

## 论文

# 志留纪肉鳍鱼类梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros*)的脑颅形态

乔妥<sup>①②</sup>, 朱敏<sup>①\*</sup>

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049

\* 联系人, E-mail: zhumin@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2010-04-06; 接受日期: 2010-07-13

国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400)、中国科学院知识创新工程项目(编号: KZCX2-YW-156)、国家自然科学基金(批准号: 40930208)和中国科学院、国家外国专家局创新团队国际合作伙伴计划资助

**摘要** 本文记述了肉鳍鱼类基干类型——梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al., 2009)的头部形态特征, 包括颅顶的膜质骨型式和顶甲的内颅构造。文中在鬼鱼支系(包括鬼鱼、斑鳞鱼(*Psarolepis*)和无孔鱼(*Achoania*))中恢复了颅顶的膜质骨型式。通过和爪齿鱼(*Onychodus*)、无孔鱼、空棘鱼类以及辐鳍鱼类的比较显示: 后外鼻孔后被眶前骨或前上颌骨眶前突包围是硬骨鱼类的原始特征, 肉鳍鱼类和辐鳍鱼类中的泪骨并非同源结构。鬼鱼的筛蝶区结构和斑鳞鱼、无孔鱼以及爪齿鱼极为相似。发达的颅下肌附着区可能揭示了鬼鱼发育的颅间关节。与杨氏鱼(*Youngolepis*)和奇异鱼(*Diabolepis*)相近, 犁骨附着区具不规则沟脊。与杨氏鱼和孔鳞鱼类(*porolepiforms*)一致, 鼻眶管靠近鼻囊内侧。垂体孔位于脑颅筛关节稍前处或位于同一水平是鬼鱼支系的共近裔性状。

**关键词**  
肉鳍鱼类  
硬骨鱼类  
脑颅形态  
同源  
志留纪  
中国

梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros*)<sup>[1]</sup>发现于云南志留纪罗德洛世地层中, 为我们提供了探索肉鳍鱼类鉴别特征演化顺序的重要线索<sup>[2]</sup>, 其正型标本为已知最古老的近乎完整的硬骨鱼类化石。一件如此完整的硬骨鱼类化石在志留系中被发现是出人意料的, 因为此前志留纪硬骨鱼类化石记录都来自于一些零散化石, 如鳞片和牙齿<sup>[3-10]</sup>。鬼鱼完整标本的发现还证实了此前根据零散骨片对斑鳞鱼的复原<sup>[11]</sup>。

长期以来, 肉鳍鱼类与辐鳍鱼类之间, 以及硬骨鱼类与其他有颌类之间均存在着巨大的形态学鸿沟。过去 10 年, 这些鸿沟由于一系列诸如斑鳞鱼、舌鳞鱼(*Ligulalepis*)和 *Dialipina* 的化石新发现<sup>[11-14]</sup>而得以

缩小。这些古代鱼类兼具硬骨鱼类和其他有颌类的某些特征, 为研究这些特征的极向与演化提供了重要证据<sup>[15-17]</sup>。尽管如此, 由于硬骨鱼纲的早期种类大多保存不全, 不少属种尚未开展深入的比较解剖学研究, 所以硬骨鱼类的起源与早期演化仍疑点重重。

之前的研究报告仅对梦幻鬼鱼的重要特征组合进行了简要描述, 系统发育分析显示鬼鱼、斑鳞鱼和无孔鱼共同构成一个尚未命名的单系类群——鬼鱼支系<sup>[1]</sup>。本文将根据一些新修理的分散保存的标本(包括一些之前报导过的标本)对鬼鱼的脑颅形态进行详细描述, 并首次在鬼鱼支系中恢复了颅顶的膜质骨

型式. 本文记述的所有标本均来自云南省曲靖市志留纪罗德洛世晚期关底组的泥质灰岩中<sup>[1]</sup>. 根据鬼鱼提供的新信息, 我们还将讨论眶前骨和泪骨在辐鳍鱼类和肉鳍鱼类中的同源关系. 本文采用Westoll<sup>[18]</sup>的术语系统, 仅是为了和目前大多数文章中的用法一致.

## 1 脑颅外骨骼

### 1.1 颅顶甲的基本特征

在正型标本(IVPP V15541)上, 颅顶甲保存完整, 顶甲和后顶甲被颅间关节分开, 总长约 4.5 cm(图 1(a)). 由于受到上下挤压, 而且吻端向下弯曲, 正型标本上的顶甲比零散标本(图 2 和 3)显短宽. 零散标本中, 顶甲长 1.9~2.0 cm. 正型标本上顶甲和后顶甲长度比约为 1.0, 该比值较斑鳞鱼的(1.6~1.7)略小<sup>[19]</sup>. 在爪齿鱼类<sup>[20,21]</sup>和进步的孔鳞鱼类(例如雕鳞鱼

(*Glyptolepis*)和全褶鱼(*Holoptychius*)<sup>[22]</sup>中, 脑颅后部增长, 导致顶甲和后顶甲长度比均小于 1.0. 而在其他早期肉鳍鱼类(如斑鳞鱼)中, 顶甲均比后顶甲长. 较鬼鱼更原始的弥曼鱼(*Meemannia*)<sup>[23]</sup>和早期辐鳍鱼类<sup>[24]</sup>同样具有相对较长的脑颅前部. 因此, 我们认为鬼鱼接近等长的顶甲和后顶甲可能是一种较进步的状态.

顶甲长宽大致相同, 并在眶后突(postorbital corner)处达到最宽. 后顶甲向后变宽, 在上颞骨(supratemporal)和板骨(tabular)骨缝处达到最宽, 向后又逐渐变窄. 后顶甲后缘近于平直, 中间略向后突出.

鬼鱼颅顶骨片数目较少, 这可能是原始肉鳍鱼类的特征. 膜质骨表面被硬鳞质(ganoine)形成的不规则蠕虫状粗嵴(图 1, 2, 4(a), 4(b)和 5(a))覆盖. 硬鳞质是膜质骨表面的覆盖层, 由单层或多层釉质组成, 是低等辐鳍鱼类的特征<sup>[14,24,26~29]</sup>. 然而, 与硬鳞质相似

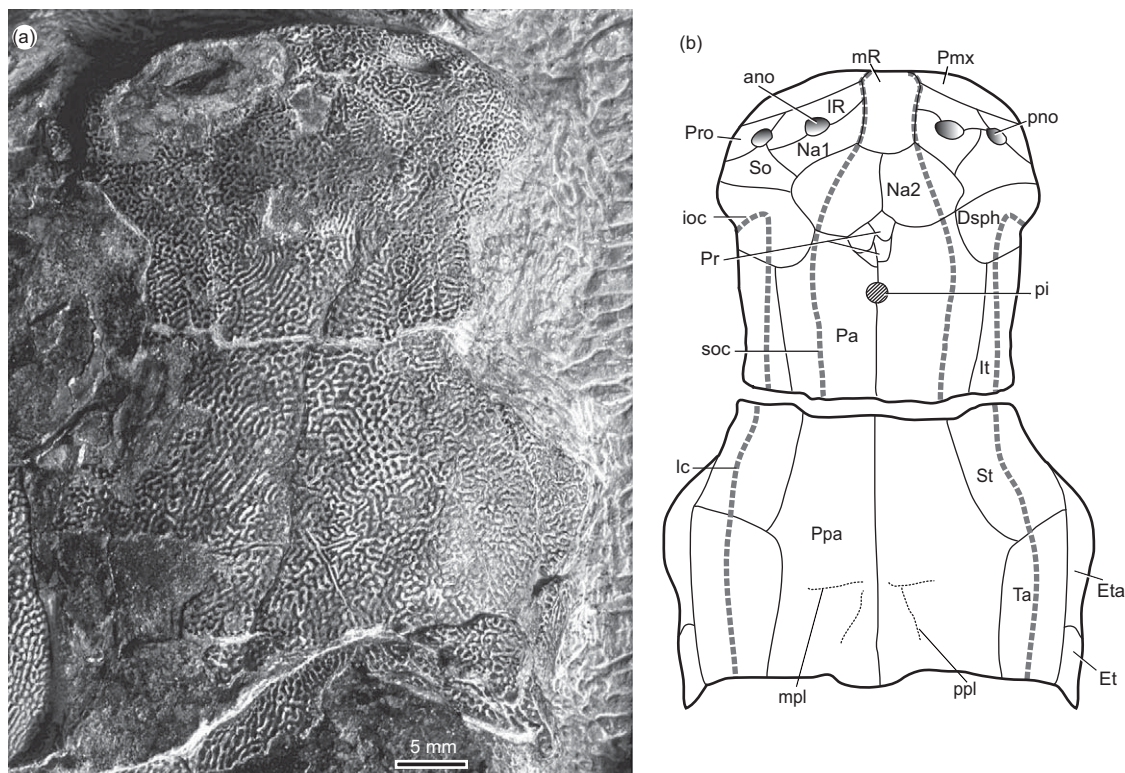


图 1 梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al., 2009)

(a) 头部放大图, 背视, 正型标本 V15541. (b) 根据所有材料得出的颅顶甲复原. ano, 前外鼻孔; Dsph, 膜质蝶耳骨; Et, 外颞骨; Eta, 附外颞骨; It, 间颞骨; ioc, 眶下感觉管; lc, 主侧线管; IR, 侧吻骨; mpl, 中凹线; mR, 中吻骨; Na1, 鼻骨 1; Na2, 鼻骨 2; Pmx, 前上颌骨; Pa, 顶骨; pi, 松果孔; pno, 后外鼻孔; Ppa, 后顶骨; ppl, 后凹线; Pr, 后吻骨; Pro, 眶前骨; So, 眶上骨; soc, 眶上感觉管; St, 上颞骨; Ta, 板骨

的结构在棘鱼类和肉鳍鱼类中也有发现, 说明硬鳞质可能是硬骨鱼类冠群的祖征<sup>[30]</sup>. Schultze<sup>[8]</sup>指出辐鳍鱼类中典型的硬鳞质和肉鳍鱼类整列层中的釉质不同, 前者表面有凸起或小瘤点(microtubercles), 后者表面则显由相邻细胞边界所形成的六边形凹坑. 但这些差异并不截然, 因为一些辐鳍鱼类(如 *Cheirolepis trailli*<sup>[30]</sup>)的硬鳞质也不具备小瘤点结构. 鬼鱼的硬鳞质表面和其他肉鳍鱼类基干类型<sup>[11,13,19,23,31]</sup>的釉质表面是否具有小瘤点结构还有待于进一步观察.

