

真骨鱼类皮肤角质化衍生物 ——单细胞角质突起

张 鸢

沈建中

(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 单细胞角质突起

第一作者介绍:张 鸢 男,32岁,助理研究员,硕士;收稿日期:1997-09-01,修回日期:1997-12-15

皮肤是动物体表的器官系统,与周围环境有着直接的联系。动物皮肤可产生角质化衍生物,用以抵御外界环境条件所造成的伤害。在四足类动物适应陆地生存环境的过程中,皮肤角质化衍生物所起的作用显得至关重要。爬行类的角质鳞可以保护身体和阻止水分散失;鸟类的羽毛用于飞翔和保温;哺乳动物的毛发有保护身体和御寒等作用^[1]。与陆生四足类动物不同,鱼类生活在相对较稳定的水环境之中;因而,普遍认为鱼类皮肤角质化现象不显著,甚至根本不存在^[2,3]。可是,随着电子显微技术和组织化学技术的应用,国内外研究结果发现,鱼类同陆生四足类动物一样,其皮肤也普遍存在角质化现象。单细胞角质突起(unculi)就是由表皮单个细胞的细胞膜向外突出角质化后形成的衍生物。本文简要介绍真骨鱼类单细胞角质突起的分布与形态、功能及其适应性进化。

1 单细胞角质突起的研究历史及其名称由来

单细胞角质突起有较悠久的历史,最早由 Leydig 于 1895 年在墨头鱼属 *Garra* 鱼类口部发现的,其名称是角质棘(cuticular spine);随后 Rauther 于 1911 年发现吸口鲇属 *Plecotomus* 鱼类口唇乳头的角质化细胞层的突起为单细胞结构,称之为“Puffern”(德文),即单细胞突起(projection from single cells)^[4]。Hora^[5]报道了鲃科 Sisoridae 鱼类的偶鳍和胸部吸附器和平鳍鳅科鱼类胸鳍吸附垫外表皮层的单核棘(uninucleate spine),以及墨头鱼属 *Garra* 鱼类吻部和口吸盘上的结节(乳头)表面微棘(minute spine)的存在,认为它们是角质化的构造。Minzenmay^[6]将分布在鲤类鱼类的口唇及其相关结构上由单个细胞角质化衍生而成的结构称为“Hornzahnchen”(德文),也就是单细胞角质突起(unicellular horny projection)。我国著名的鱼类学家伍献文和刘建康^[7]也发现福建纹胸鲃 *Glyptothorax fokiensis* 吸附器的表面小刺(spinules)是由单细胞角质化衍生而来。

Wiley and Collette^[8]使用单细胞圆锥状突起(unicellular conical projection)这一名称,对短须盘唇鳃 *Chioglanis brevibarbis* 繁殖结节(breeding tubercle)角质层上的单细胞角质突起进行了报道。Bell-Cross and Jubb^[9]用扫描电镜观察,发现在平鳍鳅 *Amphilius lampei* Pietschmann 胸、腹鳍最外侧鳍条腹面条纹状吸附垫的表面有微小的钩状结节(hook-shaped tubercles);Ono^[10]用同样的方法对部分甲粒鲇科 Loricaridae 鱼类口乳头的观察发现,其表面有很多的表皮刷(epidermal brushes)状的突起。这些微观的结构亦是表皮细胞角质化的衍生物。从上述研究中不难看出,虽然单细胞角质突起只是在骨鳃类少数部分类群中发现,可是对此类表皮角质化衍生物结构的报道,却使用了不同的名称。而对此类表皮角质化衍生物给以单细胞角质突起的命名,并对其在骨鳃类(Ostariophysi)鱼类中的系统发生进行系统研究的学者是 Roberts^[4]。在他看来,虽然 Hornzahnchen(德文)这一名称的使用较为普遍,其意为单细胞角质突起(unicellular horny projection),但此名称很容易与圆口类(cyclostomes)口部多细胞角质齿(multicellular horny teeth)相混淆。因此,他建议采用“unculus”(unculi pl.)来替代此类结构的其它名称。“unculus”由拉丁文“uncus”演变而来,其原意是“钩”或“刺”。而我们认为,仍然使用“单细胞角质突起”作为它的中文译名较为恰当。

