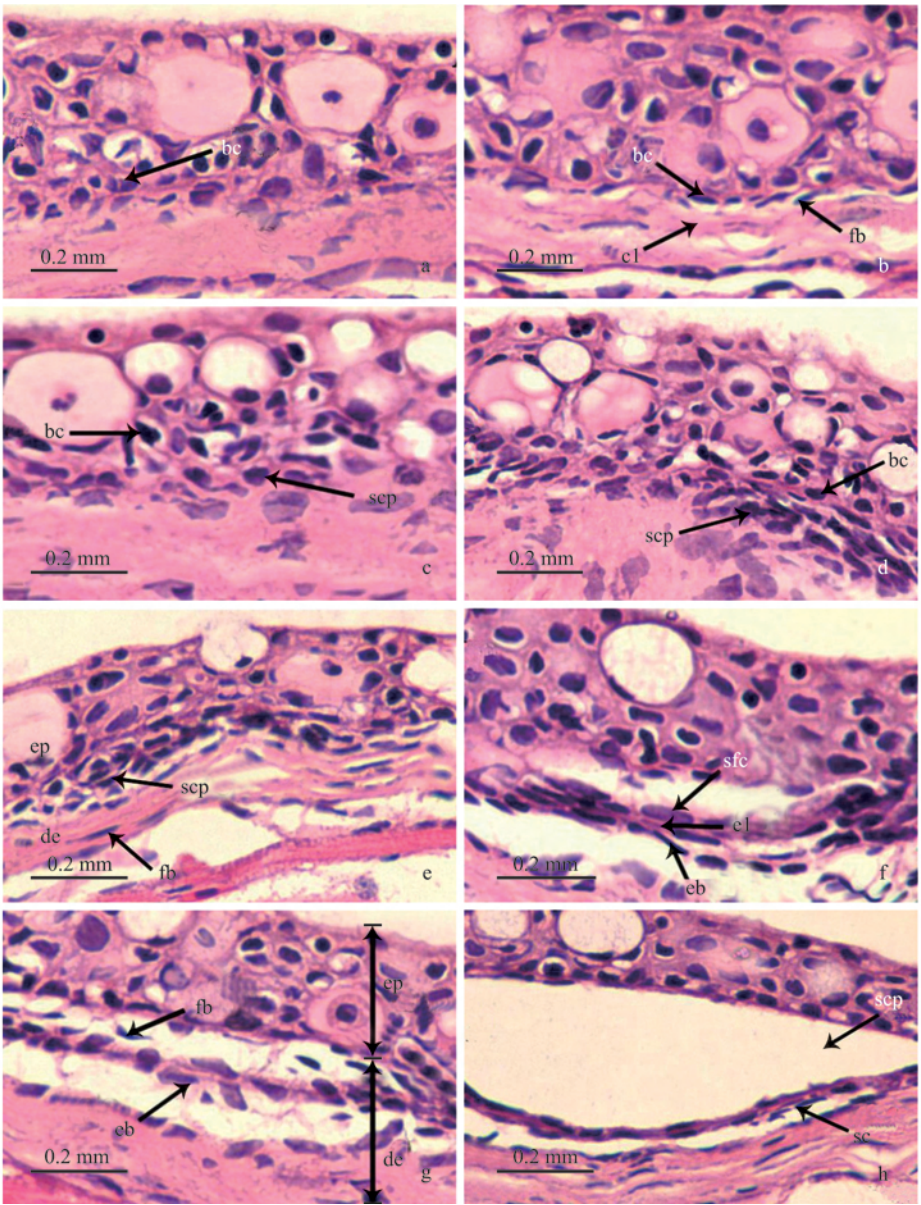


图 3 重口裂腹鱼鳞片发育的组织结构

Fig. 3 Histology of scale development in juvenile *Schizothorax davidi*

a, b. 鳞片形态发生早期: a. 胶原纤维堆积形成真皮组织; b. 大量纤维样细胞在表皮-真皮交界处积累; c. 形态发育晚期: 鳞片乳突的形成; d~f. 分化早期: d. 鳞片乳突形成两层细胞; e. 鳞片乳突细胞开始分化为鳞囊; f. 鳞囊形成; g. 分化晚期: 随着钙质的沉积和鳞囊的扩大, 鳞片形成细胞和基质层明显; h. 折叠期: 表皮在鳞片后端边缘折叠, 鳞片形成。

