草鱼类咽齿化石新属种时空分布格局及其起源演化与古环境意义

苏瑞凤^{1,2*}, 张弥曼^{1,3,4†}, 陈耿娇⁵

1. 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;

2. 中国科学院北京生命科学研究院, 北京 100101;

3. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;

4. 中国科学院大学地球及空间科学研究院, 北京 100049;

5. 广西壮族自治区自然博物馆, 南宁 530012

* 通讯作者, E-mail: surf@biols.ac.cn

† 通讯作者, Email: zhangmiman@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2021-08-11; 收修改稿日期: 2021-08-20; 接受日期: 2021-08-23; 网络版发表日期: 2021-10-14

国家自然科学基金项目(批准号: 40202004、41862001)、北京市自然科学基金项目(编号: 5062017)、广西自然科学基金项目(编号: 2017GXNSFAA198291)和中国科学院战略性先导科技专项(编号: XDA20070203)资助

摘要 草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)隶属于鲤科, 是亚洲东部平原特有和常见的淡水鱼类。草鱼为典型的草食性鱼类。与其食性相关, 草鱼咽齿前、后侧面均具沟和脊而呈极具特征的梳状。本文记述了产自中国东部、北部和西部近20个地点的草鱼型咽齿化石, 地质时代从渐新世至全新世。基于咽齿及其咀嚼面边缘的形态构造特征、咽齿前后两侧面上的沟和脊的数目及长度, 本文建立了草鱼属两个新种(谢家草鱼*C. xiejaensis*、东方草鱼*C. orientalis*)及与草鱼属相近的两个新属新种(三盛公德造鱼*Dezaoia saintjaquensis*、刘氏始草鱼*Eoctenopharyngodon liui*)。根据已知化石的地点和层位, 草鱼类很可能在早渐新世就起源于中国西部; 中新世时草鱼属化石种广泛分布于中国, 暗示当时气候相对温暖和湿润, 有利于草鱼生长发育, 尽管当时的华西可能比华东略为干燥; 草鱼属现生种最早出现于山西榆社上新世初期, 此外还发现于中国上新世-全新世11个地点。由此推测, 随着青藏高原隆升, 亚洲东部向东流的大江大河在上新世早期已形成, 中国东部适于草鱼生活的温暖湿润的夏季季风气候此时也已建立。上述咽齿化石大多与哺乳动物化石同层发现, 因此, 本文参照这些哺乳动物化石推断了草鱼类生活时期水系周围的气候环境。

关键词 梳状咽齿, 草鱼及草鱼类, 演化, 环境演变

中文引用格式: 苏瑞凤, 张弥曼, 陈耿娇. 2021. 草鱼类咽齿化石新属种时空分布格局及其起源演化与古环境意义. 中国科学: 地球科学, 51(11): 1856–1871, doi: [10.1360/SSTe-2021-0246](https://doi.org/10.1360/SSTe-2021-0246)

英文引用格式: Su R, Chang M M, Chen G. 2021. Fossil pharyngeal teeth of grass carp group and their implications for evolution, temporal and spatial distribution pattern, and paleoenvironment. Science China Earth Sciences, 64(11): 1844–1859, <https://doi.org/10.1007/s11430-020-9724-7>

1 引言

草鱼属(*Ctenopharyngodon*)是东亚特有的鲤科鱼类, 分布局限于中国东部、西伯利亚东部(黑龙江水系)和越南北部(李思忠和方芳, 1990; Nikolsky, 1956). 草鱼属仅有1个现生种—草鱼[*C. idella*, (Cuvier和Valenciennes, 1844); Eschmeyer的鱼类目录在线版本, 2019]. 在中国四大家鱼中, 草鱼的养殖始于唐朝(刘建康和何碧梧, 1992). 草鱼是重要的商业水产养殖鱼类, 因而对其形态、生态、基因组学等各方面前人都多有研究(Nikolsky, 1956; Howes, 1981, 1991; 刘建康和何碧梧, 1992; Wang等, 2015; Huang等, 2015). 至于草鱼的系统位置, 鱼类数据库Fishbase (Froese和Pauly, 2019)和《世界的鱼类》(Nelson等, 2016)都将它归入仅有草鱼属、青鱼属和赤眼鲮属(*Ctenopharyngodon*, *Mylopharyngodon*, *Squaliobarbus*)共3个属的赤眼鲮亚科. 但也有许多作者持不同的观点(陈星玉, 1987; 陈宜瑜和罗云林, 1998; Pasco-Viel等, 2010; Tang等, 2013; Van der Laan等, 2014). 草鱼属、青鱼属和赤眼鲮属的自然分布相似, 都局限于亚洲东部, 但它们的食性却截然不同(倪达书, 1959; 刘建康和何碧梧, 1992). 草鱼的梳状咽齿在鲤科中是独一无二的(Chu, 1935, Pl. XXII, 图109、110; 图1、2).

草鱼于1963年被引入美国用于控制水生植物, 因为草鱼成年个体可长达1m, 每天消耗掉的植物高达自身体重的40% (USFWS, 2014). 因同样的原因, 草鱼还被引进南、北半球许多国家.

鲤科是世界上淡水鱼类最大的科(Nelson等, 2016). 根据对草鱼咽齿形态和功能的描述与研究(Gidmark等, 2014), 目前只有草鱼咽齿独有这种特殊的梳状齿冠. 与鲤科其他鱼类的咽齿相仿, 草鱼的咽齿齿冠表面也有一层釉质层, 因而可以在地层中较好的保存. 草鱼咽齿化石最初发现于中国许多更新世-全新世旧石器时代和新石器时代考古遗址. 更新世的草鱼咽齿化石见于周口店第3地点、山西襄汾丁村和平陆、以及河南三门峡组(Bien, 1934; 刘宪亭, 1958; 黄为龙, 1957, 1960). 全新世草鱼咽齿化石见于河南安阳殷墟遗址、湖北宜昌李家河遗址和楠木园遗址、河北武安磁山遗址、广西邕江流域沿岸顶岭山遗址和牛栏山遗址(Wu, 1948; 刘宪亭, 1957; 黄为龙, 1957; 周本雄, 1981; 苏瑞凤, 2006; 吕鹏, 2010). 刘宪亭和苏德造

(1962)描述了发现于山西榆社上新统高庄组的11枚草鱼类咽齿化石, 并将它们归入草鱼属现生种. 另有两枚采自更早地层的草鱼类咽齿也被归入草鱼属, 但种未定(李传夔等, 1981; 张弥曼等, 1985; Chang和Chen, 2008). 其中一枚发现于河北安次上渐新统东营组钻井岩心的微体化石残余中(徐道一等, 2007) (大港油田 DGOF 760001); 另一枚则产自甘肃西宁下中新统谢家组(IVPP 5604). 大多数草鱼属咽齿化石的地点都位于中国东部、现生草鱼的自然分布区内. 仅青海湟中谢家组的位于中国东部之外(见图3). 基于现生草鱼的分布格局, 许多鱼类学家认为草鱼在东亚的出现应始于新近纪东亚平原大江大河形成时(李思忠和方芳, 1990; 陈宜瑜和罗云林, 1998).

20世纪70年代至今, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所几个小哺乳动物化石野外工作队在筛选化石时采集了大量的草鱼类咽齿化石. 化石地点和层位有: 内蒙古自治区西部杭锦旗三盛公下渐新统乌兰布拉格组(王伴月, 1987, 1997a, 1997b; 王健和张兆群, 2015); 江苏泗洪下中新统下草湾组和南京六合中新统上部六合组, 其中一些被归入草鱼属未定种, 但尚未描述(李传夔等, 1983; 周家健, 1990); 内蒙古中部默尔根和呼和浩特-锡林浩特高速公路346公里牌旁的中中新统通古尔组, 化石归入草鱼属未定种并做了简单描述(苏瑞凤, 2004) (见图3); 内蒙古中部苏尼特右旗中-上新统阿木乌苏组(Wang等, 2003; Qiu等, 2006). 本文将详细描述上述咽齿化石, 探讨草鱼及草鱼类咽齿的演化意义、时空分布格局与古环境意义.

