

淡水渔业译文

(1983—1984)

四川省农业科学院水产研究所



✓骨鯮鱼类的早期动物地理史	吴 江译	(1)
✓加拿大的渠鲶	钱志黄译	(9)
✓生理学和生化学对水产养殖业发展的贡献	张素芳译	(15)
✓苏联水域鲟鱼业的科学基础和它今后的发展方向	柯薰陶摘译	(25)
✓美国的鲶养殖动向	杨长荣译	(31)
✓关于罗非鱼的单性种苗	杨长荣译	(37)
✓预测枝角类的出生率、卵死亡率和卵龄期分布的重要意义	黄明显译	(40)
✓鲮鱼对脂多糖的免疫反应	徐昌义译	(49)
罗非鱼性的二态性	赵云芳译	(59)
✓使用电泳图谱鉴定罗非鱼种	赵云芳译	(60)
✓沸石消除水中氨的有效影响因子	张义云译	(70)
✓渠鲶与蓝鲶的杂交种对低氧的耐受力比较	张义云译	(73)
杂交改良鲤鱼品种	吴明森译	(75)
牛的生长素对硬头鲮血浆游离脂肪酸浓度 和肝脏、肌肉及鱼体脂肪含量的影响	徐昌义译	(82)
✓鲤鱼养殖中的投饵	张泽芸译	(88)
罗非鱼对营养物质的需求量	张泽芸译	(92)
✓碳水化合物和脂肪作为鲤鱼饲料能源的效果	张泽芸译	(98)
✓鲤鱼对脂肪和维生素 E 的需要量	张厚贤译	(104)
✓冷冻保存硬头鲮和银大麻哈鱼鱼卵的研究	李 禾译	(110)
✓喘息、肝脏病、胃溃疡等良药 鲤鱼的药用效果	张厚贤译	(118)
✓养鱼与光合成细菌	刘吕生译	(122)

√ 在实验站改进鲤鱼苗的生产技术	卢光弟译	(127)
罗非鱼网箱养殖业在菲律宾的发展、前途及问题	卢光弟译	(130)
√ 吃食兰绿藻的鲢、鳙鱼血液学指标	陈德根译	(132)
一龄和多龄杂交草鱼的食性	薛 红译	(136)
√ 养鱼的配合饲料营养价值及其生理指标的评价	陈德根译	(140)

骨 鰐 鱼 类 (Ostariophysan Fishes) 的 早 期 动 物 地 理 史

M.J. 奈瓦斯克

L.G. 马歇尔

提 要

本文收集了有关骨鰐鱼类的地理分布和地质依据方面的最新资料,并应用地壳板块构造及漂移理论对骨鰐鱼类的系统发育进行了研究。现有的证据表明,骨鰐鱼类只可能三个起源中心,即非洲、南美洲或冈瓦纳古陆(Gondwana)。如果骨鰐鱼类起源于侏罗纪后期,则南美洲很可能是其起源中心。我们假设骨鰐鱼类在白垩纪之初起源于南美,并在那里分化出鲤形目和鲶形目这一对姊妹群,它们向外扩散,到白垩纪中期已遍及南美和与之毗连的西非地盾区。白垩纪后期,由于海退及至西非与南美分离以后,脂鲤类和鲶类便在整个非洲扩散开了。在南美和非洲,这些类群都经历了各自的适应辐射。

数量极大的骨鰐类是淡水鱼类中最原始的一支(Myers 1938),仅有少数鲶类及鲤科中的一个属(Tribolodon)次生性地适应于海水或半咸水环境。骨鰐类的现代分布状况可以认为是大陆漂移的结果。至今还找不到能说明它们是海洋起源并通过海洋扩散的有力证据。

骨鰐类的动物地理学是鱼类学中几个广为研究的课题之一,著名的研究者有Gosline (1944), Darlington (1957), Chardon (1967b)等。这些学者只单纯地考虑了陆桥或海洋通道是骨鰐类洲际扩散的可能途径,而忽视了大陆漂移在动物地理史上的作用。

随着大陆漂移学说的确立,有些学者以此研究了某些脊椎动物的动物地理史,例如Nelson (1969)对骨舌鱼类(Osteoglossids)、Fernandez et al. (1973)对肺鱼类、Mckenna (1972)对哺乳动物以及Cracraft (1973)对鸟类等曾作过专门研究。应当强调指出,原始淡水鱼类的扩散速度是缓慢的,而且往往保持着原来的分布形式,因此淡水鱼类就比其它脊椎动物更能反映出大陆位移在其分布中的重要作用。遗憾的是,以往极少有人试用地壳板块结构理论对骨鰐鱼类的早期动物地理史进行研究,只有Gery (1969)和Myers (1966, 1967)等人曾做过一点工作。

本文的目的是介绍一种有关骨鰐鱼类的起源地点及早期扩散方向的假说,这一假说是建立在与骨鰐类有关的生物学、地质学的全部证据的基础上的。尽管化石材料不多,但根据古今大陆的相对位置以及与骨鰐类的主要类群间的相互关系等资料,足以排除若干似是而非的问题而得出新的结论。

一、骨鲮类的地理分布与化石

骨鲮类的现代分布和化石材料已由 Darlington (1957), Romer (1966), Weitzman (1960), Roberts (1969), Greenwood et al. (1966) 等人作过研究。在此, 我们的目的是通过对骨鲮类的全部资料的整理, 试图能得出一个反映本质的观点。这里所用的分类系统是由 Rosen 和 Greenwood (1970) 所研究出来的。

Superorder Ostariophysi	骨 鲮 总 目
Series Anotoptysi	无 耳 鲮 类
Order Gonorynchiformes	鼠 鲮 目
Suborder Chanoidei	遮目鱼亚目
Suborder Gonorynchoidei	鼠 鲮 亚 目
Series Otophysi	耳 鲮 类
Order Cypriniformes	鲤 形 目
Suborder Characoidei	脂 鲤 亚 目
Superfamily Characoidea	脂 鲤 总 科
Superfamily Gymnotoidea	电 鲮 总 科
Suborder Cyprinoidei	鲤 亚 目
Order Siluriformes	鲶 形 目

鼠鲮目里只有分布于非洲淡水中的两个现生的科, 即克奈鱼科 Kneriidae 和枕枝鱼科 Phractolaemidae。鼠鲮类的化石发现于非洲和南美白垩纪晚期的地层里。

脂鲤类在形态上最能反映出耳鲮类的特征 (Weitzman, 1960; Roberts, 1973)。现生的脂鲤类仅仅产生于南美和非洲 (计有 5 个科 30 个属), 只有带纹丽脂鲤 (*Astyanax fasciatus*) 是例外, 它分布到了美国的西南部, 这种鱼能忍受稍咸的水, 因此可以断定它是从南美迁移而来的 (Myers, 1938, 1966)。(Greenwood 等人 1966) 把脂鲤类划分为 16 个科, 其中只有脂鲤科 (Characidae) 才是南美和非洲所共有的 (Gosline, 1971)。脂鲤类的化石材料是贫乏的, 在南美、非洲和法国有些零星的发现记载。

