

稀有鮡鲫咽齿个体发生的研究*

何舜平 乐佩琦 陈宜瑜

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

提 要

稀有鮡鲫是一种 2, 4—4, 2 齿式的小型鲤科鱼类, 通过对其胚后发育连续材料的观察, 作者认为: 1. 成体中咽齿的副行齿是遗留的早期替换齿; 2. 成体中排成一行的主行齿实际分属两代齿, 其替换过程与幼体中齿的替换无本质上的差别; 3. 整个咽齿的替换过程可用 Edmund 的齿序理论和 Osborn 的假设共同解释。

关键词 稀有鮡鲫, 咽齿, 个体发生

鲤科鱼类的上、下颌没有着生齿, 但在咽骨(第五角鳃骨)上着生有形态各异的咽齿, 其形态、着生形式等在系统学和分类学研究中均具有重要意义。Chu, Berg 和 Heckel 等曾对咽齿的形态作过研究, 并将结果应用于鲤科鱼类的分类^[1-3]。Vasnecov 早已注意到咽齿发育过程中的动态变化^[4], 此后 Evans and Deubler, Nakajima, Koder 等对鲤科鱼类咽齿的发生和替换规律作过许多有价值的探索, 但均未进行深入分析其系统发育的问题^[5-7]。本文对于稀有鮡鲫(*Gobiocypris rarus* Fu et Ye)咽齿的个体发生作了较为详细的描述, 目的在于为进一步开展与系统发育有关的比较研究打下基础。

对动物在发育过程中齿的变化研究主要是关于脊椎动物颌齿替换形式的分析。Roberts, Miller and Radnar, Berkovitz 曾相继报道过真骨鱼类颌齿替换的不同形式^[8-10]。在两栖类, 曾经被描述过齿的有规律替换模式^[11], 但也有人发现了与其不同的无规律的现象^[12]。在爬行类中交替的替换模式也被一些研究者观察到^[13-15]。就颌齿的替换机制, 人们曾提出过一些假设^[16-19], 而在这些假设中, Edmund 的齿序 (Zahnreihe) 理论首次提出了关于颌齿的替换模式概念, 他假设存在有一个“脉冲”, 从颌齿的前端向后传播, 导致颌齿发生过程的有规律替换。然而, Osborn 在研究了胎生蜥蜴 (*Lacerta vivipara*) 齿的连续个体发育过程后, 认为齿序理论不适合解释胚胎发育中齿的替换模式, 齿胚规律性的间断出现只是因为发育中的齿胚在一定范围之内阻止了它周围其它齿胚的发生^[18]。

鲤科鱼类的咽齿是终生替换的。Evans and Deubler 研究了北美的两种 5—5 齿式的鲤科鱼类 (*Semotilus atromaculatus* 和 *Clinostomus elongatus*) 成体咽齿的替换过程, 结果表明从前到后的 1—5 枚齿的替换程序是 5—3—1—4—2, 替换过程是交替的和向头端进行的^[5]。Nakajima 在对长颌须鮡 (*Gnathopogon cuerulescens*) 咽齿研究中, 首次完整地描述

* 国家自然科学基金资助项目。
1993 年 4 月 21 日收到。

了咽齿个体发生的过程^[6],并指出幼体齿与成体齿的替换过程是有差别的,认为该种鱼幼体多行齿与成体多行齿的发育是完全不同的,并尝试用 Edmund 的齿序理论去解释幼体的咽齿发生过程。他认为在成体鱼类主行齿与副行齿是独立替换的,两者不发生直接的关系。Kodera 曾对鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 的咽齿个体发育作了细致的工作^[7],其结果与 Nakajima^[6] 的大致相似。但他在咽齿发生中的组织学和形态学变化的过程所作的详细记载,为咽齿发生的深入研究提供了丰富的资料。

1 材料与方法

稀有鮡鲫是鲤科的一种小型鱼类,据研究,最小成熟个体雄鱼为 19.0mmSL,雌鱼为 19.5mmSL^[20]。在实验室的培养条件下,120 天左右就达性成熟。成体咽齿 2 行,齿式 2.4—4.2。亲鱼采自四川省汉源县,经实验室培养,自然交配产卵。胚后发育的材料由孵化后的仔鱼逐步固定,前 10 天每隔 24h 固定一批,10 天以后,样品固定的间隔时间随咽齿的发育状况而延长,直至孵化后 58 天,鱼体达 23.0mmSL 为止。固定液为 10% 甲醛。

