

文章编号:1000-0615(2007)05-0661-08

低等真骨鱼类肌间骨的比较分析

吕耀平^{1,2}, 鲍宝龙², 蒋燕², 杨琳琳², 李家乐²

(1. 浙江省丽水学院化学与生命科学学院, 浙江 丽水 323000;

2. 上海水产大学农业部水产种质资源与养殖生态重点开放实验室, 上海 200090)

摘要:对骨舌鱼总目、海鲢总目、鲱形总目和骨鳔总目等低等真骨鱼类肌间骨的数量、形态和分布进行了比较分析,结果如下:1. 海鳗肌间骨的数目最多(409枚),其次是刀鲚(221枚),黄颡鱼肌间骨数最少(8枚),双须骨舌鱼次之(70枚),鲤科鱼类的肌间骨数目在99~133之间。2. 从骨舌鱼总目到骨鳔总目,各种肌间骨可归纳为7种形态类型,从简单形态向复杂形态演化,然后出现退化现象。双须骨舌鱼只有形态最简单的“I”形髓弓小骨,没有脉弓小骨;海鲢总目的海鳗出现一端两分叉的形态,而鲱形总目的鲢和刀鲚出现一端多分叉的形态,到骨鳔总目的各种鱼类,开始出现两端两分叉,并在此基础上出现各种更复杂的形态;肌间骨形态在鲤科的鲃亚科最复杂,从雅罗鱼亚科开始退化,到鲇形目髓弓小骨完全消失,而脉弓小骨仅留少数简单的I形;脉弓小骨形态的复杂性要比髓弓小骨低。3. 从前向后,髓弓小骨形态依照从复杂到简单的顺序排列,而脉弓小骨没有这种明显的排列顺序。根据低等真骨鱼类的系统发育关系,结合肌间骨形态及其在各肌间隔的分布规律,本文认为,目前鲤科鱼类的各种肌间骨是通过两个途径演化而来的:从“I”形-“卜”形-“Y”形-一端多叉形和从“I”形-“卜”形-“Y”形-两端两分叉形-两端多叉形-树枝形。

关键词:肌间骨;真骨鱼类;髓弓小骨;脉弓小骨

中图分类号:Q 954; S 917

文献标识码:A

Comparative analysis of intermuscular bones in lower teleosts

LV Yao-ping^{1,2}, BAO Bao-long², JIANG Yan², YANG Lin-lin², LI Jia-le²

(1. College of Chemistry and Life Sciences, Lishui University, Lishui 323000, China;

2. Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquacultural Ecology, Certificated by the Ministry of Agriculture, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

Abstract:The comparative analysis on number, morphology, and distribution of intermuscular bones in lower teleosts nonacanthomorph such as Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Clupeomorpha, Ostariophysi, was conducted. Pike eels (*Muraenesox cinereus*), estuarine tapertail anchovies (*Coilia ectenes*) yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*) and arowanas (*Osteoglossum bicirrhosum*) owned 409, 221, 70 and 8 intermuscular bones, respectively. The numbers of intermuscular bones in the fishes of Cyprinidae fell down on the range from 99 to 133. The morphology of intermuscular bones here was classified into seven types

收稿日期:2007-03-13

资助项目:上海市科委基础重大项目(06dj14003);上海市教委重点项目(06ZZ65);上海市教委重点学科项目(Y1101);上海水产大学博士启动基金

作者简介:吕耀平(1967-),男,浙江缙云人,副教授,从事水产生物学和环境生态学专业。E-mail:kyc@ls0578.net

通讯作者:鲍宝龙,E-mail:blbao@shfu.edu.cn

based on the bone complexity. From Osteoglossomorpha to Ostariophysii, the bones were evolved from simple type to various complexity types, then, retrogressed to simple types. Arowanas only owned simplest “I”-type epineurals, another type one-end-bifork epineurals was found in pike eel, meanwhile several simple-type epipleurals appeared. In herrings (*Tenuulosa reevesii*) and estuarine tapertail anchovies (*Coilia ectenes*), a little more complexity epineurals like one-end-multifork type were found. As to Xenocypridini and Cyprinidae, most complexity type tree type was evolved. From Leuciscini, the epineurals initially retrogressed to a little simple type, finally to Siluriformes, the epineurals totally was disappeared, and the epipleurals also retrogressed to most simple type. Comparing with epineurals, the epipleurals emerged a little later, and formed a litter simpler. The complexity degree of various epineurals with rostrocaudal arrangement decreased gradually. However, the decreasing trend of the complexity degree of epipleurals was not evident. On the whole, Consideration taken together with lower teleostean phylogenetic relation, the morphology and arrangement of intermuscular bones, two paths of intermuscular bone evolution in Cyprinidae were postulated. One is from “I” type (no-fork type) to “卜” type (one-end-unequal-bifork type), then to “Y” type (one-end-equal-bifork type), finally to one-end-multifork type, another is from “I” type to “卜” type, then to “Y” type, then to two-end-bifork type, then to two-end-multifork type, finally to tree type. The research results provided here will help us to understand the evolution of intermuscular bones.

