

稀有鮈鲫 (*Gobiocypris rarus*) 的骨骼特征及系统发育地位

李小娟^{1,2}, 唐琼英¹, 刘焕章^{1,*}

1. 中国科学院水生生物研究所 水生生物多样性与保护重点实验室, 湖北 武汉 430072

2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 稀有鮈鲫 (*Gobiocypris rarus*) 已作为新型实验动物而逐渐成为生物学研究各领域的热门对象, 但是, 其系统分类位置仍存在争议。本研究制作了稀有鮈鲫的透明骨骼标本, 对其骨骼特征进行描述; 选取 47 个形态特征, 与鲤科各亚科鱼类的典型特征进行比较, 建立了分支分析特征矩阵, 并使用 PAUP4.0 软件中的最大简约法 (MP) 构建系统发育树。结果显示, 稀有鮈鲫和鮈亚科鱼类聚在一起, 属于鮈亚科。

关键词: 稀有鮈鲫; 骨骼特征; 系统发育地位

中图分类号: Q959.46⁺⁸ 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2013)04-0379-08

Skeletal anatomy and phylogenetic position analysis of *Gobiocypris rarus*

Xiao-Juan LI^{1,2}, Qiong-Ying TANG¹, Huan-Zhang LIU^{1,*}

1. The Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: The phylogenetic position of *Gobiocypris rarus*, a small cyprinid fish of interest in many biological areas due to its unique characteristics, is still under debate. At the morphological view, it belongs to the Danioninae subfamily of Cyprinidae; however, recent molecular research recognizes it as a member of the Gobioninae subfamily. To investigate the phylogenetic position of *Gobiocypris rarus*, we prepared transparent skeleton specimens, selected 47 characteristics and reconstructed the phylogenetic tree using PAUP. The results indicated that *Gobiocypris rarus* was clustered with Gobioninae, which was in agreement with recent molecular phylogenetic conclusions.

Keywords: *Gobiocypris rarus*; Skeleton characters; Phylogenetic position

稀有鮈鲫 (*Gobiocypris rarus*) (Yue, 1998) 隶属鲤形目 (Cypriniformes) 鲤科 (Cyprinidae), 是我国特有的小型鱼类。俗称金白娘、墨线鱼。分布于长江上游四川省境内的河沟、溪流等水体, 野生个体数量不多, 属濒危等级 (“中国濒危动物红皮书——鱼类”) (Yue & Chen, 1998)。由于稀有鮈鲫具有易饲养、生长周期短及胚胎发育温度适应范围广等特点, 目前已逐渐成为新型实验模式生物 (Cao & Wang, 2003)。

稀有鮈鲫最初由 Ye & Fu (1983) 发现并命名。因其与细鲫属 (*Aphyocypris*) 较为相似而被归属于细鲫属 (Danioninae) 亚科, 但以其无腹棱和背鳍起点

位置较靠前而不同于细鲫属, 故独立为一新属——鮈鲫属 (*Gobiocypris*)。《四川鱼类志》(Ding, 1994) 和《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷)》(Chen & Chu, 1998) 均采用 Ye & Fu (1983) 的分类观点, 但是, 近年来基于 DNA 分子数据的系统发育分析认为稀有鮈鲫应归类为鮈亚科 (Gobioninae) (He et al, 2004; Liu et al, 2010; Yang et al, 2006)。传统形态分类与现代分子系统发育研究结果矛盾导致稀有鮈鲫的系统分类地位仍不明确。

鱼类骨骼系统形态特征是研究鱼类系统演化和分类的重要依据。Bing (1960)、Meng & Su (1960) 及 Meng et al (1987) 分别对鲤鱼 (*Cyprinus carpio*)

收稿日期: 2013-04-08; 接受日期: 2013-05-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31061160185)

*通信作者 (Corresponding author), E-mail: hzliu@ihb.ac.cn

第一作者简介: 李小娟 (1988-), 女, 硕士研究生, 研究方向为鱼类系统发育与进化

和鲢鱼 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 解剖进行的系统描述是我国鱼类形态解剖的经典著作。Chen (1987) 介绍的中国雅罗鱼亚科骨骼特征, 对其分类具有重要意义。目前, 关于稀有鮈鲫这一重要实验动物骨骼特征的研究还未见报道, 特别是系统发育地位仍存争议。本研究制作了稀有鮈鲫的透明骨骼标本, 利用分支系统学原理, 对其重要特征进行描述, 且与鲤科各亚科鱼类的骨骼特征相比较, 并构建系统发育树以推断其系统发育地位。

1 材料和方法

实验用 15 尾稀有鮈鲫标本均采自四川省汉源县, 用福尔马林固定。透明骨骼标本制作参考 He et al (1994) 的方法。将制作好的骨骼标本小心系统地分散开, 置于解剖镜下观察骨骼形状及位置, 并拍照以辅助手绘骨骼形状。使用 Photoshop 7.0 软件辅助绘图。Weitzman (1962)、Greenwood et al (1966) 等认为脂鲤类 (Characins) 是鲤形目最原始的类群, 为鲤科鱼类的祖先型。本研究参考 Chen et al (1984) 和 Cavender & Coburn (1992) 的研究结果, 以脂鲤类为外类群, 选取 47 个性状(附录 1)用于系统发育分析, 并参考 Cavender & Coburn (1992) 的研究结果确定特征的祖征及离征状态。采用 PAUP*4.0 (Swofford, 2002) 软件中的最大简约法 (MP) 构建系统发育树。

2 结果

2.1 主轴骨骼特征

2.1.1 头骨 (脑颅和咽颅)

(1) 脑颅 (鼻区、眼区、耳区及枕区)

