

中国条鳅亚科鱼类的鳔和骨质鳔囊的研究

朱 松 泉

(中国科学院南京地理研究所)

提 要

通过对我国条鳅亚科鱼类及部分种类幼体的骨质鳔囊和鳔的形态特征的观察,阐明骨质鳔囊的形成与前面四节椎骨的关系;依据骨质鳔囊的形态,分为敞开型和封闭型两个型,后者又可以分为两个亚型:常态亚型和膨大亚型;依据鳔的前、后两室中后室的发达和萎缩程度,也可将鳔分为双室型和单室型;并对上述不同类型的骨质鳔囊和鳔与条鳅鱼类的生态适应、演化规律和系统分类等方面的关系进行了讨论。

鳅科 (Cobitidae) 鱼类的鳔由前室和后室(有时残缺)组成。骨质鳔囊是包裹前室的。条鳅亚科 (Noemacheilinae) 的骨质鳔囊是由部分第二和第四椎骨参与形成。在鳅科鱼类中,只花鳅亚科 (Cobitinae) 仅是第四椎骨参与形成。

有关鳅科鱼类的鳔和骨质鳔囊的研究颇多^[1,3,6,7,13,15],但多数注意骨质鳔囊的形态,从而探讨鳅科各亚科或鳅科与其它科的关系。Kessler^[12] 和 Rendahl^[14] 依据鳔的前室和后室形态的不同,命名了条鳅亚科的一些属和亚属。Day^[8]、Herzenstein^[9]、Bănărescu 和 Nalbant^[5,6] 则认为后室的存在与否在条鳅亚科鱼类中无系统分类方面的价值。Zugmayer^[16] 认为条鳅亚科中有发达后室的种类比后室残缺的种类更为原始。Hora^[10,11] 则相反,认为有发达后室者更特化,并认为这种后室是次生的产物。

在我国,有关条鳅亚科鱼类的鳔和骨质鳔囊的形态方面的资料甚少,对骨质鳔囊的结构与前面四节椎骨的关系、鳔后室是不是次生的产物、鳔的类型及其演化以及鳔的分类意义等,尚无统一的意见。为此,我们比较了我国产的 11 属 84 个种和亚种(包括未发表者)的条鳅亚科鱼类的鳔和骨质鳔囊,通过幼体和原始类型的骨质鳔囊的观察,进一步证实其构成情况,并对鳔和骨质鳔囊的演化及其在系统分类方面的意义进行了探讨。

鳔和骨质鳔囊的结构

条鳅亚科的鳔是由膜质的前室和后室组成。前室通常由中间一短横管相连的两个圆球状的侧室所组成,呈钺铃形,包裹在骨质鳔囊之中。骨质鳔囊的形状大致和鳔前室的形状相同,从腹面观察,可分为左右两个侧囊,每个侧囊的外侧各有一小的前侧孔和一大的后侧孔,两侧囊中间有一横管相连,横管的后缘或背侧有小孔,鳔前室通过此孔与后室相连。鳔后室因种类不同而异,多数退化,仅残留一个小膜囊。根据我国 11 属 84 个种和

1984年3月15日收到。

表 1 我国条鳅亚科鱼类中有游离鳔后室的种数¹⁾

Tab. 1 Number of Chinese noemacheiline species with air-bladder bearing a free posterior portion

属 Genera	种 数 Number of species	有鳔后室的种数 Number of species with air-bladder bearing a free posterior portion
异条鳅属 <i>Paranemachilus</i> Zhu	1	1
小条鳅属 <i>Micronemacheilus</i> Rendahl	1	1
云南鳅属 <i>Yunnanilus</i> Nichols	5	5
北鳅属 <i>Lefua</i> Herzenstein	1	1
岭鳅属 <i>Oreonectes</i> Günther	2	2
北方鳅属 <i>Orthrias</i> Jordan <i>et</i> Fowler	3	2
副鳅属 <i>Paracobitis</i> Bleeker	5	0
条鳅属 <i>Noemacheilus</i> Hasselt	19	0
山鳅属 <i>Oreias</i> Sauvage	1	0
高原鳅属 <i>Triplophysa</i> Rendahl	43	17
赫氏鳅属 <i>Hedinichthys</i> Rendahl	3	0

