

鲤科鱼类前方椎体的形成及其在系统发育上的意义*

陈 湘 麟

(华南师范大学生物系, 广州 510631)

提 要

本文对九种鲤科鱼类与中国胭脂鱼幼体的前方椎体的发育进行了比较。观察结果表明这两个科鱼类的前方椎体发育是近似的, 它们的魏氏小骨有共同的来源; 魏氏复合骨由前方椎体上方的第二骨化中心形成, 这个骨化中心与第三和第四上神经骨相当。另一方面, 胭脂鱼幼体的第二椎体副突已与第四椎体的胸肋相接; 魏氏复合骨的扩展是骨化中心背脊部均匀地发生的, 这些与鲤科有着明显的不同。

鲤科幼体的魏氏复合骨发育具有共同的特点, 第二骨化中心的前方有一棘状物在早期出现, 它代表了第三上神经骨伸出部份。但随后的发育可以区分为两种不同方式: 一种为雅罗系鱼类所具有, 即第二骨化中心以棘状物的扩展为主, 前、后棘存在并有缝合线相连; 另一种为鲃系鱼类所有, 即第二骨化中心的发育以其背部伸出的实心嵴突为主, 仅有不发达的前棘, 此系属于派生性结构。与魏氏复合骨相关的是 2—3 椎体间的关系也有相应的差别: 雅罗系鱼类的幼体其 2—3 椎体间分离(仅鳑鲏亚科鱼类例外), 而鲃系鱼类的幼体其 2—3 椎体愈合。由于幼体魏氏复合骨与椎体的特征比成体表现更为明显, 它们在系统发育上能提供更为清楚的信息。

关键词 前方椎体, 魏氏复合骨(即复合神经骨), 上神经骨, 雅罗族, 鲂族

骨鳔鱼类的前方椎体的结构在硬骨鱼类中是十分特别的, 它包括了椎体, 有关的副突与肋骨, 魏氏小骨与魏氏复合骨(或称复合神经骨)等。前方椎体结构上的差别及其在系统上的意义已有不少作者给予讨论^[1-6]其中魏氏复合骨的性质有着相当多的争论。在鲤类中这块骨位于第二、三椎体的上方, 一些作者认为它是第三椎体神经棘或第二、三椎体的联合神经棘的成份^[7-11]。Waston^[12] 1939 在鲫 (*Carassius*) 发育中看到 2—3 椎体上方的一个大软骨片, 认为它代表了愈合的第二、三、四椎体的神经棘与其他成份; 苏锦祥等 (1989)^[13] 研究了团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 的个体发育, 他们认为团头鲂的复合神经骨(即魏氏复合骨)相当于椎骨生骨节上的上背板, 包含了第三与第四椎体神经棘, 这与 Waston 的意见相似。另一方面 Rosen 和 Greenwood 观察脂鲤 *Brycon*

* 梁秩燊同志为附图复墨; 部份标本系邓中麟、郑文彪同志所提供。特此一并感谢。
1991 年 12 月 24 日收到。

sp. 的幼体与成体,他们首先提出魏氏复合骨属于上神经骨的起源,这个观点为 Fink and Fink 所接受。

近年来一些作者注意到魏氏复合骨在鲤科鱼类系统发育上的意义。Howes 提到鲤科一些属有着类似的复合神经骨。陈湘麟等描述了鲤科两个类型的复合神经骨,即雅罗系鱼类复合神经骨为分叉状,鲃系鱼类复合神经骨为单片状。但对于复合神经骨的极性(Polarity)的分析,上述双方的意见是相反的;他们也未能充分揭示有关的同源结构,因而在推导有关进化时欠缺说服力。本文的目的就是试图从一些鲤科鱼类幼鱼的前方椎体的发育进行比较,作为对照也观察了胭脂鱼幼鱼的前方椎体,以对鲤科魏氏复合骨的进化作出进一步的分析。

材 料 与 方 法

观察所用的鲤科与胭脂鱼科的幼体,主要系指鳞片形成以前的阶段;为了对幼体的前方椎体进行对照与比较,直接剥制有关成体的标本。以下为观察幼体的名录:

