

鲃亚科鱼类系统发育初探

(鲤形目: 鲤科)

乐佩琦 罗云林

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

PRELIMINARY STUDIES ON PHYLOGENY OF SUBFAMILY CULTRINAE (CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE)

Yue Peiqi and Luo Yunlin

(Institute of Hydrobiology, the Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词 鲤形目, 鲃亚科, 系统发育

Key words Cypriniformes, Cultrinae, Phylogeny

鲃亚科鱼类是鲤形目、鲤科的一个主要类群, 计 18 属、64 种。分布局限于东亚地区, 绝大部分属种产于中国, 有利于对其开展系统发育研究。作者解剖鲃亚科 17 属、30 种及相近亚科 (包括外类群雅罗鱼亚科 [Leuciscinae] 的部分属种) 14 属、15 种鱼类 (名录略)。经仔细观察骨骼结构和内外部特征以研究分析本亚科的系统关系, 且对其起源及演化作初步探讨。

1 基本特征

依前人记述^[1-2], 结合本项研究, 鲃亚科基本特征可归结为: 体扁薄, 腹部具棱。口端位 (亚上位或上位)。无须 (须编例外^[3])。眼侧位, 位头部稍前方。鳞薄, 易脱落, 一般基部无放射肋。侧线完全, 横贯体侧中轴, 或于胸鳍上方急遽向下弯折。背鳍具 3 根不分支鳍条, 第一根呈小颗粒状, 嵌于鳍基骨与第二根鳍条基部之间, 硬刺或有或无, 分支鳍条 7 根; 臀鳍基长, 分支鳍条 9—32 根; 尾鳍深分叉, 末端尖, 通常下叶稍长。

下咽齿多为 3 行。鳃 2 室或 3 室。复合神经骨上部分叉; 第二、三椎体分离; 第三椎体副突不发达或消失; 第四椎体神经棘纤细。翼耳骨长且发达。围眶骨系小, 下眶骨覆盖不住眶下肌肉束。肩带乌喙骨粗壮发达, 与匙骨间的孔较大。腹鳍骨分叉浅, 分叉支的长度不等, 内侧支呈不同程度的扭转。体部基色银白, 无斑。

2 系统关系探讨

以往对于鲃亚科在鲤科中所处的分类位置及属间的系统关系等论述颇多。其中较具影响的有: Sorescu^[4]曾经比较研究鲃亚科和鲃亚科的脑颅, 提出了两亚科为近缘, 尤以鲃亚科的细鲃属与鲃亚科更相似, 属原始型; 鳊属和鲃属为特化型。Howes^[5]详细观察了大鳍鱼 [Macrochirichthys macrochirus

(Cuvier et Valenciennes)]的骨骼性状,且与南亚、东亚的属进行比较,将鲈亚科分成南亚的 Cheline 群和东亚的 Cultrine 群。Bănărescu^[6]分鲈亚科为 3 个地理群,中国群、东南亚群和欧洲群。其中只有第一类才是真正属于鲈亚科的类群。陈湘彝等^[2]认为鲈亚科应属于雅罗鱼系的雅罗鱼族,与雅罗鱼亚科近缘。

2.1 特征分析 通过比较研究内外部性状近 30 项,从中遴选出 5 项主要特征,并辅部分其他性状进行综合分析。

2.1.1 鳔(Air-bladder) 分作两类,二室和三室。二室鳔由前后两室组成,一般后室末端圆或略尖,间或缩成指状小突;三室鳔分前、中、后室,通常中室最大,前室次之,后室最小,末端尖。从演化发生上展示出前者的原始性,三室鳔由二室鳔发展形成的。可以认为二室鳔后室末端的指状小突是三室鳔第三室的雏形,三室鳔显然是进化性状,且为本亚科特有。

2.1.2 围眶骨系(Circumorbital series) 上眶骨(Supraorbital bone)狭长,新月形(鲂属例外);下眶骨(Infraorbital bone)5 块,以泪骨(Lacymal bone)为最大,第五下眶骨短小,第二、三、四下眶骨长形,大小相近。依第五下眶骨位置和形态的差异可归两类:第一类第五下眶骨紧接于第四块的后缘,全部围眶骨组成眼眶边缘;另一类第五下眶骨向头后方倾斜,位于上眶骨的外侧,上眶骨与第四下眶骨直接相联,将第五下眶骨排除在外,完全不参与眼眶组成。第五下眶骨参与眼眶组成是保留原始性状,反则为衍生性状。

