

鮡亚科鱼类下咽骨和下咽齿的形态差异及其功能适应

曾 燊^{1,2}, 刘焕章^{1,*}

(1. 中国科学院水生生物研究所 水生生物多样性与保护重点实验室, 湖北 武汉 430072; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 采用双筒解剖镜观察和手工绘图的方法, 研究鮡亚科鱼类 39 个代表种下咽骨和下咽齿的形态特征, 分析鮡亚科鱼类下咽骨和下咽齿的形态差异及其功能适应。结果显示, 鮡亚科鱼类的下咽骨可以分为粗壮型、中间型和狭长型 3 种形态类型; 下咽齿可以分为圆锥型、臼齿型、粗壮侧扁型、侧扁型和极侧扁型 5 种形态类型。鮡亚科鱼类下咽骨和下咽齿间呈现出多种形态组合, 并相互配合共同处理不同类型的食物。下咽骨和下咽齿的形态差异为鮡亚科鱼类摄食不同类型的食物、充分利用不同的生境资源在摄食器官多样性方面提供了保证。

关键词: 鮡亚科; 下咽骨和下咽齿; 形态差异; 功能适应

中图分类号: Q959.468; Q959.468.04 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853-(2009)06-0699-08

Morphological Variation of Pharyngeal Bones and Teeth in the Subfamily Gobioninae (Cypriniformes: Cyprinidae) and Its Functional Adaptations

ZENG Yu^{1,2}, LIU Huan-zhang^{1,*}

(1. *The Key Lab of Aquatic Biodiversity and Conservation, Institute of Hydrobiology, the Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China;*

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: By binocular microscope examination and hand-drawing, we observed the pharyngeal bones and teeth of 39 Gobioninae species to explore their morphological variations and functional adaptation. The results showed that, in the Gobioninae, pharyngeal bones could be divided into three morphological types: wide, intermediate, and narrow; pharyngeal teeth into five morphological types: conical, molar, coarsely compressed, compressed and extremely compressed. Different types of pharyngeal bones and teeth cooperate together to deal with different types of food. Combination of the pharyngeal bones and teeth in the Gobioninae exhibit various types, and this variation occurring in trophic apparatus provides the diverse feeding organ adapting for the ecological resource utilization and the different types of dietary habits.

Key words: Gobioninae; Pharyngeal bone and teeth; Morphological variation; Functional adaptation

摄食器官(口、齿、喙)的形态和功能相适应是生物进化过程中的关键特征之一。在一些类群中,如蜥蜴、丽鱼和蛇等,摄食器官的形态差异能显著地提高物种的生态适应度,甚至能促使这些类群出现适应性辐射(Forsman, 1991; Hulsey, 2006; Warheit et al, 1999)。鱼类拥有位置不同、形态各异和功能多样的齿,包括颌齿、颞骨、犁骨齿、咽

齿等。鲤科鱼类的第五对鳃弓特化为下咽骨,其有齿面上着生一至多行形态各异的下咽齿。这些特化的下咽骨和下咽齿是鲤科鱼类分类的重要依据(Chu, 1935; Wu et al, 1981; Chen, 1986, 1987; Zhou, 1989; Zhou, 1990; Howes, 1991; Miranda & Escala, 2005),同时,它也是鲤科鱼类一个非常重要的摄食器官(Eastman, 1970, 1971, 1977;

收稿日期: 2009-07-23; 接受日期: 2009-10-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40432003); 美国自然科学基金资助项目(CToL)

*通讯作者 (Corresponding author), Tel: 027-68780776, E-mail: hzliu@ihb.ac.cn

第一作者简介: 曾燊, 男, 博士研究生, 主要从事功能形态学研究

Nakajima et al, 1981, 1983; Sibbing, 1976, 1982; Liem & Sanderson, 1986; Vincent & Sibbing, 1992)。Sibbing (1982) 认为, 鲤科鱼类之所以能够发展成为物种多样性最高的淡水鱼类类群之一, 其中一个重要的原因就是拥有形态各异的下咽骨和下咽齿。尽管一些学者对鲤科鱼类下咽骨、下咽齿的形态差异及其系统分类应用, 下咽齿的发育, 咽骨、咽齿的功能等进行了研究, 但时至今日, 有关鲤科鱼类各类群下咽骨和下咽齿的形态差异及其功能适应的研究鲜有报道。

鮡亚科 (Gobioninae) 是鲤科 (Cyprinidae) 中物种比较多的亚科, 有近 30 个属和亚属, 共 190 余种及亚种, 属中小型淡水鱼类, 集中分布于东亚水系, 仅个别类群跨欧亚大陆分布 (Yue et al, 1998)。鮡亚科鱼类的形态多样, 其栖息的生态环境和食性也存在极大的差异。同其他鲤科鱼类一样, 鮡亚科也拥有发育良好的下咽骨和下咽齿, 其下咽骨和下咽齿的形态呈现出巨大的差异, 是鮡亚科鱼类演化过程中具有重要作用的器官。本研究以

鮡亚科鱼类代表物种的下咽骨和下咽齿为研究对象, 观察和比较其形态差异, 推测其不同的功能, 并讨论其与不同食性的适应性。

1 材料和方法

本文检测了鮡亚科 19 属共 39 种鱼类的下咽骨和下咽齿的形态特征。所有标本均来自中国科学院水生生物研究所标本馆 (表 1)。

鮡亚科鱼类分类系统主要依据 Luo et al (1977)、Hosoya (1986)、Yue et al (1998) 和 Yang et al (2006) 等关于鮡亚科鱼类的系统分类和系统发育研究结果。本研究中鮡亚科鱼类的分类与鉴定主要依据 Chen et al (1998) 和 Yang et al (2006) 的系统。选择的物种代表了鮡亚科中 4 个不同亚类群中在栖息生境、地理分布、食性及下咽骨和下咽齿形态上具有差异的鱼类。

