

团头鲂骨骼系统的发育

苏锦祥 孟庆闻 唐宇平
(上海水产大学)

提 要

本文对团头鲂骨骼系统的发育进行了研究, 观察了刚孵化的仔鱼到已具成鱼特征的幼鱼的骨骼发育过程, 对脑颅、咽颅、韦伯氏器和脊椎骨、肩带和胸鳍支鳍骨、腰带和腹鳍支鳍骨以及奇鳍支鳍骨在不同生长阶段的形态特征进行了描述。讨论了韦伯氏器、复合神经骨及第二神经板等的发生过程; 并根据团头鲂骨骼发育情况, 讨论了头骨各骨片的性质。

关键词: 团头鲂, 骨骼系统, 发育, 头骨, 仔幼鱼

鱼类骨骼系统的形态特征, 是研究鱼类系统演化和分类的重要依据, 它在各类群鱼类中具有相对稳定性。而对仔、稚、幼鱼骨骼系统的研究将使鱼类系统演化的讨论更趋深入, 且能探讨各类群间的系统发育关系。对于团头鲂骨骼特征的研究, 陈湘舜等(1984)^[2]、孟庆闻(1985)^[3]都有过描述, 但对于团头鲂以至鲤科鱼类骨骼系统发育方面的研究, 至今报道甚少。我们研究了团头鲂从刚孵化的仔鱼直至已具成鱼骨骼特征的全长达 89 毫米的幼鱼标本, 对它们各发育阶段骨骼系统的演变过程和形态特征进行了观察。

材料与方法

材料取自上海市青浦水产养殖场, 1985 年 5 月 17 日至 6 月 29 日从人工繁殖获得的受精卵孵出后立即取材, 初期每天取材 2 次, 逐渐延长至每日、隔日以至隔数日取材, 待鳞片长全直至骨骼发育完善为止。先进行活体观察, 作长度测量及其他纪录, 然后将标本固定在 4% 福尔马林加 0.65% NaCl 的固定液中。

用于骨骼系统发育研究的材料, 都需将固定于福尔马林液中的标本制成透明染色标本^[7], 用胰蛋白酶-硼酸溶液使标本成为透明, 而阿利新蓝 (alcian blue) 使软骨染成蓝色, 茜素红 (alizarin red S) 使硬骨染成红色, 标本最后保存在甘油中。

观 察 结 果

1. 脑颅的发育 初孵仔鱼全长 4.0 毫米, 孵出第 2 天即出现软骨。全长 4.9 毫米时

腹面已具2对软骨,即前索软骨(pprechordal cartilage或trabecula)与侧索软骨(parachordal cartilage),它们前后刚连接。全长5.7毫米时2对软骨在相接处外侧近中央处有钩状突起,前索软骨前端已左右愈合成筛板,侧索软骨后端向外侧弯曲,称之为枕骨弓

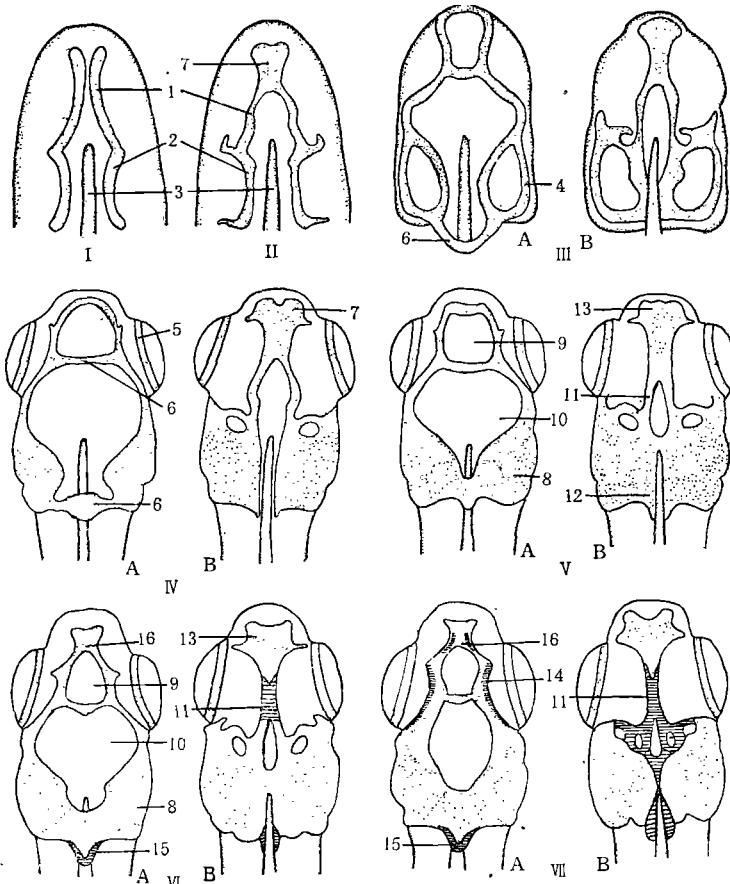


图1 脑颅的发育(I)

I. 全长4.9毫米(腹视); II. 全长5.7毫米(腹视); III. 全长7.0毫米(A. 背视, B. 腹视); IV. 全长8.2毫米(A. 背视, B. 腹视); V. 全长10.3毫米(A. 背视, B. 腹视); VI. 全长12.3毫米(A. 背视, B. 腹视); VII. 全长16.0毫米(A. 背视, B. 腹视)

1. 前索软骨; 2. 侧索软骨; 3. 脊索; 4. 耳软骨环; 5. 巩膜软骨; 6. 软骨桥; 7. 筛板; 8. 耳囊软骨; 9. 前囟; 10. 后囟; 11. 副蝶骨; 12. 基板; 13.犁骨; 14. 额骨; 15. 基枕骨; 16. 中筛骨

■ 软骨 ■ 硬骨(以下各图同)

Fig. 1 Development of the neurocrania (I)

I. TL(Total length) 4.9mm (ventral view); II. TL 5.7mm (ventral view); III. TL 7.0mm (A. dorsal view, B. ventral view); IV. TL 8.2 mm (A. dorsal view, B. ventral view); V. TL 10.3mm (A. dorsal view, B. ventral view); VI. TL 12.3mm (A. dorsal view, B. ventral view); VII. TL 16mm (A. dorsal view, B. ventral view)

