

鳊皮肤图案中色素细胞的分布与排列

刘伟^① 赵金良^{①*} 魏磊^① 钱叶周^② 吴超^② 钱德^②

① 农业农村部淡水水产种质资源重点实验室, 水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心, 水产科学国家级实验教学示范中心, 上海海洋大学 上海 201306; ② 池州市秋浦特种水产开发有限公司 池州 247104

摘要: 色素细胞是皮肤图案形成的基础, 为了解鳊 (*Siniperca chuatsi*) 皮肤图案区域色素细胞的种类、分布及排列特征, 采用光学显微镜与电子显微镜对鳊皮肤中图案区域、非图案区域及交界处皮肤的色素细胞进行显微及超显微结构观察。结果显示, 鳊皮肤中含有黑色素细胞、黄色素细胞、红色素细胞及虹彩细胞, 主要分布于表皮层和色素层。头部过眼条纹、躯干纵带、躯干斑块等图案区域皮肤表皮层与色素层均含有黑色素细胞, 非图案区域仅表皮层含有少量黑色素细胞。躯干图案区域(纵带、斑块)皮肤色素层色素细胞分布层次明显, 由外到内依次为黄色素细胞、红色素细胞、黑色素细胞和虹彩细胞, 其中, 虹彩细胞内反射小板较长, 整齐水平排列; 躯干非图案区域皮肤色素层由外到内依次为黄色素细胞、红色素细胞和虹彩细胞, 其中, 虹彩细胞内反射小板较短, 无规则排列。头部过眼条纹色素层含有 4 种色素细胞, 色素细胞数量较少, 且无规则排列, 其中, 黑色素细胞内黑色素颗粒较大。交界处皮肤色素层黑色素细胞数量向非图案区域一侧逐渐减少, 虹彩细胞数量逐渐增加。结果表明, 鳊图案区域与非图案区域、不同图案区域的色素细胞分布与排列各不相同, 本研究结果为鳊色素细胞图案化形成机制提供了基础资料。

关键词: 鳊; 皮肤图案; 色素细胞; 分布; 排列

中图分类号: Q952 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 03-379-08

Distribution Patterning of Pigment Cells in the Skin of Mandarin Fish *Siniperca chuatsi*

LIU Wei^① ZHAO Jin-Liang^{①*} WEI Lei^① Qian Ye-Zhou^② WU Chao^② Qian De^②

① *Laboratory of Freshwater Fisheries Germplasm Resource, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Collaborative Innovation Center for Aquatic Animal Genetics and Breeding, National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;* ② *Chizhou Qiupu Special Aquatic Development Company Limited, Chizhou 247104, China*

Abstract: Pigment cells are the basis of skin pattern formation. In order to understand different types and arrangement of pigment cells in different skin pattern areas of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*), the skin from pattern area, non-pattern area and their junction area were observed with light and electron microscopes. The

基金项目 现代农业产业技术体系专项 (No. CARS-46), 安徽省重点研究和开发计划项目 (No. 1804a07020137);

* 通讯作者, E-mail: jlzhao@shou.edu.cn;

第一作者介绍 刘伟, 男, 硕士研究生; 研究方向: 水产养殖; E-mail: 321533479@qq.com。

收稿日期: 2020-01-10, 修回日期: 2020-03-27 DOI: 10.13859/j.cjz.202003012

results showed that the skin contained melanophores, xanthophores, erythrophores and iridophores, which were mainly distributed in the epidermis and pigment layer. The pattern areas include eye stripe, trunk band and trunk spots that contained melanophores in both the epidermis and pigment layer. The skin non-pattern area only contained a small amount of melanophores in the dermis (Fig. 2). In the skin trunk pattern area (band, strips), different pigment cells were obviously distributed in order in pigment layer: from the outside to the inside, xanthophores, erythrophores, melanophores and iridophores were distributed (Fig. 5b), and the reflective platelets in iridophores were long and neatly arranged horizontally (Fig. 5e). In the non-patterned areas of the trunk xanthophores, erythrophores and iridophores were observed from the outside to the inside (Fig. 5c), and the reflective small plates in iridophores were short and irregularly arranged (Fig. 5f). Pigment layer of the eye stripe contained these four kinds of pigment cells, and the number of pigment cells which were irregularly arranged in this region was small, and melanin granules were large in size (Fig. 5a). At the skin junction area, the number of melanophores in the pigment layer gradually decreased toward the non-patterned area, while the number of iridophores gradually increased (Fig. 5d). The result showed that the types, distributions and arrangements of pigment cells were distinctly different among pattern areas, non-pattern area and junction area. Results of this study provide some basic information for understanding pigmentation patterning mechanism in mandarin fish.

