

# 云南东部早泥盆世总鳍鱼类的原始代表

张 弥 曼    于 小 波

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

## 摘 要

本文记述了云南东部早泥盆世总鳍鱼类的原始代表——先驱杨氏鱼(新属新种)。它有两个外鼻孔、脑颅腹面具有被鼻间脊分开的鼻间窝和小的腹侧孔等,和孔鳞鱼类很相似;但在侧吻骨膜质间突、颅顶前部膜质骨表面具有供伸向皮肤感觉器的神经通过的孔群,副蝶骨延伸到筛区之下等方面又和骨鳞鱼类相近。在其特有的特征方面(如眶下感觉管及筛联合感觉管位于前上颌骨后背方的骨缝中,头部内骨骼组织被一些小管形成的网状结构穿过等),它和加拿大北极地区早泥盆世早期的 *Powichthys* 颇为一致。

近廿年来,我所在云南省东部曲靖附近采集了大量总鳍鱼类化石。本文记述的四个标本是1979年采集的总鳍鱼类标本的一部分,其中一个是比较完整的脑颅前部(古脊椎动物与古人类研究所标本编号V6180),两个是不完整的脑颅前部(V6181; V6182),另一个是顶甲(parietal shield, V6183)。文中引用了前一作者于1966年至1967年在瑞典自然历史博物馆所作总鳍鱼类脑颅连续磨片的部分资料(标本编号V6179)。

本文描述的总鳍鱼类标本既具有孔鳞鱼目(Porolepiformes)的特点,又具有骨鳞鱼目(Osteolepiformes)的特点。值得着重指出的是,在它所特有的特征方面,它和加拿大北极地区威尔士王子岛早泥盆世早期海相地层中的 *Powichthys thorsteinssoni*<sup>[1]</sup> 十分相似,是总鳍鱼类的-一个很有意义的原始代表。

我们选取脑颅前部保存比较完整的V6180号标本作为正型标本,建立新属新种——先驱杨氏鱼(*Youngolepis praecursor*),属、种名称献给我国古脊椎动物学的奠基人杨钟健教授。V6181和V6182两个标本也属于这一种。V6183号标本是一个分离的顶甲,无法与正型标本进行直接比较。用作磨片的V6179号标本虽然是一个保存完整的脑颅,但因腹面全部包埋在围岩中,在磨片全部做完之前还不能轻易地确定它的归属。但可以肯定,上述标本都属于同一个较小的分类单元。为对它们所属的类群有一个比较完整的概念,并更好地表明某些特征,我们在文中也采用了后两个标本的资料。

标本的产地是云南省曲靖县西冲,层位是翠峰山组,时代是早泥盆世<sup>[2]</sup>。

本文1980年3月10日收到。

# 一、描 述

## 1. 特征(主要根据正型标本)

吻部宽短,除独立的前上颌骨外,额筛甲 (fronto-ethmoidal shield) 其余部分均被连续的整列层 (cosmine layer) 所覆盖,后部没有独立的膜质蝶耳骨,无松果孔. 前上颌骨中部及眶上感觉管两侧的膜质骨表面有供伸向皮肤感觉器的神经通过的孔群 (group of pores for cutaneous sensory organs). 前后外鼻孔开口于颅顶前侧方或前腹侧方,从颅顶看不到鼻孔. 有较小的侧吻骨膜质间突 (processus dermintermedius of lateral rostral) 及前鼻顶盖骨突 (process of tectal). 眶下感觉管及筛联合感觉管位于前上颌骨及其后背方膜质骨之间的骨缝中. 鼻间窝 (internasal cavity) 较小,位于二鼻囊之间的鼻间壁(internasal wall) 中,左、右鼻间窝被鼻间脊 (internasal ridge) 分开. 锄骨、副蝶骨宽大,占据了筛区底部的绝大部分地区,左、右二锄骨前部不在中线

