

真骨鱼类皮肤角质化衍生物——多细胞角质结节

张 翥

瓦建中

(中国科学院水生生物研究所 武汉 430072)

(华中农业大学水产学院 武汉 430070)

关键词 真骨鱼类 皮肤角质化衍生物 多细胞角质突起

同陆生脊椎动物一样,在水环境中生活的鱼类也存在皮肤角质化衍生物。鱼类皮肤角质化衍生物可以由表皮单个细胞的角质化而形成,此类衍生物通常称之为单细胞角质突起(Unicellular horny projections or unculi),它仅见于骨鳔类中底栖性鱼类,普遍分布在鱼类机体与其生活的底质相接触的部位,具有机械保护、固着或吸附、摄食和水动力效应等功用^[1]。此外,鱼类皮肤的角质化衍生物可由表皮或真皮多个细胞角质化后聚集而形成,此类衍生物简称为多细胞角质结节(Multicellular horny tubercle)^[2~4]。在繁殖季节常出现在鱼类头部或鳞片上的珠星(Pearl organ)就是多细胞角质结节。虽然国内教科书也可见有关鱼类多细胞角质结节知识的介绍,但是所涉及的内容甚少。本文根据国外研究报告,简要介绍多细胞角质结节的种类、结构与功能、适应性进化以及其系统学研究价值。

1 多细胞角质结节的种类

1.1 繁殖结节(Breeding tubercle) 又称婚姻结节(Nuptil tubercle)或珠星,源自表皮细胞角质化衍生物,由多细胞聚集而成。以前一直认为此类角质化衍生物只在骨鳔鱼类中出现。但迄今研究发现^[5],繁殖结节不仅见于骨鳔类,如克奈鱼科 Kneriidae、枕枝鱼科 Phractolaemidae、鲤科 Cyprinidae、亚口鱼科 Catostomidae、双孔鱼科 Gyrinocheilidae、裸吻鱼科 Psilorhynchidae、鲷科 Cottidae、平鳍鳅科 Homalopteridae、将脂鲤科 Lebiasinidae 和下口脂鲤科 Parodontidae 等类群的部分鱼类;而且见于非骨鳔类,如

鲈科 Percidae、鲑科 Salmonidae、香鱼科 Plecoglossidae、胡瓜鱼科 Osmeridae 和青瓜鱼科 Retropinnidae 等类群的部分鱼类。具有繁殖结节的鱼类都属于真骨鱼类中的纯真骨鱼类(Euteleostei)的淡水鱼类或沿岸性鱼类(Inshore marine fishes),而非远海性鱼类(Pelagic fishes)和浅海性鱼类(Epipelagic fishes)。

繁殖结节大多在鱼类生殖季节里出现,成熟雄性个体的繁殖结节比雌性个体的要显著。因此,繁殖结节的发生通常被看作为鱼类的第二性副征。然而,平鳍鳅科和鲤科野鲮属 *Labeo* 中某些种类未成熟雌雄个体都有繁殖结节的出现,如原爬鳅属 *Balitoropsis* 繁殖结节不仅见于成体,而且还见于幼体^[6]。可见,繁殖结节的发生不仅仅与鱼类的生殖有关。

繁殖结节通常分布于雄体与雌体或雄体之间相接触的部位,如鳞片(除侧线鳞)、鳍条和头部等。在鲤形目各类群鱼类中,繁殖结节主要分布在吻部、鳃盖骨、胸鳍的背面、头背部和鳞片等部位,如东方墨头鱼 *Garra orientalis* 的吻部、马口鱼 *Opsarichthys bidens* 的鳃盖等。青鱼 *Mylopharyngodon piceus*、草鱼 *Ctenopharyngodon idellus*、鲢 *Hypophthalmichthys molitrix* 和鳙 *Aristichthys nobilis* 是我国传统养殖鱼类,隶属于鲤科鱼类。其雄性个体在繁殖季节里有非常显著的繁殖结节,此特征已成为生产上辨别雌雄个体的重要依据。而鲑形目鱼类的繁殖结节可以分布到头背部、上颌骨、前颌骨、齿骨、鳃条骨和鳃