1) 包括未发表的种和亚种。

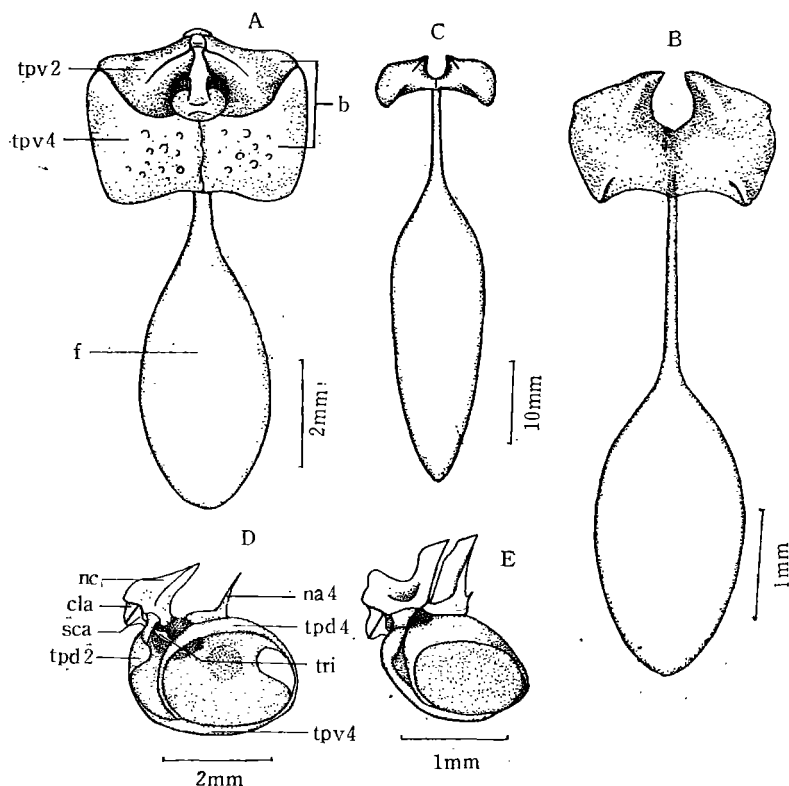


图 1 硬刺高原鳅的骨质鳔囊 (b) 和游离鳔 (f) 的腹面观 (A, B, C) 和侧面观 (D, E)

Fig. 1 bony capsule (b) and free portion (f) of air-bladder of *Triplophysa scleroptera*, ventral

A, D. 体长 20.5 毫米 (20.5 mm in body length); B, E. 体长 33.5 毫米 (33.5 mm in body length); C. 体长 136 毫米 (136 mm in body length); cla. 带状骨 (claustrum); na4. 第四髓弓 (fourth neural arch); nc. 复合髓棘 (neural complex); sca. 舟状骨 (scaphium); tri. 三脚骨 (tripus); tpd2. 第二椎骨横突的背支 (horizontal process of the 2nd vertebra or dorsal branch of transverse process of the 2nd vertebra); tpd4. 第四椎骨横突的背肋 (horizontal process of the 4th vertebra or dorsal rib of transverse process of the 4th vertebra); tpv2. 第二椎骨横突的腹支 (descending process of the 2nd vertebra or ventral branch of transverse process of the 2nd vertebra); tpv4. 第四椎骨横突的腹肋 (descending process of the 4th vertebra or pleural rib of transverse process of the 4th vertebra)

亚种的统计,有 29 个种和亚种有发达的膜质鳔后室(即其末端都明显超过骨质鳔囊后缘的垂直面,游离于腹腔中)(表 1)。鳔管位于后室(或退化的小膜囊)的前端,前通食道。

