

记一新的无颌类化石 兼论多鳃鱼类的分类地位

王 念 忠 王 俊 卿

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

内 容 提 要

本文记述了云南宜良早泥盆世一新的无颌类化石，高棘四营鱼，新属、新种 (*Siyingia altuspinosa* gen. et sp. nov.)。在讨论中主要涉及鼻垂体凹的构造和多鳃鱼类的分类地位。笔者认为，多鳃鱼类和盔甲鱼类的鼻垂体孔位于鼻垂体凹的软骨成分中，它没有吸水的功能，只具感觉的功能。多鳃鱼目不应置于鳍甲鱼纲，而应放在头甲鱼纲的盔甲鱼亚纲中。在盔甲鱼亚纲中，南盘鱼不是接近于盔甲鱼目而是接近于多鳃鱼目。

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所云南野外队于 1979 年底赴宜良地区采集化石时获得一新的无颌类化石，经鉴定它属于多鳃鱼类的一新属种。

标 本 记 述

多鳃鱼目 Polybranchiaspiformes Liu 1965

多鳃鱼科 Polybranchiaspidae Liu 1965

四营鱼属 *Siyingia* gen. nov.

特征 头甲具背脊，背脊起点处呈一钝圆锥形隆起；头甲后缘中央具一伸向背后上方的背棘，棘高而侧扁。鼻垂体凹洞穿头甲¹⁾，呈横宽的椭圆形，前、后缘向外略凸出。眼孔洞穿头甲，位于头甲前侧方。口孔腹位。感觉沟末端分叉呈枝状；眶上枝发育，与松果枝彼此以叉枝相接触。头甲纹饰系由多边形突起组成。

属型种 高棘四营鱼 *S. altuspinosa* sp. nov.

(图版 I, 插图 1—4)

特征从属。

正型标本 头甲右侧的外模。标本编号，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所，V 6258, 1。

其他标本 一头甲的前部。V6258, 2。

1) 鼻垂体凹曾被解释为“口孔”。

产地 云南宜良喷水洞。

层位与时代 翠峰山组西屯段,早泥盆世。

描述 正型标本只保存头甲右侧的外模,后侧部缺失,根据保存部分估计头甲长约55毫米,宽约50毫米。头甲吻缘圆钝,侧缘呈弓形凸出。头甲具背脊,背脊起点呈一钝圆锥形隆起,位于中横联合枝后不远处。头甲后缘中央具一伸向背后上方的背棘,棘高侧扁,棘高约为鼻垂体凹长的二倍。鼻垂体凹呈椭圆形,前后缘对称地向外凸出,孔缘明显地隆起,鼻垂体凹前区较长。眼孔位于头甲的前侧方,洞穿头甲。