第一作者简介:张 翥,男,32岁,助理研究员,硕士;

收稿日期:1997-11-14,修回日期:1998-04-16

盖骨等部位,如白鲑 *Prosopium coulteri*。有的鱼类全身披有繁殖结节,甚至包括脂鳍,如香鱼 *Plecoglossus altivelis* 雄性个体在繁殖季节里,繁殖结节可覆盖身体表面、头部、鳃盖、鳞片和鳍条(包括脂鳍)。胡瓜鱼 *Osmerus eperlanus* 雄鱼除脂鳍外的身体部分,如口、鳃盖骨、前鳃盖骨、鳃条骨以及头部其他部位、整个胸鳍的腹面和部分背面、腹鳍条和尾鳍条都为繁殖结节所覆盖。

繁殖结节的外部形态呈现出多样化。不同种类以及同一种类不同的分布部位繁殖结节外部形态不同。香鱼的繁殖结节为瘤状,毛鳞鱼 *Mallotus villosus* 鳍条上的繁殖结节为矩形,逆鳍鱼 *Retropinna retropinna* 身体两侧的繁殖结节为半圆形。枕枝鱼 *Phractolaemus ansorgei* 眼周围的繁殖结节为长牙状,而鳞片上的繁殖结节为棘状;蜡鱼 *Thaleichthys pacificus* 的头部、背鳍和臀鳍的繁殖结节是小圆形,而鳞片上的则为长脊状。繁殖结节最典型的外部形状是圆锥形,常见于鲤形目鱼类。

根据细胞组织化学特性,繁殖结节可分为两类^[5]:(1)结节主要由非角质化表皮细胞结集而成,如香鱼科、胡瓜鱼科和逆鳍鱼科的繁殖结节等。此类型结节最表层少数细胞出现角质化,但并不形成一个明显的外角质层。(2)结节主要由完全角质化的细胞结集而成,如鲤形目等鱼类的繁殖结节。此类型结节的表层细胞角质化显著,可形成一个清晰的凸形外角质层。

1.2 联系器(Contact organ) 联系器是源自真皮多个细胞的角质化衍生物。已有的研究表明^[5],此类衍生物见于颌针鱼科 *Belonidae*、青鳉科 *Oryziatidae*、鲮科 *Cyprinodontidae*、四眼鱼科 *Anablepidae*、花鲮鱼科 *Poeciliidae*、脂鲤科 *Characidae*、胸斧鱼科 *Gasteroolepidae*、杜父鱼科 *Cottidae* 和贝湖鱼科 *Cottocomepharidae* 等类群的部分鱼类。分布在这些鱼类的鳞片或鳍条上。最常见的外部形态为向后倾斜的钩状。繁殖季节里雄性个体的联系器较为明显。但是有的鱼类联系器终年存在,如青鳉 *Oryzias latipes* 性成熟的雄鱼联系器全年保留,只是在

冬季其发育程度有所减弱。*Xenodexia ctenolepis* 联系器不仅覆盖雌雄个体的全身,而且布满幼体的体表。

2 多细胞角质结节的功 能

2.1 与繁殖有关 繁殖结节在生殖季节里高度发达,通常发生在两性个体身体相接触的部位,或雄性个体之间打斗时身体接触的部位,其主要功能可能是有利于两性个体保持密切的身体接触,与繁殖有关^[5]。对胡瓜鱼属 *Osmerus* 鱼类繁殖行为的观察表明,当两个披繁殖结节的雄鱼相遇时,它们很快分开;而当披繁殖结节的雄鱼与无繁殖结节的雌鱼相遇时,立即发生繁殖行为^[7]。对腹吸鳅属鱼类 *Gastromyzon* 繁殖行为的观察发现,在雌雄个体之间常发生接触的部位,如吻部与鳍条或鳍条与鳍条之间,这都有繁殖结节的分布^[6]。在某些脂鲤类鱼类的繁殖过程中,雄鱼可借鳍条上的钩状联系器抱住雌鱼,以保证其在流水条件下进行体内受精;杜父鱼 *Myoxocephalus scorpius* 雄鱼胸鳍表面分叉状的系器为,在交配时也藉此抓住雌鱼^[5]。可见,联系器与繁殖结节为同功器官,它们的出现与繁殖有关。