a, b. Early morphogenesis. the collagenous fiber formed the dermal stroma (a) and the accumulation of fibroblasts along the epidermal-dermal boundary (b). c. Late morphogenesis, the differentiation of scale papillae was below the epidermis. d-f. Early differentiation, the two upper cell layers of the scale papillae differentiate into scale-forming cells (d), scale pocket began form (e) and scale pocket completed formation (f). g. Late differentiation. The depositions of elasmodin in the external layer and the characteristics of scale scale-forming cells and elasmodin were obvious. h. Folding stage. The epidermis starts to fold around the posterior margin of the scale.

bc. 基底细胞; cl. 胶原纤维层; de. 真皮; eb. 弹性纤维; el. 外层细胞; ep. 表皮; fb. 成纤维细胞; sc. 鳞片; scp. 鳞片乳突; sfc. 鳞片形成细胞。

bc. Basal cell; cl. Colleague layer; de. Dermis; eb. Elasmoblast; el. External layer; ep. Epidermis; fb. Fibrablast; sc. Scale; scp. Scale papilla; sfc. Scale forming cell.

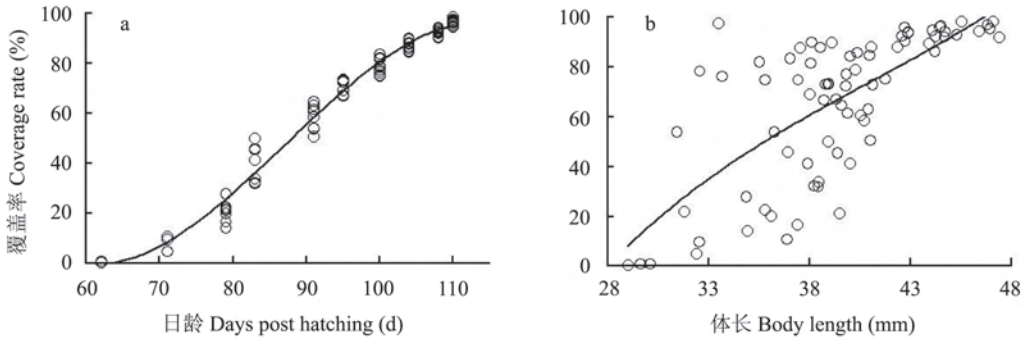


图 4 重口裂腹鱼稚鱼鳞被覆盖率与日龄 (a)、体长 (b) 的关系

Fig. 4 Relationship between scale coverage rate and days after hatching (a) and body length (b) for *Schizothorax davidi*

时鳞囊也形成(图 3f)。

分化晚期 随着钙质的沉积和鳞囊的扩大,鳞片形成细胞和基质层明显(图 3g)。

折叠期 鳞片基质进一步沉积,鳞囊扩大,形成成熟的鳞片(图 3h)。

**2.3 鳞被覆盖与体长和日龄的关系** 鳞被覆盖率(coverage rate, CR, %)与日龄(days, D, d)的关系为:  $CR = -0.0014D^3 + 0.3573D^2 - 28.4080D + 712.78$  (拟合度判定系数  $R^2 = 0.9805$ ,  $n = 77$ ,  $P < 0.0001$ ) (图 4a); 鳞片覆盖率(CR)与体长(body length, L, mm)的关系为:  $CR = 0.0077L^3 - 0.9444L^2 + 43.0920L - 634.35$  (拟合度判定系数  $R^2 = 0.5084$ ,  $n = 77$ ,  $P < 0.0001$ ) (图 4b)。鳞被覆盖与日龄显著相关( $r = 0.984$ ,  $P < 0.0001$ ),与体长的相关性较低( $r = 0.771$ ,  $P < 0.0001$ )。