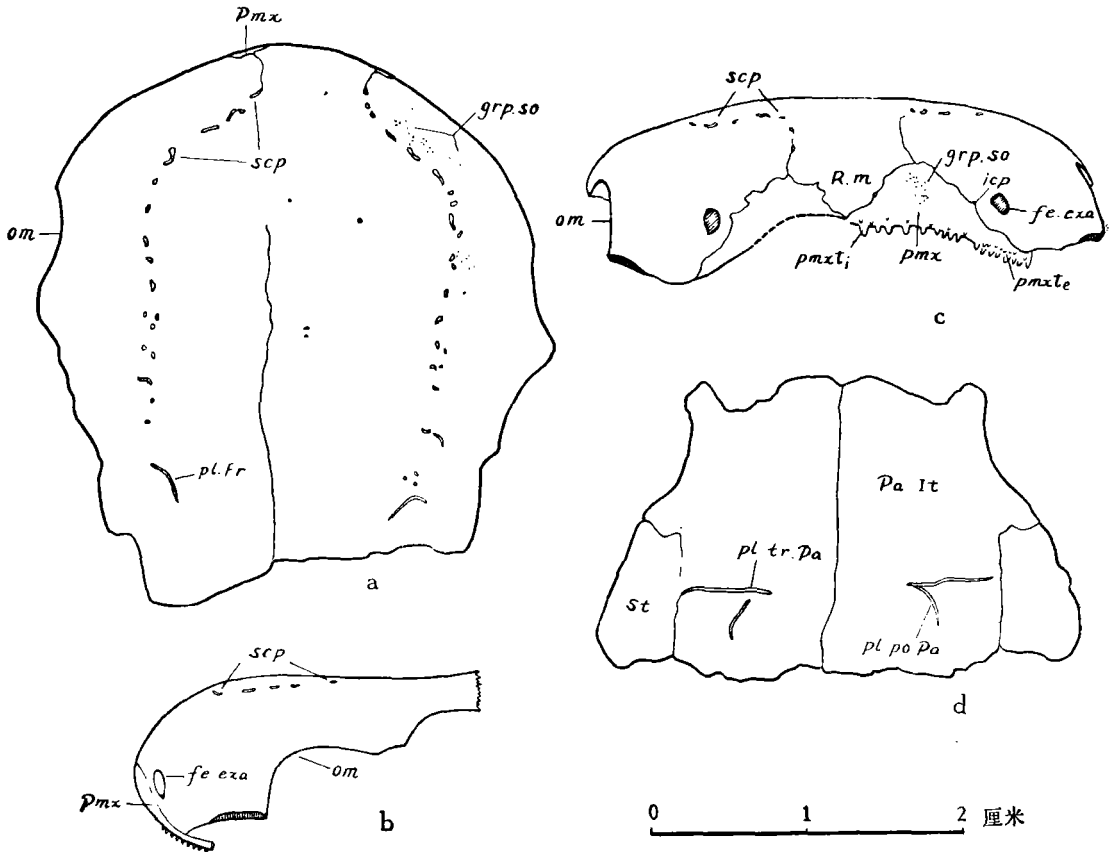


图1 正型标本额筛甲背视(a)、左侧视(b)、前视(c)及V6183号标本顶甲背视(d)草图  
 (Palt, 顶-间颞骨; Pmx, 前上颌骨; R. m, 中吻骨; St, 上颞骨; fe. exa, 前外鼻孔; grp. so, 供伸向皮肤感觉器的神经通过的孔群; icp, 眶下感觉管开口; om, 眶孔缘; pl. Fr, 额骨凹线; pl. po. Pa, 顶骨后斜凹线; pl. tr. Pa, 顶骨横凹线; pmxt, pmxt, 前上颌骨外, 内行齿; scp, 眶上感觉管开口)

相接, 无后突。有小的腹侧孔 (fenestra ventro-lateralis)。鼻后壁 (postnasal wall) 中腹部有轮廓分明的腭方骨顶突关节区 (articular area for processus apicalis), 此区侧方有三叉神经深眼支中支管道开口 (medial profundus canal)。内骨骼组织被一些小管形成的网状结构穿过。

## 2. 脑颅背面

脑颅较宽短(图版 II, 1), 前部背面略隆起, 前方及前侧方向下弯曲, 构成宽钝的吻部。前外鼻孔 (*fe. exa*, 图版 I, 3 和 4; 图版 II, 2—4; 图 1 b, c; 2b) 略呈卵圆形, 开向前侧方或前腹侧方, 从颅顶看不到鼻孔。泪骨复压区之前, 膜质骨边缘有一个小的切迹, 可能是后外鼻孔的前缘。眼孔 (*om*, 图版 I, 1, 3, 4; 图版 II, 1; 图 1 a—c) 位置靠前。