电鲮总科包括四个现生的科: 吻电鲮科 Rhamphichthyidae、翎背电鲮科 Apterontidae、裸背电鲮科 Gymnotidae 和电鲮科 Electrophoridae。它们都分布于南美和中南美, 无化石材料。

除澳大利亚、南极洲和南美洲以外的各个大陆上都有鲤亚目鱼类生存。尤其是在东南亚和中国更是数量巨大、种类繁多, 在非洲和北美的分布亦广, 唯种类较少。

高度繁荣的鲤类的化石, 被局限在第三纪晚期及以后的地层里。已知最早的鲤类中, 欧洲有粗鳞鲮属 *Blicca* (古新世)、*Chela* (始新世) 和拟鲤属 *Rutilus* (始新世) 等属, 其中的拟鲤属也曾在俄罗斯晚第三纪地层中发现过 (Lebedev, 1959)。中新世以前, 在北美、亚洲或非洲都还没有鲤类的化石材料。关于鲤类在新生代的历史, 首推 Rutte (1962) 的研究最为出色, 他研究了德意志中新世的大约 22 个属。Obrhelova (1971) 也对许多化石种和现生种类的相互关系及其向欧洲扩散的可能途径作了仔细的研究。迄今为止, 欧洲鲤类

的化石记录是最完整的,从中新世到现代,大约有 20 个属;虽然北美也记录了大约 25 个属,但其中的大多数是属于上新世、更新世的;亚洲记录了 12 个属,主要是第三纪晚期的;非洲仅发现 2 个化石属。

在其余的鲤类中,双孔鱼科 Gyrinocheilidae (东亚)、裸吻鱼科 Psilorhynchidae (南亚)和平鳍鳅科 Homalopteridae (亚洲)还没有化石材料。在新生代,鳅科 Cobitidae 以花鳅属 *Cobitis* (中新世)和条鳅属 *Nemacheilus* (渐新世)为代表;本科的现生种类分布于欧、亚、东印度和北非。胭脂鱼科 Catostomidae 现代仅分布于北美和东亚,它们的化石是在中国北部的始新世(尚待考证)地层中发现的。*Amzyon* 属见于北美,时间在晚始新世和中新世(Boulenger, 1905; Regan, 1922; Gosline, 1944)。

Greenwood 等人曾把鲶形目鱼类划归 31 个科。其中的半数生活在南美和中美,只有 3 个科在非洲,3 个科在非洲和东南亚两地;北美和欧洲虽然缺乏上述地区的鲶科鱼类,但也有另一些鲶类生活着。南美和非洲唯一共有的,是半海水性的海鲶科 Ariidae,而该科本身几乎是一个广布全球的类群。南美的鲶类约占淡水鱼的一半左右;非洲的鲶类也在当地淡水鱼类中占有很大的比例,总共约有 250 种。

已知最早的亦即中生代的鲶类是 *Vorhisia* (属于 Vorhisiidae 科),它是在北美的南达科他州发现的。*Vorhisia* 是广盐性鱼类,生活于港口或海湾而不进入淡水。从始新世到现代,海鲶属 *Arius* 鱼类分布于非洲、美洲、东南亚、东印度和西印度。鲶类化石也曾在哥伦比亚中新世后期的 La Venta 动物群里被发现。Charson (1967a,b) 对现代鲶类的分类作过研究。

二、骨鳔类的系统发育

虽然详述骨鳔类的系统发育已超出了本文的范围,然而,确立主要分类类目之间的系谱关系是可能的,而且这了解它们的动物地理史也将是极有益的。

无耳鳔类和耳鳔类是一对姊妹群。这两个类群在许多特征上都表明有密切的关系,如第一胸肋和它对于胸膜及鳔前室之间的关联、耳石的大小及位置、尾椎的结构、变异细胞和变异物质的存在以及在遮目鱼 (*Phractolaemus*) 和鲱鲤 (*Bivibranchia*) 中都有一个伸缩自如的口。

已知最早的鼠鳔类(上白垩纪)是 *Gonorynchid*,它与现生种类的区别很小,据此推测它们具有一个更老的共同祖先。

耳鳔类可分为鲤形目和鲶形目这对姊妹群。两者都具有韦伯氏器官。但鲤形目各类群(脂鲤类、鲤类和电鳗类)均具一特有的鳔盖器,而在鲶类则并非如此。

就形态结构而言,脂鲤类最具有骨鳔类的一般特征。现在非洲的脂鲤科,包括两个地方性的特有亚科,即鲑脂鲤亚科 (*Alestiinae*) 和狗脂鲤亚科 (*Hydrocyninae*)。最原始的现生脂鲤 *characins* 是在南美被发现的。Roberts 认为 *Hepsetidae* (在非洲) 才是最原始的现生脂鲤类。

裸背鳗科很可能是起源于南美的似脂鲤类祖先。电鳗类极有限的地理分布揭示了它们的起源比其它骨鳔类都晚,并独自在南美经历了一个辐射过程。

鲤科和脂鲤科是一对姊妹群。Nichols 等人认为,胭脂鱼科 (*Catostomidae*) 并不是

最原始的鲤类，鲤科才是最原始的鲤类，而且可能起源于一个象脂鲤类的原始类群。当然，它们之间的真正关系仍有争论。

鲶类是更特化的，它们与鲤类的区别在于缺乏咽喉齿、韦氏器官完全愈合（最原始的三须鲶科 *Diplomystidae* 是例外）以及缺乏下颔盖骨、续骨、第一、二咽颔骨、上胸骨等骨和真正的鳞片。单源的三须鲶科仅分布在南美南部（智利中部和阿根廷中部）并被看作是最原始的现生鲶科，据推测，最原始的现生 *Nematogenys* 也仅仅在智利有。有人认为海鲶科是比鲷科 (*Bagridae*)（非洲、亚洲）和油鲶科 (*Pimelodidae*)（中、南美）更进化的。Gosline 认为，南美的所有鲶科（三须鲶科例外）都起源于一个相似于现生的项鳍鲶科 *Auchenipteridae* 的宗族。基于此，我们认为三须鲶科鱼类和其他鲶类是导源于一个共同祖先的姊妹群。