2.2 与敌对行为有关 枕枝鱼 *Phractolaemus ansorgei* 的雄鱼眼周围有四个象牙状的繁殖结节,在其九行侧线上鳞中有三行鳞片具有显著的刺状繁殖结节;而雌性个体臀鳍、尾鳍以及体侧的繁殖结节都不甚发达。研究表明可能雌雄鱼体侧的繁殖结节有利于鱼类在产卵过程中保持联系;而雄鱼眼周围象牙状的繁殖结节则用于打斗;同样,侧线鳞线上体侧锋利刺状繁殖结节可能与其它敌对行为有关^[5]。

2.3 刺激作用 除了具有使雌雄个体在产卵过程中保持联系的功能外,白鲑属 *Coregonus* 鱼类繁殖结节白色可能作为一种视觉信号,其坚硬程度可能提供触觉刺激^[8]。在鲮科 *Poeciliidae* 为卵胎生鱼类,联系器集中分布于雄鱼的吻部,在求偶过程中对雌鱼可起到刺激的作用^[9]。栖息于流水环境的长体镖鲈 *Etheostoma gracile* 雌鱼颈部甚至腹鳍的繁殖结节,具有刺

激雌鱼的作用^[10]。可是,尽管确信繁殖结节与刺激有关,但并不能肯定它具有感觉器。

2.4 感觉作用 *Mellotes papilio* 雄鱼腹鳍条腹面具有颇长的联系器,太弱小以至于无抓着的功能,可能是一种感觉结构;而对其组织学研究显示,支配神经的出现证实了这种假设^[5]。对 *Cynolebias whitei* 联系器的分布与繁殖行为的研究发现,其雄鱼胸鳍内侧的联系器具有感觉功能,通过它可得知雌体开始产卵时所处的位置^[5,11]。

2.5 水动力学效应 适应急流性生活的鱼类,如平鳍鳅科原爬鳅属 *Balitoropsis* 鱼类的繁殖结节由肥大细胞聚集而成,其表皮细胞角质化形成细小的角质芽,且具有小的圆锥状单细胞突起。这些繁殖结节不仅见于成体,而且还见于幼体,并通常覆盖体表。因此,这些鱼类的繁殖结节不可能与繁殖行为有关,而可能起到增加体表粗糙程度的作用,具有与对急流适应相关的水动力学效应^[5,12]。

3 真骨鱼类多细胞角质结节的进化

多细胞角质结节在纯真骨鱼类中的发生可能是向水流生活适应进化的结果^[5]。繁殖结节和联系器仅见于在真骨鱼类中的纯真骨鱼类,而海鲢型鱼类(Elopomorphic fishes)、鲱型鱼类(Clupeomorphic fishes)和骨舌鱼类(Osteoglossomorphic fishes)则没有。在纯真骨鱼类中,繁殖结节和联系器普遍见于的淡水或沿岸性鱼类,但罕见于海洋性鱼类和浅海性鱼类,可能繁殖结节和联系器发生与淡水或沿岸性纯真骨鱼类向流水生活的适应进化密切相关。繁殖结节和联系器的功能就是能够使繁殖个体在繁殖中维持紧密的联系,以保证卵子受精。

在上述列举的 24 个具多细胞角质化衍生物的真骨鱼类科中,有 21 个科的鱼类的身体披圆鳞,而只有鲈科、杜父鱼科和贝湖杜父鱼科的身体披栉鳞。圆鳞和栉鳞统称为骨鳞,是真骨鱼类特有的鳞片。通常具栉鳞的真骨鱼类比具圆鳞的真骨鱼类在分类地位上较高等。因而鲈科、杜父鱼科和贝湖杜父鱼科属于真骨鱼类中

进化上较高等的棘鳍鱼类。由于联系器同栉鳞上的栉(Ctenii)的结构极其相似,而从发生上看,圆鳞、栉鳞以及鳞片无本质的区别,都是鱼类皮肤的衍生物,因此有的研究者认为栉鳞高等真骨鱼类的发生有其适应性意义,其进化可能是为替代低等真骨鱼类在繁殖季节中临时性出现的繁殖结节和联系器^[5]。

