

全国高等院校水产类专业规划教材

系统鱼类学

XITONG YULEIXUE

水柏年 赵盛龙 编著
韩志强 储张杰



海洋出版社

·全国高等院校水产类专业规划教材·

系统鱼类学

水柏年 赵盛龙 韩志强 储张杰 编著

海洋出版社

2019年·北京 全国新华书店、各大书城及网上书店均有销售

内 容 简 介

系统鱼类学是水产类专业研究生教育重要的学科专业基础课程，本书作为学科专业基础课配套教材，详细介绍了系统鱼类学的相关理论知识和实验技能。

主要内容：本书共分5篇，系统讲述了鱼类的系统演化，鱼类的外部形态、皮肤及其衍生物和内部构造，鱼类分类的基本知识，鱼类的种群、年龄、生长、摄食、发育、繁殖、集群和洄游等生物学基础。在理论讲解基础上，还详细介绍了鱼类学的生物学测定、系统比较解剖、系统分类等实验知识与技能。

编写特色：本书对理论和实验教学进行了教学实况录像，并上传至浙江海洋大学精品课程网站，方便读者学习参考；纸质教材与数字教学内容互动衔接，使得该课程教学达到客观与直观、动态与静态的有效结合，实现了鱼类学理论教学与实验教学的客观性、直观性、趣味性、高效性及先进性的教学效果。

读者对象：本书可作为水产类专业研究生教育的教材，也可作为生物类、海洋类、环境类等专业本科、研究生教育的选修教材，还可作为水产类等相关专业研究人员的参考资料。

图书在版编目(CIP)数据

系统鱼类学/水柏年等编著. --北京：海洋出版社，2018.12

ISBN 978 - 7 - 5210 - 0242 - 3

I. ①系… II. ①水… III. ①鱼类学 IV. ①Q959.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 250125 号

责任编辑：郑跟娣

发 行 部：010 - 62132549

责任印制：赵麟苏

总 编 室：010 - 62114335

出版发行：海洋出版社

编 辑 部：010 - 62100961

网 址：<http://www.oceanpress.com.cn>

承 印：北京朝阳印刷厂有限责任公司

地 址：北京市海淀区大慧寺路 8 号

版 次：2019 年 3 月第 1 版

邮 编：100081

印 次：2019 年 3 月第 1 次印刷

开 本：889 mm × 1 194 mm 1/16

印 张：29.5

字 数：640 千字

定 价：128.00 元

前 言

系统鱼类学是水产类专业研究生教育重要的学科专业基础课程，也被一些高等院校与科研院所的生物类、海洋类、环境类等专业列为选修课程。在国内，长期以来有关系统鱼类学的专门教材未见有出版，水产类专业研究生教学缺乏适用的教材，有关高校一般以自编讲义，或者以本科专业使用的鱼类学教材、有关区域或地方鱼类志及文献资料代替研究生教学的专门教材。

近年来，鱼类学的研究已从鱼类个体水平发展到种群、群落等系统水平，从形态学水平深入到分子学水平，尤其是随着信息技术和遥感技术在渔业上的应用，促进了仅有二百年历史的鱼类学学科发展突飞猛进，新鱼种不断被发现、命名；一些异名同种或同名异种又被逐步厘清。另外，一些现生鱼种资源又在衰退、枯竭，甚至灭绝，鱼类研究所取得的新知识、新成果不断涌现，导致现有的一些鱼类学教材与参考文献内容的更新步伐严重滞后于渔业的快速发展，难以适应现代渔业经济发展对系统鱼类学教学内容更新改革的迫切要求。鉴于此，编者根据多年的系统鱼类学研究生教育经验，编写了这本专门的系统鱼类学教材，以期为水产类及其他相关专业研究生的系统鱼类学教学提供可选的教材。

本书共分5篇，由系统鱼类演化学、系统鱼类形态学、鱼类系统分类学、鱼类系统生物学和系统鱼类学实验5部分内容组成。第一篇基于目前的研究成果，主要介绍鱼类的系统演化；第二篇主要系统介绍鱼类的外部形态、皮肤及其衍生物和内部构造；第三篇系统介绍鱼类分类的基本知识，介绍软骨鱼和硬骨鱼的系统分类与组成；第四篇系统介绍鱼类的种群、年龄、生长、摄食、发育、繁殖、集群和洄游等生物学基础；第五篇系统介绍鱼类学的生物学测定、系统比较解剖、系统分类等实验知识与技能。