通过常规解剖方法, 将下咽骨和下咽齿一起从福尔马林固定的全鱼样本中取出, 然后剔除下咽骨和下咽齿上附着的黏液膜和肌肉, 用 1% 的 KOH 溶

表 1 研究中所用的标本及来源
Tab. 1 Specimens and their localities in the present study

物种 Species	拉丁名 Latin name	标本编号 Specimen Nos.	采集地 Locality
似刺鰟鮡	<i>Paracanthobrama guichenoti</i>	65XI067	江西九江 Jiujiang Jiangxi
似鲮	<i>Belligobio nummifer</i>	82VI2783	甘肃武都 Wudu Gansu
间鲮	<i>Hemibarbus medius</i>	75IV1091	广西崇左 Chongzuo Guangxi
大刺鲮	<i>Hemibarbus macracanthus</i>	83IV023	广西桂平 Guiping Guangxi
花刺鲮	<i>Hemibarbus umbrifer</i>	872083	贵州三都 Sandu Guizhou
长麦穗鱼	<i>Pseudorasbora elongata</i>	83IX2216	安徽石台 Shitai Anhui
细体鮡	<i>Gobio tenuicorpus</i>	89IX0248	吉林敦化 Dunhua Jilin
南方鮡	<i>Gobio meridionalis</i>	81VII1994	河南灵宝 Lingbao Henan
大头鮡	<i>Gobio macrocephalus</i>	645022	吉林晖春 Huichun Jilin
似鮡	<i>Pseudogobio vaillanti</i>	76IV1961	广西翁源 Wengyuan Guangxi
桂林似鮡	<i>Pseudogobio guilinensis</i>	80X1312	广西阳朔 Yangshuo Guangxi
银鮡	<i>Squalidus argentatus</i>	80VII1341	陕西紫阳 Ziyang Shanxi
兴凯银鮡	<i>Squalidus chankaensis</i>	89IX0139	黑龙江牡丹江 Mudanjiang Heilongjiang
点纹银鮡	<i>Squalidus wolterstorffi</i>	63VII123	安徽金寨 Jinzhai Anhui
暗斑银鮡	<i>Squalidus atromaculatus</i>	76IV7459	广东连平 Lianping Guangdong
湖南吻鮡	<i>Rhinogobio hunanensis</i>	8840437	湖南保靖 Baojing Hunan
圆筒吻鮡	<i>Rhinogobio cylindricus</i>	76VOII	湖北丹江口 Danjiangkou Hubei
铜鱼	<i>Coreius heterodon</i>	63IV0312	江西湖口 Hukou Jiangxi
圆口铜鱼	<i>Coreius guichenoti</i>	83X0413	江西上饶 Shangrao Jiangxi

(续下表)

(接上表)

物种 Species	拉丁名 Latin name	标本编号 Specimen Nos.	采集地 Locality
辽宁棒花鱼	<i>Abbottina liaoningensis</i>	8806038	辽宁太子河 Taizihe Liaoning
乐山小鰾鮡	<i>Microphysogobio kiatingensis</i>	79IV0302	四川乐山 Leshan Sichuan
福建小鰾鮡	<i>Microphysogobio fukiensis</i>	77V0017	浙江新安江 Xinanjiang Zhejiang
长体小鰾鮡	<i>Microphysogobio elongatus</i>	75IV2314	广西融安 Rongan Guangxi
洞庭小鰾鮡	<i>Microphysogobio tungtingensis</i>	82V2212	贵州铜仁 Tongren Guizhou
光唇蛇鮡	<i>Saurogobio gymnocheilus</i>	90X1021	安徽洛溪口 Luoxikou Anhui
湘江蛇鮡	<i>Saurogobio xiangjiangensis</i>	9205805	江西梓树 Zishu Jiangxi
细尾蛇鮡	<i>Saurogobio gracilicaudatus</i>	76V006	湖北丹江口 Danjiangkou Hubei
嘉陵江颌须鮡	<i>Gnathopogon herzensteini</i>	81VII14444	河南鲁山 Lushan Henan
短须颌须鮡	<i>Gnathopogon imberbis</i>	45543	四川合川 Hechuan Sichuan
东北颌须鮡	<i>Gnathopogon mantschuricus</i>	0579	黑龙江 Heilongjiang
济南颌须鮡	<i>Gnathopogon tsinanensis</i>	82VI0132	陕西西周 Xizhou Shanxi
图们江中鮡	<i>Mesogobio tumenensis</i>	81IV0156	吉林和龙 Helong Jilin
片唇鮡	<i>Platysmacheilus exiguus</i>	87V056	贵州凯里 Kaili Guizhou
胡鮡	<i>Huigobio chenhsienensis</i>	90V2003	江西婺源 Wuyuan Jiangxi
福建华鯪	<i>Sarcocheilichthys sinensis fukiensis</i>	74VI2529	福建建瓯 Jianou Fujian
江西鯪	<i>Sarcocheilichthys kiangsiensis</i>	90VI877	江西婺源 Wuyuan Jiangxi
异鰾鳅鮡	<i>Xenophysogobio boulengeri</i>	78IV0215	四川乐山 Leshan Sichuan
南方鳅鮡	<i>Gobiobotia (Gobiobotia) meridionalis</i>	87V947	贵州凯里 Kaili Guizhou
宜昌鳅鮡	<i>Gobiobotia (Gobiobotia) filifer</i>	62V0091	四川乐山 Leshan Sichuan

