

鱼类的演化和分类

陈兼善 著



广东科技出版社

59.1912

54

3:

中国科学院南海海洋研究所编辑

鱼类的演化和分类

陈兼善 著

广东科技出版社

编者的话

陈兼善教授，早于二十年代至四十年代初曾在中山大学、广东勸勤大学等任教，后又任台湾博物馆馆长、台湾大学和台中东海大学教授，积六十余年生物教学和鱼类研究的经验，治学严谨，著述甚多。晚年退休侨居美国，怀念故乡，热爱祖国，虽年逾八十，仍要求回国讲学。

中国科学院聘请陈兼善教授任中国科学院南海海洋研究所名誉研究教授。陈教授于一九八一年三月回国讲学，三至八月间在南海海洋研究所主讲《鱼类的演化和分类》，并写出了讲义。这份讲义总结了他数十年研究所得的见解和经验。陈教授又将讲义进一步整理成专著（他的儿子陈驱协助整理文稿）交我所编辑出版。

本书由我所陈史坚、黎绍楨、李焕珊、陈映霞负责编辑，麦世株、陈素华负责插图。

本书对生物学、水产学和海洋生物学等工作具有参考价值。

中国科学院南海海洋研究所

目 录

第 一 章	何谓鱼类·····	(1)
第 二 章	从亚里士多德到林奈·····	(9)
第 三 章	从林奈到达尔文·····	(16)
第 四 章	达尔文的演化论与鱼类分类系统的 改进(1940年以前)(上)·····	(29)
第 五 章	达尔文的演化论与鱼类分类系统的 改进(1940年以前)(下)·····	(43)
第 六 章	本世纪鱼类分类系统的改进(1940年 以后)·····	(59)
第 七 章	文昌鱼与脊椎动物的演化·····	(83)
第 八 章	圆口类(无颌类)的演化与分类·····	(96)
第 九 章	盾皮纲的演化——无颌类与颌口类 的桥梁·····	(114)
第 十 章	软骨鱼纲的演化与分类·····	(125)
第 十 一 章	硬骨鱼纲的演化与分类·····	(145)
第 十 二 章	总鳍鱼类的体制与分类·····	(167)
第 十 三 章	条鳍鱼类的体制与分类·····	(180)
第 十 四 章	真骨鱼类的分类与演化(真骨鱼 下纲的分类史)·····	(195)
索 引	·····	(220)

第一章 何谓鱼类

一、文字的解释

“鱼类”一词内容非常含混，西文所谓Fish, Poisson, Pisces, 几乎是水生动物的总称，所以有 Starfish, Jellyfish, Crayfish 等名词。我国篆文所谓𩺰，比诸西文，其内容较为狭隘，可以说水生动物中，必须外形似鱼，才能名之为“鱼”。但后人亦有以“鱼”作为“鱼形的”成为形容词者，如鱼符（古时用虎符，汉时改为鱼符）、鱼鼓（乐器之一种，如诗：“来时野寺无鱼鼓”）；亦有与其他动物连用而另有含义的，如鱼雁（谓书札也，如诗：“鱼雁沉沉信不通”）；或鱼以外之动物名之为鱼者，如哺乳类之鲸、爬虫类之鳄、两生类之鲵、软体动物之鱿鱼、柔鱼或章鱼，唯贝、螺、虾、蟹等水生而非鱼形者则排斥在鱼类以外。

至于我们动物学上所谓鱼类，却是脊椎动物中两大类之一。这两大类就是 Pisces（鱼类）和 Tetrapoda（四足类）二亚门。就大体言，前者占有水域，后者分布陆面，前者种类之多超过后者。

如其把脊椎动物门扩充为脊索动物（Chordata）（赫凯尔 E.H. Haeckel 将脊椎、脊索分列为二门），则可分为尾索（Urochordata）、头索（Cephalochordata）与脊椎三亚门（其中前二亚门可称为无头动物 Acraniata，而脊椎动物可称为有头动物 Craniata）。如此排列后，前辈鱼类学者如乔丹（D.S. Jordan）在“A Classification of Fishes”（1928），贝尔格（L.S. Berg）