本教材对理论和实验教学进行了教学实况录像，并上传至浙江海洋大学精品课程网站，以期与纸质教材相配套，提供给读者学习参考，期望实现《系统鱼类学》课程教学的客观与直观、动态与静态的结合，实现鱼类学理论与实验教学的客观性、直观性、趣味性、高效性及先进性的教学效果。

本书第一篇、第二篇、第四篇、第五篇内容由水柏年教授编写，第三篇内容由赵盛龙教授编写。韩志强教授、储张杰教授及田阔博士参与收集、筛选与整理部分文字资料以及

图片拍摄、收集与处理等工作。

本书可作为水产类专业研究生教育的教材，也可作为生物类、海洋类、环境类等专业本科、研究生教育的选修教材，还可作为水产类等相关专业研究人员的参考资料。

限于编者的学识水平，书中不妥或错误之处在所难免，望读者提出批评指正。

编 者

2017年6月



目 录

第一篇 系统鱼类演化化学

第一章 原索动物与圆口类的起源及演化	3
一、原索动物起源与进化	3
二、圆口纲的起源与演化	6
第二章 鱼类起源与演化	7
一、泥盆纪鱼类及无颌类	7
二、其他鱼类	9

第二篇 系统鱼类形态学

第三章 鱼类的外部形态	15
一、鱼体的外部分区	15
二、鱼类的体型	16
三、鱼类的头部器官	19
四、鳍	23
第四章 皮肤及其衍生物	29
一、皮肤与腺体	29
二、鳞片	34
三、体色及色素细胞	40
四、鱼类的发光器及发光	43
第五章 鱼类的内部构造	46
一、骨骼系统	46

二、肌肉系统	59
三、消化系统	63
四、呼吸系统	69
五、循环系统	79
六、生殖系统	82
七、神经系统与感觉器官	88
八、内分泌系统	99

第三篇 鱼类系统分类学

第六章 鱼类分类学概述	105
一、鱼类的内涵	105
二、鱼类的分类依据	105
三、鱼类的分类系统	106
第七章 头索动物与圆口动物	110
文昌鱼纲 Amphioxii	110
盲鳗纲 Myxini	111
七鳃鳗纲 Petromyzontia	111
第八章 软骨鱼纲	114
全头亚纲 Holocephali	114
板鳃亚纲 Elasmobranchii	116
第九章 硬骨鱼纲	142
辐鳍鱼纲 Actinopterygii	142
腕鳍鱼亚纲 Cladistia	142
软骨硬鳞鱼亚纲 Chondrostei	143
新鳍鱼亚纲 Neopterygii	144
肉鳍鱼纲 Sarcopterygii	353
腔棘亚纲 Coelacanthimorpha	353
肺鱼四足亚纲 Dipnotetrapodomorpha	353

第四篇 鱼类系统生物学

第十章 鱼类种群	357
一、种群的形成和概念	357
二、种群结构	360
三、种群的鉴定方法	361
第十一章 鱼类的年龄与生长	364
一、鱼类的年龄	364
二、鱼类的生长	373
第十二章 鱼类的摄食	381
一、鱼类的摄食类型和摄食方式	381
二、食物的选择性和食性的转换	383
三、鱼类食性的稳固性和可塑性	385
四、鱼类食性的研究	386
第十三章 鱼类的繁殖	391
一、鱼类的性成熟和繁殖力	391
二、鱼类的繁殖习性	399
第十四章 鱼类的生活与环境	405
一、鱼类与非生物环境因子的关系	405
二、鱼类与生物环境因子的关系	417
第十五章 鱼类的集群、分布与洄游	422
一、鱼类的集群	422
二、鱼类的分布与洄游	426

第五篇 系统鱼类学实验

实验一 鱼类外部形态系统观察与测定	437
实验二 鱼类消化器官系统、呼吸器官系统、循环器官系统、尿殖器官系统解剖观察	442
实验三 鱼类骨骼系统、肌肉系统、神经系统及感觉器官解剖观察	445
实验四 软骨鱼类常见种类观察与分类	450