Key words: intermuscular bone; teleost fishes; epineurals; epipleurals

肌间骨是指位于椎骨两侧肌间隔中的硬骨小刺,由肌隔结缔组织骨化而成。根据肌间骨直接或间接附着的位置可将其分为三类:一是连接在髓弓上的髓弓小骨,二是连到椎体上的椎体小骨,三是附在腹肋或脉弓上的脉弓小骨^[1]。低等真骨鱼类(非棘鳍鱼类)普遍存在肌间骨^[1-2]。

我国淡水主要养殖鱼类,包括“四大家鱼”在内的鲤科鱼类,普遍存在肌间骨。肌间骨的存在,尤其是髓弓小骨和脉弓小骨的存在,给人们食用带来不便,而且难以进行鱼类食品的深加工,阻碍了淡水鱼类养殖产业的发展。是否可以通过抑制肌间骨的发育,培育出没有肌间骨的鱼类呢?要解决此问题,需先了解肌间骨发育的规律。国内对鲤、鲢、鳙、团头鲂和异育银鲫的肌间骨形态有过报道^[3-5]。国外主要是 Patterson 和 Johnson^[2]对真骨鱼类的 125 属进行了详细的观察和分析,但对我国主要淡水养殖鱼类鲤科鱼类仅描述鳊属 1 种。本文主要调查中国低等真骨鱼类经济种类的肌间骨的数量、形态和分布,比较分析肌间骨演化发生的基本规律,为今后揭示肌间骨发生的分子机制提供前期的研究基础。

1 材料和方法

1.1 材料来源

本实验采用的双须骨舌鱼 (*Osteoglossum bicirrhosum*) 购自上海市江浦路花鸟市场,海鳗 (*Muraenesox cinereus*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Aristichthys nobilis*)、鲤 (*Cyprinus carpio*) 购自上海市图门路水产品市场,鲟 (*Tenuulosa reevesii*)、翘嘴鲌 (*Culter alburnus*) 采自上海市易初莲花超市周家嘴店,刀鲚 (*Coilia ectenes*) 采自江苏省靖江水产品市场,黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*)、短盖巨脂鲤 (*Piaractus brachypomus*)、泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*) 采自上海市德州路农贸市场,唇鲮 (*Hemibarbus labeo*) 采自浙江丽水农贸市场,胭脂鱼 (*Myxocyprinus asiaticus*) 为长江沙市的种群。各实验鱼的样本数为 1~3 尾不等。

1.2 肌间骨解剖和形态观察

肌间骨需要通过解剖进行离体观察。测量样品后,用纱布将鱼包裹,煮至九成熟,去掉纱布,小心剥去鱼皮,对肌节进行计数和标记。先从鱼体

左侧背部进行解剖,依肌节剔除肌肉,取出肌间骨,并按照肌间骨在鱼体中的顺序和方向进行排列。然后依次解剖左侧腹部、右侧背部和右侧腹部。用 PC1057 佳能数码相机对取出的已排列有序的肌间骨进行拍照记录。

2 结果

2.1 肌间骨数目的比较

由于本研究中不是通过原位进行观察的,为了防止离体解剖造成椎体小骨和脉弓小骨的混

淆,本研究没有对体轴中央部位的椎体小骨进行统计,因此,研究的肌间骨主要包括背部肌间隔中的髓弓小骨和腹部肌间隔中的脉弓小骨。在所检测的绝大多数鱼中,身体左右两侧肌间骨的数目略有不同,同种鱼不同个体的肌间骨数目也有一定的变化。海鳗肌间骨的数目最多,为 409 枚,其次是刀鲚 221 枚,黄颡鱼的肌间骨最少,为 8 枚,双须骨舌鱼肌间骨数次之,为 70 枚,所检查的鲤科鱼类肌间骨的数目在 99~133 之间(见表 1)。

表 1 实验观察的低等真骨鱼类的肌间骨数目

Tab.1 Amount of intermuscular bones (IB) in various lower teleosts in this research