液清洗, 茜素红染色, 最后保存在纯甘油中待进一步观察。在双筒解剖镜下观察已制备好的下咽骨和下咽齿的形态特征, 并手工绘制特征图。

下咽骨中所用形态术语参考 Chu (1935), 下咽齿中所用形态术语参考 Nakajiam (1979, 2008), 下咽骨上所附着肌肉名称参考 Sibbing (1982)。

2 结 果

2.1 鮡亚科鱼类下咽骨的形态特点

2.1.1 下咽骨的形态及附着肌肉群的描述 鮡亚科鱼类下咽骨可以分为两个面: 有孔面和齿面。有孔面上有数目、深浅不一的孔、洞或腔(血管腔, blood vessel cavity)(图 1A); 有齿面与有孔面相对, 其上常着生有一行或多行下咽齿。

依据下咽骨在鱼体的位置可将其分为前端、后端、腹侧和背侧(图 1A)。下咽骨, 从前顶点到底部中段的垂直距离为下咽骨的高(L); 从有孔面腹向最外侧到背向最内侧的最短距离为下咽骨的宽(W)。下咽骨整个腹向区为下咽骨前臂, 从前臂

后端到整个向头背向弯曲区域为下咽骨的后臂。前臂与后臂所形成的角为前角, 后臂背向区与头向区所形成的角为后角。

下咽骨有齿面上附着有行使不同功能的肌肉, 主要有 7 块: 下弧共直肌(subarcualis rectus communis, SRC), 主要牵引下咽骨向前, 同时也略向腹侧移动; 咽骨匙骨内前肌(pharyngo-cleithralis internus anterior, PCIP), 主要牵引下咽骨向后腹侧移动, 这样能扩大下咽骨与前肠腔的容量; 咽骨匙骨外肌(pharyngo-cleithralis externus, PCE), 主要牵引下咽骨腹侧和外侧运动; 第五腹膈肌(transversus ventralis V, TV V), 主要使左右两边下咽骨向内侧收缩; 第五鳃弓提肌(levator arcus branchialis V, LAB V), 主要向背部提起下咽骨, 这样使下咽齿和碾磨垫相咬合; 咽骨上缩肌(retractor os pharyngeus superior, ROPS), 主要使下咽骨向后背部收缩, 同时协助主要缩肌(咽骨下缩肌, ROPI)的收缩运动, 从而促使咽齿与碾磨垫相咬合; 咽骨下缩肌(retractor os

pharyngeus inferior, ROPI), 主要使下咽骨向背后方和中部收缩, 它是下咽骨位置的主要调节肌, 连同 LAB V 和 ROPS 一起直接调控咽齿向后的咬合运动 (Sibbing, 1982)。在鮡亚科鱼类中, PCIP 在下咽骨有齿面上附着区域的形态差异极大。鮡亚鱼类不同肌肉在下咽骨有齿面上的附着区见图 1B。

2.1.2 鮡亚科鱼类下咽骨的主要类型和功能 依据下咽骨长与宽的比值范围以及 PCIP 附着区的形态, 鮡亚科鱼类下咽骨有不同的形态类型和功能 (图 2)。

粗壮型 下咽骨宽短, 长与宽的比值范围为 1.82~3.16, PCIP 附着区弱或无。这种类型下咽骨上附着的 ROPI 形态宽大, 而 PCIP 则比较窄小, 这种类型下咽骨的咬合力量强大, 切割力量弱小, 代表种类有铜鱼属和鯨属的鱼类。

中间型 下咽骨中等长短, 长与宽的比值范围为 3.26~4.50, PCIP 附着区窄条状。这表示该类型下咽骨上附着的 ROPI 和 PCIP 均为一般大小, 这种类型下咽骨具有一定的咬合力量, 也有一定的切