### 1.2 脑颅前部膜质骨

虽然正型标本上看不到骨缝(图 1(a)), 但在零散的顶甲标本(图 2, 3)上可以清楚地观察到骨缝和骨片的骨化中心. 据此我们重建了鬼鱼顶甲的膜质骨型式(图 1(b)).

从前侧看, 上颌齿缘中间明显突出(图 4(a)和 4(b)), 齿缘轮廓介于无孔鱼的近平直形(图 4(c))和斑

鳞鱼的近 M 形(图 4(d))之间. 前上颌骨(Pmx, premaxillary; 图 4(a), 4(b), 6 和 7(a)~(c))在中吻骨(median rostral)下方中线相接, 并将中吻骨排除在上颌边缘之外, 与早期辐鳍鱼类<sup>[24]</sup>、杨氏鱼<sup>[32]</sup>、*Powichthys*<sup>[33,34]</sup>和其他肉鳍鱼类冠群相似. 前上颌骨呈带状, 高度向后侧方递增, 直到侧吻骨(lateral rostral)和眶前骨(preorbital)的骨缝, 向后又逐渐变低, 直到眶前骨之下. 这是和斑鳞鱼的一个重要差异: 在斑鳞鱼中, 前上颌骨高度向后侧方一直递增, 并形成眶前突(pr. Pro, preorbital process; 图 4(d))包围后外鼻孔后缘. 与斑鳞鱼和爪齿鱼相似, 前上颌骨具有两种不同类型的牙齿. 前上颌骨腹缘具一排较大的锥形牙齿, 牙齿大小在不同部位有差异, 整体上比斑鳞鱼和无孔鱼中的更纤细. 前上颌骨后侧部的牙齿(t.Pmx; 图 6(d))根部横截面呈窄的椭圆形, 它们比靠近中线的牙齿更长. 在这排较大牙齿的背侧, 一排小牙镶嵌在前上颌骨表面粗糙纹饰的边缘.

中吻骨(mR, 图 1(b), 3(a)~(e), 4(b)和 5(b))竖琴状,

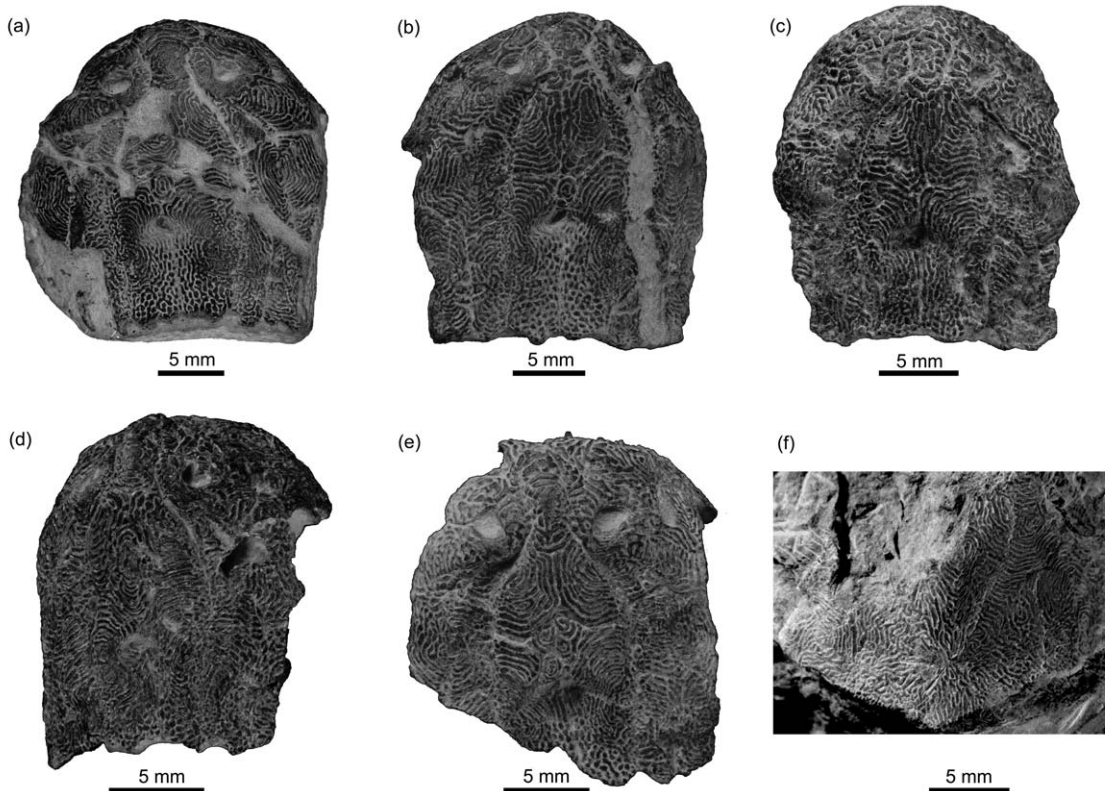


图 2 梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al., 2009)照片

(a)~(e) 脑颅前部背视; (a) V15542.1; (b) V15542.17; (c) V15542.2; (d) V15542.3; (e) V15542.19. (f) 脑颅后部背视, V15542.6

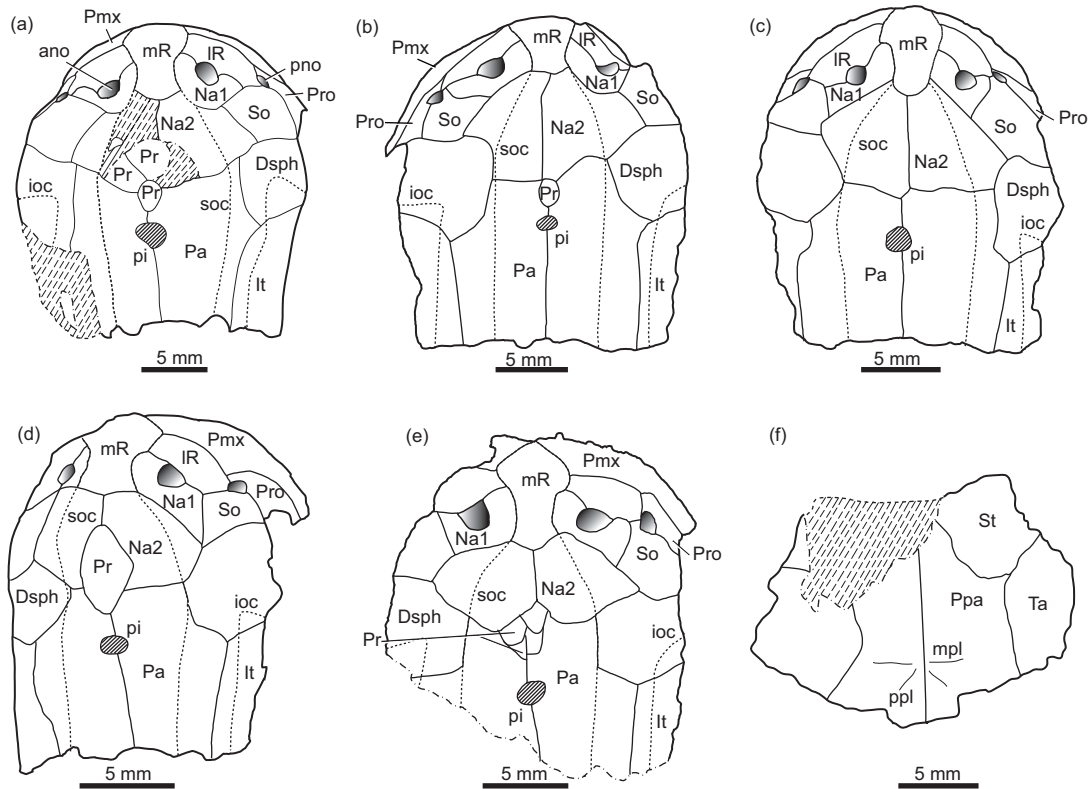


图3 梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al., 2009)线条图

(a)~(e) 脑颅前部背视: (a) V15542.1; (b) V15542.17; (c) V15542.2; (d) V15542.3; (e) V15542.19. (f) 脑颅后部背视, V15542.6. 缩略词见图1

向前插入两前上颌骨之间, 占据约 1/4 的顶甲长度. 与斑鳞鱼<sup>[19]</sup>和无孔鱼<sup>[13]</sup>不同, 中吻骨不具小齿, 不参与构成上颌齿缘. 中吻骨外侧向内凹, 与侧吻骨和鼻骨 1 相接, 后缘拱形.