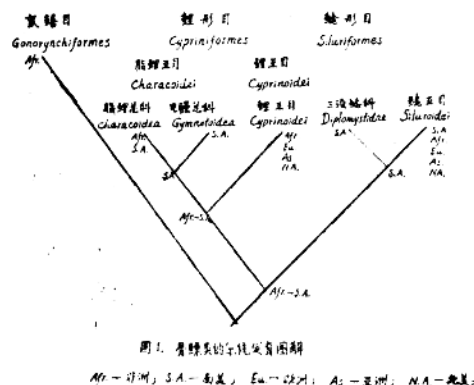


图1 简略地表示了骨鲶类的系统发育。这个系统发育方案没有得到有关学者的公认。Alexander (1965) 指出，鲶类是脂鲤类的直接后裔，因而在骨鲶类中不能给予它鲶形目这样的地位。Gosline 也指出，这样的分类系统是有问题的，因为这需要从脂鲤中把看来是进化的大量类群都作为次级分枝而划出来，从而与大多数较低等的真骨鱼类相区别。Roberts 反复研究了骨鲶类之间的相互关系，他的结论是：在所有特征中，不存在能指示出脂鲤类和鲶类有一共同祖先，而

这一类祖先却不为鲶类所共有的任何特征。但 Roberts 对特征的评价在一些例子中是与另一些研究者相对立的。例如，他认为脂鲤类只有很少的鳃条辐骨这是一个原始的特征，而事实上最低等的真骨鱼类中却有大量的鳃条辐骨。Gosline 认为电鳗类、鲤类和脂鲤类有鳃盖骨是一个共同离征，而在鲶类中却是例外。

三、古地理

咸水水体是阻挡淡水鱼类扩散的障碍之一。所以，大陆板块结构及漂移方面的证据将在研究淡水鱼类的扩散途径中起决定性的作用，反过来，淡水鱼类的地理分布也能为揭示大陆块分离的时间和海洋阻隔的起源供作旁证。

下面简单介绍中生代后期和新生代初期，在南美、非洲和北美之间的板块构造和随着漂移淡水鱼类扩散的途径。

南美和非洲之间的初生裂隙以及中、南大西洋的起源仍有某些争论。但地磁资料表明，非洲和南美在三迭纪时仍然是相连的，只是到了白垩纪中期以前才分离。海底伸展速率的测定结果也表明，侏罗纪末非洲和南美仍是彼此互连的，两个大陆块的漂移仅仅在大西洋南端开始发生。Larson 和 Ladd (1973) 认为，在白垩纪早期，南大西洋裂隙还未产生。地质资料和古生物资料都有力地证明了白垩纪以前没有发生分离与漂移。Beyment (1969) 坚持认为，在巴西和西非之间必定曾有一个如 Beurlen 所假设的陆桥，非洲和巴西之间的完全分

离发生在距今约九千万年的 Turonian。这一估计与 Le Pichon 和 Hays (1971) 根据海底伸张资料的推断是一致的。他们认为, 约在一亿四千万年以前, 南大西洋开始产生, 八千万年以前, 整个大西洋形成从而把冈瓦纳也分裂为南美和非洲两个大陆块。

总之, 南美和非洲在大西洋的最南端的分离开始于侏罗纪末或白垩纪初, 距今约八千万年以前, 其北部也完全分离了。淡水鱼类在洲际间的广泛扩散大约到 Turonian 即已中止。越来越多的证据表明, 第三纪末 (约 300 万年前) 南、北美洲之间并无联接, 陆生动物的扩散只有通过岛弧才有可能。从侏罗纪到古新世, 非洲和欧亚大陆之间有一特提斯海 (Tethys sea), 它阻止了淡水鱼类在这时期内的辐射分布。古新世时期, 特提斯海迅速变小, 阿拉伯和印度之间才有宽广的陆地联系, 鱼类可经巴尔干半岛直抵欧洲。此时, 非洲和伊比利亚半岛之间也可能有某些连接。

四、历史的回顾

有四个原始的淡水鱼类群为南美和非洲所共有, 它们是骨舌鱼类 (Osteoglossids)、南鲈类 (Nandids)、肺鱼类 (Lepidosirenids) 和骨鲿鱼类 (Ostariophysans)。为了解释这一现象, 有关学者做了许多研究工作。

南美淡水鱼类的来源有四种可能性。1) 海洋辐射; 2) 陆桥; 3) 全北区大陆的扩散; 4) 大陆漂移。

Schaeffer 曾研究过第一种可能性。他认为中生代的淡水鱼类可能先于海产的祖先到达南美洲; 并断言南美和非洲两大陆共有的各淡水鱼类群都成了适应于某种特定水域的种类。诚然, 用这种说法来解释少数几个类群倒也不无可能, 但认为如此众多的类群皆是这样发生的, 未免就太不可信了。Gosline 就是提出质疑: 如果骨鲿类能逾越海水阻限, 为什么它们没有用同样的方法分布于更大的范围呢? 如果它们果真横渡那怕是中等宽度的海洋, 那么它们也应该出现在今天的马达加斯加和澳大利亚。另外, 从其它淡水动物包括软体动物和蛙类在南美和非洲的分布也证明了淡水鱼类几乎不能通过海洋扩散。此外, 有个别学者把骨鲿类的扩散看作是祖先种类向广盐性方向发展的结果。

根据全北区大陆块的分布, 有人提出淡水鱼类是经由泛美陆桥扩散到南美去的, 该陆桥存在于白垩纪末或始新世初美洲被横分为二之前。显然, 这种说法没有地质依据。也如 Myers 等人所指出的那样, 根本找不到任何化石或现代依据, 可证实南美现生的淡水鱼类是来自北美。南美缺乏鲤类, 北美缺乏脂鲤类和电鳗类, 这反映出南、北美洲是长期隔离的。南美现有的纯淡水鱼类中, 几乎没有一个种、属、科是和北美完全相同的, 仅有耐盐的某些鲤类生活在二个大陆上。

非洲有五个原始的地方性特有科 (Polypteridae, Mormyridae, Pantodontidae, Phractolaemidae, Kneriidae), 这些科 (包括现生的或化石的) 在南美一个也见不着。Myers 认为, 这些科在非洲的存在早于脂鲤类、鲤类和丽鱼类, 但是还缺乏古生物证据。令人费解的是: 非洲和南美既然曾经是联合的, 为什么这些更古老的类群却没有在南美发生呢?