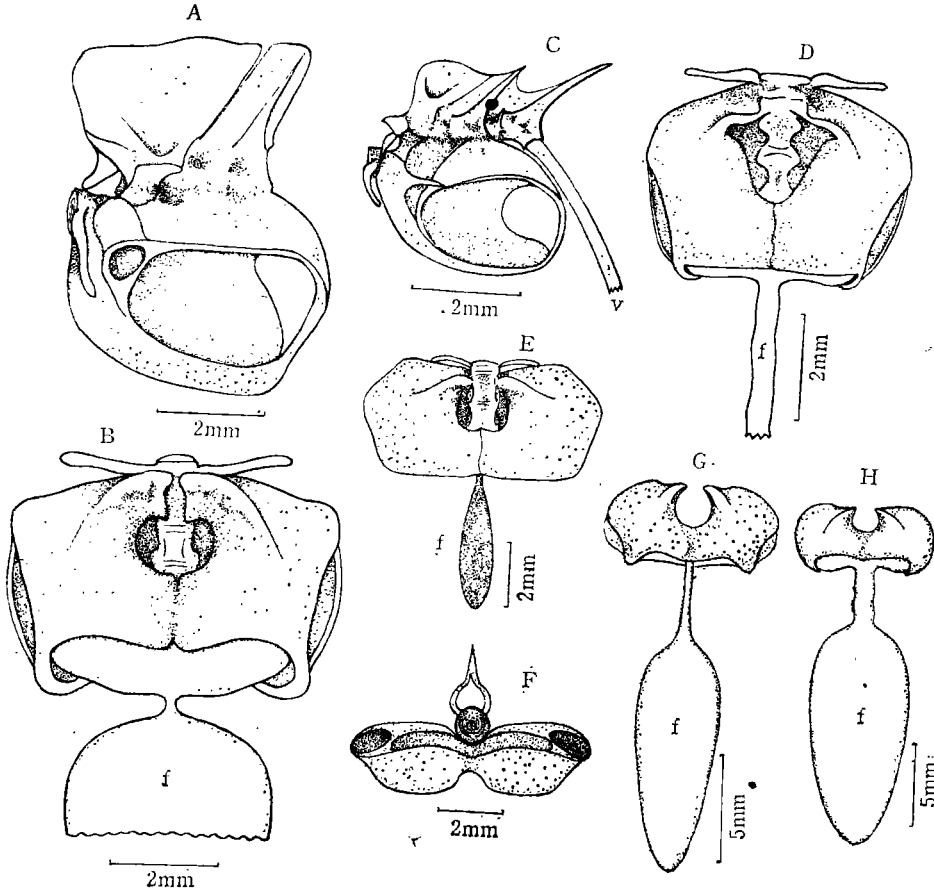


图 2 敞开型的骨质鳔囊和鳔

Fig. 2 bony capsule and free portion of airbladder of uncovered pattern

A. 侧面观 (lateral view), B. 腹面观 (ventral view): 美丽小条鳅 *Micronemacheilus pulcher*;
C. 侧面观 (lateral view), D. 腹面观 (ventral view): 北鳅 *Lefua costata*; E. 腹面观 (ventral view), F. 后面观 (posterior view): 平头岭鳅 *Oreonectes platycephalus*; G. 腹面观 (ventral view): 颊鳞异条鳅 *Paranemachilus genilepis* H. 腹面观 (ventral view): 黑斑云南鳅 *Yunnanilus nigromaculatus*

骨质鳔囊是由第二和第四椎骨的成分参与形成,但这两个椎骨如何构成骨质鳔囊却说法不一^[1,3,13,15]。为此,我们解剖了硬刺高原鳅 (*Triplophysa scleroptera* (Herzenstein)) 不同发育阶段(尤其是幼体)的骨质鳔囊(图 1),从中可以看出椎骨的不同成分参与形成骨质鳔囊的情况。第二椎骨的横突分为背支和腹支(或分别称为第二椎骨的水平突和下突);第四椎骨的横突分为背肋和腹肋(或分别称为第四椎骨的水平突和下突)^[1]。第二椎骨横突的背支和腹支分别构成骨质鳔囊的前背壁和前腹壁。第四椎骨横突的背肋形成后背壁,它的前、后突形成后侧孔的前、后缘,腹肋形成后腹壁和横管。在体长 20.5 毫米的个

1) 条鳅鱼类前四节椎骨的成分和名称目前无统一的意见和说法,这里依 Ramaswami^[13] 和 Sawada^[15]。

体,骨质鳔囊的背、腹壁均保留有明显的缝隙或接缝,就是第二和第四椎骨的背、腹支和背、腹肋的界线。侧囊后壁未被骨骼封闭,仅为薄膜覆盖(图 1: A, D)。体长 33.5 毫米以上的个体,除背壁第二椎骨背支和第四椎骨背肋之间和横管中部存在接缝外,其余接缝已不甚明显,但侧囊后壁还留有小孔(图 1: B, E)。成体的骨质鳔囊骨化程度更高,体积相对缩小(图 1: C)。从 *T. scleroptera* 幼体见到的第二、四椎骨在骨质鳔囊上留下的痕迹是与 Alexander^[3] 和 Sawada^[45] 判别的骨质鳔囊上第二和第四椎骨的成分相符合的。