2.1.3 腹鳍骨(Pelvic girdles) 为浅分叉型,两侧支不等长,分叉支的长度绝不超过腹鳍骨整长度的 $1/2$ 。从其形态差异显示可见:一类与雅罗鱼类相似,内外侧支基本同形,分叉程度相对略深,内侧支保持正常不扭转,具近祖共性;第二类内外侧支不同形,分叉甚浅,内侧支宽短,短于外侧支,且显著朝背向扭转,为此性状特化的标志。

2.1.4 复合神经骨(Neural complex) 属于复合神经骨上部分叉型,一类上部完全分叉,间或有中插片存在,保持雅罗鱼系的基本形态;另一类分叉的骨片前部或后部稍愈合,也有前后愈合中间分离的。分离显现祖征,愈合是派生的性状。

2.1.5 上枕骨嵴(Supraoccipital carinate) 鲤科其他亚科鱼类此性状稳定,唯本亚科发生分化。一类上枕骨嵴低平,微隆起,为普通型;另一类上枕骨嵴高,隆起显著,后部上翘,为特化型。

2.2 类群划分 根据分支系统学(Cladistics)原理,通过对亚科内诸项特征的祖、离征分析,将东亚地区的鲈亚科鱼类划成 3 个类群。

2.2.1 细鳊群(Rasborine) 包括细鳊属(*Rasborinus*)、白鱼属(*Anabarilius*)、须鳊属(*Pogobramia*)、华鳊属(*Sinibrama*)、依氏鱼属(*Ishikauia*)、拟鲮属(*Pseudohemiculter*)、半鲮属(*Hemiculterella*)、鲮属(*Hemiculter*)、飘鱼属(*Pseudolaubuca*)、似鲮属(*Toxabramis*)、海南鲮属(*Hainania*)等 11 属。本类群具以下共同性状:① 鳔二室,后室末端圆、略尖或具有指状小突;② 第五下眶骨连于第四下眶骨的后缘,全部围眶骨参与眼眶组成;③ 腹鳍骨分叉相对较深,内外侧支几近同形,内侧支基本不扭转;④ 复合神经骨分叉,中插片或有或无,部分属其上部出现稍愈合的状况;⑤ 上枕骨嵴低平,不发达。研究发现同类群性状发展的不平衡性,进一步显示出更小范围内的亲缘关系。分析结果得出前 5 属组成的细鳊支和后 6 属的鲮支。

2.2.1.1 细鳊支(Rasborinus branch) 鳔后室末端圆或略尖;第三、四下眶骨大小相同;腹鳍骨分叉相对较深,两侧支长度几等,内侧支基本不扭转;复合神经骨上部完全分离,无中插片;腹棱自腹鳍基部至肛门;侧线于体前部缓下弯。本支细鳊属保持原始的基本性状;须鳊与华鳊两属形态酷似,显著区别点前者口角具小须,与后者的特征形成质级差别,亦为鲈亚科特有;华鳊属还与依氏鱼属形态相仿,但中日两国大陆较早隔离,各自在特定环境中进化发展,虽形似而亲缘关系尚难定,暂置本支;白鱼属某些性状例外,如复合神经骨具中插片,腹鳍骨内侧支显著短于外侧支,侧线由胸鳍上方急遽下折等,均表明该属是本支内向另一方向发展的特殊类群。

2.2.1.2 鲮支(Hemiculter branch) 鳔后室末端呈指状小突;第三下眶骨大于第四下眶骨;腹鳍骨分叉较浅,两侧支不等长,内侧支稍扭转;复合神经骨分叉,具中插片,部分属开始愈合;腹棱自峡部至肛门

(少数例外);侧线于胸鳍基部上方急速下折。其特化程度无疑较细编支明显,代表了近裔分支。本支拟鲎属、半鲎属的复合神经骨上部分叉,具中插片;腹棱自腹鳍基至肛门,其他属复合神经骨后部稍愈合或前后各有部分相联;腹棱自鳃峡部至肛门。鲎属与飘鱼属,似鲎属与海南鲎属也各成组合。后一组背鳍硬刺后缘带有细锯齿,为演化过程中衍生出的共同性状。