咽齿标本的制备,用胰蛋白酶消化,透明软组织,用茜素红染色,最后保存在纯甘油中。所用材料鱼长度为 3.1—23.0mmSL,共 18 组,每组 5—10 尾。

咽齿的发育过程依以下方式表示^[21],一对下咽骨的头前联结端称作前端,游离端称作后端。第一枚齿出现的所在齿位称作中心齿位,记作 CeO,由此往前端的齿位记作 An,分别为 An1、An2 等。由此往后端的齿位为 Po,分别记作 Po1、Po2 等。每一齿位出现的齿都经逐步替换,由幼体的形态向成体形态转化。同一时相不同齿位的齿称作一代齿,同代齿一般都隔一个齿位排列。同一齿位的一系列齿称为一个齿族,齿族数目与主行齿数目相一致。

2 观察结果

2.1 鱼体标准长与咽齿数目的关系

幼鱼孵化出天数、标准长和咽齿个体发育的关系见表 1。鱼体标准长与咽齿行数和齿数的增长呈正相关,咽齿的代数和数目的增加与幼鱼孵化出的天数也呈正相关,但没有一个稳定的系数。随着鱼的生长,孵化出天数的增加,咽齿逐渐替换。稀有鮡鲫的咽齿幼体发育阶段结束于胚后 25—30 天之间,标准长约为 14.0mm,此后咽齿的发育就进入成体的正常替换模式。

2.2 咽齿的替换过程

咽齿的替换过程见表 1,图 1。幼鱼孵化出 3 天后,在完全没有骨化的咽骨上方出现了 1 颗咽齿,咽齿着生在条状咽骨的中部 CeO 齿位上,此为第一代齿。第 2 颗齿约在孵化后的第 4—5 天出现在 CeO 前部的 An1 位置,较中心齿稍偏外侧,第 3 颗齿在孵化后的第 6—8 天出现于中心齿后 Po1 位置(图版 I)。第 3 颗齿在发生时虽然明显较第 2 颗为晚,但随着个体发育的推移,An1 和 Po1 齿位的齿的替换逐渐趋于同步,因此仍应视其为同一代齿,称为第二代齿。约在孵化后第 8—10 天,在第二代齿的上方 CeO 和 An2 齿位,出现了第 4 和第 5 颗齿,这是第三代齿。位于 CeO 齿位的第 4 颗第三代齿将逐渐生长和向下着生,替换掉原齿位上的一代齿,因此,第 4 颗齿又可称作为第 1 颗齿的替代齿。接着在 An1 和 Po1 位置又出现了两颗替换齿,为第 6 和第 7 颗齿,也即是第四代齿。此时,CeO、An2 和 An1、Po1 四个齿位的交错替换规律已形成,以后不仅齿位不增

加,而且着生位置也逐步调整为一行。当替换到第七代时,咽齿已呈成体齿式,主行齿 4 枚,由两代齿构成,1、3 为一代,而 2、4 则为另外一代。其成体齿则依上述规律替换。在替换过程中,CeO 和 Po1 齿位的第二代替换齿,并未象一般程序那样替代原位的第一代替换齿,而是重新着生于咽骨 CeO 和 Po1 齿位的后外侧,随后在这两个齿位出现的新的替换齿都只替换后外侧位上的齿,而老齿位上的第一代替换齿则终生被保留下来,未见到被替换现象。这两枚 CeO 和 Po1 的第一代替换齿就成了成鱼咽齿中的副行齿。

