

张静,迟彦艳,杨珩,等. 斑马鱼脊柱区的发育[J]. 中国实验动物学报, 2023, 31(4): 524-530.

Zhang J, Chi YY, Yang H, et al. Development of the spinal region in zebrafish [J]. Acta Lab Anim Sci Sin, 2023, 31(4): 524-530.

Doi:10.3969/j.issn.1005-4847.2023.04.013

斑马鱼脊柱区的发育

张静,迟彦艳,杨珩,宋雪,张健飞*,隋鸿锦*

(大连医科大学解剖学教研室,辽宁 大连 116044)

【摘要】 斑马鱼(*Danio rerio*)作为模式生物,有关它的研究不胜枚举,然而对其脊柱区发育的相关研究却相对较少。本文从中枢神经系统发育、骨骼发育、骨骼肌发育、相关结缔组织及脊柱区的运动5个方面对斑马鱼脊柱区的发育进行综述,以便进一步认识这一优良动物模型,并对其相关基础研究起到启示作用。

【关键词】 斑马鱼;脊柱区;发育

【中图分类号】 Q95-33 **【文献标识码】** A **【文章编号】** 1005-4847 (2023) 04-0524-07

Development of the spinal region in zebrafish

ZHANG Jing, CHI Yanyan, YANG Heng, SONG Xue, ZHANG Jianfei*, SUI Hongjin*

(Department of Anatomy, Dalian Medical University, Dalian 116044, China)

Corresponding author: ZHANG Jianfei. E-mail: zjfdlmedu@163.com; SUI Hongjin. E-mail: suihj@hotmail.com

【Abstract】 Zebrafish have been widely used to investigate various fields as a model organism, but relatively little attention has been focused on exploring development of its spinal region. Here, we review the development of the zebrafish spinal region from five aspects: the central nervous system (CNS), skeletal system, skeletal muscle system, associated connective tissue, and movement of the spinal region, to further our understanding of this excellent animal model and contribute to its basic research.

【Keywords】 zebrafish; spinal region; development

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

斑马鱼作为一种模式生物,是发育生物学研究的最佳脊椎动物模型^[1],关于斑马鱼研究的重要性已有共识。斑马鱼游动时身体向左右两侧摆动,其脊柱是强大轴肌着力的主要骨骼,关于其脊柱区发育的相关研究对进一步认识这一优良动物模型起到重要作用。目前,人们对高等脊椎动物如哺乳类的脊柱区发育已进行了较多研究,而对鱼类的相关研究则较少。因此,本文拟对斑马鱼脊柱区的发育进行综述,从中枢神经系统、骨骼系统、骨骼肌系统、相关结缔组织及脊柱区的运动5个方面进行阐述,以为斑马鱼模型的运用提供线索,并为其相关基础研究提供重要依据。

1 中枢神经系统

1.1 脊髓

中枢神经系统(central nerve system, CNS)由脑和脊髓共同组成,而本文着重介绍斑马鱼脊髓的发育。斑马鱼的脊髓位于椎管内,大致呈圆柱形,前端和延脑相连,后端延伸到最后一枚尾椎,是鱼类的简单反射中枢^[2]。与其他脊椎动物有所不同,斑马鱼神经管的形成通过一系列步骤进行,即鱼类原肠期胚胎背中部的外胚层增厚形成神经板,神经板左右两侧向背中line汇聚转变为实心的神经龙骨,神

【基金项目】 国家自然科学基金项目(31801008)。

Funded by National Natural Science Foundation of China(31801008).

【作者简介】 张静(1997—),女,硕士,研究方向:发育解剖学基础研究。Email: zxc122797@163.com

【通信作者】 张健飞,女,博士后,讲师,研究方向:临床应用解剖学和发育解剖学研究。Email: zjfdlmedu@163.com;

隋鸿锦,男,博士,教授,博士生导师,研究方向:临床应用解剖学研究。Email: suihj@hotmail.com。

* 共同通信作者

经龙骨发展成更圆柱状的神经棒,最后神经棒空腔化形成中空的神经管^[3-6]。神经管是脑和脊髓的原基。随着胚胎发育,神经管前部膨大形成脑,脑以后的神经管则发育成为脊髓。胚胎期神经管的细胞可分为 3 层:最里层为髓腔层,将发育成中央管壁,由单层纤毛上皮细胞构成的室管膜组成;中间层为神经细胞胞体集中的套膜层,将发育成脊髓的灰质;最外层是神经纤维集中的边缘层,随着髓鞘神经纤维的增生而变厚,将发育成脊髓的白质。脊髓延伸于身体的大长度,后端有逐步变细的倾向,它的横切面在低等脊椎动物近似于圆形或椭圆形,而多数四足类的脊髓在颈部和胸、腰交界处有两个膨大^[7]。此外,脊髓中的神经纤维可分为两类,一类留在脊髓本身而执掌脊髓反射;另一类连接脊髓和脑,即上行纤维和下行纤维。