鱼类 fish species	体长 cm standard length (cm)	左侧肌间骨数目 amount of IB in left side	右侧肌间骨数目 amount of IB in right side	平均肌间骨数目 average amount of IB	平均肌间骨数/每一个肌节 average amount of IB each somite	分类地位 taxonomic affiliation
双须骨舌鱼	1 26.6	35	35	70	0.240	骨舌鱼总目骨舌鱼目骨舌鱼科
海鳗	1 70.9	210	203	409	0.925	海鲢总目鳗目海鳗科
	2 70.0	197	208			
鲢	1 24.3	67	66	143	0.741	鲢形总目鲢形目鲢科
	2 23.7	72	72			
	3 24.6	78	74			
刀鲚	1 21.2	113	108	221	0.786	鲢形总目鲢形目鳊科
胭脂鱼	1 14.60	49	49	100	0.606	骨鲮总目鲤形目胭脂鱼科
	2 14.00	50	49			
	3 15.00	50	52			
鲤	1 21.4	46	47	99	0.638	骨鲮总目鲤形目鲤科鲤亚科
	2 21.7	50	51			
	3 21.5	47	53			
鲢	1 31.2	62	62	123	0.752	骨鲮总目鲤形目鲤科鲢亚科
	2 31.1	61	62			
	3 31.0	62	61			
鳊	1 30.4	57	59	115	0.715	骨鲮总目鲤形目鲤科鳊亚科
	2 30.5	57	59			
	3 30.3	57	57			
翘嘴鲌	1 31.2	65	64	133	0.748	骨鲮总目鲤形目鲤科鲌亚科
	2 31.9	70	71			
	3 31.8	65	65			
草鱼	1 38.7	62	62	117	0.659	骨鲮总目鲤形目鲤科雅罗鱼亚科
	2 38.4	57	58			
	3 38.2	56	57			
唇鲮	1 20.20	63	60	124	0.689	骨鲮总目鲤形目鲤科鲮亚科
	2 17.30	61	61			
	3 19.10	63	65			
泥鳅	1 11.37	57	56	108	0.590	骨鲮总目鲤形目鳅科
	2 11.8	50	49			
	3 12.0	51	60			
短盖巨脂鲤	1 20.10	41	42	81	0.544	骨鲮总目脂鲤目脂鲤科
	2 18.45	39	44			
	3 20.05	40	36			
黄颡鱼	1 21.30	4	4	8	0.052	骨鲮总目鲇形目鲇科
	2 22.40	4	4			
	3 15.60	4	4			

注:分类地位参考文献[6-7]

Notes: Taxonomic affiliation based on references[6-7]

考虑到不同种类的鱼体大小和肌节数目的不同,进一步统计了每一肌节的平均肌间骨数目,依然是海鳗最多(平均为 0.925),刀鲚次之(0.786),黄颡鱼最少(0.052),双须骨舌鱼次之(0.240),鲤科鱼类位于 0.638~0.748 之间(见表 1)。腹部的脉弓小骨在有肋骨的肌节中几乎没有分布,髓弓小骨的数目要多于脉弓小骨(见表 2),仅依据鱼体左侧肌间骨的统计数目,海鳗的髓弓小骨为 103 枚,脉弓小骨为 94 枚,在所检查的鱼类中也分别最多。值得一提的是,在鲢轴上肌的肌节里发现许多小刺,每个肌节约有 9~13 根,以起始的肌节中数目最多,第 4 或第 5 肌

节后略少,到约第 20 肌节的时候结束。而在所检查其它鱼类中没有发现这种类型的小刺。

2.2 肌间骨形态比较

鱼类的肌间骨有各种各样的形态,根据形态的复杂程度,本文将其归纳为 7 种类型:“I”形(没有任何分叉)、“卜”形(一端明显不等长的两分叉)、“Y”形(一端等长的两分叉)、一端多叉形(一端 3 个或 3 个以上的分叉)、两端两分叉形(两端均有两分叉)、两端多叉形(两端均有两个或两个以上的分叉)和树枝形(两端均有 4 个以上的分叉,并且在分叉的基础上再分叉)(见图 1)。