Key words: *Siniperca chuatsi*; Skin pattern; Pigment cells; Distribution; Arrangement

皮肤图案是鱼类最显著的外部形态特征,在物种生存、繁衍和进化中也起着重要的作用 (Santos et al. 2014)。鱼类皮肤图案丰富多彩,是由于皮肤中含有大量的色素细胞,可以呈现出不同的色彩图案 (Nordlund 2015)。目前报道的鱼类色素细胞有 6 种,黑色素细胞 (melanophores)、红色素细胞 (erythrophores)、黄色素细胞 (xanthophores)、虹彩细胞 (iridophores)、白色素细胞 (leucophores) 和蓝色素细胞 (cyanophores)。除蓝色素细胞外,其他 5 种色素细胞在鱼类中较为普遍 (Fujii 1993, Bagnara et al. 2007)。这些色素细胞都起源于神经嵴,由神经管的背侧区域产生,在处于发育阶段的胚胎中广泛迁移后分化而来,在鱼类色彩图案的形成中起着重要的作用 (Le et al. 1969, Hall 1999)。色素细胞呈色方式有两种,一种是细胞内含有色素颗粒,细胞所呈现的颜色就是其中所含色素颗粒的颜色;另一种是通过反射特定波长光的方式呈色 (冷向军等 2006)。黑色素细胞、黄色素细胞和红色素细胞的呈色方式属于前者,而白色素细胞与虹彩细

胞的呈色方式则属于后者 (Nickell et al. 1998)。

鳊 (*Siniperca chuatsi*) 是东亚地区特有淡水鱼类,隶属于鲈形目 (Perciformes) 鳊科 (Sinipercidae) 鳊属。成鱼体色为棕黄色或棕褐色,腹部灰白色,自吻端穿过眼部至背鳍基部前下方有一斜形褐色条纹,躯干两侧有一较宽的与体轴相垂直的褐色纵带,躯干后侧分布有暗褐色斑块,皮肤图案较为独特。鳊近底层生活,喜藏于水底的石块或繁茂的草丛之中,条带与斑块相结合的模式可以使其更好地隐蔽于周围环境之中,达到隐蔽捕食和躲避敌害的目的。前期研究表明,鳊 1~20 日龄体表出现黑色素细胞、黄色素细胞、红色素细胞,体色以黑色为主;35 日龄时,头部过眼条纹、头顶条带、躯干纵带和躯干斑块等主要皮肤图案基本形成 (刘伟等 2019)。

斑马鱼 (*Danio rerio*) 体表存在着由 4 条银灰色条纹和 4 或 5 条蓝色条纹组成的明暗交替的皮肤图案,不同颜色条纹中的色素细胞种类、数量、形态及排列都存在着明显差异 (Hirata et al. 2003, Parichy 2003)。与斑马鱼相比,鳊

皮肤图案呈现复杂多样化, 头部有 3 条细长条纹、躯干有 1 条垂直纵带和若干大小不一的斑块(点)等。基于鳊皮肤图案的独特性, 采用光学显微镜与电子显微镜技术对鳊皮肤组织的显微及超显微结构进行观察, 了解鳊皮肤图案各部位色素细胞种类、分布和排列特征, 理解图案类型与色素细胞间的内在联系, 为探究鳊色素细胞图案化机制研究提供参考资料。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

实验用鱼均来源于安徽省池州市秋浦特种水产开发有限公司养殖基地, 全长 25 ~ 30 cm。选取图案区分明显的鳊 6 尾, 即其头部有 3 条细长条纹、躯干有 1 条与体轴垂直的纵带和若干大小不一的斑块或斑点, 经 MS-222 麻醉处理后, 每条鱼均取身体两侧不同图案部位的皮肤组织。