在“Classification of Fishes both recent and fossil”(1940)都是如此安排的。但是本文要从系统的演进、个体的发生来叙述鱼类的分类，自不能局限于此。

乔丹的鱼类分类法(1923)包含六纲如下：

- Class 1. Leptocardii 狭心纲
- Class 2. Marsipobranchii 囊鳃纲
- Class 3. Ostracophori* (Ostracodermi*) 甲冑纲, 介皮纲
- Class 4. Arthrodira* 节颈纲
- Class 5. Elasmobranchii 板鳃纲
- Class 6. Pisces 鱼纲

贝尔格的鱼类分类法(1955)包含十二纲如下：

- Subphylum Acrania 无头亚门
 - Class I. Amphioxi 文昌鱼纲
- Subphylum Craniata 有头亚门
 - Superclass Agnatha 无颌首纲
 - Class II. Cephalaspides* 头甲鱼纲
 - Class III. Petromyzones 八目鳗纲
 - Class IV. Pteraspides* 鳍甲鱼纲
 - Class V. Myxini 盲鳗纲
 - Superclass Gnathostomata 有颌首纲
 - Class VI. Pterichthyes* 披甲鱼纲
 - Class VII. Coccostei* 节颈鱼纲
 - Class VIII. Acanthodii* 棘鱼纲
 - Class IX. Elasmobranchii 板鳃纲
 - Class X. Holocephali 全头纲
 - Class XI. Dipnoi 肺鱼纲
 - Class XII. Teleostomi 真口鱼纲

* 指见于化石, 下同。

二、鱼类的分类系统

近半个世纪以来，鱼类的分类系统已从脊椎动物扩充到脊索动物，如奥尔（R. T. Orr, 1966）在“Vertebrate Biology”所叙如下：

- Phylum Chordata (应该加入Urochordata) 脊索动物门
 - Subphylum Cephalochorda (= Amphioxii) 头索动物亚门
 - Subphylum Vertebrata 脊椎动物亚门
 - Superclass Agnatha 无颌首纲
 - Class Ostracodermi* 介皮纲
 - Class Cyclostomata 圆口纲
 - Superclass Gnathostomata 颌口首纲
 - Class Placodermi • 盾皮纲
 - Class Chondrichthyes 软骨鱼纲
 - Class Osteichthyes 硬骨鱼纲

全世界鱼类约二万余种，超过其它脊椎动物（包括现生的和化石的）的总和。

三、鱼类的主要特征

对于内容如此庞杂的鱼类，其主要特征，从简单的文昌鱼，以至复杂的鲈鱼，殊难有一明确的叙述可以适用而无窒难。下述各点是从原始型鱼类入手，纵然有若干例外，大体上是没有问题的。

1. 具有分节制 (Metamerism)，两侧对称 (Bilateral symmetry) 而纺锤形之体躯。

2. 体分躯干与尾两部分。躯干前方除无头类外，概有一头部，为神经中枢、主要感觉器官、消化管开口及其附属构造集中之部分。

3. 体面被有表皮 (Epidermis) 与真皮 (Dermis) 合成之皮肤 (Cutis) (文昌鱼只有单层细胞层)。表皮为外胚层性，真皮为中胚

层性。文昌鱼皮面裸出，一般被鳞。

4. 支持体躯之原始性构造之脊索(Notochord)，或终生具有，或仅见于幼生时期，成长后以脊柱代替之。

5. 体躯之运动概以体侧肌节(Myomeres)之交互收缩在水中活泼游泳。文昌鱼之运动以穴居之洞口颤动为限，亦可偶然出洞游泳。高等种类概有奇鳍(Median fin)、偶鳍(Paired fin)以支持其体躯之活动。

6. 消化管在脊索下方，由口经肠管终于躯干与尾交界处之肛门。肠管前部所谓咽头部分，两侧有鳃裂(Gill slits)，为滤食(Filtration)或滤食与呼吸(Respiration)之器官。