侧吻骨(IR, 图 1(b), 3(a)~(e), 4(b)和 5(b))与前上颌骨相接, 并从腹侧包围前外鼻孔(ano, anterior nostril; 图 1(b), 3(a)~(e), 4(b)和 5(b)). 与斑鳞鱼和无孔鱼相同, 前外鼻孔较大, 卵圆形, 位于顶甲背侧. 鬼鱼缺失膜质间突(dermintermedial process), 这与爪齿鱼<sup>[20]</sup>、蝶柱鱼(*Styloichthys*)<sup>[35]</sup>、孔鳞鱼类<sup>[22,36]</sup>和辐鳍鱼类<sup>[24]</sup>相似. 膜质间突在四足形动物(Tetrapodomorpha)<sup>[37,38]</sup>和一些原始肉鳍鱼类(例如斑鳞鱼<sup>[19]</sup>、无孔鱼<sup>[13]</sup>、杨氏鱼<sup>[32]</sup>、奇异鱼<sup>[39-41]</sup>和 *Powichthys*<sup>[33,34,42]</sup>)中存在.

两对鼻骨(nasal 1 和 nasal 2)位于前外鼻孔中后侧. 鼻骨 1 与侧吻骨大小相似, 构成前外鼻孔的背缘. 眶上感觉管(soc, supraorbital canal; 图 1(b), 3(a)~(e), 5(b))穿过鼻骨 2, 但骨片上的硬鳞嵴连续. 鼻骨 2 在

中线相接, 与四足动物中鱼石螈(*Ichthyostega*)<sup>[43]</sup>和棘螈(*Acanthostega*)<sup>[44]</sup>的情况一致. 在其他原始肉鳍鱼类中, 鼻骨经常被后吻骨分开, 所以鬼鱼和四足动物的这一相似应为平行进化.

眶上骨(So, supraorbital; 图 1(b), 3(a)~(e), 4(b)和 5(b))位于鼻骨外侧, 形状变化较大, 参与构成后外鼻孔(posterior nostril)的背缘. 后外鼻孔开口向前背侧, 在正型标本上保存不完整(图 1(a)), 但在零散标本上可以从颅顶看到后外鼻孔(pno, 图 1, 2(a)~(e), 3(a)~(e), 4(b)和 5), 位置比其他早期肉鳍鱼类更靠背侧.

在脑颅侧面, 前上颌骨背侧有一三角形骨片, 我们鉴定为眶前骨(Pro, 图 1(b), 3(a)~(e), 4(b)和 5(b)). 眶前骨背侧与侧吻骨和眶上骨相接, 并包围后外鼻孔. 眶前骨的同源关系将在后文中讨论.

后吻骨(Pr, postrostral; 图 1(b)和 3(a)~(e))位于鼻骨后侧, 为多边形骨片. 后吻骨的数目和形状在不同标本上有很大变化. 在标本 V15542.1(图 2(a)和 3(a))

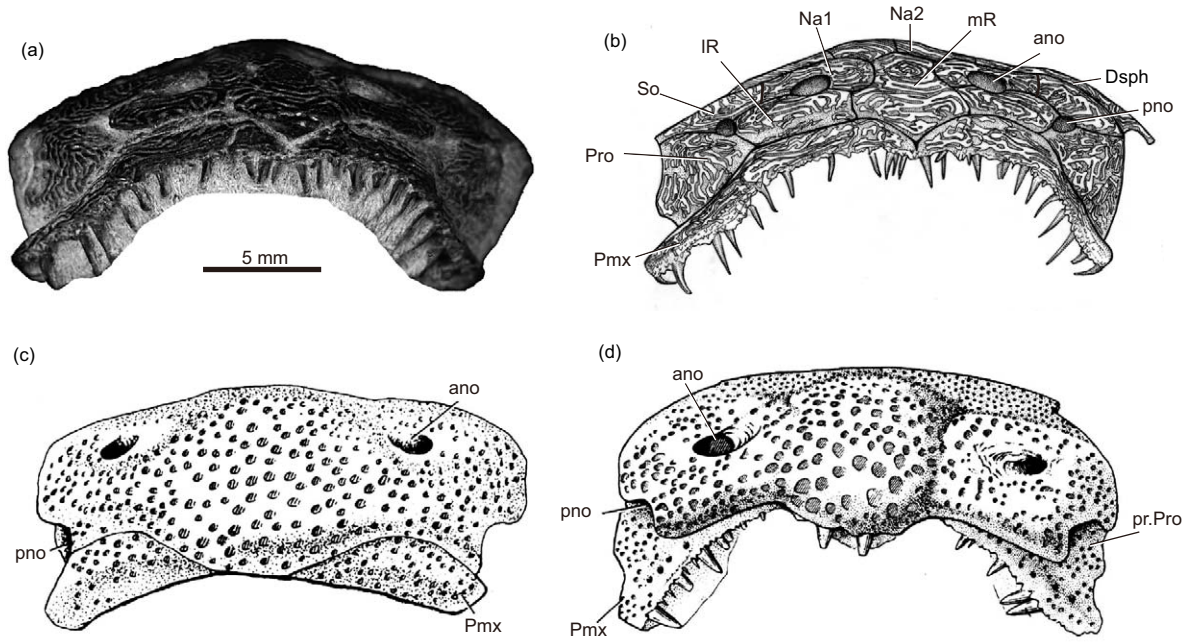


图4 脑颅前部前视

(a), (b) 梦幻鬼鱼, 照片(a)和素描(b), V15542.1; (c) 无孔鱼, 见文献[25]; (d) 斑鳞鱼, 见文献[19]. pr. Pro, 前上颌骨眶前突. 其他缩略词见图1

上, 至少存在三个后吻骨; 在标本 V15542.17(图 2(b) 和 3(b))上, 只有一个小的后吻骨; 在标本 V15542.2(图 2(c)和 3(c))上, 后吻骨缺失; 在标本 V15542.3(图 2(d)和 3(d))上, 一个较大的后吻骨插入鼻骨 2 之间, 其前缘大约与眶孔(om, orbital margin; 图 6)中线位于同一水平; 在标本 V15542.19(图 2(e) 和 3(e))上, 四个小的后吻骨镶嵌在鼻骨 2 之后.

顶骨(Pa, parietal; 图 1(b), 3(a)~(e)和 5(b))较大, 位于后吻骨和鼻骨之后. 顶骨前缘到达眶后突(ptoc, 图 6(c)). 松果孔(pi, pineal foramen; 图 1(b)和 3(a)~(e))较小, 圆形, 位于眶孔之后, 并被顶骨完全包围.

顶骨外侧与膜质蝶耳骨(Dsph, dermosphenotic; 图 1(b), 3(a)~(e), 4(b)和 5(b))和间颞骨(It, intertemporal; 图 1(b), 3(a)~(e)和 5(b))相接. 膜质蝶耳骨较大, 构成眶孔背缘. 间颞骨细长, 前缘变窄与膜质蝶耳骨相接.

顶甲上感觉管系统保存非常完好. 眶上感觉管整体轮廓呈保龄球瓶状. 眶上管前部靠近中线, 与中吻骨侧缘骨缝重合. 与斑鳞鱼、无孔鱼和其他肉鳍鱼类相似, 眶上管位于两个前外鼻孔之间. 在辐鳍鱼类中, 眶上管通常在前方外展并从前、后外鼻孔之间贯

穿. 眶下感觉管(ioc, infraorbital canal; 图 1(b)和 3(a)~(e))可能和眶上管在吻部沿骨缝相连, 与杨氏鱼相似. 但是这种判断需要 CT 扫描数据的支持. 眶上管在中吻骨后缘向两侧分离并穿过鼻骨 2 和顶骨, 在顶甲后缘处结束. 与蝶柱鱼和杨氏鱼不同, 眶上管不呈竖琴状. 眶下管和主侧线管(lc, main lateral-line canal; 图 1(b)和 5(b))在膜质蝶耳骨的骨化中心处相连. 顶甲上未见凹线.

### 1.3 脑颅后部膜质骨

后顶甲的零散标本上(V15542.4~6, 21)可见三对骨片(图 1, 2(f)和 3(f)): 后顶骨、上颞骨和板骨. 后顶骨(Ppa, postparietal; 图 1, 2(f)和 3(f))细长, 后缘较前缘略宽, 外侧在上颞骨和板骨连接处向外突. 与弥曼鱼<sup>[23]</sup>、*Dialipina*<sup>[14]</sup>和舌鳞鱼<sup>[12, 45]</sup>相似, 后顶骨近中线处可见一对中凹线(mpl, middle pit-line; 图 1, 2(f)和 3(f))和一对后凹线(ppl, posterior pit-line; 图 1, 2(f)和 3(f)). 中、后凹线位置都较靠后, 这与斑鳞鱼、杨氏鱼、*Powichthys*和奇异鱼<sup>[39]</sup>相似, 而与孔鳞鱼类<sup>[22]</sup>和爪齿鱼类<sup>[20, 21]</sup>不同. 后顶骨上未见眶上感觉管和前凹线(anterior pit-line). 在辐鳍鱼类中, 后顶骨上可

见前凹线<sup>[24]</sup>.