2 材料与方法

2.1 草鱼咽骨及咽齿的构造特征

与鲤科其他鱼类一样, 草鱼口缘没有牙齿, 但在咽喉后部有一对由第五对角腮骨增大形成的咽骨, 咽骨上有咽齿. 草鱼为草食性鱼类, 其处理水生维管植物和丝状藻类等食物主要是通过咽齿相对的基枕骨后腹面上的咽垫与咽齿切割(孟庆闻等, 1987; Vincent和Sibbing, 1992). Gidmark等(2014)曾详细描述了草鱼处理食物的机制. 草鱼每一个咽骨总共有6或7枚咽齿分2行排列, 齿式为2·4(5)–(5)4·2 (Chu, 1935; 陈宜瑜和罗云林, 1998). 主行的咽齿较大, 第二行的咽齿比主行的小很多(图1、2a).

图1 草鱼咽骨及咽齿示例

图示成年草鱼*Ctenopharyngodon idella* (Cuvier和Valenciennes, 1844) 的一对咽骨及其上的咽齿, 背侧视, 示原位咽齿, IVPP OV 2636, 前端向左

成年草鱼咽齿形态特殊, 齿冠延长且侧扁, 前后两侧面有许多斜行的脊和沟, 使齿冠呈梳状; 咽齿咀嚼面朝向背侧, 窄而略下凹, 边缘围以脊和沟的末端而呈蜿蜒弯曲状(Chu, 1935). 不同的主行齿中齿冠的高度及沟和脊的数目是不同的. 一般来说, A_1 和 A_4 或 A_5 的齿冠较 A_2 和 A_3 的低, 脊和沟的数目也较 A_2 和 A_3 的少(图2a). 齿的大小和侧面脊和沟的数目随着鱼的生长而增大. 总的来说, 脊和沟的数目及长度从较早的地质时代到较晚的时代有增大的趋势. 新萌出未使用过的咽齿, 脊和沟的长度约为齿冠高的一半. 咽齿使用后, 咀嚼面因被磨损而变得平坦且窄长, 甚至稍凹, 边缘蜿蜒弯曲(Gidmark等, 2014) (图1、图2a、图2c).

2.2 材料和方法

本文研究的咽齿化石包括: 产自三盛公的IVPP V 13691; 大港油田的DGOF 760001; 胜利油田的SLOF790009; 谢家的IVPP V 5604, IVPP V 23884, 23884.1-50; 泗洪的IVPP V 23881.1-2525和IVPP V 23907.1-211; 内蒙古的IVPP V 13695.1-72; 六合的IVPP V 23882.1; 灞河的IVPP V 23883.1-25; 榆社的IVPP V 2452.1-11; 泥河湾的IVPP V 23885.1-13; 三门

图2 草鱼咽齿图

(a) 草鱼左侧咽骨及咽齿的3D显微断层扫描成像, 前侧视, 示两行咽齿, IVPP OV2636; (b)和(c) 一枚右侧主行咽齿的线条图, 示齿的构造, 分别为后视(b)和背视(c). 修改自张弥曼等(1985)

峡的IVPP V 900. 4-9; 郑州的IVPP V 13714 (带咽齿的左侧咽骨, 仅一枚咽齿缺失). 这些化石标本均保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本馆. 化石均采用机械方法修理. 化石采集地点见图3. 采集点的详细资料见下文.

比较材料有: IVPP OV2636, 成年草鱼(体长49.2cm)的一对咽骨, 购自北京鱼市场(图1、2a). 未成年草鱼咽骨若干: IVPP OV 2638, 鱼体长14cm, 采自河北深州; IVPP OV 2639, 鱼体长9cm, 采自浙江金华; IVPP OV 2640, 鱼体长5cm, 产自浙江金华; IVPP OV 2641, 鱼体长3.5cm, 采自江西鹰潭. 一些现生草鱼的咽骨和咽齿, 特别是个体比较小的(IOZ 5674、IVPP OV2636、IVPP OV2638、IVPP OV2639、IVPP OV2640和IVPP OV2641), 我们用3D显微断层扫描以获得清晰的图像(Pasco-Viel等, 2010).

通常, 现生草鱼中, 齿冠前侧面的脊和沟比后侧

图 3 草鱼类化石地点及现生草鱼 *Ctenopharyngodon idella* 分布图

修改自李思忠和方芳(1990), 个别信息引自Nikolsky(1956). 浅绿色充填区为分布区域, 具体化石地点: 1, 三盛公; 2, 安次; 3, 谢家; 4, 泗洪; 5, 六合; 6, 默尔根; 7, 推绕木; 8, 阿木乌苏; 9, 灞河; 10, 垦利; 11, 榆社; 12, 阳原; 13, 周口店; 14, 丁村; 15, 三门峡; 16, 李家河遗址; 17, 楠木园遗址; 18, 磁山遗址; 19, 殷墟; 20, 大河村遗址; 21, 顶颚山遗址; 22, 牛栏山遗址

面的少, 脊也较后侧面的粗壮, 脊之间的沟较后侧面的宽, 而齿冠后弯的顶尖与前侧面第一条脊之间的沟通常是最宽的, 咀嚼面外侧端常稍后转, 齿也稍后弯(图 1、2)。根据这些特征可推断脱落的咽齿是左侧还是右侧咽骨上的。本文所用分类参考鱼类数据库Fishbase及Nelson等(2016)。

比较解剖缩写: A₁₋₅, 主行齿1-5; Aa, 咽骨前角; Al, 咽骨前支; As, 齿冠前侧面; B₁₋₂, 第二行齿1-2; Cd, 齿冠高; Cl, 齿冠长; G, 齿冠前、后侧面的沟; Gs, 咀嚼面; Pa, 咽骨后角; Pl, 咽骨后支; Ps, 齿冠后侧面; R, 齿冠前、后侧面上的脊; Tc, 齿冠; Ts, 齿柄。

机构缩写: DGOF, 大港油田; IOZ, 中国科学院动物研究所; IVPP, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所; SLOF, 胜利油田。

3 系统古生物学

真骨鱼下纲Teleostei Müller, 1844

超目: 骨鲮类超目Ostariophysi Sagemehl, 1885

目: 鲤形目Cypriniformes Bleeker, 1860

科: 鲤科Cyprinidae Bonaparte, 1837

亚科: 赤眼鲮亚科Squaliobarbinae Howes, 1981; Kottelat and Freyhof, 2007

德造鱼(新属)†*Dezaia* gen. nov.

鉴定特征(仅基于咽齿) 齿冠长, 前后向侧扁; 齿冠顶尖增大且弯向背侧; 前、后侧面的脊明显短于草鱼的; 脊几乎垂直于咀嚼面; 脊的末端尖, 与未磨损的幼鱼齿相似, 从而使咀嚼面边缘呈锯齿状; 脊的数目明显少于草鱼的, 前侧面7条, 后侧面8条; 脊间的沟较宽; 咀

嚼面从内侧面到外侧面几乎呈直线。

词源 Dezao-, “德造”, 属名源自苏德造研究员的名, 以铭记他对中国辐鳍鱼类化石研究的巨大贡献。

属型种 三盛公德造鱼(新种) $\dagger$ *Dezaoia saintjaquensis* gen. et sp. nov.

三盛公德造鱼(新属、种) $\dagger$ *Dezaoia saintjaquensis* gen. et sp. nov.

(图4a1~4a3)

鉴定特征 见属征。

词源 三盛公, 化石采集点的古称。

正模标本 IVPP V 13691, 一枚齿冠近完整的咽齿。

产地和层位 内蒙古西部杭锦旗三盛公; 下渐新统乌兰布拉格组(王伴月, 1987, 1997a, 1997b)。

描述 IVPP V 13691 一枚齿冠未磨损的左侧主行咽齿(图4a1~4a3)。齿冠长3.6mm, 应该是一枚成年鱼的咽齿。齿冠前后侧面及咀嚼面均保存完好, 仅腹外侧稍有缺损, 齿柄缺失。齿冠长, 侧扁, 表面覆有釉质层。咀嚼面很窄长, 较直(从齿冠顶端至底端几乎成直线), 边缘因齿冠侧面的脊的末端尖锐而成锯齿状。因此, 这枚咽齿是左侧的还是右侧的不是很容易判断。齿冠顶端增大, 向背侧弯曲, 略圆。齿冠顶端和所有脊的末端均未磨损。齿冠前侧面有7条脊, 后侧面有8条脊。脊均较短。齿冠顶端和第一条脊之间的沟成三角形, 其它脊间的沟较宽。

