

中国裂腹鱼亚科鱼类的系统分类研究*

武云飞

(中国科学院西北高原生物研究所)

裂腹鱼亚科隶属鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(Cyprinidae)。我国的种类占世界总种数的80%以上, 它们主要分布在青藏高原及其周围的河流、湖泊之中。生活环境的特点是海拔高、辐射强、水温低。由于它们对高原特殊环境表现出独特的适应性, 而且又是这些水域中的主要渔捞对象, 因此对它们的研究, 既具理论意义, 又有实践价值。

这些鱼类的肛门两侧为扩大的鳞片所夹, 在狭窄的腹鳍后方形成一条裂隙, 故被称为裂腹鱼类。在我国古籍《本草纲目》(李时珍, 1590)中, 被誉为“嘉鱼”, 并有: “嘉鱼, 蜀郡处处有之, 状似鲤而鳞细如鱗, 肉肥而美, 大者五六斤, 食乳泉、出丙穴”的记载。经刘成汉(1964)考证, 确认“嘉鱼”即裂腹鱼属(*Schizothorax*)鱼类。在《西宁府新志》(杨应琚, 1746)和《西藏赋》(和宁, 1797)等中, 也屡见青海、西藏地区裂腹鱼类的记载。

自 Heckel (1838) 首次对裂腹鱼属的10种鱼名描述以来, 有关鱼类区系、地理分布、生物学特性及起源等方面的研究普遍展开。提供不少有价值的报道。但如果仅局限于前人的论述, 而缺少更详尽地实际调查和标本对比, 或仅满足局部地区或个别属种的描述, 人云亦云, 是难得系统分类完整结果的。因此, 作者首先从掌握本亚科已知种类的原始描述上着手, 并在国内青海、西藏、新疆、甘肃、四川、湖北、云南、贵州等省区的江河、湖泊进行广泛调查采集。在核对标本的基础上, 进而对国内有代表性的属种作全面骨骼解剖学的观察比较, 然后借助 Hennig (1965) 所倡导的分支分析方法进行系统发育分析, 以阐明本亚科属种间错综的亲缘关系。最后分别讨论有关起源、发生中心及形成历史等问题。

一、研究简史

Heckel (1838) 最早将一批鲤科鱼类定名为 *Schizothorax* 属, 从此开始了裂腹鱼类的研究。该属限定于这样的鱼类: “体披细鳞, 肛门具有扩大臀鳞。须两对, 咽齿三排”。属下分 A、B、C 3 个组, 共记载 10 种鱼名。1843 年又将该属分作 *Schizothorax* 和 *Schizopyge* 2 个亚属。此后, McClelland (1839 和 1842) Bleeker (1860 和 1863), Steindachner (1866), Günther (1868), Day (1871 等), Bepr (1914—1949) 和 Hora (1934, 1935), Tilak (1975) 等除提出许多新属种外, 并对一些属种进行了整理。Sauvage

* 1982年9月21日, 曾在第四届欧洲鱼类学会议上宣读。工作期间, 夏武平、印象初所长多方面大力支持。中国科学院水生生物所、中国科学院动物研究所、中国科学院昆明动物研究所提供很多参考资料和标本。伍献文、郑葆珊、褚新洛教授热忱指导。有关渔场、水文站等单位提供许多工作方便。吴翠珍同志绘制图表、协助解剖骨骼标本, 在此一并表示衷心感谢。

(1880), Kessler (1897), Герценштейн (1889, 1891, 1892), Nikolsky (1897), Regan (1904, 1905, 1907, 1914), Lloyd (1908) 等分别提出我国新疆、青海、西藏、四川、云南等地的许多新属新种。

本世纪 30 年代,朱元鼎(1935)在中国鲤科鱼类的鳞片、咽骨和咽齿的比较研究中,对我国裂腹鱼类各属进行较全面整理,并提出 *Herzensteinia* 属名。张春霖(1930, 1933),方炳文(1936),张孝威(1944)发表了我国四川、云南、贵州等地的不少鱼类新种。50 年代以后,成庆泰(1958),张春霖(1964),曹文宣等(1962, 1964),岳佐和(1964),又分别报道了我国云南、西藏、四川等地的裂腹鱼类。

在本亚科鱼类的骨骼解剖学方面,主要有 Еремеева (1950) 的鲃亚科鲃群的头骨形态学研究,揭示了鲃类(包括 1 种 *Varicorhinus*, 3 种 *Barbus* 和 6 种 4 属 *Schizothoracinae* 鱼类)头骨结构的共同特征以及不同代表间在咽器、口器及头骨结构方面的差异。Ramawami (1955) 在鲤亚科鱼类的骨骼系统研究中,零星介绍过某些裂腹鱼类的骨片特征。Дас (1967) 通过头骨研究,证实 *Schizothorax* H. 属中存在两个截然不同的头骨类型,从而认为它可以被划分为两个不同的属。

Mirza (1977) 根据 3 种典型的 *Schizothorax* 属鱼类头后骨骼,脊椎和鳍骨的形态差异的研究,认为 *Schizothorax* H. 可划分 3 个不同亚属。

有关本亚科鱼类的起源、演化和亲缘关系的研究,首见于 Cuvier 等, 1840; Герценштейн, 1889, 认为裂腹鱼起源于全身披鳞的鲃亚科某些鱼类,而 Annadale 和 Hora (1920) 确信其与 *Lebeo rohita* 有亲缘关系。以后 Никольский (1938, 1950) 认为它们“起源于鲃亚科的某些鱼类,于第三纪前半纪从南亚或东南亚向北洄游到中亚。喜马拉雅山和西藏地势的变高导致中亚动物区系与南亚的分离,由于冰川在高山区发展而加强了彼此的分离。在严酷条件下的长期发展导致形成裂腹鱼亚科的一些特殊适应”。当时 Hora (1953) 的意见与他基本一致。这种观点为曹文宣等(1962)和 Das (1963), Mirza (1975) 等人所接受。Vănărescu (1977) 提出“*Schizothoracinae* 等是原产亚洲”的观点,似与 Никольский (1938) 和 Васнецов (1950) 所认为的“裂腹鱼亚科形成和继续分化是发生在它们现在居住的地点,是中亚山区”的意见相吻合。上述有关裂腹鱼类起源的推断,各有一定道理,但都缺少确凿证据。近来,曹文宣等(1981),根据形态学、古生物学证据和动物地理学的资料,研究认为,裂腹鱼类是晚第三纪分布于青藏地区的原始鲃亚科鱼类,适应于高原特殊环境而产生的一个自然类群。

显而易见,上述有关资料,为本亚科鱼类分类系统的研究,提供了十分宝贵的科学依据。

二、中国裂腹鱼亚科属名整理和分属检索

Heckel (1838) 之后,相继有 23 个属和亚属名发表,及数以百计的种名,其中有不少同物异名或异物同名,有待进一步清理。

二十年来,作者在国内采到大批裂腹鱼类标本和第三纪化石标本 (*Plesioschizothorax macrocephalus* Wu et Chen 武云飞,陈宜瑜, 1980),经鉴定研究:我国已发现的 80 余种

和亚种,被确定为67个有效种和亚种,隶属于11个有效属,各属名¹⁾如下:

1. 弓鱼属 (*Racoma* McClelland, 1842)
Synonyms: Section B and C of *Schizothorax* Heckel, 1838; *Paraschizothorax* Bleeker, 1863; *Schizopyge* Bleeker, 1863; *Paratylognathus* Sauvage, 1880; *Aspiostoma* Nikolsky, 1897; *Schizothoracichthys* Misra, 1962.
2. 裂腹鱼属 (*Schizothorax* Heckel, 1838)
Synonyms: *Oreinus* McCl., 1839; *Schizopyge* Heckel, 1843; *Englottogastus* Gistel, 1848; *Opistocheilus* Bleeker, 1860; *Tetrostichodon* Tchang et al. 1964; *Paraschizothorax* Tsao 1964.
3. 扁吻鱼属 (*Aspiorhynchus* Kessler, 1897)
4. 叶须鱼属 (*Ptychobarbus* Steindachner, 1866)
5. 裸重唇鱼属 (*Gymnodiptychus* Herzenstein, 1892)
6. 重唇鱼属 (*Diptychus* Steindachner, 1866)
7. 裸鲤属 (*Gymnocypris* Günther, 1868)
(Synonym: *Rugogymnocypris* Yueh et Hwang, 1964).
8. 尖裸鲤属 (*Oxygymnocypris* Tsao, 1964)
9. 裸裂尻鱼属 (*Schizopygopsis* Steindachner, 1866)
(Synonym: *Herzensteinia* Chu, 1935)
10. 黄河鱼属 (*Chuanchia* Herzenstein, 1891)
11. 扁咽齿鱼属 (*Platypharodon* Herzenstein, 1891)

在上述属名中,目前无争议的属级名有 *Aspiorhynchus*, *Schizopygopsis*, *Gymnocypris*, *Chuanchia*, *Platypharodon* 和 *Oxygymnocypris* 以及阿富汗、巴基斯坦和伊朗特有属 *Schizocypris* 和南印度的 *Lepiopygopsis* 等9个属和亚属。*Opistocheilus* Bleeker (1860) 和 *Aspiostoma* Nikolsky (1897) 在发表后不久又分别被原作者当作 *Schizothorax* 的异名摒弃 (Bleeker, 1863 和 Nikolsky, 1899)。*Paratylognathus* 被曹文宣 (1962) 证实是 *Schizothorax* 的异名。武云飞等 (1977) 和任慕莲等 (1981) 分别认为 *Rugogymnocypris* Yueh et Hwang 和 *Herzensteinia* Chu 是 *Gymnocypris* 和 *Schizopygopsis* 属的异名。

下剩的12个属名中, *Diptychus*, *ptychobarbus* 和 *Gymnodiptychus* 3个属名具有咽齿2排、须1对的特征,且为 Bepr (1914—1949) 和曹文宣 (1962, 1964) 合并为1属。本作者 (1979) 指出,“*Ptychobarbus* 与 *Diptychus* 属在咽骨形状、鳞片分布、下颌有无角质和唇的结构等主要形态特征方面存在着明显差异。这些差异表现出两属间形态的相对稳定和各自的独特性,而作为属间的鉴别特征完全可靠,故应坚持 Steindachner 划分两属的意见”。该意见将在本文中进一步证实,我们同样认为 *Gymnodiptychus* 属分立也是正确的。

Englottogastus 属名是 Gistel (1848) 鉴于 *Oreinus* 属名易与其先发表的 *Oreinus* 属名混淆而提出的,我们认为无此必要。因此是它的同物异名。

Paraschizothorax Bleeker (1863) 是以 *S. hügelii* Heckel 为模式种建立的属,百年间无人问津,另外据其模式种的主要形态特征描述,应是 *Racoma* 属的一个种,因此本属可以作为 *Racoma* 属的同物异名。

1) *Schizocypris* Regan (1914) 和 *Lipiopygopsis* Sandara (1941) 是我国尚未发现的两属鱼类,本文暂不讨论。