后顶骨外侧为附着主侧线管的上颞骨(St; 图 1, 2(f)和 3(f))和板骨(Ta; 图 1, 2(f)和 3(f))包围. 板骨上没有凹线, 这和斑鳞鱼<sup>[19]</sup>和无孔鱼<sup>[13]</sup>一致, 与杨氏鱼<sup>[32]</sup>、*Powichthys*<sup>[33,34]</sup>和孔鳞鱼类<sup>[22]</sup>不同.

在正型标本上, 板骨和侧外肩胛骨的外侧有一小骨片, 我们鉴定为外颞骨(Et, extratemporal; 图 1). 外颞骨同样存在于肯氏鱼(*Kenichthys*)<sup>[46,47]</sup>、*Powichthys*<sup>[33,34]</sup>、杨氏鱼<sup>[32]</sup>、爪齿鱼<sup>[20]</sup>、根齿鱼类<sup>[48-50]</sup>和一些骨鳞鱼类中, 应为肉鳍鱼类的一个原始特征. 空棘鱼类和一些进步的骨鳞鱼类中缺失外颞骨应为进步特征<sup>[51]</sup>. 与爪齿鱼和根齿鱼类不同, 外颞骨没有和上颞骨接触. 一窄长新月形骨片位于外颞骨前侧, 上颞骨和板骨外侧, 命名为附外颞骨(Eta, accessory extratemporal; 图 1). 外颞骨和附外颞骨在零散标本上缺失, 可能是由于它们与上颞骨和板骨连接不紧密.

喷水缺(spiracular notch)位于附外颞骨之前, 上颞骨外侧, 指示了喷水孔的位置较杨氏鱼<sup>[32]</sup>、爪齿鱼<sup>[20]</sup>和根齿鱼类<sup>[48-50]</sup>靠前.

#### 1.4 口腔上腭面的膜质骨

上腭面膜质骨(图 5 和 6)包括副蝶骨(Psp, parasphenoid; 图 6 和 7(a)~(c))和前吻骨(pre.R, prerostral; 图 6 和 7(a)~(c)). 与斑鳞鱼和爪齿鱼一致, 鬼鱼的副蝶骨很小, 呈卵圆或者菱形. 相比之下, 无孔鱼的副蝶骨较大且呈水滴状<sup>[13]</sup>. 副蝶骨位于鼻间脊(ri.in, internasal ridge; 图 6 和 7(a)~(c))之后且被垂体管(c.hyp, hypophysial canal; 图 6 和 7(a)~(c))洞穿. 垂体孔比斑鳞鱼和无孔鱼的大. 在标本V15542.19(图 7(c))上, 副蝶骨沿垂体管破裂, 可以清楚看到垂体管在基蝶骨内的走向. 副蝶骨表面在垂孔之后有小齿覆盖, 而在爪齿鱼中, 小齿覆盖的区域位于垂体孔之前. 鬼鱼的垂孔位于脑颅筛关节(art.e, ethmoid articulation; 图 6, 7(a)和 7(b))之前. 这与斑鳞鱼和无孔鱼接近, 在后两者中, 垂体孔与筛关节大致处于同一水平线上. 而在其他肉鳍鱼类中(例如爪齿鱼、杨氏鱼和孔鳞鱼类), 垂体孔位于筛关节之后. 垂体孔相对位置的不同可能揭示了肉鳍鱼类脑腔结构的差异.

鼻间窝(in.cav, internasal cavity; 图 6 和 7(a)~(c))

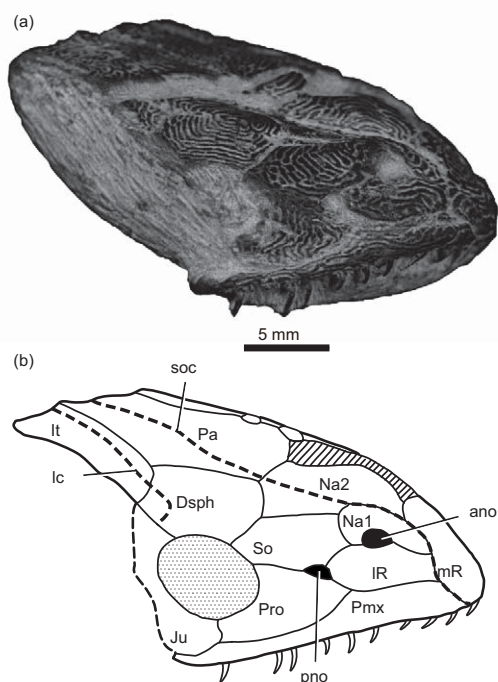


图 5 梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al., 2009)

脑颅前部侧视, V15542.1, 照片(a)和素描(b). Ju, 颞骨. 其他缩略词见图 1

位于副蝶骨的前侧方, 前上颌骨的后方, 并被一个方形平台包围. 平台表面很不平整, 由大小不等、形状不同的隆起及其间的凹沟构成, 可能是犁骨附着区(ar.Vo, vomeral area; 图 6 和 7(a)~(c)). Chang和Smith<sup>[52]</sup>认为犁骨附着区有不规则沟脊是杨氏鱼、*Powichthys*和奇异鱼的共有特征. 在斑鳞鱼和无孔鱼中, 这个区域并没有沟脊.

值得注意的是, 在标本腹面有一个具齿的骨片附着在中筛区(median ethmoid)前部. 这个骨片与前上颌骨相接, 并且参与形成上颌齿缘. 该骨片在硬骨鱼类中从未有过报道, 但在形态位置上可以与盾皮鱼类的前吻片(prerostral plate)对应. 前吻片的存在可能是硬骨鱼类和盾皮鱼类的一个共有特征, 并在辐鳍鱼类和其他肉鳍鱼类中分别丢失.

## 2 内颅

### 2.1 基本特征

鬼鱼的内颅包括筛蝶区和耳枕区. 与斑鳞鱼和无孔鱼相比, 鬼鱼的内颅骨化不完全, 导致很难描述

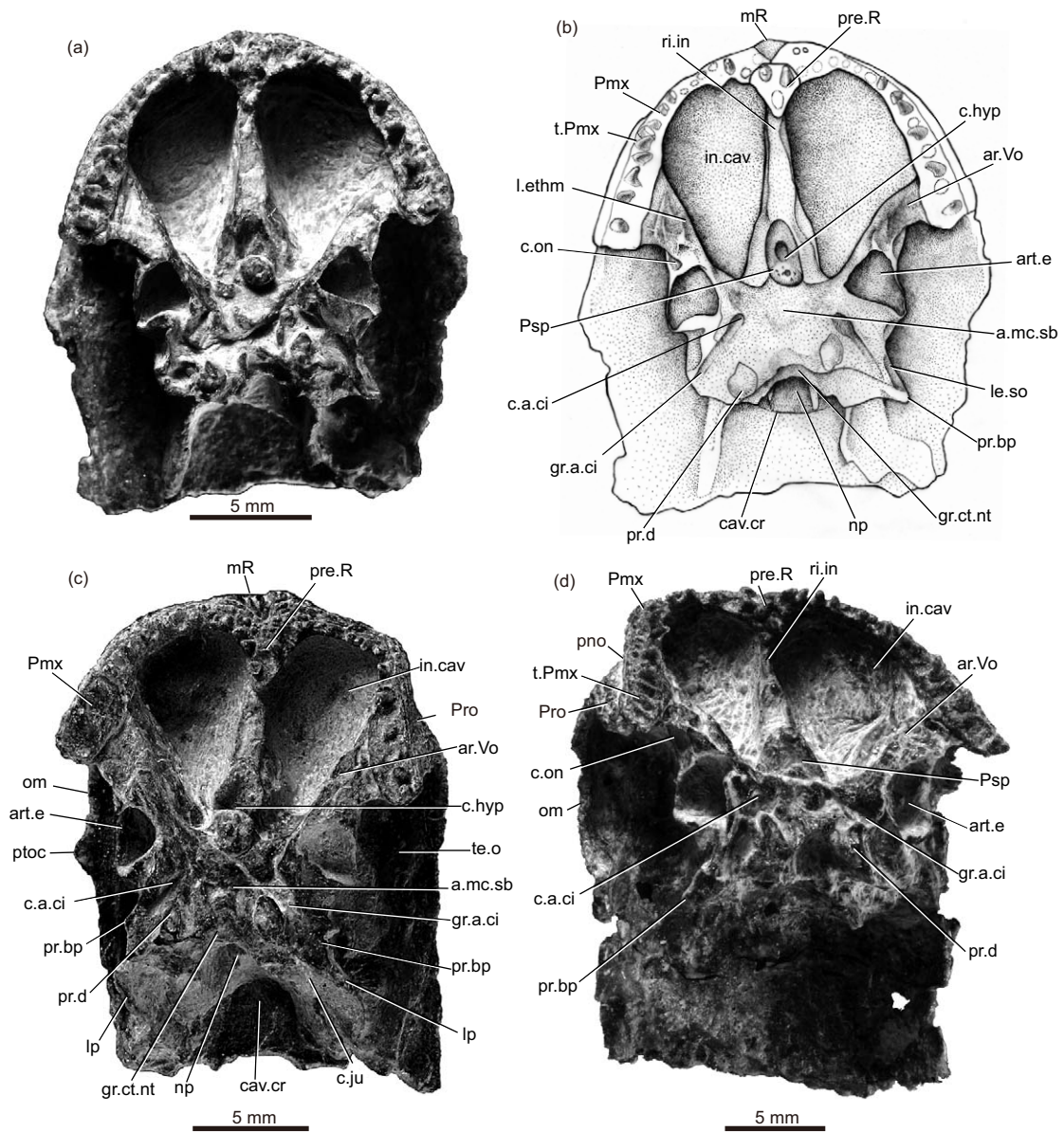


图6 梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al., 2009)