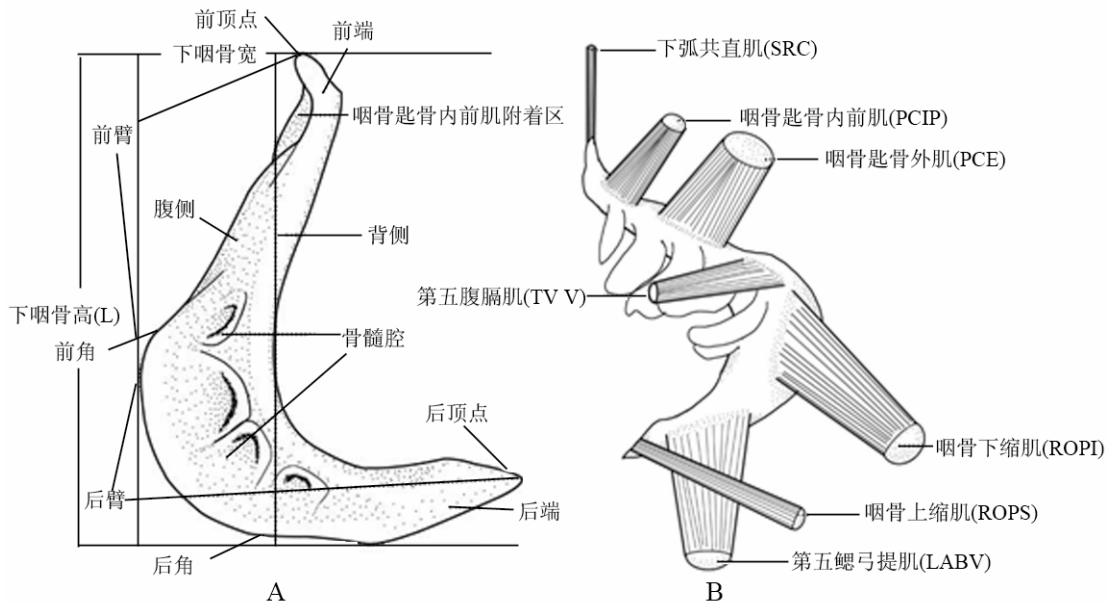


图 1 济南颌须鮡下咽骨

Fig. 1 Pharyngeal bon of *Gnathopogon tsinanensis*

A: 下咽骨左侧有孔面; B: 下咽骨左侧有齿面及其上附着的 7 种肌肉。

A: Left side pharyngeal bone in pitted surface; B: Left side pharyngeal bone in dentulous surface.

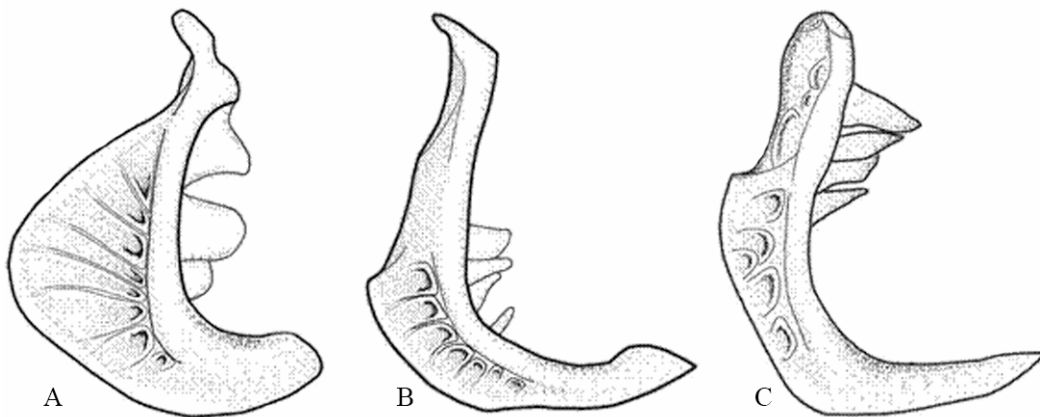


图 2 鮡亚科鱼类下咽骨的 3 种形态类型 (依据 L/W 比值和 PCIP 附着区形态)

Fig. 2 Based on L/W and the morphology, the pharyngeal bone can be divided into three types

A: 粗壮型 (铜鱼); B: 中间型 (兴凯银鮡); C: 狭长型 (桂林似鮡)。

A: wide (*Coreius heterodon*); B: intermediate (*Squalidus chankaensis*); C: narrow (*Pseudogobio guilinensis*).

割能力，代表种类有银鮡属、鲮属和鮡属的一些种类。

狭长型 下咽骨长而窄，长与宽的比值范围为 4.51~7.47，PCIP 附着区片状向下腹侧延伸。这表示该类型下咽骨上所附着的 ROPI 形态窄小，而 PCIP 则宽大，这种类型下咽骨虽然咬合力量有限，但切割力量强大，代表种类有鳊鮡属、胡鮡属和蛇鮡属的一些鱼类。

2.2 鮡亚科鱼类下咽齿的形态结构和功能

2.2.1 下咽齿的位置和功能 鮡亚科鱼类下咽骨有齿面上着生有 1~3 行下咽齿。参照 Nakajima

(2008) 的命名方法，从最内侧起分别称为 A 行、B 行和 C 行。其中 A 行为主行齿，B 行和 C 行为副行齿（图 3 A）。在鮡亚科鱼类中，主行齿有 4~5 枚不等，位于下咽骨有齿面的最内侧，是摄食功能的主要执行者；副行齿有 1~2 行不等，每行有 1~4 枚不等，位于主行齿外侧，是主行齿执行摄食功能的协助者。主行齿从前往后按顺序编号（图 3 B），如 A1 为主行齿最前面的第一枚齿，在摄食过程中其最先接触到食物，主要功能是对食物进行预处理，如破除食物的坚硬外壳或进行初步切割等；A2~A5 为主行齿随后的几枚齿，主要功能是对食

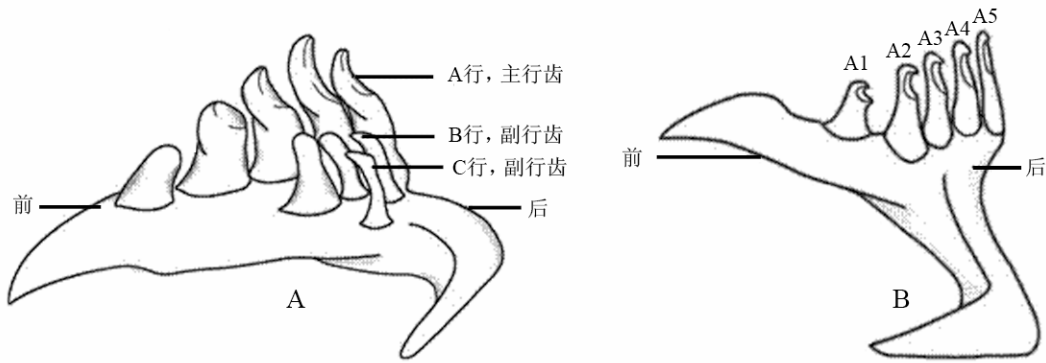


图 3 鮡亚科鱼类下咽齿主行齿和副行齿的排列（间鳊）(A) 和主行齿的命名（洞庭小鳊鮡）(B)
Fig. 3 (A) the arrangement of the major row teeth and the minor row teeth (*Hemibarbus medius*); (B) the name of main row (*Microphysogobio tungtingensis*)

