

中国鲚属4种鱼的生化和形态比较及其系统发育的研究*

刘文斌

(南京农业大学动物科学系, 南京 210095)

提要 自1989年4月—1990年5月,在上海的崇明、江苏的无锡和高淳、福建的海澄采集标本。对我国鲚属4种鱼(6个生态型)进行生化和形态解剖比较分析,探讨每种鱼生长在不同环境中各生态型的系统发育及亲缘关系;并运用系统分支学原理和方法,试绘出系统分支图解。结果表明,我国鲚属4种鱼分为两大姐妹群;一群为凤鲚和七丝鲚,另一群为刀鲚和短颌鲚;并综合分析生化和形态解剖资料,把生长在长江中的凤鲚和生长在九龙江中的凤鲚分为2个不同亚种:凤鲚 *Coilia mystus mystus* Linnaeus 为指名亚种和九龙江凤鲚 *Coilia mystus jiulongjiangensis* subsp. nov. 为新亚种。

关键词 鲚属 生态型 姐妹群 九龙江凤鲚新亚种

鲚属鱼类是我国沿海及长江中下游重要的小型经济鱼类。由于地理分布很广,生活环境有淡水、海水,分定居型及洄游型,形成鱼类在形态、生理及习性的较大差异。我国早在汉朝《尔雅》和明朝《本草纲目》中已有鲚属鱼类的记载。近代诸鱼类志中都有鲚属鱼类种的一般描述。袁传宓等(1976,1978,1980)、Gregory(1959)、Whitehead等(1980)、陈真然等(1986)对鲚属鱼类进行不同方面的研究,但对我国鲚属鱼类进行生化和内部解剖探讨其系统发育则尚无报道。本文通过生化和骨骼等内部解剖性状及生态环境进行比较研究,探讨其亲缘关系和演化过程。

1 材料与方 法

实验用鲜活鱼于1989年4月—1990年5月采自上海的崇明、江苏的无锡、福建的海澄等地。取其肌肉、肝脏、肾脏和脑等组织在现场即放入液氮中保存。然后回来放入低温冰箱(-35℃以下)贮存备用。每种组织约取0.3g,用磷酸缓冲液(pH = 7.0)在冰浴中匀浆后,放入4℃冷冻离心机(以1500r/min的转速离心20min),取上清液置4℃冰箱中保存;肝脏组织离心2次。电泳胶板脱色固定后,用玻璃纸包好,晾干以供拍照。进行生化分析的有刀鲚(*C. nasus* Schlegel),取长江和太湖两不同生态型;凤鲚 [*C. mystus* (Linnaeus)],取长江和九龙江两生态型;七丝鲚(*C. grayii* Richardson),采自九龙江;短颌鲚(*C. brachygnathus* Krewenbery et Pappenheim),只有浸制标本未进行生化分析。脊椎骨计数用X光片拍摄。解剖标本用福尔马林浸泡。每种测量解剖15尾以上。

2 结果与分析

* 硕士论文。刘文斌,男,出生于1966年2月,讲师。

本文系在孟庆闻教授指导下完成的,谨志谢忱。

收稿日期:1990年8月18日,接受日期:1993年1月4日。

2.1 生化结果与分析(图 1)

2.1.1 肌浆蛋白 (MYO) 本试验表明,鲚属鱼类的 MYO 谱带较多,可将它们分为 2 个区域,即近阴极的前区和近阳极的后区。在前区,刀鲚和凤鲚都有 3 条谱带,而七丝鲚只有 2 条谱带。从生态型来看,长江中的凤鲚和九龙江中的凤鲚近阴的 2 条谱带明显比长江中的刀鲚和太湖中的刀鲚近阴极 2 条谱带迁移率小,且 2 条谱带间距也不一样。在后区,生活在长江中的刀鲚和凤鲚都有一条微弱带,而生活于九龙江的凤鲚、七丝鲚和生活于太湖中的刀鲚都有一条相应的强带,这也是同种鱼生活于不同环境的差异。凤鲚、刀鲚和七丝鲚明显具有较大的种间差异,而种内差异不大。七丝鲚在前区的 2 条谱带与凤鲚有相同的迁移率和相同的距离,说明其亲缘关系与凤鲚较刀鲚更接近。从整个 MYO 谱带看,这 3 种鱼共有 3 条谱带迁移率相同,说明 3 种鱼具有共同特性。