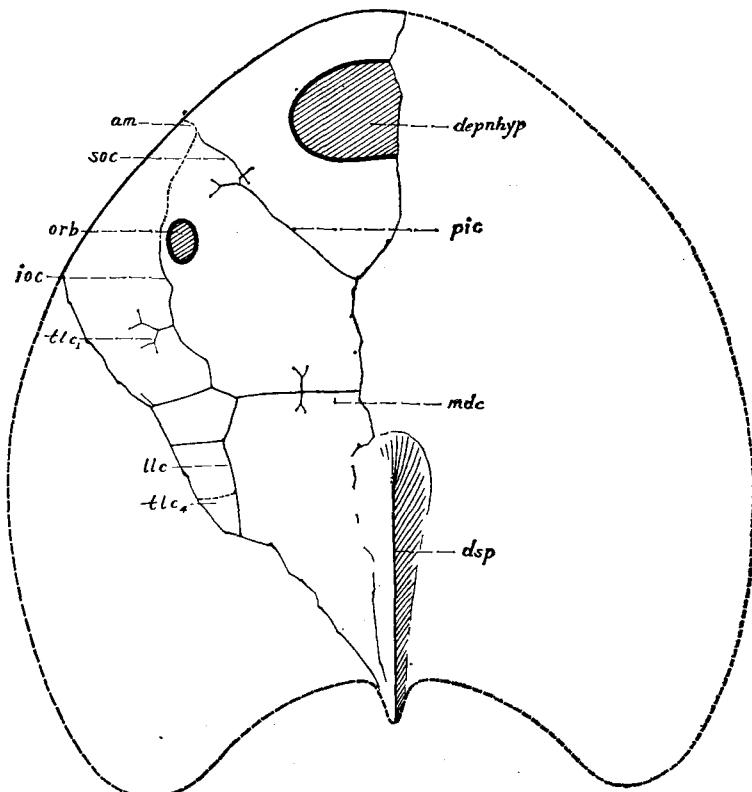


图1 高棘四营鱼 (*Siyingia altuspinosa* gen. et sp. nov.) 背视

(natural mold of the dorsal shield) No: IVPP V6258, 1 × 1,5

am (anterior marginal canal) 前缘沟 depnhyp (nasohypophyseal

depression) 鼻垂体凹 ioc (infraorbital canal) 眶下感觉沟 llc

(longitudinal lateral canal) 侧纵沟 m (mouth) 口孔 mdc (median

dorsal canal) 中横联络沟 orb (orbit) 眼孔 pic (pineal canal)

soc (supraorbital canal) 眶上感觉沟 dsp (dorsal spine)

背棘 tlc 1—4 (transversal lateral canals) 侧横沟

头甲腹环的前缘约呈倒V字形,构成口孔的前缘,口孔后缘估计与口孔前缘大致平行。感觉沟系统不同于异甲鱼类。其主要由三部分构成(笔者在本文中变更了部分感觉沟以往的命名)眶上感觉沟系,眶下感觉沟系和中横联合枝。眶上感觉沟系由松果枝和眶上枝组成;二者由彼此相近一端的叉枝、在眼孔前内侧方相接触;左右两侧的松果枝呈

V字形。眶下感觉沟系由侧纵枝、侧横枝和眶下枝组成；侧纵枝分布在头甲的两侧，它向外侧分出4对侧横枝，侧纵枝向前侧方与眶下枝相接触。眶下枝与眶上枝在眼孔前方相遇，从前外侧方折向腹面。中横联合枝连接两侧的侧纵枝，它位于第二和第三侧横枝之间。感觉沟末端分叉呈枝状。

甲片的纹饰由低平的多边形突起组成，这些突起基本上均匀分布，突起基部彼此不愈合；鼻垂体凹前区的突起排列成行，大致与吻前缘平行。

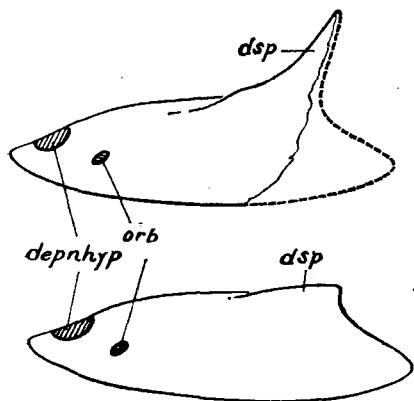


图2 A, 高棘四营鱼 (*S. altuspinosa* gen. et sp. nov.) 侧视 (lateral view showing dorsal spine) No: V6258, 1 × 1
B, 滇东鱼 (*Diandongaspis* sp.) 侧视 (lateral view) No: 80A-13 × 0.5

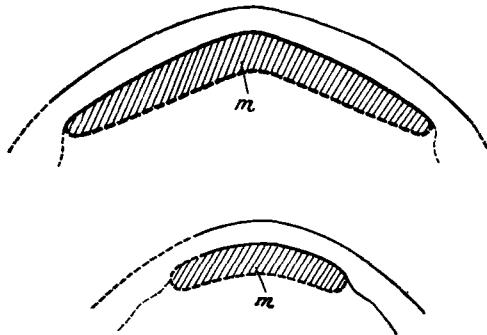


图3 A, 高棘四营鱼 (*S. altuspinosa* gen. et sp. nov.) 腹视 (ventral view showing mouth) No: V6258, 2 × 2
B, 滇东鱼 (*Diandongaspis* sp.) 腹视 (ventral view showing mouth) No: 80A-33 × 1