1. prechordal cartilage (trabecula); 2. parachordal cartilage; 3. notochord; 4. auditory cartilage ring; 5. sclera cartilage; 6. acrochordal cartilage; 7. ethmoid plate (commissura trabecularis); 8. auditory capsula cartilage; 9. anterior fontanelle; 10. posterior fontanelle; 11. parasphonoid; 12. basal plate; 13. vomer; 14. frontal; 15. basioccipital; 16. mesoethmoid

■ cartilage ■ bone (the following figures same as it)

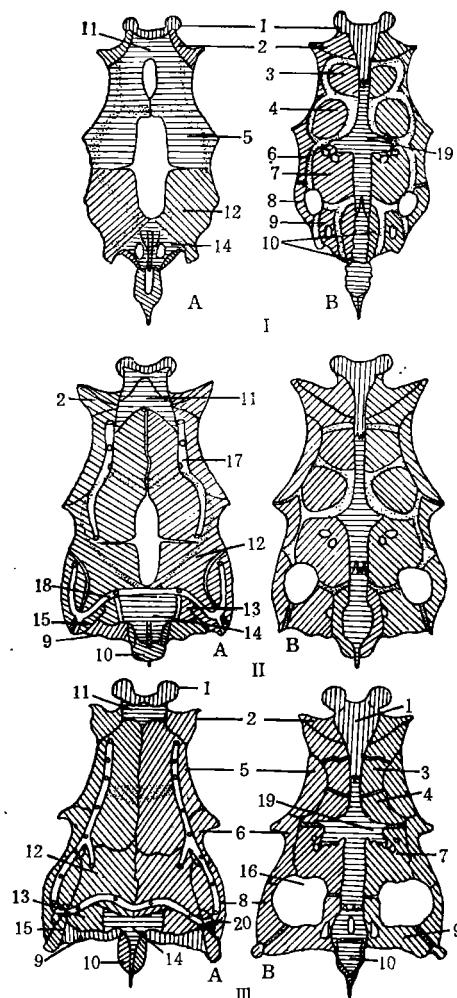


图 2 脑颅的发育 (II)

I. 全长 26 毫米 (A. 背视, B. 腹视); II. 全长 37.5 毫米 (A. 背视, B. 腹视); III. 全长 89.1 毫米 (A. 背视, B. 腹视)

1.犁骨; 2.侧筛骨; 3.眶蝶骨; 4.翼蝶骨; 5.额骨; 6.蝶耳骨; 7.前耳骨; 8.翼耳骨; 9.侧枕骨; 10.基枕骨; 11.中筛骨; 12.顶骨; 13.上耳骨; 14.上枕骨; 15.后颞骨; 16.下颞窝; 17.侧线眶上管; 18.侧线横枕管; 19.副蝶骨; 20.鳞片骨

Fig. 2 Development of the neurocrania (II)

I. TL 26mm (A. dorsal view, B. ventral view); II. TL 37.5mm (A. dorsal view, B. ventral view); III. TL 89.1mm (A. dorsal view, B. ventral view)

1. vomer; 2. parathymoid; 3. orbitosphenoid; 4. alisphenoid; 5. frontal; 6. sphenotic; 7. prootic; 8. pterotic; 9. exoccipital; 10. basioccipital; 11. mesoethmoid; 12. parietal; 13. epiotic; 14. supraoccipital; 15. posttemporal; 16. subtemporal fossa; 17. supraorbital canal of lateral line; 18. supratemporal canal of lateral line; 19. parasphenoid; 20. Squamosum

(occipital arch), 以后形成枕区骨骼; 脊索圆柱状, 两端较尖细, 向前伸达钩状突起的水平位置上。7毫米时前索软骨和侧索软骨向两侧和背方延伸, 围绕嗅囊、眼窝及耳囊分别形成嗅软骨环、眼软骨环及耳软骨环 (图 3:II); 侧索软骨后端枕骨弓有弧形软骨桥相

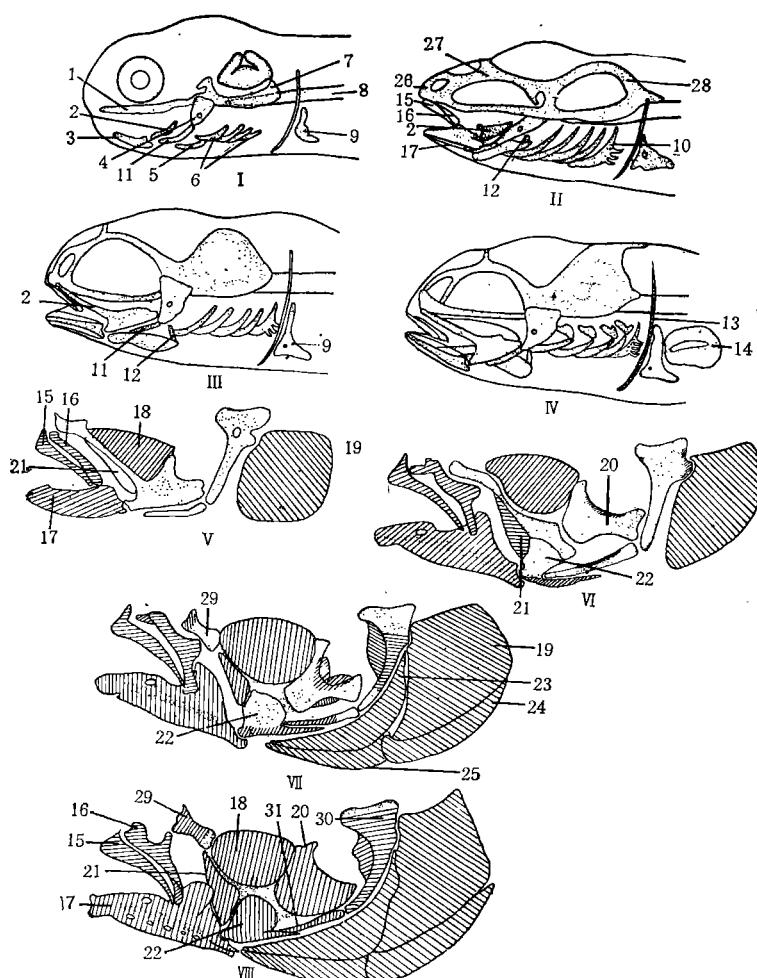


图3 颌弓、部分舌弓及鳃盖的发育(侧视)

I. 全长 5.7 毫米; II. 全长 7.0 毫米; III. 全长 8.2 毫米; IV. 全长 10 毫米; V. 全长 12 毫米; VI. 全长 16.5 毫米; VII. 全长 24.5 毫米; VIII. 全长 54.1 毫米