评述 鲤科中草鱼*Ctenopharyngodon idella* 是唯一咽齿齿冠前-后向侧扁且两侧面均具密集的脊和沟使齿冠呈梳状的鱼类。草鱼齿冠明显比齿柄长。冠侧面的脊较长, 最长者可超过齿冠高的2/3。两侧面的脊均斜向咀嚼面。在已磨损的咽齿中, 咀嚼面边缘因脊和沟的珐琅质外层而呈蜿蜒弯曲状, 咀嚼面倾斜, 外侧端稍向后弯。从前或后侧视, 齿的背缘稍凹, 较平滑(图1、2)。

IVPP V 13691齿冠前后侧面均具脊和沟, 与草鱼相似。但脊和沟的长度明显较短, 数目也明显较少, 与幼体草鱼的有点相似(见图9a1、9a2)。IVPP V 13691的咀嚼面长而窄, 与草鱼的相似; 但咀嚼面从内侧至外侧平直, 不后弯; 齿冠顶端增大、上弯, 脊的末端尖, 使得咀嚼面边缘呈锯齿状。IVPP V 13691齿冠侧扁、前后侧面具脊和沟、咀嚼面窄长等特征提示它可能与草鱼有关。但是, IVPP V 13691又有一些不同于现生草鱼咽齿的特征, 如齿冠侧面的脊和沟比较短, 顶端上弯且增大, 脊的末端尖, 使咀嚼面边缘呈锯齿状。这种锯齿状

图4 两种草鱼咽齿

(a) 三盛公德造鱼(新属新种)($\dagger$ *Dezaoia saintjaquensis* gen. et sp. nov.), IVPP V 13691, 左侧咽齿的前视(a1)、背视/咀嚼面视(a2)和后视(a3); (b) 刘氏始草鱼(新属新种)($\dagger$ *Eoetenopharyngodon liui* gen. et sp. nov.), DGOF 760001, 右侧咽齿的后视(b1)、背视(b2)和前视(b3)

的咀嚼面边缘在幼年草鱼刚萌出齿中常见, 但在成年草鱼的咽齿中尚未发现过(图9a1、9a2)。IVPP V 13691齿冠长3.6mm, 说明已是成年鱼的咽齿。由于在现生草鱼中从未见这样的咽齿形态构造, 又由于IVPP V 13691发现于早渐新世, 远在现生草鱼分布区之外的西侧, 因此, IVPP V 13691很可能属于草鱼类或鲤科一个古老而原始的新属。

除三盛公德造鱼外, 以下4种草鱼类具有如下共同特征: 咽齿长而侧扁, 齿冠前后侧面均具脊和沟, 前侧面的脊少于后侧面的, 且斜向咀嚼面, 后侧面的脊与咀嚼面近垂直。咀嚼面长而窄, 中部略凹, 镶以由覆盖了釉质层的脊和沟的末端构成的蜿蜒弯曲的边缘。

始草鱼(新属) $\dagger$ *Eoetenopharyngodon* gen. nov.

鉴定特征 除上述特征外, 该属还具有如下特征: 齿冠前后侧面的脊粗壮, 脊间的沟宽, 脊和沟都比现生草鱼的短很多, 最长者不及齿冠高的1/2; 咀嚼面外侧端稍后转; 前侧面的脊5条, 斜向咀嚼面; 后侧面的脊7条, 几乎都垂直于咀嚼面, 第一条脊很短。

词源 eo-, 希腊语, 早期的, 原始的; -ctenopharyngodon, 草鱼的拉丁名, cteno-、pharyngx-和-don, 均为

希腊语, 分别是梳子、咽喉和牙齿(意为咽齿呈梳状)。

属型种 †刘氏始草鱼(新种) *Eoetenopharyngodon liui* gen. et sp. nov.

刘氏始草鱼(新属、种)†*Eoetenopharyngodon liui* gen. et sp. nov.

(图4b1~4b3)

同义名 草鱼未定种 *Ctenopharyngodon* sp. 见张弥曼等(1985)古脊椎动物与古人类研究所集刊, 第17号, 第21页, 插图26.

鉴定特征 同属的鉴定特征.

词源 *liui*-, 种名源自刘宪亭研究员的姓, 以铭记他对中国鲤科化石及辐鳍鱼类化石研究的贡献.

正模标本 DGOF 760001, 一枚已磨过但保存了大部分齿冠的右侧咽齿.

产地和层位 河北安次, 大港油田, 上渐新统东营组.

描述 DGOF 760001为一枚已磨过的右侧主行咽齿. 张弥曼等(1985)曾将它归入草鱼属未定种. 这枚咽齿齿冠长3.4mm, 齿冠高2.6mm, 齿冠长/高比为1.3. 齿冠侧扁而长. 咀嚼面中部下凹, 边缘因脊和沟的末端外侧的釉质层被磨蚀而蜿蜒弯曲. 咀嚼面外侧端似有些后转. 齿冠前侧面脊5条, 后侧面脊7条. 前侧面的脊斜向咀嚼面, 而后侧面的脊垂直于咀嚼面. 齿冠顶端强壮. 两侧面的脊都较短, 不及齿冠高的1/2. 齿冠前侧面的脊较后侧面的粗壮, 脊间的沟也较后侧面的宽. 齿冠顶端与前侧面第一条脊之间的沟呈三角形.

评述 DGOF 760001咽齿与现生草鱼的很相似. 但与现生草鱼相比, DGOF 760001齿较厚较短, 齿冠长/高比为1.3. 前后侧面脊的数目很少(5/7), 而且短 (不及齿冠高的一半), 咀嚼面外侧端似乎稍后转. 此外, 化石产自上渐新统东营组. 因此, 我们认为DGOF 760001虽与草鱼有关, 但为已绝灭的属种. 因而将它命名为刘氏始草鱼(†*Eoetenopharyngodon liui*).

草鱼属 *Ctenopharyngodon* Steindachner, 1866

谢家草鱼(新种)† *Ctenopharyngodon xiejiaensis* sp. nov.

(图5)

同义名

草鱼未定种 *Ctenopharyngodon* 李传夔等(1981)古脊椎动物学报, 19(4), p. 317.

草鱼未定种 *Ctenopharyngodon* sp. 张弥曼等(1985)

图5 谢家草鱼(新种)† *Ctenopharyngodon xiejiaensis* sp. nov.的咽齿

(a) 正模标本, 左侧主行齿, IVPP V 5604, 前视(a1)、背视(a2)和后视(a3); (b)左侧主行齿, IVPP V 23884.1, 前视(b1)、背视(b2)和后视(b3); (c) 第二行齿的扫描电镜照片, IVPP V 23884, 前背侧视(c1)和后背侧视(c2). 采自谢家

古脊椎动物与古人类研究所集刊, 第17号, 第21页, 插图27.

鉴定特征 主行咽齿长而侧扁, 外形像梳子且较厚; 前后侧面的脊都粗壮且较短, 脊长不及齿冠高的1/2, 前、后侧面的脊分别为6~7条和8条; 脊都垂直于咀嚼面; 脊间的沟比三盛公德造鱼和刘氏始草鱼的窄; 咀嚼面从冠顶至冠底较直且窄. 第二行咽齿比主行的小很多, 稍呈圆柱状, 齿冠短, 齿柄长, 脊的数目明显少于主行齿的(约4条), 有的呈结节状.

词源 *xiejia*-, 谢家, 化石产地名.

正模标本 IVPP V 5604 (图5a1~5a3), 齿冠保存完好的左侧主行咽齿, 曾描述为草鱼属未定种 *Ctenopharyngodon* sp. (张弥曼等, 1985).