比较 上面记述的标本归入多鳃鱼科似无问题。与该科中已知属相比较，它与多鳃鱼属 (*Polybranchiaspis*) 和滇东鱼属 (*Diandongaspis*) 最为相近，比如头甲的大致形状，鼻垂体凹与眼孔的相对位置，感觉沟系统的大致形态等。与上述二属的明显区别在于，头甲背脊起点处呈一钝圆锥形隆起，头甲后缘的背棘高而侧扁，感觉沟末端分叉呈枝状，腹环前缘呈V字形构成口孔的前缘等。因此笔者认为本文记述的标本应为多鳃鱼科的一个新属种，高棘四营鱼 (*Siyingia altuspinosa* gen. et sp. nov.)，属名表示化石产地邻近四营煤矿，种名示该鱼头甲上的背棘较高。

讨 论

自多鳃鱼发表以来，引起了世界上不少古鱼类学家的注意，对这类鱼的一些形态构造和它的分类位置展开了热烈的讨论。下面简要介绍一下这一讨论的梗概并根据我们最近获得的一些新材料，也提出一点看法。

先简略回顾一下多鳃鱼类分类位置的变化。刘玉海首次记述了产自云南曲靖早泥盆世的多鳃鱼化石，廖角山多鳃鱼 (*Polybranchiaspis liaojashanensis* Liu 1965)，作为一新目置于鳍甲鱼纲 (Pteraspididae) 的异甲鱼类 (Heterostraci) 中。达洛 (Tarlo 1967) 把多鳃鱼类放在一个新的超目中即盔甲鱼超目。让维耶 (Janvier 1975) 把盔甲鱼超目升级为盔甲鱼

亚纲¹⁾ (*Eugaleaspida*) 隶属于头甲鱼纲 (*Cephalaspidomorphi*)。刘玉海 (1975) 又把多鳃鱼类建立了一个新亚纲, 多鳃鱼亚纲 (*Polybranchiaspida*), 并按照凯尔 (Kiaer) 的分类系统把该亚纲放在双鼻孔纲 (*Diplorhina*) (= 鳍甲鱼形 *Pteraspidomorphi*)。而潘江 (1975) 则把多鳃鱼目放在异甲鱼纲 (*Heterostraci*)。让维耶(待刊)认为盔甲鱼亚纲(包括多鳃鱼目)的外骨骼中层具“蜂巢状构造” (*couche cancellaire en “nid d’abeille”*), 并据此认为盔甲鱼类接近于异甲鱼类或至少应从头甲鱼类中排除掉。总观上述有关多鳃鱼类的分类沿革, 可以大致归纳成下面两种基本观点: 一种是把多鳃鱼类隶属于鳍甲鱼纲, 也就是说, 多鳃鱼类与我国产出的另一类无颌类化石, 盔甲鱼类分别被置于无颌类的两个不同的纲中: 前者属鳍甲鱼纲, 后者属头甲鱼纲。另一种观点是把多鳃鱼类与盔甲鱼类放在同一个大的分类单元中即隶属于头甲鱼纲或异甲鱼纲。

对多鳃鱼类的分类位置有如此不同的看法, 引起了我们极大的兴趣, 有必要对它的一些重要的形态构造在分类上的价值以及这些形态构造在多鳃鱼类和其他相关类群中的情况进行一番比较。首先要涉及的是以往被解释为多鳃鱼“口孔”的构造。它位于头甲前部、两眼孔中间的前方, 为洞穿头甲的一个很大的孔。笔者最近通过该孔做了磨片, 注意到它的孔缘加厚, 孔上无任何膜质骨覆盖物。多鳃鱼“口孔”的上述几点与盔甲鱼的鼻垂体凹非常相近, 只是两者的形状不同。笔者进一步比较了已记述的盔甲鱼类的鼻垂体凹和多鳃鱼类的“口孔”, 注意到由盔甲鱼的纵长形的鼻垂体凹到多鳃鱼横宽形的“口孔”之间存在许多中间类型, 比如由盔甲鱼 (*Eugaleaspis*), 中华盔甲鱼 (*Sinogaleaspis*), 云南盔甲鱼 (*Yunnanogaleaspis*), 南盘鱼 (*Nanpanaspis*), 华南鱼 (*Huananaspis*), 到多鳃鱼

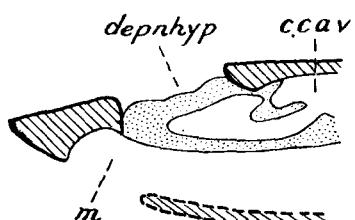


图 4 滇东鱼 (*Diuntongaspis* sp.)
头甲前部的纵切面

示鼻垂体凹和口孔 (longitudinal section through the anterior part of the cephalic shield showing nasohypophyseal depression and mouth) No: 79A-1 × 2
dotter showing cartilage c. cav. cranial cavity