一侧采取躯干纵带、非图案区和交界处皮肤各 6 小块(约 0.5 cm × 0.5 cm)(图 1), 用于组织切片制样; 另一侧采取过眼条纹、躯干纵带、躯干斑块、非图案区及交界处皮肤各 6 小块(约 0.2 cm × 0.2 cm)(图 1), 用于透射电镜制样(此过程在冰上操作)。

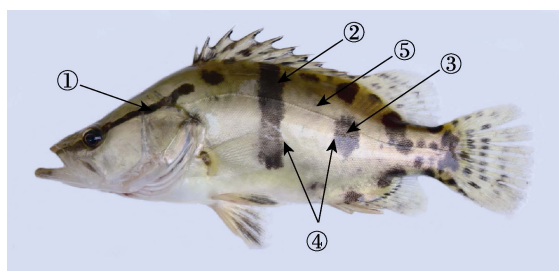


图 1 鳊皮肤组织取样部位

Fig. 1 The skin tissue sampling position of *Siniperca chuatsi*

① 过眼条纹; ② 躯干纵带; ③ 躯干斑块; ④ 交界处; ⑤ 非图案区域。

① Eye strip; ② Trunk band; ③ Trunk spots; ④ Junction; ⑤ Non-pattern area.

1.2 组织切片

将样品于 Bouin's 液固定 12 h, 70%酒精清洗样品至黄色褪去, 然后经 80% ~ 100%的酒精脱水, 二甲苯透明, 浸蜡 2 h, 石蜡包埋。使用 Leica RM 2016 型切片机通过纵切将各部位皮肤连续切片。厚度为 5 ~ 7 μm, 常规 H.E 染色, 中性树胶封片, Olympus 显微镜观察及拍摄拍照。

1.3 透射电镜

将样品放入装有 2.5%戊二醛固定液的 EP 管中固定, 4 °C 过夜。吸出固定液, PB 缓冲液摇晃清洗, 后经 1%锇酸固定 1.5 h, 再清洗, 随后 30% ~ 100%梯度脱水, 然后丙酮替换乙醇, Epon812 渗透、包埋。使用常温超薄切片机(Leica EM KMR3)切割超薄切片, 选取合适的铜网捞取颜色均匀的亮灰色切片, 后经 2%醋酸双氧铀及柠檬酸铅染色, 最后使用透射电镜(FEI Tecnai G2 Spirit Twin)进行观察及拍照。

2 结果

2.1 鳊皮肤的组织结构

鳊躯干部皮肤组织由外到内依次为表皮层、鳞片、真皮层、色素层。色素细胞内含有大量的黑色素, 主要分布于色素层, 表皮层也有少量分布。躯干图案区域(纵带、斑块)的表皮层与色素层中均含有大量连续分布的黑色素细胞(图 2a); 躯干图案区域与非图案区域的交界处表皮层中含有少量黑色素细胞, 色素层含有大量间断分布的黑色素细胞(图 2b); 躯干非图案区域仅表皮层含有少量黑色素细胞, 色素层不含黑色素细胞(图 2c)。

2.2 鳊皮肤色素细胞的种类、分布与排列

2.2.1 色素细胞种类 透射电镜观察发现, 鳊皮肤组织上分布着 4 种色素细胞, 分别是黑色素细胞、虹彩细胞、黄色素细胞和红色素细胞(图 3)。黑色素细胞含有黑色素颗粒, 黑色素颗粒大小相对均匀, 呈圆形或椭圆形, 密集地堆积在细胞质中。虹彩细胞含有大量层叠的

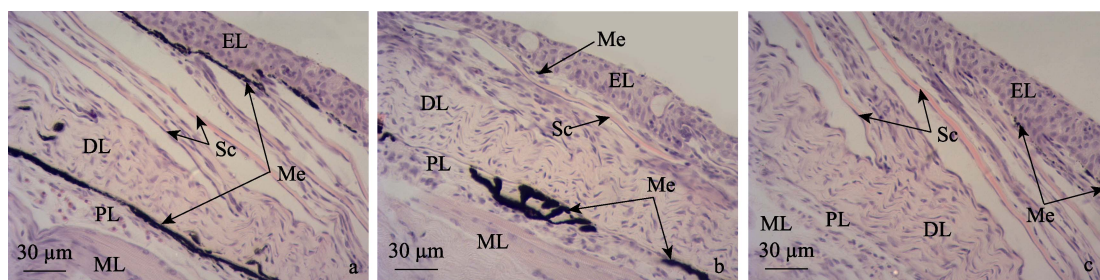


图 2 鳊皮肤结构显微观察

Fig. 2 Microstructure observation of *Siniperca chuatsi* skin

a. 躯干纵带; b. 交界处; c. 非图案区域。a. Trunk band; b. Junction; c. Non-pattern area.