脑颅前部腹视。(a), (b) V15542.2, 照片(a)和素描(b); (c) V15542.3, 照片; (d) V15542.18, 照片。a.mc.sb, 颅下肌附着区; ar.Vo, 犁骨附着区; art.e, 脑颅筛关节; c.a.ci, 内颈动脉管; c.on, 眼眶管; c.hyp, 垂体管; c.ju, 颈静脉管; cav.cr, 脑腔; in.cav, 鼻间窝; gr.a.ci, 内颈动脉通道; gr.ct.nt, 环脊索结缔组织附着区; l.ethm, 侧筛区; le.so, 眶下脊; lp, 眶后柱; np, 脊索凹; om, 眶孔; pr.bp, 基蝶突; pr.d, 下降突; pre.R, 前吻骨; Psp, 副蝶骨; Ptoc, 眶后突; ri.in, 鼻间脊; t.Pmx, 前上颌骨牙齿; te.o, 眶顶盖。其他缩略词见图1

筛蝶区侧面和耳枕区的解剖学结构。鬼鱼的筛蝶区与斑鳞鱼<sup>[19]</sup>、无孔鱼<sup>[13]</sup>和爪齿鱼<sup>[20,53]</sup>相似。它们都具有大的梨形的鼻间窝、位于小三角形副蝶骨前的窄长的鼻间脊、位于鼻后壁(postnasal wall)上相同位置的筛关节和大的颅下肌(basicranial muscle)附着区。

## 2.2 脑颅前部(筛蝶区)腹面

5件标本(V15542.2, 3, 17~19)保存了筛蝶区的内颅构造。与斑鳞鱼、无孔鱼和爪齿鱼相似, 鬼鱼具有梨形的鼻间窝。鼻间窝较深, 前方和前侧方由前上颌骨包围, 后侧方由犁骨附着区包围。两个鼻间窝从前

到后被前鼻骨、窄长的鼻间脊和副蝶骨分隔。鼻间窝后侧终止于副蝶骨后缘。

鼻间脊占据了中筛区的大部。筛区相对于眶蝶区较长。鼻间脊前部由前吻骨覆盖, 后部逐渐变宽, 延伸至副蝶骨背侧。

侧筛区(l.ethm, lateral ethmoid; 图 6(b)和 7(a))构

成了鼻间窝的背侧壁以及鼻囊的内侧和腹侧壁。与除爪齿鱼类外的其他肉鳍类相似, 侧筛区参与构成了犁骨的支撑。爪齿鱼类缺失犁骨<sup>[20]</sup>。侧筛区的后腹侧与鼻后壁汇合。鼻后壁(w.pn, 图 8)沿前侧方向中后方延伸。鬼鱼内颅固化程度较差, 无法确定三叉神经深支(profundus canal)的开口。犁骨附着区后侧可

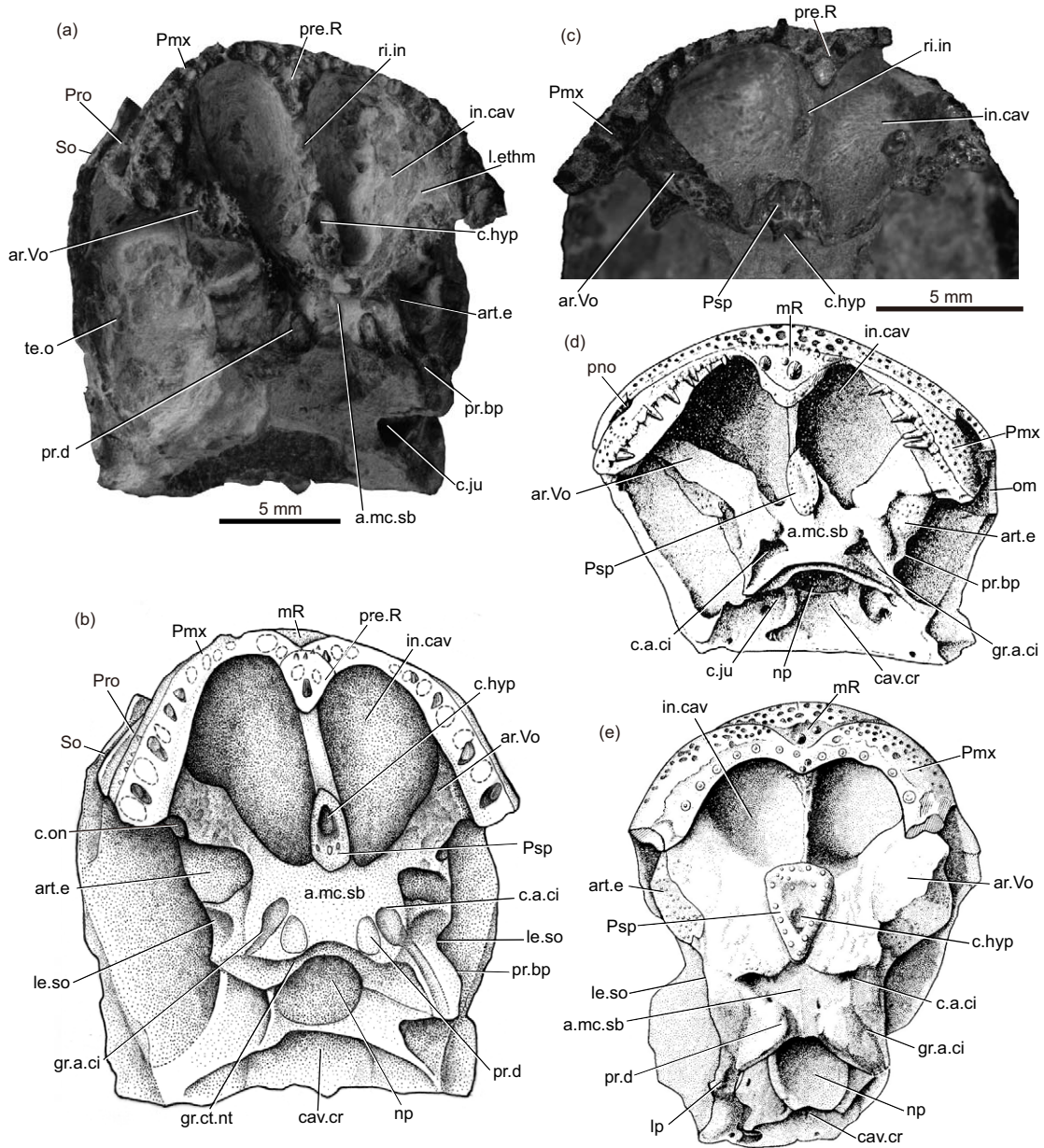


图 7 脑颅前部腹视

(a), (b) 鬼鱼, V15542.17, 照片(a)和素描(b); (c) 鬼鱼, V15542.19, 照片; (d) 斑鳞鱼, 素描, 见文献[19]; (e) 无孔鱼, 素描, 见文献[13]. 缩略词见图 1 和 6



见一侧方朝向的开孔, 可能是眼眶管(c.on, orbito-nasal canal; 图 6, 7(a)和 7(b))的开口. 与杨氏鱼<sup>[32,54]</sup>和孔鳞鱼类<sup>[36]</sup>相似, 眼眶管靠近鼻囊内侧. 在真掌鳍鱼(*Eusthenopteron*)<sup>[54,55]</sup>中, 眼眶管位于鼻囊外侧.

标本 V15542.17 中, 眶孔腹侧边缘有一个厚脊(图 7(a)和 7(b)), 与背侧的膜质蝶耳骨和间颞骨愈合, 可能是由发育的眶顶盖(te.o, orbital tectum; 图 7(a))形成. 眶顶盖还在斑鳞鱼、杨氏鱼、*Powichthys*、肺鱼类和孔鳞鱼类中<sup>[19, 52]</sup>发育.

脑颅的筛关节为两个后腹方开口的大窝, 与眶孔处于同一水平线上. 关节面呈椭圆或梨状, 长轴前中-后外向延伸. 与爪齿鱼相似, 筛关节跨越了侧筛区和眶蝶区的骨化中心. 鬼鱼的筛关节相对于爪齿鱼更靠中线.