脑颅前部膜质骨如孔鳞鱼 (*Porolepis*) 中那样, 几乎全被一层连续的整列层覆盖, 仅正型标本后部中央有一纵向裂纹, 不能肯定是否为二额骨间的骨缝, 额筛甲后部没有分离的膜质蝶耳骨。但口缘具齿的前上颌骨却是一个独立的骨片, 它和颅顶其余部分之间的骨缝清晰可见 (*Pmx*, 图版 I, 2—4; 图版 II, 2—5; 图 1 a—c; 2a, b)。这一骨缝同时也构成中吻骨 (*R. m.*, 图 1c) 和侧吻骨的前缘。

在 V6179 号标本上, 看不到额筛甲和顶甲之间的骨缝。V6183 号顶甲标本的前缘两侧向前明显突出, 和 *Powichthys* 的顶甲加上“膜质蝶耳骨”的情况很相似。不同的只是, 在 *Powichthys* 中“膜质蝶耳骨”是一块独立的骨片, 而在 V6183 号标本上, 可能相当于上述骨片的成分和顶甲其他部分之间的界线被连续的整列层覆盖, 使它与顶甲其他部分连成一个整体, 因此额筛甲和顶甲之间的界线成为中部较直而两侧向前凸出的一条曲折的线。Jessen 在描述 *Powichthys* 时, 认为它的额筛甲和顶甲之间的骨缝向侧方受到“膜质蝶耳骨”的阻拦, 因此二甲之间

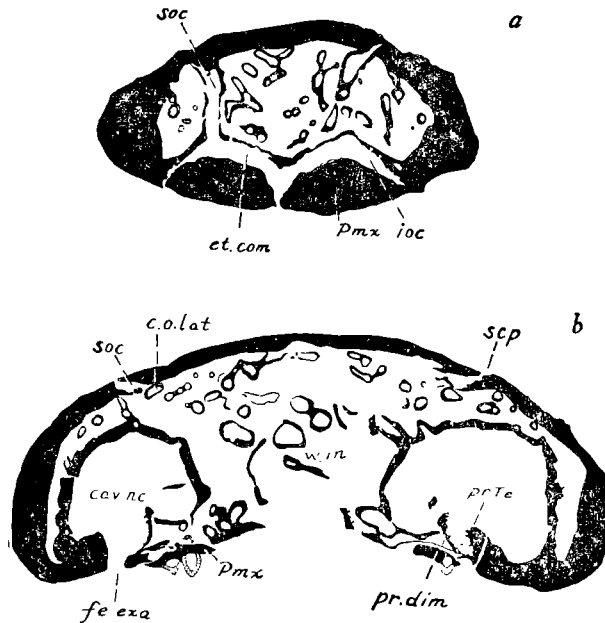


图 2 V6179 号标本连续磨片

a. 连续磨片 No. 22, 经过眶上感觉管与筛联合感觉管连接处的横切面; b. 连续磨片 No. 38, 经过鼻腔的横切面。 (*Pmx*, 前上颌骨; *c. o. lat*, 侧线神经眼支管道; *cav. nc*, 鼻腔; *et. com*, 筛联合感觉管; *fe. exa*, 前外鼻孔; *ioc*, 眶下感觉管; *pr. dim*, 侧吻骨膜质间突; *pr. Te*, 前鼻顶盖骨突; *scp*, 眶上感觉管开孔; *soc*, 眶上感觉管; *w. in*, 鼻间壁)

的分离是“不完全的”,并基于这种“不完全的”分离对颅中接合器 (intracranial juncture apparatus)<sup>[3]</sup> 的存在提出了疑问. 在 V6183 号标本上,和 Jessen 所谓的“膜质蝶耳骨”可能相当的成分,显然和顶甲其余部分愈合,形成前面提到过的额筛甲和顶甲之间的曲折界线. 这种曲折的分界会在何等程度上影响到眶颞区 (orbitotemporal region) 和耳枕区 (oticoccipital region) 之间的活动能力,在对标本的全部解剖结构了解清楚之前,我们还不能作出结论.

正型标本上没有松果孔,其他脑颅前部标本松果孔的部位都没有保存.