鲤科 Cyprinidae

白鲫 *Carassius cuvieri* Temminck et Schlegel 8 尾, 10—20 mm, 人工养殖

鲮 *Cirrhina molitorella* (Cuvier et Valenciennes) 10 尾, 10—17 mm, 人工养殖

铜鱼 *Coreius* sp. 17 尾, 10—14.5 mm, 长江中游

红鲌 *Erythroculter* sp. 15 尾, 9—23 mm, 广东西江

露斯特野鲮 *Labeo rohita* (Hamilton) 14 尾, 10—20 mm, 人工养殖

三角鲂 *Megalobrama terminalis* (Richardson) 4 尾, 15—20 mm, 人工养殖

麦穗鱼 *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) 10 尾, 10—25 mm, 本校

池塘

银鲃 *Puntius gonionotus* Bleeker 9 尾, 9—15 mm, 人工养殖

鱊 *Rhodeus* sp. 5 尾, 11—18 mm, 黑龙江上游

胭脂鱼科 Catostomidae

胭脂鱼 *Myxocyprinus asiaticus* (Bleeker) 4 尾, 15—19 mm, 长江中游

幼体的标本采用双色着色(Eun-Ho Park and Dong Soo Koo 1984)或一般的茜素着色。由于前方的魏氏复合骨所在部份肌肉较厚,浸蚀适当增加时间。

对魏氏复合骨的分析,着重于同源的结构;另一方面也注意相关的特征——前方第2、3 椎体之间的状况。这两个特征在多数情况下有着一致的变化。

结 果

(一) 鲤科、胭脂鱼科的前方椎体发育与脂鲤 (*Brycon*) 发育是近似的(图 1—6)

早期幼体的前三个椎体都具有不发达的神经弧,也有类似的三脚骨与悬器在第三与第四椎体下方。它们与脂鲤具有明显差异的有以下 4 个特征:

1. 第一副突(The first parapophysis)存在,而脂鲤的这个副突消失。

2. 三脚骨 (Tripus) 有较长的前端, 背中部与第三副突相接, 第三副突有一个可动的关节与椎体相连; 脂鲤幼体的三脚骨直接附着于第三椎体上。
3. 第三椎体神经弧退化而无前突, 与第四椎体神经弧保持分离; 脂鲤第三神经弧的前突存在, 成体中第三与第四椎体神经弧愈合。
4. 前方椎体上方有两个骨化中心, 前面一块形成板状结构, 后面一块形成魏氏复合骨; 脂鲤仅有一个骨化中心, 形成一个发达的魏氏复合骨。