2 单细胞角质突起的分布与形态

Roberts^[4]对单细胞角质突起的分布与形态作了较系统的研究。迄今为止所知,单细胞角质突起仅见于骨鳃类,其中遮目鱼 Chanidae、克奈鱼科 Kneriidae、枕枝鱼科 Phractolaemidae、脂鲤科 Characidae、亚口鱼科 Catostomidae、双孔鱼科 Gyriinocheilidae、裸吻鱼科 Psilorhynchidae、鲤科 Cyprinidae、平鳍鳅科 Homalopteridae、鳅科 Cottidae、平鳍鲇科 Amphiliidae、鲃科 Sisoridae、岐须鳅科 Mochokidae、粒鲇科 Akysi-

dae、疣体鲇科 *Aspredinidae* 和甲鲇科 *Loricariidae* 等 16 个科的代表类群都有其分布。在鼠鱈鱼目 *Gonorynchiformes*、脂鲤目 *Characiformes*、鲤形目 *Cypriniformes* 和鲇形目 *Siluriformes* 这四大骨鳔类类群中, 鲤形目和鲇形目鱼类中单细胞角质突起的发生最为显著。

单细胞角质突起主要分布在无颌齿鱼类的口唇及其相关软组织结构如吻皮、上下颌和上下唇等表面、某些底栖鱼类偶鳍的腹面、鲱科鱼类的胸腹部吸盘的表面和部分鲤科类群如墨头鱼属 *Garra* 等类群的口吸盘的表面。此外, 鲇形目鱼类某些新形态特征的表面, 如覆盖某些鲱科鱼类和粒鲇科鱼类整个身体的外表表皮鞘 (epidermal plaques) 和结节 (tubercle), 也披有单细胞角质突起。

单细胞角质突起形状和大小在不同类群间存在较大差异。克奈鱼 *Kneria wittei* Poll 和裸吻鱼 *Psilorhynchus balitora* 的上唇、骨唇鱼 *Osteochilus triporus* 的上下颌角质鞘, 以及石爬鲱 *Euchiloglanis hodagariti* 的胸鳍腹面的单细胞角质突起最大, 可达到 $30\mu\text{m}$; 而曲口鱼 *Campostoma anomalum* 的上唇以及黑鳍细鲃 *Leptobarbus melanopterus* 和吸口鱼 *Erimyzom sucetta* 的上下唇的单细胞角质突最小, 仅为 $2\mu\text{m}$ 。单细胞角质突起的形态各异, 有圆形、圆锥形、刺状、叶片状和舌状等形状。某些底栖鱼类偶鳍腹面单细胞角质突起通常是圆形和圆锥形或刺状, 如福建纹胸鲃 *Glyptothorax fokiensis* 为小刺状。鲤科鱼类口唇及其相关构造上的单细胞角质突起形状变化极大。例如口唇单细胞角质突起通常为多边形, 其边界大体同细胞边界平行; 而圆唇鱼 *Cyclocheilichthy heteronema* 为长多边形, 裸吻鱼属 *Psilorhynchus* 和 *Garra* 墨头鱼属鱼类为圆形或刺状。骨唇鱼属 *Osteocheilus* 不同种类口唇的单细胞角质突起的大小和分布有较大的形态差异。如中间骨唇鱼 *O. intermedus* 上下唇的单细胞角质突起只局限分布在口唇皱褶的顶端的表面, 大小可达 $26\mu\text{m}$; 而黑体骨唇鱼 *O. melanopleura* 的单细胞角质突起覆盖整个口唇的表面, 只有 4-