2.1.2 酯酶同工酶 (ES) ES 是水解酶类,在脂代谢中和生物膜中发挥作用。进行生化试验的鲚属 3 种鱼的肝脏和肾脏,其 ES 谱带不相同。在肝脏中,3 种共有 3—5 条谱带各不相同,刀鲚两生态型除在近阴极都有 3 条相同谱带外,另外生活在长江中的刀鲚还比生活在太湖的刀鲚多了一条谱带,显示了生活在不同环境中种内差异;长江中的凤鲚和九龙江中的凤鲚 ES 谱带分别为 5 条和 4 条;七丝鲚与刀鲚、凤鲚谱带征状各不相同。在肾脏中,刀鲚两生态型和凤鲚两生态型的 ES 谱带都完全相同,而 3 种鱼种间 ES 谱带有差异。

2.1.3 乳酸脱氢酶同工酶 (LDH) 在各组织中,是由 A, B 两个位点编码的 A, B 两个亚基,随机组合而成的四聚体同工酶。试验结果表明,它们结合形式是 $A_4, A_3B, A_2B_2, AB_3, B_4$ 即 $LDH_1, LDH_2, LDH_3, LDH_4, LDH_5$ 。本文只对长江刀鲚和太湖刀鲚两个不同

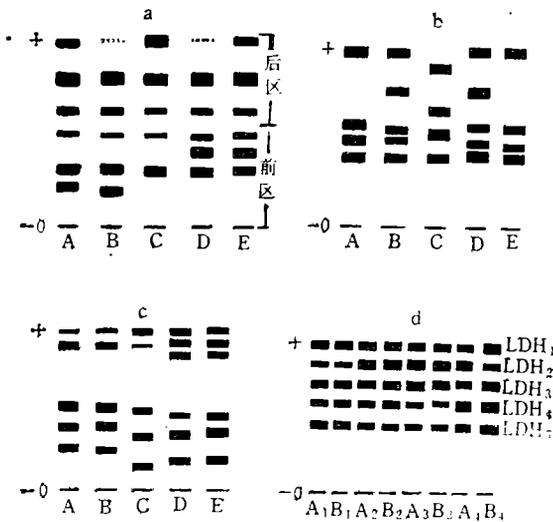


图 1 鲚属 3 种鱼 (5 个生态型) 的 MYO, ES 和 LDH 的比较

Fig. 1 Comparison of MYO, ES and LDH isozymes patterns of three species of six ecological patterns in *Coilia*

a. MYO 电泳图谱; b. 肝脏中 ES 电泳图谱; c. 肾脏中 ES 电泳图谱; d. 太湖刀鲚和长江刀鲚 LDH 图谱比较。A. 九龙江凤鲚; B. 长江凤鲚; C. 七丝鲚; D. 长江刀鲚; E. 太湖刀鲚。
1. 肌肉; 2. 心脏; 3. 脑; 4. 肝脏。

生态型进行比较,从肌肉、脑、心脏和肝脏 4 种组织中可见这两生态型谱带数与迁移率都相同,不同的只是谱带有宽窄,即各同工酶在两生态型间活性有差异。

2.2 形态解剖特征分析

2.2.1 一般外部形态特征与内部特征的比较 对鲚属 4 种(6 个生态型)鱼分别进行测量和计数,见表 1。

表 1 鲚属 4 种鱼(6 个生态型)的测量

Tab. 1 Characters of measurement and number of six ecological patterns in *Coilia*