DL. 真皮层; EL. 表皮层; Me. 黑色素细胞; ML. 肌肉层; PL. 色素层; Sc. 鳞片

DL. Dermis layer; EL. Epidermis layer; Me. Melanophores; ML. Muscular layer; PL. Pigment layer; Sc. Scale

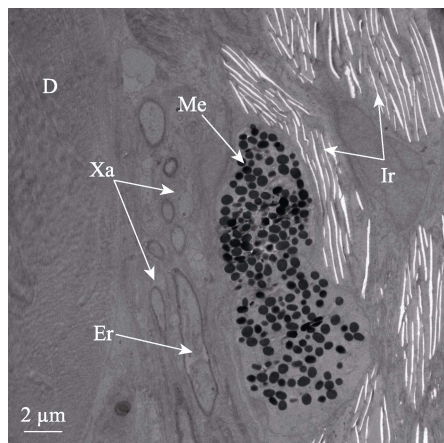


图 3 鳊皮肤色素细胞种类

Fig. 3 The types of pigment cells in *Siniperca chuatsi* skin

D. 真皮; Er. 红色素细胞; Ir. 虹彩细胞; Me. 黑色素细胞; Xa. 黄色素细胞

D. Dermis; Er. Erythrophores; Ir. Irdophores; Me. Melanophores; Xa. Xanthophores

鸟嘌呤晶体, 称为反射小板, 不同部位虹彩细胞中的反射小板所呈现的形态不同, 有的较细长, 有的则较宽短。黄色素细胞与红色素细胞外形相近, 黄色素细胞内含有很多较亮的小囊泡, 红色素细胞则没有。

2.2.2 色素细胞的分布与排列

2.2.2.1 表皮层 表皮层色素细胞数量相对较少, 含有黑色素细胞、黄色素细胞和红色素细

胞, 无虹彩细胞。其中, 黑色素细胞数量明显比黄色素细胞、红色素细胞多, 各色素细胞排列杂乱无序。过眼条带、躯干纵带及躯干斑块这些图案区域含有黑色素细胞, 且细胞内含有较多的黑色素颗粒(图 4a); 非图案区域也含有黑色素细胞, 但细胞内无明显黑色素颗粒(图 4b)。图案区域与非图案区域红色素细胞和黄色素细胞无明显差异。

2.2.2.2 色素层 色素层含有 4 种色素细胞, 黄色素细胞、红色素细胞、黑色素细胞和虹彩细胞(图 5)。除过眼条带外, 其他部位色素层中的色素细胞整齐排列, 层次明显。

图案区域(过眼条纹、躯干纵带及躯干斑块)均含有黄色素细胞、红色素细胞、黑色素细胞和虹彩细胞, 其中, 虹彩细胞内的反射小板较长, 整齐水平排列。头部过眼条纹中色素细胞数量少于躯干纵带和躯干斑块, 色素细胞排列不规则(图 5a); 躯干纵带和躯干斑块中色素细胞数量较多, 主要以黑色素细胞和虹彩细胞为主, 色素细胞整齐排列, 层次明显, 由外到内依次为黄色素细胞、红色素细胞、黑色素细胞和虹彩细胞(图 5b, e)。非图案区含有黄色素细胞、红色素细胞和虹彩细胞, 色素细胞整齐排列, 层次明显, 由外到内依次为黄色素细胞、红色素细胞和虹彩细胞, 其中, 虹彩细胞数量较多, 细胞内的反射小板较短且无