物进一步的加工处理，如碾磨或切碎等。

2.2.2 下咽齿的形状和功能 鮡亚科鱼类主行齿形态多样，主要有 5 种不同的形态类型（图 4）。A) 圆锥型齿，齿圆锥形，一般较小，顶点尖，直立；B) 臼型齿，齿臼型，较粗壮，顶点钝；C) 粗

壮侧扁型，侧扁形，齿下部粗壮，顶端侧扁，顶点钝，向后弯曲成钩状；D) 侧扁型，齿侧扁，顶点钝，向后弯曲成钩状；E) 极扁侧扁型，齿极侧扁，顶点钝，向后弯曲成钩状。

不同形态的下咽齿在摄食过程中所行使的主

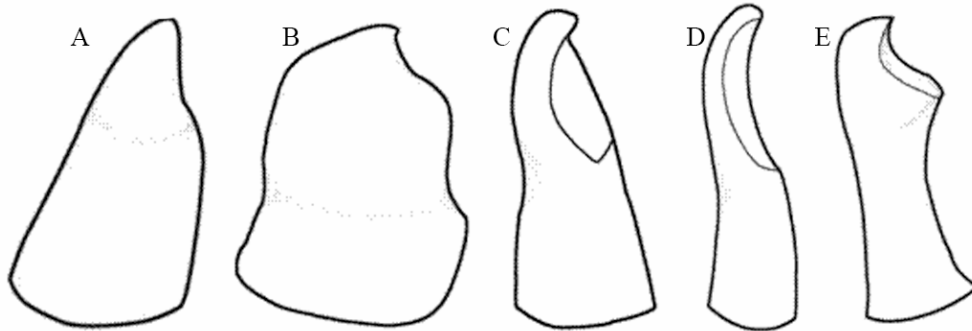


图 4 鮡亚科鱼类下咽齿的 5 种形态类型
Fig. 4 The five types of pharyngeal teeth

A: 圆锥型; B: 臼齿型; C: 粗壮侧扁型; D: 侧扁型; E: 极扁侧扁型。
A: conical; B: molar; C: coarsely compressed; D: compressed; E: extremely compressed.

要功能是不一样的。对不同鱼类下咽齿的形态和食性类型进行分析发现，圆锥型齿主要出现在以鱼、

虾等为食的鱼类中，因此其功能可能为刺破食物；臼型齿主要出现在以蚌、蚬等软体动物为食的鱼类

中, 其功能可能是碾磨食物; 极侧扁型齿则出现在以水生植物为食的鱼类中, 其功能可能为切割食物 (Matthes, 1963; Sibbing, 1982; Eastman, 1997)。

因此, 在鮡亚科鱼类下咽齿中圆锥型齿、臼型齿和极侧扁型齿的功能也应该分别为刺破食物表皮结构, 碾磨食物坚硬的外壳和切割食物。另外, 粗壮侧扁型齿和侧扁型齿分别出现于鮡亚科中杂食性偏动物食物和杂食性偏植物食性的类群中, 因此推测粗壮侧扁型齿可能有相对较强的碾磨力量和一定的切割力量, 而侧扁型齿则有相对较强的切割力量和一定的碾磨力量。

2.2.3 下咽齿的组合和功能 鮡亚科鱼类下咽齿行数也有很大差异, 有 1~3 行不等。下咽齿的行数也是鲤科鱼类的一个重要分类性状 (Chu, 1935; Cao et al, 1981; Hosoya, 1986)。依据下咽齿的行数, 鮡亚科鱼类下咽齿有 3 种类型。

单行齿: 仅存 1 行主行齿, 代表种类有鳊鮡属、蛇鮡属、似鮡属、铜鱼属和麦穗鱼属的鱼类;

两行齿: 主行齿 1 行, 副行齿 1 行, 代表种类有鳊鮡属、银鮡属、鮡属、吻鮡属和颌须鮡属的鱼类。

多行齿: 主行齿 1 行, 副行齿 2 行, 且附行齿都非常弱小, 仅鳊属鱼类属于此类型。

在鮡亚科鱼类中, 一般情况下主行齿发达, 行使主要功能。主行齿共有单侧扁型、混合型 and 单一臼齿型 3 种类型 (图 5)。

单侧扁型主行齿: 所有主行齿均为极扁侧扁型, 这种组合类型的主行齿能够提供较为强大的切割力量, 代表种类有鳊鮡属和蛇鮡属的大多数种类。

混合型主行齿: 主行齿由不同形态的下咽齿组

合而成, 有些种类为圆锥型和侧扁型相组合, 也有臼齿型和侧扁型相组合, 该类型下咽齿组合能够同时提供一定强度的咬合和切割力量。代表种类有鳊属、银鮡属和鳊鮡属的种类。

单一臼齿型主行齿: 所有主行齿均为臼形齿, 该类型下咽齿的组合能够提供更为强大的咬合力, 代表种类有圆口铜鱼和蛇鮡。

2.3 鮡亚科下咽骨和下咽齿的配合及差异

虽然下咽骨和下咽齿有各自不同的形态特征和功能, 但在摄食过程中下咽骨和下咽齿间是相互协作的, 不同形态的下咽骨和下咽齿间相互配合, 共同处理不同类型的食物 (Vincent & Sibbing, 1992)。依据下咽骨的类型及下咽齿的着生情况, 鮡亚科鱼类下咽骨和下咽齿有不同的组合形式及功能。