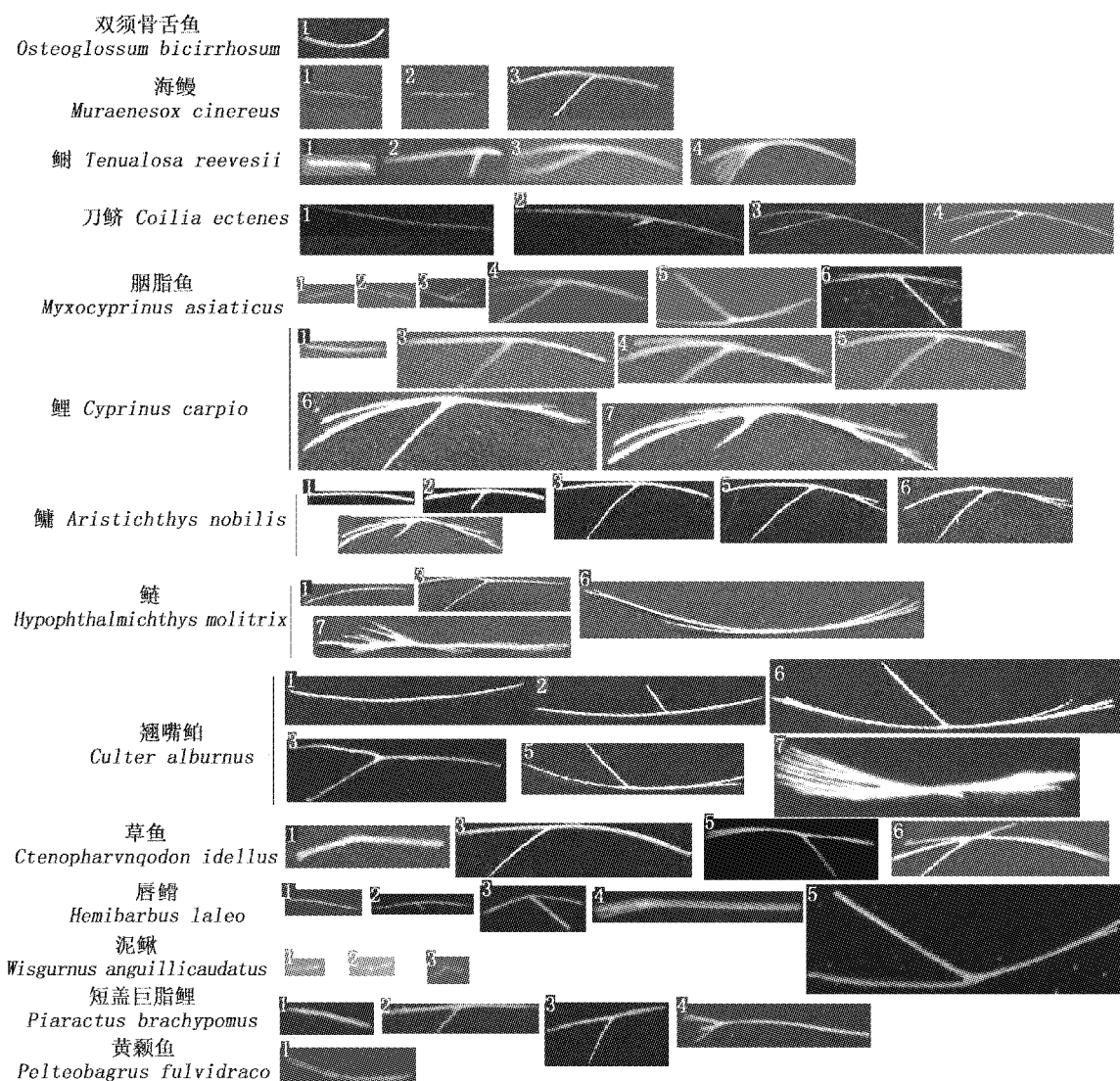


图 1 本实验中各种低等真骨鱼类肌间骨的形态

Fig. 1 Various types of intermuscular bones in lower teleosts in this research

- 1. “I”形; 2. “卜”形; 3. “Y”形; 4. 一端多叉形; 5. 两端两分叉形; 6. 两端多叉形; 7. 树枝形
- 1. “I” type (no-fork type); 2. “卜” type (one-end-unequal-bifork type); 3. “Y” type (one-end-equal-bifork type); 4. One-end-multifork type; 5. Two-end-bifork type; 6. Two-end-multifork type; 7. Tree type