Tetrosticodon Tchang et al. (1964) 和 *Paraschizothorax* Tsao (1964) 都是以 *S. o'connori* Lloyd 为模式种建立的, 主要依据是下咽齿 4 排。据我们在雅鲁藏布江同一水系采到的同种标本, 拉萨河的 100 尾标本中发现 1 尾的下咽齿为 3 排, 易贡湖的 28 尾标本中, 8 尾 4 排, 20 尾 3 排。说明该种的下咽齿排数变异很大。另外在 *R. macropogon* Regan 中也发现有个别下咽齿为 4 排的个体, 因此下咽齿 4 排是一个不稳定征状, 不能作为分属依据。故这两个属级名称都不能成立, 应当为 *Schizothorax* 的同物异名。

Heckel (1838) 下分 *Schizothorax* 为 3 组。据原始描述, A 组主要特征是“头短; 口下位, 横裂; 下唇里面厚, 为充满口腔的软骨质(角质)。下唇边缘上具一锋棱, 后部为完整的皮肤, 其上多乳突”。它包括 *S. plagiostomus* H. 等 2 种鱼名。B 组: “口呈马蹄形。下唇软骨质平, 边缘锐利, 唇后部只围绕口角, 中间间断”。有 *S. curvifrons* H. 等 4 种鱼名。C 组: “唇无软骨质尖缘, 为圆形肉质”。有 *S. hügelii* H. 等 4 个种名。但 Heckel (1843) 在《叙利亚的鱼类》中, 又根据角质的有无, 将有角质的 A、B 两组划为 *Schizopyge* 亚属, 无角质的 C 组划为 *Schizothorax* 亚属 (Heckel, 1846—1849 和 Steindachner, 1866)。

McClelland (1839) 在《印度鲤科志》中提出 *Oreinus* 亚属, 包括 *O. guttatus* 等 4 个种名。1842 年又为阿富汗的裂腹鱼类提出 *Oreinus*, *Racoma*, *Schizothorax* 3 个属级名称, 并置于 *Schizothoracinae* 亚科之下。3 个属级名称分别相当 *Schizothorax* Heckel 的 A、B 和 C 3 个组, 其中 *Racoma* 是新属级名称。同时在 *Oreinus* 中又引进了 *Oreinus plagiostomus* (H.) 和 *O. griffithii* McCl. 2 种鱼名, 该文共记载 15 个种名。

重新使用 *Racoma* 属名(武云飞等, 1979)的理由如下: 1) 本属为 McClelland (1842) 所建立。Bleeker (1863) 指定其模式种为 *R. labiata*, 其原始描述明显区别于 *S. plagiostomus*, 且 Hora (1934) 又据地模标本详细补充描述。另外, Hora (1935) 和 Mukerji (1936) 证明 McClelland (1842) 的 *Racoma labiata* 和 *Schizothorax ritchieana* 是同种, 说明 McClelland 的 *Racoma* 和 *Schizothorax* 没有稳定的区别特征。因此, 两者只能给予一个有效名 *Racoma*。2) 我们的研究证实 *Schizothorax* Heckel 属的模式种 *S. plagiostomus* 作为本属 A 组代表具有头短, 乳突发达的完唇下唇和近方形齿骨等征状, 显然不同于本属的头长适中、唇多叶、齿骨叉状的 B 和 C 组鱼类。这些征状可作为属级鉴别特征, 因此说 *Schizothorax* H. 属包含有两个不同属群, 其属名应是最早的有效名, 即 *Schizothorax* H. 和 *Racoma* McCl.¹⁾

裂腹鱼亚科鱼类分属检索表

- 1(6) 下咽齿 3 或 4 排, 有尾神经骨
- 2(5) 须 2 对, 体被细鳞或部分被鳞
- 3(4) 下唇两叶, 三叶; 下颌无角质或有一般角质(即不形成一个唇吸盘); 齿骨三叉状, 前关节面低矮…… 弓鱼属 (*Racoma* McCl.)
- 4(3) 下唇完整具多数乳突, 内部充满软骨质; 下颌前缘具锐利锋棱, 与唇共同构成一个唇吸盘; 齿骨近方形, 前关节面高纵…… 裂腹鱼属 (*Schizothorax* Heckel)
- 5(2) 须 1 对; 体被细鳞…… 扁吻鱼属 (*Aspiorhynchus* Kessler)

1) 这与 Misra (1962), Дас (1967) 划分两属的意见相似。Mirza (1977) 将 *Schizothorax* H. 分为 *Schizothorax*, *Racoma* 和 *Schizopyge* 三亚属, 并重新指定 *Schizopyge* 的模式种为 *Schizothorax esocinus* H.。由于我们尚未研究该种标本, 故暂不讨论。

- 6(1) 下咽齿 2 或 1 排; 无尾神经骨
 7(12) 须 1 对, 体部分被鳞或裸露
 8(11) 下颌无锐利角质; 下唇多发达; 有前腭骨
 9(10) 身体除腹部外被有细鳞…………… 叶须鱼属 (*Ptychobarbus* Steind.)
 10(9) 身体几乎完全裸露…………… 裸重唇鱼属 (*Gymnodiptychus* Herz.)
 11(8) 下颌有锐利角质; 下唇不发达; 体被细鳞, 但侧线下鳞片稀疏或裸露; 无前腭骨…………… 重唇鱼属 (*Diptychus* Steind.)
 12(7) 无须; 身体几乎完全裸露
 13(16) 下颌无锐利角质; 舌颌管异常发达, 为一列深圆形腔洞
 14(15) 腹鳍起点在背鳍起点之后; 下眶骨 7 块…………… 裸鲤属 (*Gymnocypris* Günther)
 15(14) 腹鳍起点在背鳍起点之前; 下眶骨 6 块…………… 尖裸鲤属 (*Oxygymnocypris* Tsao)
 16(13) 下颌角质锐利或厚而平截; 舌颌管腔为深孔状或细小孔洞
 17(20) 无上颌角质细缘; 下咽骨弧形; 咽齿不侧扁, 非铲状; 无后下颞窝
 18(19) 下颌角质锐利; 唇后沟中断; 舌颌管为深孔状连管; 副蝶骨平或微上翘…………… 裸裂尻鱼属 (*Schizopygopsis* Steind.)
 19(18) 下颌角质厚而平截; 唇后沟连续; 舌颌管为细小孔洞连管; 副蝶骨明显上翘…………… 黄河鱼属 (*Chuanchia* Herz.)
 20(17) 上颌具角质细缘; 下咽骨宽, 近三角形; 咽齿侧扁呈铲状; 有后下颞窝…………… 扁咽齿鱼属 (*Platypharodon* Herz.)

三、特征分析

多数鱼类学家共同认为裂腹鱼亚科起源于某些鲃亚科鱼类 (Hora, 1937; Никольский, 1950; Васнецов, 1950 等)。通过裂腹鱼类、鲃类和化石鱼类 *Plesioschizothorax macrocephalus* 的外部形态, 主要骨骼结构的详细比较¹⁾之后, 作者认为裂腹鱼与鲃亚科鱼

1) 解剖自采裂腹鱼类标本 45 种和亚种, 名录如下:

Schizothorax plagiostomus H., *S. molesworthi* Chaudhuri, *S. myzostomus* Tsao, *S. nukiangensis* Tsao, *Tetrostichodon o'connori* (Lloyd); *Schizothorax macropogon* (Regan), *S. waltoni* (Regan), *S. pseudak-saiensis* Herz., *S. intermedius* McCl., *S. argentatus* Kessl., *S. euryostomus* Kessl., *S. biddulphi* Gunther, *S. prenanti prenanti* (Tchang), *S. prenanti scleracanthus* Wu et Chen, *S. dolichonema* Herz., *S. lissolabiatu* Tsao, *S. lantsangensis* Tsao, *S. yunnanensis* Norman *S. yunnanensis poshanensis* Tsao, *S. taliensis* Regan; *Aspiorhynchus laticeps* (Day); *Ptychobarbus conirostis* Steind., *P. kaznakovi* (Nikolsky), *P. dipogon* (Regan); *Diptychus maculatus* Steind.; *Gymnodiptychus dybowskii* Kessl., *Gymnodiptychus pachycheilus* Herz., *Gymnodiptychus* sp.; *Gymnocypris dabola* Gunther, *G. waddellii* Regan, *G. chui chui* Tchang et al., *G. chui* sub. sp., *G. przewalskii* (Kessl.), *G. eckloni* Herz., *G. scolistomus* Wu et Chen; *Oxygymnocypris stewartii* (Lloyd); *Schizopygopsis stoliczkae* Steind., *Sp. younghusbandi* Regan, *Sp. malacanthus malacanthus* Herz., *Sp. m. cheng* (Fang), *Sp. pylzovi* Kessl., *Sp. kessleri* Herz., *Sp. microcephalus* (Herz.); *Chuanchia labiosa* (Herz.); *Platypharodon extremus* Herz.

解剖鲃亚科鱼类标本 5 种:

Varicorhinus macrolepis (Bleeker); *Sinocyclocheilus grahami* (Regan), *S. multipunctatus* (Pellegri); *Barbodes hexagonolepis* (Hamilton); *Percocypris pingi pingi* (Tchang)

检查中国科学院水生生物所骨骼标本 11 种和亚种, 名录如下:

Varicorhinus lepturus (Boulenger); *V. heratensis* Steind.; *Barbus barbatus* (L.); *Tor brevifilis brevifilis* (Peters), *T. b. hainanensis* Wu; *Barbodes daliensis* Wu et Lin, *Barbodes caldwelli* (Nichols); *Sinilabeo decorus* (Peters); *Garra pingi* (Tchang); *Osteochilus vittatus* (C. et V.); *Cirrhinus molitorella* (C. et V.) 以及 *Barbus brachycephalus* Kessler 的整体 X 光片。

类的共同特征有下列五项：(1) 臀鳍无硬刺，分枝鳍条 5(6) 根；(2) 嗅觉器官具充分大的嗅凹；(3) 无方骨——后翼骨孔；(4) 第 2、3 脊椎骨的椎体完全愈合，其复合神经棘呈片状；(5) 基枕骨咽后突不平扁。以上共同特征说明裂腹鱼类与鲃类来自共同祖先类型，并再次支持了“裂腹鱼类与某些鲃类关系最近”的论点。

裂腹鱼类与鲃亚科的主要区别有下列三点：

(1) 肛门至臀鳍基部两侧各有一列特化的大型鳞片，谓之臀鳞；(2) 侧线鳞数目多于 80 枚，且都大于体鳞；(3) 蝶耳骨棘与额骨侧突紧贴，其间无明显孔洞。

这三点不同则为裂腹鱼亚科鱼类区别于鲃亚科鱼类的共同特征。表明本亚科各属鱼类有着共同的历史渊源，它们是来自共同祖先的一个单源群。

鉴于伍献文等(1977)指出：“四须鲃是鲃亚科中最原始的属”。在此我们以具 6 属裂腹鱼类的雅鲁藏布江中的墨脱四须鲃 (*Barbodes hexagonolepis* (Hamilton)) 作为裂腹鱼类的近似祖先型。假定它所具有的特征是原始的，即裂腹鱼类的祖征 (Plesiomorphy)。把其