性 状	长江凤鲚	九龙江凤鲚	长江刀鲚	太湖刀鲚	短颌鲚	七丝鲚
臀鳍条数(幅度)	81—88	73—79	101—112	95—98	94—98	79—83
背鳍式	1.13	1.14	1.13	1.14	1.14	1.16
脊椎骨数(幅度)	66—68	62—65	79—83	76—79	73—76	64—66
幽门盲囊(幅度)	9—12	9—13	16—20	13—18	16—21	19—29
颌长:头长(幅度)	1.07—1.15	0.87—0.98	1.05—1.14	1.03—1.07	0.78—0.82	1.00
体长:臀鳍长(幅度)	1.76—1.86	1.83—1.94	1.69—1.73	1.74—1.79	1.78—1.81	1.74—1.77
体长:体高(幅度)	5.32—6.18	5.03—6.18	6.24—7.18	5.95—6.61	5.90—6.00	5.70—5.79
头长:吻长(幅度)	3.33—3.86	3.89—4.13	3.67—4.50	3.58—4.67	4.27—6.50	5.35—6.08
胸棱数(均数)	42.6	46.8	52	47	51	41
鳃耙数	43	48	44	41	42	45
产卵期(月份)	4—5	5—6	4—6	5—7	4—5	3—6

2.2.2 迷走神经的侧支分布 鲚属鱼类头后部两侧透过皮肤可见乳白色的迷走神经侧支,分布于轴上肌浅表,上至鱼背顶缘,下至鳃盖膜前上角。对 4 种鲚的解剖研究表明,在不同种间,迷走神经侧支分布形态各异,而同一种鱼则分布形态基本相似,且性状稳定。长江凤鲚和九龙江凤鲚呈“S”形,长江刀鲚和太湖刀鲚呈“(”形,而七丝鲚和短颌鲚介于上述两种之间,基本呈“<”形。

2.2.3 胃的形态特征 研究表明,鲚属 4 种鱼类胃有两型,即“卜”型和“丫”型,分为近食道的贲门部和近肠道的幽门部,以及介于两者之间的盲囊部。本文结果表明,刀鲚、短颌鲚属“卜”型,而七丝鲚,凤鲚属于“丫”型。3 部分比例在不同种间有差异。盲囊部与幽门部的比例,长江刀鲚和太湖刀鲚几均为 2:1; 而短颌鲚近 3:1; 七丝鲚近 2:1; 凤鲚为 1:1,故凤鲚的胃近“V”型。

2.2.4 耳石的形态特征 研究表明,鲚属 4 种鱼的内耳球囊中矢耳石(sagitta)在不同种或不同生态型,其大小形态不同。刀鲚和短颌鲚耳石呈菱形,但短颌鲚前后角较尖,

表 2 鲚属 4 种(6 个生态型)鱼矢耳石大小与体长之比

Tab. 2 The ratio of sagitta and standard length of four species of six ecological patterns in *Coilia*

项 目	长江凤鲚	九龙江凤鲚	七丝鲚	短颌鲚	长江刀鲚	太湖刀鲚
耳石长径,×20:体长(均值)	0.539	0.619	0.541	0.382	0.303	0.329
耳石短径,×20:体长(均值)	0.406	0.460	0.398	0.283	0.239	0.251

而刀鲚前后角较钝。两者耳石边缘少微齿突。凤鲚和七丝鲚耳石呈梨形,边缘多微齿突,且前者比后者多;在凤鲚两生态型中,九龙江凤鲚微齿突比长江凤鲚多。耳石大小与体长之比也有所不同,见表 2。