实验五 鲈形目、海鲢目、鼠𬶮目、鲱形目、鲑形目和灯笼鱼目常见种类观察与分类	452
实验六 鳗鲡目、鲤形目、鲇形目、颌针鱼目、鳕形目、海龙目和鲻形目常见种类观察与分类	454
实验七 鲈形目常见种类观察与分类	456
实验八 鲽形目、鲀形目、𩽾𩾌目常见种类观察与分类	458
实验九 鱼类的鉴定分类与形态测定	460
参考文献	461

第一篇

系统鱼类演化学

第一章 原索动物与圆口类的起源及演化

一、原索动物起源与进化

现代的脊索动物门包括头索动物亚门、尾索动物亚门与脊椎动物亚门，如图 1-1 所示。低等脊索动物 (Chordata) 包括尾索类 (Tunicata) 和头索类 (Cephalochordata)，其原始祖先体内还没有坚硬的骨骼，不能在地层中留下化石，因而给探索脊索动物起源问题造成困难。近百年来，科学家采用了比较解剖学、胚胎学的材料进行分析推断，曾有学者提出过“环节动物说”(Annelid theory)，认为脊索动物起源于环节动物，但是这一观点学术论据不足，说服力不够，故不作详细介绍。此外，也有人提出“棘皮动物说”(Echinoderm theory)，认为脊索动物与棘皮动物拥有共同的祖先。此学说的根据是半索动物(又称隐索动物 Adelochordata)的成体拥有接近于棘皮动物的特点，而且胚胎发育与幼体的形态特征也与棘皮动物极为相似，另外通过对肌肉蛋白的生化成分分析(表 1-1)也可得出半索动物、棘皮动物与脊索动物具有明显的共同特征，均具有肌酸。半索动物与棘皮动物除了具有肌酸外，还拥有精氨酸，无脊椎动物含精氨酸却不含肌酸，所以，主张半索动物、棘皮动物与脊索动物源自共同祖先。由此，共同祖先分为 3 支演化(图 1-2)，即一个侧支演化为棘皮动物，这可以从被发现的一类原始棘皮动物 (Cothurnocystis) 化石得到更好的证明(图 1-3)，它们具有一系列鲨鱼一样的鳃裂，具肛后尾和背神经索，它们是一类用鳃裂滤食的动物，十分类似于现代的原索动物；另一个侧支进化为半索动物；主干进化为脊索动物，并将半索动物与棘皮动物作为从无脊椎动物向脊椎动物演化的过渡类型。

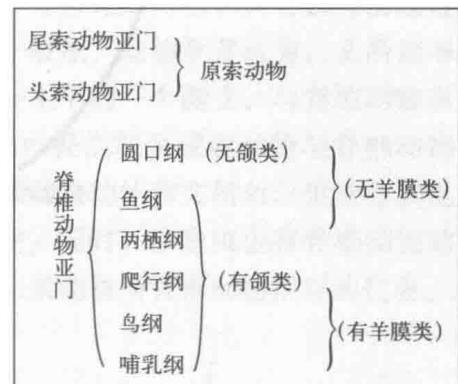


图 1-1 脊索动物分类

关于脊索动物的原始祖先的模样以及演化的过程，世界上一般公认的是英国生物学家加斯坦 (N. Garstang) 于 1928 年提出的脊索动物幼体进化假说。该学说认为脊索动物的原始祖先具有鳃裂，为滤食性生物，类似于现代的被囊动物成体营底栖固着生活。这类动物随后出现了具有脊索、背神经管和肛后尾的一个自由游泳蝌蚪状的幼体阶段，称为“蝌蚪幼体”阶段，这个幼体具有幼体“性熟”现象。在早期生命中，这种脊索动物的“蝌蚪幼体”阶段比固着生活的成体阶段生活的时间更长，此时，营固着生活的成体阶段就可能从这种原始的生命周期中被淘汰。因此，具有繁殖能力的尾索动物幼体样的蝌蚪幼体可能发展成脊索动物的祖先。这一点在现代的尾索动物尾海鞘纲的生命周期中可以明显得到佐证，即尾海鞘纲动物已失去固着阶段，具繁殖能力，这可作为幼体“性熟”的实例，并可视为脊索动物早期进化的活的样板。许多动物学者认为营固着生活的且滤食性的半索动物门羽鳃纲是尾索动物的祖先模型，羽鳃纲动物具有纤毛带的触手腕，利用触手腕滤取食物多于用鳃裂滤取食物，但是在此纲中某些种类在咽部