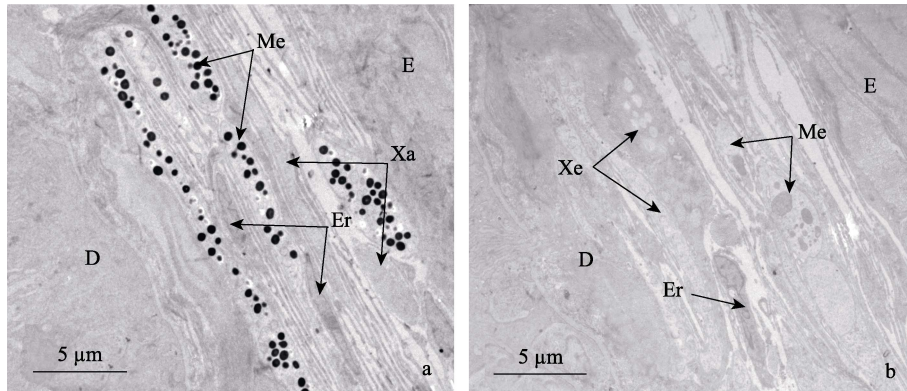


图 4 鳊图案区域与非图案区域表皮层色素细胞分布

Fig. 4 The distribution of pigment cells in epidermis' pattern area and non-pattern area of *Siniperca chuatsi*

a. 图案区域; b. 非图案区域。a. Strips and spots area; b. No strips and spots area.
 D. 真皮; E. 表皮; Er. 红色素细胞; Me. 黑色素细胞; Xa. 黄色素细胞
 D. Dermis; E. Epidermis; Er. Erythrophores; Me. Melanophores; Xa. Xanthophores

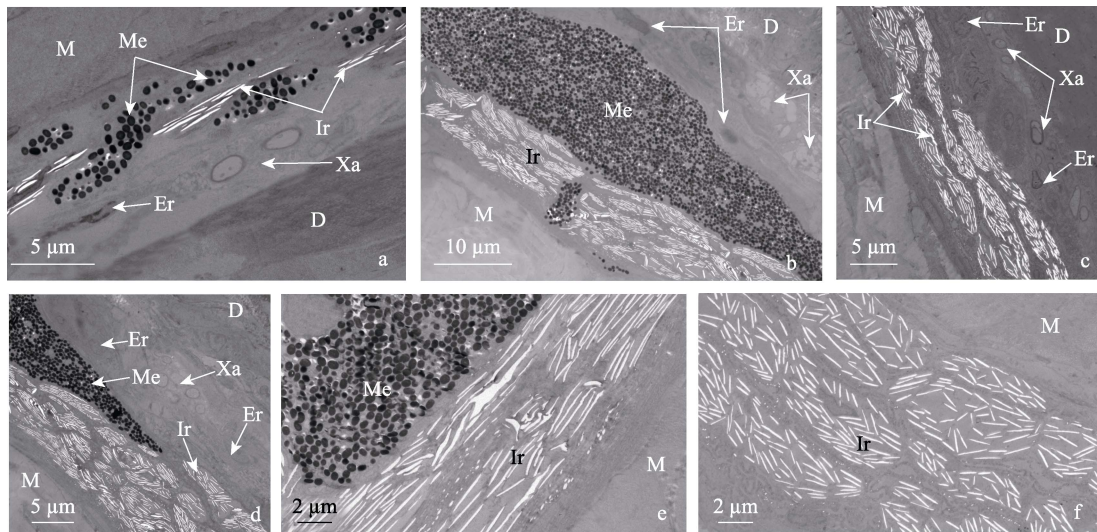


图 5 鳊不同图案区域色素层色素细胞分布与排列

Fig. 5 Distribution and arrangement of pigment cells in different pattern areas of *Siniperca chuatsi*

a. 过眼条纹; b. 躯干纵带、躯干斑块; c. 非图案区域; d. 交界处; e. 躯干纵带与躯干斑块区域虹彩细胞; f. 非图案区域虹彩细胞。
 a. Eye strip; b. Trunk band and spots; c. Non-pattern area; d. Junction; e. Iridophores in trunk band and spots; f. Iridophores in no strip and spot.
 D. 真皮; Er. 红色素细胞; Ir. 虹彩细胞; M. 肌肉; Me. 黑色素细胞; Xa. 黄色素细胞
 D. Dermis; Er. Erythrophores; Ir. Iridophores; M. muscle; Me. Melanophores; Xa. Xanthophores