眶下脊(le.so, suborbital ledge; 图 6, 7(a)和 7(b))位于筛关节后侧, 向后侧方延伸至基蝶突(pr.bp, basipterygoid process; 图 6, 7(a)和 7(b)). 与斑鳞鱼和无孔鱼相似, 鬼鱼的基蝶突为一对朝向外侧方的小突起, 说明它们的内颅与腭骨基突(basal process of the pars palatoquadrata)连接较弱. 基蝶突在杨氏鱼、*Powichthys*、孔鳞鱼类和奇异鱼<sup>[52]</sup>中较为宽大. 在标本 V15542.3 中, 眶后柱(lp, postorbital pillar; 图 6(c))连接了基蝶突和眶间壁(interorbital wall), 这与斑鳞鱼、无孔鱼和蝶柱鱼<sup>[35]</sup>相似.

基蝶突的中前方有一对圆柱状突起(pr.d, descending process; 图 6, 7(a)和 7(b)), 可以与无孔鱼、杨氏鱼和*Powichthys*<sup>[34]</sup>中的下降突对比.

下降突前侧方有一对朝向后侧方的开口, 为内颈动脉管(c.a.ci, canal for the internal carotid artery; 图 6, 7(a)和 7(b))开口. 开口后方有内颈动脉的通道(gr.a.ci, groove for the internal carotid artery; 图 6, 7(a)和 7(b)), 该通道在斑鳞鱼和无孔鱼中同样存在.

基蝶区的腹部有一个大的粗糙区域, 可能是颅下肌的附着区(a.mc.sb, attachment area for the basiscranial muscle; 图 6, 7(a)和 7(b)). 这个区域被副蝶骨、内颈动脉通道和下降突包围. 相似的附着区见于斑鳞鱼、无孔鱼和爪齿鱼中, 指示了它们颅间关节强大的运动功能<sup>[21]</sup>.

标本 V15542.17 上, 脊索凹侧壁的外侧有一个开口, 可能为颈静脉管(c.ju, jugal canal; 图 7(a))开口. 在标本 V15542.3(图 6(c))中, 眶后柱横跨颈静脉管.

### 2.3 脑颅前部(筛蝶区)后面

筛蝶区后面在标本 V15542.2, V15542.3 和 V15542.17 中清晰可见. 与斑鳞鱼相似, 脊索凹(np, notochord pit; 图 8)腹侧有一凹陷(gr.ct.nt, groove for insection of connective tissue sheath surrounding notochord, 图 6~8), 可能用于附着环绕脊索的结缔组织<sup>[19,22]</sup>.

脊索凹背侧与脑腔被一水平隔膜(shh, 图 8)分隔. 脑腔腹部窄, 背部宽.

## 3 讨论

### 3.1 硬骨鱼类一些头部膜质骨的同源关系

硬骨鱼类中头部膜质骨的同源关系一直是早期脊椎动物学家讨论的热点(如文献[18, 56~62]). Westoll<sup>[18]</sup>将四足动物中的命名系统应用到鱼类; Jarvik<sup>[43,61,63]</sup>则建立了基于内颅神经系统相对位置的术语系统; Jollie<sup>[59]</sup>支持Westoll的观点并尝试对硬骨鱼类主要类群建立一套通用的术语系统. 最近, Schultze<sup>[62]</sup>讨论了辐鳍鱼类中头部膜质骨的名称和同源关系, 对Jarvik的理论提出了质疑. 然而, 这些讨论大多只涉及颅顶甲中线和侧线感觉管附近的骨片,

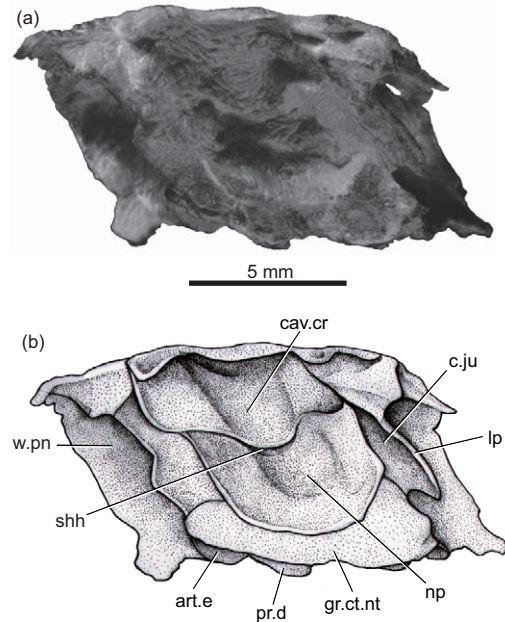


图 8 梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros* Zhu et al. 2009)

脑颅前部后视, V15542.3, 照片(a)和素描(b). shh, 脊索凹和脑腔之间的水平间隔; w.pn, 鼻后壁. 其他缩略词见图 1 和 6

没有学者怀疑泪骨在辐鳍鱼类和肉鳍鱼类中的同源性。比如, *Schultze*<sup>[62]</sup>指出, 辐鳍鱼类中的眶下骨 1 和肉鳍鱼类中的泪骨同源。基于这种同源关系, 他为斑鳞鱼重建了一块泪骨, 但是这缺乏化石证据的支持。根据鬼鱼新资料, 这种观点将被修正。

鬼鱼后外鼻孔的后缘为一个小三角形骨片包围, 这块骨片可以与辐鳍鱼类中的眶前骨(*preorbital* 或 *antorbital*)对比<sup>[14,28,63]</sup>(图 9)。眶前骨在辐鳍鱼类中位于前上颌骨的背侧, 并从后方包围后外鼻孔。在爪齿鱼<sup>[20]</sup>中, 包围后外鼻孔后缘的骨片被称为“泪骨”。该骨片位于上颌骨和前上颌骨的背侧, 比其他肉鳍鱼类中泪骨的位置靠前。在其他肉鳍鱼类中, 泪骨往往位于前上颌骨之后<sup>[63,65]</sup>。所以, 爪齿鱼中的“泪骨”应与鬼鱼和辐鳍鱼类中的眶前骨更相近, 属于脑颅顶部的骨片而不是颊部骨片。通过与鬼鱼比较, 无孔鱼<sup>[13]</sup>很可能也在后外鼻孔后缘具有一块眶前骨。在斑鳞鱼中, 后外鼻孔为前上颌骨的眶前突(图 4(d))包围, 这个突起可能正是由眶前骨和前上颌骨愈合而成。通过与鬼鱼比较, 我们认为斑鳞鱼的前上颌骨后侧应直接与颧骨接触, 并不存在*Schultze*<sup>[62]</sup>在文中重建的泪骨。眶前骨在一些原始肉鳍鱼类中的存在说明后外鼻孔后侧被眶前骨或前上颌骨眶前突包围应该是辐鳍鱼类的近祖性状而非近裔性状<sup>[66]</sup>。一些辐鳍鱼类中的眶前骨丢失或与前上颌骨愈合应为与斑鳞鱼的平行进化。

空棘鱼类中, “泪-颧骨”(“*lachrymojugal*”)包围眶孔的后腹侧边缘, 这块骨片一般认为是由泪骨与颧骨愈合而成<sup>[64]</sup>。通过对鬼鱼和爪齿鱼的研究比较, 空棘鱼类中的“泪-颧骨”解释为颧骨(泪骨缺失), 可能更符合简约性的原则。泪骨在鬼鱼、爪齿鱼类和空棘鱼类中的缺失可能代表了肉鳍鱼类的一个原始特征, 而扇鳍类(肺鱼形动物和四足形动物)中的泪骨应为进化上的新生构造。所以, 辐鳍鱼类和肉鳍鱼类中的泪骨并非同源构造。

### 3.2 鬼鱼中与颅间关节相关的内颅特征

颅间关节将肉鳍鱼类的脑颅分为前后两部分, 对于其功能的解释始终存在很多分歧。与颅间关节有关的特征有颅下肌、内收肌(*adductor muscle*)和下降突等。Lu和Zhu<sup>[21]</sup>最近讨论了颅下肌在箴门齿鱼(*Qingmenodus*)和空棘鱼类中的发育情况, 认为它们都具有加长的颅下肌, 说明可能具有强壮的颅间关