眶上感觉管 (*soc*, 图 2a, b) 约起始于前上颌骨最高处,以一系列圆形或长形小孔 (*scp*, 图版 I, 1; 图版 II, 1; 图 1a—c; 图 2b) 开口于颅顶整列层表面,向后形成明显的 S 状弯曲,一直延续到额骨凹线 (frontal pit-line, *pl. Fr*, 图版 I, 1; 图 1a) 前侧方. 从磨片中可以清楚地看到,眶下感觉管 (*ioc*, 图 2a) 及筛联合感觉管 (*et. com*, 图 2a) 即位于颅顶前部唯一的骨缝——前上颌骨与颅顶其余部分之间的骨缝中,它和外界相通的孔道 (*icp*, 图 1c) 也在骨缝中. 前上颌骨中部及眶上感觉管外侧有供伸向皮肤感觉器的神经通过的孔群 (*grp. so*, 图 1a, c). 这种孔群曾被 Jarvik<sup>[4,5]</sup> (1966, 77 页; 1972, 158 页) 认为是骨鳞鱼目所特有的一种特征,但后来 Jessen<sup>[3]</sup> 在他归入孔鳞鱼目的 *Powichthys* 中也发现了孔群,并在斯匹次卑尔根 (Spitsbergen) 早泥盆世的孔鳞鱼中与 *Powichthys* 相应的部位上也发现了类似的孔群.

V6183 号顶甲标本由前中部愈合的顶—间颞骨 (parietointertemporal, *PaIt*, 图版 II, 6; 图 1d) 和后侧方分离的上颞骨 (supratemporal, *St*, 图版 II, 6; 图 1d) 构成. 顶甲中央有一纵向骨缝分开左、右顶—间颞骨. 愈合的顶—间颞骨也是孔鳞鱼目的特征之一<sup>[5]</sup> (144 页). 顶骨横凹线 (transverse parietal pit-line, *pl. tr. Pa*, 图版 II, 1, 6; 图 1d) 和顶骨后斜凹线 (posterior oblique parietal pit-line, *pl. po. Pa*, 图版 II, 1, 6; 图 1d) 清晰可见. 但没有看到任何小孔或其他痕迹,借以确定眶下感觉管耳区部分及耳后部分的位置.

### 3. 脑颅前部腹面

脑颅腹面前缘可见前上颌骨口缘的牙齿,由内侧一行较大的牙齿 (*pmxt<sub>i</sub>*, 图 1c) 和外侧一行较小的牙齿 (*pmxt<sub>e</sub>*, 插图 1c) 组成,与真掌鳍鱼 (*Eusthenopteron*) 中的情形相似<sup>[6]</sup> (460 页, 图 56). 很窄的前上颌骨腭面 (palatal lamina) 盖住内颅筛区腹面最前缘. 筛区腹面两侧相当大的区域为锄骨附着区 (*ar. Vo*, 图版 I, 2; 图版 II, 2), 这一区域表面很不平整,由大小不等、形状不同的隆起及其间的凹沟构成. 过去采获的大量脑颅前部标本上,锄骨都没有保存,这种构造特殊的锄骨附着区曾使我们对锄骨的形状、大小产生过各种推测. 十分幸运的是,去年我们相继采到了两个保存有锄骨的脑颅前部 (编号: V6181, V6182), 其中 V6181 号标本右面的锄骨 (*Vo*, 图版 II, 2—4) 保存得相当完整,为较厚、较大、前窄后宽的三角形骨片,后中部骨片较低,前侧部骨片较高,后中部前方保存了一个很大的牙齿 (*vo<sub>t</sub>*, 图版 II, 2), 齿冠有很深的褶皱,后方为供替换齿生长的凹坑. 前侧部相当宽的区域布满细齿,前侧面以薄骨突和前上颌骨腭面相接. 左、右二锄骨不象骨鳞鱼类中那样在中线相遇,也没有沿副蝶骨两侧向后延伸的后突,其后中缘靠近副蝶骨侧缘,但由于标本受到挤压,不能辨别它是否确与副蝶骨相接. 副蝶骨 (*P*, 图版 I, 2—4; 图版 II, 2, 5) 较宽、较长,前面有相当长的一部分位于筛区之下,前端较窄,向后渐增宽. 腹面两侧略隆起,前中部呈凹槽状,表面布满牙齿,两侧的牙齿较粗大,向中部及前部逐渐变细.