1. 前索软骨; 2. 腿方软骨; 3. 米克耳氏软骨; 4. 舌颌软骨; 5. 角舌软骨; 6. 角鳃软骨; 7. 侧索软骨; 8. 脊索; 9. 肩喙软骨; 10. 下咽骨; 11. 续软骨; 12. 茎舌软骨; 13. 匙骨; 14. 支鳍软骨; 15. 前颌骨; 16. 上颌骨; 17. 齿骨; 18. 中翼骨; 19. 主鳃盖骨; 20. 后翼骨; 21. 前翼骨; 22. 方骨; 23. 前鳃盖骨; 24. 下鳃盖骨; 25. 间鳃盖骨; 26. 嗅软骨环; 27. 眼软骨环; 28. 耳软骨环; 29. 胫骨; 30. 舌颌骨; 31. 续骨

Fig. 3 Development of the mandibular arch, part of hyoid arch and operculum
(lateral view)

I. TL 5.7mm; II. TL 7.0mm; III. TL 8.2mm; IV. TL 10mm; V. TL 12mm; VI. TL 16.5mm; VII. TL 24.5mm; VIII. TL 54.1mm

1. prechordal cartilage; 2. palatoquadrate cartilage; 3. Meckel's cartilage; 4. hyomandibular cartilage; 5. ceratohyal cartilage; 6. ceratobranchial cartilage; 7. parachordal cartilage; 8. notochord; 9. scapulo-coracoid cartilage; 10. pharyngeal bone; 11. symplectic cartilage; 12. interhyal cartilage; 13. cleithrum; 14. pterygiophore cartilage; 15. premaxilla; 16. maxilla; 17. dentale; 18. mesopterygoid; 19. operculum; 20. metapterygoid; 21. ectopterygoid; 22. quadrate; 23. preoperculum; 24. infraoperculum; 25. interoperculum; 26. olfactory cartilage ring; 27. optic cartilage ring; 28. auditory cartilage ring; 29. palatine; 30. hyomandibular; 31. symplectic

连。10.3 毫米时嗅区中央形成犁骨原基, 其后方出现膜质副蝶骨; 侧索软骨前方内侧左右相连为软骨桥, 将尚未愈合的空隙分隔为前后两个囟门; 眼球上有一环状软骨, 以后形成巩膜; 侧索软骨继续扩大, 在腹面后方左右愈合成基板, 与副蝶骨连, 侧枕骨原基出现。12.3 毫米时背面中筛骨和侧筛骨的原基出现; 副蝶骨部分骨化; 耳囊软骨形成, 在脑颅腹面及后端开始出现骨化区, 基枕骨与侧枕骨部分骨化。16 毫米时脑颅背面开始出现骨化区, 中筛骨外缘已骨化, 犁骨进一步分化, 额骨已出现, 蝶骨区出现骨化部分, 腹面的耳骨区出现了分界痕迹, 上枕骨原基出现。19 毫米时腹面的前耳骨及枕骨区的骨化范围扩大。26 毫米时脑颅大部分骨骼已经骨化, 但腹面各骨间界以软骨环, 背面 2 囉门缩小, 中筛骨与侧筛骨的分界明显, 额骨与顶骨也出现了骨缝, 枕骨区发育完善, 骨缝明显, 脑颅腹面的骨骼均已骨化并分界清楚。54 毫米时脑颅背面 2 囉门消失, 各骨骼的发育基本上已定型, 后颞骨骨化, 背面出现了侧线的眶上管及横枕管, 脑颅腹面各骨间的软骨渐缩小。89.1 毫米时的骨骼已近似成体, 鳞片骨出现, 枕区椭圆形大孔(下颞窝)发达(图 1, 2)。

2. 咽颅的发育 5.7 毫米时腹面已出现 6 对弧形条状软骨, 将分别发育成颌弓的米克耳氏软骨、舌弓的角舌骨及第 1—4 鳃弓的角鳃骨, 米克耳氏软骨的后方有腭方软骨及舌颌续软骨。7 毫米时颌弓出现膜质前颌骨、上颌骨及齿骨, 舌弓已具基舌软骨及茎舌软骨, 第五鳃弓软骨出现, 即下咽软骨, 已附有 3 枚尖细的咽齿, 第 1—4 鳃弓发生下鳃软骨及未分节的基鳃软骨, 膜质鳃盖骨出现。10 毫米时出现上鳃软骨及膜质咽鳃骨。12 毫米时前颌骨、上颌骨及齿骨均骨化, 但关节骨及隅骨未出现, 膜质前翼骨发生, 中翼骨开始骨化, 舌颌软骨与续软骨分离, 基鳃软骨分化为 3 节, 咽鳃软骨出现, 下咽骨外缘开始骨化, 主鳃盖骨已骨化, 其余鳃盖骨仍为膜质。16.5 毫米时腭方软骨开始分化, 前翼骨骨化, 舌弓其他骨骼开始骨化, 第 1—4 鳃弓发育完全, 但尚未骨化, 下咽骨更发达, 咽齿已排成 3 行。19 毫米时, 上舌骨、角舌骨部分骨化, 鳃盖骨全部骨化。24.5 毫米时腭骨已有 1/3 骨化, 方骨、后翼骨、舌颌骨及续骨骨化区扩大, 茎舌骨仍为软骨, 下舌骨未分化; 鳃弓开始骨化。26 毫米时舌弓除茎舌软骨外都已骨化, 角鳃骨及上鳃骨骨化, 但基鳃骨、下鳃骨及咽鳃骨仍为软骨, 下咽骨发达, 咽齿已发育完善。54.1 毫米时骨化程度进一步提高, 下舌骨已分化为 2 块, 腭骨、舌颌骨及续骨尚有少量软骨, 基鳃骨、下鳃骨也已骨化, 咽鳃骨大部分已骨化, 仅茎舌骨及第 4 鳃弓的咽鳃骨仍为软骨。89.1 毫米时咽颅已发育完善(图 3, 4)。