有鳃裂，可能咽鳃裂这种结构进化为一种更有效的取食方式而代替了触手腕滤食方式。除上述羽鳃类外，某些具柄的棘皮动物，如已灭绝的棘皮动物海果类(Carpoids)及腕足类(Lophophorales)在这方面都具有相似之处。这些动物具有相似之处，也许它们具有亲缘关系，并与早期脊索动物具有共同祖先，抑或这些动物均各自独立地经适应辐射而形成这些相似性。

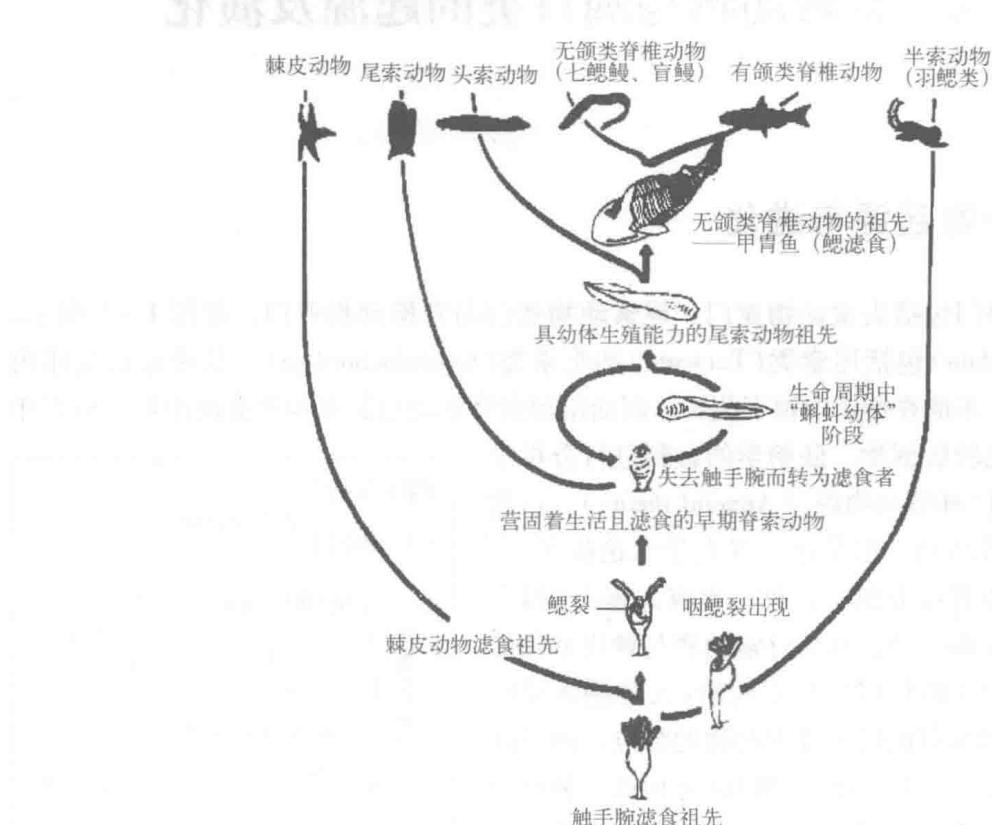


图 1-2 早期脊索动物进化树(引自 Mitchell)

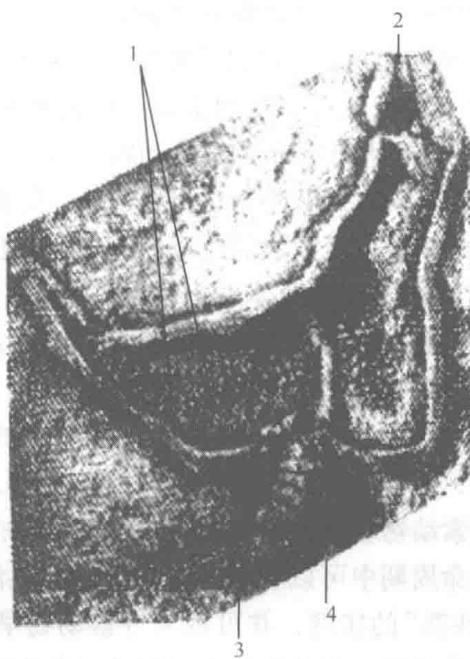


图 1-3 原始棘皮动物化石(引自 Hickman)