2.2.5 前耳骨、外枕骨和基枕骨的形态变化(图 2) 前耳骨、外枕骨和基枕骨是包藏内耳的骨骼。长江中的刀鲚和太湖刀鲚前耳骨腹面隆起的鼓泡小,前内侧与副蝶骨形成较深的凹陷;副蝶骨后部与基枕骨相连并在中央形成浅沟,外枕骨腹面隆起的鼓泡较小。短颌鲚前耳骨鼓泡比刀鲚大些,前耳骨、翼耳骨与副蝶骨形成凹陷较浅;副蝶骨与基枕骨中央无凹陷,外枕骨鼓泡比刀鲚稍大些。七丝鲚的前耳骨和外枕骨形成鼓泡较大;前耳骨、副蝶骨与翼蝶骨形成的凹陷更浅。凤鲚前耳骨和外枕骨鼓泡很大,外枕骨后缘超过第一椎体与脑颅的连接处;前耳骨、副蝶骨与翼蝶骨所形成的凹陷很浅。

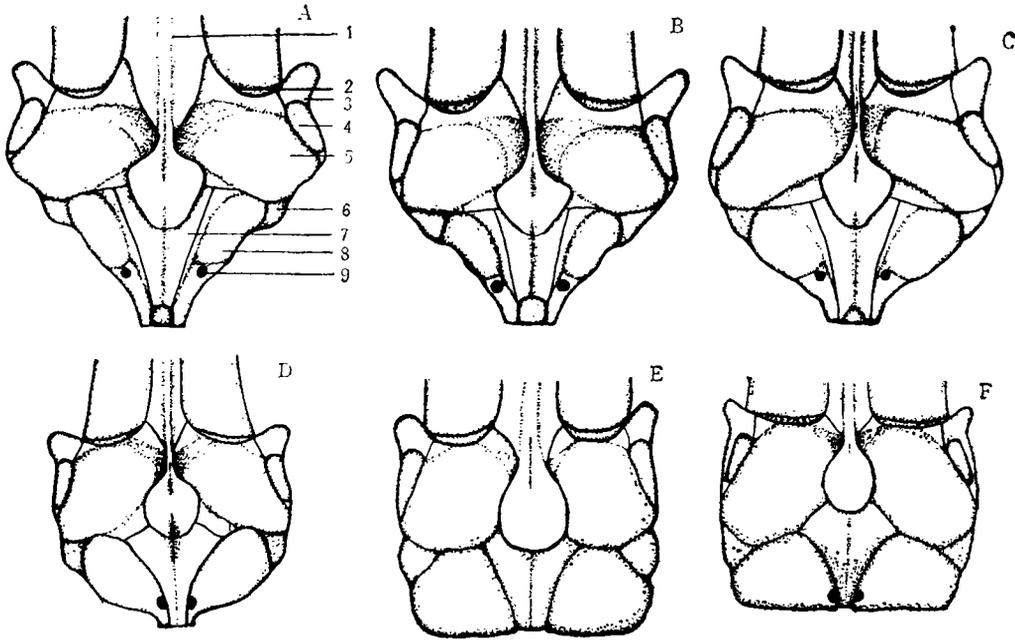


图 2 鲚属 4 种 (6 个生态型) 鱼脑颅后部腹视

Fig.2 Neurocrania of six ecological patterns in *Coilia* (posterior ventral view)

A. 长江刀鲚; B. 太湖刀鲚; C. 短颌鲚; D. 七丝鲚; E. 长江凤鲚; F. 九龙江凤鲚。1.副蝶骨; 2.翼蝶骨; 3.蝶耳骨; 4.关节窝; 5.前耳骨; 6.翼耳骨; 7.基枕骨; 8.外枕骨; 9.迷走神经孔。

2.2.6 迷走神经孔的位置(图 2) 迷走神经经外枕骨靠近基枕骨处的通孔伸出。在刀鲚和短颌鲚中,迷走神经孔位于外枕骨鼓泡后缘;七丝鲚和凤鲚的迷走神经孔位于外枕骨鼓泡后部内缘。