(二) 比较鲤科鱼类与胭脂鱼的幼体(图1—6)在前方椎体上的差别

1. 鲤科鱼类的第二副突是单根的; 胭脂鱼的第二副突具有背腹两支。
2. 鲤科鱼类有一个向前倾斜的棘状物出现于第二骨化中心的前端, 它参于魏氏复合

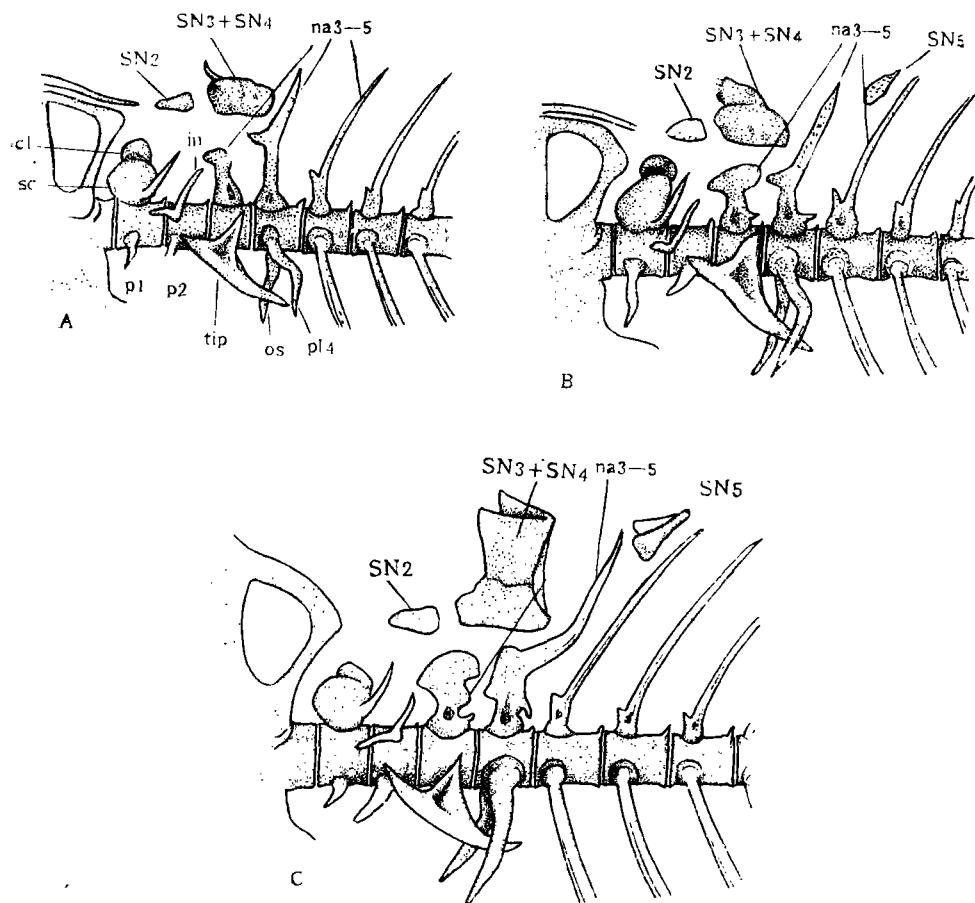


图1 红鮈 *Erythroculter* sp. 幼体前方椎体的发育

Fig. 1 Development of the anterior vertebrae in juvenile *Erythroculter* sp.

A. 14.5 mm standard length; B. 16.5 mm standard length; C. 20.0 mm standard length
 cl 带状骨 Claustrum; in 间插骨 Intercalarium; na 神经弓 Neural arch; Os 悬器 Os suspensorium; p 椎体副突 Paraophysis; sc 舶状骨 Scaphium; SN 上神经骨 Supraneurals;
 tip 三脚骨 Tripus

骨的形成；胭脂鱼幼体的第二骨化中心上无棘状物，骨化中心均匀向上发展。

(三) 鲤科鱼类幼鱼前方椎体的变化主要表现在魏氏复合骨的发育形式上 这里有两种基本的形式，一种是以红鮈属 (*Erythroculter*) 为代表的类型，另一种是以刺鮈属 (*Puntius*) 为代表的类型。

1. 红鮈型魏氏复合骨的发育包括红鮈、鲂 (*Megalobrama*)、雅罗 (*Leuciscus*)、铜鱼 (*Coreius*)、麦穗鱼 (*Pseudorasbora*) 和鳑鲏 (*Rhodeus*) 等属。

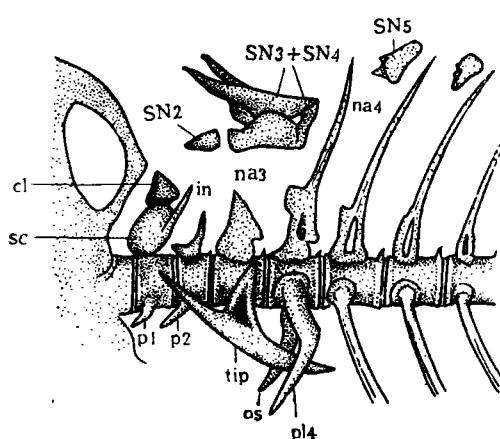


图 2 铜鱼 *Coreius* sp. 幼体(体长 19.5 毫米)
的前方椎体

Fig. 2 The anterior vertebrae of *Coreius* sp.
(19.5 mm standard length)