1—鳃裂；2—口；3—肛门；4—尾

表 1-1 肌蛋白生化成分比较

动物类型	精氨酸	肌酸
无脊椎动物	有	无
棘皮动物	有	有
半索动物	有	有
脊椎动物	无	有

在探索脊椎动物起源问题时，联系类似尾索动物样的祖先与早期脊椎动物之间也有几条线索可循。在原索动物中，文昌鱼具有尾索动物与脊椎动物二者的特征，它们的鳃裂像尾索动物而循环系统和按节分布的神经系统与肌肉系统均类似于脊椎动物，消化管中的内柱与脊椎动物的甲状腺同源，尤其是胚胎发育的中胚层体腔囊的形成方式，前 14 对体节的形成方式同于棘皮动物与半索动物，14 对体节之后的中胚层是从一条独立的细胞带形成的，这种方式又与脊椎动物是一致的。另外，文昌鱼的受精卵在卵裂过程中的染色体具有明显的双层结构，这又与棘皮动物的海胆等相似，而不同于脊椎动物。但文昌鱼又是十分特化的动物，其脊索向前超过神经管，按节排列的肾管和生殖腺与脊椎动物不同。因此，一般地，动物学者认为，文昌鱼不能代表脊椎动物的祖先。故文昌鱼可能是脊索动物进化中离开主干的一个侧支，与脊椎动物有共同祖先。七鳃鳗生命周期中的幼体——沙隐虫(图 1-4)也可提供联系原索动物与脊椎动物的一些证据，如它具有脊索动物的基本特征，十分类似于尾索动物幼体和文昌鱼。生活方式也与文昌鱼极为相似，营钻沙生活，以鳃呼吸和围鳃腔滤过食物。同时，沙隐虫也有脊椎动物的肝、肾和胰以及分节排列的肌肉。所以，沙隐虫不失为联系原索动物与脊椎动物很好的代表。

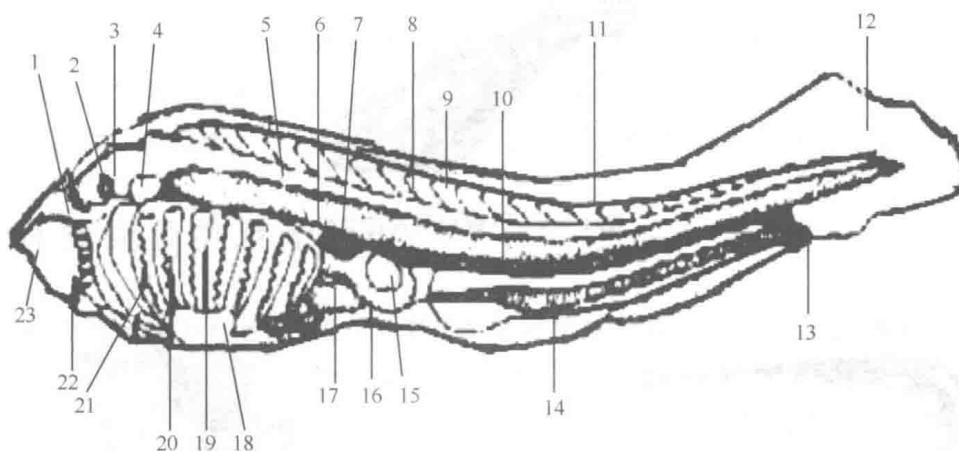


图 1-4 七鳃鳗幼体——沙隐虫纵切面

1—垂体囊；2—眼；3—脑；4—内耳；5—脊髓；6—脊索；7—前肾；8—肌隔；9—肌节；10—背肾；
11—背鳍；12—尾鳍；13—肛门；14—肠；15—胆囊；16—肝；17—心脏；18—咽下腺；19—鳃弓；
20—鳃囊；21—鳃；22—口触须；23—口笠