文昌鱼虽有鳃裂，但呼吸以皮肤为主。进入咽头之海水，从鳃裂逸出，由于鳃条上有丰富之血管，也完成部分呼吸作用。

圆口类(包括八目鳗、盲鳗等)有鳃囊6—14对，位于咽头侧壁，专任呼吸。

7. 脊索之上方有管状神经索(Nerve cord)，其前端在原始种类略形扩大为脑泡(Cerebral vesicle)，高等种类则加厚分化而成为脑(Brain)。

8. 循环系统为闭锁型(Closed system)，由心脏与动静脉微血管所合成。文昌鱼具有原始型循环系统，无心脏，而其腹大动脉(Ventral aorta)的活动作用符合于心脏。血液除文昌鱼外概含血色素。

9. 排泄系统在文昌鱼以外胚层之肾管(以沟细胞Solenocyte为主)，在脊椎动物则为中胚层性之肾节(Nephrotomes)，二者之发生与构造迥然有别，但其排泄机能则完全一致。

10. 生殖方式概为有性生殖，雌雄异体(除少数例外)。文昌鱼有生殖腺(外形上与睾丸、卵巢无大差别)25对，卵成熟后，排于周围水中(由围鳃腔孔Atriopore排出)。脊椎动物生殖腺概仅一对，生殖物除少数例外，均有输通道至泄殖腔或肛区附近。

四、鱼类的演化与分类

要叙述一部内容如此复杂的鱼类分类的发展史，必须从了解鱼类演化的历史入手，要懂得鱼类如何演化，必须有多方面的知识，例如解剖学(Anatomy)、古生物学(Paleontology)、生理学(Physiology)、生物化学(Biochemistry)、生物地理学与生态学(Biogeography and Ecology)、发生学与遗传学(Embryology and Hereditism)。这多方面的知识(也不妨说整个动物学的知识)都是鱼类演化史的依据，如缺少其中某一部分，就对于鱼类演化的认识不够，只知一鳞半爪，结果无法窥见其全貌。

其中古生物学与生物地理学，主要在于探索鱼类的系统演化史(Phylogeny, 见图1), 发生学和遗传学主要在于探索鱼类的个体发生史(Ontogeny)。二者互相参证，不可偏废。所惜者学问之道，非一蹴而就。古人笼统所称的鱼类，何以到现在分为不同的六纲(也许是十多纲，如无颌类有的学者就主张分为六纲)? 六纲之中每一纲的分类系统(例如由纲分为亚纲、下纲、首目、目、亚目、首科、科、亚科……)，如何会有不同的意见，最后却又渐趋一致? 而各纲、各目、各科……之间，又存在何种亲缘关系? 这些都是值得探讨的。

一部鱼类分类学，是一点一滴累积起来没有止境的。从希腊时代^①到林奈(C. Linnaeus, 1707—1778)，可以说是草昧初开的时期。在这个时期只有一些拉杂的记载，却少一根线把它贯穿起来。接着是从林奈到达尔文(C. R. Darwin, 1809—1882)。林奈是相信特别创造的，但他对于种(Species)的鉴别、命名法与分类系统的建立，使当时学者掀起采集生物、并为之分门别类的一阵狂热，同时他还特别强调分类学必须符合于生物界的自然系统，所以在另一方面又刺激解剖学和形态学的发展。