2.2.2 鲎群(Culterine) 含近红鲎属(*Ancherythroculter*)、鲎属(*Culter*)、原鲎属(*Cultrichthys*)^[7]、魮属(*Megalobrama*)、编属(*Parabramis*)等 5 属。其共同离征为:①鳃三室,第三室小,末端尖细;②第五下眶骨位于第四下眶骨或上眶骨的外侧,不参与眼眶组成;③腹鳍骨分叉浅,内侧支变宽,显著朝背向扭转;④复合神经骨分离的上部或前或后各有部分相愈合;⑤上枕骨嵴发达,显著上翘。依本群内种类的眼眶骨间相接关系差别及方骨孔(Quadrata foramen)存在情况,区分为前 3 属的鲎支和后 2 属组成的编支。

2.2.2.1 鲎支(Culter branch) 上眶骨小,第五下眶骨位于第四下眶骨后缘的外侧,向头后方向倾斜,远离上眶骨,第四下眶骨与上眶骨相距亦远;具有方骨孔,其性状与细编群的鲎支较近,在鲎群中处于相对原始的地位。

2.2.2.2 编支(Parabramis branch) 围眶骨系显著特化,上眶骨甚大,第五下眶骨紧贴上眶骨的外缘,第四下眶骨与上眶骨相连或接近,方骨孔消失等,是鲎亚科中最进步的一支。

2.2.3 近鲎群(Anchidaniorine) 是分布于东南亚地区近似鲎亚科鱼类的特殊类群。迄今在中国境内仅发现大鲎鱼属和罗碧鱼属(*Paralaubuca*)各一种,它们既具有某些鲎亚科的特征,又存在与鲎亚科相近的性状。大鲎鱼翘首、大口、胸鳍与体轴持明显角度、背鳍位后,与臀鳍几相对,不仅外形特别,且具翼方骨孔(Metapterygoid-quadrata fenestra),后两特征与鲎亚科共有。相比之下,罗碧鱼外形一般,然而其背鳍位置较后,围眶骨系发达,第五下眶骨紧靠上眶骨等性状也与鲎亚科相近。根据特征结合地理分布,显然与东亚种类的关系相趋较远。由于南亚对比材料的缺乏,造成对其系统关系等问题难以确定,鉴于它们均具某些与鲎亚科相近的性状,暂划归本范畴内的特殊群——“近鲎群”。

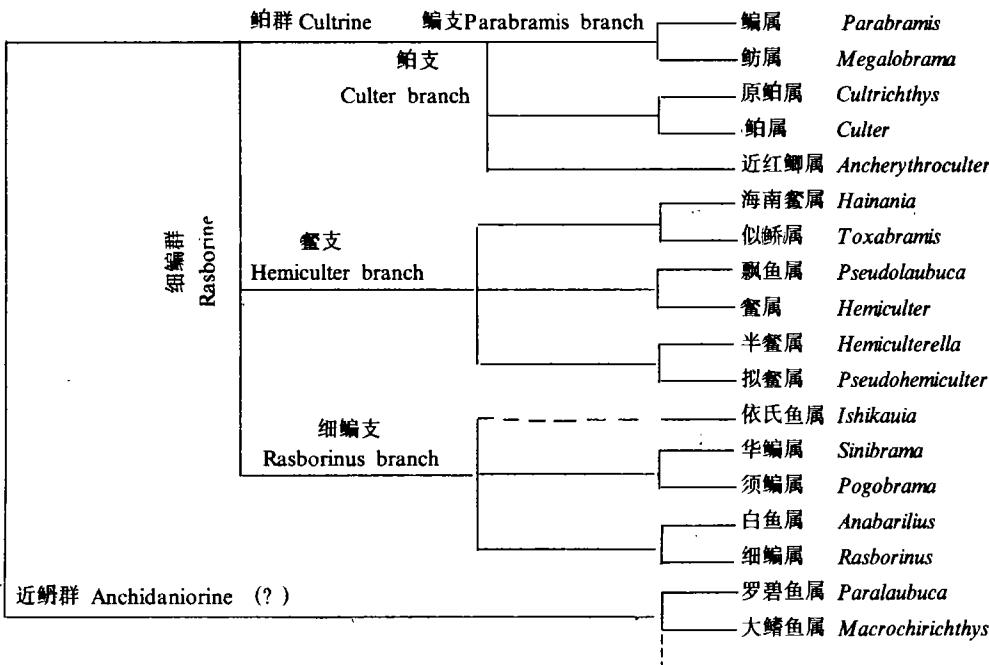


图 1 鲎亚科鱼类进化分支图

Fig.1 Cladogram of Cultrinae fishes.