1.2 脊髓膜

斑马鱼脊髓外面包有一层结缔组织膜,称为脊髓膜。不同于其他高等脊椎动物,绝大多数鱼类只有一层结实的脑膜,其外面有松散的粘液或脂肪结缔组织,位于脊髓或脑和髓弓及脑颅之间^[8]。关于脊髓膜发育的内容甚少,不做重点阐述。

1.3 脑脊液

脑脊液(cerebrospinal fluid, CSF)来自脑部的脉络丛,是填充在脑和脊髓内腔的透明液体,为中枢神经系统供给营养、清除废物,并起到调整颅内压及保护脑和脊髓的作用。高等脊椎动物(鸟类、两栖类和哺乳类)有 4 个脑室^[9-11],而鱼类只有 2 个脑室^[12],每个脑室都有一个脉络丛^[13],其表面覆有室管膜细胞,是 CSF 的主要来源^[14-15],此外, Orešković 等^[16-17]提出 CSF 还可能由通过毛细血管壁的液体流量分配。研究表明,在人类中,影响 CSF 运动的因素主要是呼吸和头部运动^[18-20]。而对于斑马鱼来说,心跳、躯体运动和纤毛都在 CSF 流动中起重要作用^[21]。

2 骨骼系统

2.1 脊索发育

脊索是一种古老的结构,在胚胎中通常很发达,是纵行于脊髓下方、消化管背侧正中上方的圆棒状物,随着脊椎的发育又会呈现为嵌在前后椎体内的念珠状物(脊索被外面的脊椎压缩,导致其通常在椎体间扩大椎体内缩小,像整条脊柱内部的一串念珠)。分布在神经外胚层下面的细胞,经过胚

孔背唇或相当于背唇的原条前端向内移动,这些细胞顺着中轴从附近的中胚层分化出来变成脊索^[8],即在原肠胚期,胚盾细胞发育成脊索。斑马鱼胚胎发育到受精后 10 d(days post fertilization, dpf)时,脊索开始骨化^[22]。在所有脊椎动物胚胎,脊索的前端伸到脑下垂体和漏斗后面,后端则到达肉质尾的末端。脊索由内部富有液泡的细胞组成,外面包有自身产生的索膜和索鞘(脊索鞘向上包围神经管,和肌隔相连接),使其保持一定的形状,并使脊索既坚韧又能弯曲。再加上泡细胞内液体压力使脊索有一定的硬度,从而执行支持功能。而在较高等的脊椎动物类群中,如爬行类、四足类等,只在胚胎时期有脊索,后来被脊柱所代替,脊索本身完全退化或仅有残余^[7-8,23]。

2.2 脊柱发育

鱼类的脊柱由中胚层的生骨节细胞围绕脊髓和脊索形成,成年斑马鱼脊柱由 31 ~ 32 个脊椎骨合成。斑马鱼脊柱位于背部正中,前接头骨,中部与肋骨相连,后端与尾鳍相连,用以支持身体,保护脊髓和主要血管,其分化程度很低,缺少颈部,只有躯椎和尾椎两种。它的每一节脊椎骨都呈双凹形,其中椎体结构又可细分为脊椎、脉弓、椎弓等部分。与其他脊椎动物类似,斑马鱼的骨骼发育起始于间充质细胞,自胚胎期便已出现,存在两种骨化方式,即软骨内骨化和膜内骨化^[24-26]。斑马鱼的脊椎骨则通过软骨内骨化方式形成,即脊椎骨先形成软骨,再进行骨化。脊椎骨的发育过程较复杂,大体可分为生骨节的形成和重组、椎弓与脉弓的形成以及椎体形成 3 个阶段^[7]。脊柱骨化按照从头到尾的顺序分体节完成^[27]。斑马鱼椎体的骨化作用开始于中间体节的韦伯尔发生器,然后骨化区域向头部和尾部 2 个方向延伸,直至遇到相邻体节的骨化区域,与此伴随的现象是背部椎弓和腹部脉弓的出现^[28-29]。