鲈科、太阳鲈科 Centrarchidae 和丽鱼科 Cichlidae 是高等棘鳍鱼类生活在淡水水体的三个大类群。仅有鲈科中那些体型较小的溪流性的鱼类,如罗马尼亚鲈属 *Romanichthys* 和镖鲈属 *Etheostoma* 具有繁殖结节。而太阳鲈科、丽鱼科以及鲈科中那些体型较大的静水性栖息鱼类则无繁殖结节和联系器。此现象更进一步表明,繁殖结节与鱼类对流水生活的适应进化密切相关。显然,由于强大的流水环境选择压力引起繁殖结节在这些类群中独立地发生进化,以保护繁殖群体在急流水体重结集在一起。至于镖鲈属中更为特化的亚属如 *Hololepis* 和 *Microperca* 等类群,因为次生性地返回到静水环境生活,所以它们仍然具有繁殖结节。

4 多细胞角质结节形态学结构的系统学价值

繁殖结节形态结构可用作某些鱼类类群的系统学特征。Greenwood 等^[13]曾将香鱼科和胡瓜鱼科划入鲑亚目 Salmonoidei;而将逆鳍鱼科、银鱼科 Salangidae、南乳鱼科 Galaxiidae 和裸胡瓜鱼科 Aplochitonidae 合并南乳鱼亚目 Galxioidei。但是,Wiley 和 Collette^[5]对香鱼科、胡瓜鱼科和逆鳍鱼科典型类群的代表种类的研究显示,其繁殖结节皆由较少或中等数量的肥大细胞结集,而结节的外表层没有或仅有少量的角质化。繁殖结节这种形态学的相似性表明,香鱼科、胡瓜鱼科和逆鳍鱼科的关系较之与鲑科的关系更为密切。Rosen^[14]依据形态学特征的分析建立了由香鱼科、银鱼科、胡瓜鱼科和逆鳍鱼科组成的单源群。此研究支持了 Wiley 和 Collette 的观点。而 Begle^[15]的研究更进一步证实了香鱼科、胡瓜鱼科、逆鳍鱼科、

银鱼科、南乳鱼科和裸胡瓜鱼科之间密切亲缘关系的假设。此外, Greenwood 等^[13]基于骨骼学的研究,提出骨鳔类包含鼠鱈目、脂鲤目、鲤形目和鲇形目这四大类群的假设。Wiley 和 Collette^[5]对现隶属于鼠鱈目的枕枝鱼属 *Phractolaemus* 鱼类繁殖结节的研究发现,其组织学形态结构与某些鲤科鱼类的繁殖结节极为相似;而对现隶属于克奈鱼科的克奈鱼属 *Kneria* 鱼类繁殖结节的研究显示,其纵截面形态结构与平鳍鳅科和鳅科鱼类相似。并指出可能鼠鱈目、脂鲤目和鲤形目共同起源于某一表皮具角质化结构的共同祖先。他们的研究为现今广泛被接受的骨鳔类包含鼠鱈目、脂鲤目、鲤形目和鲇形目这四大类群的假设提供了佐证。可见,繁殖结节形态学特征是系统发育研究的重要线索。

繁殖结节形态学及其发生特点在鲤亚目各类群相互关系研究中有重要的参考价值。双孔鱼科是东亚最为特殊的鱼类类群,以前将其归并于鲤科鱼类,现今普遍被接受为鲤亚目中一个独立的科级分类单元,只包含一个属级类群—双孔鱼属 *Gyrinocheilus*。Wiley 和 Collette^[5]对金边双孔鱼 *G. aymonieri* 繁殖结节发生过程的研究发现,虽然外表上同鲤科鱼类的繁殖结节相似,但是其角质盖仅由单层角质化细胞构成,而其下层的细胞大小相同,处于同一角质化阶段;当前一角质盖脱落后,必定发展成为另一角质盖。其圆锥状角质盖的发生具有与圆口类齿的发生相同的替代形式,而与鲤科鱼类截然不同。双孔鱼科繁殖结节这种特殊的发生式样可成为确立其单源性和科级类群的又一重要依据。Wiley 和 Collette 同时对繁殖结节形态学的研究发现,平鳍鳅科和鳅科同双孔鱼属 *Gyrinocheilus* 鱼类最小的繁殖结节具有一定程度的相似性。并指出可能平鳍鳅科、鳅科和双孔鱼科这些鱼类之间,特别是平鳍鳅科和鳅科鱼类之间,与鲤科或亚口鱼科相比较有更近的亲缘关系。Sawada^[16]对鳅科和平鳍鳅科的各亚科类群进行了新的重组,建立一个单源性的鳅超科(Cobitoidea)类群。此研究证实了上述