鼻区由鼻骨、前筛骨、筛骨、侧筛骨和犁骨等组成。腹面观, 犁骨位于脑颅最前端, 两侧筛骨之间, 因其形状得名。背面观, 可见筛骨一块, 其前端为前筛骨, 前筛骨左、右各有鼻骨一块 (图 1, 图 2, 图 3)。稀有鮈鲫前筛骨骨化, 依据 Cavender & Coburn (1992) 的结果, 属于离征状态。眼区由额骨、眶蝶骨、翼蝶骨、副蝶骨和围眶骨等组成。额骨扁平, 位于筛骨后方。围眶骨由数片骨片组成, 位于头部侧面、眼部周围, 前方最大的一块为泪骨 (图 4)。第五下眶骨与上眶骨、眶上管与眶下管不相连接, 均属离征。眶蝶骨、翼蝶骨位于腹面。其中, 眶蝶骨构成眶间隔, 直接延伸至副蝶骨, 其后为翼蝶骨。副蝶骨长条形, 位于腹面正中央, 前端与犁骨相连, 背面无明显突起, 属祖征。

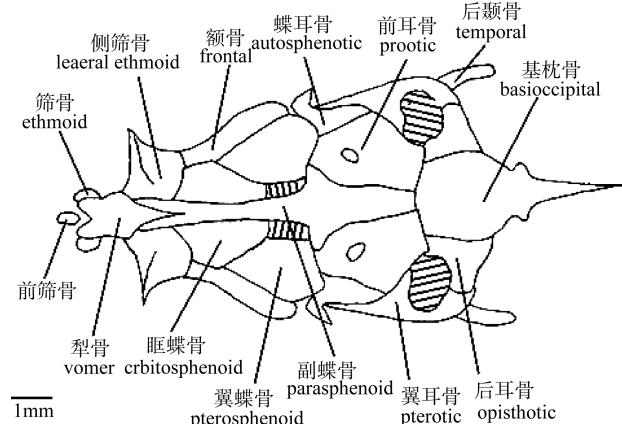


图 1 稀有鮈鲫 (*Gobiocypris rarus*) 头骨腹面观
Figure 1 Cranium ventral view of *Gobiocypris rarus*

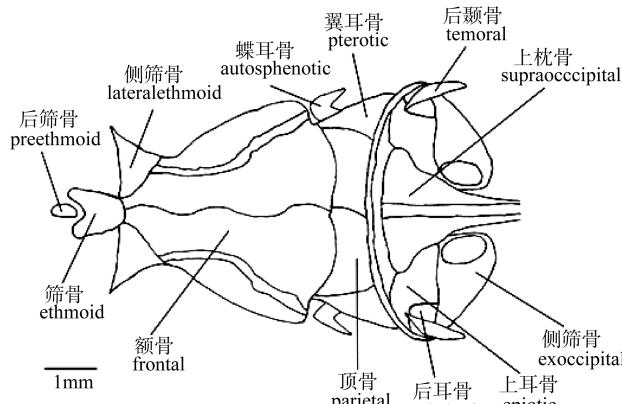


图 2 稀有鮈鲫 (*Gobiocypris rarus*) 头骨背面观
Figure 2 Cranium dorsal view of *Gobiocypris rarus*

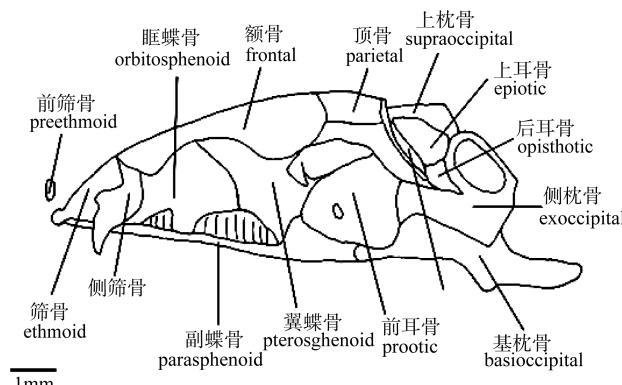


图 3 稀有鮈鲫 (*Gobiocypris rarus*) 头骨侧面观
Figure 3 Cranium lateral view of *Gobiocypris rarus*

耳区由顶骨、上耳骨、前耳骨、后耳骨、蝶耳骨及翼耳骨等组成。背面观, 额骨后为顶骨, 外侧与翼耳骨相连; 翼耳骨长至三叉颜面神经孔, 属离征; 上耳骨位于顶骨后方, 与上枕骨相连, 位于上枕骨两侧。腹面观, 前耳骨位于翼蝶骨后方, 与上耳骨联合构成耳腔, 三叉颜面神经孔位于蝶耳骨和前耳骨交汇处, 属离征。

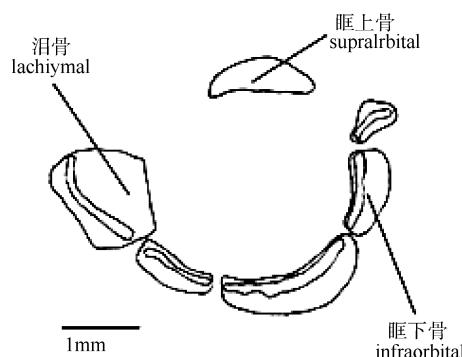


图 4 稀有鮈鱊 (*Gobiocypris rarus*) 上眶骨及下眶骨
Figure 4 Supraorbital and infraorbital bones of *Gobiocypris rarus*

枕区由上枕骨、侧枕骨和基枕骨等组成。上枕骨位于背面最末端中央，两侧与上耳骨相接。侧枕骨又名外枕骨，具椭圆大枕孔。基枕骨前端部分为副蝶骨所覆盖，位于腹面正中央。基枕骨扁平，属祖征。腹面观，具下颞窝。下颞窝较深，属离征。

(2) 咽颅(舌弓、颌弓及鳃弓)

颌弓包括上颌和下颌。其中，上颌部由前上颌骨、上颌骨、腭骨、翼骨、中翼骨、后翼骨及方骨等等组成。前上颌骨一对，呈“一”形，中央突起与前筛骨相连，前上颌无触须，无上颌孔，属离征。上颌骨位于前上颌骨后方，侧面观，上颌骨下缘弯曲，与前上颌骨相连（图 6），属离征。下颌骨末端无触须，属离征。腭骨一对，前端突起呈叉状，位于犁骨前方两侧。翼骨又名前翼骨，紧贴方骨前缘，后部上方与中翼骨相接。方骨位于翼骨后方，上端与中翼骨又相接。后翼骨位于中翼骨后方，后缘与