^①希腊时代的亚里士多德(Aristotle, 公元前384—322)被称为“圣哲”，他当时的成就是永远值得景仰的。

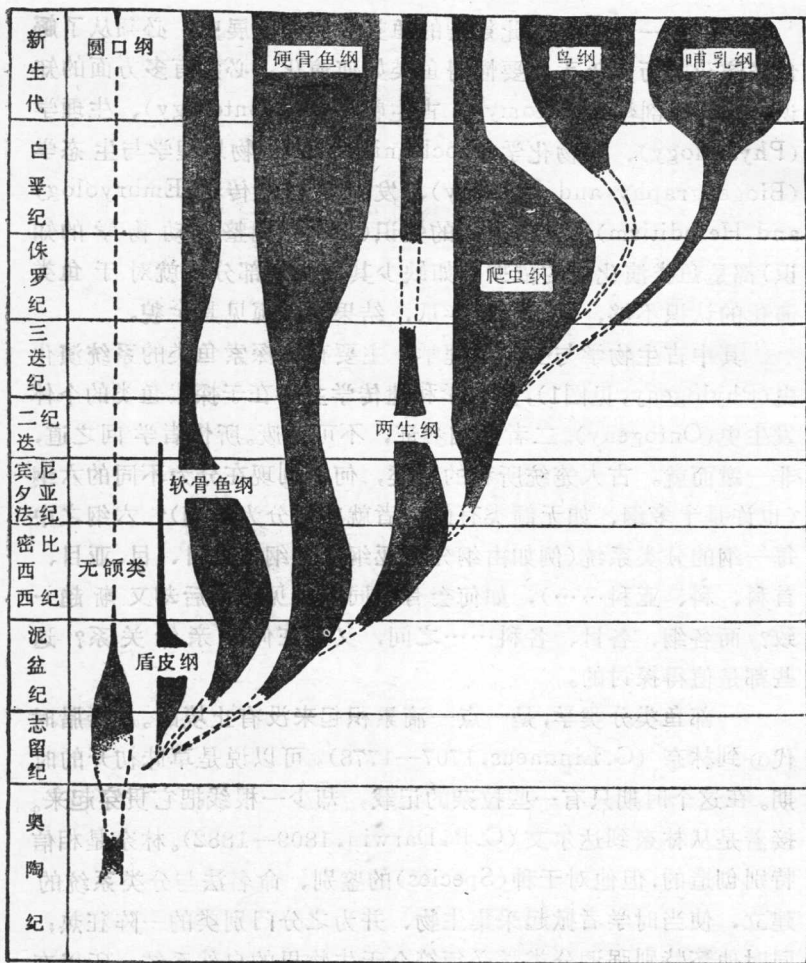


图1 脊椎动物各纲在地质时代之演化史 (据Romer)

踏入十九世纪，特别创造论的信念，由动摇而终被摒弃。

十九世纪后半叶。达尔文以天演论为骨干的演化论风靡一时，于是不仅分类学幡然改观，生物学中其它分科也都受了洗礼而面目一新。赫凯尔把脊椎动物和脊索动物分列为二的建议，是极大的改革。

除分类之外，形态学方面受演化论的影响最大。动植物身体上任何微细的构造，譬如说一根毛和一片鳞，一块耳小骨和一个鳃弧的关系，都要搜索它的根源，所以达尔文以后的动物学，就从记载性蜕变为理论性的科学。演化论在达尔文所了解的论据，不外生物的繁殖率超过它生存所必须的条件，结果造成族众过剩(Over population)。为了争取生存，结果优胜劣败，是为自然淘汰。淘汰的结果，存在于异种或同种间，甚至于同一对亲体的子息间，造成所谓先天的变异或后天的变形。累积的结果就产生新种，所以达尔文以后又显然可以划分为两个时期，即(1)孟德尔(G. J. Mendel, 1822—1884)的遗传律的重大发现(1900)，是探讨生物种族发生史(Phylogenesis)的时期，与(2)我们这一个世纪是探讨生物个体发生史(Ontogenesis)的时期。

集合个体而为种，种是个抽象的概念，经常随空间和时间而演变，所以我们要追溯一部类动物的种族发生史，必须从它最原始的老祖宗起，并根据多方面的有关资料，编写成一个系统树，亦即谱系图(Genealogical tree)。可是每一位学者的构想，可能各有千秋，无法获得定案。尤其是鱼类，它生活在与人类生活环境完全不同的水域中，有好多场所，人类踪迹从未到过，因此往往不辨雌雄老幼。原以为八千万年前早已灭亡的矛尾鱼(Latimeria)，却于四十多年前(1938)在非洲东岸出现，这就是一个很好的例子。