$8\mu\text{m}$ 。鲟 *Bagarius bagarius* 的鳍条、口唇、须和脊状鞘等不同部位上单细胞角质突起也不相同。某些鱼类单细胞角质突起的表面本身条纹状, 甚至有分离的更细小的突起。如克奈鱼 *Kneria witte* Poll 下唇半球形角质突有小而密集的多边形微突起结构; 甲粒鲇科鱼类的口唇乳头有自角质突顶端向外辐射的旋钮状的微突起。

3 单细胞角质突起的功能

3.1 机械保护 单细胞角质化衍生物对机体具有机械保护作用。平鳍鳅科、鲱科以及部分鲤科流水性鱼类, 通常借助其偶鳍腹面或胸腹吸盘和口吸盘, 附着在水底基石的表面, 营底栖生活; 分布在这些无鳞片覆盖的吸附构造表面的单细胞角质突起, 可以用来保护皮肤, 使其免受吸附过程中机械摩擦所引起的损伤^[4]。鲟属 *Bagarius* 鱼类头部和身体的表皮披有带单细胞角质突起的脊状表皮鞘, 这种角质化表皮隆起构造具有机械保护作用, 可能有利于防治寄生物的外寄生, 保护机体不受病原体的入侵^[11]。某些甲粒鲇科鱼类口乳头的表面有长刷状的单细胞角质突, 可为同分布在口乳头表面的感觉细胞提供机械保护作用^[10]。

3.2 固着或吸附 分布在鲱科鱼类偶鳍和胸腹吸附器腹面的单细胞角质突, 可以增加其皮肤表面的粗糙度, 有助于身体固着或吸附在基质上。福建纹胸鲃 *Glyptothorax fokiensis* 胸腹吸盘上小刺状单细胞角质突, 可能起固着作用, 使身体在流水中依附于底石上^[7]。石爬鲱 *Euchiloglanis hodgartide* 胸腹吸附器由多个外表面披单细胞角质突起的薄片状皱褶构成。当吸附器无吸附作用时, 皱褶之间的褶沟是吸盘与基质间的水流通道, 而皱褶上的单细胞角质突形成不平滑的摩擦面, 可起到固着作用^[4, 5, 12]。云南盘鮠 *Discogobio yunnanensis* 口吸盘披有乳头, 每一乳头的表面具有长刷状的单细胞角质突起, 其末端还有很多细小分支, 形成触手状; 这种结构有助鱼类附着于基石的表面, 不被急流冲走^[13]。墨头鱼属 *Garra*、角鱼属

Epalzeorhynchos、湄公鱼属 *Mekongia*、副缨鱼属 *Paracrossocheilus* 等类群普遍具有这种结构的乳头。由此可见,这些适应流水生活的鲤科鱼类类群,其吻皮和口唇表面的单细胞角质突起也有类似固着功能。在平鳍鳅科和鮡科鱼类偶鳍腹面或胸腹吸盘,以及部分鲤科鱼类口吸盘的表面,都有单细胞角质突起的分布;因此,此类衍生物大大增加皮肤的粗糙程度,因而可以增强这些吸附结构的吸附作用^[4]。

3.3 与摄食有关 某些鲤科鱼类口唇及其相关结构的单细胞角质突起还可能与摄食有关。角质颌鞘普遍见于鲤科鱼类,位于上颌骨或齿骨外面,其表面通常具有单细胞角质突起。裂腹鱼亚科 *Schizothoracinae* 的裂鲤属 *Schizocypis*、扁齿鱼属 *Platypharodon* 和高原鱼属 *Herzensteinia* 下颌有角质鞘,形成锐缘,专用于铲食着生藻类^[14]。印鲮 *Cirrhinus mrigala* 下颌角质颌鞘中部具有非常明显的角质化锥体状结构,它可能有助鱼类铲刮底层淤泥,以摄取食物;此外,其上唇腹面的单细胞角质突起可能起到类似切割边缘的作用,辅助下颌角质鞘,帮助鱼类刮食食物^[15]。鲃属 *Barbus* 和圆唇鱼属 *Cyclocheilichthys* 鱼类的上下颌的角质鞘形成了锋利边缘,可用以摄取附着在基质上的食物;而墨头鱼属 *Garra* 和野鲮属 *Labeo* 等以藻类为食的鲤科鱼类,通常借助吻皮、上唇和下唇表面单细胞角质突起来获得食物^[4]。