3. 韦伯氏器及脊椎骨的发育 10 毫米时脑颅后方的脊索处出现软骨环, 第 1—5 鳃弓软骨出现, 但左右分离, 第 3—7 椎体横突明显, 但所有椎体均未发生。11 毫米时第 1 鳃弓背方出现膜质舶状骨(scaphium), 第 3、第 4 鳃弓背方发生一长椭圆形的软骨板与之相连, 第 1、第 2 椎体横突发生; 脊索上出现分节的椎体原基, 第 1—11 椎体原基上有部分软骨, 最后 4 椎骨的髓弓、脉弓已发生。12 毫米时由第 1 鳃弓形成的舶状骨已为软骨, 第 3、第 4 椎体横突扩大, 第 1—4 椎体横突均骨化, 第 1—4 鳃弓左右未愈合, 第 5—12 鳃弓已左右愈合, 第 13—24 鳃弓则左右分离, 第 25 鳃弓以后的又左右愈合。14.5 毫米时舶状骨大部分已骨化, 由第 2 鳃弓演变的间插骨(intercalarium)大部分骨化, 第 3 椎体横突特化为三脚骨(tripus), 腹部已开始骨化, 第 1—4 鳃弓背方的软骨板扩大; 第 1—18 椎体出现软骨, 肋骨明显, 第 1—4 椎体大部分骨化, 各椎骨的髓弓和脉弓均已出现。18

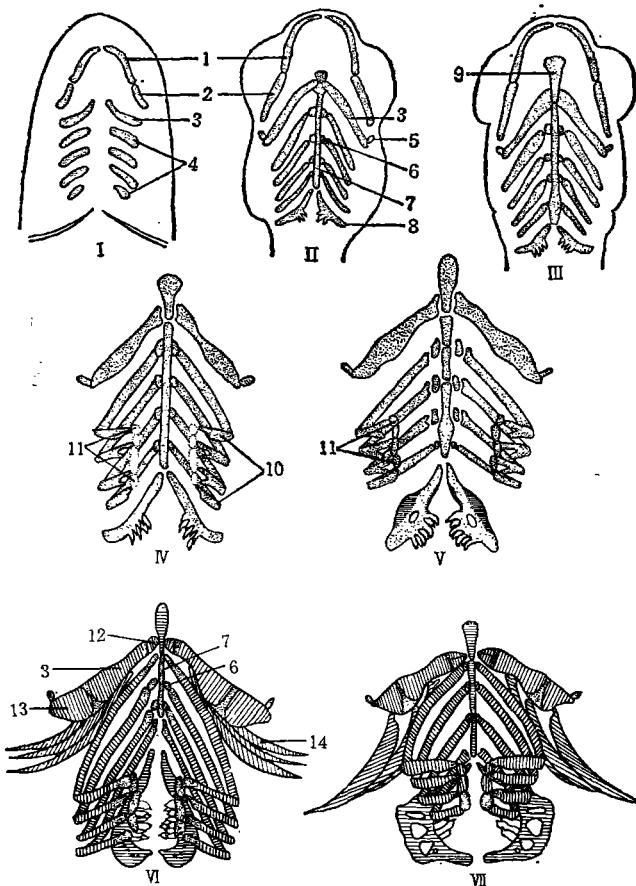


图 4 舌弓及鳃弓的发育(背视)

I. 全长 5.7 毫米; II. 全长 7.0 毫米; III. 全长 8.2 毫米; IV. 全长 10 毫米; V. 全长 12 毫米; VI. 全长 26 毫米; VII. 全长 54.1 毫米

1. 米克耳氏软骨; 2. 鳃方软骨; 3. 角舌软骨; 4. 角鳃软骨; 5. 基舌软骨; 6. 下鳃软骨; 7. 基鳃软骨; 8. 下咽骨; 9. 基舌软骨; 10. 上鳃软骨; 11. 咽鳃软骨; 12. 下舌软骨; 13. 上舌软骨; 14. 鳃条骨

Fig. 4 Development of the hyoid arch and branchial archs (dorsal view)

I. TL 5.7mm; II. TL 7.0mm; III. TL 8.2mm; IV. TL 12mm; V. TL 12mm; VI. TL 26mm; VII. TL 54.1mm

1. Meckel's cartilage; 2. palatoquadrate cartilage; 3. ceratohyal cartilage; 4. ceratobranchial cartilage; 5. interhyal cartilage; 6. hypobranchial cartilage; 7. basibranchial cartilage; 8. pharyngeal bone; 9. basihyal cartilage; 10. epibranchial cartilage; 11. pharyngobranchial cartilage; 12. hypohyal cartilage; 13. epihyal cartilage; 14. branchiostegal ray

毫米时韦伯氏器进一步完善,带状骨 (claustrum) 被舶状骨遮盖,也已骨化,舶状骨、三脚骨尚有小部分为软骨,第 3, 第 4 鳃弓背方开始出现骨化区,椎骨发育情况与 14.5 毫米时相似。20.5 毫米时除三脚骨背方尚残存软骨外,韦伯氏器其余各骨均骨化,第 3、第 4 鳃弓均已骨化,椎骨除第 3—18 椎体上残存少量软骨外,全已骨化。25 毫米时软骨板开始分化,背上方出现骨化区;椎骨发育完善。37.5 毫米时韦伯氏器全部骨化,第 2 椎体缩小,软骨板分化,腹方一部分骨化后与第 3 鳃弓相愈合,背方则分化出前后 2 块,前方的一块

在第2椎体背方形成第2神经板(neural plate II)，后方一块则在第3椎骨髓弓背方形成复合神经骨(neural complex)，以上各骨间尚有大片软骨存在。54毫米时各骨片进一步发育完善，第2、第3椎体愈合或界限不分明(图5)。

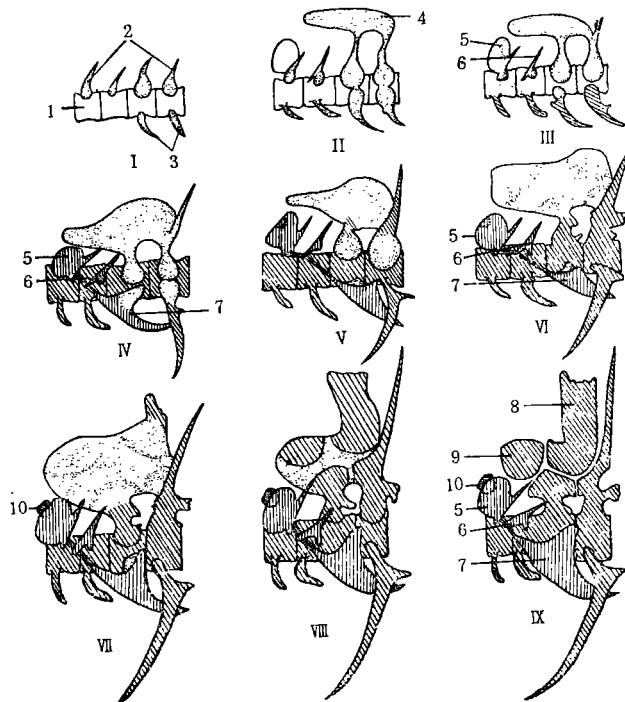


图5 韦伯氏器及第1—4椎骨的发育(侧视)