副模标本 IVPP V 23884.1 (图5b1~5b3), 主行咽齿;

IVPP V 23884 (图5c1、5c2), 第二行咽齿。

补充标本 IVPP V 23884.2-50, 零散的咽齿。

产地和层位 青海省湟中县田家寨谢家; 下中新统下部谢家组。

描述 咽齿分两种类型, 一类为主行齿, 占大多数; 另一类为第二行齿, 仅有一枚。主行齿强壮, 长而侧扁, 齿冠高且厚, 齿柄也厚。齿冠前后侧的脊粗而短, 长度不及齿冠高的一半, 且都几乎与咀嚼面垂直。脊间的沟较窄。IVPP V 5604 (图5a1~5a3)为一左侧咽齿, 齿冠长4.9mm。其前后侧面分别有长度相当的脊7和8条。IVPP V 23884.1 (图5b1~5b3), 为一左侧咽齿, 齿冠长4.8mm, 高2.8mm, 长/高比为1.7, 前侧面有6条、后侧面有8条脊。IVPP V 23884.2 (图5c1、5c2), 为第二行咽齿, 稍呈圆柱状, 比主行齿小很多, 齿柄长, 咀嚼面短。一面有4个、另一面有3个脊状结节。齿尖尖而稍弯。

评述 与前文描述的三盛公德造鱼和刘氏始草鱼的咽齿相比, 产自谢家的咽齿与草鱼的在如下几个方面更相似: 主行齿脊的数目较多, 脊间的沟更窄, 成年鱼齿咀嚼面上没有尖出的脊的末端。但与草鱼咽齿相比, 谢家的齿冠较粗壮, 脊也较粗、较短、较少。齿柄在与齿冠分界处未明显变细。谢家的咽齿脊之间的沟比三盛公德造鱼和刘氏始草鱼的窄, 但比草鱼的宽。谢家咽齿脊的数目明显多于三盛公德造鱼和刘氏始草鱼的, 但又少于也短于本文描述的其他草鱼属咽齿的。此外, 谢家咽齿前后侧面的脊都几乎垂直于咀嚼面。谢家咽齿化石发现于下中新统、现生草鱼分布区外往西的地点。因此, 将它定为草鱼属新种——谢家草鱼†*C. xiejiaensis* sp. nov.

东方草鱼(新种)† *Ctenopharyngodon orientalis* sp. nov.

(图6、7)

鉴定特征 齿冠长而侧扁; 齿柄明显窄于齿冠; 咀嚼面窄, 从齿冠顶向底倾斜并渐向后转, 边缘蜿蜒弯曲状; 齿顶弯向背侧, 但未磨损的齿顶尖; 未磨或稍磨损的齿脊末端尖或稍尖; 前侧面的脊比后面的粗和少(前7-12, 后8-15), 但比前述3个属种的多; 前侧面的脊斜向咀嚼面, 后侧面的脊与咀嚼面几乎垂直; 脊和沟的长度为齿冠高的1/2或稍大, 比前述属种的长。

词源 orient-, 拉丁语, 东方。

正模标本 IVPP V 23881.1(图6a1~6a3), 保存完好的右侧主行咽齿齿冠。

副模标本 IVPP V 23881.2(图6b1~6b3), V 23881.3 (图6c1~6c3), V 23881.4 (图7c1~7c3), V 23881.6 (图6d1~6d3), V 23881.7 (图6e1~6e3), V 23881.8 (图6f1~6f3), V 23881.10 (图7a1~7a3), 保存完好的未磨损或稍磨损主行咽齿; V 23881.5 (图7f1~7f3), 可能是幼年鱼的咽齿。

补充标本 IVPP V 23881.9, 11-405, 保存完好的咽齿齿冠; V 23881.406-2525, 破损的主行咽齿齿冠; IVPP V 23907.1-211, 完整的第二行咽齿齿冠。

产地和层位 江苏省宿迁市泗洪县松林庄和双沟, 下中新统上部下草湾组。同层还发现丰富的鲤科其它鱼类的咽齿及鲇形目的骨骼(周家健鉴定)。

描述 总的来说, 主行咽齿长而侧扁, 咀嚼面窄而长, 边缘围以脊和沟的釉质层, 因而与前述其他咽齿(三盛公德造鱼除外)相似呈蜿蜒弯曲状。齿分为未磨损和已磨损两类。未磨损的齿中, 脊或部分脊的末端尖, 突出于咀嚼面边缘; 磨损过的齿咀嚼面边缘平坦无突出的脊尖。脊的数目随鱼龄的增长而增加。不同齿脊的数目有所不同, 一般前侧面为7~12条, 后侧面8~15条, 大多数标本脊的数目大于前述属种的。前侧面的脊强壮, 后侧面的较纤细。前侧面脊的数目总是比后侧面的少, 脊间的沟比后侧面的宽。脊和沟的长度约为齿冠高的1/2或稍长。产自泗洪的草鱼类咽齿数目很多, 因而可观察到个体差异。为避免不必要的赘述, 我们将其中一些差异列于表1。

评述 产自泗洪下中新统的咽齿曾被周家健归入草鱼属未定种, 李传夔等(1983)对此有过记录但没有描述。与前述3种类型的咽齿相比, 泗洪的咽齿形态特征与草鱼的更相似, 表现在: 齿柄明显窄于齿冠; 脊和沟的数目更多, 沟更窄; 脊和沟更长, 其长度等于或甚至稍长于齿冠高的1/2, 尤其是位于冠面中部的脊和沟。但泗洪的咽齿与草鱼的仍有明显差别, 如脊和沟的数目还是明显较少, 长度也明显较短。因此, 我们将这些产自泗洪的大量咽齿定为草鱼属新种——东方草鱼。

东方草鱼咽齿不仅发现于泗洪下中新统上部下草湾组, 还发现于其他一些地点中新统沉积物中。如采自内蒙古默尔根中中新统通古尔组齿冠保存完好的IVPP V 13695. 1-5, (IVPP V 13695.1, 图7b1~7b3), 和齿冠不完整的IVPP V 13695. 6-70; 苏尼特左旗呼-锡公路346公里碑旁推绕木中中新统剖面的齿冠破损的IVPP V 13695. 71 (Chen和Arratia(2010)记述的伍氏青

图 6 东方草鱼(新种) *†Ctenopharyngodon orientalis* sp. nov. 咽齿化石

(a) 正模标本, 右侧主行齿, IVPP V 23881.1, 后端视(a1)、背视(a2)和前视(a3); (b) 左侧主行齿, IVPP V 23881.2, 前视(b1)、背视(b2)和后视(b3). (c) 右侧主行齿, IVPP V 23881.3, 后视(c1)、背视(c2)和前视(c3). (d) 左侧主行齿, IVPP V 23881.6, 前视(d1)、背视(d2)和后视(d3). (e) 右侧主行齿, IVPP V 23881.7, 后视(e1)、背视(e2)和前视(e3). (f) 右侧主行齿, IVPP V 23881.8, 后视(f1)、背视(f2)和前视(f3). 产自泗洪

鱼[*†Mylopharyngodon wui*]即采于此地); 内蒙古中部苏尼特右旗阿木乌苏上中新统下部齿冠破损的 IVPP V 13695.72; 采自江苏南京六合区四合墩上曹村上中新统, 保存完好的第二行齿 IVPP V 23882.1; 陕西蓝田 IVPP 19 地点上中新统上部灞河组的 IVPP V 23883.1-25, 其中3枚咽齿齿冠完整(IVPP V 23883.1, 2, 图 7d1~7d3、7e1~7e3), 其它的齿冠有破损. 所有这些中新世咽齿的形态特征与前述的泗洪的东方草鱼的形态特征非常相似, 也就是说, 主行咽齿长而侧扁; 前后侧面均具脊和沟, 脊和沟的长度相当于或稍超过齿冠高的一半, 但仍短于现生种的, 数目也少于现生种的; 齿柄比齿冠窄, 与现生种相似. 这些咽齿间存在一点差异. 如通古尔的咽齿尺寸较大, 脊数也较多; 灞河的咽齿比其他地点的粗壮; 但这些咽齿脊和沟的长度均短于齿冠高的1/2. 因此, 我们将这些咽齿也归入东方草

鱼. 为方便比较, 通古尔及灞河的咽齿特征也列表于表1.

草鱼 *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier和Valenciennes, 1844)

(图8)

同义名

雅罗鱼 *Leuciscus idella* Cuvier and Valenciennes, 1844, Hist.Nat.Poiss., XVII, p. 362, 1844, China.

青鱼 *Ctenopharyngodon laticeps* Steindachner, 1866, Verh. zool. -bot. Ges. Wien, 16, p. 782, 1966; Hong Kong. (Günther, 1868).

雅罗鱼 *Leuciscus chiliensis* Basilewsky, Nouv. Mém. Soc. Nat. Hist. Mosc., X, p. 233, 1855, (Günther, 1868).

鳊 *Sarcocheilichthys teretiusculus* Kner 1867, Reise

图7 东方草鱼(新种)†*Ctenopharyngodon orientalis* sp. nov.咽齿

(a) 左侧主行齿, IVPP V 23881.10, 前视(a1)、背视(a2)和后视(a3), 采自泗洪; (b) 左侧主行齿, IVPP V 13695.1, 前视(b1)、背视(b2)和后视(b3), 采自通古尔; (c) 左侧主行齿, IVPP V 23881.4, 前视(c1)、背视(c2)和后视(c3), 采自泗洪; (d) 左侧主行齿, IVPP V 23883.1, 前视(d1)、背视(d2)和后视(d3), 采自灞河; (e) 左侧主行齿, IVPP V 23883.2, 前视(e1)、背视(e2)和后视(e3), 采自灞河; (f) 可能是新萌出的右侧主行齿, IVPP V 23881.5, 后视(f1)、背视(f2)和前视(f3), 采自泗洪

"Novara", Zool., I. Fische, p. 356, 1867; Shanghai. (Nichols, 1943).