由于片面地强调非洲是南美鱼类区系的来源, 以致于非洲淡水鱼类的来源问题常常被忽略。Myers 认为鲤类是在相当近代 (第三纪中、晚期) 从南亚进入非洲的, 他甚至肯定在鲤

类到达之前, 非洲大陆就已存在着脂鲤类和鲶类了。然而, Jubb (1967) 指出: 如果确认在第三纪早期东亚是鲤类的起源中心, 那么, 现在非洲南端河流中属于鲤科的二个属 (野鲮属 *Labeo* 和鲃属 *Barbus*) 必将作过长距离的迁移。胡鲶科 (*Clariidae*) 和攀鲈科 (*Anabartidae*) 也认为是在亚洲分化出来而分布到非洲最南端去的。

Darlington (1957) 总结了他对骨鲮类动物地理史的研究结果。他认为, 骨鲮类在白垩纪起源于老热带界 (很象是特提斯海地区), 并分成脂鲤类和鲶类两支, 这些类群后来或从非洲经陆桥到达南美, 或从亚洲经欧洲、北美和泛美陆桥进入南美。第三纪初, 胭脂鱼类在东南亚 (特提斯海以东地区) 起源于脂鲤类, 随后扩散到东亚和北美。鲤类显然是起源于亚洲的胭脂鱼类, 在南亚辐射, 并扩散到欧亚大陆、非洲和北美, 鲤类在许多大陆块上取代了不少古老的淡水鱼类群, 只是在非洲和南美是例外。

Darlington 认为, 在某一地区, 如果一类有机体表现出极大的分类学上的多样性, 那么该地区就是该类有机体的起源中心。Brundin 和 Henning (1966) 对此有异议, 他们认为单源而原始的类元 (*taxa*) 往往在起源中心或接近起源中心处被发现, 而进化的类元则通常在远离这一地区处被发现。Darlington 关于骨鲮类起源于亚洲的根据是基于该洲鲤类的多样性。然而他的“晚白垩纪期间起源于特提斯海地区”这一论点是站不住脚的, 因为那时的特提斯海地区是一个洲际海, 这必然暗示骨鲮类是海洋起源的, 因而将遭到大家的反对。

要使人接受骨鲮类的亚洲起源说, Darlington 必须解释由于何种原因使脂鲤类和鲶类在白垩晚期到达南美的。它们如果不是绕道北美, 就是经由一个连接非洲和南美的陆桥。但是板块结构的资料表明, 在白垩纪晚期这些扩散路线一条也不存在。还有, 最原始的鲶类 (三须鲶科) 仅仅产于南美南部, 如果用 Darlington “原始的类群被进化的类群所取代并被排挤到进化类群分布区的外缘”这一观点来解释, 必然意味着原始的三须鲶类是从亚洲被排挤到南美南部去的, 然而这种可能性是极其微小的。Darlington 把亚洲缺乏脂鲤类归因于该类群在近代的灭绝以及特化为鲤类, 这也是不能令人信服的, 因为如今的非洲, 鲤类和脂鲤类是共存的。

Gery 和 Roberts (1969) 研究了骨鲮类的动物地理学并援引大陆漂移学说来解释其分布问题。他们认为, 骨鲮类起源于非洲某地。在白垩纪或更早的时候, 它们分成鲶类和脂鲤类两支并很快地进入南美。根据形态学和有限的脂鲤类化石, 推测鲤类起源于一个似脂鲤类的祖先, 并且是在白垩纪或早始新世非洲与南美分离之后发生的。随后, 和鲶类一起, 鲤类也向北, 向东扩散并进入“东洋界”, 最后到达北美。

诚然, Gery 所提出的某些扩散路线可以找到若干生物学的和地质学的依据, 但他的非洲起源说仍有待深入讨论。

Chardon 关于骨鲮类是南美起源的观点倒是与有关类群的动物地理学的研究和系统发育的探讨相一致的。但他没有考虑到大陆漂移在其扩散中的作用。

五、讨 论

显然, 骨鲮类有三个可能的起源地区: 1) 由 Roberts 所提出的冈瓦纳古陆 (它包括今天的非洲和南美大陆、而古代曾是合一的南方大陆块); 2) 由 Gery 所提出的非洲; 3) 由

Chardon 所提出的南美。

冈瓦纳大陆块一直存在到侏罗纪末期或白垩纪之初，非洲和南美之间的分离也就在此时随着南大西洋的形成而开始的。如果认为骨鳔类是冈瓦纳起源的，则它们的分化必须早于白垩纪，可至今尚无确凿的化石证据。三迭纪中期和晚期，南美和非洲的淡水鱼类相当多，非洲在侏罗纪还很多，但就是缺乏骨鳔类。在大陆南部，中生代的鱼类化石又非常贫乏。这些更使人对冈瓦纳大陆起源说产生怀疑。

大多数人认为骨鳔类在中生代后期（可能在白垩纪之初）产生。Greenwood 等人不同意 Heedeman 关于“骨鳔类位于真骨鱼类系统发育的刚刚开始的地方”这一主张。他发出质疑：具有如韦伯氏器官这样特化的一个类群怎么可能是其它真骨鱼类的祖先呢？众所周