(*Polybranchiaspis*)。从盔甲鱼类鼻垂体凹和多鳃鱼类“口孔”两者相对位置, 基本构造, 形状变化等方面的比较, 似乎可以得出以下的判断: 多鳃鱼类的“口孔”和盔甲鱼类的鼻垂体凹实为同样的构造, 同样也是鼻垂体凹。这里有必要强调一下为什么称作“鼻垂体凹”而不称其为“鼻垂体孔”, 笔者认为称作“鼻垂体凹”更为合适, 因为不论是纵长形还是横宽形的, 相对于世界其他地区已发现的, 相近的无颌类化石的相应构造, 我国标本的这个部分显得特殊的大, 当然鼻垂体孔本身不可能这样大。根据我们对许多标本的观察, 凹的表

面确实不存在与背甲同质的任何覆盖物。霍尔斯坦德 (1979)声称在这个部位观察到这种覆盖物。有意思的是, 我们在眼孔的位置上也偶尔看到一些与背甲相似的构造。不难理解, 在正常情况下眼孔表面是决不会有这种构造的。同样的道理也适用于解释鼻垂体凹表面的“膜质骨覆盖物”。只有在石化过程中, 一些膜质骨才能位移到鼻垂体凹或眼孔的表面。我们估计当鱼活着的时候, 很小的鼻垂体孔位于头甲背部很大的鼻垂体凹的软骨

1) 盔甲鱼 *Galeaspis* 改为 *Eugaleaspis*, 因此亚纲名称应该相应变为 *Eugaleaspida*。

成分中,这样一个孔没有吸水的机能,而只有感觉的功能。当变成化石时,这些软骨成分不能得到保存,而呈现洞穿头甲前缘的一个较大的孔。

如上所述,把原先解释为多鳃鱼的“口孔”认为是鼻垂体凹,而真正的口孔位于腹面,无疑这就要对多鳃鱼类的分类地位产生很大影响。同时,头甲的整体形态,头甲上眼孔的位置,电区(感觉区)的存在与否、外鳃孔的数量,感觉沟系统的分布、中枢神经系统与耳囊的形态等也都是讨论多鳃鱼类归属的重要依据。

正如上面提到的,化石无颌类被区分为头甲鱼纲和鳍甲鱼纲两大类。头甲鱼纲中的骨甲鱼类和鳍甲鱼纲中的异甲鱼类是两纲中具有代表性的、深入研究过的两大主要类群。与两纲中其他类群相比,多鳃鱼类与骨甲鱼类和异甲鱼类有较多的相似处。为了讨论多鳃鱼类在无颌类中的分类地位,那就首先衡量一下多鳃鱼类究竟更接近于上述哪一类。在骨甲鱼类,头部背面为一完整的骨甲,骨甲上洞穿着小的鼻垂体孔、眼孔等;口孔位于腹面;各鳃囊以各自的外鳃孔直接开口于体外。而在异甲鱼类,头部背面上由中间较大的骨片和另外一些较小的骨片组成;鼻垂体孔通常位于头部的腹面,口孔之前;眼孔一般在头部前侧洞穿一单独的骨片;口孔一般腹位、但也有端位和背位的;每侧的鳃囊通到一个总鳃管,总鳃管以一个外鳃孔与外界相通。多鳃鱼类头部背面形成一完整的骨甲;鼻垂体凹、眼孔洞穿头甲;口孔腹位;各鳃囊以各自的外鳃孔直接开口于体外。从上述例举的重要特征考虑,多鳃鱼类应该更接近于骨甲鱼类,而与异甲鱼类区别较大,因此多鳃鱼类不宜放到鳍甲鱼纲而应该归入包括骨甲鱼类在内的头甲鱼纲。此外一般认为头甲鱼类接近七鳃鳗,多鳃鱼类有较多的特征接近于七鳃鳗,从这个角度考虑把多鳃鱼类放在头甲鱼纲也是合适的。