综上所述，从无脊椎动物到脊索动物是一个飞跃。英国生物学家加斯坦提出的脊索动物幼体进化假说认为脊索动物的原始祖先具鳃裂以滤过取食，而类似于现代生存的被囊动物成体那样营底栖固着生活的动物。由此可知，相当于原始无头类的成体营固着生活，用鳃裂滤过取食，幼体自由游泳生活，具幼体性状并能繁殖的尾索动物样的脊索动物的祖先进化为以鳃滤过取食的有头但无颌的脊椎动物的祖先，相当于原始有头类。

二、圆口纲的起源与演化

现存圆口纲的两个目迄今尚未找到化石。但在距今 5.25 亿年的古生代早期的奥陶纪(或寒武纪)、志留纪和泥盆纪的地层中却发现了甲胄鱼类(Ostracodermi)的化石,如图 1-5 所示。这类鱼一般在体前部覆盖着盔甲样的外骨骼,较现在的圆口纲动物有许多共同的形态特点,如无上下颌,早期类型无成对的附肢,有鳃笼和单鼻孔,嗅囊与鼻垂体囊相通,两眼可见有小的松果体孔,内耳有两个半规管孔等,这说明它们之间存在一定的亲缘关系。

甲胄鱼是现在已发现最早的脊椎动物化石,现生存的圆口纲可能是甲胄类的后裔。甲胄鱼是适应于向底栖生活发展的一支,这两类不一定有直接的亲缘关系,可能来自共同的无颌类祖先。

无颌鱼类包括迥然不同的头甲类和鳍甲类两大类,每类又各有分支,有不同类型的形形色色代表,也曾繁盛一时,但好景不长,到泥盆纪中期(距今约 3 亿 5 千万年前),它们绝大多数绝灭了。只因现生的七鳃鳗和盲鳗的某些特征与头甲类一致,学者揣测,前者有可能是后者的现生代表,如图 1-6、图 1-7 所示。因此,头甲类应还没最后灭绝。但是从头甲类到七鳃鳗和盲鳗之间,从泥盆纪到现代 3 亿多年间,都没发现它们的中间环节。究竟这些营寄生生活的现代无颌鱼类是如何从身披甲胄的祖先进化来的,这还是一桩悬案。鳍甲类无现生代表,被认为是一灭绝的类别。但是,由于鳍甲类中的异甲类的某些特征与后期的有颌鱼类近似,有人认为异甲类可能是有颌鱼类的远祖。究竟是否这样,尚需更多的论证。

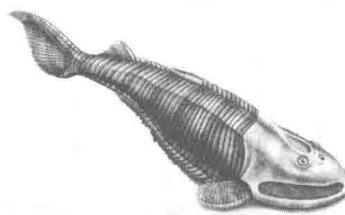


图 1-5 甲胄鱼复原图

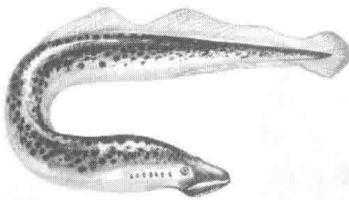


图 1-6 七鳃鳗

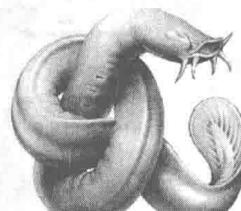


图 1-7 盲鳗

过去一般认为海洋是脊椎动物的发源地,但根据最早的脊椎动物化石——甲胄鱼所在地层进行岩相、岩性与同层的无脊椎动物化石的综合分析研究,推断 5 亿年前这些动物都栖息于淡水中。由河、湖移居海洋是在泥盆纪中期之后,这样脊椎动物起源于淡水的说法便被更多的人接受。

第二章 鱼类起源与演化

演化又称进化，指生物在不同世代之间具有差异的现象以及解释这些现象的各种理论。演化的主要机制是生物的可遗传变异以及生物对环境的适应和物种间的竞争。自然选择的过程，会使物种的特征被保留或淘汰，甚至使新物种诞生或原有物种灭绝。现代生物学家认为，地球上的所有生命，均来自 30 多亿年前的共同祖先，之后生物持续不断地演化。直到今天，世界上现存有大约 1 350 万个物种。