着生于第二骨化中心前部的棘向上竖立和向后发展，与后部逐渐出现的后棘相接，接合部有明显的缝合线(图 1)，成鱼的缝合线消失，形成了一个前部叉开而后部低且互相贴紧的魏氏复合骨；整个幼鱼阶段，2—3 椎体间保持着明显的分隔，但及至成体时 2—3 椎体间出现愈合。第五上神经骨有过叉状棘出现。

铜鱼魏氏复合骨的发育大体相似，但它前伸的棘并不显著向后竖立。除了棘向后扩展以外，骨化中心尚有一个明显的前嵴向前伸展。成体的魏氏复合骨的顶部封闭，形成了一个中空蒴果状的结构。2—3 椎体在幼鱼阶段保持分离(图 2)；第 5 上神经骨有过叉状棘出现。

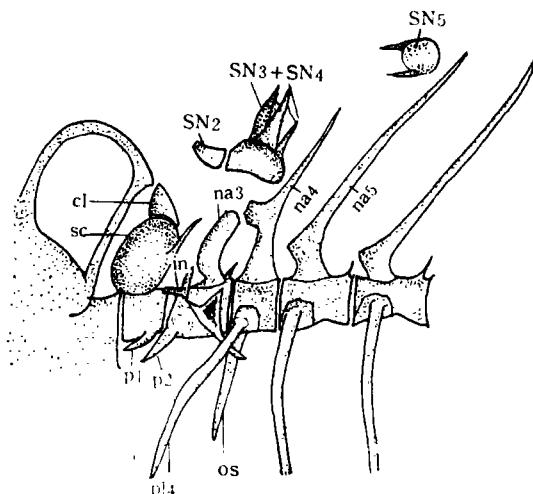


图 3 鳊 *Rhodeus* sp. 幼体(体长 14.0 毫米)
的前方椎体

Fig. 3 The anterior vertebrae of *Rhodeus* sp. (14.0 mm standard length)