骨甲鱼类、盔甲鱼类和多鳃鱼类都被放在头甲鱼纲,紧跟着的一个问题便是多鳃鱼类和盔甲鱼类的关系。笔者最近观察了多鳃鱼类和盔甲鱼类标本的一些相应构造,注意到它们两者之间的共同点远远大于多鳃鱼类与骨甲鱼类二者之间的相似点。首先,前二者在背甲上不存在成对的侧电区及单一的背电区(或称侧感觉区和背中感觉区);彼此离开的眼孔洞穿头甲,眼孔有大有小,比如盔甲鱼就大些而南盘鱼和多鳃鱼就小些;特殊宽大而形状各异的鼻垂体凹;显著后移的松果孔以及感觉沟系统的分布规律等显著区别于骨甲鱼类,而多鳃鱼类与盔甲鱼类的上述各点基本一致。这里有必要特别对比一下多鳃鱼类和盔甲鱼类头甲背部感觉沟系统。二者大致都可区分为眶上感觉沟系,眶下感觉沟系和中横联合枝。眶上感觉沟系的松果枝分别呈“V”字形和“U”字形,松果孔位于左右松果枝的交汇处;松果枝向前侧方延伸形成眶上枝。眶下感觉沟系由侧纵枝和由侧纵枝向外侧分出的侧横枝以及侧纵枝向前方延伸而构成的眶下枝组成。中横联合枝与松果枝的关系,盔甲鱼类两者在中间接触,多鳃鱼类则不相接触。有意思的是,被划归到盔甲鱼类的南盘鱼的感觉沟系统却与多鳃鱼类相同。从上述对比中不难看出以下两点:多鳃鱼类与盔甲鱼类头甲背部上的感觉沟系统大致是相似的。南盘鱼头甲背部的感觉沟系统,正如它的鼻垂体凹一样也是介于多鳃鱼类和盔甲鱼类之间的中间类型,显然,与其说南盘鱼接近于盔甲鱼类还不如说它更接近于多鳃鱼类。

总之,通过以上的讨论笔者认为,多鳃鱼类的“口孔”实为鼻垂体凹,它与盔甲鱼类相应构造比较只是形状不同。多鳃鱼类不宜放到无颌类的鳍甲鱼纲,而应该归于头甲鱼纲。

在头甲鱼纲中，多鳃鱼目和盔甲鱼目似应放入同一个亚纲中即盔甲鱼亚纲中。在盔甲鱼亚纲中，南盘鱼似乎更接近于多鳃鱼目。

文稿的图版由杜治同志摄制、插图由胡惠清同志绘制，笔者在此一并致谢。

(1981年4月22号收稿)

参 考 文 献

- 刘玉海, 1965: 云南曲靖地区早泥盆世无颌类化石。古脊椎动物与古人类, 9(2)。
 ——, 1973: 川滇泥盆纪的多鳃鱼和大瓣鱼化石。同上, 11(2)。
 ——, 1975: 川滇早泥盆世的无颌类。同上, 13(4)。
 曹仁关, 1979: 云南广南早泥盆世多鳃鱼类一新属。同上, 17(2)。
 潘江, 1973: 中南区泥盆纪鱼类化石的新资料。中南区古生物图册协作会议地层古生物论文汇编。
 潘江, 王世涛, 刘运鹏, 1975: 中国南方早泥盆世无颌类及鱼类化石。地层古生物论文集, 第一辑。
 潘江, 王世涛, 1978: 中国南方泥盆纪无颌类及鱼类化石。华南泥盆系会议论文集。
 潘江, 王世涛, 1980: 盔甲鱼类在华南的新发现。古生物学报 19(1)。
 Janvier, P., 1975: Anatomie et Position Systematique des Galeaspides (Vertebrata, Cyclostoma), Cephalaspido-morphes du Devonien inférieur du Yunnan (Chine). Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Sci. Terr. 41, 1—16.
 Halstead, L. B., Liu, Y.-h., Pan, K., 1979: Agnathans from the Devonian of China. Nature, Vol. 282 No. 5741, pp. 831—833.
 Halstead, L. B., 1979: Internal anatomy of the Polybranchiaspids (Agnatha, Galeaspida). Nature, Vol. 282, No. 5741, pp. 833—836.
 Miles, R. S., 1971: Palaeozoic Fishes (Chapman and Hall, London, 1—259).
 Stensiö, E. A., 1964: Les Cyclostomes Fossiles ou Ostracoderms. Tracte de Paleontologie, Tome IV, Vol. I, pp. 96—382.