解释演化的理论为演化论，虽然以用进废退理论著名的拉马克，是最早把演化建立为一门学问的生物学家之一，但是达尔文与华莱士所提出的“物竞天择”与“适者生存”等概念，才是后来的生物学家所普遍接受的理论。在达尔文的《物种起源》一书中，“天择”第一次被提出作为演化的机制。由于演化的观念与宗教信仰，尤其是对人类起源的观点有所冲突，因此导致从达尔文时代至今，宗教、社会与哲学层面的诸多争议持续不断。

近年来，出现了整合生物学各分支学科以及研究生物演化的现代综合理论。例如种系发生学(phylogeny)应用生物化学与分子生物学的 DNA 序列和蛋白质序列分析及古生物学的化石比较等方式，研究物种演化史与物种之间的关系；以数学模式描述演化动力影响下，等位基因分布和改变的群体遗传学等。此外，演化还衍生出演化发育生物学、系统分类学与人类演化学等学科门类。现今，生物学家所了解的演化过程，已经能够总结出演化时间表。

鱼类作为纷繁复杂的生物界一大类群，人类对其演化特征乃至规律开展了许多研究，形成了许多共识，进而日益发展，形成了鱼类系统演化的理论体系，并被应用于生产与生活中。

一、泥盆纪鱼类及无颌类

泥盆纪被誉为地球历史上的“鱼类时代”，是最早的脊椎动物——无颌类及其他古老鱼类分化发展的重要时期，如图 2-1 所示。过去我国在这方面的研究近于空白，只在 20 世纪 40 年代描述了中华沟鳞鱼(*Bothrolepis sinensis*)的一个种，曾报道了在云南发现头甲鱼等，又在 1948 年描述了亚洲棘鱼(*Asiacanthus*)。泥盆纪鱼形动物群中许多类群(从亚纲到种)，具有强烈的地域色彩。这些发现已引起全世界的重视。无颌类化石主要是以多鳃鱼(*Polybranchiapis*)和盔甲鱼(*Galeaspis*)为代表的两个亚纲，这两个大类都包括不少种属，尤其前者广泛分布于中国南方，种类更为丰富。这些无颌类和胴甲鱼类对我国南方泥盆纪非海相地层的划分和对比起着极大作用，在古生物学意义上也具有重大意义。除了两大类的明显区域性特征以外，盔甲鱼类不具感觉区以及前 3 对鳃弓的退化，多鳃鱼类由于内骨骼的骨化而保存下来的头部的内部构造等，在研究无颌类分类及各亚纲之间的相互关系上将提供极有价值的线索。

如图 2-1、图 2-2 所示，对于最原始的有颌脊椎动物——盾皮鱼类的研究，首先于 20 世纪 50 年代初发现于四川江油中泥盆纪地层，名为乐氏江油鱼(*Kiangyousteus yohii*)，随后在西南诸省发现较多。长胸类的北极鱼类(*Arctolepids*)，从早泥盆纪的斯氏鱼(*Szeaspis*)到晚泥盆纪