规则排列 (图 5c, f)。在图案区域与非图案区域的交界区域, 黑色素细胞数量向非图案区域一侧逐渐减少, 而虹彩细胞数量逐渐增加, 最

终完全被虹彩细胞所替代 (图 5d)。

躯干图案区域 (纵带、斑块) 与非图案区域色素层中色素细胞排列特征 (图 6): 黄色素

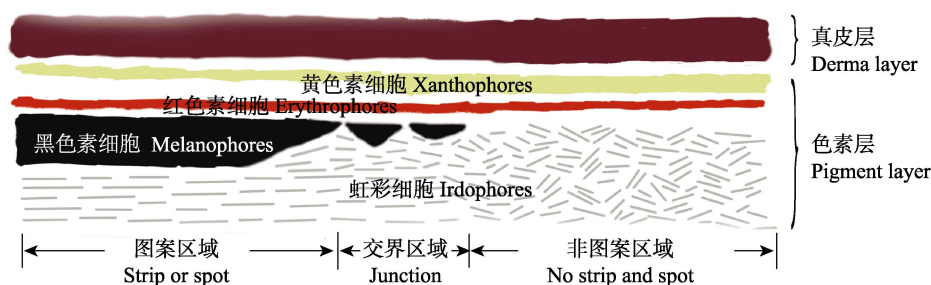


图 6 鳊躯干色素层色素细胞排列模式图

Fig. 6 The simulation diagram of pigment cells arrangement in pigment layer of *Siniperca chuatsi*

细胞位于最上层，图案区域黄色素细胞数量略少于非图案区域；红色素细胞位于黄色素细胞下方，图案区域与非图案区域红色素细胞无明显差异；黑色素细胞位于红色素细胞下方，其中，图案区域含有大量黑色素细胞，而非图案区域不含黑色素细胞；虹彩细胞位于最底层，图案区域虹彩细胞中的反射小板较长，整齐水平排列，而非图案区域虹彩细胞中的反射小板较短，无规则排列。

3 讨论

3.1 鳊色素细胞的形态特征

色素细胞来源于神经嵴，神经嵴产生的祖细胞具有多能性，产生色素细胞的种类和数量都不是固定不变的 (Singh et al. 2016)。本研究对鳊皮肤色素细胞超显微观察发现，鳊皮肤上含有 4 种色素细胞，黄色素细胞、红色素细胞、黑色素细胞和虹彩细胞，其中黑色素细胞与虹彩细胞数量相对较多，黄色素细胞与红色素细胞数量相对较少。色素细胞主要分布于真皮层与肌肉层中间的色素层，而表皮层分布相对较少，各色素细胞形态与其他鱼类色素细胞无明显差异 (Logan et al. 2006, Kottler et al. 2014)。

黑色素细胞含有大量堆积的黑色素，组织切片中可明显观察到黑色素细胞主要分布于皮肤组织的表皮层与色素层。透射电镜下可观察到大小相对均匀的黑色素颗粒，呈圆形或椭圆

形，它们密集地堆积在细胞质中。透射电镜样品制备过程中，皮肤组织经脱水、染色，黄色素细胞和红色素细胞中的类胡萝卜素小泡与嘌呤颗粒都会褪色，黄色素细胞内聚集的类胡萝卜素小泡脱水褪色后形成较亮的小囊泡，红色素细胞内则无小囊泡 (Obika et al. 1993, 刘金海等 2002)。虹彩细胞与其他三种色素细胞形态不同，呈多边形或卵圆形，内含鸟嘌呤颗粒，由体内核蛋白质分解而积累的物质，通称“反射小板”，反射小板具有强折光性，能反射出一种闪光的银白色彩 (Bagnara et al. 1979, Schartl et al. 2016)。

3.2 鳊皮肤图案中色素细胞的种类、分布与排列

鱼类皮肤组织中，色素细胞的排列层次一般为黄色素细胞和红色素细胞在最外层，吸收波长较短的光，虹彩细胞在中间层，细胞内的反射小板起到反射透过表层的光线的作用，底层的黑色素细胞则吸收余光 (Bagnara 1968, Grether et al. 2010)。斑马鱼皮肤中仅含有黄色素细胞、黑色素细胞和虹彩细胞 3 种色素细胞，这些色素细胞复杂、有序的排列形成了体表明暗交替的图案。其中，黄色素细胞与虹彩细胞在明带与暗带处具有不同的形态特征，这种同一细胞的不同形态与色素细胞间的相互作用有着密切联系 (Nakamasu et al. 2009)。