ON THE POLYBRANCHIASPID AGNATHA AND THE PHYLOGENETICAL POSITION OF POLYBRANCHIASPIFORMES

Wang Nianchong, Wang Junqing

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Abstract

The materials dealt with in this paper, named as a new form of polybranchiaspids, *Siyingia altuspinosa* gen. et sp. nov. were collected from the lower part of Cuifengshan Formation (Lower Devonian), Yilang district, Yunnan in 1979. The diagnosis of the new genus and type species is as follows:

Head and anterior part of body covered by a cephalic shield, poster-dorsal margin of which a higher and laterally-compressed spine; Naso-hypophysial depression ellipse-like in form, situated on the anterior-dorsal side of the shield; Orbital openings medium-sized, near rostro-lateral margin of carapace, behind the nasohypophysial depression; Oral opening inverted V-shaped located on the rostro-ventral margin of the head; Sensory system in dorsal plate constituted by supraorbital system, infraorbital system and one median-dorsal commissure; Their distribution different from that of Order Heterostriaci. Supraorbital system including V-shaped pineal canals that being in contact with supraorbital canals on each side by theirs ultimate canaliculus; Each infraor-

bital system including longitudinal lateral canal, transversal lateral canals with dichotomous ends and infraorbital canal. Ornamentation of carapace consisting of minute polygonal tubercles.

Remarks The new polybranchiaspid differ greatly from *Polybranchiaspis* in the form and size of the dorsal spine on the shield, the dichotomous ends of canals and the way of contact between a pineal canal and a supraorbital canal.

Discussion The “oral opening” explained by Liu in Polybranchiaspids was very much like naso-hypophysial opening in Eugaleaspids. From several polishes through the “oral opening” made recently by the authors, we found a developing thickened rim around the opening, on which there never was a dermal cover closed. If Halstead has found occasionally the dermal cover on the naso-hypophysial opening, then we have observed it on the orbital opening too. Therefore we think the exoskeletal fragments have been displaced during fossilization. Besides we have observed a changing order in form from the transverse-elliptical “oral opening” in Polybranchiaspids to the long naso-hypophysial opening in Eugaleaspids, such as *Polybranchiaspis* — *Huananaspis* — *Nanpanaspis* — *Yunnanaogaleaspis* — *Sinogaleaspis* — *Eugaleaspis*. According to the aforesaid fact, the “oral opening” of Polybranchiaspids must be still a naso-hypophysial opening.

The naso-hypophysial opening in Polybranchiaspids and Eugaleaspids were much bigger than the other known forms of Agnatha. We don't think the nasal opening and the hypophysial opening could be such large when the animal lived. It is possible that in the naso-hypophysial opening of the live animal there was some cartilage that penetrated a very small nasal and hypophysial opening, the structure called a naso-hypophysial opening must get a name of naso-hypophysial depression, but the cartilage couldn't be conserved during fossilization. Then, it is impossible for the naso-hypophysial opening to lead directly into the buccal cavity and to possess a inhalante function.

We give several definite characteristics of Polybranchiaspids: the dorsal plate of head consisted of a single shield, the absence of electric fields, the way of distribution of the sensory system of the shield, the far separation of orbital openings from each other, the large naso-hypophysial depression, the situation of the pineal opening far behind orbits, the oral opening in ventral side, the numerous external branchial openings, the disposition of the interbranchial crest, the structure of the capsula auditus and the central nervous system, etc. From the abovementioned characteristics we can come to the conclusion that Polybranchiaspiformes was very much like Cephalaspides, but not Heterostraci; Among Cephalaspides, there are a lot of common points between Polybranchiaspiformes and Eugaleaspiformes, which must be placed in a common subclass, Eugaleaspida; In comparison with Eugaleaspiformes, *Nanpanaspis* is closer Polybranchiaspiformes.