- I. 全长10毫米; II. 全长11毫米; III. 全长12毫米; IV. 全长14.5毫米; V. 全长18毫米; VI. 全长20.5毫米; VII. 全长25毫米; VIII. 全长37.5毫米; IX. 全长54毫米
1. 第1椎骨; 2. 髓弓; 3. 椎体横突; 4. 软骨板; 5. 舶状骨; 6. 间插骨; 7. 三脚骨; 8. 复合神经骨;
9. 第2神经板; 10. 带状骨

Fig. 5 Development of the Weberian apparatus and the first to fourth vertebrae (lateral view)

I. TL 10mm; II. TL 11mm; III. TL 12mm; IV. TL 14.5mm; V. TL 18mm; VI. TL 20.5mm; VII. TL 25mm; VIII. TL 37.5mm; IX. TL 54mm

1. 1st vertebra; 2. neural arch; 3. transverse processes; 4. cartilage plate; 5. scaphium; 6. intercalarium; 7. tripus; 8. neural complex; 9. neural plate II; 10. claustrum

4. 肩带及胸鳍支鳍骨的发育 5.7毫米时已见膜质匙骨，后方为一弧形的肩喙软骨(scapulo-coracoid cartilage)。6.3毫米时肩喙软骨扩大，下方出现一圆孔。10.3毫米时匙骨已骨化，长弧条形，肩喙软骨继续扩大，后方出现一块椭圆形的胸鳍支鳍软骨，中间具一纵行长孔。12毫米时出现上匙骨，肩喙软骨增厚延长，但尚未分化，支鳍软骨扩大，出现3条纵裂隙。16毫米时支鳍软骨3条纵缝隙扩展，至19毫米时纵缝隙继续扩展并断裂为4块支鳍软骨。24.5毫米时出现后匙骨，肩喙软骨上部已有一骨缝痕迹出现，中间有一圆孔，此即肩胛部，下方的为鸟喙部，它与匙骨间有一长椭圆形大孔，胸鳍4枚支鳍骨全部骨化。26毫米时肩喙骨已骨化，但肩胛骨与鸟喙骨间的骨缝尚未发育完全，内侧中鸟

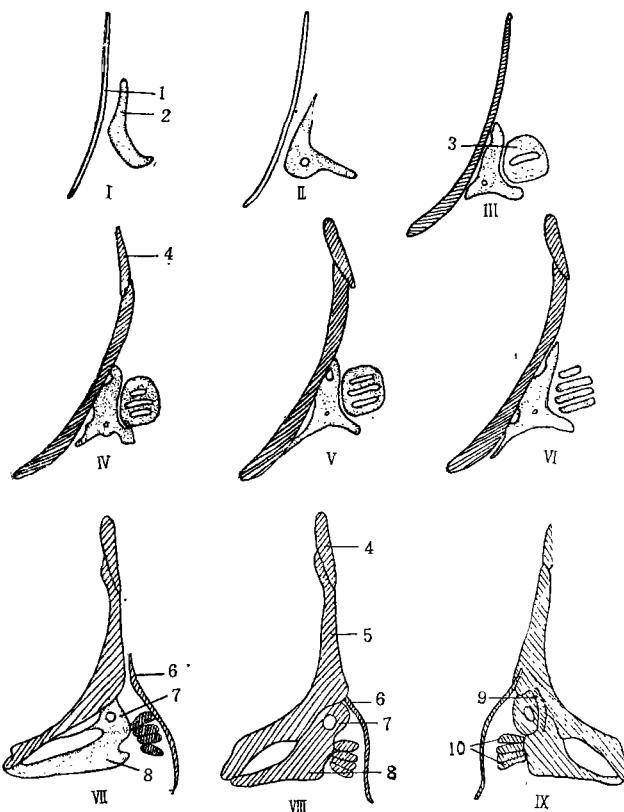


图 6 肩带及胸鳍支鳍骨的发育(侧视)

- I. 全长 5.7 毫米; II. 全长 6.3 毫米; III. 全长 10.3 毫米; IV. 全长 12 毫米; V. 全长 16 毫米;
 VI. 全长 19 毫米; VII. 全长 24.5 毫米; VIII. 全长 26 毫米; IX. 全长 26 毫米(内侧视)
 1. 膜质匙骨; 2. 肩喙软骨; 3. 支鳍软骨; 4. 上匙骨; 5. 匙骨; 6. 后匙骨; 7. 肩胛骨; 8. 乌喙骨; 9.
 中乌喙骨; 10. 支鳍骨

Fig. 6 Development of the shoulder girdle and pterygiophores of pectoral fin
 (lateral view)

- I. TL 5.7mm; II. TL 6.3mm; III. TL 10.3mm; IV. TL 12mm; V. TL 16mm; VI. TL
 19mm; VII. TL 24.5mm; VIII. TL 26mm; IX. TL 26mm (internal view)
 1. membranous cleithrum; 2. scapulo-coracoid cartilage; 3. pterygiophore cartilage; 4.
 supracleithrum; 5. cleithrum; 6. postcleithrum; 7. scapula; 8. coracoid; 9. mesocoraco-
 id; 10. pterygiophore

喙骨出现。37.5 毫米时肩胛骨、乌喙骨分界清楚，肩带及胸鳍支鳍骨已与成体相似(图 6)。

5. 腰带及腹鳍支鳍骨的发育 15 毫米以前未见腰带出现。15 毫米时出现 1 对棒状腰带软骨，未见鳍条。19 毫米时腰带软骨呈“L”形，前端未分叉，鳍条已出现。21 毫米时腰带软骨前端分叉，支鳍骨小。22 毫米时腰带软骨前端内侧一支已骨化，其余部分仍为软骨。25 毫米时腰带已骨化，前部呈叉状，后部细棒状，位于两腹鳍中间；腹鳍支鳍骨 1 枚，已骨化，呈长弧形，位于腹鳍基部及腰带棒状突起的外侧(图 7)。

6. 奇鳍支鳍骨的发育

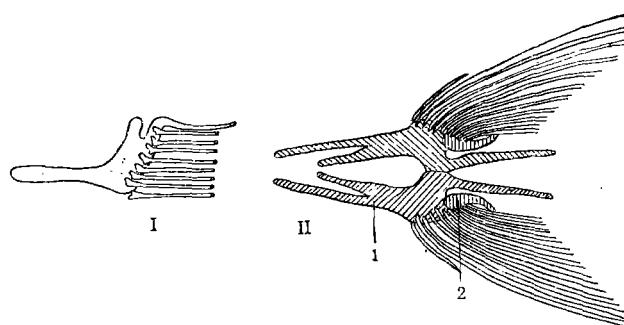


图7 腰带及腹鳍支鳍骨的发育(背视)