鳑鲏魏氏复合骨的发育与红鮈属相似：前棘分叉而后棘相互贴紧；但棘的扩展主要

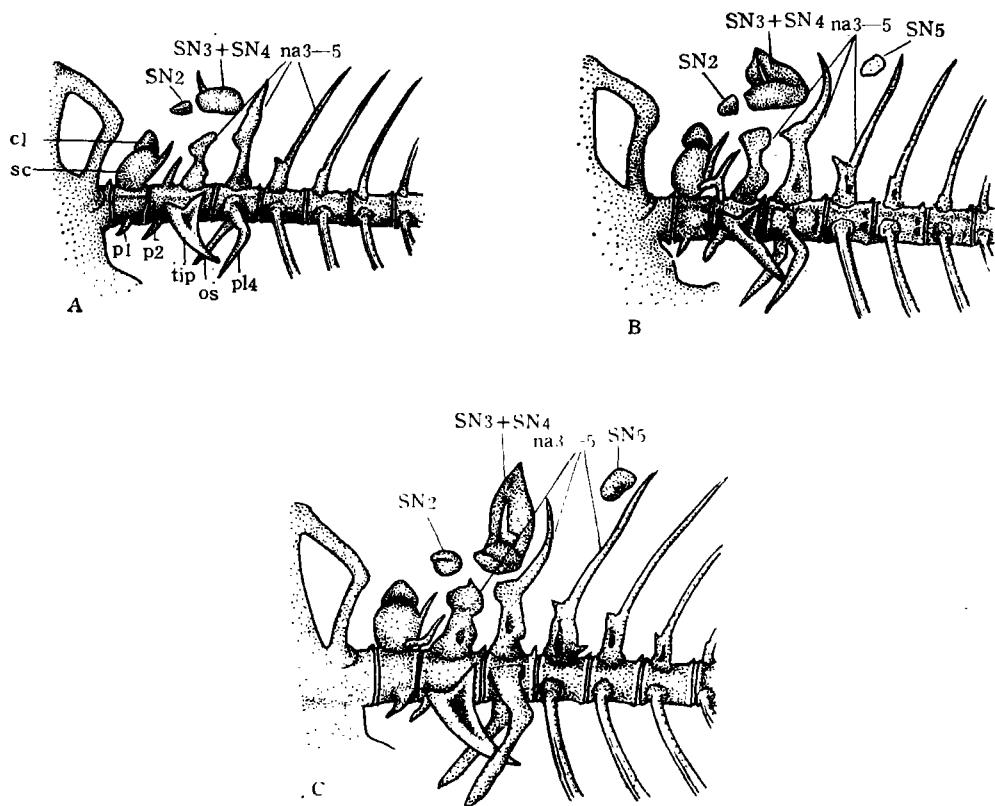


图4 银鲃 *Puntius gonionotus* 幼体前方椎体的发育

Fig. 4 Development of the anterior vertebrae in juvenile *Puntius gonionotus*

A. 9.0 mm standard length; B. 12.0 mm standard length; C. 14.5 mm standard length

是直立向上的,另前棘的前方有一前突,但不显著。2—3椎体在幼鱼阶段已愈合。第5上神经骨有明显的叉状棘出现(图3)。

2. 刺鲃型前方椎体的发育(包括刺鲃、鲫 *Carassius*、野鲮 *Labeo* 及鲮 *Cirrhina*)

幼鱼的早期亦有一向前倾斜的棘状物着生于第二骨化中心的前部,这个棘很快向后竖立,并有一膜状的嵴突附着它的后缘出现。在发育的过程中,棘物的发展不显著,而它后缘的嵴突迅速向上与向后发展,并且最终向前伸过棘的本身。成体的魏氏复合骨为一片状或板状结构,棘仅成为痕迹嵌于其表面。2—3椎体在幼鱼中已完全愈合。第五上神经骨在后期有过棘状物的出现(图4)。

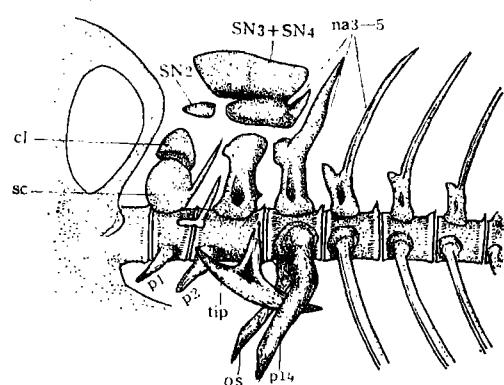


图5 露斯特野鲮 *Labeo rohita* 幼体(12.5毫米)的前方椎体

Fig. 5 The anterior vertebrae of *Labeo rohita* (12.5 mm standard length)

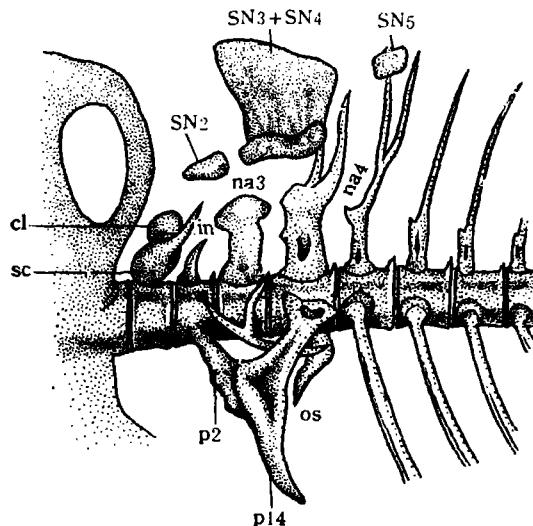


图 6 中国胭脂鱼 *Myxocyprinus asiaticus* 幼体(体长 18.0 毫米)的前方椎体

Fig. 6 The anterior vertebrae of the Chinese sucker *Myxocyprinus asiaticus* (18.0 mm standard length)

野鲮与鲮的魏氏复合骨的发育基本与刺鲃属相似;不过这两个属的棘状物不发达,嵴突的水平方向的伸展显著;幼体的后期其第二骨化中心的尾部向上弯曲和升起,使上部的嵴突由后倾逐渐转向前倾。2—3 椎体在幼体完全愈合。第五上神经骨无棘出现(图 5)。