表 1 裂腹鱼(亚科)鱼类征状分析

Table 1 Characters analyses in schizothoracine fishes

征 状 Character	征状状态 Character state	
	近典型的 Plesiotypic	离典型的 Apotypic
1. 鳞片 Scales of body	全身披有细鳞 With minute scales (A)	除腹部外，体披细鳞 With minute scales except venter (B) 身体两侧和尾部多少地被有细鳞 More or less with minute scales on both sides of body and tail (C) 全身几乎完全裸露 Body almost entirely naked (D)
2. 须 Number of barbels	2 对 2 Pairs (A)	1 对 1 Pair (B) 无须 Absent (D)
3. 下唇形状 Shape of lower lip	唇两叶，仅存于口角 Bilobed, only present at mouth corner (A)	唇厚而充分发育，两叶或三叶 Well-developed bilobed or trilobed (B) 唇完整，后缘可完全回翻 Complete, can entirely turn back (D)
4. 下颌角质 Horny sheath of lower jaw	无角质 Absent (A)	下颌具内缘角质 With inside horny sheath (B) 角质前缘平直锐利或角质楔形 With straight sharp anterior edge or wedged (C) 角质高隆，充满口腔 Uplifted, nearly fill up mouth cavity (D)
5. 下颌和口的位置 Position of lower jaw and mouth	下颌位于上颌之后，口亚下位 Behind vertical of upper jaw, mouth subterminal (A)	下颌更短于上颌，口下位 More behind vertical of upper jaw, mouth inferior (B) 下颌与上颌平齐，口端位 Lower and upper jaws equal, mouth terminal (C) 下颌突出于上颌之前，口裂倾斜 Before upper jaw, mouth cleft much oblique (D)

表 1(续)

Table 1. (Continued)

征 状 Character	征状状态 Character state	
	近典型的 Plesiotypic	离典型的 Apotypic
6. 腹鳍位置 Position of ventral fin	相对于背鳍起点或稍后于其 垂直线 Origin opposed to or slightly behind vertical line of Dorigin (A)	相对于背鳍第 2—4 分支条 Between vertical of 2nd and 4th branched D-ray (B) 相对于背鳍第 4 分支条之后 behind vertical of 4th bran- ched D-ray (C) 相对于背鳍起点之前 In front of D-origin (D)
7. 雌雄差异 Sexual dimorphism	成熟雄体臀鳍最后分支鳍条 为软刺, 不呈钩状 Posterior ray of anal fin of mature male soft and not hooked (A)	具钩状硬刺 Posterior ray of anal fin of mature male hard and hooked (D)
8. 下咽齿排数 Number of rows of pharyngeal teeth	3 排 3 (A)	4 排 4 (B) 2 排 2 (C) 1 排 1 (D)
9. 下咽齿形状 Shape of pharyngeal teeth	齿顶端钩状, 撕裂齿 Tip of teeth hooked, Grasping (A)	扁平状, 研磨齿 Grinding pharyngeal teeth (B) 斜截状 Oblique-truncate (C) 铲状 Shovel-shaped (D)
10. 前腭骨 Prepalatine	有 Present (A)	无 absent (D)
11. 第二前筛骨 Second preethmoid	结缔组织薄片(角质薄片) Connective tissue slice (A)	凹状软骨 Concave cartilage (D)
12. 上颌骨 Maxilla	背支宽平, 前颌骨突指向前 下方, 筛骨突明显 Dorsal rimb (dorr.) broad flat, premaxilla process (Premp.) for downward, ethmoid process (ethmp.) clear (A)	背支分叉或锯齿状 Dorr. forked or serrated (B) 背支尖, 前颌骨突细长, 水平向前 Dorr. pointed, premp. slender, horizontal (C) 背支尖, 筛骨突发达近球状 Dorr. pointed, ethmp. develop, ball-shaped (D)
13. 齿骨形状 Shape of detary	三角状, 前支细长似鸟喙或 前侧部拱曲 Triangle, anterior rimb (antr.) slender, similar bill, or prelateral part curves (A)	三角形, 前支扁平而短, 背支前位, 高纵 Triangle, antr. depressed, short, dorr. forward, tall (B) 近斧状, 前关节面扩展, 但短于齿骨 Similar ax-shaped, anterior articular facet (aaf.) develop, but it shorter than length of dentary (C) 斧形或方形, 前关节面长于齿骨 Ax-shaped or square, aaf. longer Than dentary (D)
14. 前鳃盖下颌管 Canalis preoperculo- mandibularis	狭长细管 Long and narrow (A)	细小孔洞连管 Shape like a chain of small holes (B) 明显深孔状连管 Like a chain of holes (C) 粗大腔突 Like a chain of cavity (D)

表 1 (续)
Table 1. (Continued).

征 状 Character	征状状态 Character State	
	近典型的 Plesiotypic	离典型的 Apotypic
15. 副蝶骨 Parasphenoid	平直, 中部稍向下突出 Horizontal, its middle slightly prominent downward (A)	微上翘 Slightly upward (B) 明显上翘 Very upward (C) 弯曲向下 Curve downward (D)
16. 内翼骨 Entopterygoid	位于方骨前上部, 向内上方 倾斜, 近扇形 On the upper forward of quadrate, upwardly obli- que, similar fanshaped (A)	扁圆形 Oval-shaped (B) 位于方骨正上方, 近水平向延伸, 似半圆形 On quadrate, horizontally extend, similar semicircular (C) 位于方骨, 后翼骨上方, 向内上方倾斜, 长扁形 On both quadrate and metapterygoid, upwardly oblique, oblong (D)
17. 上颞骨 Supratemporal	有 Present (A)	无 Absent (D)
18. 后耳骨 Opisthotic	位于头骨腹面, 不与后颞 骨相接 It is situated on ventral face of skull, not join with posttemporal (ptm.) (A)	转向腹后方, 一端支撑后颞骨 Support ptm. (B) 在翼耳骨末端上方, 与外枕、上耳骨相接 Over termination of pterotic (pto.), join with exoccipital and epiotic (D)
19. 后下颞窝 Post-subtemporal fossa	无 Absent (A)	有 present (D)
20. 第三神经骨 Third neural spine	发达, 顶部长而平直, 骨 片宽大 Developed, broad, dorsal margin straight (A)	顶部圆弧形, 较细长 Dorsal margin arched, narrower (D)
21. 脊椎骨数 Number of vertebrae	最低数为 42 枚 Lowest number 42 (A)	最低数为 46 枚 Lowest number 46 (B) 最低数为 48 枚 Lowest number 48 (C) 最低数为 50 枚 Lowest number 50 (D)
22. 下眶眶骨数 Number of suborbital ossicles	5 块 5 (A)	6 块 6 (B) 7 块 7 (D)
23. 匙骨 Cleithrum	背支窄 Dorsal limb narrow (A)	背支前侧叶较宽或一般 Pre-lateral lobe of dorsal limb general or broader (B) 背支具宽大前侧叶 Dorsal limb with broad pre-lateral lobe (D)
24. 尾神经骨 Uroneurialia	有 Present (A)	无 Absent (D)
25. 头骨形状 Shape of skull	短而宽 Short and broad (A)	适中 Moderate (B) 狭窄 Narrow (D)

没有的派生征状作为离征 (Apomorphy)。众所周知, 某一征状在不同的属种中, 或有、或无、发育程度强弱, 其表现状态不完全相同。为分析方便, 参考 Mound (1980) 使用的方法, 将裂腹鱼各属的征状分别按离原始征状远近的不同状态给以 A、B、C 和 D 等符号。

A 被叫做近典型的征状状态 (Plesiotypis character state)。B、C、D 表示离典型的征状状态 (Apotypic character state)。例如身体鳞片可以分成 4 种: A 代表全身被鳞状态, B 代表部分被鳞, C 代表体侧和尾部多少具有鳞片, 而 D 则代表全身几乎裸露的征状状态。在所列表征中, 有些征状状态虽不如鳞片演化这样典型、自然, 但其差异确实是客观存在的。

本文在系统发育分析中使用 25 项主要征状, 每个征状给予 2—4 个征状状态, 见表 1 和图 1—8。各属的征状状态分布列于表 2。其中有些征状, 表中难于表达, 故补充说明如下:

1. 鳞片 本亚科各属鱼类不同程度地被有鳞片, 或是部分消失, 或是全身几乎裸露无鳞, 反映属间差异较为明显。由于鳞片退化的不均衡性, 或环境适应性的不同影响, 在某些属中具有不同的鳞片分布。裂腹鱼属和弓鱼属 (*Racoma*) 有全身披鳞和全身披鳞而腹部少鳞或裸露的两种型式。据 Regan (1914) 和 Karaman (1969) 报道的西亚特产的裂腹鱼属 (*Schizocypris*) 的两种鱼类分别是全身被鳞和大部分被鳞的。扁吻鱼属只有一种, 为全身被鳞的。叶须鱼属是腹部裸露, 体被细鳞的。重唇鱼属只有一种, 是侧线以下几乎裸露的鱼类。全身几乎裸露无鳞的有裸重唇鱼属和其它各属。

全身被细鳞是较原始性状, 裸露无鳞是特化现象。鳞从有到无的不断退化, 是裂腹鱼类对高寒水域环境的适应结果 (武、朱、1977, 1979)。

2. 须 须是一种触觉器官, 对于底栖觅食鱼类寻找、分辨食物起重要作用。本亚科鱼类有两对, 一对和无须的三种类型。国内两对须的有裂腹鱼和弓鱼属, 一对须的有扁吻、叶须、重唇和裸重唇鱼属, 其他各属无须。由于裂腹鱼类导源于原始鲃亚科鱼类, 一般认为两对须为原始征状, 其他为特化。

3. 雌雄差异 (Sexual dimorphism) 裂腹、弓鱼和扁吻鱼属臀鳍无雌雄差异表现, 而叶须、重唇及其他各属鱼类性成熟期性别差异明显, 主要表现在雄体臀鳍最后分枝鳍条分叉并变为硬刺。这是在繁殖习性上不同于鲃亚科有关鱼类的特点。雌雄差异的明显与

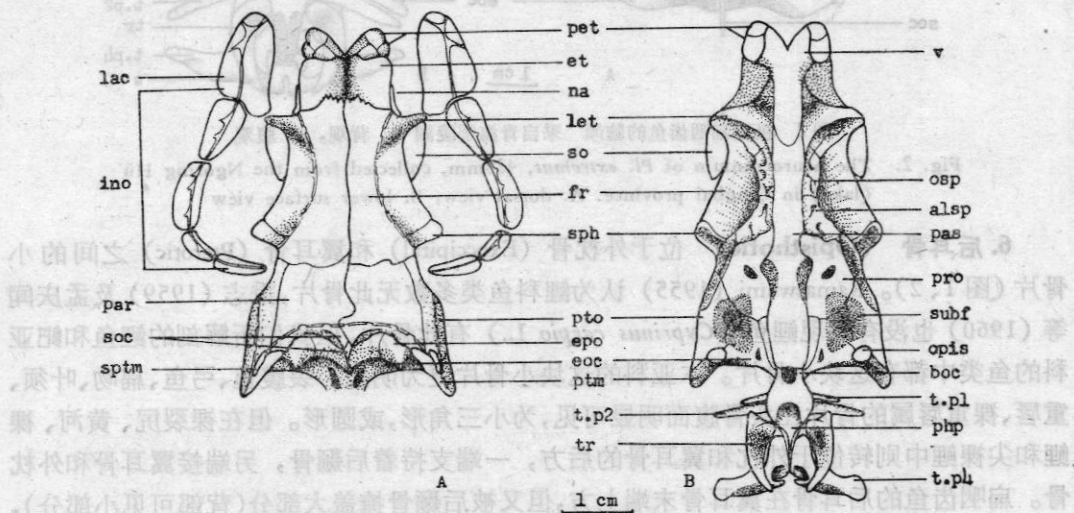


图 1 西藏弓鱼的脑颅采自西藏班公湖 A. 背观, B. 腹观

Fig. 1. The neurocranium of *R. labiata*, 747104278mm, collected from the Bangon Co (lake) in Xizang. A. dorsal view; B. lower surface view