各种鱼类髓弓小骨和脉弓小骨的数目归纳于表2。骨舌鱼总目的双须骨舌鱼,腹部肌间隔中没有脉弓小骨,而背部肌间隔中的髓弓小骨均为最简单的“I”形。海鲢总目的海鳗,脉弓小骨和髓弓小骨均有“I”形、“卜”形和“Y”形,其中以“Y”形为主。鲱形总目中,除了以上3种类型的肌间骨外,鲱和刀鲚的髓弓小骨开始出现了一端多叉的类型,但仍以“Y”形为主。至骨鰈总目中,鲤形目胭脂鱼科的胭脂鱼,除“卜”形髓弓小骨消失以外,出现了形态更为复杂的两端两分叉和两端多叉的类型。鲤形目鲤科各亚科中,鲤、鲢、鳙和翘嘴鲌有树枝形髓弓小骨,而在草鱼和唇鲮中没有发现;从树枝形的复杂性看,翘嘴鲌的树枝形分叉虽然最多,但是以单叉为基础,在中间分出了

很多长度接近的枝;鲤、鲢和鳙的树枝形刺似乎最为复杂,即分叉以后有比较多的分叉,与鲤相比,鲢和鳙的树枝形分叉更多。而鲤形目鳅科的泥鳅,髓弓小骨比较简单,仅有“I”形、“卜”形和“Y”形3种类型。骨鰈总目脂鲤目的短盖巨脂鲤,除“I”形、“卜”形和“Y”形外,保留了一端多叉的类型,至鲇形目的黄颡鱼,髓弓小骨已完全消失,仅保留少数“I”形的脉弓小骨。在骨鰈总目中,脉弓小骨的复杂性要比髓弓小骨低,没有出现树枝形的肌间骨,只在胭脂鱼和草鱼中出现少数的两端多叉的类型。骨鰈总目中,不管是髓弓小骨或是脉弓小骨,仍然以“I”形和“Y”形为大多数,此外,“卜”形肌间骨已很少出现(表2和图1)。

表2 不同形态类型的肌间骨数目(仅统计鱼体左侧的肌间骨)

Tab.2 The numbers of various types of intermuscular bones (IB) counted in left side of fish body

鱼类* fish species *	肌间骨种类 epineurals/ epipleurals	各种形态类型的肌间骨数目 amounts of various types of IB							肌间骨总数 amount of IB
		“I”形 “I” type	“卜”形 “卜” type	“Y”形 “Y” type	一端多叉形 one-end- multifork type	两端两分叉形 two-end- bifork type	两端多叉形 two-end- multifork type	树枝形 tree type	
双须骨舌鱼	髓弓小骨	35	0	0	0	0	0	0	35
	脉弓小骨	0	0	0	0	0	0	0	0
海鳗	髓弓小骨	3	3	97	0	0	0	0	103
	脉弓小骨	27	5	62	0	0	0	0	94
鲱	髓弓小骨	7	14	7	10	0	0	0	38
	脉弓小骨	6	8	10	6	0	0	0	30
刀鲚	髓弓小骨	11	13	30	4	0	0	0	58
	脉弓小骨	8	18	29	0	0	0	0	55
胭脂鱼	髓弓小骨	2	0	2	14	4	12	0	34
	脉弓小骨	2	4	7	1	1	1	0	16
鲤	髓弓小骨	9	0	15	3	2	2	1	32
	脉弓小骨	10	0	4	0	0	0	0	14
鲢	髓弓小骨	14	0	16	0	4	3	2	39
	脉弓小骨	11	0	11	0	0	0	0	22
鳙	髓弓小骨	10	1	12	0	11	3	1	38
	脉弓小骨	12	0	8	0	1	0	0	21
翘嘴鲌	髓弓小骨	11	1	24	0	2	1	1	40
	脉弓小骨	12	0	11	0	1	0	0	24
草鱼	髓弓小骨	10	0	16	0	4	10	0	40
	脉弓小骨	9	1	8	0	2	2	0	22
唇鲮	髓弓小骨	12	9	14	1	4	0	0	40
	脉弓小骨	14	5	4	0	0	0	0	23
泥鳅	髓弓小骨	20	17	6	0	0	0	0	43
	脉弓小骨	10	1	3	0	0	0	0	14
短盖巨脂鲤	髓弓小骨	5	6	12	5	0	0	0	28
	脉弓小骨	7	1	4	0	0	0	0	12
黄颡鱼	髓弓小骨	0	0	0	0	0	0	0	0
	脉弓小骨	4	0	0	0	0	0	0	4

注: * 以其中的1尾作为该种的代表。

Notes: * one of individuals as species representation

2.3 各种形态肌间骨的分布位置

各种形态肌间骨的分布位置见表3。骨舌鱼总目的双须骨舌鱼没有脉弓小骨,髓弓小骨只出

现在起始35个肌节的肌间隔中。从各种鱼类的各种形态的髓弓小骨分布来看,从前向后,各种形态的肌间骨大致分布依次为:树枝形(或无)一两

表3 本实验中各种鱼类各种类型肌间骨的分布(仅统计鱼体左侧的肌间骨)