讨 论

观察结果表明了骨鳔鱼类在幼体阶段中其前方椎体至少有 4 个特征有着明显变化: 1) 第一椎体的副突存在或缺失; 2) 第二椎体副突上有无背、腹分支的出现; 3) 魏氏复合骨结构上的差别; 4) 2—3 椎体分离或愈合。实质上, 这几个特征的变化反映了不同范畴类群之间的差别: 第一个特征是在鲤形目与脂鲤目、鲶形目之间出现的; 第二个特征是鲤形目鲤科与胭脂鱼科、鰕科之间出现的差别。这些特征也在成鱼中存在并已有一些作者给以明确的说明。第三、四个特征的变化虽然在鲤科范围内得到了注意, 但未能得到充分的论述, 这与成鱼中这些特征表现比较模糊有关; 而幼鱼的发育资料则明显地反映出魏氏复合骨发展的两种歧异方向, 2—3 椎体之间分离与愈合则与此有着密切相关。

首先以魏氏复合骨成分而言, 虽然 Chranilov 与 Ramaswami 等认为有关的椎体的神经棘或神经弧参于复合骨的形成, 但本文观察的情况支持 Rosen and Greenwood 的观点, 即魏氏复合骨由上神经骨衍生出来。在九种鲤科鱼类的幼体中, 未见有任何神经棘或神经弧参于到魏氏复合骨, 这与脂鲤魏氏复合骨形成是一致的。另一方面, 鲤科鱼类的前方椎体上方始终保持着两个骨化中心: 第一骨化中心形成板状结构, 位于 1—2 椎体的上方, 应属于第二上神经骨 SN_2 。它在发育中除了扩大体积外, 几乎没有什么变化。第二骨化中心才形成魏氏复合骨, 其所处位置为 2—4 椎体的上方, 表明它属于第三上神经

骨与第四上神经骨的结合，即 $SN_3 + SN_4$ 。而脂鲤的魏氏复合骨系由前方椎体上方唯一的骨化中心形成，在结构上未能见有大的分化（参照 Fink and Fink 的图 15, 16）。

鲤科鱼类的魏氏复合骨的发育有一共同点，即幼体的早期在第二骨化中心有一棘状物的伸出。但随后的发育可以区别两种不同的方式，一种为棘的扩大是主要的，另一种为实心的嵴突由棘间伸出，并在发育中逐渐占据主导地位。这个棘与嵴突都由骨化中心产生出来。从发生上看，在骨化中心前方伸出的棘为第三上神经骨的成份，它与正常的上神经骨向下伸出的棘是相当的（图 1, 4）；不过由于第二、三椎体的神经弧的退化，联合的上神经骨 $SN_3 + SN_4$ 也从直立转为平卧的位置，相应的棘就从向下伸展转为向前倾。

鲤科鱼类的魏氏复合骨若以棘的扩展为主，除了前棘的扩展外，还见有后棘，即属于第四上神经骨的成份。两个扩展的棘之间在幼体阶段还有缝合线出现，这种情况显示出第二骨化中心的上神经骨 SN_3 与 SN_4 的结合还不是十分充分的。我观察了 1 尾已达到 235 mm 体长的异鱲 (*Parazacco spilurus*)，其魏氏复合骨仍见有缝合线（图 7），当是一种较原始状况。以棘的扩展为主形成的魏氏复合骨的高度都是较低的，它的顶部留出的空间成为第五上神经骨 SN_5 侵入的场所；与此相关的是椎体 2—3 之

间在幼体时处于分离状态（仅有鳞鰕亚科例外）。另一方面，鲤科鱼类的魏氏复合骨若以背嵴扩展为主时，在发育的过程中前棘并不显著变粗，且无后棘的出现。这里显示出第二骨化中心的上神经骨 SN_3 与 SN_4 已经充分的结合，背嵴向上占据了整个顶部的空间，形成了单片状的结构，第五上神经骨被限制在第四神经棘之后；与此相关的是 2—3 椎体之间在幼体即处于愈合状态。比较两种魏氏复合骨形成的过程，不难理解以棘为主发展方式属于原始状态，它在发育过程中有过两个分离的上神经骨的棘状物；以背嵴为主的发展方式未见有分离的缝合线，当是一种派生的状态。