下表所示的标准长数据因孵化前期培养器皿小,又缺适口饵,故增长速度极慢。

表 1 鱼体标准长与咽齿个体发生的关系

Tab.1 Relationship between fish standard length and development of pharyngeal dentition				
孵化后天数 Days after hatching	标准长 Standard length	样本数 Number of sample	齿个体发育过程 Development of dentition	代数 Generation
1	3.0—3.5	3	—	—
2	3.1—3.5	3	—	—
3	4.0—4.2	3	1.	1
4	3.5—4.5	3	1. / 1.1	1 / 2
5	4.2—4.8	3	1.1	2
6	4.2—4.5	3	1.1—1.2	2
7	4.2—4.3	3	1.2	2
8	4.3—4.5	3	1.2 / 1.2.1	2 / 3
9	4.2—4.8	3	1.1—1.2	2
10	4.5—5.5	3	1.2 / 1.2.1	2 / 3
11	7.0—9.0	3	1.2.2.2.1	5
15	10.0—13.0	4	1.2.2.2.2	5
20	9.5—13.5	4	1.2.2.2.2	5
25	13.0—14.6	4	1.2.2.2.2.2	7
30	14.5—16.0	4	—.—2.4.2 *	7
37	15.0—20.0	4	—.—2.4.2 *	
44	20.5	2	—.—2.4.2 *	
51	16.5—21.0	2	—.—2.4.2 *	
58	21.5—23.0	2	—.—2.4.2 *	

“—”:脱落齿 shed tooth; “*”:位于结缔组织中的替换齿(未计入齿式) replacement tooth set in connective tissue (un-accounted into dentition formula)

2.3 咽齿形态的变化

刚出现的齿并没有着生于咽骨上,而是包围在下咽骨周围的结缔组织中,齿的骨化从尖端开始并逐渐向根部扩展。第一到四代,即第 1 到第 7 颗齿的齿胚及齿均为尖锥形(图版 I),从第五或第六代替换齿开始,齿胚和齿的顶端弯曲,并呈现出斜长形的咬合面,咬

合面的边缘具不明显的齿突。这种成体咽齿形态特征随着咽齿的替换而逐渐显著。而作为第一代替换齿的残留,副行齿的形态则一直保持着早期齿的形态特点。

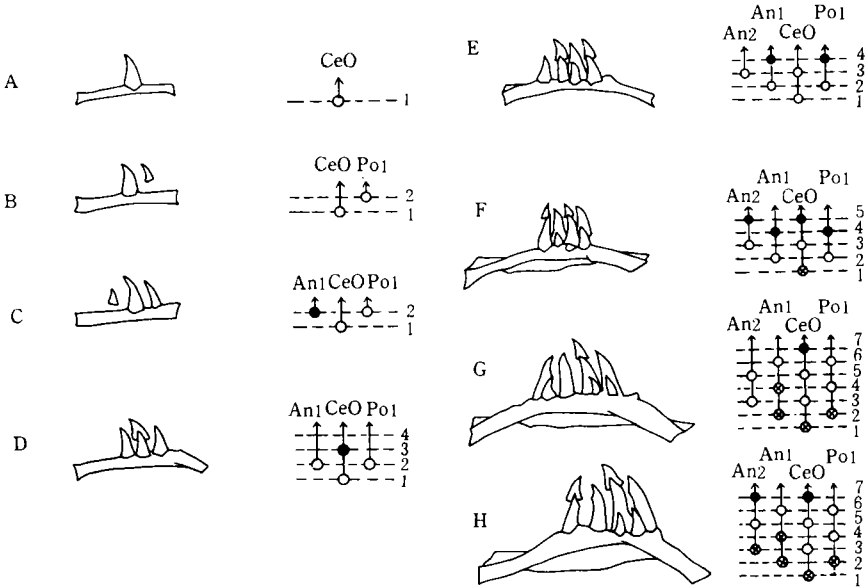


图 1 稀有鮡鲫咽齿个体发育过程

Fig.1 Development of the dentition in *Gobiocypris rarus*.

2.4 咽骨的变化

咽骨在个体发育中的变化见图 1。鱼体一经孵化,咽骨即存在,其形态与普通鳃弓相似,为长条形。在标准长 3.0—4.5mm 个体中,咽骨均无骨化现象,细胞结构清晰。当着生第 1—4 颗共三代齿时,咽骨仍透明无骨化现象。约在第四、第五代齿出现时,咽骨开始骨化,骨化从表面开始。当鱼体为 9.0mm (SL) 左右,咽骨中部逐渐变宽,而且逐步弯曲,至 13.0mm (SL) 时,咽骨已大部分骨化,呈现成体咽骨的雏形。在鱼体达 15.0—20.0mm (SL) 的这段时间内,咽骨的形态已发育到与成鱼无异。