草鱼*Ctenopharyngodon idellus* Günther 1868, Catalogue of the Fishes in the British Museum, VII, p. 261, 1868; China.

Pristiodon siemionovi Dybovskii 1877, Izv. Sib. Otdel. Geogr. O-Va., 7, No. 1-2, p. 261877; Amur, Assuri, Sungacha, Lake Khanka, Sungari (Berg. 1964).

草鱼*Ctenopharyngodon idellus* (Cuv. et Val.), 1844, 刘宪亭和苏德造, 1962. 古脊椎动物学报, 6(1): p.13, Pl. IV, fig. 4.

修订特征(仅基于咽齿) 咽齿齿冠长且前-后向侧扁, 长大于高; 齿柄明显窄于齿冠; 齿冠前后侧面均有密的脊和窄长的沟, 使得齿冠呈梳状; 两侧面的脊都与

咀嚼面斜交, 脊长大于齿冠高的1/2, 靠近中部的脊更长, 有时几乎贯穿整个冠面, 脊数多于前述所有属种; 咀嚼面长而窄, 边缘蜿蜒弯曲状。

材料 IVPP V 2452, IVPP V 2452. 1-10.

产地和层位 山西省榆社武乡张村沟高庄组下部, 上新统下部。

描述 刘宪亭和苏德造(1962)曾记述产自山西榆社高庄组的草鱼咽齿化石及大量保持完整的鲤科其他鱼类鱼体化石和鳊鱼属化石, 将高庄组的草鱼类咽齿化石归入现生种——草鱼*C. idellus* (Cuvier et Valenciennes, 1844). 高庄组草鱼的研究鉴定基于7枚左侧和4枚右侧咽齿, 其中7枚保存基本完整。咽齿的主要形态特征见“修订特征”(图8a1~a3、8b1~8b3)。

除了山西榆社, 下列地点的咽齿材料也被归入草

表 1 东方草鱼(新种)†*Ctenopharyngodon orientalis* sp. nov.^{a)}

标本号	产地	层位	齿冠长	齿冠高	齿冠长/高	齿冠前侧脊的数目	齿冠后侧脊的数目	备注
V23881.1 正模标本			5.5	2.9	1.9	9	13	图6a1~6a3
V23881.2			5.2	2.9	1.8	8	13	图6b1~6b3
V23881.3			4.7	3	1.6	8	13	图6c1~6c3
V23881.6			5.5	2.9	1.9	8	11	图6d1~6d3
V23881.7	江苏泗洪	下中新统上部下草湾组	4.9	2.6	1.9	8	13	图6e1~6e3
V23881.8			5.3	3.3	1.6	8	13	图6f1~6f3
V23881.10			6	3.8	1.7	8	14	图7a1~7a3
V23881.4			3.9	2.4	1.4	7	8	图7c1~7c3
V23881.5 图7f1~7f3			4.1	1.9	2.1	6	8	可能为幼年鱼的咽齿
V13695.1	内蒙古通古尔	中中新统 通古尔组	8.8	5.2	1.7	12	15	图7b1~7b3
V23883.1			7.4	5	1.5	9	12	图7d1~7d3
V23883.2 图7e1~7e3	陕西灞河	上中新统下部灞河组	4.4	4.1	1.1	6	8	可能为主行第一或最后一枚咽齿

a) 标本采自泗洪、通古尔和灞河(所有主行齿脊的长度均约为齿冠高的1/2)

鱼属现生种：河北省阳原上新统/更新统泥河湾组、IVPP 大南沟20号地点和东沟上新统，IVPP V 23885.1-13，其中9枚齿冠完整4枚不完整(图8c1~8c3、8d1~8d3))；河南三门峡第四纪的6枚咽齿，IVPP V 900. 4-9 (黄为龙, 1957)；湖北省宜昌市新石器时代李家河遗址和楠木园遗址，咽齿完整(刘宪亭, 1957; 苏瑞凤, 2006)；河北武安磁山遗址(周本雄, 1981)；河南省郑州市大河村遗址，IVPP V 13714(图8e)，一完整的带咽齿的左侧咽骨，仅A₃齿冠缺失。

值得一提的是，在筛洗胜利油田垦利新近纪小哺乳动物化石中获得了一枚很小的咽齿(齿长不足1mm)，SLOF 790009 (图9b1、9b2)。齿冠长而侧扁，前端尖、稍弯，前后两侧面有末端尖的脊。张弥曼等(1985)曾将其定为雅罗鱼亚科属、种未定。本文认为它有可能是幼年草鱼的咽齿(图9a1、9a2)。

4 讨论

4.1 咽齿形态特征演变揭示中国草鱼类的演化趋势

上述大量咽齿及带咽齿的咽骨化石显示，具有相似的植食性的鲤科草鱼类咽齿至少在渐新世就已出现

于中国。

最早的(早渐新世)草鱼类咽齿是内蒙古西部杭锦旗三盛公的三盛公德造鱼。它的齿冠顶端增大，前后侧面的脊和沟很短，不及齿冠高的一半，与咀嚼面几乎垂直，脊末端尖锐，咀嚼面边缘呈锯齿状，脊和沟数目比草鱼的少较多(前后侧面的分别为7和8)，脊间的沟较宽，咀嚼面很窄且直(图4a1~4a3))。因而在草鱼类中，三盛公草鱼与现生草鱼最不相似。三盛公草鱼咽齿化石采自现生草鱼分布区之外的西侧，靠近现在黄河河套的西北角(图3)，不过当时的黄河还不是连续的大河。三盛公草鱼咽齿顶端增大且弯向背侧，咀嚼面边缘尖锐呈锯齿状，不像是植食性鱼类。它与草鱼类的关系目前还不是很确定。但由于以下原因，我们推测三盛公草鱼为草鱼类的肉食性祖先：(1) 草鱼是现生鲤科鱼类中唯一在侧扁的齿冠前后侧面具脊和沟，使咽齿呈梳状的鱼类。雅罗鱼系一些属种，如鲮鲃属(*Rhodeus*)、鲮属(*Acheilognathus*)、红眼鱼属(*Scardinius*)等的咽齿冠面也具脊和沟，咀嚼面也有锯齿状边缘，但与草鱼不同的是，它们的脊和锯齿状边缘仅分布在齿冠的前侧面，而齿冠的后侧面是光滑无脊的。(Chu, 1935; Kobayasi和Maeda, 1961; 伍献文, 1964; Pasco-Viel 等, 2010)。(2) 幼年草鱼食浮游动物，甚至捕食正在孵化的

图 8 草鱼 *Ctenopharyngodon idella* 的咽齿和咽骨

(a) 右侧主行齿, IVPP V 2452.1, 后视(a1)、背视(a2)和前视(a3), 采自榆社; (b) 左侧主行齿, IVPP V 2452, 前视(b1)、背视(b2)和后视(b3), 采自榆社; (c) 右侧主行齿, IVPP V 23885.1, 后视(c1)、背视(c2)和前视(c3), 采自泥河湾; (d) 右侧主行齿, IVPP V 23885.2, 后视(d1)、背视(d2)和前视(d3), 采自泥河湾; (e) 左侧具咽齿(A₃除外)的咽骨, IVPP V 13714, 背视, 采自大河村遗址

鱼、鱼苗、小蝌蚪和昆虫, 长大之后才转为草食 (Shireman和Smith, 1983; Wang等, 2015). 而且, 幼年草鱼的咽齿脊末端也是尖的(图9a1、9a2)).

另一个渐新世似草鱼类咽齿是刘氏始草鱼的. 化石采自河北安次附近、离北京不远的上渐新统东营组钻井岩心, 在现代草鱼分布范围内(图3). 刘氏始草鱼咀嚼面直, 咀嚼面边缘蜿蜒弯曲状, 齿冠前侧面的脊明显与咀嚼面斜交, 因而比三盛公草鱼更接近草鱼. 但齿冠短而高, 脊少(前侧面5条, 后侧面7条)、短(不及齿冠高的一半)、粗, 脊间沟较宽, 与草鱼及本文描

述的其他草鱼类又有所不同(图4b1~4b3).