陈湘森等将鲤科的复合神经骨（即魏氏复合骨）划分为两个类型，与个体发育的过程一致：即分叉的魏氏复合骨为雅罗系鱼类所具有，系由骨化中心的棘状物发展形成；而片状的魏氏复合骨为鲃系鱼类所具有，系由骨化中心的背嵴片发展而成。不过该文中采用脂鲤作为原始的外类群是不合适的，脂鲤的魏氏复合骨及许多特征实际上是更为派生的状况（Fink and Fink 1981）。Howes 认为一个发达的板状（即片状）的神经板（即魏氏复合骨）是鲤科中常见的，可能是一个原始特征，他的猜测与个体发育情况正好相反^[14]。本文的材料显示出，魏氏复合骨的个体发育比成体的结构更为清晰地提供有关进化的信息。

除了幼体 2—3 椎体的关系外，与魏氏复合骨有着相当一致变化的是背鳍不分支鳍条的数目。Gosline (1978)^[15] 观察鲤科各个亚科累计约 140 种，他认为鲤科似乎有两个模

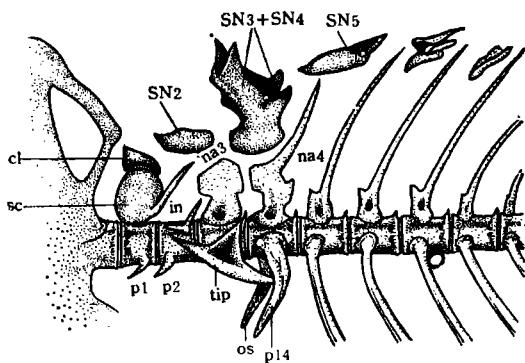


图 7 异鱲 *Parazacco spilurus* (体长 23.5 毫米) 的前方椎体

Fig. 7 The anterior vertebrae of *Parazacco spilurus* (23.5 mm standard length)

式的背鳍不分支鳍条：广义的鲤亚科(包括鲃亚科、野鲮亚科、鲤亚科与裂腹鱼类)为4，而其他亚科为3(少数为2)；例外的情况仅见于极少数的种。这个特征转化系的极性有待进一步的分析；但多个特征系列与魏氏复合骨相一致，表明了复合骨的分化在鲤科大的类群形成上是一个重要的事件。

Arai与余先觉等(1987, 1989)^[16, 17]主要依据染色体的组型对鲤科的系统作了分析，他们的系统是大同小异。从大的格局来看，他们所归纳的两大类群与我们从形态特征归纳的系统大部份是一致的，但在𬶋亚科的安排上有着明显的不同。𬶋亚科被认为与鲃亚科或广义的鲤亚科有着密切的关系是基于这两个类群都有多倍体的种类，不过这种多倍体无论在𬶋亚科或广义的鲤亚科仅仅出现于少数种或种团，这象是独立获得的平行特征，此特征作为单源群或追溯系统发育似是不够充分的。

胭脂鱼的魏氏复合骨的发育亦系由第二骨化中心的背鳍形成，表观上与野鲮(Labeo)、鲮(Cirrhina)的情况相似，但完全缺乏棘的结构；有关这类复合骨的进化，有待进一步的研究。