I. 全长 19 毫米; II. 全长 25 毫米

1.腰带骨(无名骨); 2.支鳍骨

Fig. 7 Development of the pelvic girdle and pterygiophores of ventral fin (dorsal view)

I. TL 19mm; II. TL 25mm

1. pelvic bone (innominate); 2. pterygiophore

(1) 背鳍支鳍骨的发育: 10.3 毫米时仅见 5 枚棒状基鳍软骨; 12.3 毫米时具 8 枚基鳍软骨, 除最前及最后两枚外, 其余基鳍软骨外端均出现颗粒状间鳍软骨, 背鳍支鳍骨前方、第 4 与第 5 鳍弓间具 1 棘间板; 16 毫米时基鳍软骨 9 枚, 间鳍软骨 7 枚, 第 4—8 鳍弓间具 4 棘间板; 25 毫米时第 1 基鳍软骨扩大呈叉状, 间鳍软骨外方有的出现外间鳍软骨, 棘间板 5 枚并开始骨化; 37.5 毫米时基鳍骨已骨化, 间鳍软骨仍存在, 外间鳍软骨退化, 棘间板也大部分骨化(图 8)。

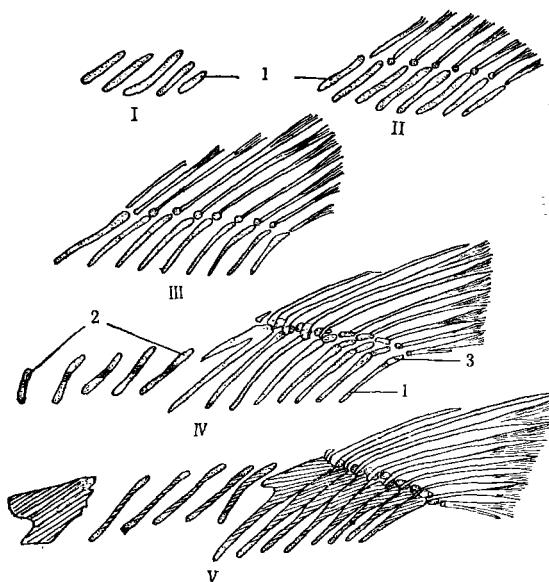


图8 背鳍支鳍骨的发育(侧视)

I. 全长 10.3 毫米; II. 全长 12.3 毫米; III. 全长 16 毫米; IV. 全长 25 毫米; V. 全长 37.5 毫米

1.基鳍软骨; 2.棘间板; 3.间鳍软骨

Fig. 8 Development of the pterygiophores of dorsal fin (lateral view)

I. TL 10.3mm; II. TL 12.3mm; III. TL 16mm; IV. TL 25mm V. TL 37.5 mm

1. basipterygiophore cartilage; 2. interspine cartilage; 3. interpterygiophore cartilage

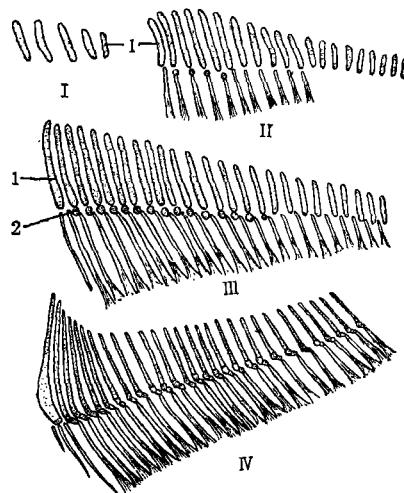


图 9 脊鳍支鳍骨的发育(侧视)

- I. 全长 10.3 毫米; II. 全长 12.3 毫米; III. 全长 16 毫米; IV. 全长 25 毫米
 1. 基鳍软骨; 2. 间鳍软骨

Fig. 9. Development of the pterygiophores of anal fin (lateral view)

I. TL 10.3mm; II. TL 12.3mm; III. TL 16mm; IV. TL 25mm

1. basipterygiophore cartilage; 2. interpterygiophore cartilage

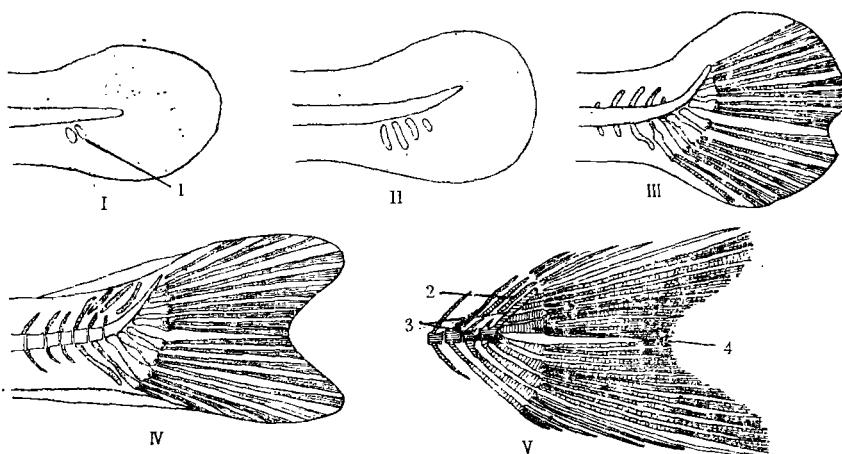


图 10 尾鳍支鳍骨的发育(侧视)

- I. 全长 7.0 毫米; II. 全长 8.2 毫米; III. 全长 10.3 毫米; IV. 全长 12.3 毫米; V. 全长 25 毫米
 1. 支鳍软骨; 2. 尾上骨; 3. 尾杆骨; 4. 尾下骨

Fig. 10 Development of the pterygiophores of caudal fin (lateral view)

I. TL 7.0mm; II. TL 8.2mm; III. TL 10.3mm; IV. TL 12.3mm; V. TL 25mm

1. pterygiophore cartilage; 2. epural; 3. urostyle; 4. hypural

(2) 脊鳍支鳍骨的发育: 10.3 毫米时出现 5 枚基鳍软骨; 12.3 毫米时已有 20 枚基鳍软骨, 其中第 2—5 基鳍软骨外侧有间鳍软骨; 16 毫米时具 25 枚基鳍软骨, 15 枚间鳍软骨; 25 毫米时具 28 枚基鳍软骨, 27 枚间鳍软骨; 37 毫米时基鳍骨已骨化, 鳍条数目已