2.2.7 脑颅与咽颅的连接(图 3) 一般硬骨鱼类脑颅与咽颅的连接方式为后接型,舌颌骨与脑颅的蝶耳骨、前耳骨和翼耳骨共同形成的鞍状关节窝相关节。而鲚属 4 种鱼类较特殊,舌颌骨仅与脑颅的蝶耳骨所形成的关节窝相关节,在鲚属不同种间其悬系程度和方式亦有所不同;凤鲚的舌颌骨关节面很小,仅前部与蝶耳骨关节而后部分游离。七丝鲚的舌颌骨关节面向后稍扩大,但后部仍有小部分游离。短颌鲚的舌颌骨关节面大部分

与蝶耳骨较深的关节窝相关节。刀鲚的舌颌骨关节面更大,与蝶耳骨颇深的关节窝相关节。

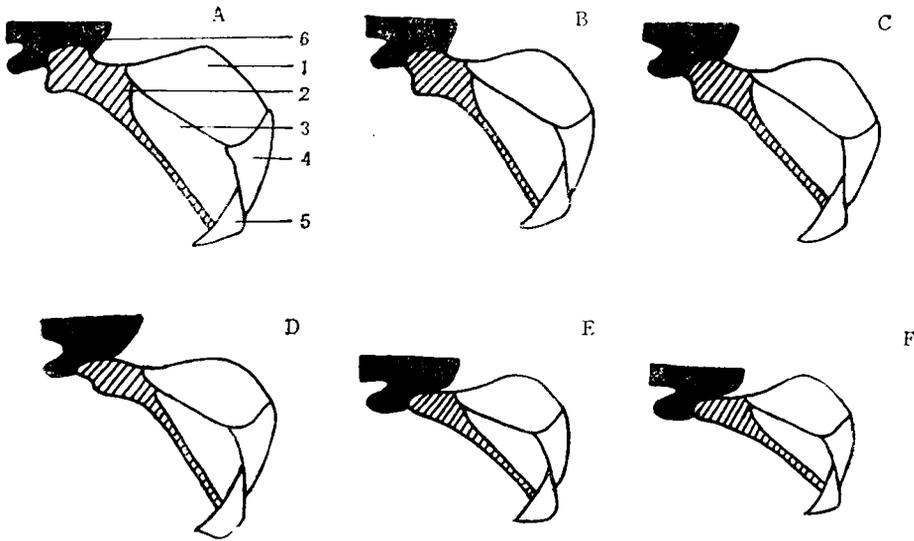


图3 鲚属4种(6个生态型)鱼脑颅与咽颅相关节的几种型式

Fig.3 Types of relationships of neurocrania and splachnocrania of six ecological patterns in *Coilia*

A. 长江刀鲚; B. 太湖刀鲚; C. 短颌鲚; D. 七丝鲚; E. 长江凤鲚; F. 九龙江凤鲚。
1. 主鳃盖骨; 2. 舌颌骨; 3. 间鳃盖骨; 4. 间鳃盖骨; 5. 下鳃盖骨; 6. 蝶耳骨。

3 讨论与结论

3.1 MYO, ES 和 LDH 的生化分析与经典分类的比较 对鲚属3种(5个生态型)鱼的 MYO, ES 和 LDH 的表现型比较分析表明,生化分析结果与经典的鱼类分类结果基本一致。种与种间差异显著而种内差异较小,相似点较多。但从所比较的刀鲚、凤鲚和七丝鲚的 MYO 和 ES 的表现型中都有共性之处,其共性显示可能起源于共同祖先,系单系起源。而比较刀鲚两生态型的 LDH 表现型表明,种内虽有共同特性,但由于生长环境不同也有差异,这可能作为不同生态型或亚种的区别标志。