否,恰好对应于尾神经骨的无和有。因此,也可作为演化水平的不同标志。

4. 下咽齿 (Pharyngeal teeth) 这是鱼类咀嚼研磨食物的重要组成部分。它随着对不同食物的适应而产生不同排数和齿形的分化。弓鱼、裂腹鱼和扁吻鱼属为3或4排。叶须、重唇、裸重唇、裸裂尻、黄河、裸鲤、尖裸鲤、扁咽齿鱼等属为2或1排。根据齿顶端形状可划分为四种齿形,即尖而钩曲具有小凹面的为钩状,其他为扁平、斜截和铲状。扁吻、叶须、裸重唇、重唇、黄河、裸鲤和尖裸鲤各属为钩状、裸裂尻属有钩状和斜截状两种咽齿,裂腹和弓鱼两属各有钩状和扁平两种齿形、扁咽齿为顶端侧扁而呈铲状的咽齿。

5. 上颞骨 (Supratemporal) 呈不规则三角形小片,位于后颞骨 (Post-temporal) 前上方(图1和2)。裂腹鱼、弓鱼、扁吻、叶须、重唇、裸重唇和扁咽齿属都有此小骨片,这是一种原始征状。而在裸裂尻、黄河、裸鲤和尖裸鲤属,没有此骨,它可能为较发达的侧线管掩盖或与后者愈合。我们认为这是一种特化现象。

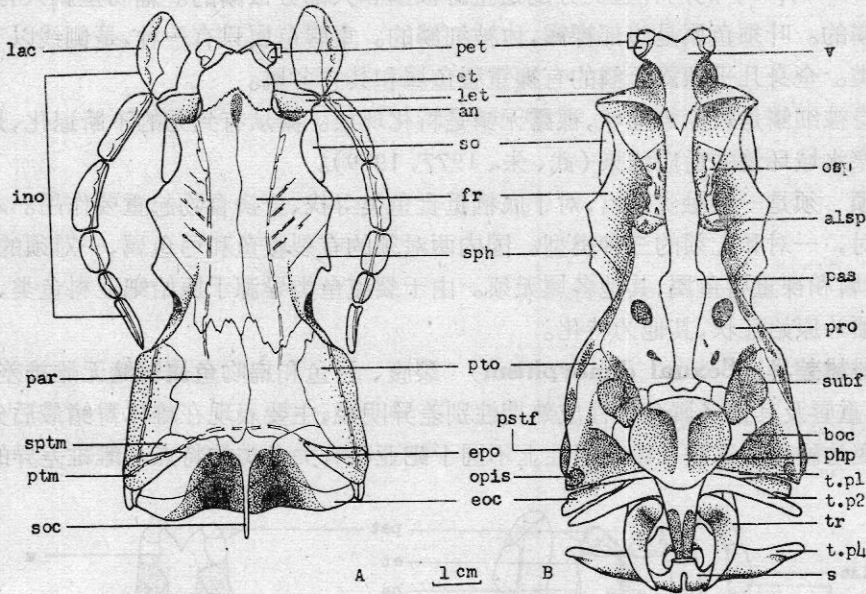


图2 极边扁咽齿鱼的脑颅 采自青海鄂陵湖 A. 背观, B. 腹观

Fig. 2. The neurocranium of *Pl. extremus*, 420mm, collected from the Ngoring Hü (lake) in Qinghai province. A. dorsal view; B. lower surface view

6. 后耳骨 (Opisthotic) 位于外枕骨 (Exoccipital) 和翼耳骨 (Pterotic) 之间的小骨片(图1、2)。Ramaswami (1955) 认为鲤科鱼类多数无此骨片,秉志 (1959) 及孟庆闻等 (1960) 也没有发现鲤鱼 (*Cyprinus carpio* L.) 有此骨片,但我们所解剖的鲤鱼和鲃亚科的鱼类中都有这块小骨片。本亚科的这块小骨片更为明显。裂腹鱼、弓鱼、扁吻、叶须、重唇、裸重唇属的骨片在头骨腹面明显可见,为小三角形,或圆形。但在裸裂尻、黄河、裸鲤和尖裸鲤中则转位于外枕和翼耳骨的后方,一端支持着后颞骨,另端接翼耳骨和外枕骨。扁咽齿鱼的后耳骨在翼耳骨末端上方,但又被后颞骨掩盖大部分(背部可见小部分),其上端与上耳骨接触,是构成后下颞窝的骨片之一。

7. 前腭骨 (Prepalatine) 本骨位于腭骨 (Palatine) 前方,多数鱼类无此小骨,因而腭骨直接与上颌骨 (maxilla) 相接。唯有叶须和裸重唇鱼属有此小骨,位于腭骨与上颌骨

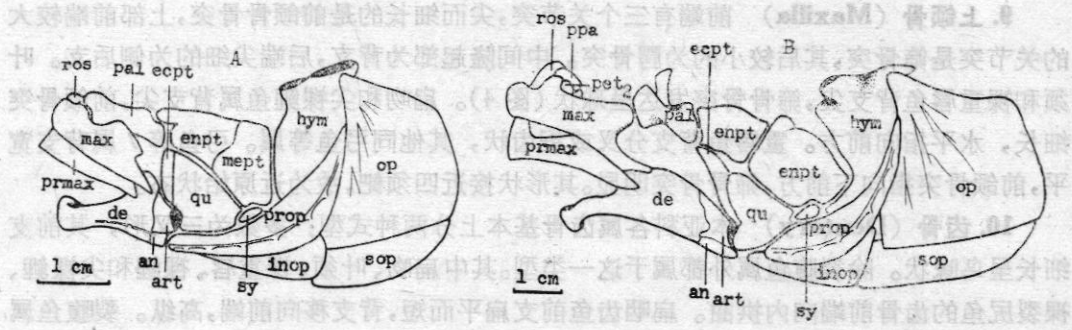


图3 西藏弓鱼(A. 同图1)和锥吻叶须鱼(B)的颌弓和部分舌弓

Fig. 3. A. The arcus mandibularis and parts of arcus hyoideus of *R. labiata*, same as in fig. 1.
 B. The arcus mandibularis and parts of arcus hyoideus of *Pt. conirostris*, 415mm. Gar Qu (river) in Xizang. 采自西藏噶尔河

之间(图3)

8. 第二前筛骨 (Second preethmoid) 多数鱼类为一结缔组织薄片, 介于前筛骨 (preethmoid) 和上颌骨之间。叶须和裸重唇鱼属为较发达的凹状软骨 它覆盖在上颌骨发达而呈球状的筛骨突上(图3)。

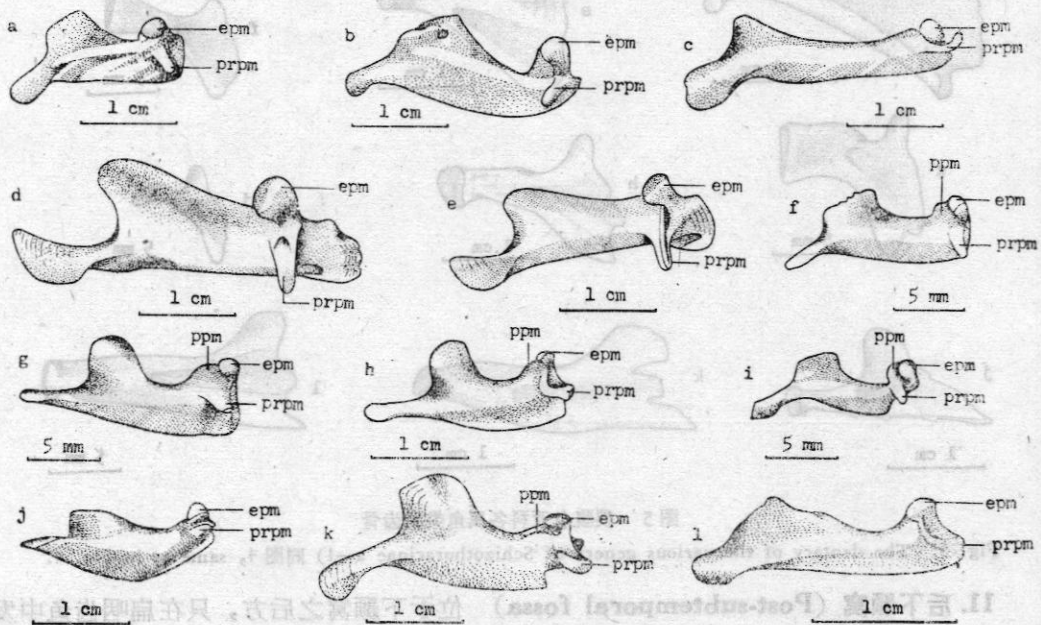


图4 裂腹鱼亚科各属鱼类的上颌骨

Fig. 4. The maxilla of 11 genera of the Chinese schizothoracins

a) 西藏弓鱼 *R. labiata* b) 横口裂腹鱼 *S. plagiostomus*, 749012, 335mm, 狮泉河 Shiquan He
 c) 新疆扁吻鱼 *A. laiceps*, K-63320, 380mm, 博斯腾湖 Bosten Hu d) 锥吻叶须鱼 *Pt. conirostris*, same as in fig. 3 B e) 厚唇裸重唇鱼 *Gd. pachycheilus*, 335mm, 青海久治逊木错 Sunm Co in Jigzh of Qinghai prov. f) 斑重唇鱼 *D. maculatus* 746032, 197mm, 新疆 Taxkorgon in Xinjiang; g) 高原裸裂尻鱼 *Sp. stoliczkae*, 748058, 261mm, Gar Qu in Xizang h) 小头裸裂尻鱼 *Sp. microcephalus*, 78003, 321mm, Siling Co in Xizang i) 骨唇黄河鱼 *Ch. labiata*, 195mm, Ngoring Hu j) 极边扁咽齿鱼 *Pl. extremus*, 420mm, Ngoring Hu k) 花斑裸鲤 *G. eckloni*, 362mm, Sunm Co in Jigzh l) 尖裸鲤 *Oxy. stewartii*, 216mm, 日喀则 Xigaze in Xizang.