与成体同(图9)。

(3) 尾鳍支鳍骨的发育：7毫米时脊索伸至尾端中央，在其下方出现2枚条状支鳍软骨；8.2毫米时脊索末端上翘，已具4枚支鳍软骨；10.3毫米时增至7枚，尾部椎骨开始出现髓弓与脉弓；12.3毫米时尾部椎骨进一步分化；15毫米时椎骨未骨化，具12枚条状支鳍软骨，在最后一椎骨的背方有3枚，腹方有9枚；25毫米时脊椎骨全部骨化，背方的3枚支鳍骨也已骨化，其中最前方的2枚与最后第2、第3椎骨的髓棘连接或愈合，背方第3枚支鳍骨成为尾上骨，腹方的9枚支鳍骨也已骨化，其中背部的4枚成为尾下骨，第5枚与最后一椎骨愈合，成为尾杆骨的一部分，第6枚为尾下骨，第7枚成为最后一椎骨的脉棘，第8、第9两枚则与最后第2、第3椎骨的脉棘连接并愈合，成为脉棘的一部分(图10)。

讨 论 与 结 语

1. 团头鲂的胚后发育阶段可以划分为前期仔鱼、后期仔鱼、稚鱼、幼鱼及成鱼等阶段。前期仔鱼是从孵出到卵黄囊完全吸收，全长4.0—7.0毫米，这个阶段的骨骼处于原颅阶段，前索软骨、侧索软骨开始向背方伸展，形成围绕嗅囊、眼窝及耳囊的3个软骨环；咽颅已出现7对咽弓软骨，但分化不完善；椎骨尚未出现；附肢骨骼除尾鳍已具2枚条状支鳍软骨外，其余均未发生。后期仔鱼从卵黄囊全部吸收至腹鳍出现骨质鳍条，全长7—24毫米，这一阶段是骨骼形成的主要阶段，脑颅软骨向侧背方伸展，已开始出现骨化的副蝶骨、翼蝶骨、基枕骨及侧枕骨等；咽颅各骨均已出现，且大部分已骨化，肩带骨骼已形成且大部分骨化，4枚胸鳍支鳍骨已骨化；腰带也已形成，尚未完全骨化，腹鳍骨质鳍条全部形成；背、臀鳍支鳍骨已出现，仍为软骨，尾鳍支鳍骨基本上已发育完全。稚鱼期是从腹鳍出现骨质鳍条到全身覆盖鳞片，体形与成体相似，全长24—38毫米，这一阶段各部分骨骼大多已发育完善。幼鱼期是从全身覆盖鳞片到性成熟之前，全长38毫米以上，各骨骼已与成鱼的骨骼特征相一致。

2. 具韦伯氏器是鲤形目鱼类的主要特征，韦伯氏器是由第1—3脊椎骨的一部分特化而形成，它与相关的前4个脊椎骨的结构，在各科中表现出不同的形式^[1]。从团头鲂的骨骼发育情况表明，带状骨(闩骨)及舶状骨(蹬骨)是分别由第1椎骨的髓棘及髓弓特化而成，10毫米时第1椎骨的髓弓位置尚正常，11至15毫米时渐演变为带状骨及舶状骨，故幼、成鱼阶段的第1椎骨均未见正常的髓弓、髓棘等构造；间插骨(砧骨)位于第2椎骨背方，是由该椎骨的髓弓特化而成，发生过程中10—11毫米时髓弓尚正常，以后渐与椎体脱离并特化为间插骨；三脚骨(锤骨 malleus)位于第3椎体腹下方，是由第3椎骨椎体横突特化而成，开始时椎体横突稍扩大，以后逐渐与椎体脱离，并以韧带与间插骨相连。对韦伯氏器的发生，各学者的意见不尽一致^[8,9,11]。

团头鲂的前4枚脊椎骨与其他鲤形目鱼类一样在发生过程中第2椎体与第3椎体逐渐愈合，初发生时第2椎体与其他椎体同样大小，26毫米时开始缩小，54毫米时第2、第3椎体已经愈合。由于鲤类前4枚脊椎骨发生了一系列的变化，因此在统计椎骨数时常会发生误差。

3. 复合神经骨的存在是鲤形目鱼类的共同特征，但在鲤类与脂鲤类是有所区别的^[2]。复合神经骨的发生过程，首先是在第1至第3椎骨背方出现一软骨板，团头鲂全长11毫米的仔鱼即见有长椭圆形的软骨板，它相当于椎骨生骨节的上背片。软骨板进一步扩大，与第3椎骨左右分离的髓弓及第4椎骨的髓棘相连接，继而分化为前后两块，前方的一块形成第2神经板，以后成为第2椎骨的次生髓弓及髓棘；后方的一块形成复合神经骨，它继续扩大，形成较大的板状骨片，构成第3椎骨的髓棘，并与第4椎骨的前关节突愈合在一起。

团头鲂第4—9椎骨髓弓背方有5—6枚游离的板状或条状的骨片，即棘间板，在发育过程中最初均呈条状，以后最前方的一块骨片扩大成三角形，位于复合神经骨后上方，其余各骨片分布在第5—9髓弓间。

复合神经骨的形态及棘间板的有无，已成为讨论鲤类系统演化的重要特征^[2]。

4. 根据团头鲂骨骼发育的情况可以判断头骨骨片的性质是软骨化骨还是膜骨。对于鲤科鱼类头骨骨片的性质，各学者的说法不甚一致（如秉志，1960；孟庆闻等，1960；Gregory, 1933; Parker and Haswell, 1951; Harder, 1975）^[3,4,6,10-12]。经观察，发现团头鲂的犁骨和腭骨都是软骨化骨，而不是膜骨；关节骨是兼有软骨化骨和膜骨成分的复性骨，

表1 脑颅骨骼性质比较表

Tab. 1 The comparison of the skeletal properties of neurocrania by various authors