由于锄骨、副蝶骨都很宽大,并占据了筛区腹面的绝大部分地区,副蝶骨之前、二锄骨之间

的成对的鼻间窝 (*cav. in*, 图版 I, 2) 很小, 它的长度约只相当于锄骨长度的三分之一, 但鼻间窝仍较深, 位于左、右鼻囊之间的鼻间壁中, 左、右鼻间窝被鼻间脊 (*ri. in*, 图版 II, 2) 分开。

锄骨区后侧方筛区后侧角有小的腹侧孔 (*fe. vl*, 图版 I, 2; 图版 II, 2)。脑颅腹面还可以看到, 鼻后壁中腹部、眶间壁 (*interorbital wall*) 前腹方有一个轮廓分明的椭圆形凹陷 (*art. ap*, 图版 I, 2), 朝向后腹方, 和真掌鳍鱼相应位置上与腭方骨顶突 (*processus apicalis of palatoquadrate*) 相接的关节区<sup>[6]</sup> (455 页, 图 55) 十分相似。

#### 4. 吻部的内部构造

吻部宽短, V6181 号标本吻部宽与高之比约为 10:5, 宽与长之比约为 10:4.3。

从磨片中看, 鼻间壁 (*internasal wall*, *w. in*, 图 2b) 较宽, 鼻囊 (*nc*, 图 2b) 宽略大于高。虽然前外鼻孔较小, 仍能看到膜质间突 (*pr. dim*, 图 2b) 从侧吻骨伸入鼻腔。从磨片中看起来, 膜质间突表面给人一种布满小齿的印象。前鼻顶盖骨突 (*pr. Te*, 图 2b) 在鼻腔后部也似乎存在。不过这些突起比真掌鳍鱼的要小得多。侧吻骨膜质间突曾被看作骨鳞鱼目吻部最重要的构造之一, 而孔鳞鱼类中被认为是没有相应的构造的<sup>[4]</sup> (73 页和 75 页)。

腭方骨顶突关节区侧方, 鼻后壁上有一个开向后侧方的大孔, 可能是三叉神经深眼支中支管道的开口。此孔侧面鼻后壁上还有几个较小的孔, 可能是深眼支侧支管的开口。磨片中眶上感觉管之下可以看到侧线神经眼支 (*c. o. lat*, 图 2b) 的通道。

磨片中还可以看到, 头部内骨骼组织被一些小管形成的网状构造穿过 (图 2)。

## 二、讨 论

从上面的描述中可以看到, 我们的标本具有许多过去在孔鳞鱼类和骨鳞鱼类中描述过的特征, 特别是同时具有一些过去认为只局限于孔鳞鱼目或只局限于骨鳞鱼目的特征, 同时它也具有一些在上述鱼类中没有描述过的特有的特征。

#### 1. 与孔鳞鱼类相同的特征:

吻部宽钝; 额筛甲后部无分离的膜质蝶耳骨; 顶甲由愈合的顶一间颞骨和分离的上颞骨构成; 无松果孔; 前、后外鼻孔均开口于颅顶前侧面; 眼眶位置靠前; 锄骨前部不在中线相接, 无后突; 筛区前腹面有位于鼻间壁中的鼻间窝, 左、右鼻间窝由鼻间脊隔开; 筛区腹侧角有小的腹侧孔。

上述特点虽然都曾发现在孔鳞鱼目中, 但也有过一些例外, 其中波罗的海地区中泥盆世的骨鳞鱼科鱼类 *Thursius estonicus* 的吻部构造和孔鳞鱼类有很多相似的地方: 如鼻囊较小, 贴近筛区前壁, 鼻间区较宽, 鼻前区缺如; 前腭窝 (*передняя нёбная яма*) 位于鼻间区, 前部被内颅底部的一个脊分为两部; 锄骨相距很远, 后突不发育; 副蝶骨前部不伸达筛区; 由于侧吻骨膜质间突不很发达, 鼻腔实际上不分化等等<sup>[7]</sup> (127—128 页, 图 3, 25)。另外, 松果孔在泥盆纪以后的骨鳞鱼类 *Megalichthys* 及一些其他骨鳞鱼类中也是闭合的<sup>[4]</sup>。