3.4 水动力学效应 急流中生活的动物或动物幼体体表结构与环境水流有较密切的关系,其粗糙构造具有水动力学效应,可以降低流经体表的水流速度,起到减小身体所承受的水流阻力的作用^[12]。鲃属 *Bagarius* 鱼类头部和身体的表皮披有角质化脊状鞘,这种皮肤单细胞角质化衍生物,除了对鱼体具机械保护作用 and 使机体不受病原体的入侵外,也具有水动力学效应,利于鱼类在急流环境的栖息^[4]。

4 单细胞角质突起的进化

单细胞角质突起的发生是骨鳔类底栖性鱼类类群对流水环境适应性进化的结果^[4]。单

细胞角质突起只见于骨鳔类鱼类,是其特有的形态结构。从生态心性上看,这些具此类角质化衍生物的鱼类绝大部分栖息在淡水水体中,极少数鱼类在海水或咸水中生活;而且大多是适应于急流环境中生活的底栖性类群。单细胞角质突起通常分布在鱼体与其栖息的底质之间频繁相接触的部位。因此,很有可能骨鳔鱼类的祖先具有产生单细胞角质突起的进化潜能。在向淡水水体多样性的栖息地适应辐射的过程中,其中一部分后裔成员进化为现今骨鳔类的底栖生活类群,适应于流水环境生活。在有机体与栖息的底质相互接触的部位发生皮肤角质化现象,于是便产生了单细胞角质突起。

无论海岸、大陆架和深海,还是河流或湖泊,其底层水体较之中层水体的物种更丰富,较高级分类单元的多样性更大。这可能是因为底栖环境有更多可供鱼类利用的食物,更可能是由于基质提供了多样的微生境,以及鱼类适应栖息地的多种生活方式。骨鳔类中鲤形目和鲇形目,不仅是世界性纯淡水鱼类的主要类群,同时也是亚洲河流底栖鱼类群落主要成员,尤其在玻利耶、中印半岛、中国和印度次大陆山溪急流水体中更是如此。单细胞角质突起在鲤形目和鲇形目底栖性鱼类皮肤表皮的发生最普遍。因此,在鲤形目和鲇形目对底层水体的栖息地,尤其是对流水栖息地的适应进化中,单细胞角质突起的作用至关重要,它是这两大世界淡水鱼类类群皮肤表皮最显著的特征。

骨鳔鱼类具有独特的韦伯尔氏器和外激素释放警戒系统,极大地提高了对外界的反映能力,使之成为世界淡水鱼类的主要类群。除此之外,在对多样性淡水栖息地适应进化过程中,不同类群身体结构产生了不同的革新变化。裸背鳗科 *Gymnotidae* 鱼类的产电和感电系统、甲粘鲇科等鱼类的真皮骨板和小牙齿、以及脂鲤鱼科的多突颌齿等,这些新形态性状的进化为其相对应的类群对淡水水体多样栖息环境的入侵,还提供了变化的策略和可塑性,并且使之在自然选择压力的作用下形成适应辐射(adaptive radiation)。例如,脂鲤类鱼类独特的多突颌齿

的多样性导致不同科属类群食性的特化。而脂鲤类鱼类在摄食习性进化上采取了不同的策略,使之尽可能地占领可利用的生态灶,形成对南美和非洲热带淡水水体的适应辐射,成为其鱼类区系的主要成员。鲤科是东亚淡水鱼区系的主要成员,约占总数的60%以上。此类群鱼类虽然无颌齿,但是有较为复杂的口唇及其相关结构,存在较大的摄食习性的差异。这无疑与其特殊的下咽骨和下咽齿的分化有密切的关系。然而,单细胞角质突起的鲤科鱼类口唇及其相关结构上的不同分布式样,可能提示它的发生与鲤科鱼类口部结构的适应辐射,以及由此引起其摄食食性的分化不无关系。