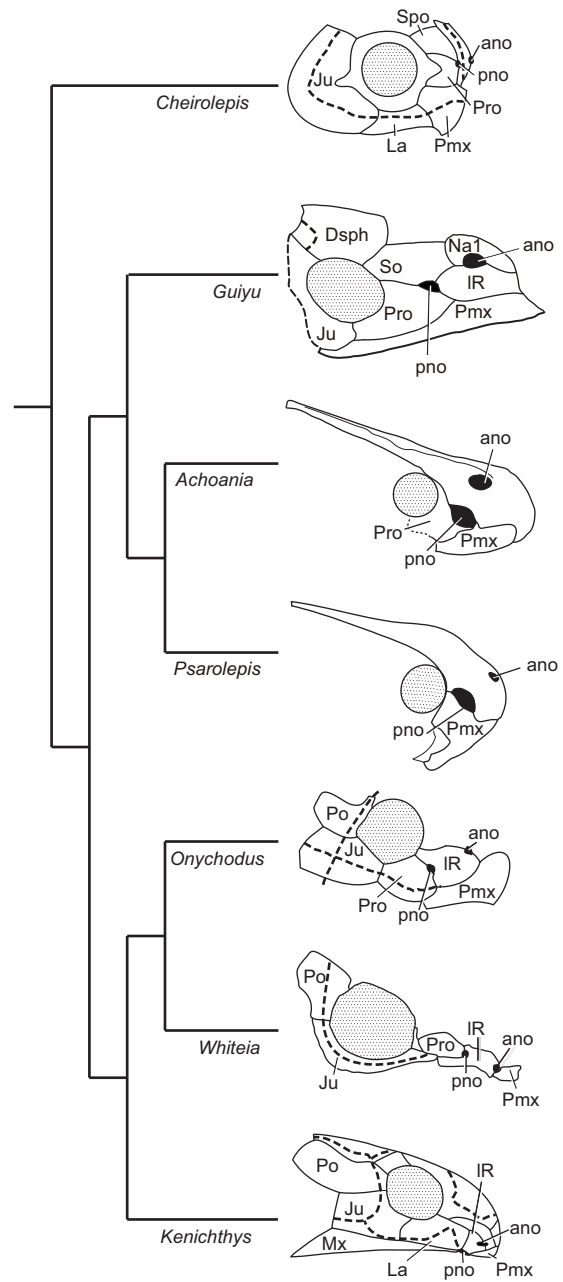


图 9 硬骨鱼类一些脑颅膜质骨的比较

辐鳍鱼类和鬼鱼的后外鼻孔后侧皆由眶前骨包围。爪齿鱼所谓“泪骨”应为眶前骨, 空棘鱼类的“泪-颧骨”应仅为颧骨。泪骨在鬼鱼支系、爪齿鱼类和空棘鱼类中缺失, 说明扇鳍鱼类中的泪骨与辐鳍鱼类中的泪骨并非同源构造。*Cheirolepis* 见文献[27]中的图 20; 无孔鱼见文献[13]中的图 1; 斑鳞鱼见文献[13]中的图 2; 爪齿鱼见文献[20]中的图 4; *Whiteia* 见文献[64]中的图 4.15; 肯氏鱼见文献[47]中的图 1. La, 泪骨; Mx, 上颌骨。其他缩略词见图 1, 5 和 6

节。根据鬼鱼较大的颅下肌附着区, 我们认为鬼鱼可能同样具有发育的颅间关节。

鬼鱼基蝶区具有较大而粗糙的颅下肌附着区。在斑鳞鱼、无孔鱼和爪齿鱼中, 颅下肌附着区同样发育。较大面积的附着区指示了这些类群具有强壮的颅间关节<sup>[21]</sup>, 应为肉鳍鱼类的一个原始特征。但是, 鬼鱼的脑颅骨化程度较差导致我们不能确定颅下肌在耳枕区的附着情况。

与颅下肌相关的另一特征是下降突。下降突最早在 *Powichthys*<sup>[34]</sup> 和 杨氏鱼<sup>[32]</sup> 中有报道, 它通过软组织与耳枕区的基颅突(basicranial process)相连, 横跨颅间关节。下降突也存在于无孔鱼和蝶柱鱼<sup>[34]</sup> 中。在斑鳞鱼的描述中, Yu<sup>[19]</sup> 将基蝶区的两个柱状突(knob. m. sc., 图 3)与下降突对比, 并得到了 Friedman<sup>[67]</sup> 的支持。但这两个柱状突与下降突在位置上存在较大差异。在杨氏鱼、*Powichthys*、无孔鱼和蝶柱鱼中, 下降突位于基蝶突的中后方和内颈动脉通道的后方; 而斑鳞鱼中的两个柱状突则在基蝶突的中前方和内颈动脉通道的前方。所以我们认为斑鳞鱼中的两个柱状突与下降突并不相同, 下降突在斑鳞鱼中不存在。发育的下降突可能说明了与耳枕区的紧密关联, 与颅间关节的活动能力有关。

### 3.3 垂体孔与脑颅筛关节的相对位置

在标本 V15542.19 上我们可以清楚看到, 鬼鱼的垂体孔位于脑颅筛关节之前(图 7(c))。该特征与斑鳞鱼和无孔鱼接近, 在这两种基于肉鳍鱼类中, 垂体孔大致和筛关节位于同一水平线上。在辐鳍鱼类和其他肉鳍鱼类(例如爪齿鱼、空棘鱼类、杨氏鱼和 *Powichthys*) 中垂体孔远在脑颅筛关节之后。所以, 垂体孔与筛关节位于同一水平或稍靠前是鬼鱼支系的一个共近裔性状。

### 致谢

本文撰写过程中与张弥曼院士、于小波教授、卢静和 B. Choo 进行讨论, 赵文金、贾连涛、张杰、熊翠华、卢静、瞿清明和朱幼安帮助采集化石, 卢秀芬和熊翠华承担化石的修理工作, 贾连涛协助照相, 插图由黄金玲绘制, 苗德岁和 B. Choo 帮助修改该文的英文文稿, 在此向他们表示感谢。

### 参考文献

- 1 Zhu M, Zhao W J, Jia L T, et al. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature*, 2009, 458: 469—474
- 2 Coates M I. Beyond the age of fishes. *Nature*, 2009, 458: 413—414
- 3 Gross W. Fragliche Actinopterygier-Schuppen aus dem Silur Gotlands. *Lethaia*, 1968, 1: 184—218
- 4 Gross W. *Lophosteus superbus* Pander, ein Teleostome aus dem Silur Oesels. *Lethaia*, 1969, 2: 15—47
- 5 Gross W. *Lophosteus superbus* Pander: Zähne, Zahnknochen und besondere Schuppenformen. *Lethaia*, 1971, 4: 131—152

由于垂体与下丘脑(hypothalamus)相连, 而下丘脑又是间脑的一部分<sup>[68]</sup>, 所以垂体孔的相对位置可能也指示了脑腔在肉鳍鱼类中的变化。筛关节一般位于侧筛区侧部, 而侧筛区则通常构成鼻囊的中壁<sup>[20]</sup>。所以垂体孔位置相对靠前可能指示了端脑(telencephalon)或嗅束(olfactory tract)较短。当然, 这些推论还需要得到CT数据重建的支持。

## 4 结论

首次在鬼鱼支系中恢复了颅顶的膜质骨型式: 顶甲与后顶甲等长; 中吻骨不具齿, 不参与构成上颌齿缘; 鼻骨在中线相接; 后吻骨形状、数目不定; 中、后凹线近中线。

与辐鳍鱼类相似, 鬼鱼的后外鼻孔后侧由眶前骨包围。通过与鬼鱼和辐鳍鱼类的比较, 我们认为爪齿鱼和无孔鱼的后外鼻孔后侧同样由眶前骨而非泪骨包围。眶前骨可能是辐鳍鱼类和肉鳍鱼类的共有特征。

泪骨在鬼鱼支系、爪齿鱼类和空棘鱼类中缺失, 在辐鳍鱼类和肉鳍鱼类中并非同源构造。

鬼鱼的筛蝶区与斑鳞鱼<sup>[19]</sup>、无孔鱼<sup>[13]</sup> 和爪齿鱼<sup>[20,53]</sup> 相似。它们都具有大的梨形的鼻间窝、位于小三角形副蝶骨前的窄长的鼻间脊、位于鼻后壁上相同位置的筛关节和大的颅下肌附着区。与盾皮鱼类相似, 鬼鱼口腔顶面前端具有前吻片。与杨氏鱼和奇异鱼一致, 鬼鱼的犁骨附着区有不规则的沟脊。