Tab.3 The distribution of various intermuscular bones in left side of fish body in this research

鱼类* fish species*	肌间骨种类 epineurals/ epipleurals	各种形态类型的肌间骨分布 distribution of various types of IB in left side						
		“I”形 “I” type	“卜”形 “卜” type	“Y”形 “Y” type	一端多叉形 one-end- multifork type	两端两分叉形 two-end- bifork type	两端多叉形 two-end- multifork type	树枝形 tree type
双须 骨舌鱼	髓弓小骨	1~35						
	脉弓小骨							
海鳗	髓弓小骨	10~11,13	110~112	12,14~109				
	脉弓小骨	8~29,31, 33~35,39	97~101	30,32,36~38, 40~96				
鲈	髓弓小骨	24,39~44	26~38,43	18~23,25	8~17			
	脉弓小骨	36,38~42	28~35	19~27,37	13~18			
	髓弓小骨	59~69	46~58	16~45	12~15			
刀鲚	脉弓小骨	39,46,50~55	30~38,40~45, 47~49	1~29				
	髓弓小骨	35~36		4,13	2~3,9,11,16, 20~26,28~29	31~34	5~7,10,12, 14~15, 17~19,27,30	
胭脂鱼	脉弓小骨	18~19	28~31	20,22~24,27, 32~33	26	21	25	
	髓弓小骨	3,27~34		4~5,12~13, 16~26	9~11	14~15	7~8	6
鲤	脉弓小骨	18,23~31		19~22				
	髓弓小骨	6~7,28~38, 40		10~15,17, 19~27		8~9,16,18	3~5	1~2
鲢	脉弓小骨	14,25~32, 34~35		15~21,22~24, 33				
	髓弓小骨	27~35,37	5	8~9,18~26, 38		2,7,10~17, 36	3~4,6	1
鳙	脉弓小骨	16,24~33,36		17~23,35				
	髓弓小骨	3~5,31~38	39	2,7~10,12~29, 40		11,41	6	1
翘嘴鲌	脉弓小骨	15,26~35,38		16~25,37				
	髓弓小骨	3,32~39,42		14,16~20, 23~31,40		9,21~22,41	4~8,10~13, 15	
草鱼	脉弓小骨	21~24,32~34, 37~38	20	25~29,3, 35~36		30,41	39~40	
	髓弓小骨	3~5,29, 31~38	24~28,30, 39,41~42	10~23	40	6~9		
唇鲮	脉弓小骨	20~21,28, 30~39,42	22~23,29, 40~41	24~27				
	髓弓小骨	11~16,28, 32~44	2~10,17~22, 30~31	23~27,29				
泥鳅	脉弓小骨	30~35,37~40	36	27~29				
	髓弓小骨	2,27~30	7~8,21,24~26	10~20,23	3~6,9			
短盖巨脂鲤	脉弓小骨	17,25~30	19	20~23				
	髓弓小骨							
黄颡鱼	髓弓小骨							
	脉弓小骨	8~11						

注:* 以其中的1尾作为该种的代表

Notes: * one of individuals as species representation

端多叉形(或无)—两端两分叉形(或无)—一端多叉形(或无)—“Y”形(或无)—“卜”形(或无)—“I”形,即从前向后,髓弓小骨形态依照从复杂到简单的顺序排列。绝大多数的脉弓小骨是在肋骨之后的肌间隔中才开始出现,但其从前到后,没有明显表现出如髓弓小骨那样从复杂到简单的排列方式。

3 讨论

肌间骨的各种性状较少被用作鱼类系统发育分析的特征。Patterson 和 Johnson^[2]对几乎涵盖真骨鱼类 100 多个科的 125 个属的 3 种类型的肌间骨进行了详细地观察和系统地总结,并依据观察结果对有些科目的分类地位进行了调整。本文并不就肌间骨能否作为可靠的分类性状展开讨论,而是依据目前人们所接受的低等真骨鱼类的系统发育关系^[6-7],就两种肌间骨(髓弓小骨、脉弓小骨)所呈现出的一些现象进行归纳,以找出肌间骨的演化规律,为今后理解肌间骨发育的分子机制做前期的研究基础。