在 7 dpf,脊索上方的脊索细胞分泌骨基质形成最初的脊椎,以矿物质沉淀的形式存在,始于背部的区域并向腹部延伸^[30]。第 3、4、5、6 脊椎最早形成,之后是第 1、2 脊椎,到 23 dpf,所有脊椎均已形成。Fisher 等^[31]以脊索长度为基准,详细描述了斑马鱼中轴骨的发育和相对的骨化顺序:脊索长度 3.5 mm 时,第 3、4 椎体形成;脊索长度 4.1 mm 时,其余椎体形成;脊索长度 5.5 mm 时,所有椎体全部可见^[31]。这表明在脊索完成的同时,椎骨的发生亦

随之开始^[23]。但要注意椎骨不是由脊索蜕化而来,而是由包围在脊索周围的间叶细胞所形成。

2.3 躯干中轴骨发育的时空特点

脊索是脊椎动物中轴骨最古老、最简单的形式,鱼类脊索终生存在。斑马鱼的中轴骨一般包括头骨、脊柱、肋骨和肌间骨。其骨骼发育存在特定的时空顺序:头骨、脊椎骨和附肢骨骼的发育是由头部向尾部依次骨化;肌间骨则遵循从尾部向头部依次骨化的规律,并且背部肌间骨的骨化慢于腹部;鳍条骨骼骨化顺序分别是尾鳍、背鳍、臀鳍、腹鳍、胸鳍^[32]。基于此,也不难看出结构和功能相适应的特点。

3 骨骼肌系统

3.1 大侧肌 (muscle lateralis)

体节肌来自胚胎中胚层的生肌节,原始的生肌节细胞分化成肌细胞,并受神经和第Ⅲ、Ⅳ、Ⅵ、Ⅻ对脑神经支配。在斑马鱼中,体节肌分化很少,保留着原始分节状结构,在成体中肌节数和脊椎骨数目相当^[23]。斑马鱼胚胎中的第 1 个体节出现在受精后 10.5 h (10.5 hpf),随后其他体节以 30 min 的时间间隔,按两侧对称的方式由前至后的顺序依次形成,直到 24 hpf 后 (即发育第 1 天结束时),体节完全形成^[33]。最初的体节是间充质细胞中央腔周围的一个上皮细胞团,刚形成时,体节中的细胞可以发育成任何一种体节来源的结构,而体节成熟后,其不同区域的细胞只能形成一种特定的细胞类型。体节的特异性取决于其周围几种组织的相互作用^[34],离神经管最近的体节细胞将形成真皮生肌节,与神经管相邻的体节的中央背部细胞迁移到真皮生肌节下面形成生肌节 (真皮生肌节的内层细胞),这些细胞有丝分裂后发育成胚胎第一个分化的骨骼肌,表明骨骼肌来源于神经管两侧的近轴中胚层的部分体节,背部的生肌节最后发育成轴上肌;而起源于真皮生肌节侧面的细胞则形成轴下肌^[35-36]。综上所述,体节对于肌肉的形成非常重要,它能发育成躯干的中轴骨骼和骨骼肌。这些都表明斑马鱼体节发育的过程与高等脊椎动物,如鸟类、哺乳类相似^[37]。

大侧肌是鱼类体侧一系列按节排列的肌节,一般可分为红肌和白肌 2 种类型。其中红肌中肌红蛋白含量较多,血管较多,富含线粒体,通过有氧代谢的途径获得能量,收缩力较小,反应迟缓但持久而

不易疲劳,又称慢肌;白肌中肌红蛋白含量较少,血管较少,线粒体含量少,依靠无氧糖酵解的途径供应能量,收缩力大,反应迅速但易疲劳,故又称快肌。而慢肌由靠近脊索的近轴细胞迁移而来,快肌由靠近体外侧的前体细胞分化形成,这说明慢肌形成明显早于快肌^[38-39]。在斑马鱼成体中,慢肌主要分布在生肌节的侧面楔形区域,快肌则是鱼体躯干和尾部的大部分肌肉,位于生肌节较深的区域。沿斑马鱼体轴中央有一结缔组织的水平隔膜 (horizontal septum) 将大侧肌分为上、下两个部分,上方称为轴上肌 (epaxial muscle),下方为轴下肌 (hypaxial muscle)。

3.2 棱肌 (carinate muscle)

棱肌只存在于硬骨鱼中,呈细长纵条形,肌纤维纵行,不分节,包括上棱肌和下棱肌两部分,分别位于鱼体背面和腹部中线上,故又称背纵肌和腹纵肌。其中上棱肌分为背鳍引肌和背鳍缩肌,下棱肌则分为腹鳍引肌、腹鳍缩肌和臀鳍缩肌。