#### 2. 与骨鳞鱼类相同的特征:

独立的前上颌骨不包括侧吻骨的成分, 其口缘牙齿由内行较大的牙齿和外行小齿组成; 颅顶前部膜质骨表面有供伸向皮肤感觉器的神经通过的孔群; 膜质间突从侧吻骨伸入前外鼻孔, 可能有前鼻顶盖骨突; 副蝶骨长, 向前延伸到筛区之下; 鼻后壁中腹部有轮廓分明的腭方骨顶突关节区。以上特点中, 虽然有一些已在孔鳞鱼类中发现 (如孔群), 但有些特征却是骨鳞鱼目

所特有的(如侧吻骨膜质间突,前鼻顶盖骨突,等)。

由于杨氏鱼既具有孔鳞鱼目特征,又具有骨鳞鱼目特征,目前我们尚无法确定它究竟属于哪一个目,但这种兼具二目特征的情况,肯定将为长期争论的孔鳞鱼目和骨鳞鱼目之间的关系,提供重要资料。

### 3. 标本所具有的独特特征:

例如,眶下感觉管及筛联合感觉管位于前上颌骨及其后背方膜质骨之间的骨缝中,头部内骨骼组织被由小管构成的网状结构穿过。这些特点也是 Jessen 描述的 *Powichthys* 所特有的。

杨氏鱼和 *Powichthys* 还共有大量上面提到的孔鳞鱼目和骨鳞鱼目的特征,但在以下几个方面它们有较大的区别: *Powichthys* 具有松果孔,而我们的正型标本上松果孔是闭合的; *Powichthys* 前外鼻孔没有侧吻骨膜质间突及前鼻顶盖骨突,我们标本上的膜质间突虽然较小,但它的存在却是十分肯定的,前鼻顶盖骨突也很可能存在。前面描述中提到的我们标本上的锄骨、副蝶骨的构造以及腭方骨顶突关节区等等,当时可能在 *Powichthys* 中还没有修理出来,在 Jessen 的文章中没有提到, Jessen 文中描述的鼻腔中的眶一吻道 (orbito-rostral passage) 等结构,由于我们的标本没有完全修理,无法观察,这些特点现在都还不能进行对比。