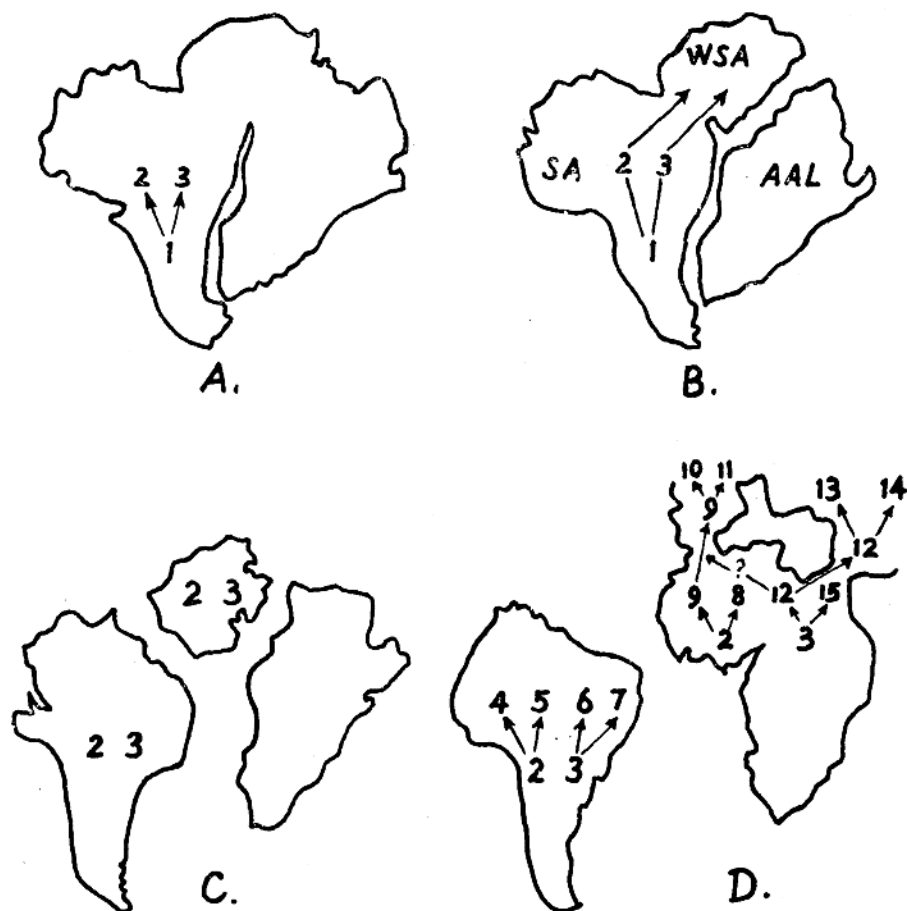


图2 南美和非洲在白垩纪各不同时期的陆块构造及骨鳔鱼类扩散路线示意图

A. 白垩纪早期； B. 白垩纪中期； C. 白垩纪中后期； D. 白垩纪末期、古新世初期。

WSA——西非地盾区； AAL——阿拉伯~非洲主大陆； SA——南美洲。

1. 骨鳔类的祖先； 2. 原始的鲱形目； 3. 原始的鲈形目； 4. 电鳐类； 5. 南美脂鲤类； 6, 7. 南美鲈类； 8. 非洲脂鲤类； 9. 鲱类； 10, 11. 鲱类群； 12~15. 老世界鲈类群。

知,白垩纪是大陆块分裂成洲、海面大幅度升降交替的时期,这就产生了动物类群的多样性和许多新类群在适应辐射中的剧烈变化。Schaeffer认为骨鳔类的祖先从其他真骨鱼类中分化出来是白垩纪之初真骨鱼类适应辐射的结果。

如果骨鳔类起源的时间是白垩纪早期,那么它必然会出现在南美和非洲。古地理资料表明,骨鳔类从南美迁移到非洲的可能性远比由非洲到南美为大。白垩纪末发生的广泛的海浸导致了南大西洋和特提斯海的联合,并由地中海(epicontinental sea)贯通了几内亚——阿尔及利亚一线的海湾。直到 pre-Turonian,西非地盾区仍是非洲与南美唯一保持着连接的部分,而与东部的阿拉伯——非洲主大陆相隔离。这时由于海水阻限的遏制,骨鳔类无法向非洲主大陆扩散。西非地盾区在白垩纪可视为南美的一个半岛。之后的海浸遂使非洲和南美完全分离。

骨鳔类在白垩纪早期起源于南美的假说是和大陆板块构造及漂移学完说全一致的。其实,在东部的阿拉伯——非洲主大陆块分离出去以后的约2千万年之内,南美和西非地盾区仍有淡水鱼类交替扩散的潜在可能性。骨鳔类从西非地盾区向非洲的其它地区进一步扩散,只可能发生在西非地盾与非洲主大陆连接之后(参见图2)。

现生于南美和非洲的狭盐性骨鳔类中,仅脂鲤科为二地所共有。脂鲤科被认为是脂鲤亚目中最原始的类群,并可能是在白垩纪从似鲤类的祖先中分化出来的一个旁枝。最原始的现生脂鲤类在南美。非洲的脂鲤(可能不包括 Hepsetidae)显然是进化的类群,由它们分化出姊妹群——鲤科。最原始的三须鲶类是南美所特有的,非洲的鲶类显然也是进化的类群。如果说原始类群的留存地意味着起源中心所在的话,那么可以肯定,南美就是骨鳔类的起源中心。

六、结 论

1)在南美和非洲还连接在一起被称为冈瓦纳古陆的时候,存在着一种比鲤形目和鲶形目更近似于鼠鲶目鱼类的“前骨鳔类”(pre-ostariophysy);

2)骨鳔类在南美从一个似鼠鲶类的祖先中分化出来,其时间可能在白垩纪之初、南大西洋刚刚产生;

3)骨鳔类早先分成鲤形目和鲶形目一对姊妹群。它们先在南美广泛扩散,至白垩纪中到达与南美和鲶形目相连的西非地盾区。到 Turonian 时期,西非地盾与南美分离,故共同保存有鲤—鲶形目的混合类群;

4)后来,南美的似脂鲤类群经历了适应辐射,产生了电鳗类;

5)随着西非地盾地区与阿拉伯——非洲主大陆块的联合(白垩纪末或古新世初),鲶类和脂鲤类扩散遍及非洲各地;

6)同时,从非洲的似脂鲤类中可能产生出鲤类。古新世,随着特提斯海的首次封闭,鲤类、鲶类扩散到欧洲。另一种可能的情况是,在古新世晚期,特提斯海再次扩大,使欧洲与非洲隔离,鲤类在欧洲起源于一种似脂鲤类的祖先。化石资料表明,在古新世和始新世,欧洲确有鲤类。古新世后期到中新世,由于第二次特提斯海大海浸,使欧亚大陆的鲤鲶类与非洲种类互相隔离,结果造成了这二个大陆鱼类之间的许多不同。

吴 江 译自 美国鱼类学家和爬虫学家协会主编的
《Copia》1976年第1期

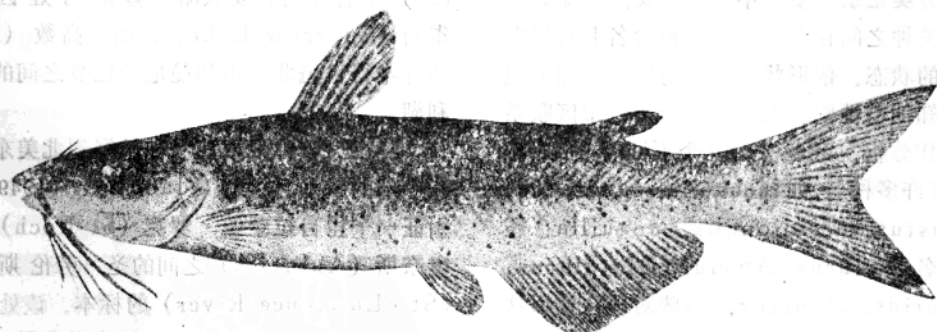
加拿大的渠鲶 *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) (1)

W.B. 斯各脱

E.J. 克罗曼斯

描述 本种系加拿大鲶类中体型最大的，成体通常长14—21吋(356—533毫米)，重2—4磅。下列比值是依安大略的标本描述的，只有少数数值则含有曼尼托巴的标本。该种鱼体型巨大但腹不呈壶状，前部稍圆，中部略高，位于背鳍起点的最大体高为全长的14.2—22.7%；吻端至背鳍起点形成的头角钝；位于胸鳍后的躯体侧扁而较其它鲶类高，尾柄中等长而高，其最低处的高度为全长的7.0—8.5%。头大而长，其长度为全长的19.6—24.6%，很宽，雄鱼宽于雌鱼。眼间距为头长的39.1—52.3%，头深，平扁而前端微圆。眼不象其它鲶类那样小，眼径为头长的10.8—19.3%，圆，微凸，位于头的上部，中点偏前。吻长，为头长的35.6—49.2%，宽，平扁而前端微圆。成对的鼻孔分离，一对后鼻孔张开，通过短吻须的基部。口下位，因一些上唇乳突而明显地突出，口短而阔，最短的标本仅达前鼻孔。一对长、扁、宽的大肉须，即4对口须中最大