3.3 骨骼肌发育特点

骨骼肌的基本结构单位是肌纤维,Kohn 等^[40]发现,鱼的肌纤维比其他脊椎动物更细。Johnston 等^[41]则观察到,随着鱼体形的增长,肌纤维逐渐增粗;单位面积内肌纤维的数量越大,肌肉硬度越大^[41-42]。骨骼肌发育是一个复杂的过程,从多能干细胞分化为肌原前体细胞开始,到成肌细胞分化结束,该过程的特征主要就是肌纤维的形成和成熟^[43-44]。在鱼类,肌肉是引起运动的主动器官,是鱼类完成各种形态运动的物质基础。肌节的肌纤维是前后向的,并且节内的肌纤维很少直接连到骨骼。鱼体用两侧肌肉有节律地交替收缩,形成运动波传到尾部,以向后方作用于水而产生的反作用推动鱼体前进。

4 相关结缔组织

4.1 肌隔

随着肌节的发育,间叶细胞侵入到相邻的肌节之间形成一系列的肌隔 (myosepta),原始的生肌节肌细胞附着在肌隔上^[2]。即相邻肌节间的结缔组织膜就叫肌隔。肌节内的肌纤维绝大部分连接于肌隔,而肌隔向内连接到脊柱。在功能上,肌隔与哺乳动物的肌腱同源^[45],其胶原纤维结构在颌口动物中表现出高度的一致性,表明肌隔在轴向波动游泳时的功能重要性^[8,46]。肌腱连接 (myotendinous

junction, MTJ) 起源于最初的上皮体节边界, 连接相邻的两个肌细胞, 是游泳行为中力量传递的主要部位, 肌肉和 MTJ 构成了一个完整的机械单元^[47]。Charvet 等^[48]首次描述了斑马鱼肌隔的超微结构, 提出了其肌隔发育的图谱。

水平肌隔的发育始于分节期, 由稀疏、松散的胶原纤维沉积而成。肌隔起源于最初的上皮体节边界。这些上皮细胞通过不同的细胞跨膜蛋白, 如整合素或抗肌萎缩蛋白相关糖蛋白复合体 (dystrophin-associated glycoproteins complex, DGC), 锚定到周围的细胞外基质 (extracellular matrix, ECM) 上^[49]。近轴细胞, 慢肌纤维的前体, 从体的内侧区域通过占据体节中央部分的快肌纤维区域向外侧移动^[50]。迁移过程伴随着快肌细胞延伸, 肌细胞会附着在新生的 MTJ 上^[51]。如前所述, 对斑马鱼肌隔、MTJ 发育的描述是基于躯干区旁矢状切面。因此, 这些部分仅包含快肌区域。而在 24 hpf 时, 近轴细胞完成迁移, 慢肌纤维占据最浅层的肌肉, 即在这个发育阶段, 体节完全被肌隔分开。

Charvet 等^[48]研究表明, 在斑马鱼中, 肌隔的发育伴随着肌细胞的伸长和附着。在发育的前 6 d, 胶原纤维没有表现出任何特定的方向, 肌隔基质是非细胞的。从发育的第 6 天开始, 或之前的一段时间, 胶原纤维出现典型的正交排列 (胶合板样) 结构, 先是靠近基底膜, 然后遍及整个肌隔 ECM, 推测是肌隔胶原纤维锚定的骨骼肌细胞的收缩力启动了肌隔胶原纤维的正交排列。产生 ECM 的细胞可以通过改变空间和时间基质沉积来调节纤维的形成过程^[52-54]。分析肌细胞和细胞外基质成分之间复杂而动态的相互作用对于理解肌隔的功能生理学至关重要。同时, Charvet 等^[48]还发现骨骼肌附着在肌隔上只有两种角度: 垂直或钝角, 这表明机械功会垂直或倾斜地拉动肌隔, 并导致附着肌隔的结构发生位移或变形。

4.2 肌内结缔组织网

哺乳动物骨骼肌纤维的结构完整性由 3 层结缔组织维持, 鱼类具有类似的组织结构: 即包裹单根肌纤维的肌内膜、包裹成束肌纤维的肌束膜、包裹整个肌肉的肌外膜。其中, 肌束膜和肌隔相互连接。肌纤维通过细小的胶原纤维附着在肌隔结缔组织鞘上^[55-56]。与肌纤维的发育比, 人们对鱼类肌内结缔组织网的形成知之甚少。目前对鱼类肌内结缔组织发育的了解仅限于肌隔的早期形成^[57-58]。