草鱼属新种谢家草鱼的建立基于近50枚采自青海湟中田家寨下中新统谢家组的咽齿, 其中一枚为第二行齿, 其他均为主行齿. 化石地点靠近黄河源头, 远在现代草鱼分布区之外的西侧(图3). 咽齿具有较多的脊(前面7~8条, 后面8~9条), 咀嚼面中央稍凹, 釉质边缘蜿蜒弯曲状, 因此谢家草鱼比刘氏始草鱼更接近草鱼. 但与草鱼相比, 谢家草鱼咽齿较厚, 齿柄在与齿冠交界处不明显收窄, 脊较短、较少(图5).

东方草鱼的咽齿采自下列几个地点的中新统沉积

图9 小的现生草鱼的咽齿照片和咽齿化石线条图

(a) 小的现生草鱼咽齿照片, IVPP OV 2638, 前视(a1)和后视(a2); (b) 小的咽齿化石化石线条图, SLOF 790009, 前视(b1)和后视(b2), 标本采自胜利油田垦利(修改自张弥曼等, 1985)

物: 江苏泗洪及六合; 内蒙古默尔根、阿木乌苏、呼锡公路346公里牌旁; 陕西蓝田。除内蒙古外, 其他地点均位于现代草鱼分布区内。泗洪的咽齿化石很丰富(已采集的有约3000枚), 为观察个体变化提供了很好的材料。观察发现不同咽齿脊的数目和长度不尽相同, 如脊的数目, 前侧面的7~12条不等, 后侧面的8~15条; 齿脊的长度, 或为齿冠高的一半, 或稍大于或稍小于齿冠高的一半。这几个地点的咽齿都比前述地点和层位的咽齿具有更多与草鱼相似的特征, 如咀嚼面自上而下倾斜, 底部后转, 齿柄明显窄于齿冠。但这些咽齿与草鱼的仍有区别, 如侧面的脊比草鱼的少且短, 脊间的沟更宽。

草鱼属现生种在上新世早期开始出现。最早的草鱼化石发现于山西榆社下上新统高庄组, 位于现代草鱼分布区内(刘宪亭和苏德造, 1962)。在上文中, 我们根据榆社的标本对草鱼咽齿的特征作了描述, 修订了其鉴定特征。自1934年以来, 已记述的草鱼咽齿化石地点还有: 河北阳原(图8c1~8c3、8d1~8d3)、北京周口店第13地点、山西丁村和襄汾、以及河南三门峡更新统; 湖北宜昌李家河遗址和楠木园遗址、河北武安磁山遗址、河南安阳殷墟遗址和郑州大河村遗址、广西邕江沿岸顶蛳山遗址和牛栏山遗址(Bien, 1934; Wu, 1948; 刘宪亭, 1957, 1958; 黄为龙, 1957, 1960; 周本雄, 1981; 苏瑞凤, 2006; 吕鹏, 2010)。

简言之, 如果我们的推断正确, 那么很可能有一种肉食性鲤科鱼类, 在草食性草鱼类出现之前已出现于

中国西北。该肉食性鱼的咽齿侧扁, 齿冠前后侧面均具脊和沟, 脊和沟的末端尖锐。随着青藏高原的隆升, 这种肉食性鱼向东迁徙, 扩散到东亚平原地区、新形成的大型河流水系中。因适应水草丰富的新环境, 咽齿变得更侧扁, 齿脊和沟更多、更长, 咀嚼面边缘的釉质也由锯齿状变成蜿蜒弯曲的波浪状, 咽齿最终演变成现今草鱼的梳状(图1、2和8), 从而大大提高了剪切和咀嚼水草的效率。草鱼类各新属新种及草鱼的特征比较见表2。

4.2 草鱼类的时空分布格局及其古环境古气候意义

现代草鱼自然分布于东亚的河流湖泊和池塘, 北起黑龙江流域南至红河流域, 纬度上从51°N至22°N, 经度上从太平洋西岸至104°E, 该区域气候为东亚季风气候(Shireman和Smith, 1983; 李思忠和方芳, 1990)。草鱼产卵需要足够长的水域以满足鱼卵漂流孵化、约18°C的水温、和适度的水流速度使鱼卵漂浮在水中。在分布区自然环境下, 繁殖发生于季风季节。草鱼卵比水稍重些, 在顺流而下孵化时因湍流而保持漂浮在水中。适应了东亚季风气候河流上涨阶段的鱼卵, 一旦沉到水底就会死掉(倪达书, 1959; Shireman和Smith, 1983; 李思忠和方芳, 1990)。因此, 一旦上述环境条件中的某一条不符合要求, 草鱼卵就不能继续存活下来。

迄今为止, 草鱼类咽齿化石共发现于中国东西南北两个晚古近纪、9个新近纪和11个第四纪地点(表2; 图3)。与这些鱼化石群同层产出的哺乳动物化石群, 可为判断当时的气候环境提供可靠的依据。

本文建立的新属新种三盛公德造鱼和刘氏始草鱼是两个最古老的草鱼类属种, 分别产自两个渐新世地点。前者产自中国北方内蒙古西部的三盛公下渐新统乌兰布拉格组(王伴月, 1987, 1997a, 1997b), 在现代草鱼分布区以西; 后者产自中国东部大港油田安次的上渐新统东营组钻井岩心。蒙-新地区(包括三盛公地区)的一些哺乳动物化石提示当时当地为温带草原环境(邱铸鼎和李传夔, 2004)。上渐新统东营组的刘氏始草鱼虽然齿脊和沟比草鱼的明显少和短很多, 但比三盛公草鱼具有了更多的与草鱼相似的特征, 咀嚼面边缘呈蜿蜒弯曲状, 说明已适应了更多的草食习性, 栖居环境可能比早渐新世时更温和、湿润。

中新世开始, 草鱼类咽齿化石与草鱼的更接近, 发

表 2 草鱼类化石属种和层位、产地及特征

属种	层位	产地	CI	Cd	CI/Cd	前侧脊的数目	后侧脊的数目	脊长	咀嚼面边缘
三盛公德造鱼(新属新种) <i>Dezaoiasaintjaquensis</i> gen. et sp. nov.	下渐新统乌兰布拉格组	内蒙古西部三盛公	3.6			7	8	<1/2 Cd	锯齿状
刘氏始草鱼(新属新种) <i>Eoectenopharyngodonliui</i> gen. et sp. nov.	上渐新统	河北安次	3.4	2.6	1.3	5	7	<1/2 Cd	蜿蜒弯曲状
谢家草鱼(新种) <i>Ctenopharyngodonxiejaensis</i> sp. nov.	下中新统下部谢家组	青海谢家	4.9			7	8	<1/2 Cd	蜿蜒弯曲状
东方草鱼(新种) <i>C. orientalis</i> sp. nov.	下中新统上部下草湾组	江苏泗洪	4.1~6	2.6~3.8	1.6~1.9	7~8	8~14	约1/2 Cd	蜿蜒弯曲状
	中中新统通古尔组	内蒙古通古尔	8.8	5.2	1.7	12	15	<1/2 Cd	蜿蜒弯曲状
	上中新统下部灞河组	陕西灞河	7.4	5.0	1.5	9	12	<1/2 Cd	蜿蜒弯曲状
草鱼 <i>C. idella</i> (Cuvier 和 Valenciennes, 1844)	上新统下部高庄组	山西榆社	9.6, 10.7	7.1, 7.2	1.4, 1.5	11, 13	12, 16	>1/2 Cd	蜿蜒弯曲状
	更新统泥河湾组	河北阳原大南沟	11.2, 11.3	6.0, 7.8	1.9, 1.5	12, 14	15, 16	>1/2 Cd	蜿蜒弯曲状

现的地点也更多,且大多位于现代草鱼分布区范围.江苏泗洪早中新世哺乳动物化石研究显示,其中既有生活于灌木茂密环境或森林环境甚至有较高树林环境的动物,又有栖居于开阔环境的动物,及少量生活于大水体环境的水生动物.因此,泗洪的哺乳动物化石群暗示了当时环境不是单一的,而是有多种生态环境镶嵌的环境(邱铸鼎, 1996; 邱铸鼎和李传夔, 2004; Qiu和Qiu, 2013). 泗洪有数千枚草鱼类咽齿化石,还有丰富的鲤科其他鱼类的咽齿化石(周家健(个人通讯); 苏瑞凤, 2004),也暗示当时有大的水体环境及其中含有丰富的水生植物.总的来说,许多哺乳动物和鱼类化石(东方草鱼及其他鱼化石)提示中国东部泗洪一带早中新世气候相对温暖和湿润;陕西蓝田上中新统下部灞河组的哺乳动物群提示环境较为开阔和干旱(Zhang等, 2013);而江苏南京上曹村中新统顶部六合组的哺乳动物化石暗示气候逐渐变得更湿润,这与欧洲和北美干旱环境日益加剧不同,很可能与东亚地区夏季季风增强有关(Wang等, 2013).