粗壮型下咽骨有较强的咬合力, 该类型的下咽骨上可能着生臼齿型下咽齿, 共同加强咬合作用, 如铜鱼和圆口铜鱼等。也有的粗壮下咽骨上着生粗壮的侧扁型下咽齿, 行使咬合和切割的功能, 如似刺鳊鮡和福建华鳊等。

狭长型下咽骨常表示有较强的切割功能, 该类型的下咽骨上可以着生极扁侧扁型下咽齿, 共同加强切割作用, 如胡鮡和小鳊鮡等。也有狭长下咽骨上着生臼齿和粗壮侧扁型下咽齿, 行使切割和咬合的双重功能, 如图们江中鮡和异鳊鮡等。

中等长短下咽骨则表明同时具备一定强度的咬合和切割的力量, 该类型的下咽骨上可以着生臼齿型下咽齿, 加强其咬合方面的力量, 如湖南吻鮡和银鮡等。也有中等长短的下咽骨上着生极扁侧扁型下咽齿, 加强其切割方面的力量, 如桂林似鮡和蛇鮡等, 这种类型的组合占鮡亚科鱼类的大多数。

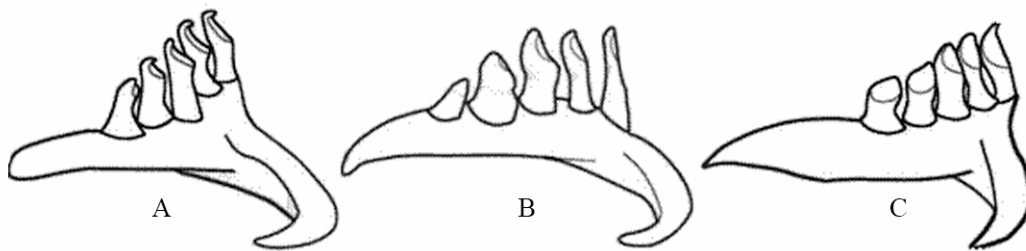


图 5 鮡亚科鱼类下咽齿 3 种不同的组合类型

Fig. 5 The three types combination of pharyngeal teeth

A: 单侧扁型 (细尾蛇鮡); B: 混合型 (济南颌须鮡); C: 单一臼齿型 (光唇蛇鮡)。

A: single compressed (*Saurogobio gracilicaudatus*); B: mixed (*Gnathopogon tsinanensis*); C: single molar (*Saurogobio gymnocheilus*).

3 讨 论

3.1 下咽骨和下咽齿在鮡亚科鱼类摄食过程中的功能和作用

鮡亚科鱼类有多种食性, 参照 Li (2001) 对食性的划分方法, 鮡亚科鱼类可以分为以鱼虾和软体动物为主的动物食性 (铜鱼和圆口铜鱼等), 以水生昆虫和植物碎屑为主的杂食性 (颌须鮡属和银鮡属的鱼类) 和以腐屑、藻类和植物碎片等为主的植物食性 (似鮡、胡鮡和小鰾鮡等) (Yang & Xie, 2005; Ding et al., 1994; FLHI, 1976)。

同其他鲤科鱼类一样, 作为重要摄食器官一部分的下咽骨和下咽齿在鮡亚科鱼类咀嚼运动中的过程也可以分为 3 个明显不同的阶段 (Sibbing 1982, 1988; Vincent & Sibbing, 1992; Lammens, 1985)。

(1) 初始阶段 此阶段下咽骨、下咽齿和碾磨垫相互远离, 这样可以使下咽齿和碾磨垫间的空间增加到最大, 可以使食物进入恰当的咀嚼位置。

(2) 执行阶段 此阶段下咽骨、下咽齿和碾磨垫相互接近, 从而形成一个“咽齿—食物—碾磨垫的整合体 (tooth-food-chewing pad complex)”, 这样能够对食物产生一个高强度的挤压力量。当齿面和碾磨垫处于相互垂直状态时, 该整合体就能够发挥高效的咬合力量; 当齿面和碾磨垫处于相互平行状态时, 该整合体就能发挥高效的切割力量。

(3) 结束阶段 此时“咽齿—食物—碾磨垫的整合体”间的连接关系被打破。下咽骨、下咽齿和碾磨垫处于相互远离, 此时下咽骨和下咽齿移向一个调整的位置, 为下一个运动摄食过程做准备。

3.2 鮡亚科鱼类下咽骨和下咽齿的形态差异及其功能适应

澄清动物摄食器官形态与功能的适应关系是理解其形态和功能适应的关键 (Skulason & Smith, 1995)。本研究显示, 鮡亚科下咽骨和下咽齿的形态差异能高效的处理多种不同类型的食物。

首先, 对于下咽骨而言, 一般说来, 粗壮型下咽骨上附着的 ROPI 形态宽大, 因而具备强大咬合力量, 它适合处理具有坚硬外壳的食物; 中间型下咽骨上附着的 ROPI 和 PCIP 均为一般大小, 能同时具备一定强度的咬合和切割力量。它适合处理类型复杂的食物; 狭长型下咽骨上 PCIP 附着区片状向下腹侧延伸, 其形态宽大, 从而具备强大的切割力量, 它适合处理较柔软或纤维含量高的食物。