显微与超显微结构观察发现，鳊皮肤图案区域表皮层与色素层均分布着大量含有黑色素

颗粒的黑色素细胞，而非图案区域仅表皮层含有少量黑色素细胞，且细胞内不含黑色素颗粒，当光线射向皮肤图案区域时，大部分光线被大量分布于表皮层和色素层的黑色素细胞所吸收，呈现为暗褐色；当光线射向皮肤非图案区域时，光线经过黄色素细胞、红色素细胞及虹彩细胞反射与吸收呈现为棕褐色，形成了鳃体表独特的色彩。图案区域与非图案区域虹彩细胞内的反射小板形状与排列存在明显差异，图案区域虹彩细胞内的反射小板较长，整齐水平排列，而非图案区域虹彩细胞内的反射小板较短且无规则排列。推测可能是虹彩细胞处于不同的亚型，或者不同的组织环境引起的形态改变 (Doucet 2006)。由此可见，鳃皮肤图案主要与黑色素细胞、虹彩细胞的排列与分布关联密切。

3.3 鳃皮肤图案的形成

从阿兰·图灵 (Alan Turing) 早期提出的反应扩散 (reaction-diffusion) 机制到形态发生学的位置信息 (positional information)，有关动物皮肤图案形成机制的研究有了一定的进展 (Wolpert 2016)。在斑马鱼早期体侧皮肤图案形成中，虹彩细胞最早出现，并形成一条密集且连续的虹彩细胞带，随后黄色素细胞聚集在虹彩细胞带处，形成第一条亮带 (Singh et al. 2015)。除体侧外，斑马鱼鳍条上也存在这种明暗交替的条带，但鳍条上无虹彩细胞，说明斑马鱼鳍条上的图案形成机制与体侧图案形成机制不同 (Hirata et al. 2005)。

鳃主要图案包括头部过眼条纹、躯干纵带及斑块，本研究发现头部过眼条纹色素层中色素细胞的数量及排列方式均不同于躯干纵带和斑块，过眼条纹色素层中色素细胞数量较少，且黑色素细胞与虹彩细胞无规则排列。由此推测，鳃过眼条纹与躯干纵带和躯干斑块的图案形成机制并非相同，这可能与它们分别来源于头部神经嵴与躯干神经嵴，以及迁移到不同胚胎预定位置后细胞增殖、分化以及细胞间相互

作用机制不同有关 (Krauss et al. 2014)。

躯干纵带与躯干斑块同处于躯干部位，但形成的图案形状并不相同。透射电镜观察发现，躯干纵带表皮层和色素层中色素细胞排列及分布与躯干斑块相比并无明显差异。反应-扩散理论认为，自然图案是通过两种具有特定特征的事物 (分子、细胞等) 相互作用产生的，组织成斑纹、条纹、环纹、螺旋纹或斑点 (Kondo et al. 2009)。一些研究表明，动物皮肤中色素细胞的排列存在可塑性，使其具有建立多种图案的潜力 (Watanabe et al. 2012)。结合鳃躯干部纵带与斑块图案的早期形成过程，纵带是由背部色素细胞向腹部延伸，而斑块是由躯干后段腹侧、中轴线、背侧的色素细胞发育而来 (刘伟等 2019)，除不同色素细胞的组成与排列外，图案形状形成可能还受到胚胎位置信息或与邻近细胞相互作用等共同影响。