最长的，从口角伸出，延伸过头长；发育良好的梳状齿，在齿骨、前颌骨上不规则地排成数列，在咽颌骨上也有对称的圆斑状齿列。头下面宽扁，颌下有2对宽而扁的肉须，外对比内对长一倍。鳃耙长、间隔宽，尖而细，14—18枚，下段通常9—12，上段为5—6枚。依据 McAllister (1968) 的资料，鳃膜条为8或9条，而实际测得变幅在7.7—8.8条。鳍式：背鳍1，在体中点前方，自吻至背鳍起点为全长的28.0—31.1%，为软条鳍，但第一枚鳍条为硬刺（变形的软鳍条）。刺略短于鳍高的2/3，直，后面无倒钩刺。鳍高略小于鳍基长的两倍，而鳍基长则占全长的6.4—8.3%，鳍顶通常尖，而边缘近乎方形，1枚刺和6枚软鳍条。胸鳍长，长度为全长的7.3—12.3%，几乎不上翘，游离部长度约等于基部长度；尾鳍基部有稍明显的伸展扩张，有很宽的很深的分叉，其末端尖锐（加拿大只有这种鲶鱼为叉尾）；臀鳍基长，占全长的19.6—24.9%，



边缘为带圆的方形,前部的软鳍条最长,鳍的最大高度为鳍基长的 $1/2$, 软鳍条 23 (2)—21 (1), 通常为 24 (15) 或 25 (9) (包括前部 2 枚发育不全的在内); 腹鳍腹位, 低, 起点在背鳍止点之后, 宽, 边缘为略圆的方形, 尖端超过臀鳍起点, 软鳍条 8 枚; 胸鳍低, 宽, 先端较尖, 边缘为稍圆的方形, 前部的强刺至少为鳍长的 $3/4$, 刺的后缘有强倒钩, 刺 1 枚, 软鳍条 8 或 9 枚, 通常为 9 枚 (22 尾中有 20 尾); 皮肤裸露, 但有化学感受器或“味”感受器, 特别是在肉须上; 侧线完全, 直, 近于体中线。腹膜有黑斑, 肠分化很好, 盘曲, 无幽门盲囊。鳔心脏形, 壁厚, 银白色。椎体通常为 42—44 再加韦氏器。

无珠星, 但在繁殖期, 雄性个体头部眼后上方变得隆起。

体色 个体小于 12—14 吋 (305—356 毫米) 的为浅兰色到浅橄榄色而稍带暗银灰色, 腹部表面银白到乳白色, 体侧有数目不等、大小不同的橄榄色到浅黑色斑点, 小于瞳孔。成体在头和背部的背面和上侧为钢兰色到灰色, 下侧稍明亮, 头部和躯干部腹面到腹鳍为灰白到银白色。鳍色既不与连体部明显不同, 也不与鳍膜有别。肉须色暗, 但无斑点, 内颌须的基部常无色。雄体在繁殖季节常比其余季节显现出明亮的蓝色。在南部分布区有白化的种系。

分类记录 多少年来, 与我们现知的一些相关种之间存在着分类学和命名上的相当混乱的状态。依形状和体色的区别, 加上现今所知的与性别、大小、季节和分布区联系起来作分析, 可区分为几个不同的种和亚种。有许多种名, 如 *lacustris*, *punctatus*, *robustus*, *meridionalis*, *anguilla*; 还有属名 *Amiurus*, *Ameiurus*, *Ictalurus*, *Villarius*, *Haustor*, 这些对现在认识这个种来说都是不大适用的。在一个时期, 在加拿大大湖区的种群被认为是两个种: 斑点鲶

Ictalurus Punctatus (Rafinesque), 这个名称同时适用于加拿大以外存在的种: 大湖鲶 *Ameiurus lacustris* (Walbaum), 这个种是被认为只存在于大湖低纬区。后一种在加拿大曾被称为 *Ictalurus l. lacustris*, 看作是密西西比河和南方的 *I. l. punctatus* 的北方相似种。许多名称的问题是由于早期的一些著作在渠鲶和江鲶之间的混乱结果造成的。这已为 Speirs (1952) 的大量分析所订正。现今, 加拿大的种群 (大湖种群) 和密西西比河水系的种群, 都被认为是 *I. punctatus punctatus*, 而认为有可能在很远的南方存在有几个地理亚种。

遗留的问题是 Richardson (1836) 命名的 *Silurus borealis* 的问题。据称这种鱼采自萨斯克省的松岛湖 (Pine Island Lake), 即赞地湖 (Cumberland Lake), 而似乎可以推测为一种渠鲶; 但现在看来, 这个种既不存在于该水域 (萨斯克契万河), 也不存在于 350 英里范围的分布区内。在萨斯克省白沙河 (Whitesand River) 以南 200 英里的地方现在都不存在任何更近于黑头鲶的鲶类种。因此, Richardson 的这种鱼是一种江鲶, 而且可以认为其描述是错误的, 或者他采集的标本和关于分布的资料是错误的。

事实证明, 在加拿大境内, 该种的变异趋势是很小的。其臀鳍软鳍条的最低数 (23) 的标本得自安大略省莫斯科娃区的雀湖 (Sparrow Lake), 而最高数 (26) 的标本得自魁北克市和曼尼托巴乡之间的伊利湖。

分布 该种限于淡水和扩展到北美东部和中部的咸水水域。Vladykov (1949 c) 引证一个得自位于圣·罗克 (St. Roch) 和奥奈斯 (Aulnaies) 之间的圣·劳伦斯河 (St. Lawrence River) 的标本。该处一般被认为是咸水到盐水区。其分布范围几乎从魁北克的圣·劳伦斯河及其支流、阿帕拉

钦山以南到乔治亚州南部和佛罗里达州的中部(奥凯可比湖 Lake Okeechobee), 西经高尔夫州到得克萨斯州东部和墨西哥北部(甚至南达里奥·盘奴考水系 Rio Panuco), 西北经新墨西哥州的东部到蒙大拿省, 东到曼尼托巴的红河(Red River)水系、安大略省的西南部、明尼苏达州南部、威斯康辛和密执安州, 以及经过安大略和魁北克同纬度的尼比辛湖(Lake Nipissing)。