3 讨论

3.1 有关咽齿的副行齿的发育问题,Nakajima 认为,鲤科鱼类的咽齿副行齿与主行齿没有直接关系,副行齿是在成体齿式将要形成时独立发生的^[6]。但作者却认为,副行齿是替换过程中保留下来的早期替换齿。根据作者对连续材料的观察,稀有鮡鲫咽齿的两颗副行齿分别为 Po1 和 CeO 齿位的第一代替换齿的残留,它们在后续齿的生长、发育和替换过程中并不脱落,因此其形态也一直保持咽齿发生的早期状态,与主行齿有明显区别。观察中,在个别标本还看到当咽齿的第七代齿出现时,An2 位置的第三代齿并未被第五代齿所替代,而处于副行齿的位置,故可认为副行齿很可能是发育中保留下来的。在成体中还表现出具有 3 颗副行齿的,这是鲤科鱼类副行齿数目不恒定的原因。

3.2 Nakajima 认为,成体鱼的咽齿是每枚逐一替换的,而且该过程有这样一个循环,如主行齿为 4,则 1—3—2—4,如主行齿为 5,则 1—3—5—2—4。事实上,在稀有鮡鲫中,无论是幼体还是成体,在作者所观察的标本中,绝大多数齿胚是同时出现在 An2、CeO 或 An1、

Pol 齿位上呈齿代规律替换的,也即 1—3、2—4 分组替换。就发生而言,成体主行齿分属于两代齿,表现是排列成一行的。而其替换仍然是逐代的,是幼体齿替换过程的继续。

3.3 Edmund 的齿列说,是可以被用于表达鱼类咽齿的发生规律的。从 Evans 和 Nakajima 等人对于几种鲤科鱼类的研究,与作者对稀有鲟鲫咽齿发生过程的观察,都一致地注意到奇数齿位和偶数齿位齿的交替替换现象。Nakajima 尝试用齿列说解释长颌须鲟咽齿的发生(图 2),他发现第 1 颗齿的起始位置似乎与齿列说的解释不相符,在它前面三个齿位该发生的齿并未出现。这是普遍存在在鲤科鱼类咽齿发生过程的事实,而与 Edmund 的理论并不矛盾。Edmund 假设的颌齿发生“脉冲”是存在于形成齿胚的组织之内,其最终着生位置和替换顺序必然受到颌骨形态的制约。在鲤科鱼类,咽齿的序列同样受制于咽骨,而作者观察到咽骨的发生几乎与咽齿同步,一系列的齿胚发生脉冲产生的齿胚的命运决定于咽骨的长度和形态,在这个过程中 CeO 齿位具有一定的随机性,“脉冲”与主行齿的数目在控制的范围内往复发生,终于导致了二代齿的交替替换。Edmund 的假说只能解释循环替代,而每个“脉冲”的间距的大小则服从于 Osborn 提出的齿胚抑制说,在鲤科鱼类咽齿的成齿组织中,发育中的齿胚有可能抑制相邻齿位齿胚的形成,因此,“脉冲”以间隔一个齿位的规律交替,导致了较为一致的奇数齿位和偶数齿位的交叉替换。

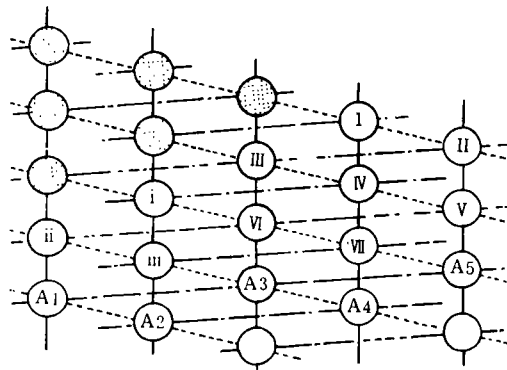


图 2 长颌须鲟咽齿发育的齿列说解释

——齿族,-----齿行,---·---齿列 ⊙表示咽齿并不存在(依中岛 1979)

Fig.2 Appearance pattern of pharyngeal teeth as interpreted by "Zahnreihe" theory in *G. caeruleus*.