### 3 讨论

**3.1 鳞片发生的起始位置及数量** 重口裂腹鱼鳞片最先出现在鳃盖后缘的侧线处,这与同为鲤形目鲤科的鲤鱼(*Cyprinus carpio*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)和草鱼(*Ctenopharyngodon idellu*)鳞片最先出现在躯干前段侧线处的结果基本一致(李思发 1983)。而与丽鱼科(Cichlidae)的尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*) (李思发 1983)、5种底鳉科鱼类(Able et al. 2009)、鳗鲡科

(Anguillidae)的奥克兰鳗鲡(*Anguilla australis*)和大鳗鲡(*A. dieffenbachii*) (Jellyman 1979)及胭脂鱼科(catostomidae)的小孔亚口鱼(*Minytrema melanops*) (White 1977)鳞片最早发生在尾柄部侧线处存在差异。此外,鳞片发生起点还可以出现在身体的其他部位,如鲮科(Mugilidae)的梭鱼(*Mugil so-iuy basilewsky*) (张非常等 1980)、塘鳢科(Eleotridae)的河川沙塘鳢(*Odontobutis potamophila*) (胡先成等 1996)、太阳鱼科(Centrarchidae)的暗斑棘盖太阳鱼(*Pomoxis nigromaeulatus*) (Cooper 1971)鳞片最早在尾柄侧中央至体侧中央的连线上出现。还有少数鱼类鳞片最早出现位置并不在侧线处,如鳢科(Channidae)的乌鳢(*Channa agrus*)出现在头顶部(谢从新等 1996),溪鲮科(Aplocheilidae)的花斑溪鲮(*Rivulus marmoratus*)出现在鳃盖骨和颅骨连接处(Park et al. 1988),鲱科(Clupeidae)的大鳞油鲱(*Brevoortia patronus*)出现在胸鳍与腹鳍之间的腹部(Chapoton 1967)。这些鱼类鳞片发生的起始位置存在的差异,是否与物种演化以及生存环境有一定的相关性还有待深入研究。

重口裂腹鱼鳞片发生起始位置数量多达 6 个,明显不同于以往的研究结果。同为鲤科鱼类的鲤鱼、鲢、鳙和草鱼(李思发 1983);丽鱼科的尼罗罗非鱼(李思发 1983)、鳗鲡科的奥克兰鳗鲡和大鳗鲡(Jellyman 1979)、塘鳢科的河

川沙塘鳢(胡先成等 1996)仅有 1 个鳞片发生起始位置,鲮科的梭鱼(张非常等 1980)、溪鲮科的花斑溪鲮(Park et al. 1988)、鲱科的大鳞油鲱(Chapoton 1967)有 2 个,鲤齿鲮科(Cyprinodontidae)的杂色鲮(*Cyprinodon variegatus variegatus*)(Able et al. 2009)、太阳鱼科的暗斑棘盖太阳鱼(Cooper 1971)有 3 个,鳢科的乌鳢(谢从新等 1996)、底鲮科鱼类(Able et al. 2009)则有 4 个。由此可以看出,这些不同鱼类鳞片发生起始位置和数量差异明显,或许能作为探讨鱼类演化过程和鉴定各类鱼类亲缘关系的一个途径。

**3.2 鳞被覆盖过程** 鳞片覆盖程度评价指标因鱼类鳞片大小不同而有差异。如梭鱼、鲤鱼、草鱼、尼罗罗非鱼、河川沙塘鳢、黑鲮(*Acanthopagrus schlegelii*)等因鳞片较大、行列清楚和容易计数,习惯采用鳞片出现的排数来判定覆盖情况。对于鳞片小、行列不清、难以计数的鲢、鳙、乌鳢和一些鲮科鱼类(Able et al. 2009)等则常采用鳞片覆盖面积来进行描述。本实验的研究对象重口裂腹鱼体披细鳞,其排数难以统计,故我们采用鳞片覆盖面积与躯干表面积之百分比作为覆盖率指标。本实验结果表明,重口裂腹鱼的体长增长和发育时间均能显著影响鳞片覆盖率( $P < 0.0001$ ),但发育时间的影响更大。与之不同的是,鲤鱼、草鱼、鲢、鳙、尼罗罗非鱼(李思发 1983)、梭鱼(张非常等 1980)、5 种鲮科鱼类(Able et al. 2009)以及同一年龄组的斑马鱼(*Danio rerio*)(Sire et al. 1997)的鳞片发生与体长增长关系更密切。