一般种类其骨质鳔囊的背面和横管中部的接缝是可以见到的。只在北鳅 (*Lefua costata* (Kessler)) 鳔囊背壁见到第二椎体背支和第四椎体背肋之间有很宽的缝隙,和在 *T. scleroptera* 幼体见到的情况相同,但前者的缝隙是终生存在的。

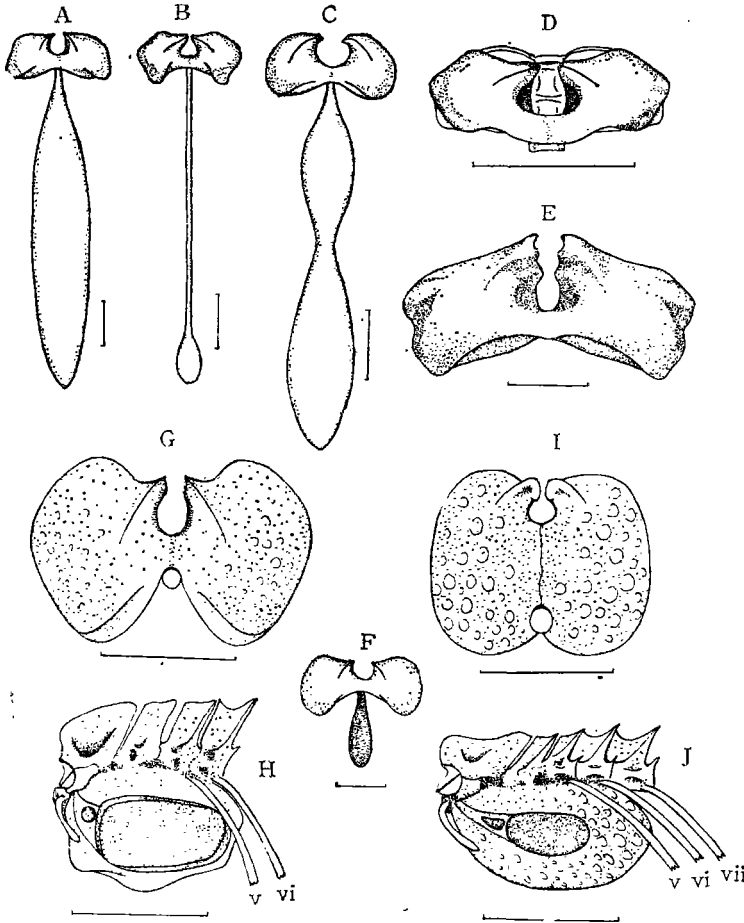


图 3 封闭型的骨质鳔囊和鳔,腹面观 A—G,I 侧面观 H, J. (比例尺=5 毫米;scale line: 5 mm)

Fig. 3 bony capsule and free portion of air-bladder of covered pattern. ventral view A—G,I lateral view H, J.

A. 西藏高原鳅 *Triplophysa* (*Triplophysa*) *tibetana*; B. 长身高原鳅 *T. (T.) tentus*; C. 酒泉高原鳅 *T. (T.) hutjertjuensis*; D. 横纹条鳅 *Noemacheilus fasciolatus*; E. 黄河高原鳅 *T. (T.) pappenheimi*; F. 玛柯河高原鳅 *T. (T.) markehenensis*; G, H. 叶尔羌赫氏鳅 *Hedinichthys yarkandensis yarkandensis*; I, J. 高头高原鳅 *T. (Qinghaichthys) alticeps*.

鳔和骨质鳔囊的类型

(一) 根据我国条鳅鱼类 84 个种和亚种的骨质鳔囊的结构,可以划分为如下两个型:

1. 敞开型 第四椎骨的腹肋不形成骨质鳔囊侧囊的后壁,所以侧囊后方留有大孔。鳔后室发达,游离于腹腔中(图 2)。

2. 封闭型 第四椎骨的腹肋形成骨质鳔囊侧囊的后壁,所以侧囊后壁封闭(图 3)。该型又可依据骨质鳔囊的大小,分为如下两个亚型:

(1) 常态亚型 骨质鳔囊不膨大,侧囊的长度大约是体长的 2.4—6.9%,其末端只达到第四椎体末至第五椎体末的垂直面之间。

(2) 膨大亚型 骨质鳔囊膨大,侧囊的长度大约是体长的 8.1—11.6%,其末端达到第六椎体末至第七椎体末的垂直面之间(图 3: G—J)。

(二) 在鳔的前、后室中,依据后室发达或萎缩的情况,能将鳔分为双室型和单室型:

1. 双室型 后室发达,其末端至少可超过骨质鳔囊后缘的垂直面,游离于腹腔中,和前室一起构成明显的两个室。后室虽有大小之别,但有 3 种基本形状(图 3: A—C): 袋形——长袋形或卵圆形的膜囊(图 3: A, F); 瓶形——后方是卵圆形或长卵圆形的膜囊,膜囊前端有一条长的细管和前室相连(图 3: B); 葫芦形——在一长袋形的膜囊中段有一个收缢处,将膜囊分为中间相通的前后两节(图 3: C)。

2. 单室型 后室退化为一个很小的膜囊,其末端不会超过骨质鳔囊后缘的垂直面,游离在骨质鳔囊横管中部后方或背侧的小孔之处,因此,整个鳔似只有前室一个室(图 3: D, E)。

鳔和骨质鳔囊的类型及其分类意义

如前所述,我国条鳅亚科鱼类的骨质鳔囊可以分为敞开型和封闭型两大类。异条鳅属、小条鳅属、云南鳅属、北鳅属和岭鳅属为敞开型,其余为封闭型。在封闭型中,赫氏鳅属和高原鳅属中的青海鳅亚属(*Qinghaichthys* Zhu)属于膨大亚型,其余均属常态亚型。在鳔方面,除骨质鳔囊为敞开型的全部种类及高原鳅属和北方鳅属中的部分种类为双室型外,余均为单室型。

讨 论

1. 条鳅亚科鱼类是适应于底栖和逐渐趋向于流水(乃至急流)环境的鱼类。在体型方面,是从较原始的异条鳅属和小条鳅属种类的头和身体侧扁及身体较短趋向于头部压低和身体延长及身体前部近圆柱形。在肩带方面,则上匙骨发达,通过一韧带和第一椎骨的横突相连,并固结匙骨的顶端,匙骨侧缘有一发达的翼状骨板,通过结缔组织和肌肉,附着到骨质鳔囊前缘的平面上,这样,使上匙骨、匙骨、椎骨和骨质鳔囊成为一个整体,增强了头后方身体的强度,以适应于在急流和石砾缝隙中的生活。在骨质鳔囊和鳔方面,则是鳔

后室趋向退化,前室趋向小型化;骨质鳔囊由敞开型趋向封闭型。

具敞开型骨质鳔囊的种类,通常是侧扁和较短的体躯,较短的尾柄和对称的尾鳍,鳔都为双室型,即都有发达的膜质鳔后室。它们生活在缓流乃至静水的环境中。如美丽小条鳅 (*Micronemacheilus pulcher*) 能在静水和有水草的环境中上下自如地游动,又如颊鳞异条鳅 (*Paranemachilus genilepis*) 生活在溶洞之中的静水环境。

具有封闭型骨质鳔囊的种类常栖息在流水乃至急流的浅水环境中。它们有延长和较宽的体躯,延长的尾柄。除高原鳅属和北方鳅属的部分种类外,多数种类的后室退化或残留一小囊。由于在急流环境中,它们必须栖息在石砾缝隙中或其它隐蔽之处,并在那里获得食物。其运动方式多数是从这一处“窜”向另一处的水平运动,几乎无垂直方向的运动。

在封闭型骨质鳔囊的种类中,只高原鳅属和北方鳅属中的一部分种类的鳔属于双室型,即有发达的鳔后室。高原鳅属鱼类生活在高寒的青藏高原及其邻近地区,其中鳔属单室型的种类均栖息于流水环境中,它们的运动方式是由一处“窜”向另一处的水平运动。不少鳔后室相当发达(其末端几乎达到腹腔末端)的种类,它们既能栖息于缓流中,也能栖息于静水中。如硬刺高原鳅 (*Triplophysa scleroptera*) 栖息在青海湖和扎陵湖、鄂陵湖中,达里湖高原鳅 (*T. dalaica*) 栖息在达里湖和岱海中和长身高原鳅 (*T. tenuis*) 栖息在敦煌的月牙泉中等等,这些例子都说明,条鳅鱼类所具有的发达的鳔后室,依旧有着使鱼体在水中沉浮的功能。