骨骼性质 ⁽¹⁾		作者 ⁽¹⁾ Gregory 1933	Parker and Haswell 1951	秉志 Bing Zhi 1960	孟庆闻、 苏锦祥 Meng and Su 1960	Harder 1975	本文结论 result of this paper
骨骼名称 ⁽³⁾	骨骼性质 ⁽²⁾						
中筛骨	Mesethmoid	M	D	C	M	M	M
侧筛骨	Parethmoid	M	C	C	M	C	M
犁骨	Vomer	D	D	D	D	D	C
额骨	Frontal	D	D	D	D	D	D
眶蝶骨	Orbitosphenoid		C	C	C	C	C
翼蝶骨	Alisphenoid	C	C	C	C	C	C
副蝶骨	Parasphenoid	D	D	D	D	D	D
眶上骨	Supraorbital	D		D	D	D	D
眶下骨	Infraorbital	D	D	D	D	D	D
顶骨	Parietal	D	D	D	D	D	D
蝶耳骨	Sphenotic	M	C	C	M	C	M
翼耳骨	Pterotic	M	C	C	M	M	M
上耳骨	Epiotic	M	C	C	M	M	M
前耳骨	Prootic	C	C	C	C	C	C
鳞片骨	Scale bone	D			D	D	D
后颞骨	Posttemporal	D	D	D	D	D	D
上枕骨	Supraoccipital	M	C	C	M	M	M
侧枕骨	Exoccipital	C	C	C	C	C	C
基枕骨	Basioccipital	C	C	C	C	C	C

C——软骨化骨 cartilaginous bone; D——膜骨 dermal bone; M——复性骨 mixed bone.

(1) authors; (2) skeletal properties; (3) names of bones

而不是单纯的软骨化骨；下鳃骨及基鳃骨则是发育较迟的软骨化骨，绝不是软骨。各学者及本文对头骨骨片性质的看法详见表 1、2。

表 2 咽颅骨骼性质比较表

Tab. 2 The comparison of the skeletal properties of splanchnocranial by various authors

骨骼名称 ⁽³⁾	骨骼性质 ⁽²⁾	作者 ⁽¹⁾	Parker and Haswell 1951	秉志 Bing Zhi 1960	孟庆闻、 苏锦祥 Meng and Su 1960	Harder 1975	本文结论 result of this paper
前颌骨	Premaxilla	D	D	D	D	D	D
上颌骨	Maxilla	D	D	D	D	D	D
腭骨	Palatine	D	C	D	D	D	C
前翼骨	Ectopterygoid	C	C	C	C	C	D
中翼骨	Mesopterygoid	C	C	C	C	C	D
后翼骨	Metapterygoid	C	C	C	C	C	C
方骨	Quadratae		C	C	C	C	C
齿骨	Dentale	D	D	D	D	D	D
米克耳氏软骨	Meckel's cartilage	CA	CA	CA	CA	CA	CA
关节骨	Articular	M	C	C	C	M	M
隅骨	Angular	D	D	D	D	D	D
茎舌骨	Interhyal	C	C	C	C	C	C
上舌骨	Epihyal	C	C	C	C	C	C
角舌骨	Ceratohyal	C	C	C	C	C	C
下舌骨	Hypohyal	C	C	C	C	C	C
基舌骨	Basihyal	C	C	C	C	C	C
尾舌骨	Urohyal	D	D	D	D	D	D
续骨	Symplectic	C	C	C	C	C	C
舌颌骨	Hyomandibular	C	C	C	C	C	C
鳃盖骨	Opercular bone	D	D	D	D	D	D
鳃条骨	Branchiostegal ray		D	D	D	D	D
鳃弓骨骼	Branchial arch	C	C	C	C	C	C

C——软骨化骨 cartilaginous bone; CA——软骨 cartilage; D——膜骨 dermal bone; M——复性骨 mixed bone

(1) authors; (2) skeletal properties; (3) names of bones

参 考 文 献

- [1] 伍文献等, 1981。鲤亚目鱼类分科的系统和科间系统发育的相互关系。中国科学, (3): 369—376。
- [2] 陈湘舜等, 1984。鲤科的科下类群及其宗系发生关系。动物分类学报, 9(4): 424—440。
- [3] 秉志, 1960。鲤鱼解剖。6—23。科学出版社。
- [4] 孟庆闻、苏锦祥, 1960。白鲢的系统解剖。7—53。科学出版社。
- [5] 孟庆闻, 1985。中国鲤科鱼类脑颅的比较研究。鱼类学论文集, 第四辑: 13—39。
- [6] Beer, G. R. de, 1937, The development of vertebrate skull. p. 1—176. Clarendon Press, Oxford Univ.
- [7] Dingekus, G. and Uhler, L. D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, 52(4): 229—232.
- [8] Goodrich, E. S., 1909. Treatise on Zoology. Part IX. Macmillan, London.
- [9] Goodrich, E. S., 1958. Studies on the structure and development of vertebrates (new ed.) p. 230—262, 288—309, 396—448. Dover Publ. Inc., New York.

- [10] Gregory, W. K., 1933. Fish Skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. *Trans. Amer. Phils. Soc.*, 23: 75—98, 181—182, 411—449.
- [11] Harder, W., 1975. Anatomy of fishes. p. 31—91. E. Schweizerhart'sche Verlagabuchhandlung, Stuttgart, Germany.
- [12] Parker, T. J. and Haswell, W. A., 1951. A textbook of Zoology. 6th ed. p. 68—82, 172—306. Macmillan, London.

DEVELOPMENT OF SKELETAL SYSTEM OF *MEGALOBRAMA AMBLYCEPHALA* (PISCES: CYPRINIDAE)

Su Jinxiang, Meng Qingwen and Tang Yuping

(Shanghai Fisheries University)

Abstract

The present paper deals with the development of skeletal system of *Megalobrama amblycephala*, including the development of neurocranium, splanchnocranum, vertebrae, Weberian apparatus and appendicular skeleton. The skeletal development was observed with transparented and stained samples. The morphological characters and process of the skeletal development were described and drawn.

The total length is 4.0 mm when the larva has just hatched. The prelarvae stage, from just hatched to yolk sac completely absorbed (4.0—7.0 mm), has a few cartilages. The post-larvae stage, from yolk sac completely absorbed to the occurrence of pterygiophores of ventral fin (7—24 mm), is the important period in skeletal development, for many of the skull and appendicular skeletons are ossified and the vertebrae are completely formed. The juvenile stage, from the ossification of fin rays of ventral fin to the appearance of scales on both sides of the body (24—38 mm), is characterized by most of the skull cartilages being ossified. The young stage, from scales covering the entire body to the period before maturity (above 38 mm), has the skeleton all developed so that the characters of skeletal system is the same as the adult.

Weberian apparatus is formed from the specialization of part of the first three vertebrae. There are five to six interspines found between fourth and ninth neural spines.

According to the different process of skeletal development, each bone can be determined whether it is dermal bone or cartilaginous bone.

Key words *Megalobrama amblycephala*, skeletal system, development, skull, larvae and juvenile