研究鱼类系统发生史，会遇到许多不能克服的困难。因此，随着生物学的发展，鱼类分类学的研究不能不侧重于个体发生史，由个体集合而成的种族，自然有许多问题可以迎刃而解。

种有单型种(Monotypic species)(种内族众具有单纯的特征

者)、多型种(Polytypic species)(一种内可以分为若干亚种者)与同型种(Sibling species)(外形上一致之种,而包含有遗传上、生理上、生态上与行为上歧异之异种者)之分。种的含义即如此混淆,则种以上的分类阶级,如科、目等,学者虽认为自然演进的一分支,其范围内容,自更有随时被修正的可能。所以从前学者所采用之分类标准(如鳞片、鳍条等),必须重新估价,分别采用。例如腹鳍之存在与否,在若干部类可认为科与科之间的区分标准,但在某部类仅为个体间的变异而已。

所以我们这一个世纪的鱼类分类学,必须从解剖、生化、遗传、行为、生理、地理分布、古生物学、细胞学等各科资料,广征博引,作为探索系统演化的基础。

第二章 从亚里士多德到林奈

动物学奠基于希腊先哲亚里士多德，鱼类学亦肇始于亚氏。亚氏对鱼类之主要特征有相当丰富之知识，他知道鱼类及种种水生动物的区别，鲸鱼有肺和乳房，就被摒除于鱼类之外。他说真正的鱼类是有鳃、有鳍、有鳞的水生动物。鱼鳍多数有四枚，但体躯延长之鳗鱼只有二枚，而海鳝(*Muraena*)则完全无鳍，皮肤粗杂，鳐类(鳐)(Rays)体躯平扁，游泳时全身摆动，具鳃盖，但其它软骨鱼类无之。鱼类多被鳞片，有时被光滑或粗糙之皮肤，而概无羽毛或毛发，舌坚硬，有齿；有时齿多而结合，若无齿状。眼无眼睑，耳鼻均缺如，但有一鼻窝。嗅觉、味觉及听觉却均具有。概有血液。凡有鳞之鱼均系卵生，软骨鱼类除蝠鲼(Sea devil)外，概为胎生，均具心脏、肝脏及胆囊，而无膀胱。肠管之构造有种种，鲻鱼(Mullet)有如鸟类之肉质胃，此外概无膨大之胃部。相当于胃部附近有幽门盲囊(Pyloric coeca)，数目多少不一；有的种类(如软骨鱼类)则完全无盲囊。睾丸在脊柱两旁，开孔于腹侧；至繁殖季节特别扩大。鳞片成长后硬化，无肺，不能发声，但有少数例外，能作呻吟，亦能睡眠，与其它动物无异。雌鱼多数大于雄鱼，鲛(见图2)与鳐之雄者，在肛门附近，有名为鳍脚(Clasper)之附属物，为交配之用。

亚氏对鱼类之习性亦有所叙述，例如回游、繁殖之季节与方式、利用价值、以至鱼味，均有正确的记载。

所惜者亚氏仅有描写而无种类名称，因此无法知道他所记载的是些什么种类。有时用渔民俗名，不能据以辨认其种类。于是

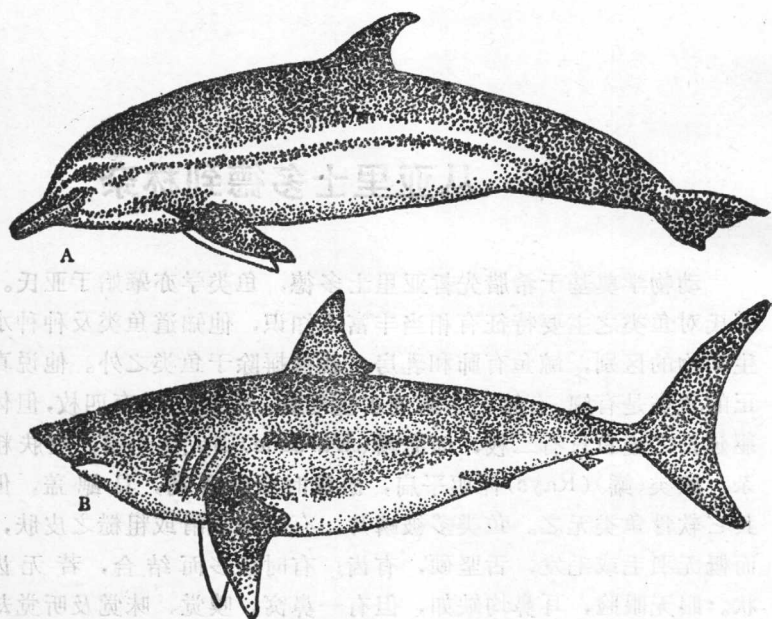


图2 鲭鲨 (*Isurus oxyrinchus*) 与海豚 (*Delphinus delphis*) 之比较
A. 海豚; B. 鲭鲨。(据 J·R·诺门, 1978)