前鳃盖骨相接（图 10，图 11）。下颌由齿骨、关节骨及隅骨等组成。齿骨位于下颌最前端，背部突起与上颌骨相连。关节骨位于齿骨后方，前端部分为齿骨所覆盖。隅骨附着于关节骨（图 9）。

舌弓由各舌骨和鳃盖骨系组成。基舌骨位于最前端，其次为尾舌骨、下舌骨、角舌骨、上舌骨和间舌骨等。后四骨片均成对且左右对称，而基舌骨和尾舌骨均单个存在（图 7）。头部腹面观，可见 3

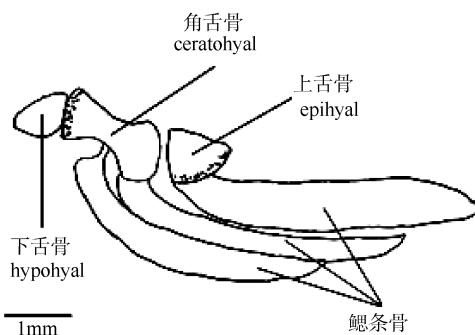


图 5 稀有鮈鱊 (*Gobiocypris rarus*) 弓外侧观
Figure 5 Hyoid arches outside view of *Gobiocypris rarus*

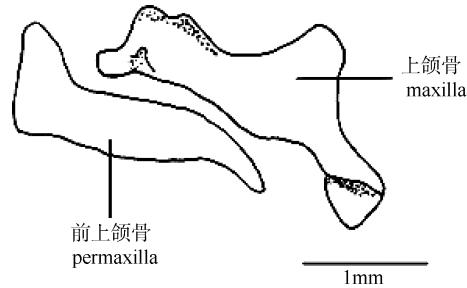


图 6 稀有鮈鱊 (*Gobiocypris rarus*) 上颌
Figure 6 Upper jaws of *Gobiocypris rarus*

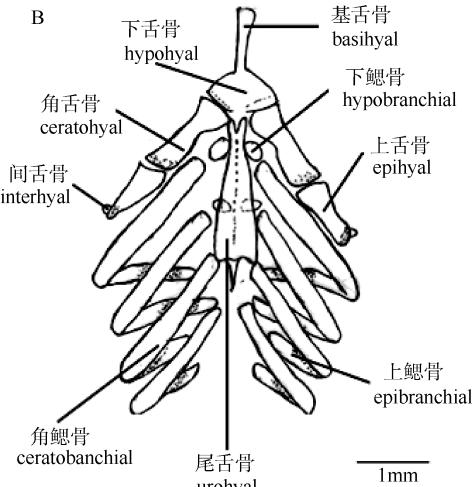
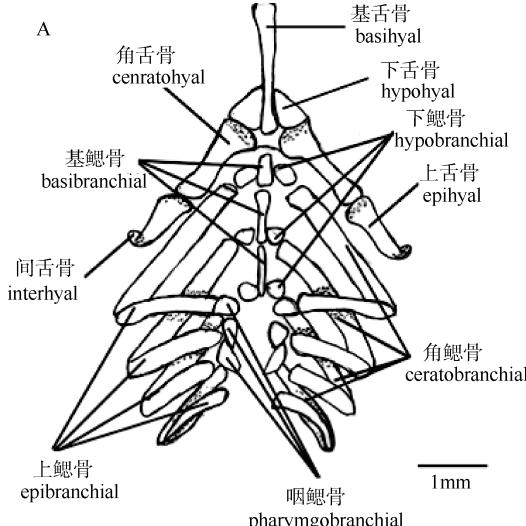


图 7 稀有鮈鱊 (*Gobiocypris rarus*) 弓和舌弓背面 (A) 及腹面观 (B)
Figure 7 Hyoid arches dorsal (A) and ventral views (B) and gills arches of *Gobiocypris rarus*

对附着于舌骨的鳃条骨(图5)。主鳃盖骨为位于头部侧面最大的骨片,前上缘与舌颌骨突起相连接,前方为前鳃盖骨,后方为下鳃盖骨。间鳃盖骨多为前鳃盖骨所覆盖(图9,图10)。

鳃弓由各鳃骨与咽骨及咽齿组成。上鳃骨共4对,前3对附着有咽鳃骨,上鳃骨I、II无钩状突起,属离征。角鳃骨共4对,除最后一对外,最前缘均具下鳃骨。咽鳃骨I存在,II、III不重叠,属离征,正中央具三个基鳃骨。鲤科鱼类第5对鳃弓退化为咽齿(图8)。稀有鮈鲫具两行咽齿,属离征。

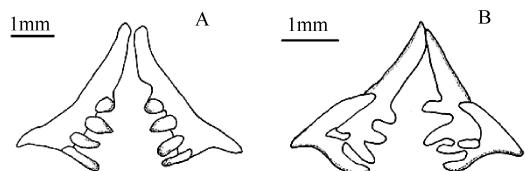


图8 稀有鮈鲫(*Gobiocypris rarus*)咽齿背面(A)及腹面观(B)

Figure 8 Pharyngeal bones dorsal (A) and ventral views (B) of *Gobiocypris rarus*

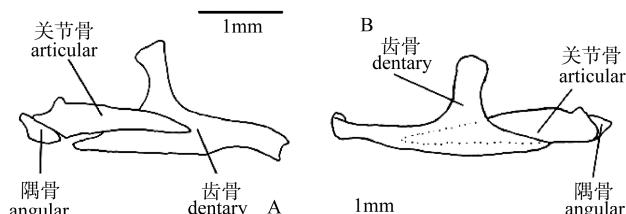


图9 稀有鮈鲫(*Gobiocypris rarus*)下颌内侧(A)及外侧观(B)