2. Hora^[10,11] 认为,条鳅鱼类中具有发达鳔后室的种类,其后室是它们后来进入静水中生活因垂直运动的需要而次生获得的。Zugmayer^[16] 则认为有后室的是原始类型。

条鳅亚科鱼类中,凡骨质鳔囊是敞开型者,鳔均属双室型,这些种类是属于原始类型。Hora 所指的种类是属于高原鳅属的一些种类,它们的鳔后室因适应不同的水环境而呈现出不同的大小和形态。

我们发现,一些后室较发达的种类,如玛柯河高原鳅 (*T. markehenensis*) 和平头岭鳅 (*Orconectes platycephalus*) 等的鳔后室虽然也比较大,但鳔壁明显增厚变硬而无弹性,表现出萎缩退化的趋势(图 3: F),它们栖息的环境也正是急流环境。我们又发现,一些种类的鳔后室萎缩为一个很小的囊,其末端不超过骨质鳔囊后缘的垂直面,但是它们却栖息在缓流和静水水体中。如高头高原鳅 (*T. (Q.) alticeps*) 栖息在青海湖和湖周的沼泽地带,铲颌高原鳅 (*T. (Q.) chondrostoma*) 栖息在缓流的努尔河,叶尔羌赫氏鳅 (*Hedinichthys yarkandensis yarkandensis*) 栖息在塔里木河水系及其附属湖泊和叶尔羌赫氏鳅大鳍亚种 (*H. yarkandensis macropterus*) 栖息在居延海、月牙泉和弱水等地,它们的鳔前室明显膨大,相应地包裹鳔前室的骨质鳔囊也明显膨大,横管变粗。这样,骨质鳔囊侧囊的长和宽差不多比栖息在急流中的大一倍甚至一倍以上。更有甚者,如栖息在克什米尔湖中的条带高原鳅 (*T. vittata* (Heckel)),其鳔前室为侧扁形,中间的横管消失而成为膨大的一个室,包裹前室的骨质鳔囊也为膨大的一个囊,但后室依旧呈萎缩状^[10]。

综上所述,一方面是原来在静水环境中生活而后室发达的种类,由于进入急流中生活而后室趋向退化;另一方面是原来在急流中生活而后室退化的种类,由于适应静水中生活,其后室不变而前室明显膨大。虽然这后一种鳔的机制尚需进一步探究,但是具有这种

鳔的种类确是栖息在静水中的。从上述现象分析,鳔后室萎缩的条鳅鱼类,它们是用膨大前室的方式来适应静水环境的。所以,条鳅亚科鱼类退化的鳔后室是不可逆转的,发达的鳔后室不可能是次生的。

高原鳅属鱼类是一群生活在青藏高原及其邻近地区的特殊类群,有不少特殊的特征^[17]。它们的一部分种类有发达的鳔后室,这是由于它们的祖先(或类似于北方鳅属的祖先)本来就生活在静水或缓流水体中,随着青藏高原的急剧隆起,引起了自然条件的急剧变化,主要是气候的逐渐干燥和寒冷,太阳辐射的日趋强烈,因而鳞片逐渐消失(“可能与鱼类在高原地区严峻的自然条件中逐步形成的蛰居习性有关”^[2]),体型增大和延长,以及有特殊的雄性次性征等,这些都和高原特殊的环境有关。除一部分种类移栖到急流的环境中鳔后室趋于退化外,余者因栖息在静水中,适应于沉浮运动而保留着发达的鳔后室。至于象赫氏鳅属鱼类那种前室膨大而后室退化的所谓膨大亚型的鳔类型,则是高原鳅属中的栖息于流水环境的种类又进入静水环境中生活而发展起来的另一种鳔的类型。

3. 条鳅亚科鱼类的骨质鳔囊在分类方面的意义前已述及,但是有关鳔(尤其是后室的发达与否)的分类意义各家说法不一^[4,5,8,9,12,14]。我们检查了我国产的全部条鳅亚科鱼类的鳔后室,除了骨质鳔囊是敞开型的其鳔均为双室型外,只发现北方鳅属和高原鳅属中既有后室萎缩属单室型的;也有很发达,属双室型,有的鳔后室末端几乎达到腹腔的末端。在整个属的不同种之间,鳔后室有形态和大小的区别,就同一种而言,多数种在形态和大小方面基本稳定,只有少数种因分布范围广,鳔后室才出现大小的变化,形态上也略有变异。因此,对于一个类群来说,依据鳔后室的存在与否和形态特征的不同来命名属或亚属是不合适的,因为它是不稳定的特征,但对于一个种来说,则有相对的稳定性,有一定的分类意义。