3.2 刀鲚和凤鲚生长在不同环境的群体比较 见表3。袁传宓等(1976, 1980)曾认为长江刀鲚与太湖刀鲚为两个不同亚种,并将我国凤鲚分为3个生态型,即珠江型、闽江型和长江型。作者通过对它们之间生化和形态解剖比较,认为长江刀鲚与太湖刀鲚很多性状尚未达到亚种区别水平;长江凤鲚与九龙江凤鲚已达到亚种水平,可分为不同亚种,即凤鲚 *C. mystus mystus* Linnaeus 为指名亚种和九龙江凤鲚 *C. mystus jiulongjiangensis* subsp. nov. 为新亚种。

3.3 我国鲚属4种鱼类系统演化(图4) 据 Romer(1966) 和 Grande(1982) 认为鲚科鲚属 *Engraulis* 为最原始属。作者以鲚属中的日本鲚为祖先型与鲚属进行特征分析。鲚属鱼类胸鳍上部具丝状游离鳍条,臀鳍很长并与尾鳍相连为本属的共同特征,亦即为共同离征。腹棱数越多为离征,越少为祖征。迷走神经侧支弯曲呈“S”形为离征,“C”形

表 3 刀鲚和风鲚的两生态型性状比较

Tab. 3 Comparison of two ecological patterns of *C. nasus* and *C. mystus*

性状比较	长江刀鲚和太湖刀鲚	长江风鲚和九龙江风鲚
肝脏中 E3 谱带比较	近阴极的 3 条谱带的迁移率和相互间隔都相同	近阴极的 3 条谱带中有一条谱带迁移率相互不同
脊椎骨数目的统计分析	按分类法则中 75% 法则判别, 两者低于亚种区别水平	两者高于亚种区别水平
臀鳍条数统计分析	按 75% 分类法则, 两者达到亚种区别水平	两者达到亚种区别水平
腹棱鳞数	两者低于亚种区别水平	两者高于亚种区别水平
耳石的形态大小比较	耳石长径和短径与体长之比两者比值都不相接近	长径和短径与体长之比两者比值都相差较大
颌长与头长之比	两者比值范围有重叠	两者比值范围没有重叠
产卵个体组成	两者产卵群体组成都为多龄组	九龙江风鲚产卵群体基本上由 2 龄组成, 长江风鲚基本上由 1 龄组成
地理分布	两者系长江水系, 地理分布近	长江风鲚分布于黄海、东海交界处, 而九龙江风鲚分布于东海南部, 地理分布相隔远

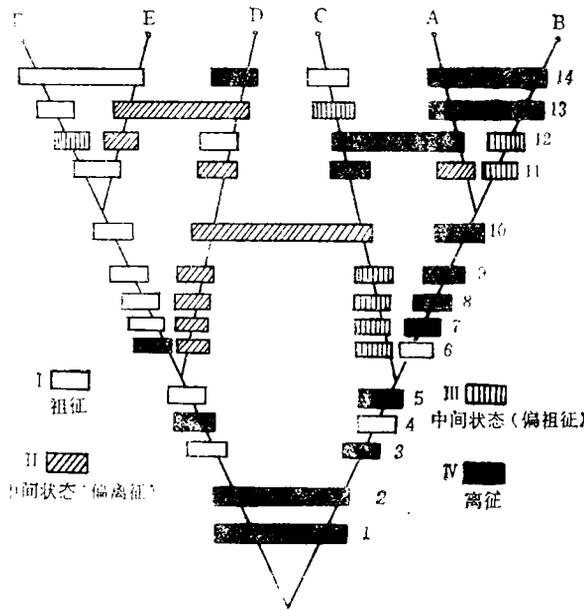


图 4 鲚属 4 种 (6 个生态型) 系统发育图解

Fig.4 Cladogram illustrating the interspecific relationships of the species (six ecological patterns) in *Coilia*