Figure 9 Lower jaw inside (A) and outside views (B) of *Gobiocypris rarus*

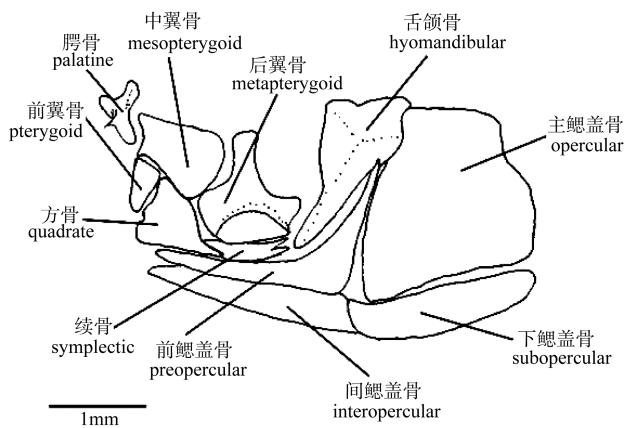


图10 稀有鮈鲫(*Gobiocypris rarus*)鳃盖骨系和各翼骨左外侧面观

Figure 10 Left lateral views of opercular bones and suspensorium of *Gobiocypris rarus*

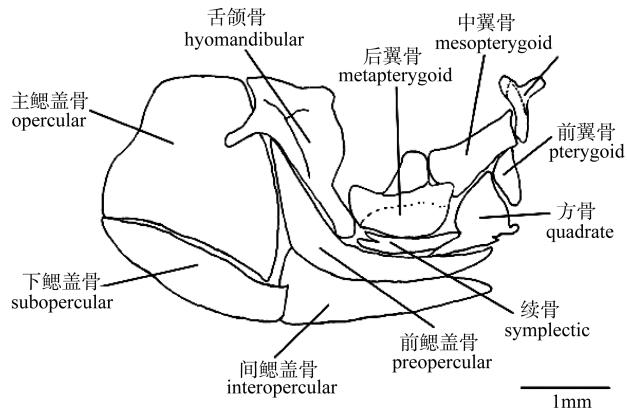


图11 稀有鮈鲫(*Gobiocypris rarus*)鳃盖骨系和各翼骨左内侧面观

Figure 11 Left inside views of opercular bones and suspensorium of *Gobiocypris rarus*

2.1.2 脊柱

稀有鮈鲫具33节脊椎骨,第2、3椎体愈合,属离征。韦伯氏器位于第1~4椎体之间(图14)。第一椎体横突完全发育,位于第二椎体横突之前,属祖征;第三椎体髓弓无外侧突起,属离征;第四椎体髓棘细长,不比其它粗,属祖征。复合神经骨(韦伯氏器相关椎体上方伸展出的宽阔骨片)不分叉,属离征,不具游离的棘间板,属祖征。第5~15每节椎体组成基本相似,由肋骨和椎体横突、髓弓及髓棘等组成。第五脊椎肋骨完全发育,具椎体横突,属离征,其后属尾椎骨(图12),每节椎体无肋骨,而具脉棘和脉弓。

2.2 附肢骨骼特征

2.2.1 奇鳍骨

背鳍由鳍条、间鳍骨和鳍条基骨(支鳍骨)等

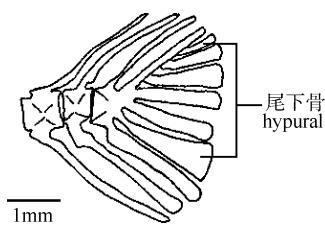


图12 稀有鮈鲫(*Gobiocypris rarus*)尾椎骨

Figure 12 Caudal vertebra of *Gobiocypris rarus*

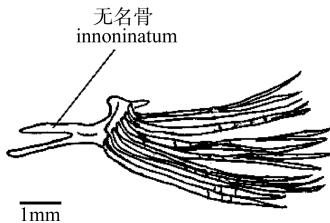
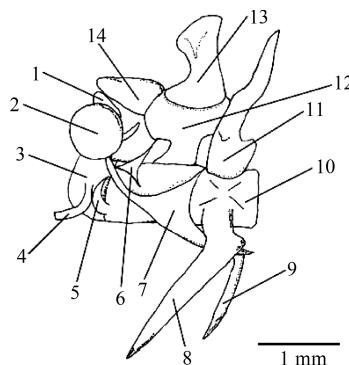


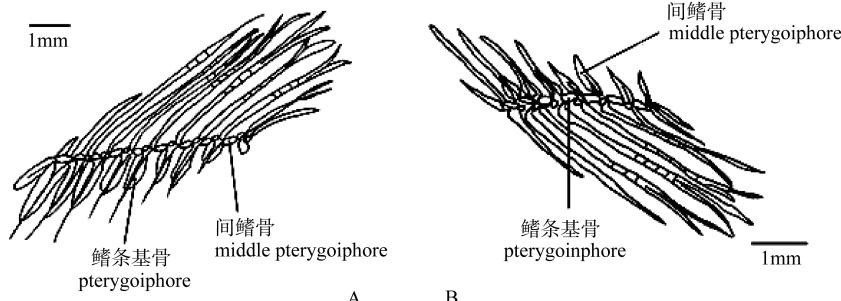
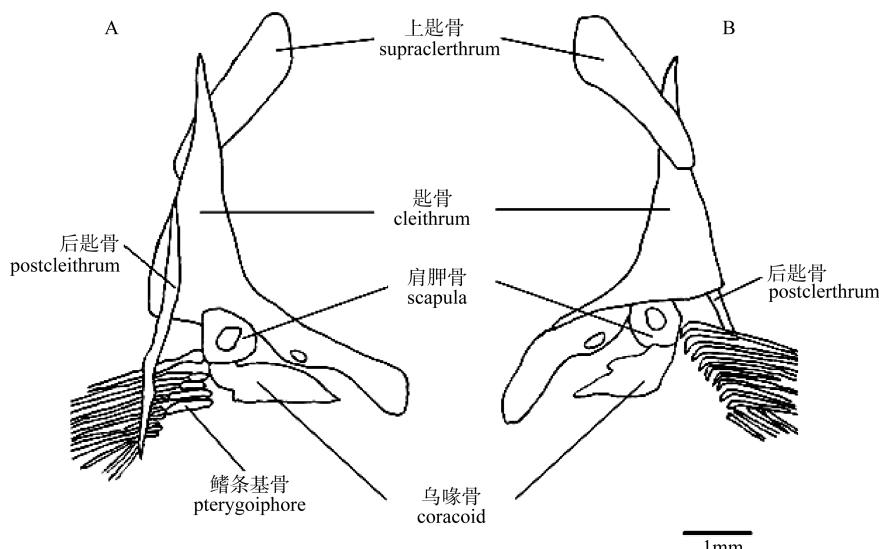
图13 稀有鮈鲫(*Gobiocypris rarus*)腰带