5 脊柱区的运动

不同于高等脊椎动物运动形式的多样性, 斑马鱼的运动形式简单, 为两侧摆动, 肌肉和骨骼共同构成其运动装置。鱼体用两侧肌肉有节律地交替收缩, 形成运动波传到尾部, 其效果向远端而逐渐增大, 这种波状运动以向后方作用于水而产生的反作用推动鱼体前进, 也就是说鱼类的前进动力来源于身体肌肉所引起的侧向运动, 运动时, 躯干和尾对周围的水产生向后的压力, 一侧肌肉紧张时使同侧弯曲, 两侧连续产生的弯曲顺着躯部传至尾端, 因而产生向后的压力实现鱼体前进。同时, 鱼类具有一种重要的机动能力, 以便捕食和逃逸。已有研究提出, 鱼类的快速起动机根据鱼体弯曲形状可分为 S 形起动机和 C 形起动机两种模式, 前者一般用于攻击或捕食猎物, 后者则用于逃逸^[59]。吴燕峰等^[60]通过研究斑马鱼 S 形起动机过程, 发现斑马鱼头部和尾部的侧向摆动对整个机动过程影响非常显著, 其尾部摆动会提供更多的推力, 头部摆动的作用则是平衡尾部摆动产生的躯体旋转及寻找和调整捕食方向。

6 小结与展望

近年来, 斑马鱼以其独特优势广泛应用于生物学、毒理学、临床医学、心理学等领域^[61], 尤其为生命科学的发展注入了动力。目前, 人们对斑马鱼的研究涉及很多方面, 小小的斑马鱼, 在科学研究中起到了难以想象的重要作用, 本课题组将目光放到了鱼类的肌硬膜桥样结构。在此之前, 已经证明了肌硬膜桥在哺乳动物中的普遍存在^[62], 并且在爬行类 (蛇、龟、鳄)^[63-65]、鸟类 (家鸡、岩鸽、企鹅)^[66-68]中也发现了肌硬膜桥的存在, 为进一步证明肌硬膜桥/肌硬膜桥样结构在脊椎动物中的普遍存在, 了解斑马鱼脊柱区的发育将更有助于我们对肌硬膜桥发育形态变化和功能的探索。

参 考 文 献 (References)

- [1] Meyers JR. Zebrafish: Development of a vertebrate model organism; zebrafish: development of a vertebrate model organism [J]. Curr Protoc Essent Lab Tech, 2018, 16(1): 1.
- [2] 谢从新. 鱼类学 [M]. 北京: 中国农业出版社; 2010. Xie CX. Ichthyology [M]. Beijing: China Agriculture Press; 2010.
- [3] Araya C, Ward LC, Girdler GC, et al. Coordinating cell and tissue behavior during zebrafish neural tube morphogenesis [J].