3.1 肌间骨的数目

根据本文的比较分析结果,低等真骨鱼类的肌间骨数目(本文仅涉及髓弓小骨和脉弓小骨),从最低等的真骨鱼类,骨舌鱼类的双须骨舌鱼,数量较少,到海鲢总目的海鳗,数量最多,然后到鲱形总目再到骨鳔总目,又逐渐下降,到骨鳔总目鲇形目的黄颡鱼数目降到最低。可见在真骨鱼类最初的进化过程中,肌间骨出现,且数目逐渐增多,进化到一定程度以后,肌间骨数目却逐渐减少。同种鱼不同大小个体的肌间骨数目有所变动^[2],为了考虑不同个体大小对统计肌间骨数目的影响,在本研究中,统计了每种鱼类的每一肌节的平均肌间骨数目(见表 1),其也与每种鱼的肌间骨数目表现出大致相同的规律。在海鳗、刀鲚和鲌中,本研究发现存在与椎体相连的“I”形椎体小骨,而在其它鱼类包括鲤科鱼类中,则没有发现。在以往文献报道的鲢和斑马鱼中,也没有椎体小骨存在^[1,4,8]。中国淡水养殖主要对象鲤科鱼类的肌间骨,数目在 99~133 之间。如鲢的肌间骨数目为 123 枚,与其它文献报道的数目相接近^[1,4-5]。鱼类左右体侧的肌间骨数目并不相同,但也相差很少。

3.2 肌间骨的形态

关于肌间骨的形态类型,孟庆闻和苏锦祥^[4]曾把鲢的肌间骨分为 4 种类型:“1”形(包括两端没有分叉和有细小分叉的)、“Y”形,“卜”形,树枝形(粗短,两端分支颇多)。董在杰等^[5]则把其分为两种类型:“1”形和“y”形,其它均是在这两种基础上的分化形。本文把本实验解剖的各种鱼的肌间骨的形态,根据其复杂性,更加细分为 7 种类型,有利于分析各种形态类型肌间骨的演化规律。

从骨舌鱼类到骨鳔鱼类,肌间骨尤其是髓弓小骨的形态,出现了复杂变化。Patterson 和 Johnson^[2]观察到骨舌鱼总目的月目鱼属(*Hiodon*)的髓弓小骨是没有分叉的并且是附着在髓弓上,其被认为是最原始的肌间骨。双须骨舌鱼全部是“I”形髓弓小骨,但没有直接附着在髓弓上,同时也没有脉弓小骨。在此之后的各总目(包括鲤科鱼类)的肌间骨都是从“I”形肌间骨演化而来的。这种演化表现为两个途径:1. “I”形—“卜”形—“Y”形—一端多叉形。根据在鲌中出现了一端多叉类型的肌间骨,而没有出现两端两分叉类型的现象(见表 3),可以推断这种演化方向是存在的。2. “I”形—“卜”形—“Y”形—两端两分叉形—一端多叉形—树枝形。两端多叉形或树枝形,是从两端两分叉型还是一端多叉型演化过来?似乎比较难以确定,不过,在鲢、鳙、翘嘴鲌和草鱼中存在两端两分叉型而没有一端多叉型的现象,表明这种演化方向有更大的可能性。“卜”形肌间骨在鲤科鱼类很少出现,说明这种类型的肌间骨,在演化进程中是一种过渡类型(表 3)。

鱼类肌间骨尤其是髓弓小骨形态的演化,与低等真骨鱼类的系统演化进程是有一致性的。从骨舌鱼总目到骨鳔总目,鱼类是从低等向高等演化,肌间骨也从简单向复杂演化。在骨鳔总目中,肌间骨形态出现了分化和退化现象。骨鳔总目中,鲤形目相对原始,脂鲤目和鲇形目为并形系^[9-10],也有认为脂鲤目较鲤形目原始^[11-13]。鲤形目鱼类中,胭脂鱼科是比较原始的,其次是鲤科,鳅科相对特化^[11,14]。鲤科的科下类群是由雅罗鱼系和鲃系组成的一对姐妹群,本文所涉及的鲤是属于鲃系,而草鱼、鲢、鳙、翘嘴鲌和唇鲮属于雅罗鱼系^[12,15]。根据 Wang 等^[16]利用分子钟推算

的雅罗鱼系进化时序,从早到晚,依次是鲃亚科(翘嘴鲃)、鲢亚科(鲢、鳙)、雅罗鱼亚科(草鱼)和鲟亚科(唇鲟)。根据本研究中,肌间骨形态的描述和归纳,可以发现,到骨鳔总目的胭脂鱼科,肌间骨依然向复杂性分化,而到鲤形目的鲤科,肌间骨出现不同的状况,有待今后进一步比较与分析,到鲤形目的鳅科比较退化。脂鲤目(短盖巨脂鲤)肌间骨还保留一些较为复杂的肌间骨(如一端多叉),到鲈形目(黄颡鱼),髓弓小骨已经消失,而脉弓小骨也退化为最简单的形态(“I”形)。