参 考 文 献

- [1] Chranilov, N. S. Beitrage Zur Kenntnis des Weberschen Apparatus der Ostariophys. I. Vergleichend anatomische Ubersicht der Knochenelements des. Weberschen Apparates bei cypriniformes Zool jb. Anat. Ontog., 1927, **49**: 501—597.
- [2] Berg J. S. Classification of fishes, both recent and fossil. Trudy Zool. Inst. Leningr., 1940, **5**: 87—517.
- [3] Alexander R McN. The structure of the weberian apparatus in the Cyprini. Proc. Zool. Soc. Lond., 1962, **139**: 451—473.
- [4] Rosen D E, Greenwood P H. Origin of the weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. Ame. Mus. Novitates, 1970, **2428**: 1—25.
- [5] Robert t. Interrelationships of ostariophysans. In: P. H. Greenwood et al. (Eds) Interrelationships of Fishes. London: Academic Press, 1973: 397—513.
- [6] Fink S V, Fink W L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). Zool. J. Linn. Soc. Lond., 1981, **72**: 297—343.
- [7] Ramaswami L S. Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 6. The skull and weberian apparatus in the subfamily Gobioninae (cyprinidae). Acta. Zool. Stockh., 1955a, (3): 127—158.
- [8] ———. Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 7. The skull and weberian apparatus of the cyprininae (cyprinidae). Acta. Zool. Stockl., 1955b, **36**(3): 199—242.
- [9] Howes G J. The anatomy and relationships of the cyprinid fish *Luciobrama macrocephalus* (Lacepede). Bull. br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1978, **34**(1): 1—64.
- [10] Howes G J. Notes on the anatomy of the cyprinid fish *Macrochirichthys macrochirus* (Valenciennes), 1844. with comment on the cultrinae (Pisces, Cyprinidae). Bull. br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1979, **36**(3): 147—200.
- [11] 陈湘萍, 乐佩琦, 林人端. 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.
- [12] Waston J M. The development of the weberian ossicles and anterior vertebrae in the goldfish. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B., 1939, **127**: 452—472.
- [13] 苏锦祥, 孟庆闻, 唐宇平. 团头鲂骨骼系统的发育. 水生生物学报, 1987, **13**(1): 1—14.
- [14] Howes G J. Anatomy and phylogeny of the chinese major carps *ctenopharyngodon* steind, 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr. 1860. Bull. br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1981, **41**(1): 45—78.
- [15] Gosline W A. unbranched dorsal-fin rays and sub-family classification in fish family cyprinidae. Occ. Papers. Mus. Zool. Univ. Michigan, 1978, **684**: 1—21.
- [16] Yu X. et al. On the Karyosystematics of cyprinid fishes and a summary of fish chromosome studies in China. Genetica, 1987, **72**: 225—236.
- [17] 余先觉等. 中国淡水鱼类染色体. 北京: 科学出版社, 1989。

DEVELOPMENT OF THE ANTERIOR VERTEBRAE IN THE CYPRINIDAE AND THEIR SIGNIFICANCE IN THE PHYLOGENESIS

Chen Xianglin

(Department of Biology, South China Normal University, Guangzhou 510631)

Abstract

The anterior vertebrae of nine species cyprinid juveniles, including *Carassius cuvier*, *Cirrhinus molitorella*, *Coreius* sp., *Erythrcoultier* sp., *Labeo lohita*, *Magalobrama terminalis*, *Pseudorasbora parva*, *Puntius gonionotus*, *Rhodeus* sp., and one species catostomid juveniles *Myoxo-cyprinus asiaticus* have been studied. They are similar in structure to those in the juvenile of the characin, *Brycon*, but exhibit two ossification centers above the anterior vertebrae. The anterior center, which represents the second supraneural, forms a plate-like bone and the second one, which may be in connection with the third and fourth supraneural, becomes the webrian complex.

In the early juvenile stage of cyprinids, a bony spine appears on the upper anterior margin of the second ossification center. Two types of weberian complex growth can be recognized based on different developmental patterns of the bony spine. In Tribe Leuciscini species, the front and posterior bony spine both exist in the juvenile and enlarge themselves into the main part of the weberian complex, but in Tribe Barbini species the bony spine are weakly developed and a dorsal ridge processes from the second ossification center expands in front and behind the bony spine, forming a thin plate structure, which is the main part of the weberian complex.

In agreement with the weberian complex development, the second and third vertebrae are separated in most juveniles of Tribe Leuciscini. On the other hand, the second and third vertebrae are invariably fused in all juveniles of Tribe Barbini, representing a more derived condition. These two features of juvenile cyprinids provide clearer information on phylogenesis than the features of the adults.

Key words

Anterior vertebrae, Weberian complex (neural complex), supraneural, Tribe Leuciscini, Tribe Barbini