- Dev Dyn, 2016, 245(3): 197–208.
- [4] Clarke J. Role of polarized cell divisions in zebrafish neural tube formation [J]. Curr Opin Neurobiol, 2009, 19(2): 134–138.
- [5] Harrington MJ, Hong E, Brewster R. Comparative analysis of neurulation; first impressions do not count [J]. Mol Reprod Dev, 2009, 76(10): 954–965.
- [6] Lowery LA, Sive H. Strategies of vertebrate neurulation and a re-evaluation of teleost neural tube formation [J]. Mech Dev, 2004, 121(10): 1189–1197.
- [7] 杨安峰, 程红, 姚锦仙. 脊椎动物比较解剖学 [M]. 北京: 北京大学出版社; 2008.
- Yang AF, Cheng H, Yao JX. Comparative vertebrate anatomy [M]. Beijing: Peking University Press; 2008.
- [8] 罗默, 帕尔森. 脊椎动物身体 [M]. 北京: 科学出版社; 1985.
- Romer AS, Parson TS. The vertebrate body [M]. Beijing: Science Press; 1985.
- [9] Hagenlocher C, Walentek P, M Ller C, et al. Ciliogenesis and cerebrospinal fluid flow in the developing *Xenopus* brain are regulated by foxj1 [J]. Cilia, 2013, 2(1): 12.
- [10] Mogi K, Adachi T, Izumi S, et al. Visualisation of cerebrospinal fluid flow patterns in albino *Xenopus* larvae *in vivo* [J]. Fluids Barriers CNS, 2012, 9: 9.
- [11] Wilting J, Christ B. An experimental and ultrastructural study on the development of the avian choroid plexus [J]. Cell Tissue Res, 1989, 255(3): 487–494.
- [12] Turner MH, Ullmann JF, Kay AR. A method for detecting molecular transport within the cerebral ventricles of live zebrafish (*Danio rerio*) larvae [J]. J Physiol, 2012, 590(10): 2233–2240.
- [13] Bill BR, Korzh V. Choroid plexus in developmental and evolutionary perspective [J]. Front Neurosci, 2014, 8: 363.
- [14] Kimelberg HK. Water homeostasis in the brain; basic concepts [J]. Neuroscience, 2004, 129(4): 851–860.
- [15] Lun MP, Monuki ES, Lehtinen MK. Development and functions of the choroid plexus-cerebrospinal fluid system [J]. Nat Rev Neurosci, 2015, 16(8): 445–457.
- [16] Orešković D, Klarica M. The formation of cerebrospinal fluid; nearly a hundred years of interpretations and misinterpretations [J]. Brain Res Rev, 2010, 64(2): 241–262.
- [17] Orešković D, Klarica M. A new look at cerebrospinal fluid movement [J]. Fluids Barriers CNS, 2014, 11: 16.
- [18] Klose U, Strik C, Kiefer C, et al. Detection of a relation between respiration and CSF pulsation with an echoplanar technique [J]. J Magn Reson Imaging, 2000, 11(4): 438–444.
- [19] Xu Q, Yu SB, Zheng N, et al. Head movement, an important contributor to human cerebrospinal fluid circulation [J]. Sci Rep, 2016, 6: 31787.
- [20] Yamada S, Miyazaki M, Yamashita Y, et al. Influence of respiration on cerebrospinal fluid movement using magnetic resonance spin labeling [J]. Fluids Barriers CNS, 2013, 10(1): 36.
- [21] Olstad EW, Ringers C, Hansen JN, et al. Ciliary beating compartmentalizes cerebrospinal fluid flow in the brain and regulates ventricular development [J]. Curr Biol, 2019, 29(2): 229–241.e6.
- [22] 张燕丽, 张翠珍, 彭刚, 等. 斑马鱼颅骨骨组织发育特征的研究 [J]. 口腔医学研究, 2014, 30(2): 97–99.
- Zhang YL, Zhang CZ, Peng G, et al. Characteristics of craniofacial bone development of zebrafish [J]. J Oral Res, 2014, 30(2): 97–99.
- [23] 孟庆闻, 苏锦祥. 鱼类比较解剖 [M]. 北京: 科学出版社; 1987.
- Meng QW, Su JX. Comparative fish anatomy [M]. Beijing: Science Press; 1987.
- [24] Bird NC, Mabee PM. Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae) [J]. Dev Dyn, 2003, 228(3): 337–357.
- [25] Walker MB, Miller CT, Coffin Talbot J, et al. Zebrafish furin mutants reveal intricacies in regulating Endothelin1 signaling in craniofacial patterning [J]. Dev Biol, 2006, 295(1): 194–205.
- [26] Yang Y. Skeletal morphogenesis during embryonic development [J]. Crit Rev Eukaryot Gene Expr, 2009, 19(3): 197–218.
- [27] Du SJ, Frenkel V, Kindschi G, et al. Visualizing normal and defective bone development in zebrafish embryos using the fluorescent chromophore calcein [J]. Dev Biol, 2001, 238(2): 239–246.
- [28] 彭伟, 张文娟, 薛钰. 斑马鱼作为骨骼疾病模型的研究进展 [J]. 中国实验动物学报, 2019, 27(2): 248–253.
- Peng W, Zhang WJ, Xue Y. Research progress of zebrafish models of bone diseases [J]. Acta Lab Anim Sci Sin, 2019, 27(2): 248–253.
- [29] 奚洋. 斑马鱼骨骼发育及钙化异常突变体筛选 [D]. 天津: 南开大学; 2012.
- Xi Y. Screening of mutant with abnormal bone development and calcification in zebrafish. [D]. Tianjin: Nankai University; 2012.
- [30] Fleming A, Keynes R, Tannahill D. A central role for the notochord in vertebral patterning [J]. Development, 2004, 131(4): 873–880.
- [31] Fisher S, Jagadeeswaran P, Halpern ME. Radiographic analysis of zebrafish skeletal defects [J]. Dev Biol, 2003, 264(1): 64–76.
- [32] 杨建, 佟广香, 郑先虎, 等. 肌间刺缺失对斑马鱼骨骼发育的影响 [J]. 水生生物学报, 2020, 44(3): 546–553.
- Yang J, Tong GX, Zheng XH, et al. Comparative analysis of skeletal development between wildtype zebrafish and intermuscular bone-deficient mutants [J]. Acta Hydrobiol Sin, 2020, 44(3): 546–553.
- [33] Stickney HL, Barresi MJ, Devoto SH. Somite development in zebrafish [J]. Dev Dyn, 2000, 219(3): 287–303.
- [34] Cossu G, Borello U. Wnt signaling and the activation of myogenesis in mammals [J]. Embo J, 1999, 18(24): 6867–6872.