Figure 13 Pelvic girdle of *Gobiocypris rarus*

图 14 稀有鮈鯽 (*Gobiocypris rarus*) 第 1~4 椎体左侧观Figure 14 Left view of the first and fourth vertebrae of *Gobiocypris rarus*

1: 带状骨; 2: 舶状骨; 3: 第一椎体; 4: 第一椎体横突; 5: 第二椎体横突; 6: 间插骨; 7: 三角骨; 8: 第四椎体横突; 9: 悬器; 10: 第四椎体; 11: 第四椎体髓棘; 12: 第三椎体髓弓; 13: 第三椎体髓棘; 14: 第二椎体髓棘。

1: claustrum; 2: scaphium; 3: first vertebra; 4: parapophysis of the first vertebra; 5: parapophysis of the second vertebra; 6: intercalarium; 7: tripus; 8: parapophysis of the fourth vertebra; 9: suspensorium; 10: fourth vertebra; 11: neural spine of the fourth vertebra; 12: neural arch of the third vertebra; 13: neural spine of the third vertebra; 14: neural spine of the second vertebra.

图 15 稀有鮈鯽背鳍 (A) 及臀鳍 (B)
Figure 15 Dorsal fin (A) and anal fin (B) of *Gobiocypris rarus*图 16 稀有鮈鯽肩带内侧 (A) 及外侧观 (B)
Figure 16 Shoulder girdle of *Gobiocypris rarus*; A, inside view; B, outside view

组成(图 15A)。稀有鮈鯽背鳍具 3 个不分支鳍条, 属离征; 分支鳍条 7 个; 第一个不分支鳍条为短刺, 紧贴第二个不分支鳍条基部, 属祖征。

臀鳍具两根不分支鳍条及六根分支鳍条, 属离征, 前端悬于第一个脉棘前端, 属离征(图 15B)。

尾鳍深叉, 分为上、下两叶。上叶具一根不分支鳍条, 9 根分支鳍条, 下叶具一根不分支鳍条, 8 根分支鳍条, 不分支鳍条外侧具若干短鳍条。

2.2.2 偶鳍骨

腹鳍和腰带由鳍条和支鳍骨组成, 腰带还包括前端叉形的无名骨(图 13)。胸鳍由鳍条和支鳍骨组成。肩带包括上匙骨、匙骨、后匙骨、肩胛骨及鸟喙骨等, 后匙骨下缘可达胸鳍附着处(图 16)。

2.3 其他形态及解剖特征

稀有鮈鯽背鳍起点于腹鳍着生处之前; 动眼肌室浅, 不达基枕骨后方; 鳃上动脉和伪鳃动脉不相连接; 前鳃盖骨上方管道在发育过程中与主鳃盖骨合成一体等特征均属离征。稀无锯齿状鳍棘; 侧线

到达尾柄中线；雌鱼无产卵管；肠顺时针卷曲于水平方向；无鳃上器官；50对染色体（Jia & Wei, 2000）；前鳃颥管与主鳃盖管相通等特征均属祖征。覆瓦状排列圆鳞，边缘无锯齿，于解剖镜下可见鳞焦位于中心点之下，属离征；鳞片具基区侧角，顶区具环片，属祖征；鳞片基区无辐射线，属离征。

2.4 系统发育地位

特征状态代码输入表格后的最终结果构成骨骼特征矩阵（表 1）。其中，“0”代表祖征状态，“1”代表离征状态，“?”代表不确定状态，Outgroup 代表脂

鲤类（Characins）。表中数据除稀有鮈鲫外，其余均参考 Cavender & Coburn (1992) 的结果。采用 PAUP*4.0 软件中的最大简约法（MP）构建的系统发育树（图 17）显示，鲤科鱼类明显分为鲃系（series Barbini）和雅罗鱼系（series Leuciscini），其中，鲃系包括鲃类（Barbins）、鲤类（Cyprinins）和野鲮类（Labeonins），其余类群则聚为雅罗鱼系。稀有鮈鲫聚在雅罗鱼系内部，并与鮈类（Gobionins），即鮈亚科（Gobioninae）鱼类聚在一起，表明稀有鮈鲫应归属于鮈亚科。