参 考 文 献

- [1] 伍献文、陈宜瑜、陈湘舜、陈景星, 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] 曹文宣、陈宜瑜、武云飞、朱松泉, 1981. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 118—129 页. 科学出版社.
- [3] Alexander, R. McN., 1964. The evolution of the Weberian apparatus in the Cobitidae. *Proc. Zool. Soc. London*, **143**: 177—190.
- [4] Bănărescu, P. und T. Nalbant, 1964. Süß wasserfische der Türkei. II. Cobitidae. *Mitt. Hamburg Zool. Mus.*, **61**: 159—201.
- [5] Bănărescu, P. and T. Nalbant, 1975. A collection of Cyprinoidei from Afghanistan and Pakistan with description of a new species of Cobitidae (Pisces, Cypriniformes). *Mitt. Hamburg Zool. Mus.*, **72**: 241—248.
- [6] Berg, L. S., 1974. Classification of fishes both recent and fossil. Russian and English Lithoprint, Michigan.
- [7] Chranilov, N. S., 1927. Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates der Ostariophysi. I. Vergleichend-anatomische Übersicht der Knochenelemente des Weber'schen Apparates von Cypriniformes. *Zool. Jahrb. Anat.*, **49**: 501—597.
- [8] Day, F., 1876. On the fishes of Yarkand. *Proc. Zool. Soc. London*, **53**: 781—807.
- [9] Herzenstein, S. M., 1888. Wissenschaftliche Resultate der von N. M. Przewalski nach Central-Asien. *Zool. Theil.*, **3**(1): 1—91.
- [10] Hora, S. L., 1922. Notes on fishes in the Indian Museum. III. On fishes belonging to the family Cobitidae from high altitudes in Central Asia *Rec. Indian Mus.*, **24**: 63—83.

- [11] Hora, S. L., 1937. Comparison of the northern and the southern faces of the great Himalayan range. *Pec. Indian Mus.*, **39**(3): 241—250.
- [12] Kessler, K. T., 1874. Puteshestvie v Turkestan (Zoogeographical results of the explorations of the late A. Fedchenko). *Nachr. Ges. Mosc.*, **11**(5): 1—63.
- [13] Ramaswami, L. S., 1953. Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 5. The skull and the gasbladder capsule of the Cobitidae. *Proc. Natl. Inst. Sci. India*, **19**: 323—347.
- [14] Rendahl, H., 1933. Studien über Innerasiatische Fische. *Ark. Zool.*, **25A**(11): 1—51.
- [15] Sawada, Y., 1982. Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **28**(2): 65—223.
- [16] Zugmayer, E., 1910. Beiträge zur Ichthyologie von Zentral-Asien. *Zool. Jahrb. Syst.*, **29**: 257—298.
- [17] Zhu Songquan (朱松泉), 1981. Notes on the scaleless loaches (Nemacheilinae, Cobitidae) from the Qinghai-Xizang Plateau and its adjacent territories in China. *Geo. Eco. Stud. Qinghai-Xizang Plat.*, **2**: 1061—1070.

A COMPARATIVE STUDY ON THE AIR-BLADDER AND ITS BONY CAPSULE OF NOEMACHEILINE FISHES (COBITIDAE) IN CHINA

Zhu Songquan

(Nanjing Geographical Institute, Academia Sinica)

Abstract

The present paper deals with the results of a comparative study on the air-bladders and their bony capsules of Noemacheiline fishes collected from China. 84 species and subspecies of 11 genera were observed.

According to the degree of completeness of the posterior wall, the bony capsules may be divided into two patterns: 1, the uncovered pattern and 2, the covered pattern. The latter may further be divided into 2 subpatterns. normal-shaped and well-expanded. The uncovered pattern is more primitive than the covered pattern. On the basis of the developmental degree of the posterior vesicles, the air-bladders are also divided into 2 patterns: the double-vesicular pattern and the single-vesicular pattern.

The posterior vesicle of the air-bladder is large and free in the abdominal cavity in some species. This vesicle is primary structure, not a secondary acquisition.

The different patterns of the bony capsule and the degree of development as well as the different forms of the air-bladder have general phylogenetic significance.

In this paper the relations between the different patterns of the air-bladder and the environmental adaption are also discussed.

Key words bony capsule, air bladder, noemacheiline fishes phylogenetic significance