- [35] Christ B, Ordahl CP. Early stages of chick somite development [J]. Anat Embryol (Berl), 1995, 191(5): 381-396.
- [36] Cossu G, Tajbakhsh S, Buckingham M. How is myogenesis initiated in the embryo? [J]. Trends Genet, 1996, 12(6): 218-223.
- [37] Kimmel CB, Ballard WW, Kimmel SR, et al. Stages of embryonic development of the zebrafish [J]. Dev Dyn, 1995, 203(3): 253-310.
- [38] Altringham JD, Ellerby DJ. Fish swimming: patterns in muscle function [J]. J Exp Biol, 1999, 202: 3397-3403.
- [39] Bone Q, Hoar W, Randall D. Locomotor muscle [J]. Fish Physiol, 1978, 7: 361-424.
- [40] Kohn TA, Kritzing B, Hoffman LC, et al. Characteristics of impala (*Aepyceros melampus*) skeletal muscles [J]. Meat Sci, 2005, 69(2): 277-282.
- [41] Johnston IA, Alderson R, Sandham C, et al. Muscle fibre density in relation to the colour and texture of smoked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [J]. Aquaculture, 2000, 189(3-4): 335-349.
- [42] Johnston IA, Manthri S, Alderson R, et al. Freshwater environment affects growth rate and muscle fibre recruitment in seawater stages of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [J]. J Exp Biol, 2003, 206: 1337-1351.
- [43] Arnold HH, Winter B. Muscle differentiation: more complexity to the network of myogenic regulators [J]. Curr Opin Genet Dev, 1998, 8(5): 539-544.
- [44] Lassar A, Münsterberg A. Wiring diagrams: regulatory circuits and the control of skeletal myogenesis [J]. Curr Opin Cell Biol, 1994, 6(3): 432-442.
- [45] Kudo H, Amizuka N, Araki K, et al. Zebrafish periostin is required for the adhesion of muscle fiber bundles to the myoseptum and for the differentiation of muscle fibers [J]. Dev Biol, 2004, 267(2): 473-487.
- [46] Gemballa S, Ebmeyer L, Hagen K, et al. Evolutionary transformations of myoseptal tendons in gnathostomes [J]. Proc Biol Sci, 2003, 270(1521): 1229-1235.
- [47] Poovathumkadavil P, Jagla K. Genetic Control of Muscle Diversification and Homeostasis: Insights from *Drosophila* [J]. Cells, 2020, 9(6): 1543.
- [48] Charvet B, Malbouyres M, Pagnon-Minot A, et al. Development of the zebrafish myoseptum with emphasis on the myotendinous junction [J]. Cell Tissue Res, 2011, 346(3): 439-449.
- [49] Dai Y, Liang S, Dong X, et al. Whole exome sequencing identified a novel DAG1 mutation in a patient with rare, mild and late age of onset muscular dystrophy-dystroglycanopathy [J]. Cell Mol Med, 2019, 23(2): 811-818.
- [50] Devoto SH, Melançon E, Eisen JS, et al. Identification of separate slow and fast muscle precursor cells *in vivo*, prior to somite formation [J]. Development, 1996, 122(11): 3371-3380.
- [51] Henry CA, Amacher SL. Zebrafish slow muscle cell migration induces a wave of fast muscle morphogenesis [J]. Dev Cell, 2004, 7(6): 917-923.
- [52] Forgacs G, Newman SA, Hinner B, et al. Assembly of collagen matrices as a phase transition revealed by structural and rheologic studies [J]. Biophys J, 2003, 84(2): 1272-1280.
- [53] Holmes DF, Gilpin CJ, Baldock C, et al. Corneal collagen fibril structure in three dimensions: structural insights into fibril assembly, mechanical properties, and tissue organization [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2001, 98(13): 7307-7312.
- [54] Kadler KE, Hill A, Canty-Laird EG. Collagen fibrillogenesis: fibronectin, integrins, and minor collagens as organizers and nucleators [J]. Curr Opin Cell Biol, 2008, 20(5): 495-501.
- [55] Bremner HA, Hallett IC. Muscle fiber-connective tissue junctions in the fish blue grenadier (*Macruronus novaezelandiae*). A scanning electron microscope study [J]. J Food Sci, 1985, 50(4): 975-980.
- [56] Brüggemann DA, Lawson MA. The extracellular matrix of *Gadus morhua* muscle contains types III, V, VI and IV collagens in addition to type I [J]. J Fish Biol, 2005, 66(3): 810-821.
- [57] Bricard Y, Rallièrre C, Lebret V, et al. Early fish myoseptal cells: insights from the trout and relationships with amniote axial tenocytes [J]. PLoS One, 2014, 9(3): e91876.
- [58] Rallièrre C, Branthonne A, Rescan PY. Formation of intramuscular connective tissue network in fish: first insight from the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. J Fish Biol, 2018, 93(6): 1171-1177.
- [59] Issa FA, O'Brien G, Kettunen P, et al. Neural circuit activity in freely behaving zebrafish (*Danio rerio*) [J]. J Exp Biol, 2011, 214: 1028-1038.
- [60] 吴燕峰, 贾来兵, 尹协振. 斑马鱼 S 型启动运动学研究 [J]. 实验力学, 2007, 22(5): 519-526.
- Wu YF, Jia LB, Yin XZ. The kinematic analysis of S-start of zebra danio (*Danio rerio*) [J]. J Exp Mech, 2007, 22(5): 519-526.
- [61] 方薇, 曾静, 王付利. 模式生物斑马鱼在人类疾病研究中的应用 [J]. 医学信息(中旬刊), 2010, 5(2): 337-338.
- Fang W, Zeng J, Wang FL. Application of zebrafish, a model organism, in the study of human diseases [J]. Med Inf, 2010, 5(2): 337-338.
- [62] Zheng N, Yuan XY, Chi YY, et al. The universal existence of myodural bridge in mammals: an indication of a necessary function [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 8248.
- [63] Li C, Yue C, Yan B, et al. Identification of the myodural bridge in a venomous snake, the *Gloydius shedaoensis*; what is the functional significance? [J]. Int J Morphol, 2022, 40(2): 304-313.
- [64] Huangfu Z, Zhang X, Sui JY, et al. Existence of myodural bridge in the *Trachemys scripta elegans*; indication of its important physiological function [J]. Int J Morphol, 2019, 37(4): 1353-1360.
- [65] Zhang JH, Tang W, Zhang ZX, et al. Connection of the posterior occipital muscle and *Dura mater* of the Siamese crocodile [J]. Anat Rec (Hoboken), 2016, 299(10): 1402-1408.