3.3 肌间骨的分布

髓弓小骨在各种鱼类背部的分布,也可以从另一侧面说明演化过程中,肌间骨从简单向复杂演化。骨舌鱼类双须骨舌鱼的髓弓小骨,仅仅出现在背部的前部35个肌间隔中,可以推测在真骨鱼类进化过程中,肌间骨最先出现在背部的前部。从各种鱼类的各种形态的髓弓小骨分布来看,从前向后,髓弓小骨形态也是从复杂到简单这样的顺序排列。Patterson和Johnson^[2]通过解剖比较同一种鱼的不同大小个体的髓弓小骨,发现小型个体背部后面的髓弓小骨缺失,髓弓小骨是从前向后依次出现的。说明形态复杂的髓弓小骨,如在鲤科鱼类的背部前面部分出现的树枝形或两端多叉型的髓弓小骨,需要经历更为长久的系统演化过程。

被认为最原始的月目鱼属(*Hiodon*)没有脉弓小骨,双须骨舌鱼腹部也没有脉弓小骨,骨舌鱼总目的异耳鱼属(*Heterotis*)开始有脉弓小骨^[2]。在本研究中海鲢总目已有脉弓小骨,鲱形总目的脉弓小骨开始演化出一端多叉的形态,至骨鳔总目,有两端两分叉的形态出现,但没有像髓弓小骨那样出现更为复杂的树枝形,说明了脉弓小骨的演化历史较髓弓小骨为短。

上海水产大学程卿南同学,孟喆媛同学和张敏老师在实验过程中提供帮助,上海水产大学唐文乔教授提供刀鲚和胭脂鱼标本,苏锦祥教授、唐文乔教授和杨金权博士对本文提出许多修改意见,特此致谢。

参考文献:

[1] 孟庆闻,苏锦祥,李婉端. 鱼类比较解剖学[M]. 北京:科学出版社,1987.

- [2] Patterson C, Johnson G D. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes [J]. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 1995, 559: 1-85.
- [3] 秉志. 幼鲤大侧肌肌隔骨针的观察[J]. *动物学报*, 1962, 14(2): 175-178.
- [4] 孟庆闻,苏锦祥. 白鲢的系统解剖[M]. 北京:科学出版社,1960.
- [5] 董在杰,黄代中,李丽娟,等. 几种常见鲤科鱼类肌间刺的初步研究[J]. *上海水产大学学报*, 2006, 15(4): 425-429.
- [6] 孟庆闻,苏锦祥,缪学祖. 鱼类分类学[M]. 北京:科学出版社,1995.
- [7] Nelson J S. *Fishes of the world* [M]. New York: John Wiley & Sons Inc., 1994.
- [8] Bird N C, Mabee P M. Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae) [J]. *Developmental Dynamics*, 2003, 228: 337-357.
- [9] Fink S V, Fink W L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) [J]. *Zool J Linn Soc*, 1981, 72: 297-353.
- [10] Lavoue S, Miya M, Inoue J G, et al. Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: implications for higher-level relationships within the Otocephala [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2005, 37: 165-177.
- [11] 伍献文,陈宜瑜,陈湘舜,等. 鲤亚目鱼类分科的系统发育和科间系统发育的相互关系[J]. *中国科学*, 1981, 3: 369-376.
- [12] 陈湘舜,乐佩琦,林人端. 鲤科的科下类群及其宗系发生关系[J]. *动物分类学报*, 1984, 9(4): 424-438.
- [13] Peng Z, He S, Wang J, et al. Mitochondrial molecular clocks and the origin of the major Otocephalan clades (Pisces: Teleostei): a new insight [J]. *Gene*, 2006, 370: 113-124.
- [14] Liu H, Tzeng C S, Teng H Y. Sequence variations in the mitochondrial DNA control region and their implications for the phylogeny of the Cypriniformes [J]. *Can J Zool*, 2002, 80(3): 569-581.
- [15] 陈宜瑜. 中国动物志硬骨鱼纲鲤形目(中卷)[M]. 北京:科学出版社,1998.
- [16] Wang X, Li J, He S. Molecular evidence for the monophyly of East Asian groups of Cyprinidae (Teleostei: Cypriniformes) derived from the nuclear recombination activating gene 2 sequences [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, 42: 157-170.