然而,有些中新世的地点位于草鱼现代分布区之外,如青海谢家和内蒙古通古尔.产谢家草鱼的下中新统谢家组含有能抵御干旱和寒冷气候的哺乳动物化

石以及适应广阔草原环境的小哺乳动物(李传夔等, 1981; 邱铸鼎和李传夔, 2004).草鱼类的发现说明当时当地肯定有足够大的湖泊或河流.许多古哺乳动物学者研究了内蒙古中部中中新统通古尔组及其所含小哺乳动物及哺乳动物化石(邱铸鼎和王晓鸣, 1999; Wang等, 2003; Qiu等, 2006; 邱铸鼎和李强, 2016).根据孢粉、哺乳动物、水生哺乳动物、鱼类、及双壳类的研究,这些学者认为当时环境为针叶和阔叶混交林、灌草平原、浅而蜿蜒曲折的河流等多种栖息地的混合,与当地现今气候非常干旱,以短草草原、沙漠、沙丘和高碱性池塘为主的环境(Wang等, 2003)非常不同.内蒙古中部现今已没有自然分布的草鱼.

根据上述,我们有理由推测,草鱼类于渐新世起源于中国西部一种肉食性鱼类,当时环境为温带草原环境,与现今草鱼的栖息环境不大相同.从目前发现的化石看,中新世时,草鱼类向东扩散迁徙,分布范围比现生草鱼的广得多,遍及中国西部、东部和北部.在冬季风加强前,中国西部的环境主要是草原,没有现今干旱,而北部可能比现今温暖和湿润.草鱼类的生活习性随着环境的变化而改变,逐步形成现今的生活习性.上新世起,随着青藏高原晚中新世隆升的增强(An等,

2001; Molnar, 2005), 以及东亚地区向东流入太平洋的大江大河的形成, 主要是黑龙江、黄河、长江、珠江、红河等, 以及亚洲夏季风的增强, 草鱼类在新环境下演变成现生种, 适应其现在的生活和产卵习性, 并局限于太平洋东岸分布。

草鱼类的演化说明: 渐新世时, 中国西部三盛公附近虽然有点干冷但仍比现今要温暖; 中新世时, 内蒙古中部的气候也比现今的温暖和湿润; 从上新世开始, 东亚地区气候和生态环境才变得与现代相似。

有趣的是, 久负盛名的早中新世山旺鱼化石群, 虽然有成千上万保存完好的鱼体化石, 但迄今未有草鱼类化石发现(Young和Tchang, 1936; 周家健, 1990)。山旺解家河组与泗洪下草湾组地质时代基本相同, 两地相隔不远, 也都位于中国东部离现代太平洋西岸不远处, 而且所含哺乳动物化石群相似, 当时都是温暖和湿润的气候和低海拔环境(Qiu和Qiu, 2013)。这似乎暗示, 草鱼类的生存不仅取决于上文提到的适宜气候条件, 在很大程度上还取决于是否有合适的水文条件。

位于中国东部的辽河也没有现生草鱼分布(图3)。辽河水系与黑龙江和黄河水系共有多种鱼类, 但草鱼在后两条水系都有分布而在辽河没有(李思忠和方芳, 1990)。很可能是辽河曾经是有草鱼分布的, 当时嫩江还是辽河的上游。第四纪时, 嫩江与辽河之间的长春市及其附近因新构造运动抬升, 古嫩-辽流域的上游(嫩江的部分流域)被黑龙江的大支流松花江袭夺, 从而把包括草鱼在内的许多鱼类带到北部的黑龙江。辽河与其上游的嫩江分开后, 给辽河提供补给的支流仅有西沙尔木伦河及老哈河。这两条河流都源自干旱的内蒙古地区, 辽河因而变成水浅、长度也不足以适合草鱼生存的河流(史为良, 1962; 解玉浩, 1981; 杨秉庚等, 1983)。如果推断正确, 那么未来在辽河流域发现草鱼化石是有可能的。

本文记述的咽齿化石材料仅是地史时期草鱼类中的很小部分, 还远远没有全面反映草鱼类在地质历史时期的组成和分布。由于过去对新生代鱼类化石不够重视, 标本采集还很不足。如果对新时代鱼化石加以重视, 采集标本更多一些, 对草鱼类的起源与演化及其生存环境的变化了解就会更多、更准确。

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所(以下简称古脊椎所)的王伴月、李传夔、邱铸鼎、李强、

张兆群、郑绍华、董丽萍以及洛杉矶自然历史博物馆王晓鸣提供了本文研究的化石材料, 感谢中国科学院动物研究所张春光、张洁提供现生标本作对比、古脊椎所周家健和陈平富帮助查找参考文献、中国科学院水生生物研究所刘焕章提出有益讨论。非常感谢古脊椎所高伟、动物所葛斯琴和王晓龙拍摄了照片, 古脊椎所王钊修理和测量了部分标本及协助制作图版, 林翔鸿、侯叶茂和尹鹏飞制作扫描电镜照片和3D显微断层数据成像。

参考文献

- 陈星玉. 1987. 中国雅罗鱼亚科的系统发育. 动物分类学报, 12: 427-439
- 陈宜瑜, 罗云林. 1998. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目, 上卷. 北京: 科学出版社. 1-531
- 黄为龙. 1957. 河南三门峡地区早更新世鱼类化石. 古脊椎动物与古人类, 1: 313-319
- 黄为龙. 1960. 中国鱼类化石的地史分布. 地质学报, 3: 249-255
- 李传夔, 邱铸鼎, 王士阶. 1981. 青海西宁盆地中新世地层及哺乳动物群性质. 古脊椎动物学报, 19: 313-320
- 李传夔, 林一璞, 顾玉珉, 侯连海, 吴文裕, 邱铸鼎. 1983. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群—1. 化石地点暨近年发现的新材料简介. 古脊椎动物学报, 21: 313-327
- 李思忠, 方芳. 1990. 鲢、鳙、青、草鱼地理分布的研究. 动物学报, 36: 244-250
- 刘宪亨. 1957. 湖北宜昌李家河新石器时代遗址中的鱼骨. 考古, 78-80
- 刘宪亨. 1958. 鱼骨骼描述/研究. 见: 裴文中等编. 山西襄汾县丁村旧石器时代遗址发掘报告. 中国科学院古脊椎动物研究所, 甲种专刊, 第2号, 75-80
- 刘宪亨, 苏德造. 1962. 山西榆社盆地上新世鱼类. 古脊椎动物与古人类, 6: 1-47
- 刘建康, 何碧梧. 1992. 中国淡水鱼类养殖学. 北京: 科学出版社. 1-381
- 吕鹏. 2010. 广西邕江流域贝丘遗址的动物考古学研究. 中国社会科学院研究生院博士学位论文. 1-363
- 孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 1987. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社. 1-403
- 倪达书. 1959. 青、草、鲢、鳙、的饲养方法. 见: 西太平洋渔业研究委员会第二次会议专题讨论会. 北京: 科学出版社. 65-91
- 邱铸鼎. 1996. 中国晚第三纪小哺乳动物区系史. 古脊椎动物学报, 34: 279-296
- 邱铸鼎, 王晓鸣. 1999. 内蒙古中部中新世小哺乳动物群及其时代顺序. 古脊椎动物学报, 37: 120-139
- 邱铸鼎, 李强. 2016. 内蒙古中部新近纪咽齿类动物群. 中国古生物