A. 长江刀鲚; B. 太湖刀鲚; C. 短颌鲚; D. 七丝鲚; E. 长江风鲚; F. 九龙江风鲚。1. 尾结与臀鳍相连; 2. 胸鳍具游离鳍条; 3. 耳石的形状; 4. 胃的形状; 5. 迷走神经孔位置; 6. 迷走神经侧支形状; 7. 前耳骨特化程度; 8. 舌颌骨与脑颅悬系程度; 9. 外枕骨特化程度; 10. 脊椎骨数; 11. 胃盲囊部与幽门部的比; 12. 腹棱鳞数; 13. 耳石的大小; 14. 基枕骨腹面有无凹陷。

为祖征。舌颌骨与脑颅关节面少为祖征, 反之为离征。前耳骨和外枕骨隆起鼓泡小为离

征,反之为祖征。矢耳石大小与体长比值越大为祖征,反之为离征。迷走神经孔位于外枕骨鼓泡后缘为离征,位于鼓泡内侧为祖征。胃的形态呈“V”形或“丫”形为离征,呈“卜”形为祖征。将这些特征分为4级,分别为I, II, III, IV; I为祖征, II和III为中间状态, IV为离征。结果表明,我国鲚属4种鱼分为两大姐妹群;一群为凤鲚和七丝鲚,另一群为刀鲚和短颌鲚。

参 考 文 献

- 陈真然、魏淑珍,1986,珠江口七丝鲚和凤鲚仔稚鱼形态特征,鱼类学论文集,5: 101—109。
孟庆闻、苏锦祥、李婉端,1987,鱼类比较解剖,科学出版社(北京),75—92。
袁传宓等,1976,关于中国鲚属鱼类分类的历史和现状,南京大学学报,2: 1—12。
袁传宓等,1978,刀鲚的年龄与生长,水生生物集刊,6(3): 285—296。
袁传宓等,1980,关于长江中下游及东南沿海各省的鲚属鱼种下分类的探讨,南京大学学报,3: 67—82。
Grande, L. 1982, A revision of the fossil genus *Dipomystus*, with comments on the interrelationships of Clupeomorph fishes, *Am. Mus. Novit.*, 2728: 34.
Gregory, W. K., 1959, Fish Skulls, Eric Lundberg of Laurel, Florida, pp. 147—149.
Romer, A. S., 1966, Vertebrate Palaeontology, 3rd. Edition, University of Chicago Press(Chicago), pp. 63—65.
Whitehead, P. J. P. et al., 1988, FAO species catalogue, Engraulidae, Vol.7, Part 2.

BIOCHEMICAL AND MORPHOLOGICAL COMPARISON AND INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS OF FOUR SPECIES OF THE GENUS *COILIA* IN CHINA

Liu Wenbin

(Department of Animal Husbandry, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210014)

ABSTRACT

From April in 1989 to May in 1990, specimens of *Coilia nasus* were collected in Chongming County, Shanghai City and Wuxi County, Jiangsu Province; specimens of *C. mystus* and *C. grayii* were collected in Haideng Town, Fujian Province; *C. brachygnathus* (not fresh) were collected in Gaochun County, Jiangsu Province. The electrophoretic pattern characteristics of LDH isozymes, ES isozymes and myogens of three species (five ecological patterns) of *Coilia* fishes were studied. Their relationships are discussed internal and external morphological characters are compared, and their interrelations are discussed. The results of the studies are as follows: The biochemistry of the four species (six ecological patterns) of *Coilia* fishes shows they are identical with species in the old classification.

Comparison of biochemical and morphological characters yielded a cladistic systematics diagram of four species (six ecological patterns) of *Coilia* fisher divided were sister groups, of *C. nasus* and *C. brachygnathus*, and of *C. mystus* and *C. grayii*.

Biochemical and morphological evidence showed that *C. mystus* in the Changjiang River and Jiulongjiang River are two subspecies, *C. mystus mystus* Linnaeus and *C. mystus mystus Jiulong jiangensis* subsp. nov., but *C. nasus* in the Changjiang River and in Taihu Lake may be of two ecological patterns.

Key words Genus *Coilia* Ecological pattern Sister group *Coilia mystus jiulong jiangensis* subsp. nov.