9. 上颌骨 (Maxilla) 前端有三个关节突,尖而细长的是前颌骨骨突,上部前端较大的关节突是筛骨突,其后较小的为腭骨突。中间隆起部为背支,后端尖细的为侧后支。叶须和裸重唇鱼背支尖,筛骨骨突发达呈球状(图4)。扁吻和尖裸鲤鱼属背支尖,前颌骨突细长,水平指向前方。重唇鱼背支分叉或锯齿状,其他同弓鱼等属。弓鱼等7属背支宽平,前颌骨突指向下前方,筛骨骨突明显。其形状接近四须鲃,故为近原始状态。

10. 齿骨 (Dentary) 本亚科各属齿骨基本上分两种型式:多数为三叉形,其前支细长呈鸟喙状。除裂腹鱼属外都属于这一类型。其中扁吻、叶须、裸重唇、裸鲤和尖裸鲤、裸裂尻鱼的齿骨前端向内拱曲。扁咽齿鱼前支扁平而短,背支移向前端,高纵。裂腹鱼属齿骨形状特殊,短而高,近似方形或斧状。这是不同于叉形的特化型式(图5)。可能与适应急流生活和刮食微小生物的习性有关。

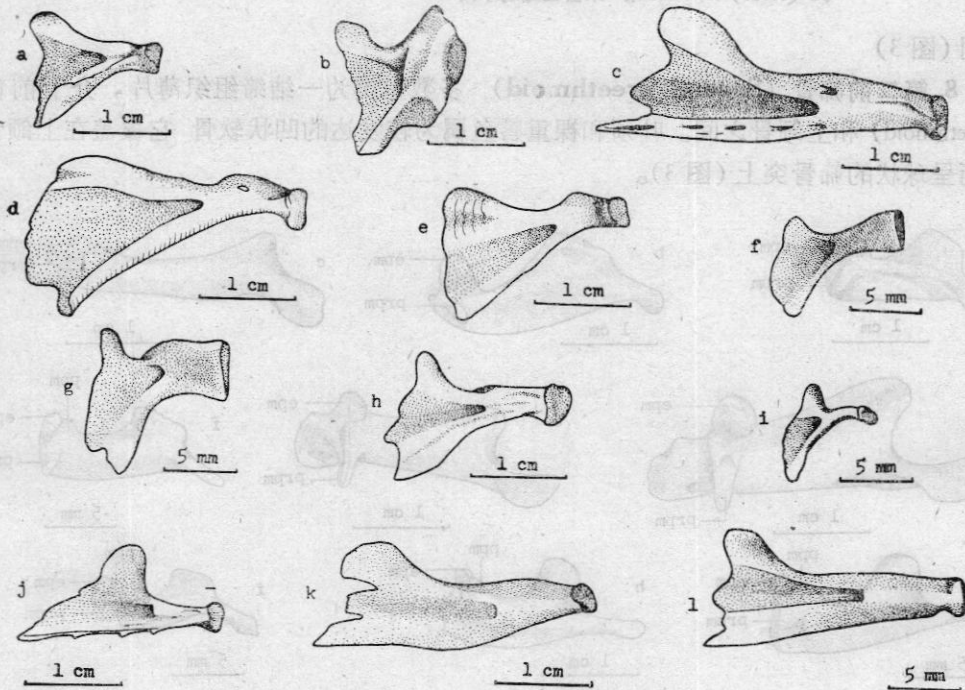


图5 裂腹鱼亚科各属鱼类的齿骨

Fig. 5. The dentary of the various genera of Schizothoracinae a—l) 同图4, same as in Fig. 4.

11. 后下颞窝 (Post-subtemporal fossa) 位于下颞窝之后方,只在扁咽齿鱼中发现(图2)。它由上耳骨、翼耳骨、后耳骨、后颞骨和外枕骨共同围成的。扁咽齿鱼的上耳骨向后下方延伸成一倒扣的碗状,与上颞骨构成窝的顶盖和四壁的一部分,而外枕骨由前向后侧方扩展,几乎同翼耳骨后端合拢,其间的空隙由后颞骨和后耳骨自上而下的填补,上颞骨介于其间,于是构成后下颞窝。后下颞窝的作用同下颞窝相似,也是为固着牵引咽弧肌肉用的。扁咽齿鱼的特殊结构似乎更适于研磨食物。这种特殊构造与下咽齿、口部器官及消化机能的相互关系,说明它是沿着独特的摄食道路发展的一种鱼类。

12. 前鳃盖下颌管 (Canalis preoperculomandibularis) 又叫舌颌管,本管位于眶下管的后方与其并列,经舌颌骨、前鳃盖骨向前至下颌的前端(图6)。四须鲃的管道为狭

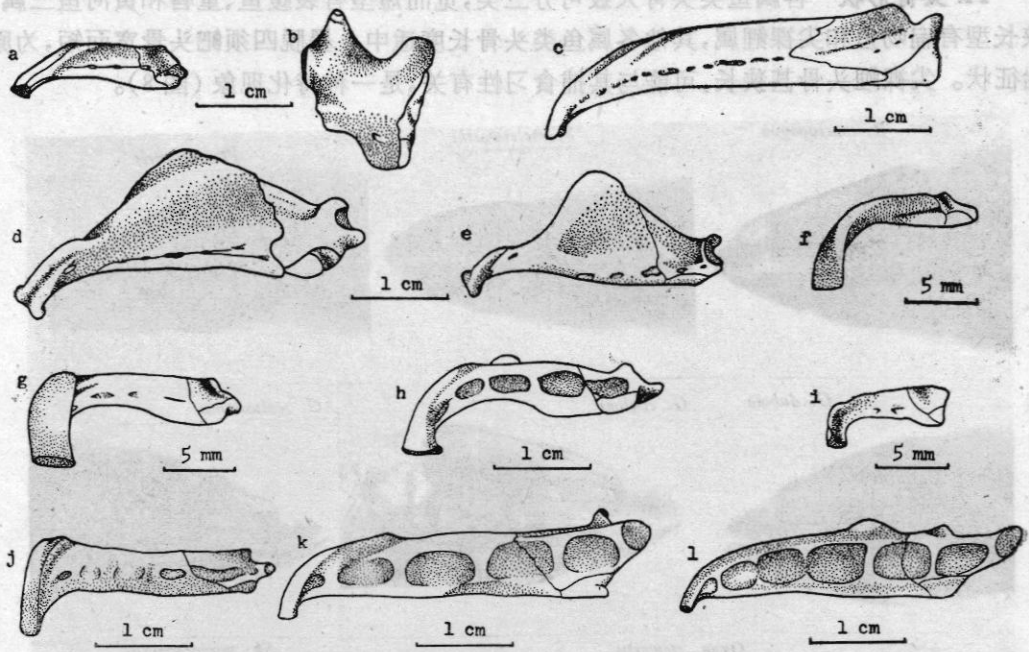


图6 裂腹鱼亚科各属鱼类的下颌管

Fig. 6. The canalis mandibularis of 11 genera of the Chinese schizothoracins. a—l) 同图4, same as in Fig. 4.

长细管状,而本亚科的管道明显,但发达程度不同,分四种形式:弓鱼、裂腹鱼和扁吻鱼为细小孔洞连管,叶须、重唇和裸重唇为狭长细管,裸裂尻、黄河、单列齿和扁咽齿为明显的深孔状连管,裸鲤和尖裸裸鲤为粗大腔窦状。该征状的发达程度究竟与什么因素密切相关,有待于进一步研究。

13. 尾神经骨 (Uroneuralia) 尾神经骨位于尾杆骨 (Urostyle) 末端两侧,每侧一片 (图7)。所见的鲃亚科鱼类中都有,而裂腹鱼亚科只有弓鱼、裂腹鱼和扁吻鱼属 (裂鲤属不详) 有尾神经骨,其他各属无。有尾神经骨者具原始征状,无者为特化。因此它的有无成为本亚科鱼类原始与特化类群划分的明显标志。

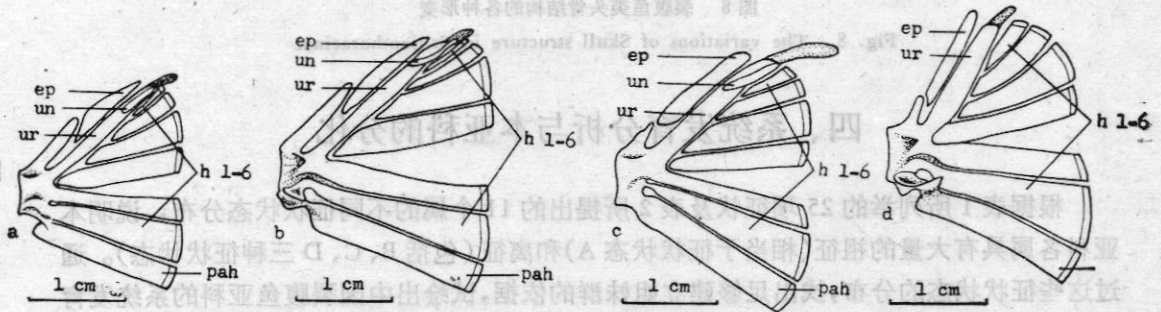


图7 裂腹鱼亚科的尾部骨骼

Fig. 7. The caudal bone of the schizothoracine fishes

- a) 西藏弓鱼 (*R. labiata*) b) 横口裂腹鱼 (*S. plagiostomus*)
c) 新疆扁吻鱼 (*A. laticeps*) d) 锥吻叶须鱼 (*Pt. conirostris*)

14. 头骨形状 各属鱼类头骨大致可分三类,宽而短型有裂腹鱼、重唇和黄河鱼三属,狭长型有扁吻鱼和尖裸鲤属,其他各属鱼类头骨长度适中。墨脱四须鲃头骨宽而短,为原始征状。尖裸鲤头骨甚狭长,可能与其捕食习性有关,是一种特化现象(图8)。