- [66] Dou YR, Zheng N, Gong J, et al. Existence and features of the myodural bridge in *Gallus domesticus*; indication of its important physiological function [J]. Anat Sci Int, 2019, 94(2): 184-191.
- [67] Okoye CS, Zheng N, Yu SB, et al. The myodural bridge in the common rock pigeon (*Columbia livia*): Morphology and possible physiological implications [J]. J Morphol, 2018, 279(10): 1524-1531.
- [68] Chen C, Yu SB, Chi YY, et al. Existence and features of the myodural bridge in Gentoo penguins: a morphological study [J]. PLoS One, 2021, 16(4): e0244774.
- [收稿日期] 2022-09-06

《中国实验动物学报》稿约

国内刊号 CN 11-2986/Q 国际刊号 ISSN 1005-4847 邮局代号 2-748

一、杂志介绍

本刊是由中国实验动物学会与中国医学科学院医学实验动物研究所主办的全国性高级学术刊物(月刊),以理论与实践、普及与提高相结合为宗旨,征稿的范围是与实验动物与动物实验相关的生命科学各分支学科,栏目设置包括研究报告、研究快报和进展与综述。要求来稿材料翔实、数据可靠、文字简练、观点明确、论证合理,有创新、有突破、有新意。

本刊是中国科学引文数据库来源期刊、中国学术期刊综合评价数据库来源期刊、中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)统计源期刊、《中国学术期刊文摘》来源期刊;被中国生物学文献数据库、《中国核心期刊(遴选)数据库》、《中国科技论文统计源期刊》(中国科技核心期刊)、《中文核心期刊要目总览》(北大核心)等数据库收录。

二、投稿要求及注意事项

文稿内容要具有创新性、科学性和实用性,论点明确,资料可靠,文字通顺精练,标点符号准确,用词规范,图表清晰。文章字数在 6000 字之内。

投稿网址: <http://zgswdw.cnjournals.com/>

期待您的来稿!