—— tooth families,----- tooth rows ---·--- Zahnreihen. ⊙ show the teeth not existing. (Nakajima 1979)

参 考 文 献

- [1] Chu Y T. Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids with particular reference to taxonomy and evolution. *Biol. Bull. St. Johns Univ.*, 2, 1935.
- [2] Berg L S. Classification of fishes, both recent and fossil. *Trav. L'Inst. Zool. L'Acad. Sci. L'USSR.*, 1940, 5: 87—517.
- [3] Heckel J J. Abbildungen und Beschreibungen der Fische Syriens, nebst einer neuen Klassifikation und Charakteristik sammtlicher Gattungen der Cyprinen Stuttgart, 1843.
- [4] Vasnecov V V. Evolution of the pharyngeal teeth in Cyprinidae. *A la memoire de A. N. Severtzoff*, 1939, 1:

- 439—491. (In Russian).
- [5] Evans H E, E E Deubler. Pharyngeal tooth replacement in *Semotilus atromaculatus* and *Clinostomus elongatus*, two species of cyprinid fishes. *Copeia*, 1955: 31—34.
 - [6] Nakajima T. The development and replacement pattern of the pharyngeal dentition in the Japanese Cyprinid fish, *Gnathopogon caeruleus*. *Copeia*, 1979: 22—28.
 - [7] Koder H. Morphodifferentiation of the pharyngeal teeth of the carp, *Cyprinus carpio* Linne. *Tsurumi Univ. Dent. J.*, 1982, **8**: 179—212. (In Japanese).
 - [8] Roberts T R. Tooth formation and replacement in characoid fishes. *Stanford Ichth. Bull.*, 1967, **8**: 231—247.
 - [9] Miller W A, C J P Radnar. Tooth replacement in the bowfin (*Amia calva*,). *J. Morph.*, 1973, **140**: 381—396.
 - [10] Berkovitz B K B. Observation on tooth replacement in piranhas. *Archs. Oral. Biol.*, 1975, **20**: 53—56.
 - [11] Lawson R, D B Wake, N T Beck. Tooth replacement in the redbacked salamander, *Plethodon cinereus*. *Ibid. J. Morph.*, 1971, **134**: 259—296.
 - [12] Miller W A, D Rowe. Preliminary investigation of variations in tooth replacement in *Necturus maculosus*. *Ibid.*, 1973, **140**: 63—76.
 - [13] Cooper J S. The dental anatomy of the genus *Lacerta*. Unpubl. PhD. Dissertation Univ. *Bristol.*, 1963.
 - [14] —, D F G Poole, R Lawson. The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement. *J. Zool.*, 1970, **162**: 85—98.
 - [15] Miller W A, C J P Radnar. Tooth replacement in young *Gaiman sclerops*. *J. Morph.*, 1970, **130**: 501—510.
 - [16] Edmund A G. Tooth replacement phenomenon in the lower vertebrates *Contr. Life Sci., Dv. Roy. Ont. Mus.*, 1960, **52**: 1—190.
 - [17] Osborn J W. New approach to Zahnreihe. *Nature.*, 1970, **225**: 343—346.
 - [18] —. The ontogeny of tooth succession in *Lacerta vivipara* Jacquin (1787). *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser.B.*, 1971, **179**: 261—289.
 - [19] DeMar R. Evolutionary implications of Zahnreihen. *Evolution*, 1972, **26**: 435—450.
 - [20] 王剑伟. 稀有鮎鲫繁殖生物学. 水生生物学报, 1992, **16**(2): 165—174.
 - [21] Nakajima T. Larval vs adult pharyngeal dentition in some Japanese cyprinid fishes. *J. Dent. Res.*, 1984, **63**(9): 1140—1146.

THE DEVELOPMENT OF THE PHARYNGEAL DENTITION IN A CYPRINID, *GOBIOCYPRIS RARUS* FU ET YE

He Shunping, Yue Peiqi and Chen Yiyu

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

Abstract

Gobiocypris rarus is a small cyprinid fish bearing the pharyngeal teeth of formal 2.4—4.2. The development of pharyngeal dentition in this species was observed using larvae of successive stages. Pharyngeal teeth on the minor row in the adult was found to be the remnants of the earlier replacement teeth. Teeth on the major row, arranged in a line, are of two generations. The process of dental replacement are similar in the adults and in the larval, and can be accounted for and interpreted by Edmnud's Zahnreihe theory and Osborn's hypothesis.

Key words *Gobiocypris rarus* Pharyngeal dentition Development