该种鱼在美国已被广泛报导。除东部和西部(康乃迪卡特、加利福尼亚、犹他等州)以外, 其产地范围几乎遍及美国各处。

加拿大的渠鲶分布在从魁北克省南部魁北克市以下奥莱河口约45英里的圣·劳伦斯河及其支流, 渥太华河及其支流, 除苏必略湖外的所有大湖, 安大略湖全部, 北至渥太华河经尼比辛湖和法兰西河到苏必略湖一线, 以及安大略湖西部和曼尼托巴为终点的纳尔逊河水系, 而至温尼佩湖和曼尼托巴湖的南部。许多美国出版物提出以加拿大的普拉里省的南部作为该种分布的北限。但是, 无论采集如何广泛, 据现在所知, 该种仅分布至曼尼托巴。见 Willock (1969) 对 Richardson (1836) 报告的评论和 Stegner (1955) 对该种存在于萨斯克契万河的报告。

生物学 这种鱼在加拿大部分地区是很丰富的, 但了解得却很少。在加拿大, 除 Magnin 和 Beaulieu (1966) 以外, 很少有出版物报导过它的生物学。相反, 在美国却有大量的著述。以下大部分是摘自 Magnin 和 Beaulieu 的著述以及 Miller (1966) 和 Carlender (1969) 等美国著作。

渠鲶的繁殖期在晚春或夏季, 水温达 75°F ($23.9-29.5^{\circ}\text{C}$) 之间, 以而 80°F (26.7°C) 为最适温度。渠鲶如在电厂冷却水池中温度恒定在 80°F (26.7°C) 和投喂颗粒饲料的条件下, 4月14日即能繁殖, 几乎比在河中提早2个月。依据其特性, 在繁殖期, 繁殖鱼可能或不一定在河流或流水中洄

游。产卵在洞穴、河岸裂隙、木头阻塞处或岩石间隐蔽的、半黑暗的、由雄鱼建造的巢中进行。在缺少这些条件的流水池中它们将不产卵, 而喜欢在钉桶中产卵。雌鱼一年仅产一次卵, 但雄鱼的生殖活动至少在美国南部“可能有几次”(Miller, 1966)。

繁殖习性曾由 Clemens 和 Sneed (1957) 报导, 近似棕大头鲶。有一种推断, 即雄鱼分泌粘液将巢的底部涂成平滑的表面。每盍斯卵 450—500 粒, 刚产出时为黄色, 而接近孵出时变成棕褐色。卵在产出之前直径为 3.5—4.0 毫米, 每尾 1—4 磅重的雌鱼怀卵近 4000 粒, 一尾 26 吋 (660 毫米) 长的雌鱼估计有 34500 粒卵。雄鱼在产卵后护巢, 用偶鳍扇动给卵增氧和保持清洁, 用鳍和身体紧贴和抱护卵。卵在 $60^{\circ}-82^{\circ}\text{F}$ ($15.6-27.8^{\circ}\text{C}$) 时 5—10 天孵化。刚孵出的鱼有大的卵黄囊, 2—5 天内留在巢底, 而后才游到水表层和开始摄食。卵、胚胎和幼鱼的发育已于 Fish (1932)、Saksena 等 (1961)、Mansueti 和 Hardy (1967) 的资料中描述。象其他鲶鱼那样, 渠鲶雄鱼可能孵小鱼。

低龄鱼生长迅速, 在俄亥俄幼鱼在 10 月间即长达 2—4 吋 (51—102 毫米)、一龄鱼长达 3.5—7.5 吋 (89—190 毫米)。在渔获物中, 年龄长度关系 (以胸鳍刺的切片和脊椎骨鉴定) 和体重, 以圣·劳伦斯河、伊利湖西部和密西西比河产的作对照, 列表如下。

依照其特性, 在生长上有极大的差异, 越是向南, 其生长率增长越大。10 龄鱼的长度, 在圣·劳伦斯河约为 14 吋 (356 毫米), 在渥太华河约为 14.3 吋 (363 毫米), 在伊利湖约为 17 吋 (432 毫米), 在依阿华州的密西西比河约为 28 吋 (711 毫米)。以体长—体重关系来表示, 这种差异也显得十分突出。以圣·劳伦斯河、伊利湖、密西西比河 (依阿华州兰辛段) 来表示, 则得如下式: $\text{Log } W = -4.012 + 3.039 \text{Log } \text{FL}$; $\text{Log } W = -4.910 + 2.956 \text{Log } \text{TL}$; $\text{Log } W = -6.759 + 3.66$

年 龄	圣·劳伦斯河 魁北克			伊 利 湖 西 部			密西西比河上游 依阿华	
	全 长		体 重 (磅)	全 长		体 重 (磅)	全 长	
	吋	毫 米		吋	毫 米		吋	毫 米
1	3.9	100	—	2.5	63	0.005	—	—
2	6.7	170	—	6.5	166	0.10	9.8	249
3	8.0	205	0.18	8.9	226	0.25	11.7	297
4	9.4	240	—	10.6	268	0.41	13.7	348
5	10.2	260	0.47	11.7	298	0.55	15.7	399
6	11.2	285	—	13.0	328	0.76	18.1	460
7	12.0	305	0.75	14.3	362	0.98	21.0	533
8	12.6	320	—	—	—	—	22.3	566
9	13.3	338	—	—	—	—	24.9	632
10	13.8	350	1.15	—	—	—	28.0	711
11	14.5	370	—	—	—	—	26.2	665
12	15.0	382	—	—	—	—	28.3	719
15	16.3	415	1.96	—	—	—	—	—
20	18.3	465	2.76	—	—	—	—	—
24	19.5	495	—	—	—	—	—	—

只 1 尾
只 2 尾
只 2 尾

Log TL, 这里, W 为体重, 单位克, FL 和 TL, 分别为叉长和全长, 单位毫米。

在加拿大, 性成熟个体的大小还不详。但在南方, 通常在 10.5—16.0 吋 (267—406 毫米)、5—8 龄成熟, 在一些天然水域中, 其性成熟可早于 2 龄, 在得克萨斯州的池塘中只要 18 个月。

在加拿大, 渠鲶常有长到超过 30 磅重的。Bensley (1915) 曾报告了一个得自乔治安·贝的标本, 重达 37 磅。一般, 除大湖区之外的水域中, 重 2—4 磅的是最常见的, 偶然也见到超过 10 磅的鱼。Magnin 和 Beaulieu (1966) 报导了一个得自圣·劳伦斯河的标本, 叉长 29 吋 (737 毫米), 重量超过 16 磅; 同时报告其年龄近 40 龄。Trautman (1957) 指出, 俄亥俄商品性生产的渔民曾提供材料, 最大个体重量达 32—38 磅; 平均长度为 11—30 吋 (279—762 毫米), 重 12 盎司到 15 磅。他提供的最大标