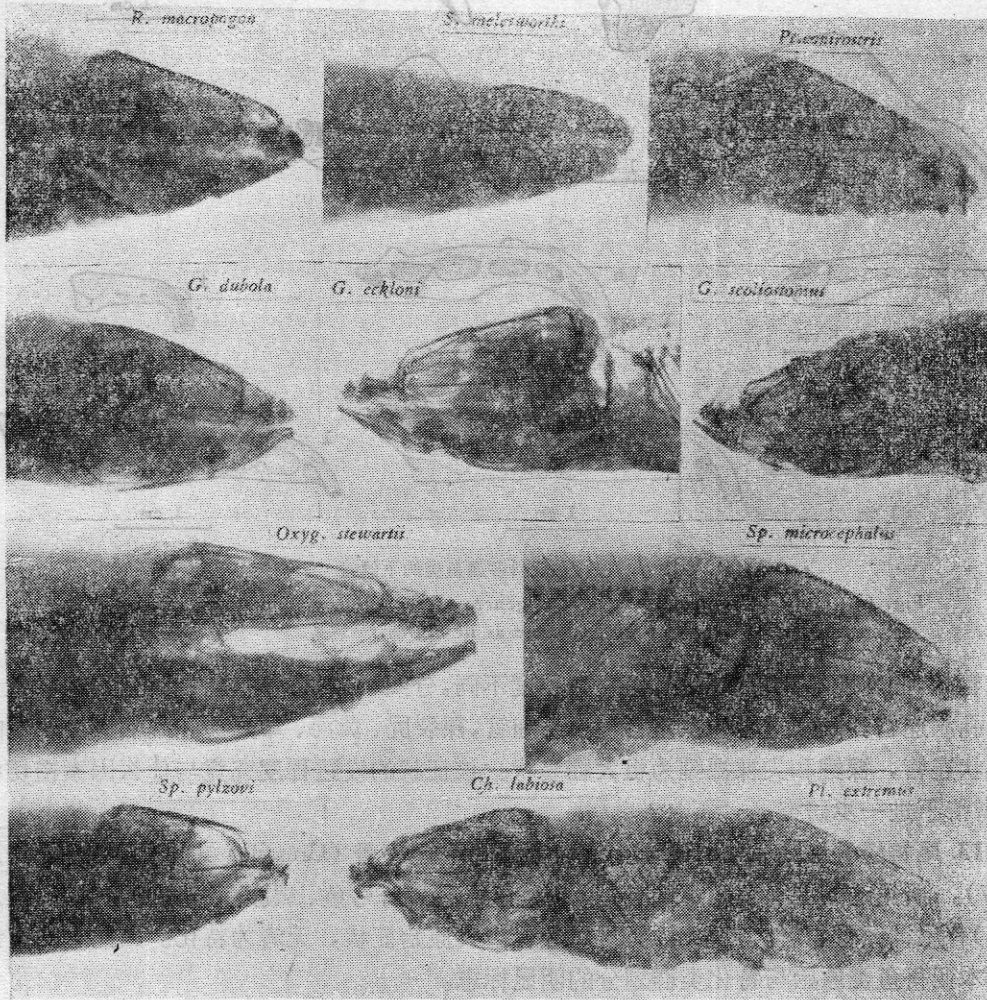


图8 裂腹鱼类头骨结构的各种形变

Fig. 8. The variations of Skull structure in Schizothoracinae

四、系统发育分析与本亚科的分化

根据表1所列举的25项征状及表2所提出的11个属的不同征状状态分布,说明本亚科各属具有大量的祖征(相当于征状状态A)和离征(包括B、C、D三种征状状态)。通过这些征状状态的分布,找出足够建立姐妹群的依据,试绘出中国裂腹鱼亚科的系统发育分析图解(图9),此图将11属划分为三个类群。

类群 I 与 II、III 类群共同组成一对姐妹群,类群 I 具有尾神经骨(24),咽齿(8)3或4排,性差异(7)不明显等共同祖征和舌颌管细小(14)的共同离征。它包括3属,弓鱼、裂腹鱼和扁吻鱼。其中扁吻鱼属具有须一对(2),口亚上位(5),副蝶骨(15)弯曲向

表 2 裂腹鱼类各属的征状状态分布

Table 2 The distribution of the character states in genera of schizothoracine fishes

征状 Character*	R.	S.	A.	Pt.	Gd.	D.	G.	Oxyg.	Sp.	Chu.	Pl.
1. 鳞片	A, B	A, B	A	B	D	C	D	D	D	D	D
2. 须	A	A	B	B	B	B	D	D	D	D	D
3. 下唇形状	A, B	D	A	B	A, B	B	A	A	A	A	A
4. 下颌角质	A, C	D	A	A	A	C	A, B	A	C	C	C
5. 下颌和口的位置	A, B, C	B	D	B	B, C	B	A: C, D	C	A, B	B	B
6. 腹鳍位置	A, B, C, D	C, D	C	C	C	C	C	D	A, B, C	C	C
7. 雌雄差异	A	A	A	D	D	D	D	D	D	D	D
8. 下咽齿排数	A	A, B	A	C	C	C	C	C	C, D	C	C
9. 下咽齿形状	A, B	A, B	A	A	A	A	A	A	A, C	A	D
10. 前腭骨	D	D	D	A	A	D	D	D	D	D	D
11. 第二前筛骨	A	A	A	D	D	A	A	A	A	A	A
12. 上颌骨	A	A	C	D	D	B	A	C	A	A	A
13. 齿骨形状	A, B, C	D	A	A	A	B	A	A	B	B	B
14. 前鳃盖下颌管	B	B	B	A	A	A	D	D	C	C	C
15. 付蝶骨	A	A	D	D	D	B	B	B	B	C	B
16. 内翼骨	A	A	B	A	A	A	C	C	C	D	D
17. 上颞骨	A	A	A	A	A	A	D	D	D	D	A
18. 后耳骨	A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	D
19. 后下颞窝	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	D
20. 第三神经骨	A	A	A	D	D	D	A	A	A	A	A
21. 脊椎骨数	A	B	B	B	C	B	D	D?	C, D	C	D
22. 下围眶骨数	A	A	A	A	A	A	D	D?	A, B	A	B
23. 匙骨	D	D	A	D	D	B	D	B	B, D	B	A
24. 尾神经骨	A	A	A	D	D	D	D	D	D	D	D
25. 头骨形状	B	A	D	B	B	A	B	D	B	A	B
各属离典型状态与其总数比 Generic apotypic states in whole states	15 36	13 29	10 25	15 25	16 27	16 25	19 28	18 25	24 33	17 25	19 25
百分数(%) 各群离典型状态与其总数比	42	45	40	60	59	64	68	72	73	68	76
Group apotypic states in whole states		42			61				71		
百分数(%)											

* 同表 1. Same as in Table 1.

下等征状,为自在离征而成为弓鱼和裂腹鱼两属的姐妹群。在裂腹鱼和弓鱼两属中,前者具有完整唇(3),齿骨(13)方形等征状而区别于弓鱼属,表现出它在演化道路上的独特性。弓鱼属在许多征状显示出与裂腹鱼类原始祖先类型有密切关系,说明它是本亚科的原始属。

类群 II 类群 II 和 III 对应于类群 I 的共同离征是无尾神经骨(24),性成熟时雌雄差异(7)明显以及咽齿(8)2 或 1 排等征状。这些共同离征显示出 II、III 类群在本亚科的演化道路上进一步地特化。在 II, III 类群这一对姐妹群中,类群 II 以须(2)1 对,较细狭呈圆弧形的第三神经棘(20)以及长而狭的舌颌管(14)等不同征状而区别于类群 III。它包括 3 属,叶须鱼、裸重唇鱼和重唇鱼。重唇鱼属估计是类群 II 较早分化的一支。以其无前腭骨(10)和呈薄片状的第 2 前筛骨(11)等而构成前二属的一个姐妹群。裸重唇鱼和叶须鱼关系密切,并为一对姐妹群。因为两者在上颌骨(12)和第 2 前筛骨(11)等方

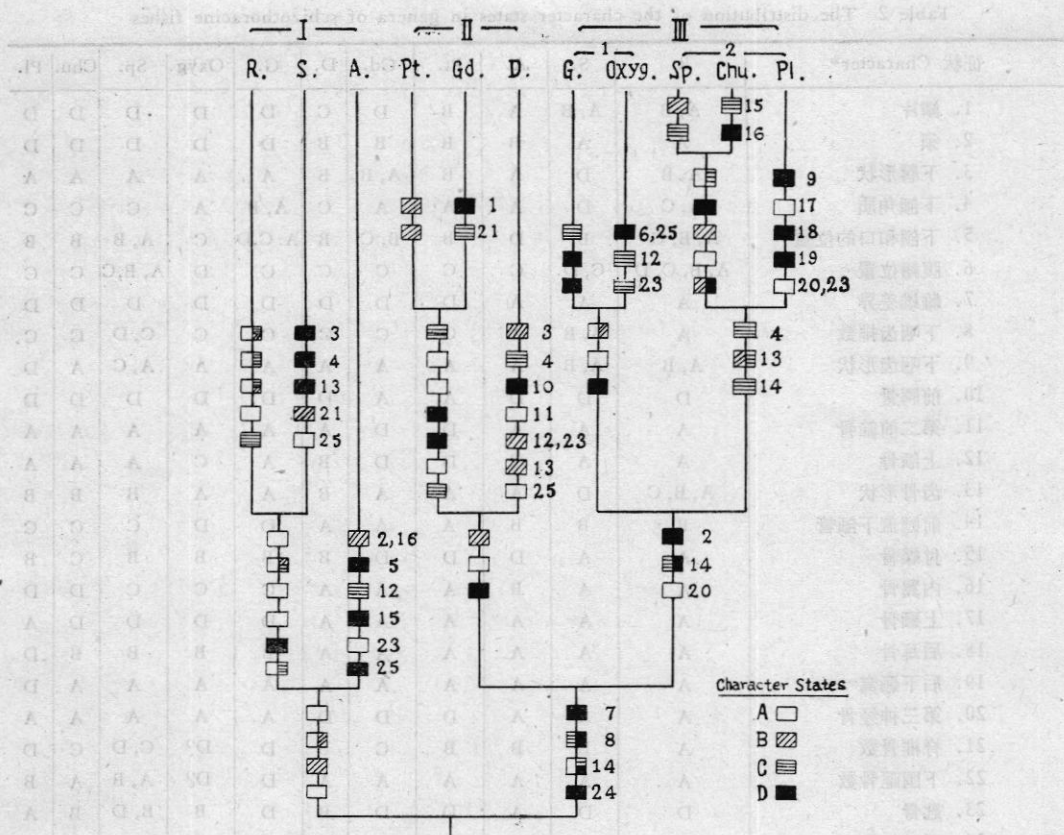


图9 裂腹鱼亚科的系统发育图解

Fig. 9 The schema of the phylogeny of the subfamily Schizothoracinae

面具有许多共同离征,裸重唇鱼以身体裸露(1)、脊椎骨数(21)较多两项征状作为自在离征,成为叶须鱼属的一个姐妹属。

类群 III 由表 2 底部总数和百分比看出,类群 III 有更高的分化和最大量的离典型征状,显示它在裂腹鱼的演化过程中更进一步地特化。其以须(2)完全退化、舌颌管(14)更加发达等征状为共同离征,区别于类群 II。随着环境的改变和对新环境的适应,在演化过程中,先分为两支,一支的代表接近裸鲤,另一支的代表接近裸裂尻鱼。在其后的历史阶段中,各自在新而独特的环境条件下发展形成一对代表高级特化的姐妹群 III¹ 和 III²。其中原始的裸鲤分化出尖裸鲤,而自身演化为现代裸鲤,构成包括裸鲤和尖裸鲤两属的 III¹ 类群。类群 III¹ 以下颌(4)前缘无锐利角质,舌颌管腔(14)特别发达等征状区别于类群 III²。尖裸鲤以具有特殊的头骨类型(25),腹鳍位置(6)很前及特殊的上颌骨(12)等征状而区别于裸鲤属。原始的裸裂尻鱼则首先分化出扁咽齿鱼属,而后分化出黄河鱼属,构成包括裸裂尻、黄河鱼和扁咽齿鱼三个属的现代类群 III²。它们显示各自的独特性。扁咽齿鱼有独特的下咽骨、下咽齿的形状(9)及后下颞窝(19)等征状,很容易与其它二属区分。说明它是 III² 类群的一个特殊分支。黄河鱼与裸裂尻鱼有密切的关系,但以副蝶骨(15)明显上翘,内翼骨(16)后移、变形等离征而区别于裸裂尻鱼属,并与其构成一对姐妹属。