本实验结果显示,重口裂腹鱼鳃盖后缘出现侧线鳞的时间先于尾柄中部,但尾柄部鳞片发育和覆盖速度却明显快于前者,这可能是身体形态结构适应急流生活环境的一种策略。幼鱼在游动时主要依靠尾部摆动产生驱动力,身体后部与水中较硬的河床基质接触或摄食时产生损伤的几率大于身体前部,促使鱼类尾部鳞片覆盖快速完成,以达到尽早保护身体后半部分皮肤的作用。实验还发现,重口裂腹鱼躯干背部鳞片覆盖完成后峡部才开始发生鳞片,最

后与腹鳍基部发生的鳞片汇合完成腹中线覆盖,这和很多鱼类鳞片覆盖终止于腹部是相同的(李思发 1983)。虽然鲤鱼、草鱼、鲢、鳙也和重口裂腹鱼一样,鳞片最先均出现在躯干前部的侧线处,但它们的鳞片覆盖过程有一些差异。如鲤鱼和草鱼鳞片以 1 个起始位置为中心,用相似速度横向和纵向扩展,最后覆盖腹部中线。而鲢和鳙向腹部和尾柄部覆盖鳞片的速度快于向背部方向,在腹部与尾柄部基本覆盖完毕时鳞片才由侧线上方方向背部和由尾柄上部向前伸展,最后覆盖头后背部。尼罗罗非鱼的鳞片先出现在尾柄中部,沿侧线处向前的覆盖速度快于向后,并以相似的速度向背、腹部扩展,头后背部最后覆盖(李思发 1983)。黑鲮和鲮科鱼类鳞片覆盖分别以身体中部侧线和躯干后部侧线处 2 个位置为中心,向四周扩展延伸直至覆盖整个鱼体(丁彦文等 1991, Able et al. 2009)。从这些研究来看,不同分类阶元的物种之间鳞片覆盖方式差异较大,但很多同亚科或同属的物种之间鳞被覆盖过程却基本相似,表明鳞被覆盖特点可作为鉴定分类地位相近种类亲缘关系的重要证据。

**3.3 鳞片发生的组织学研究** 本研究表明,重口裂腹鱼的鳞片发育主要经历了真皮基质形成、鳞片乳突出现、鳞囊分化和基质沉积等过程。这与斑马鱼(Sire et al. 1997)以及其他硬骨圆鳞鱼类鳞片形成过程基本相似(Maekawa et al. 1972, Olson et al. 1980)。此外,形态各异的栉鳞鱼类鳞片,幼鱼皮肤开始长出形态较为原始的圆鳞,而后圆鳞会逐渐发育成栉鳞,其鳞片的发生过程与圆鳞鱼类基本类似(张非常等 1980, Sire et al. 1997, Zhu et al. 2004)。这些结果表明,鳞片的发生过程在不同物种间基本一致。

## 参 考 文 献

- Able K W, Sakowicz G P, Lamonaca J C. 2009. Scale formation in selected fundulid and cyprinodontid fishes. *Ichthyological Research*, 56(1): 1-9.
- Chapoton R B. 1967. Scale development in the gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. *Transactions of the American Fisheries*