上列类群(图 1),细编群保留较多祖征,为本亚科的原始类群。下属两支中的细编支具所有鲎亚科

典型原始性状; 鲮支虽也属原始型, 有的性状已开始转化, 故较前一支进化。

鲢群是具较多共同离征的进化类群。下含的鲢支与原始类群的鲮支关系相近, 鳊支以其自身的特化性状展示出在亚科中最进化的地位。

近鲮群为系统分析上的暂置类群, 留待日后获更多相关材料, 继续深入对比研究后再行探讨。

3 起源、演化和地理分布

鲢亚科与鲤科其他亚科鱼类同时起源于渐新世后期喜马拉雅造山运动及新第三纪晚期全球性气温下降之后。随西部青藏高原隆起, 地面抬升, 东部地区地势下沉而育成大面积冲积平原。江河水位受东亚季风影响, 产生显著的季节变化, 并逐渐形成长江中下游大江湖泊交错贯通的特殊生境。而由适应于该地质年代环境和气候条件的原始雅罗鱼类等逐步演化发展, 衍生出鲢亚科等东亚特有的淡水鱼类群^[8]。

鲢亚科鱼类为典型的适应东亚地区江河湖泊中生活的类群。迄今已知约 18 属, 中国占 17 属, 其中华鳊属、须鳊属、白鱼属、半鲮属、海南鲮属和近红鲢属等为特有属; 鲮属、鲢属、原鲮属、鲂属和鳊属等为广布属。地理分布除西部青藏高原外, 几乎遍及国内各主要水系; 地理区划属东洋区和全北区混合地带的东部平原小区、西部山地小区、西南小区和华南小区。东部平原小区聚集了本亚科的多数属种; 近红鲢属分布限于西部山地小区; 白鱼属是西南小区特有属; 细鳊属和海南鲮属为华南小区特有; 北方水系的分布主干是广布性的常见属种; 至于云南西双版纳发现的大鳍鱼、罗碧鱼显然是南亚地理类群向中国南方延续的属种。

境外分布的有越南、朝鲜、俄罗斯和日本^[9-12]等毗邻国家。前三国分布的种类均各与中国南北方相同; 日本国依氏鱼属为境外分布唯一特有属。第三纪晚期前, 中国东部江河平原区和华南部分地区与日本国土相连, 处于同一纬度, 环境与气候相仿, 当时部分适宜于此环境条件下生存的原始鲢亚科鱼类扩布至日本。至上新世后期日本海形成, 产生不可逾越的地理隔离, 从而阻止了以后发展形成种类的再进入。早期已入内的原始鲢类受日本地理环境变迁的影响, 逐渐演化成适应环境相对稳定的深水型湖泊中生活的种类, 即现今留存于日本的依氏鱼属鱼类。

参 考 文 献

- [1] 伍献文主编。中国鲤科鱼类志(上卷)。上海科学技术出版社。1964: 63—120。
- [2] 陈湘葵等。鲤科的科下类群及其宗系发生关系。动物分类学报, 1984, 9(4): 424—440。
- [3] 罗云林。中国鲢亚科一新属(鲤形目: 鲤科)。水生生物学报, 1995, 19(2): 封3。
- [4] Sorescu, C. The skull characters of the subfamily Cultrinae in relation to its phylogeny (Pisces: Cyprinidae). Rev. Roum. Biol. (Zool.), 1970, 15(6): 403—408。
- [5] Howes, G. J. Notes on the anatomy of *Macrochirichthys macrochirus* (Valenciennes). 1844, with comments on the Cultrinae (Pisces: Cyprinidae). Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), 1979, 36(3): 147—200。
- [6] Băndrescu, P. Studies on the systematics of Cultrinae (Pisces: Cyprinidae) with description of a new genus. Rev. Roum. Biol. (Zool.), 1967, 12(5): 297—302。
- [7] 罗云林。鲢属和红鲢属模式种的订正。水生生物学报, 1994, 18(1): 45—49。
- [8] 陈宜瑜等。珠江的鱼类区系及其动物地理区划的讨论。水生生物学报, 1986, 10(3): 228—236。
- [9] Mai, D. Y. Dinh loại Cá nuông cật cậtink phia bac Việt Nam. Nha xuất Ban Khou Hqc Vá Ky Thuat Ha Nq. 1978: 139—168。
- [10] 内田惠太郎。朝鲜鱼类志。朝鲜总督府水产试验场, 报告第6号。1939: 351—360。
- [11] Berg, L. S. Fishes in: "Fauna Russii" (Fauna of Russia). 1912, 3(1): 1—336。
- [12] Okada Y. Studies on the freshwater fishes of Japan. Prefetural University of Mie Tsu. Japan. 1959—1960: 517—520。