总之,杨氏鱼和 *Powichthys* 应是系统关系十分接近的种类。

## 三、结 论

1. 云南东部早泥盆世的杨氏鱼是一个原始的总鳍鱼类,它同时具有许多孔鳞鱼目和骨鳞鱼目的特征。这一情况将为上述二目之间的关系提供有用的证据。

2. 杨氏鱼和加拿大北极地区威尔士王子岛的 *Powichthys* 最为相近。

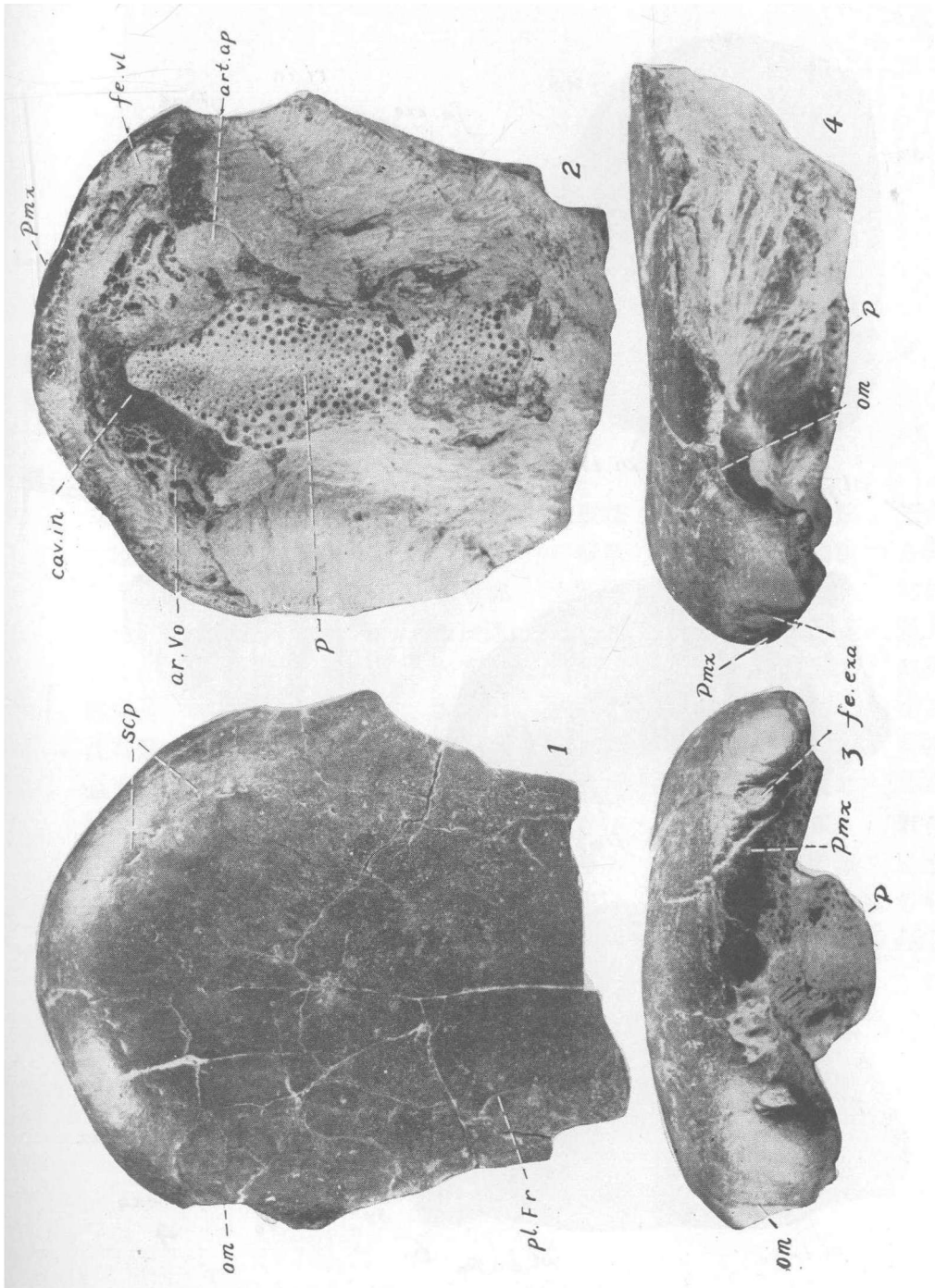
3. 云南东部早泥盆世的无颌类<sup>[6]</sup>、胴甲类<sup>[9]</sup>地方性很强而总鳍鱼类与地理上相距甚远的加拿大极地种类如此相近,可能与这些鱼类对不同生态环境的适应以及不同的行动方式、迁徙能力有关。

大量的标本仍在修理中,连续磨片的工作正由本文前一作者在瑞典自然历史博物馆继续进行。云南东部早泥盆世总鳍鱼类的系统位置及有关问题的探讨,需在上述工作结束后才能得出比较可靠的结论。