- Society, 96(1): 60-62.
- Cooper J A. 1971. Scale development as related to growth of juvenile black crappie, *Pomoxis nigromaculatus* Lesueur. Transactions of the American Fisheries Society, 100(3): 570-572.
- Jellyman D J. 1979. Scale development and age determination in New Zealand freshwater eels (*Anguilla* spp.). New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 13(1): 23-30.
- Liang R F, Li B, Li K F, et al. 2013. Effect of total dissolved gas supersaturated water on early life of David's schizothoracin (*Schizothorax davidi*). Journal of Zhejiang University: Science B, 14(7): 632-639.
- Maekawa K, Yamada J. 1972. Morphological identification and characterization of cells involved in the growth of the goldfish scale. Japanese Journal of Ichthyology, 19(1): 1-10.
- Olson O P, Watabe N. 1980. Studies on formation and resorption of fish scales. IV. Ultrastructure of developing scales in newly hatched fry of the sheepshead Minnow, *Cyprinodon variegatus* (Atheriniformes: Cyprinodontidae). Cell and Tissue Research, 211(2): 303-316.
- Park E, Lee S. 1988. Scale growth and squamation chronology for the laboratory reared hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae). Japanese Journal of Ichthyology, 34(4): 476-482.
- Sharpe P T. 2001. Fish scale development: hair today, teeth and scales yesterday? Current Biology, 11(18): 751-752.
- Sire J Y, Akimenko M A. 2004. Scale development in fish: a review, with description of *sonic hedgehog* (*shh*) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). The International Journal of Developmental Biology, 48(2/3): 233-247.
- Sire J Y, Allizard F, Babiar O, et al. 1997. Scale development in zebrafish (*Danio rerio*). Journal of Anatomy, 190(4): 545-561.
- White D S. 1977. Early development and pattern of scale formation in the spotted sucker, *Minytrema melanops* (Catostomidae). Copeia, 1977(2): 400-403.
- Zhu J, Zhang X M, Gao T X. 2004. Morphological studies on the development of melanophores and scales in Malpigmented *Paralichthys olivaceus*. Acta Hydrobiologica Sinica, 28(6): 653-658.
- 曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 1981. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系 // 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 118-130.
- 丁瑞华. 1994. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社, 369-371.
- 丁彦文, 李加儿, 区又君. 1991. 黑鲟早期鳞被的形成. 热带海洋, 10(3): 16-20.
- 方静, 何敏. 2007. 重口裂腹鱼消化道内分泌细胞的免疫组织化学鉴别和定位. 水生生物学报, 31(5): 744-747.
- 方静, 何敏, 崔恒敏. 2008. 重口裂腹鱼消化道黏膜的超微结构. 中国兽医学报, 28(7): 812-815, 819.
- 何春林, 付自东, 严太明, 等. 2008. 用荧光物质浸泡标记重口裂腹鱼仔鱼耳石. 四川动物, 27(3): 331-334.
- 何敏, 张宇, 李宁娅, 等. 2008. 重口裂腹鱼消化道内分泌细胞的免疫组化定位. 水利渔业, 28(1): 22-23.
- 胡先成, 孙帼英. 1996. 河川沙塘鳢早期鳞被的形成. 重庆师范学院学报: 自然科学版, 13(3): 6-9.
- 乐佩琪, 单乡红, 林人端, 等. 2000. 中国动物志: 硬骨鱼纲鲤形目下卷. 北京: 科学出版社, 273-355.
- 李思发. 1983. 五种鱼的鳞被复盖过程及其同生长的关系. 水产学报, 7(4): 343-351.
- 李思发, 杨小林, 何超刚. 1986. 草鱼的鳞片出现和复盖过程的初步研究. 江西水产科技, (1): 45-52.
- 谢从新, 周洁, 熊传喜, 等. 1996. 乌鳢早期鳞被的形成及鳞片形态特征. 华中农业大学学报, 15(1): 68-72.
- 严太明, 周翠萍, 李忠利, 等. 2007. 实验室饲养的重口裂腹鱼仔鱼的形态发育与生长. 四川农业大学学报, 25(4): 493-497.
- 杨世勇, 陈道春, 杨淞, 等. 2010. 重口裂腹鱼精子的超微结构研究. 安徽农业科学, 38(34): 19504-19505, 19508.
- 张非常, 苏炳仁, 林金榜, 等. 1980. 梭鱼 (*Mugil so-iuy* Basilevsky) 鳞片发生的初步观察. 南京大学学报: 自然科学版, (4): 99-104.
- 周兴华, 向泉, 陈建. 2006. 重口裂腹鱼肌肉营养成分的分析. 营养学报, 28(6): 536-537.