总之,上述分析可以明显地看出裂腹鱼亚科各属间在系统发育方面的亲缘关系。

五、裂腹鱼类的地理分布及区系学分析

由于裂腹鱼类各属种的不断分化和形成,使现代裂腹鱼类无论在水平分布上,还是在垂直分布上,都大大超过其祖先的分布范围,显然分布区在不断地扩大。其范围大致在东径 60° — 107° E。北纬 22° — 45° N 之间。垂直分布从海拔 700 米(为我国最低分布,据报道锡斯坦盆地 300 米处也有)至 5000 米以上的高原山区(图 10)。

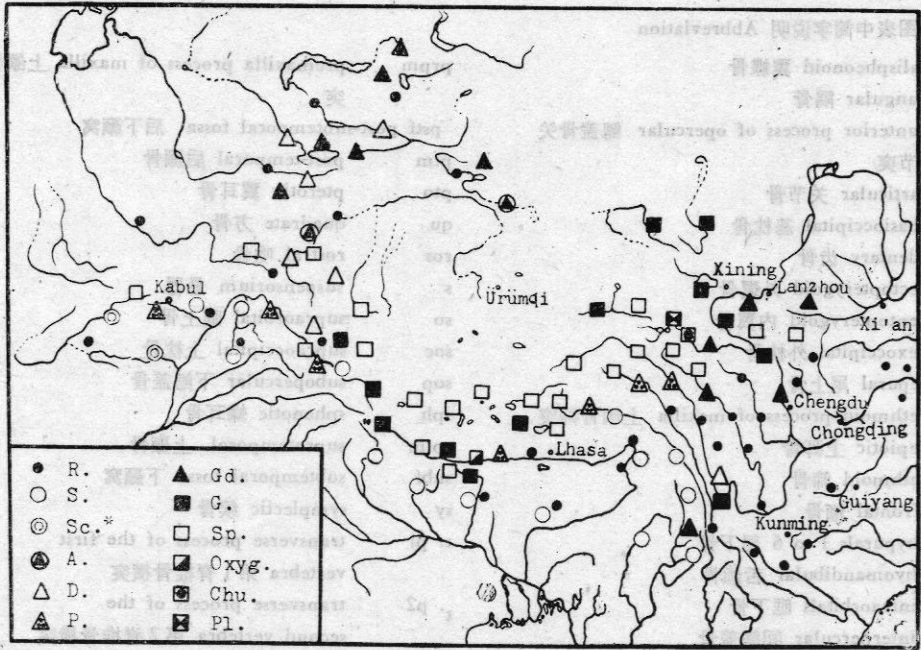


图 10 裂腹鱼类各属的地理分布(参考曹文宣等, 1981)

Fig. 10. Geographical distribution of various genera of schizothoracine fishes (referred to Cao Wen-xuan etc.)

*Schizocypris

分析我国各水系的鱼类区系组成,发现只有黄河水系无被鳞的裂腹鱼类,其种、属与其它水系也有不同。这是为什么?与毗邻的长江水系相比,黄河有扁咽齿鱼和黄河鱼,而长江没有。但长江有弓鱼、叶须鱼而黄河没有。这种差异的产生,可能是在高原隆起过程中,它们各有自己的发展历史的缘故。黄河水系位于昆仑山和唐古拉山之北,可能遭受冰川和干旱气候的影响,远较两山之南的其它水系为大。由于多次冰川侵蚀的强烈影响,迫使古黄河地区喜温性的弓鱼和叶须鱼或者向南退缩或者演化成耐寒无鳞的其它裂腹鱼类,甚至灭绝。因为在与黄河上游走向近似的纬度线上没有向南延伸的大峡谷作避难场所,故在多次冰川侵袭下,黄河水系不可能再保留有喜温性的弓鱼和叶须鱼属鱼类。长江和其他水系与黄河不同。它们自身就是南北走向的峡谷河流,或具有许多南北走向的大峡谷。当冰川到来,这些鱼类可沿峡谷到南方避难。冰川过后再重新返回,上溯至北部适宜水域。扁咽齿鱼与黄河鱼形成较晚,都是在古黄河走向基本稳定之后这一特定环境中形成的。所以毗邻的长江和其他水系中没有它们的踪迹。

雅鲁藏布江流域及其毗邻湖泊分布有 6 属裂腹鱼类, 包括 1 特有属和 10 多个特有种, 这里是尖裸鲤的发生中心。

新疆塔里木河和伊犁河及西藏阿里地区的狮泉河, 噶尔河及其毗邻湖泊, 有两个特有种(扁吻鱼和重唇鱼两属)及 10 多个特有种, 该区是我国扁吻鱼和重唇鱼的分布中心。

云贵高原诸河流、湖泊有大量裂腹鱼类。虽无特有属, 但有许多象大理弓鱼, 云南裂腹鱼等地方特有种。特别是横断山脉诸河, 水流湍急、环境复杂、裂腹鱼属新种发现不少。其中有体延长成细棒状和体鳞稀少的不同种类。据我们采到的标本至少有 3 新种, 该区可能是我国裂腹鱼属鱼类的分化中心。

注: 图表中简字说明 Abbreviation

alsp	alispheonoid 翼蝶骨	prpm	premaxilla process of maxilla 上颌骨前颌突
an	angular 隅骨	pstf	post-subtemporal fossa 后下颞窝
apo	anterior process of opercular 鳃盖骨关节突	ptm	post-temporal 后颞骨
art	articular 关节骨	pto	pteroic 翼耳骨
boc	basioccipital 基枕骨	qu	quadrate 方骨
de	dentary 齿骨	ros	rostral 吻骨
ecpt	ectopterygoid 外翼骨	s	suspensorium 悬器
enpt	entopterygoid 内翼骨	so	supraorbital 眶上骨
eoc	exoccipital 外枕骨	soc	supraoccipital 上枕骨
ep	epural 尾上骨	sop	subopercular 下鳃盖骨
epm	ethmoid process of maxilla 上颌骨筛突	sph	sphenotic 蝶耳骨
epo	epiotic 上耳骨	sptm	supratemporal. 上颞骨
et	ethmoid 筛骨	subf	subtemporal fossa 下颞窝
fr	frontal 额骨	sy	symplectic 续骨
h 1-6	hypurals 1 to 6 尾下骨	t. p1	transverse process of the first vertebra 第 1 脊椎骨横突
hym	hyomandibular 舌颌骨	t. p2	transverse process of the second vertebra 第 2 脊椎骨横突
ino	infraorbitals 眶下骨	t. p4	transverse process of the fourth vertebra 第 4 脊椎骨横突
inop	interopercular 间鳃盖骨	tr	tripus 三角骨
lac	lacrimial 泪骨	ur	urostyle 尾杆骨
let	lateral ethmoid 侧筛骨	urohy	urohyal 尾舌骨
max	maxilla 上颌骨	un	uroneurialia 尾神经骨
mept	metapterygoid 后翼骨	v	vomer 犁骨
na	nasal 鼻骨		pectoral girdle 肩带
op	opercular 鳃盖骨	R.	<i>Racoma</i> 弓鱼属
opis	opisthotic 后耳骨	S.	<i>Schizothorax</i> 裂腹鱼属
osp	orbitosphenoid 眶蝶骨	A.	<i>Aspiorhynchus</i> 扁吻鱼属
pah	parahypural 付尾下骨	Pt.	<i>Pychobarbus</i> 叶须鱼属
pa	palatine 腭骨	Gd.	<i>Gymnodiptychus</i> 裸重唇鱼属
par	parietal 顶骨	D.	<i>Diptychus</i> 重唇鱼属
pas	parasphenoid 付蝶骨	G.	<i>Gymnocypris</i> 裸鲤属
pet	preethmoid 前筛骨	Oxyg.	<i>Oxygymnocypris</i> 尖裸鲤属
pet 2	second preethmoid 第 2 前筛骨	Sp.	<i>Schizopygopsis</i> 裸裂尻鱼属
php	pharyngeal process 咽突	Chu.	<i>Chuanchia</i> 黄河鱼属
ppa	prepalatine 前腭骨	Pl.	<i>Platypharodon</i> 扁咽齿鱼属
ppm	palatine process of maxilla 上颌骨腭突		
prmax	premaxilla 前上颌骨		
pro	prootic 前耳骨		
prop	preopercular 前鳃盖骨		

参 考 文 献

- 刘成汉, 1964, 四川鱼类区系的研究。四川大学学报, 1964(2): 95—136。
- 成庆泰, 1958, 云南的鱼类研究。动物学杂志, 2(3): 153—165。
- 李时珍, 1590, 本草纲目, 卷 44。
- 伍献文, 1977, 中国鲤科鱼类志(下卷), 上海人民出版社。
- 任慕莲、武云飞, 1982, 西藏纳木错的鱼类。动物学报, 28(1): 80—86。
- 武云飞、朱松泉, 1977, 关于皮鳞鱼属的讨论。动物学报, 23(2): 182—186。
- 武云飞、陈瑗, 1979a, 青海省果洛和玉树地区的鱼类。动物分类学报, 4(3): 287—296。
- 武云飞、朱松泉, 1979b, 西藏阿里鱼类分类, 区系研究及资源概况。西藏阿里地区动植物考察报告。科学出版社。
- 武云飞、陈宜瑜, 1980, 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石。古脊椎动物与古人类, 18(1): 15—20。
- 杨应瑞, 1746 (清乾隆 12 年) 西宁府新志, 卷八, 卷三十一。
- 张春霖、岳佐和, 1964, 西藏南部的鱼类。动物学报, 16(2): 272—282。
- 孟庆闻、苏锦祥, 1960, 白鲢的系统解剖。科学出版社。
- 和宁(清), 1797 (嘉庆 2 年) 西藏赋。
- 秉志, 1959, 鲤鱼解剖。科学出版社。
- 岳佐和、黄宏金, 1964, 中国鲤科鱼类一新属、新种。水生生物学集刊, 5(1): 27—30。
- 曹文宣, 1964, IV. 裂腹鱼亚科, 中国鲤科鱼类志, 上卷。上海科学技术出版社。
- 曹文宣、邓中麟, 1962, 四川西部及其邻近地区的裂腹鱼类。水生生物学集刊, (2): 27—53。
- 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, 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题。科学出版社。
- Annandale, N. and S. L. Hora, 1920 The fish of Seistan. *Rec. Ind. Mus.* 18: 151—203.
- Banareseu, P., 1972 The zoogeographical position of the East Asian freshwater fish fauna. *Rev. Roum. Biol. zoologie.* 17(5): 315—323.
- Bleeker, P. 1860 Ordo Cyprini, Karpers. *Act. Soc. Sc. Indo-Neerl.* VII (n. 5. deel II), P. 212—214.
- Bleeker, P. 1863 Systema Cyprinoideorum revisum. *Ned. Tijdschr. Dierk.* I: 187—218.
- Chu, Y. T. 1935 Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids, with particula reference to taxonomy and evolution. *Biol. Bull. St. John's Univ.* (2): 8—166.
- Cuvier, G. et M. A. Valenciennes, 1840 Histoire naturelle des poissons. 15: 160—173, Paris.
- Das, S. M. and B. A. Subla, 1963 The Ichthyofauna of Kashmir. Part I: "History, topography, origin, ecology and general distribution" *Ichthyologica*, 2 (1—2): 87—106.
- Day, F. 1871 Monograph of Indian Cyprinidae. III. *Jour. Asi. Soc.* 2(4): 337—352.
- Day, F. 1876 On the fishes of Yarkand. *Proc. Zool. Soc. London*, LIII: 781—807.
- Day, F. 1878—1888 The fishes of India, London, 2: 531—534.
- Day, F. 1889 The fauna of British India, fishes, London, I: 248—255.
- Fang, P. W. 1936 On some Schizothoracid fishes from Western China preserved in the National Research Institute of Biology, Academy Sinica. *Sinensia* 7(4): 431—458.
- Gunther, A. 1868 Catalogue of the fishes in the British Museum. 7: 160—171.
- Heckel, J. J. 1838 Fische aus Caschmir gesammelt und herausgegeben von Carl Freiherrn von Hugel, beschrieben von J. J. Heckel. 1: 11—48.
- Heckel, J. J. 1846—1849: in: J. Russegger, Reisen in Europe, Asien und Afrika, 2(3): 285.
- Hennig, W. 1965 Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Ent.* 10: 97—116.
- Herzenstein, S. M., 1892 Ichthyologische Bemerkungen aus dem Zoologischen Museum der Kaiserlichen Akademie Wissenchoften, *Mel. Biol.* 13: 219—235.
- Hora, S. L. 1934 The fish of Chitral. *Rec. Ind. Mus.* 34(3): 279—319.
- Hora, S. L. 1935 On a collection of fish Afghanistan. *Jour. Bom. Nat. Hist. Soc.* 37(4): 784—802.
- Hora, S. L. 1953 Fish Distribution and Central Asian Geography. *Current Science* 22: 93—97.
- Karaman, M. S. 1969 Zwei neue süsswasserfische aus Afghanistan und Iran. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.* 66: 55—58