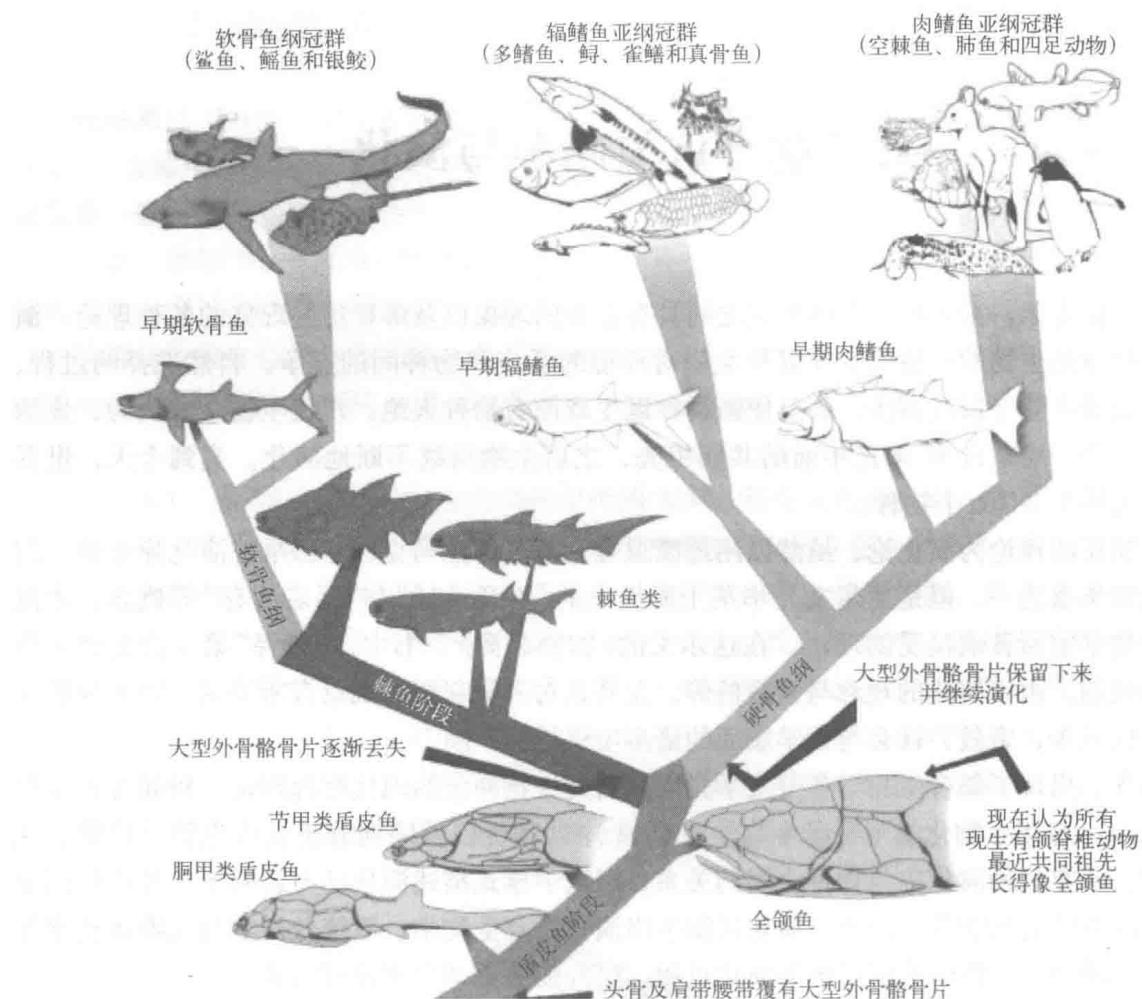


图 2-1 有颌脊椎动物家谱

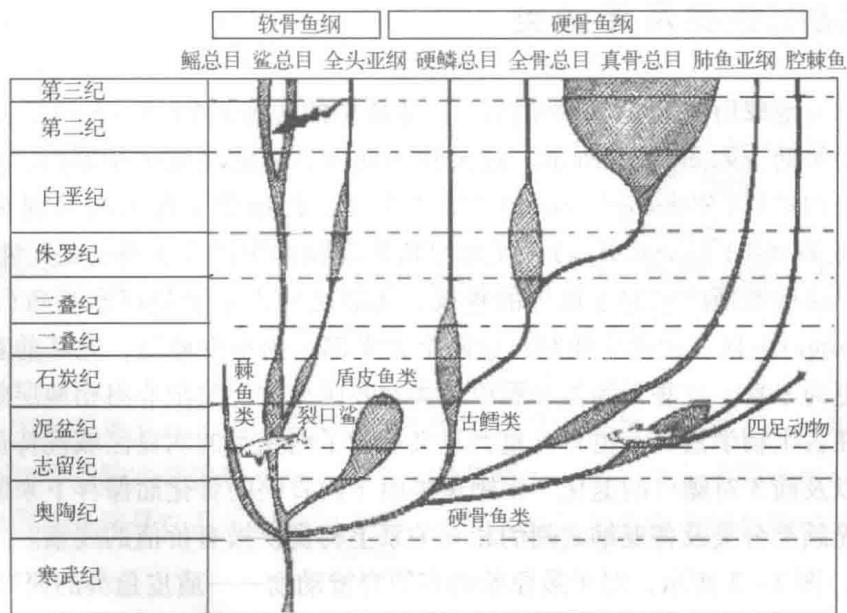


图 2-2 鱼类系统演化