其次, 对于不同形态类型的下咽齿, 圆锥型齿和白形齿能够提供强大的穿刺和咬合的力量, 它能高效地将食物的坚硬外壳刺破和咬碎; 粗壮侧扁型下咽齿和侧扁型下咽齿, 它们也同时具备一定的咬合和切割能力, 从而适合处理类型复杂的食物; 极侧扁形下咽齿具有强大的切割力量, 它能高效地将柔软或纤维成分高的食物切割成细小的片断。

我们的观察结果还表明, 鮡亚科下咽骨和下咽齿存在多种不同的形态组合类型。下咽骨和下咽齿的不同组合类型是与不同的生态功能和食性相适应的。其中最基本的组合形式是中间型下咽骨上着生粗壮侧扁型下咽齿, 这种组合类型同时具备一定强度的咬合和切割力量, 它能适应复杂多变的生活环境和食物类型, 为杂食性鱼类所拥有。在鮡亚科中常见于一些较原始的类群 (Yue et al., 1998)。在所观察的鮡亚科 19 个属中, 有 11 个属为该组合类型, 包括麦穗鱼属、鮡鲫属、颌须鮡属、吻鮡属、鮡属、鳅鲃属、似鮡属、银鮡属、棒花鱼属、鲮属、似骨鲮属和大多数蛇鮡属的鱼类。除基本组合类型外, 下咽骨和下咽齿组合还表现出两种不同的特化类型, 一种为粗壮型下咽骨上着生白形齿, 这种特化类型具备强大的咬合力量, 它能适应摄食大型底栖软体动物的生活习性, 为以幼蛙和螺蛳等为食的动物食性鱼类所拥有, 常见于铜鱼属、鯨属和似刺鳊鮡属的鱼类中; 另一种特化组合形式是狭长型下咽骨上着生极扁侧扁型下咽齿, 这种组合类型具备强大的切割力量, 它能适应摄食柔软或纤维含量较高的食物, 为以水生昆虫、藻类和有机碎屑等为食的植食性鱼类所拥有, 常见于中鮡属、异鰾鳅属、片唇鮡属、胡鮡属和小鰾鮡属的鱼类中。Ding (1994) 和 FLHI (1976) 对鮡亚科鱼类的食性有较详细的描述, 本文划分的不同下咽骨、下咽齿类型及其功能适应与这些食性的描述是相一致的。

另外, 本研究中还发现一个非常有趣的现象, 虽然鮡亚科下咽骨和下咽齿间存在多种理论上的组合形式, 但在现实类群中有一些组合类型并未发现, 如粗壮型下咽骨上就没有着生极扁侧扁形下咽齿, 同样, 狭长型下咽骨上也没有着生白形齿, 表明下咽骨和下咽齿的组合并不是随机发生的。

总之, 鮡亚科鱼类下咽骨和下咽齿有多种形态组合形式, 这为鮡亚科鱼类摄食不同类型的食物, 充分利用不同的生境资源在摄食器官多样性方面提供保证。

参考文献:

- Cao WX, Chen YY, Wu YF, Zhu SQ. 1981. Origin and evolution of Schizothoracine fishes in relation to the upheaval of the Qinghai-Xizang Plateau. [M]// The comprehensive scientific expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, CAS, ed. Studies on the Period, Amplitude and Type of the Uplift of the Qinghai-Xizang Plateau Beijing: Science Press, 118-130. [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. 中国科学院青藏高原综合科学考察队编. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 118-130.]
- Chen XY. 1986. On the pharyngeal bones and teeth of Leuciscinae fishes (Cyprinidae) [J]. *Zool Res*, 7(2): 191-196. [陈星玉. 1986. 雅罗鱼亚科咽骨及咽齿的研究. 动物学研究, 7(2): 191-196.]
- Chen XY. 1987. Studies on the phylogenetic relationship of Chinese leuciscine fishes (Pisces: Cypriniformes) [J]. *Acta Zootax Sin*, 12(4): 427-438. [陈星玉. 1987. 中国雅罗鱼亚科的骨骼系统发育及其分类学意义 (鲤形目: 鲤科). 动物分类学报, 12(4): 427-438.]
- Chu YT. 1935. Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution [D]. Biol Bull St John's Univ Shanghai, 1-225.
- Ding RH. 1994. Gobioninae. [A]. In: Ding RH. The Fishes of Sichuan [M]. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science and Technology, 242-299. [丁瑞华. 1994. 鮡亚科. 见: 丁瑞华. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社. 242-299]
- Eastman JT. 1970. The pharyngeal bones and teeth of Minnesota cyprinid and catostomid fishes: functional morphology, variation and taxonomic significance [D]. Ph.D. thesis, University of Minnesota.
- Eastman JT. 1971. The pharyngeal bone musculature of the carp, *Cyprinus carpio* [J]. *J Morph*, 134: 131-140.
- Eastman JT. 1977. The pharyngeal bones and teeth of catostomid fishes [J]. *Am Midl Nat*, 97: 68-88.
- Fish Laboratory of Hydrobiological Institute in Hubei Province (FLHI). 1976. Fishes in the Yangtze River [M]. BeiJing: Sciences Press. [湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 1976. 长江鱼类. 北京: 科学出版社.]
- Forsman A. 1991. Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. populations [J]. *Biol J Linn Soc*, 43: 281-296.
- Hosoya K. 1986. Interrelationships of the Gobioninae (Cyprinidae) [C]//Indo-Pacific Fish Biology: Proceeding of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. Tokyo: Ichthyological Society of Japan, 484-501.
- Howes GJ. 1991. Systematics and Biogeography: An Overview [M]// Winfield, I. J. & Nelson, J. S., eds. Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and Exploitation. London: Chapman & Hall, 1-33.
- Hulsey CD. 2006. Function of a key morphological innovation: fusion of the cichlid pharyngeal jaw [J]. *Proc R Soc Lond B*, 273: 669-675.
- Lammens EHRR. 1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream *Abramis brama* [J]. *Environ Biol Fish*, 13: 288-296.
- Li MD. 2001. Fish Ecology. 2nd ed. [M]. Tianjin: Department of Biology of Nankai University. [李明德. 2001. 鱼类生态学 (第二版). 天津: 南开大学生物系.]
- Liem KF, Sanderson SL. 1986. The pharyngeal jaw apparatus of labrid fishes: A functional morphological perspective [J]. *J Morph*, 187: 143-158.
- Luo YL, Yue PQ, Chen YY. 1977. Gobioninae. [A]. In: Wu XW. The Crprinoid Fishes of China (II) [M]. Shanghai: People's Press, 439-537 [罗云林, 乐佩琦, 陈宜瑜. 1977. 见: 伍献文. 中国鲤科鱼类志 (下卷). 上海: 上海人民出版社, 439-537.]
- Matthes M. 1963. A comparative study of the feeding mechanisms of some African Cyprinidae (Pisces, Cyprinidae) [J]. *Büdr Bierkunde*, 33: 3-35.
- Miranda R, Escala MC. 2005. Morphometrical comparison of cleithra, opercular and pharyngeal bones of autochthonous Leuciscinae (Cyprinidae) of Spain [J]. *Folia Zool*, 54(1-2): 173-188.
- Nakajima T, Nakajima M, Yamazaki T. 2008. Evidence for fish cultivation during the Yayoi Period in Western Japan [J]. *Int J Osteoarchaeol*, 11: 232-246.
- Nakajima T, Sugito M, Nakahara M, Ozaki M. 1981. An analysis on the pattern of tooth replacement in the cyprinid fish, *Rhodeus ocellatus* [J]. *Jpn J Oral Biol*, 23: 893-895.
- Nakajima T, Yoshida H, Sone B, Hotta Y. 1983. Replacement pattern of the pharyngeal teeth in cyprinid fish, *Tribolodon hakonensis* [J]. *Jpn J Oral Biol*, 25: 801-803.
- Nakajima T. 1979. The development and replacement pattern of the pharyngeal dentition in the Japanese cyprinid fish, *Gnathopogon coeruleus* [J]. *Copeia*, 22-28.
- Sibbing FA. 1976. Pharyngeal mastication in *Cyprinus carpio* (L.) [J]. *Rev Trav Inst Peches Marit*, 40: 744-745.
- Sibbing FA. 1982. Pharyngeal mastication and food transport in the carp (*Cyprinus carpio* L.): a cineradiographic and electromyographic study [J]. *J Morph*, 172: 223-258.
- Sibbing FA. 1988. Specializations and limitations in the utilization of food resources by the carp, *Cyprinus carpio*: a study of oral food processing [J]. *Environ Biol Fish*, 22: 161-178.
- Skulason S, Smith TB. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates [J]. *Trends Ecol Evol*, 10: 366-370.
- Vincent JFV, Sibbing FA. 1992. How the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) chooses and chews its food: some clues [J]. *J Zool London*, 226: 435-444.
- Warheit KI, Forman JD, Losos JB, Miles DB. 1999. Morphological diversification and adaptive radiation: a comparison of two diverse lizard clades [J]. *Evolution*, 53: 1226-1234.
- Wu XW et al. 1977. The Crprinoid Fishes of China (II) [M]. Shanghai: People's Press. [伍献文等. 1977. 中国鲤科鱼类志 (下卷). 上海: 上海人民出版社.]
- Wu XW, Chen YY, Chen XL, Chen JX. 1981. Families division of the Cyprinidei and their systematic relationships [J]. *Sci Sin*, 3: 369-376. [伍献文, 陈宜瑜, 陈湘彝, 陈景星. 1981. 鲤亚目鱼类分科的系统科问系统发育的相互关系. 中国科学, 3: 369-376.]
- Yang JQ, He SP, Freyhof J, Witte K, Liu HZ. 2006. The Phylogenetic mitochondrial cytochrome *b* gene sequences [J]. *Hydrobiologia*, 553: 255-266.
- Yang SX, Xie XM. 2005. Biological Characteristics of *Coreius heterodon* (Bleeker) and Its Potential as an Aquaculture Species [J]. *Reserv Fish*, 25(4): 33-34. [杨四秀, 谢新民. 2005. 铜鱼的生物学特性及养殖前景分析. 水利渔业, 25(4): 33-34.]
- Yue PQ. 1998. Gobioninae. [A]. In: Chen YY. Fauna Sinica. Osteichthyes. Cypriniformes II [M]. Beijing: Sciences Press, 232-378. [乐佩琦. 1998. 鮡亚科. 见: 陈宜瑜. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目 (中卷). 北京: 科学出版社, 232-378]
- Zhou JJ. 1990. The cyprinidae fossils from middle miocene of shanwang basin [J]. *Vert Palasiat*, 28(2): 95-127. [周家健. 1990. 山东山旺中新世鲤科化石. 古脊椎动物学报, 28(2): 95-127.]
- Zhou W. 1989. Phylogeny of the subfamily cyprininae (Pisces: Cyprinidae) [J]. *Acta Zootax Sin*, 14(2): 247-256.