平鳍鳅科和鳅科鱼类之间有更近亲缘关系的假设。

5 结语

多细胞角质结节包括繁殖结节和联系器两种类型,是鱼类皮肤多细胞角质化的衍生物。多细胞角质结节普遍出现在流水性纯真骨鱼类中,其发生是向流水生活适应进化的结果。原始的纯真骨鱼类可能存在多细胞结节进化的潜能,在今天的纯真骨鱼类不同的类群中,这种潜能则独立地进化为繁殖结节或联系器。多细胞角质结节最主要的功能是,在流水条件下保持两性个体密切的身体接触,有利于鱼类的繁殖。此外,还具有护巢或领域防卫、刺激、感觉和水动力学效应等作用。在纯真骨鱼类的系统发育进化中,低等真骨鱼类在繁殖季节中临时性出现的繁殖结节和联系器可能为高等真骨鱼类的栉鳞所替代。已有的研究结果显示,在鲤形目鱼类的系统学研究中,繁殖结节的形态学、组织形态学和形态发生学特征具有重要的参考价值。因此,结合其它特征,比较分析繁殖结节形态学特征,可为某些类群在属上水平和亚科水平的系统发育关系的探讨提供线索。

参 考 文 献

- 1 张 鹤,沈建中. 真骨鱼类皮肤角质化衍生物——单细胞角质突起. 动物学杂志, 1998, 34(1): 43-47
- 2 张孟闻编著. 脊椎动物比较解剖学(上). 北京: 高等教育出版社, 1986
- 3 李国藩, 邵巨燮编著. 脊椎动物比较解剖学(上). 广州: 中山大学出版社, 1985
- 4 孟庆闻, 苏编祥, 李婉端著. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社, 1987
- 5 Wiley, M. L., B. B. Collette. Breeding tubercles and contact organa in fishes: their occurrence structure, and significance. *Bulletion of the Americuo Museum of Natural History*, 1970, 143: 143-216
- 6 Roberts, T. R. Unculi (Horny projection arising from single cells), an adaptive feature of the epidermis of Ostariophysan fishes. *Zoologica Scripton*, 1982, 11(1): 55-76
- 7 Hoover, E. E. The spawning activitie of frershw smelt with pecial reference to the sex ratio. *Copeia*, 1936, 2: 85-91

- 8 Fabricius, E., A Lindroth. Experimental observation on the spawning of whitefish *Coregonus leucas*, in the stream aquarium of Holle laboratory at River Indalsalven. *Ann. Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 1954, **35**: 105~152
- 9 Rosen, D., A Tucker. Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 1961, **2**: 201~2122
- 10 Collette, B. B. Systematic significance of breeding tubercles in fishes of the family Percidae. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **117**(3518): 567~614
- 11 Nieuwenhuizen, A. Van den. *Pterolebia elegans*. *Aquarium*, 1961, **30**(3): 140~146
- 12 Hora, S.L. Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to organs of attachment. *Phil. Trans. R. Soc. (B)*, 1930, **218**: 171~282
- 13 Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, G. S. Myers. Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1966, **131**: 341~455
- 14 Rosen, D. E. Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1974, **153**: 265~326
- 15 Begle, D. P. Relationships of the osmeroid fishes and the use of reductive characters in phylogenetic analysis. *Syst. Zoo.*, 1991, **40**(1): 33~53
- 16 Sawada, Y. Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidae, Cypriniformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1982, **28**(2): 65~223