参 考 文 献

- Bagnara J T. 1968. The dermal chromatophore unit. *The Journal of Cell Biology*, 38(1): 67–79.
- Bagnara J T, Matsumoto J. 2007. *Comparative Anatomy and Physiology of Pigment Cells in Nonmammalian Tissues. The Pigmentary System*: Blackwell Publishing Ltd, 11–59.
- Bagnara J T, Matsumoto J, Ferris W, et al. 1979. Common origin of pigment cells. *Science*, 203(4379): 410–415.
- Doucet S M. 2006. Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour. *Journal of Experimental Biology*, 209(2): 380–390.
- Fujii R. 1993. Cytophysiology of fish chromatophores. *International Review of Cytology: A Survey of Cell Biology*, 143(2): 191–255.
- Grether G F, Kolluru G R, Nersissian K. 2010. Individual colour patches as multicomponent signals. *Biological Reviews*, 79(3): 583–610.
- Hall B K. 1999. The neural crest in development and evolution. *Annual Review of Neuroscience*, 20(9): 483–532.
- Hirata M, Nakamura K I, Kanemaru T, et al. 2003. Pigment cell organization in the hypodermis of zebrafish. *Developmental*

- Dynamics, 227(4): 497–503.
- Hirata M, Nakamura K I, Kondo S. 2005. Pigment cell distributions in different tissues of the zebrafish, with special reference to the striped pigment pattern. *Developmental Dynamics*, 234(2): 293–300.
- Kondo S, Iwashita M, Yamaguchi M. 2009. How animals get their skin patterns: fish pigment pattern as a live Turing wave. *The International Journal of Developmental Biology*, 53(5/6): 851–856.
- Kottler V A, Iris K, Matthias F, et al. 2014. Multiple pigment cell types contribute to the black, blue, and orange ornaments of male guppies (*Poecilia reticulata*). *PLoS One*, 9(1): e85647.
- Krauss J, Frohnhof H G, Walderich B, et al. 2014. Endothelin signalling in iridophore development and stripe pattern formation of zebrafish. *Biology Open*, 3(6): 503–509.
- Le D N, Kalcheim C. 1969. Cell lineage segregation during neural crest ontogeny. *The Neural Crest*, 48(7): 304–335.
- Logan D W, Burn S F, Jackson I J. 2006. Regulation of pigmentation in zebrafish melanophores. *Pigment Cell Research*, 19(3): 206–213.
- Nakamasu A, Takahashi G, Kanbe A, et al. 2009. Interactions between zebrafish pigment cells responsible for the generation of Turing patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(21): 8429–8434.
- Nickell D C, Bromage N R. 1998. The effect of dietary lipid level on variation of flesh pigmentation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 161(1/4): 237–251.
- Nordlund J J. 2015. The pigmentary system : physiology and pathophysiology. *Tidsskrift for Den Norske Lægeforening*, 86(9): 618–21.
- Obika M. 1993. Formation of pterinosomes and carotenoid granules in xanthophores of the teleost *Oryzias latipes* revealed by the rapid-freezing and freeze-substitution method. *Cell and Tissue Research*, 271(1): 81–86.
- Parichy D M. 2003. Temporal and cellular requirements for Fms signaling during zebrafish adult pigment pattern development. *Development*, 130(5):817–833.
- Santos M E, Braasch I, Boileau N, et al. 2014. The evolution of cichlid fish egg-spots is linked with a cis-regulatory change. *Nature Communications*, 5(1): 5149–6149.
- Schartl M, Larue L, Goda M, et al. 2016. What is a vertebrate pigment cell. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 29(1): 8–14.
- Singh A, Dinwiddie A, Mahalwar P, et al. 2016. Pigment cell progenitors in zebrafish remain multipotent through metamorphosis. *Developmental Cell*, 38(3): 316–330.
- Singh A, Nusslein V, C. 2015. Zebrafish stripes as a model for vertebrate colour pattern formation. *Current Biology*, 25(2): R81–R92.
- Watanabe M, Kondo S. 2012. Changing clothes easily: connexin41.8 regulates skin pattern variation. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 25(3): 326–330.
- Wolpert L. 2016. Chapter Thirty-Five - Positional information and pattern formation. *Current Topics in Developmental Biology*, 117(1): 597–608.
- 冷向军, 李小勤. 2006. 水产动物着色的研究进展. *水产学报*, 30(1): 138–143.
- 刘金海, 王安利, 王维娜, 等. 2002. 水产动物体色色素组分及着色剂研究进展. *动物学杂志*, 37(3): 92–96.
- 刘伟, 赵金良, 魏磊, 等. 2019. 鳊早期色素发育和色彩图案的形成. *动物学杂志*, 54(2): 236–244.