- Kessler, K. F. 1879 Beitrage zur Ichthyologie von Central-Asien. *Mel. Biol. Bull. Acad. Sci. St. Peterb.* 10: 233—272.
- Lloyd, R. E. 1908 Report on the fish collected in Tibet by Capt. F. H. Stewart, I. M. S. *Rec. Ind. Mus.* 2: 341—344.
- McClelland, J. 1839 Indian Cyprinidae. *Asiatic Researches* 19(2): 217—471.
- McClelland, J. 1842 On the fresh-water fishes collected by William Griffim in his travels, from 1835 to 1842. *Journ. Nat. Hist. Calcutta* 2: 560—589.
- Mirza, M. R. 1975 Freshwater fishes and zoogeography of Pakistan. *Bijdr. Dierk.* (Amsterdam) 45: 143—180.
- Mirza, M. R., Rukhsana Kausar and M. Ikram 1977 The postcranial skeleton of *Schizothorax plagiostomus* Heckel (Pisces, Cyprinidae) and related. *Biologia* 23(2): 125—136.
- Misra, K. S., 1962 An aid to the identification of the common commercial fishes of India and Pakistan. *Rec. Ind. Mus. Calcutta.* 57(1—4): 1—320.
- Mound, L. A., B. S. Heming and J. M. Palmer, 1980 Phylogenetic relationships between the families of recent Thysanoptera (Insecta). *zoological Journal of the Linnean Society* 69: 111—141.
- Mukerji, D. D. 1936 Report on fishes. Part II: Sisoridae and Cyprinidae. *Mem. Conn. Acad.* 10(18): 323—359.
- Nikolsky, A. 1897 Les Reptiles, Amphibiens, et Poissons recueillis par Mr N. Zaroudny dans la Perse Orientale. *Ann. Mus. St. Petersb.* 306—348.
- Nikolsky, A. 1900 Reptiles, Amphibiaus, and Fishes collected on the voyage of Mr. N. A. Zaroudny to persia in 1898 (Russian text). *Annuaire Mus. St. Petersb.* IV: 375—417.
- Ramaswami, L. S. 1955 Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 7. the skull and weberian apparatus of Cyprininae (Cyprinidae) *Acta zoologica* 36: 199—240.
- Regan, C. T. 1905 Descriptions of five new cyprinid fishes from Lhasa, Tibet, collected by Captain H. J. Walton. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7)1: 185—188.
- Regan, C. T. 1904 Descriptions of two new cyprinid fishes from Yunnan Fu. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7) 14: 416—417.
- Regan, C. T. 1905a Descriptions of two new cyprinid fishes from Tibet. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7)15: 300—301.
- Regan, C. T. 1907 Descriptions of three new fishes from Yunnan Fu, collected by Mr. J. Graham. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7)19: 63—64.
- Regan, C. T. 1914 Two new cyprinid fishes from Waziristan, collected by Major G. E. Bruce. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8)13: 261—263.
- Sauvage, H. E. 1880 Description de Quelques poissons de la Collection du Museum D'Histoire Naturelle. *Bull. Soc. Philom. Paris.* 7(4): 227.
- Steindachner, F. 1866 Ichthyologische Mittheilungen VI, zur Fischfauna Kaschmirs und der benacharten Landerstriche. *Verh. Zool. -bot. Gesell. Wien.* 16: 784—792.
- Tchang, T. L. 1930 Note de Cyprinides du basin du Yangtze. *Sinensia* 1(7): 87—93.
- Tchang, T. L. 1933 The study of Chinese cyprinoid fishes, Part 1. *Zool. Sinica*, Peiping B, 2(1): 36—41.
- Tilak, R. and N. K. Sinha 1975 A study of the fishes of the subfamily Schizothoracinae (Pisces, Cyprinidae). I. On the generic status of *Schizothorax* Heckel, 1838. *Ann. Zool.* 32(13): 289—297.
- Берг, Л. С. 1914 Фауна России и сопредельных стран. 3 (2): 639—704.
- Берг, Л. С. 1949 Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 3 (2): 711—731.
- Берг, Л. С. 1949а Пресноводных рыбы Ирана и сопредельных стран. *Тру. Зоол. Инст. Акад. Наук.* 8: 834—836.
- Васнецов, В. В. 1950 Филогенез Нагорно-Азиатских Карповых Schizothoracinae. *Тру. Инст. Морфо. Живот. Акад. Наук. СССР.* 2: 3—84.

- Герценштейн, С. М. 1889—1891 Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. **3** (2): VI+262.
- Дас, С. Н. и Шибни Деффри 1967 Исследования черепа *Oreinus sinuatus* (Н.) и проблема взаимоотношения родов *Schizothorax* и *Oreinus* Вопросы Ихтиологии. **7** (47): 1007—1018.
- Еремеева, Е. Ф. 1950 Морфология черепа рыб группы *Varbina* из подсемейства *varbini*. *Тр. Ин-та Морф. Жив.* **3**: 42—86.
- Никольский, Г. В. 1938 Рыбы Таджикистана. *Изд. Акад. Наук. СССР*. 187—216.
- Никольский, Г. В. 1950 Частая ихтиология. *Госуд. Изд. «Советская Наука» Москва*. 231—233.

(Northern Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The subfamily *Schizothoracinae* belongs to the family *Cyprinidae* of the order *Cypriniformes*. The number of the Chinese species and subspecies is over 80% of the total *Schizothoracinae* in the world. Their distribution is strictly confined to the rivers and lakes of Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau and adjacent regions in Southern and Central Asia. The salient features of their living environments are high altitude, intense radiation and low water-temperature. Based on the comparative study of the external morphological characters and geographical features of all Chinese *Schizothoracinae* species and subspecies, the author further examined the skeleton of 45 of them and also the skeleton of 16 species of barbin fishes for comparison, as it is generally believed that the *Schizothoracinae* are derived from the barbina. The author has found 25 characters which are important in generic diagnosis and systematic analysis. The comparative osteological observations reveal further distinctive characters in the skeletons of various genera, viz. the first group containing *Racoma*, *Schizothorax* and *Aspirovarbina* is characterized by possessing *truncatella*, whereas all other groups have no such structure. It is well known that all barbinae possess *truncatella*, which is regarded as plesiomorphic character. The primitive forms possess *truncatella* which is absent in specialized forms. The post-subtemporal fossa is reported for the first time. It is located behind the subtemporal fossa, and is composed of the epiotic, pterotic, opisthotic, posttemporal and exocipital. Only the genus *Platypharodon* has such structure, thus the genus is considered very specialized. The various genera of *Schizothoracinae* fishes show an evolutionary sequence. Twenty five main characters listed in Table I are used for phylogenetic analysis of the Chinese *Schizothoracinae* (Fig. 9). The distribution of the character states of 11 genera are given in Table 2. To sum up, the genera of the subfamily are revised thoroughly and the phylogenetic relationships at generic level are expanded cladistically. In addition, a key to 11 genera so far known in China is provided. Their distribution and history of faunal formation are also discussed.

SYSTEMATIC STUDIES ON THE CYPRINID FISHES OF THE SUBFAMILY SCHIZOTHORACINAE FROM CHINA

Wu Yunfei

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The subfamily **Schizothoracinae** belongs to the family **Cyprinidae** of the order **Cypriniformes**. The number of the Chinese species and subspecies is over 80% of the total schizothoracins in the world. Their distribution is strictly confined to the rivers and lakes of Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau and adjacent regions in Southern and Central Asia. The salient features of their living environments are high altitude, intense radiation and low water-temperature. Basing on the comparative study of the external morphological characters and geographical features of all Chinese schizothoracin species and subspecies, the author further examined the skeleton of 45 of them and also the skeleton of 16 species of barbin fishes for comparison, as it is generally believed that the schizothoracins are derived from the barbines. The author have found 25 characters which are important in generic diagnosis and systematic analysis. The comparative osteological observations reveal further distinctive characters in the skeletons of various genera, viz. the first group containing *Racoma*, *Schizothorax* and *Aspiorhynchus* is characterized by possessing uroneuralia, whereas all other groups have no such structure. It is wellknown that all Barbinae possess uroneuralia, which is regarded as plesiomorphic character. The primitive forms possess uroneuralia which is absent in specialized forms. The post-subtemporal fossa is reported for the first time. It is located behind the subtemporal fossa, and is composed of the epiotic, pterotic, opisthotic, posttemporal and exocipited. Only the genus *Platypharodon* has such structure, thus the genus is considered very specialized. The various genera of schizothoracine fishes show an evolutionary sequence. Twenty five main characters listed in Table 1. are used for phylogenetic analysis of the Chinese schizothoracins (Fig. 9). The distribution of the character states of 11 genera are given in Table 2. To sum up, the genera of the subfamily are revised thoroughly and the phylogenetic relationships at generic level are expounded cladistically.

In addition, a key to 11 genera so far known in China is provided. Their distribution and history of faunal formation are also discussed.