- 志, 新丙种第30号, 北京: 科学出版社. 1-684
- 史为良. 1962. 东北地区淡水鱼类的地理分布及区系形成的初步分析. 见: 动物生态及动物区系研讨会摘要. 北京: 科学出版社. 129-130
- 苏瑞凤. 2004. 中国新近纪以来鲤科化石整理和内蒙古新近纪鲤科咽齿化石描述: 时空分布和古环境意义. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所博士后研究报告. 1-62
- 苏瑞凤. 2006. 鱼类研究. 见: 长江三峡工程文化遗址保护项目B, 5, 湖北巴东楠木园遗址. 北京: 科学出版社. 158-166
- 邱铸鼎, 李传夔. 2004. 中国哺乳动物区系的演变与青藏高原的抬升. 中国科学D辑: 地球科学, 34(9): 845-854
- 王伴月. 1987. 内蒙古中渐新世山河狸科化石的发现. 古脊椎动物学报, 25: 32-45
- 王伴月. 1997a. 陆相渐新统划分中的问题及新进展. 地层学杂志, 21: 81-90
- 王伴月. 1997b. 我国陆相渐新世哺乳动物群的划分及排序. 地层学杂志, 21: 183-191
- 王健, 张兆群. 2015. 内蒙古三盛公渐新世古鲈(食肉目, 古鲈科)新材料及系统发育关系分析. 古脊椎动物学报, 53: 310-334
- 伍献文. 1964. 中国鲤科鱼类志(上卷). 上海: 上海科技出版社. 1-228
- 解玉浩. 1981. 辽河鱼类区系. 鱼类学论文集(第一辑). 111-119
- 徐道一, 姚益民, 张海峰, 韩延本, 尹志强, 何青芳, 边雪梅. 2007. 山东东营凹陷渐新统东营组的天文地层研究. 地层学杂志, 31(增刊2): 471-482
- 杨秉庚, 孙肇春, 吕金福. 1983. 松辽水系的变迁. 地理研究, 2: 48-56
- 于振江, 梁晓红, 张于平, 王润华. 南京地区新近纪地层排序及其时代. 地层学杂志, 30: 223-230
- 张弥曼, 周家健, 秦德荣. 1985. 渤海沿岸地区第三纪鱼化石. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊, 17: 1-60
- 周本雄. 1981. 河北武安磁山遗址的动物骨骼. 考古学报, 1981: 339-347
- 周家健. 1990. 山东山旺中新世鲤科化石. 古脊椎动物学报, 28: 95-127
- An Z, Kutzbach J E, Prell W L, Porter S C. 2001. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since Late Miocene times. *Nature*, 411: 62-66
- Bien M N. 1934. On the fossil Pisces, Amphibia and Reptilia from Choukoutien Localities 1 and 3. *Palaeon Sin Ser C*, 10: 5-32
- Chang M M, Chen G J. 2008. Fossil Cypriniformes China and its adjacent areas and their palaeobiogeographical implications. In: Cavin L, Longbottom A, Richter M. eds. *Fishes and the Break-up of Pangaea*. London: Geological Society Special Publications. 337-350
- Chen P, Arratia G. 2010. Oldest known *Mylopharyngodon* (Teleostei: Cyprinidae) from the Mongolian Plateau and its biogeographical implications based on ecological niche modeling. *J Vertebrate Paleontology*, 30: 333-340
- Chu Y T. 1935. Comparative study on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese Cyprinids with particular reference to taxonomy and evolution. *Biol Bull St John's Univ*, (2), 1-225
- Cuvier, Valenciennes. 1844. Histoire naturelle des poissons. In: Bertrand, édi, Librairie de la Société géologique de France, Paris. T17, 362
- Froese R, Pauly D. 2019. FishBase. World Wide Web Electronic publication. www.fishbase.org, version (12/2019)
- Gidmark N J, Tarrant J C, Brainerd E L. 2014. Convergence in morphology and masticatory function between the pharyngeal jaws of grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, and oral jaws of amniote herbivores. *J Experiment Biol*, 217: 1925-1932
- Howes G J. 1981. Anatomy and relationships of the Chinese major carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr, 1860. *Bull Br Mus Nat Hist (Zool.)*, 41: 1-52
- Howes G J. 1991. Systematics and biogeography: An overview. In *Cyprinid Fishes: Systematics, Biology, and Exploitation*. London: Chapman and Hall. 1-33
- Huang R, Sun J, Luo Q, He L, Liao L, Li Y, Guo F, Zhu Z, Wang Y. 2015. Genetic variations of body weight and GCRV resistance in a random mating population of grass carp. *Oncotarget*, 6: 35433-35442
- Kobayasi H, Maeda T. 1961. On the pharyngeal bones and their teeth in Japanese acanthopterygian fishes (CYPRINIDAE). *Nippon Suisan Gakkaishi*, 27: 113-118
- Molnar P. 2005. Mio-Pliocene Growth of the Tibetan Plateau and Evolution of East Asian Climate. *Palaeont Electron*, 8(2A): 1-23
- Nelson J S, Grande T C, Wilson M V H. 2016. *Fishes of the World*. 5th ed. New Jersey: John Wiley, Inc. 181-186
- Nikolsky G V. 1956. *Fishes of the Amur Basin* (in Russian). Result Amur Ichthyol Exped, 1945-1949. 551
- Pasco-Viel E, Charles C, Chevret P, Semon M, Tafforeau P, Viriot L, Laudet V. 2010. Evolutionary trends of the pharyngeal dentition in Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysi). *Plos One*, 5: 1-15
- Qiu Z D, Qiu Z X. 2013. Early Miocene Xiejiahe and Sihong fossil localities and their faunas, Eastern China. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M eds. *Fossil mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University Press. 142-154
- Qiu Z D, Wang X M, Li Q. 2006. Faunal succession and biochronology of the Miocene through Pliocene in Nei Mongol (Inner Mongolia). *Vert Palasiat*, 44: 164-181
- Shireman J V, Smith C R. 1983. Synopsis of biological data on the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier and Valenciennes, 1844), *FAO Fish Synop*, No. 135: 94
- Stanley J G, Miley Ii W W, Sutton D L. 1978. Reproductive requirements and likelihood for naturalization of escaped grass

- carp in the United States. *Trans Am Fisheries Soc*, 107: 119–128
- Tang K L, Agnew M K, Hirt M V, Lumbantobing D N, Raley M E, Sado T, Teoh V H, Yang L, Bart H L, Harris P M, He S, Miya M, Saitoh K, Simons A M, Wood R M, Mayden R L. 2013. Limits and phylogenetic relationships of East Asian fishes in the subfamily Oxygastrinae (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae). *Zootaxa*, 3681: 101–135
- U. S. Fish and Wildlife Service (USFWS). 2014. Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*) Ecological Risk Screening Summary, Web Version—08/11/2014
- Van der Laan R, Eschmeyer W N, Fricke R. 2014. Family-group names of Recent fishes. *Zootaxa*, 3882: 1
- Vincent J F V, Sibbing F A. 1992. How the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) chooses and chews its food—some clues. *J Zoology*, 226: 435–444
- Wang Y, Lu Y, Zhang Y, Ning Z, Li Y, Zhao Q, Lu H, Huang R, Xia X, Feng Q, Liang X, Liu K, Zhang L, Lu T, Huang T, Fan D, Weng Q, Zhu C, Lu Y, Li W, Wen Z, Zhou C, Tian Q, Kang X, Shi M, Zhang W, Jang S, Du F, He S, Liao L, Li Y, Gui B, He H, Ning Z, Yang C, He L, Luo L, Yang R, Luo Q, Liu X, Li S, Huang W, Xiao L, Lin H, Han B, Zhu Z. 2015. The draft genome of the grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) provides insights into its evolution and vegetarian adaptation. *Nat Genet*, 47: 625–631
- Wang X M, Flynn L J, Fortelius M. 2013. In: *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University Press. 29–218
- Wang X M, Qiu Z D, Opdyke N D. 2003. Litho-, Bio-, and Magnetostratigraphy and Paleoenvironment of Tunggur Formation (Middle Miocene) in Central Inner Mongolia, China. *Am Mus Nov*, 3411: 1–31
- Wu H W. 1948. Some relics of fish bones from the Shang Dynasty. *Sinensia*, 19: 1–5
- Young C C, Tchang T L. 1936. Fossil fishes from the Shanwang Series of Shandong. *Bull Geol Soc Chin*, 15: 193–206
- Zhang Z Q, Kaakinen A, Liu L P, Lunkka J P, Sen S, Gose W A, Qiu Z D, Zheng S H, Fortelius M. 2013. Mammalian Biochronology of the Late Miocene Bahe Formation. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M. eds. 2013. *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University Press. 187–202

(责任编辑: 朱敏)