垂体孔位于脑颅筛关节稍前处或位于同一水平是鬼鱼支系的共近裔性状。在辐鳍鱼类和其他肉鳍鱼类中, 垂体孔远在脑颅筛关节之后。

- 6 Janvier P. On the oldest known teleostome fish *Andreolepis hedei* Gross (Ludlow of Gotland), and the systematic position of the lophosteids. *Eesti NSV Teaduste Akad Toimetised Geol*, 1978, 27: 88—95
- 7 Otto M. Zur systematischen Stellung der Lophosteiden (Obersilur, Pisces inc. sedis). *Paläontol Z*, 1991, 65: 345—350
- 8 Schultze H P. Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläontol Z*, 1977, 51: 152—168
- 9 Schultze H P, Märss T. Revisiting *Lophosteus* Pander 1856, a primitive osteichthyan. In: *The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology*. Acta Universitat Latvien, 2004, 679: 57—78
- 10 Botella H, Blom H, Dorka M, et al. Jaws and teeth of the earliest bony fishes. *Nature*, 2007, 448: 583—586
- 11 Zhu M, Yu X B, Janvier P. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature*, 1999, 397: 607—610
- 12 Basden A M, Young G C, Coates M I, et al. The most primitive osteichthyan braincase? *Nature*, 2000, 403: 185—188
- 13 Zhu M, Yu X B, Ahlberg P E. A primitive sarcopterygian fish with an eyestalk. *Nature*, 2001, 410: 81—84
- 14 Schultze H P, Cumbaa S L. *Dialipina* and the characters of basal actinopterygians. In: Ahlberg P E, ed. *Major Events in Early Vertebrate Evolution: Palaeontology, Phylogeny and Development*. London: Taylor & Francis, 2001. 315—332
- 15 Ahlberg P E. Something fishy in the family tree. *Nature*, 1999, 397: 564—565
- 16 Chang M M. Fossil fish up for election. *Nature*, 2000, 403: 152—153
- 17 Brazeau M D. The braincase and jaws of a Devonian ‘acanthodian’ and modern gnathostome origins. *Nature*, 2009, 457: 305—308
- 18 Westoll T S. The origin of the tetrapods. *Biol Rev*, 1943, 18: 78—98
- 19 Yu X B. A new porolepiform-like fish, *Psarolepis romeri*, gen. et sp. nov. (Sarcopterygii, Osteichthyes) from the Lower Devonian of Yunnan, China. *J Vertebr Paleontol*, 1998, 18: 261—274
- 20 Andrews S M, Long J A, Ahlberg P E, et al. The structure of the sarcopterygian *Onychodus jandemarrai* n. sp. from Gogo, Western Australia: With a functional interpretation of the skeleton. *Trans R Soc Edinb*, 2006, 96: 197—307
- 21 Lu J, Zhu M. An onychodont fish (Osteichthyes, Sarcopterygii) from the Early Devonian of China, and the evolution of the Onychodontiformes. *Proc R Soc B*, 2010, 277: 293—299
- 22 Jarvik E. Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp., and a discussion on the structure of the head in the Porolepiformes. *Meddelelser om Grønland*, 1972, 187: 1—307
- 23 Zhu M, Yu X B, Wang W, et al. A primitive fish provides key characters bearing on deep osteichthyan phylogeny. *Nature*, 2006, 441: 77—80
- 24 Gardiner B G. The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bull Br Mus Nat Hist*, 1984, 37: 173—428
- 25 Zhu M, Yu X B. Lower jaw character transitions among major sarcopterygian groups—A survey based on new materials from Yunnan, China. In: Arratia G, Wilson M V H, Cloutier R, eds. *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. 271—286
- 26 Long J A. New palaeoniscoid fishes from the Late Devonian and Early Carboniferous of Victoria. *Mem Assoc Australas Palaeontol*, 1988, 7: 1—64
- 27 Friedman M, Blom H. A new actinopterygian from the Famennian of East Greenland and the interrelationships of Devonian ray-finned fishes. *J Paleontol*, 2006, 80: 1186—1204
- 28 Pearson D M, Westoll T S. The Devonian actinopterygian *Cheirolepis* Agassiz. *Trans R Soc Edinb*, 1979, 70: 337—399
- 29 Schultze H P. Early Devonian actinopterygians (Osteichthyes, Pisces) from Siberia. In: Mark-Kurik E, ed. *Fossil Fishes as Living Animals*. Tallinn: Academy of Sciences of Estonia, 1992. 233—242
- 30 Richter M, Smith M M. A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates. *Zool J Linn Soc*, 1995, 114: 173—212
- 31 Zhu M, Schultze H P. The oldest sarcopterygian fish. *Lethaia*, 1997, 30: 293—304
- 32 Chang M M. The Braincase of *Youngolepis*, A Lower Devonian Crossopterygian from Yunnan, South-western China. Stockholm: University of Stockholm, Department of Geology, 1982
- 33 Jessen H L. A new choanate fish, *Powichthys thorsteinssoni* n. g., n. sp., from the Early Lower Devonian of the Canadian Arctic Archipelago. *Colloques int Cent Natn Rech Scient*, 1975, 218: 213—222
- 34 Jessen H L. Lower Devonian Porolepiformes from the Canadian Arctic with special reference to *Powichthys thorsteinssoni* Jessen. *Palaeontogr A*, 1980, 167: 180—214
- 35 Zhu M, Yu X B. A primitive fish close to the common ancestor of tetrapods and lungfish. *Nature*, 2002, 418: 767—770
- 36 Kulczycki J. *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontol Pol*, 1960, 5: 65—106
- 37 Jarvik E. On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. *Zool Bidrag Från Uppsala*, 1942, 21: 235—675

- 38 Long J A, Barwick R E, Campbell K S W. Osteology and functional morphology of the osteolepiform fish *Gogoniasus andrewsae* Long, 1985, from the Upper Devonian Gogo Formation, Western Australia. *Rec West Aust Mus*, 1997, 53 (Suppl): 1—89
- 39 Chang M M, Yu X B. Structure and phylogenetic significance of *Diabolichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of eastern Yunnan, China. *Proc Linn Soc N S W*, 1984, 107: 171—184
- 40 Chang M M. *Diabolepis* and its bearing on the relationships between porolepiforms and dipnoans. *Bull Mus Nat d'Histoire Naturelle Paris 4e Sér. Sec C*, 1995, 17: 235—268
- 41 Chang M M. Synapomorphies and scenarios—More characters of *Youngolepis* betraying its affinity to the Dipnoi. In: Arratia G, Wilson M V H, Cloutier R, eds. *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. 665—686
- 42 Clément G, Janvier P. *Powichthys spitsbergensis* sp. nov., a new member of the Dipnomorpha (Sarcopterygii, lobe-finned fishes) from the Lower Devonian of Spitsbergen, with remarks on basal dipnomorph anatomy. *Fossils Strat*, 2004, 50: 92—112
- 43 Jarvik E. The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossils Strat*, 1996, 40: 1—213
- 44 Clack J A. *Acanthostega gummari*, a Devonian tetrapod from Greenland: The snout, palate and ventral parts of the braincase. *Meddelelser Grønland Geosci*, 1994, 31: 1—24
- 45 Basden A M, Young G C. A primitive actinopterygian neurocranium from the Early Devonian of southeastern Australia. *J Vertebr Paleontol*, 2001, 21: 754—766
- 46 Chang M M, Zhu M. A new Middle Devonian osteolepidid from Qujing, Yunnan. *Mem Assoc Australas Palaeontol*, 1993, 15: 183—198
- 47 Zhu M, Ahlberg P E. The origin of the internal nostril of tetrapods. *Nature*, 2004, 432: 94—97
- 48 Long J A. A new rhizodontiform fish from the Early Carboniferous of Victoria, Australia, with remarks on the phylogenetic position of the group. *J Vertebr Paleontol*, 1989, 9: 1—17
- 49 Johanson Z, Ahlberg P E. A complete primitive rhizodont from Australia. *Nature*, 1998, 394: 569—573
- 50 Johanson Z, Ahlberg P E. Devonian rhizodontids and tristichopterids (Sarcopterygii; Tetrapodomorpha) from East Gondwana. *Trans R Soc Edinb*, 2001, 92: 43—74
- 51 Andrews S M. Interrelationships of crossopterygians. In: Greenwood P H, Miles R S, Patte C, eds. *Interrelationships of Fishes*. London: The Linnean Society of London, Academic Press, 1973. 137—177
- 52 Chang M M, Smith M M. Is *Youngolepis* a porolepiform? *J Vertebr Paleontol*, 1992, 12: 294—312
- 53 Long J A. On the relationships of *Psarolepis* and the onychodontiform fishes. *J Vertebr Paleontol*, 2001, 21: 815—820
- 54 Chang M M. “Rhipidistians”, dipnoans and tetrapods. In: Schultze H P, Truëb L, eds. *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. New York: Cornell University Press, 1991. 3—28
- 55 Jarvik E. Remarks on the structure of the snout in *Megalichthys* and certain other rhipidistid crossopterygians. *Arkiv för Zool*, 1966, 19: 41—98
- 56 Schultze H P. Patterns of diversity in the skull of jawed fishes. In: Janke J, Hall B K, eds. *The Skull*, Vol. 2. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 189—254
- 57 Parrington F R. The identification of the dermal bones of the head. *J Linn Soc (Zool)*, 1967, 47: 231—239
- 58 Jollie M. Segment theory and the homologizing of cranial bones. *Am Nat*, 1981, 118: 785—802
- 59 Jollie M. *Chordate Morphology*. New York: Reinhold Books, 1962
- 60 Borgen U J. Homologizations of skull roofing bones between tetrapods and osteolepiform fishes. *Palaeontology*, 1983, 26: 735—753
- 61 Jarvik E. The homologies of frontal and parietal bones in fishes and tetrapods. *Colloq Intern Centre Natl Rech Sci*, 1967, 163: 181—213
- 62 Schultze H P. Nomenclature and homologization of cranial bone in actinopterygians. In: Arratia G, Schultze H P, Wilson M V H, eds. *Mesozoic Fishes 4—Homology and Phylogeny*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008
- 63 Jarvik E. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Vol. 1. London: Academic Press, 1980
- 64 Forey P L. *History of the Coelacanth Fishes*. London: Chapman & Hall, 1998
- 65 Janvier P. *Early Vertebrates*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics 33. Oxford: Clarendon Press, 1996
- 66 Cloutier R, Arratia G. Early diversification of actinopterygians. In: Arratia G, Wilson M V H, Cloutier R, eds. *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. 217—270
- 67 Friedman M. *Styloichthys* as the oldest coelacanth: Implications for early osteichthyan interrelationships. *J Syst Palaeontol*, 2007, 5: 289—343
- 68 Romer A S. *The Vertebrate Body*. 4th ed. Philadelphia: W. B. Saunders, 1970