综上所述,单细胞角质突起的发生是骨鲮类底栖性鱼类类群对流水环境适应性进化的结果。在鲤形目和鲇形目鱼类对淡水底层水体的栖息地,尤其是对流水栖息地的适应辐射中,单细胞角质突起起到了至关重要的作用,并且与鲤科鱼类摄食食性的分化密切相关。

5 结 语

鱼类虽然生活在水环境中,但同其他陆生四足类脊椎动物一样,其皮肤也存在角质化衍生物,而且对鱼类的生存进化有重要意义。因此,对鱼类皮肤角质化衍生物之一——单细胞角质突起的更进一步的研究,必将深化对脊椎动物皮肤角质化现象的认识。尽管早在40年代,我国学者就已发现福建纹胸鲃的胸腹吸盘表面皮肤存在角质化现象;但时至今日,国内对此类皮肤角质化衍生物的了解仍然甚少。我国是世界上鲤科鱼类分布最富庶的地区,类群繁多,物种丰富。鲤科鱼类口唇及其相关的软组织结构具有其他类群无法比拟的多样性。单细胞角质突起在不同类群口唇及其相关的软组织结构上有不同的形态结构和分布式样。系统地对我国鲤科鱼类类群的单细胞角质突起的形态结构与分布式样研究,不仅可为鲤科鱼类系统学的研究和系统发育的探讨提供新的特征;而且还能增加对我国鱼类皮肤角质化衍生物的了

解。

参 考 文 献

- 1 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
- 2 李国藩、邓巨燮编著. 脊椎动物比较解剖学(上),广州:中山大学出版社,1985
- 3 孟庆闻、苏锦祥、李婉端著. 鱼类比较解剖. 北京:科学出版社,1987
- 4 Roberts, T. R.. Unculi (Horny projection arising from single cells), an adaptive feature of the epidermis of Ostariophysan fishes. *Zoologica Scripta*, 1982, 11(1):55~76
- 5 Hora, S. L.. Structural modification in the fishes of mountain torrents. *Rec Indian Mus.*, 1922, 24:31~61
- 6 Minzenmay, A. Die mundregion der Cypriniden. *Zool Jb Anat.*, 1933, 57:191~286
- 7 Wu, H. W., C. K. Liu. On the structure of the "adhesive apparatus" of *Glyptosternum Sinensia*, 1940, 11:69~75
- 8 Wiley, M. L., B. B. Collette. Breeding tubercles and contact organs in fishes; their occurrence structure, and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1970, 143:143~216
- 9 Bell-Cross, G., R. A. Jubb. The Amphiliidae of southern Africa and record of *Amphilius lumpei* Pietschmann, 1913 from the Inyanga Mountains, Rhrodesia. *Arnoldia*, 1973, 6:1~9
- 10 Ono, D. Fine structure and distribution of epidermal projection associated with taste buds on the oral papillae in some loricate catfishes (Siluroidei: Loricaridae). *J. Morph.*, 1980, 164:139~159
- 11 Mittal, A. K., M. Whitear. Keratinization of fishes skin with special reference to the catfish *Bagarius bagarius*. *Cell Tiss. Res.*, 1979, 202:213~230
- 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 周伟. 云南盘胸口吸盘的发育、表面亚显微构造及功能. *动物学报*, 1993, 39(2):118~122
- 14 曹文宣、陈宜瑜、武云飞. 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,北京:科学出版社,1981,118~130
- 15 Agrawal, N., A. K., Mittal. Structural organization and histochemistry of the epithelia of lips and associated structures of an Indian major carp-*Cirrhina mrigala*. *Can. J. Zool.*, 1990, 70:71~78