出现同种异名，或异种同名；或因成长年龄，而用不同的名称。据估计亚氏所记载的约有 115 种均产于爱琴海 (Aegean Sea)。

亚氏一人对鱼类学或动物学有如此精确的观察，殊堪钦佩。亚氏而后，经过十八个世纪，凡所记述，无不奉为经典。只有一位伯列纳 (Pliny)，大约在纪元二百年记载过 176 种鱼类。他曾说过：这样大的海洋，并没有我们不知道的东西。自然界隐藏着，已被我们发掘出来了。还有 D.M. Ausonium (1307—1394) (拉丁诗人及牧师)，根据他在 Mosel 的观察而写了若干小诗。

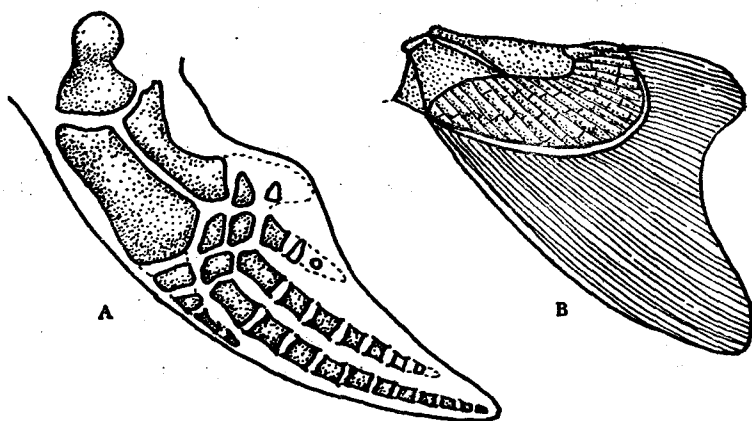


图8 鲸类与鱼类前肢与胸鳍之比较
A.前肢;B.胸鳍。(据J·R·诺门,1978)

十六世纪由于比隆 (Belon, 1517—1567)、伦德莱 (Ron delet, 1507—1566) 和塞尔维尼 (Salvani, 1514—1572) 三位同时发表有关鱼类巨著, 其中关于种的概念有明确的解释, 至今仍为学者所采用。鱼类学至此得以迈进一步。

比隆为法国博物学者, 曾旅行地中海东岸 (1547—1550), 写过《水生动物》(“De Aquatilibus libriduo”, 1553)。书中把水生动物分为有血、无血两大类 (和亚氏的分类有血动物 Enaima 与无血动物 Anaima 相近), 相当于现代之脊椎动物与无脊椎动物, 他对鱼类学的贡献很大, 他知道 110 种鱼, 都有图 (虽粗劣, 但可资识别)、有名 (其本国种名与俗名), 亦记载其外部形态, 有时也数明鳍条, 注意到重要的解剖特征。

他的水生动物分类法, 有血动物相当于脊椎动物, 但大部分为鱼类, 兹摘译如下:

I. 大鱼或鲸鱼 (Large fishes or Cetaceans)

A. 胎生鲸鱼具有硬骨 (Viviparous cetaceans with bony skeleton = Cetacea)。 (见图 8)

- B. 胎生两生类 (Viviparous amphibians)
1. 具四肢者: 海豹、河马、海狸、水獭以及其它水生哺乳类 (With four limbs: Seals, *Hippopotamius*, Beaver, Otter, and other aquatic mammals)。
 2. 具两肢者: 人鱼等 (With two limbs: Mermaids, etc.)。
- C. 卵生两生类 (爬虫与蛙) (Oviparous amphibians = Reptiles & Frogs)。
- D. 胎生软骨鱼 (Viviparous cartilaginous fishes)。
1. 长椭圆形 (鲛类) (of an oblong form = sharks)。
 2. 圆盘状 (鲳类、鲛鯊) (of a flat form = Rays & *Lophius*)。
- E. 卵生软骨鱼 (鲟与鲶) (Oviparous cartilaginous fishes = Sturgeons & *Silurus*)。
- F. 卵生鲸类, 无硬骨而有刺 (大形海鱼如鲭、扁嘴旗鱼、石首鱼、鲈、鳕、粗鳍鱼) (Oviparous cetaceous, with spines instead of bones = Large marine fishes, like the *Thunny*, Sword-fish, Sciaenoids, Bass, Gadoids, *Trachypterus*)。
- II. 平盘状之卵生、有棘、平扁鱼类 (比目鱼类) (Spinous oviparous fishes of a flat form = Pleuronectida = Pleuronectidae)。
- III. 体形侧扁而高之鱼类, 如的鲷 (Fishes of a high forms, like *zeus*)。
- IV. 蛇形之鱼类, 如鳗、鱧、金枪鱼 (Fishes of a snake-like form = Eels, *Belone*, *Sphyraena*)。
- V. 小形、卵生、有棘、被鳞之海鱼 (Small oviparous, scaly marine fishes)。
1. 远洋海鱼 (Pelagic kinds)。
 2. 沿岸海鱼 (Littoral kinds)。
 3. 岩礁鱼类 (Kinds inhabiting rocky localities)。
- VI. 河川湖沼鱼类 (Fluviatile & Lacustrine fishes)。

伦德莱 (Rondelet 1507—1566), 法国人, 曾在巴黎受过医学教育, 又是 Guentherus of Andernach 的解剖学生, 所以他的著作 “*Libri de Piscibus Marrinis*” (1555) 和 “*Universae*

aquatilium historiae pars altera”(1555), 虽在量的方面不能胜过比隆, 但质的方面却有许多长处。所惜者并无真正的分类方法。书中记载海产鱼类197种, 淡水产鱼类47种, 产地主要为地中海, 记载范围包括外部形态、内部构造以及经济价值等。

塞尔维尼是罗马的鱼类分类学家, 曾经写过一部意大利的鱼类, 书名《水生动物史》(“Aquatilium animalium historia”, 1554—1557), 共记载鱼类92种, 附图76幅。对鱼类学的贡献, 虽比不上比隆和伦德莱, 但附图精致, 可说另有成就, 同时对鱼类的经济价值, 叙述特详。

比隆和伦德莱的著作在鱼类学上大约保持了一世纪的荣誉, 十七世纪的博物学者才注意到许多外国产的鱼类, 如西班牙和荷兰在新大陆的若干殖民地。欧洲的学者则注意到鱼类的解剖, 对内部构造方面有精湛的研究, 他们有时专对某一地域的鱼类或某一种类的解剖, 研究范围逐渐扩大, 不再为比隆、伦德莱等人所拘束。

披梭(W. Piso, 1611—1678)与马格拉夫(G. Margarav, 1616—1644)是十七世纪最著名的鱼类学者, 他们在1637—1644年曾在巴西任荷兰政府的医生。马格拉夫对巴西动物区有综合性的报道, 可惜他死于任所。其遗著由披梭以合著名义印行, 名《巴西博物学》(“Historia Naturalis Braziliae”, 1648), 其第四卷专论鱼类。该书共记巴西鱼类100种, 均为新记录, 内容远胜前人, 附图潦草, 但可资辨识, 内有若干彩色图, 以后著名学者(如勃罗赫 Bloch)仍加以采用。

对鱼类解剖方面工作, 当首推婆来利(G. A. Borelli, 1608—1679), 其著作《鱼类活动哲学》(“Philosophic de Motu animalium”), 在他死后一年(1680)出版。书中叙述鱼类游泳机制与泳鳔的机能。次为马尔辟齐(M. Malpighi, 1628—1694)曾观察扁嘴旗鱼之视神经。斯潢梅旦(J. Swammerdan, 1637—1680)对各种鱼类的肠管有详细记载。杜佛纳(J. Duverney, 1648—1730)