本文承伍献文教授审阅,谨致谢意。

## 参 考 文 献

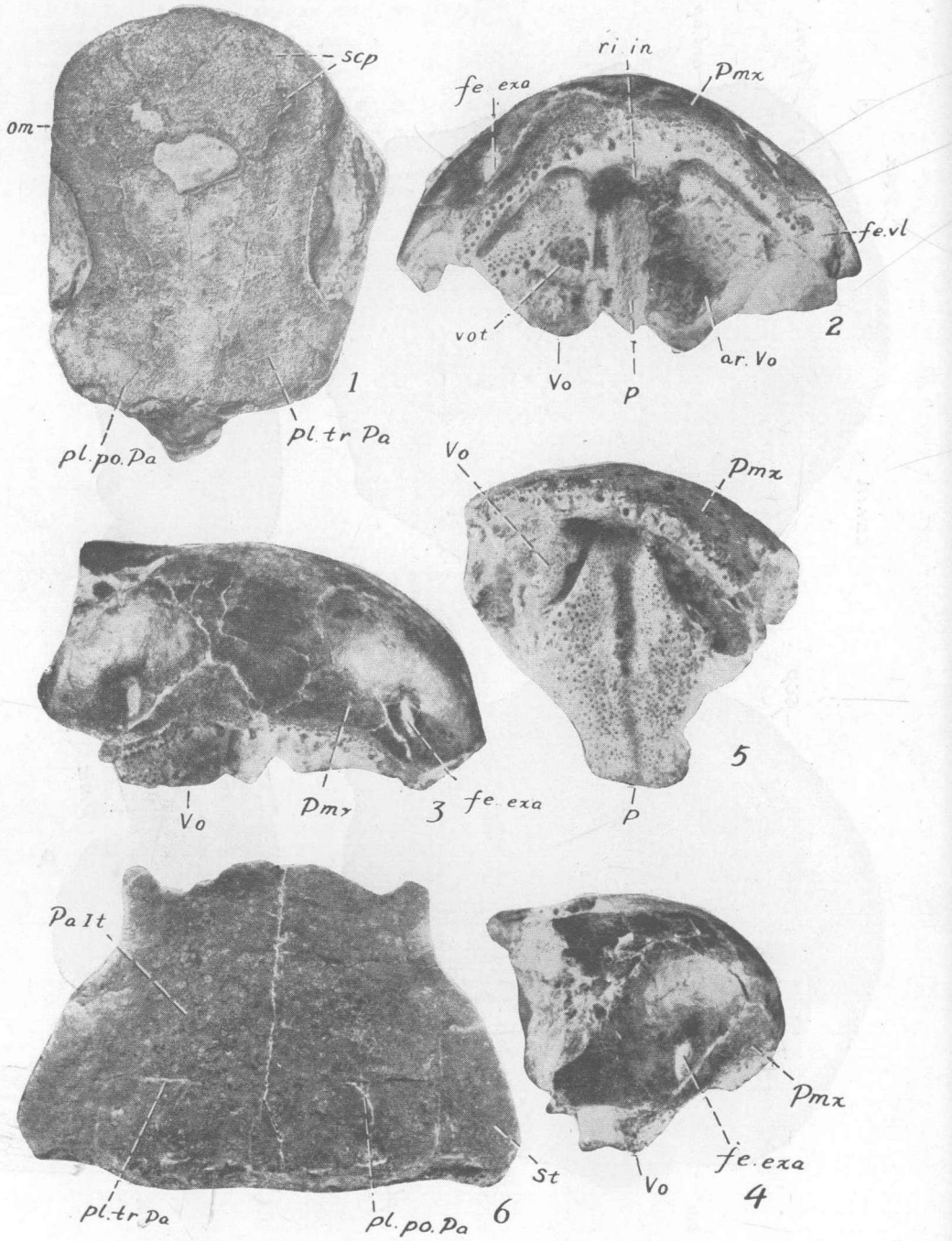
- [1] Jessen, H., *Colloq. intern. C. N. R. S.*, 218(1975), 213—222.
- [2] 刘玉海、王俊卿,古脊椎动物与古人类,11(1973),1—17.
- [3] Bjerring, H., *Colloq. intern. C. N. R. S.*, 163(1967), 181—213.
- [4] Jarvik, E., *Ark. Zool.*, 19(1966), 41—98.
- [5] Jarvik, E., *Meddr. Gronland*, 187(1972), 1—307.
- [6] Jarvik, E., *Zool. Bidr.*, 21 (1942), 237—675.
- [7] Воробьева Э. И., *Труды палеонтологического института АН СССР*, 163(1977), 1—239.
- [8] 刘玉海,古脊椎动物与古人类,13(1975),202—216.
- [9] 张国瑞,古脊椎动物与古人类,18(1978),147—186.



先驱杨氏鱼 (新属、新种), 正型标本 (编号 V6180, 约 2.4x)

1. 背视, 2. 腹视, 3. 前视, 4. 左侧视。

(*P*, 副蝶骨; *Pmx*, 前上颌骨; *ar. Vo*, 锄骨附着区; *art. ap*, 腭骨顶突关节区; *cav. in*, 鼻间窝; *fe. exa*, 前外鼻孔; *fe. vl*, 腹侧孔; *om*, 眶孔缘; *pl. Fr*, 额骨凹线; *scp*, 眶上感觉管开孔)



1.用作连续磨片的 V6179 号标本背视； 2.先驱杨氏鱼，编号 V6181，腹视；  
 3.标本同上，前视； 4.标本同上，右侧视；  
 5.先驱杨氏鱼，编号 V6182，腹视； 6.V6183 号标本，顶甲背视。均约 2.4×  
 (P, 副蝶骨; Palt, 顶一间颞骨; Pmx, 前上颌骨; St, 上颞骨; Vo, 锄骨; ar. Vo, 锄骨附着区; fe. exa, 前外鼻孔; fe. vl, 腹侧孔; pl. po. Pa, 顶骨后斜凹线; pl. tr. Pa, 顶骨横凹线; ri. in, 鼻间脊; scp, 眶上感觉管开孔; vot, 锄骨大齿)