表 1 稀有鮈鲫以及其他鲤科鱼类系统发育特征分析矩阵

Table 1 Character data matrix of *Gobiocypris rarus* and other cyprinids

Character 性状	01~05	06~10	11~15	16~20	21~25	26~30	31~35	36~40	41~45	46~47
Outgroup 外类群	00000	00000	00000	00000	00000	00000	00000	00000	00000	00
Rasborins 波鱼类	11111	11001	01000	00100	00100	00000	01100	01000	00010	00
Leuciscins 雅罗鱼类	11111	11000	01000	10110	00100	00000	01000	11000	11011	00
Phoxinins 鲈类	11111	11000	01110	10110	00100	00000	01000	11110	00011	01
Cultrins 鲈类	11111	11000	01110	00111	11100	00000	01000	01000	10011	11
Xenocyprins 鲷类	11111	11000	01110	00111	11111	10000	01000	01000	00011	01
Gobionins 鮈类	11111	11001	10110	01100	00100	01100	01000	01101	00101	01
Acheilognathins 鳔鲏类	11111	11001	01110	01100	00100	00011	01000	01101	00111	01
Tincins 丁鱥类	11110	?01?1	01111	10000	00000	00000	00000	11100	00011	00
Barbins 鲈类	11110	00111	10110	00000	00100	00000	00010	01001	00000	00
Cyprinins 鲤类	11110	00111	10110	00000	00100	00000	00011	01001	00000	00
Labeonins 野鲮类	11110	00111	10110	00000	00110	00000	10000	01001	00000	00
<i>Gobiocypris rarus</i> 稀有鮈鲫	11111	11011	10110	11010	00100	01100	01000	11010	10011	01

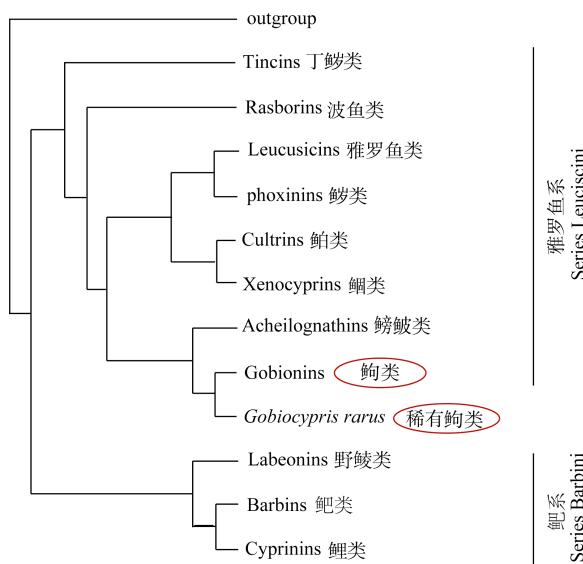


图 17 稀有鮈鲫和其他鲤科鱼类骨骼及形态特征矩阵系统发育树

Figure 17 Phylogenetic tree of *Gobiocypris rarus* and other cyprinids based on matrix of osteal and morphological characters
树长: 73; 一致性指数: 0.6438; 保留指数: 0.6905。

TL: 73; CI: 0.6438; RI: 0.6905.

3 讨论

Chen et al (1984) 基于形态特征的分析，最早提出了鲤科鱼类系统发育关系假说，将鲤科鱼类划分为雅罗鱼系和鲃系，此后，Cavender & Coburn (1992) 以其工作为基础，增加了北美鱼类物种，得到了新的鲤科鱼类系统发育关系结果，但两者观点基本一致。近年来，许多学者对鲤科鱼类分子系统发育关系的分析或者支持鲃系和雅罗鱼系（Liu & Chen, 2003）的划分，或者支持鲃系、雅罗鱼系和波鱼亚科（Rasborinae）的划分（Wang, 2005; Wang et al, 2006）。目前，多数观点支持前者，与 Chen et al (1984) 及 Cavender & Coburn (1992) 的观点总体一致，因此，本研究亦采用该形态学研究结果。

根据 Chen et al (1984) 的观点，雅罗鱼系和鲃系的主要离征为副蝶骨以及伪鳃动脉与鳃上动脉是否相连接。稀有鮈鲫副蝶骨背部平坦，无明显突起，有眶蝶骨伸出的眶间隔向下直接延伸至副蝶骨，此外，其伪鳃动脉与鳃上动脉不相连接，故应

属雅罗鱼系。

雅罗鱼系包括雅罗鱼族 (Tribe Leuciscinids) 和担尼鱼族 (Tribe Danionines)。两族的区别在于围眶骨以及三叉颜面神经孔的位置 (Chen et al, 1984)。稀有鮈鯽上眶骨不发达, 第五下眶骨与上眶骨不连接, 三叉颜面神经孔前孔位于前耳骨和蝶耳骨交汇处, 而发达的围眶骨系则为担尼鱼族的显著特征, 故稀有鮈鯽应属雅罗鱼族, 而非担尼鱼族。

雅罗鱼族又可以分为两个支系: 第一支包括雅罗鱼亚科、鮈亚科和鲴亚科; 第二支包括鮈亚科和鱂鲏亚科。第一支类群的鸟喙骨发达, 与匙骨之间的孔大, 本研究发现, 稀有鮈鯽鸟喙骨骨片小, 不发达, 与匙骨之间的孔大, 故应属第二支。第二支类群及稀有鮈鯽的 2、3 椎体愈合, 属离征。雌性稀有鮈鯽在繁殖期不具有长的产卵管, 故不属于鱂鲏亚科。稀有鮈鯽具两行咽齿, 符合鮈亚科基本特征, 且其臀鳍具六支不分支鳍条, 符合鮈亚科特有的离征。因此, 稀有鮈鯽应属鮈亚科。

另外, Yang et al (2006) 和 Liu et al (2010) 基于 *Cytb* 基因对鮈亚科系统发育地位进行的研究表明, 稀有鮈鯽与鮈亚科的颌须鮈属 (*Gnathopogon*) 的亲缘关系更近, 应属鮈亚科。Kong et al (2007) 基于 *c-myc* 基因序列研究了稀有鮈鯽和其他 40 种鲤科鱼类的系统发育关系, 最大简约法 (MP)、最大似然法 (ML) 和 Bayesian 三种方法构建的系统发育树均显示, 稀有鮈鯽和鮈亚科聚在一起, 且支持率较高。分子系统发育分析结果一致表明稀有鮈鯽应属鮈亚科。

总之, 本研究的骨骼形态等特征分析结果表明, 稀有鮈鯽应隶属鮈亚科, 与分子数据结果一致。

附录 1:

- (1) 上鳃骨 I II 具钩状突起 (0); 无钩状突起 (1)。
- (2) 具下咽鳃骨 I (0); 无下咽鳃骨 I (1)。
- (3) 下咽鳃骨 II、III 不重叠 (0); 下咽鳃骨 II、III 重叠 (1)。
- (4) 浅的下颤窝 (0); 深且完全发育的下颤窝 (1)。
- (5) 复合神经骨简单背部不分叉 (0); 复合神经骨分叉 (1)。
- (6) 腹肋 (第五脊椎的肋骨) 完全发育, 无椎体横突 (0); 具椎体横突 (1)。
- (7) 鳃上动脉与伪鳃动脉相连接 (0); 不相连接 (1)。
- (8) 眶间隔仅由眶蝶骨形成, 直接延伸至副蝶骨 (0); 副蝶骨背面具突起, 与眶蝶骨伸出的眶间隔相接 (1)。
- (9) 第三椎体髓弓具外侧突起 (0); 无外侧突起 (1)。

- (10) 第 2、3 椎体分离 (0); 在个体发育期间完全愈合 (1)。
- (11) 上颌骨下缘平直或轻微弯曲 (0); 上颌骨下缘弯曲明显 (1)。
- (12) 背鳍起点于腹鳍着生处之前 (0); 背鳍起点于腹鳍着生处之后 (1)。
- (13) 三叉颜面神经孔前孔位于蝶耳骨与前耳骨交界处 (0); 位于前耳骨内 (1)。
- (14) 第五眶下骨与眶上骨相连接 (0); 不相连接 (1)。
- (15) 腰带分叉末端分离 (0); 并列 (1)。
- (16) 眶上管与眶下管相连接 (0); 不相连接 (1)。
- (17) 乌喙骨完全发育 (0); 骨片减少呈锥形 (1)。
- (18) 复合神经骨具游离的棘间板 (0); 不具游离的棘间板 (1)。
- (19) 翼耳骨仅局限于脑颅后外侧 (0); 翼耳骨长, 达三叉颜面神经孔前孔 (1)。
- (20) 腹鳍骨分叉深 (0); 分叉浅 (1)。
- (21) 背鳍第一个不分支鳍条为短刺, 紧贴第二个不分支鳍条基部 (0); 背鳍第一与第二个不分支鳍条相分离 (1)。
- (22) 50 对染色体 (0); 48 对染色体, 最长的一对具亚中间着丝粒 (1)。
- (23) 前筛骨未骨化 (0); 骨化 (1)。
- (24) 基枕骨扁平 (0); 具椭圆形突起 (1)。
- (25) 第四椎体髓棘细长, 不比其他粗 (0); 较其它粗 (1)。
- (26) 鳃弓背面无鳃上器官 (0); 具鳃上器官 (1)。
- (27) 动眼肌室达基枕骨 (0); 不达基枕骨 (1)。
- (28) 臀鳍分支鳍条≥7 个 (0); 仅 6 个分支鳍条 (1)。
- (29) 肠顺时针卷曲于水平方向 (0); 肠长, 逆时针卷曲于垂直方向 (1)。
- (30) 无长的产卵管 (0); 有 (1)。
- (31) 副蝶骨背部在眼窝区无片状突起 (0); 背部具片状突起, 后部分叉止于翼蝶骨 (1)。
- (32) 背鳍具四个不分支鳍条 (0); 仅 3 个不分支鳍条 (1)。
- (33) 侧线到达尾柄中线 (0); 仅到达尾柄中线的一半 (1)。
- (34) 具锯齿状鳞棘 (0); 无 (1)。
- (35) 第一椎体横突完全发育, 位于第二椎体横突之前 (0); 退化, 位于第二椎体横突之前 (1)。
- (36) 具三行咽齿 (0); 退化, 一或两行 (1)。
- (37) 前鳃盖管通过前鳃盖骨上方管道与主管道相通 (0); 前鳃盖骨上方管道在发育过程中主鳃盖骨合成一体 (1)。
- (38) 前颤管与主鳃盖管相通, 具主鳃盖管 (0); 不相通, 无鳃盖骨管 (1)。
- (39) 原始鳞片类型, 基区侧角发达, 中心点之下的鳞焦、基区和顶区具少许辐射线, 环片平均分散 (0); 鳞型圆形鳞片, 细长, 基区侧角不发达, 接近基区的鳞焦及顶区具诸多蜿蜒迂回的辐射线, 环片较粗且不规则 (1)。
- (40) 鸟喙骨与匙骨之间的孔大 (0); 孔小 (1)。
- (41) 上颌末端具须 (0); 无须 (1)。
- (42) 后匙骨完全发育, 延伸至胸鳍附着处 (0); 骨小 (1)。
- (43) 鳞片具基区侧角, 各个方向均具辐射线 (0); 卵圆形鳞片, 仅于顶区具辐射线 (1)。
- (44) 臀鳍后端到达尾柄中间 (0); 前端悬于第一个脉棘前端 (1)。
- (45) 前上颌具须, 无上颌孔 (0); 无须, 具上颌孔 (1)。
- (46) 鳞片顶区具环片 (0); 无环片 (1)。
- (47) 鳞片基区具辐射线 (0); 无辐射线 (1)。

致谢: 中国科学院水生生物研究所的王剑伟为本实验提供稀有鮈鯽标本; 俞丹博士对 PAUP* 的使用, 以及张伟伟在照片拍摄方面提供了帮助; 另外, 两名审稿人对文章的修改也提出了宝贵意见和建议, 在此一并表示感谢。

参考文献:

- Bing Z. 1960. Anatomy of *Cyprinus carpio*. Beijing: Science Press, 6-23. [秉志. 1960. 鲤鱼解剖. 北京: 科学出版社, 6-23.]
- Cao WX, Wang JW. 2003. Rare minnow: A new laboratory animal in China. *Laboratory Animal Science & Management*, **20**(Z1): 96-99. [曹文宣, 王剑伟. 2003. 稀有鮈——一种新的鱼类实验动物. 实验动物科学与管理, **20**(Z1): 96-99.]
- Cavender T, Coburn M. 1992. Phylogenetic relationships of North American Cyprinidae. In: Mayden R. Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes. Stanford: Stanford University Press, 293-327.
- Chen XL, Yue PQ, Lin RD. 1984. Major groups within the family Cyprinidae and their phylogenetic relationships. *Acta Zootaxonomica Sinica*, **9**(4): 424-440. [陈湘舜, 乐佩琦, 林人端. 1984. 鲤科的科下类群及其宗系发生关系. 动物分类学报, **9**(4): 424-440.]
- Chen XY. 1987. Studies on the phylogenetic relationships of Chinese leuciscine fishes (Pisces: Cypriniformes). *Acta Zootaxonomica Sinica*, **12**(4): 427-438. [陈星玉. 1987. 中国雅罗鱼亚科的系统发育. 动物分类学报, **12**(4): 427-438.]
- Chen YY. 1998. Fauna Sinica (Osteichthyes. Cypriniforms) II. Beijing: Science Press, 19-61. [陈宜瑜. 1998. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社, 19-61.]
- Chen YY, Chu XL. 1998. Danioninae. In: Chen YY. Fauna Sinica (Osteichthyes. Cypriniforms) II. Beijing: Science Press, 19-61. [陈宜瑜, 褚新洛. 1998. 鱼丹亚科. 见: 陈宜瑜. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社, 19-61.]
- Ding RH. 1994. The Fishes of Sichuan. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 124-135. [丁瑞华. 1994. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社, 124-135.]
- Greenwood PH, Rosen DE, Weitzman SH, Myers GS. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **131**(4): 339-456.
- He SP, Liu HZ, Chen YY, Kuwahara M, Nakajima T, Zhong Y. 2004. Molecular phylogenetic relationships of Eastern Asian Cyprinidae (Pisces: Cypriniformes) inferred from Cytochrome b sequences. *Science in China Series C: Life Sciences*, **47**(2): 130-138. [何舜平, 刘焕章, 陈宜瑜, 谷川麻理子, 中村泰三, 钟扬. 2004. 基于细胞色素 b 基因序列的鲤科鱼类系统发育研究(鱼纲: 鲤形目). 中国科学 C 辑: 生命科学, **34**(1): 96-104.]
- He SP, Yue PQ, Chen YY. 1994. The development of the pharyngeal dentition in a cyprinid, *Gobiocypris rarus* Fu ET Ye. *Acta Hydrobiologica Sinica*, **18**(2): 150-155. [何舜平, 乐佩琦, 陈宜瑜. 1994. 稀有鮈咽齿个体发生的研究. 水生生物学报, **18**(2): 150-155.]
- Jia FJ, Wei Y. 2000. A preliminary study of the karyotype of *Gobiocypris rarus*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, **25**(4): 425-426. [贾方钧, 魏芸. 2000. 稀有鮈的染色体核型初报. 水生生物学报, **25**(4): 425-426.]
- Kong XH, Wang XZ, Gan XN, He SP. 2007. The phylogenetic relationships of the Cyprinidae inferred from c-myc CDS. *Chinese Science Bulletin*, **52**(9): 1028-1036. [孔祥会, 王绪祯, 甘小妮, 何舜平. 2007. 鲤科鱼类的 c-myc CDS 及其系统发育关系. 科学通报, **52**(9): 1028-1036.]
- Liu HZ, Chen YY. 2003. Phylogeny of the East Asian cyprinids inferred from sequences of the mitochondrial DNA control region. *Canadian Journal of Zoology*, **81**(12): 1938-1946.
- Liu HZ, Yang JQ, Tang QY. 2010. Estimated evolutionary tempo of East Asian gobionid fishes (Teleostei: Cyprinidae) from mitochondrial DNA sequence data. *Chinese Science Bulletin*, **55**(15): 1501-1510.
- Meng QW, Su JX. 1960. Systematic Anatomy of *Hypophthalmichthys molitrix*. Beijing: Science Press, 7-53. [孟庆闻, 苏锦祥. 1960. 白鲢的系统解剖. 北京: 科学出版社, 7-53]
- Meng QW, Su JX, Li WD. 1987. Comparative Anatomy of Fishes. Beijing: Science Press, 57-118. [孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 1987. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社, 57-118.]
- Swofford DL. 2002. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. 0. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Wang XZ. 2005. Molecular phylogeny of the East Asian Cyprinids (Pisces: Cypriniformes). Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. [王绪祯. 2005. 东亚鲤科鱼类的分子系统发育研究. 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]
- Wang XZ, Li JB, He SP. 2006. Molecular evidence for the monophyly of East Asian groups of Cyprinidae (Teleostei: Cypriniformes) derived from the nuclear recombination activating gene 2 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**(1): 157-170.
- Weitzman SH. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characin fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichth. Bull.*, **8**(1): 3-77.
- Yang JQ, He SP, Freyhof J, Witte K, Liu HZ. 2006. The phylogenetic relationships of the gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Hydrobiologia*, **553**(1): 255-266.
- Ye MR, Fu TY. 1983. Description of a new genus and species of Danioninae from China (Cypriniformes: Cyprinidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, **8**(4): 434-437. [叶妙荣, 傅天佑. 1983. 鲈亚科鱼类一新属新种描述 (鲤形目: 鲤科). 动物分类学报, **8**(4): 434-437.]
- Yue PQ. 1998. Gobioninae. In: Chen YY. Fauna Sinica (Osteichthyes: Cypriniformes). Beijing: Science Press, 51-52. [乐佩琦. 1998. 鲈亚科. 见: 陈宜瑜. 中国动物志 (硬骨鱼纲: 鲤形目): 中卷. 北京: 科学出版社, 51-52.]
- Yue PQ, Chen YY. 1998. China Red Data Book of Endangered Animals (Pisces). Beijing: Science Press, 74-75. [乐佩琦, 陈宜瑜. 1998. 中国濒危动物红皮书(鱼类). 北京: 科学出版社, 74-75.]