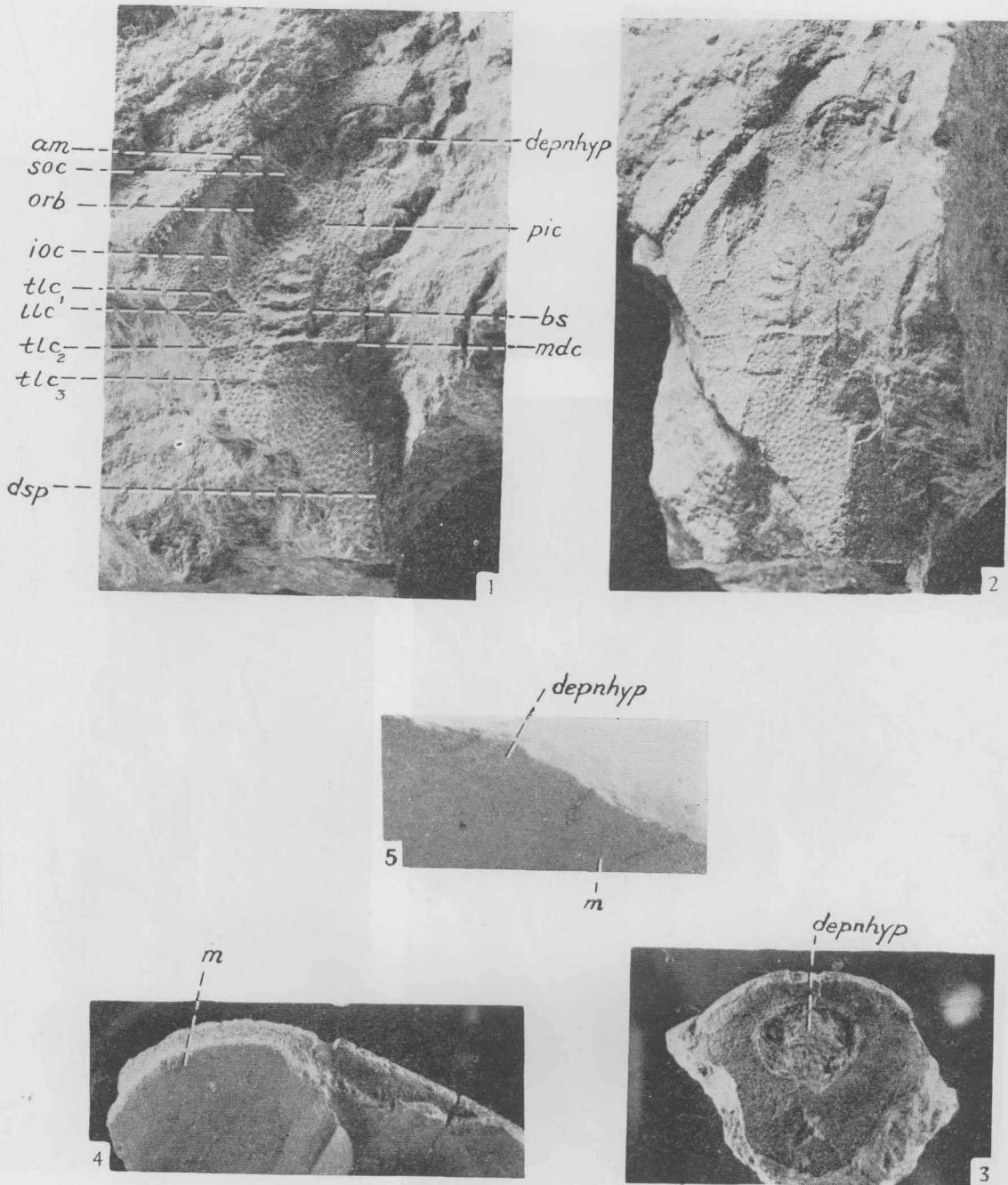


图 版 说 明

- 图 1 高棘四营鱼 (*Siyingia altuspinosa* gen. et sp. nov.) 背视 (dorsal view) No: IVPP V6258, 1×1.5
 图 2 同上,背侧视 (dorsal-lateral view showing dorsal spine) V6258, 1×1.5
 图 3 同上,背视 (dorsal view showing nasohypophysial depression) V6258, 2×1.5
 图 4 滇东鱼 (*Diantongaspis* sp.) 腹视 (ventral view showing mouth) No: 80A-33×1
 图 5 滇东鱼 (*Diantongaspis* sp.) 纵切面 (longitudinal section showing nasohypophysial depression and mouth) No: 79A-1×2 鳃囊 *bs* (branchial sac)