本长 33—46 吋 (839—1169 毫米), 重 25—30 磅。《原野与河川钓鱼人》刊物曾报告一条鱼重达 58 磅, 长 47 吋 (1202 毫米), 围长 29 吋 (716 毫米), 1964 年 7 月捕获于山蒂一库普水库 (Santee-Cooper Reservoir)。除有一个得自圣·劳伦斯河的标本估计约有 40 龄外, 在加拿大获得的最大年龄个体为 24 龄。南方的快速生长种群估计没有超过 14 龄的, 一些则只有 7 龄。

加拿大渠鲶的栖居习性是湖沼性和中等大河性。它们通常适于有沙砾碎石底的冷清的较深的水中, 不在浅水、浑水、大头鲶常到的高等植物区。白天, 大都在较深的由岩石或木头堆成的洞穴中, 幼鱼和较小的成鱼常在夜间作短距离的游动, 为了觅食, 离开湖泊进入河流支流的激流。虽然它们基本上是定居性鱼类, 曾被报导为就地在湖中活动; 但在某些区域, 秋季有明显的降河活动。标志的鱼放在湖中心, 很快就返回到标

志的场所。活动最大的时间，似乎正当在日出和日落之前。由 Magnin 和 Beaulieu 在圣·劳伦斯河标志的鱼，较迟地回捕于上游、下游和上溯到一定距离的河川支流。洄游的距离不等，自 0 英里 (30%) 到 75—99 英里 (0.34%)，而一般约占 50% 的分别移动 10—39 英里。这些作者还报告在淡水中标记 4 种鲶鱼，而隔一段时间以后回捕于一处深水层盐分浓度为 5% 的下游区域 (Montmagny)，个别回捕于表层盐分为 19%、底盐分为 21% 的区域 (奥勒河 Riviere Ouelle)，他们引用 Vladykov 的叙述，说明了在圣·劳伦斯河许多渠鲶在拉克·圣·庇莱 (Lac St. Pirre) 的淡水越冬，春天解冻时降河进入盐水，然后又于 11 月中旬以后再开始溯河而上。

Moss 和 Scott (1961) 测得渠鲶的窒息点，温度在 77°、86°、95°F (25°、30°、35°C) 时，分别为溶氧 0.95、1.03、1.08 ppm。最高致死温度为 86.5°、91.0°、92.3°F (30.3°、32.8°、33.5°C)，适合温度为 59.0°、68°、77°F (15°、20°、25°C) (Strawn 1958, 转引自 Carlander 1969)。但 Moss 和 Scott 曾测定其致死温度为 95°F (35°C)。

这个种的食物为广谱性的植物和动物，可能在夜间觅食，更适应底栖食物，但也明显吃食表层食物，尤其是幼鱼。这个种与别的鲶鱼一样，无疑是靠其肉须和味觉在夜晚觅食的，但也可以设想，在其较清澈的栖处，通过视觉得到的食物比其它鲶类较多。没有加拿大的食性资料。幼鱼的食物主要是水生昆虫，稍长的鱼的食物是存在于其栖处的蜉蝣、毛翅目昆虫、摇蚊、软体动物、螯虾、蟹、绿藻、水生植物、种子、一些鱼类，以及偶尔也有鸟。在加拿大，各种鲤科小鱼和黄鲈处于优势，据 Bailey 和 Harrison (1948) 报导，这些鱼在依阿华州是作为这个种的食物。

幼鱼可能成为多种鱼类的食物，而成鱼

因其个体增大的优势，可能比较自由。除在作为其大部分食物的藻类和其它植物的区域外，渠鲶可能全以其它底栖食物和在其栖处的肉食性鱼类为食。

本种和扁头鲶 *Pyldictis olivaris* (Rafinesque) 的一个杂种曾被报导过。Sneed (1964) 曾试验进行蓝鲶、白鲶、扁头鲶与本种杂交以生产人工杂种，取得了结果。

该种 (*I. punctatus* 和 *I. anguilla*) 的寄生物，其范围遍及各类。Hoffman (1967) 曾作如下记录：原生动物 (14)，吸虫 (22)，绦虫 (6)，线虫 (8)，棘头虫 (2)，鱼蛭 (3)，甲壳类 (6)。在大湖区该种的寄生物记录已由 Bangham 和 Hunter (1939) 和 Bangham (1955) 所描述。

与人类的关系 本种是一种优质食用鱼。在大湖区和圣·劳伦斯河是重要的商品鱼之一，同时也是一种难于对付的游钓鱼。其肉色白，易脱落，但紧实而富有风味。一些人认为其太富“红肌”，常从两侧的中央将其剥去，一般则不这样做。将这种鱼划为“渠鲶类”进行商品统计分析，而以较小的种类的渔获物作为“大头鲶类”，与之对比。渠鲶渔获量在 1964 和 1968 年间，在安大略省，变幅从高的 1967 年的 990000 磅到低的 1966 年的 620000 磅。而全加拿大，则从 1964 年高的 1243000 磅，下降到 1966 年低的 693000 磅。在加拿大，其经营价值，高的为 1967 年的 232000 美元，低的为 1966 年的 158000 美元。1968 年，在安大略省，渔获量是 651000 磅，渔民获利 142000 美元。或 21 美分/磅，市场价值为 160000 美元。圣·克莱湖和伊利湖的产量是最高的商品渔获量。在美国的密西西比河区域和养鱼场，这是一个很重要的商品种。商业产量明显落后于需求。

渠鲶因其不明显的身价，作为一种游钓鱼尚有异义，在过去只受有限的加拿大钓鱼人欢迎。这可能是因为它只能在天黑以后才易捕到，而且钓到它较为困难，通常钓鱼的

区域也难于使用钓鱼装备。然而在捕捞别种鱼时却有许多渠鲶被捕获。现在钓鱼人数增加,为了试图捕捉更重的个体,已在各河流进行研究。渠鲶一般用定置渔具捕捉。于薄暮到初夜时分,在湍急的河流近于瀑布和水坝处,用大的鲤科小鱼、鱼片或肉片,或大的蚓丸诱捕。

这个种是一种优异的池塘养殖鱼,在美国采用得十分广泛。见 Regier (1963b) 的著述渠鲶在纽约州池塘养殖场的利用,那里曾获得每英亩 300 磅的收获量。Miller (1966) 在增殖管理概要中报导了美国各种

土著鱼类的估计渔获量和钓鱼的成功率。渠鲶曾在安大略省的一个公共渔业区的人工池塘中被成功地采用。

这种鱼和其它种鲶鱼的刺,曾经常常是印地安人人工制品的一部分。基部圆,倒钩刺被除去。刺用作钻皮革的钻子,如果基部完整则用作针。曾有一个得自安大略省呼隆湖 (Lake Huron) 岸的标本,用放射性碳测得其年代是公元前 1000 年。

钱 志 贵

译自《Freshwater Fishes of Canada》