

云南文山早泥盆世盔甲鱼类的新发现¹⁾

赵文金 朱 敏 贾连涛

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要 描述了采自云南东南部文山地区下泥盆统坡松冲组下部的无颌类化石,建立了盔甲鱼类的一新属、新种——纸厂文山鱼(*Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov.),同时修订了两个盔甲鱼类的旧属、旧种——长吻三歧鱼(*Sanqiaspis rostrata*)及长角大窗鱼(*Macrothyraspis longicornis*)。迄今为止,长吻三歧鱼仅在四川江油雁门坝的平驿铺组中部发现并记述过,长角大窗鱼也仅有一件采自云南广南坡松冲组中的正型标本,而纸厂文山鱼为滇东南文山地区首次记述的多鳃鱼类新属种,它与滇东北昭通地区下泥盆统坡松冲组中的让氏昭通鱼(*Zhaotongaspis janwieri*)最为相似。此次这三个盔甲鱼类属种在滇东南文山地区的发现,为该区下泥盆统的横向对比提供了重要的古鱼类学方面的证据。

关键词 云南文山,下泥盆统,盔甲鱼类

中图法分类号 Q915.861

1 前言

2001年春夏,作者对云南文山市南郊古木附近的下泥盆统进行了两次野外调查与发掘,在坡松冲组下部发现一批早期脊椎动物化石,其中包括4件保存比较完整的无颌类盔甲鱼亚纲化石。文山地区的盔甲鱼类化石已描述4个属种,它们是近三角广南鱼(*Kwangnanaspis subtriangularis*)(曹仁关,1979)、耿氏鸭吻鱼(*Gantarostrataspis gengi*)、长吻古木鱼(*Gumuaspis rostrata*)(王俊卿、王念忠,1992)和长角大窗鱼(*Macrothyraspis longicornis*)(Pan,1992)。新材料中一件代表盔甲鱼类一新属、新种——纸厂文山鱼(*Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov.),一件为长角大窗鱼,另外两件为长吻三歧鱼(*Sanqiaspis rostrata*)。这些化石的发现丰富了这一地区早泥盆世盔甲鱼类鱼群的内容,也为探讨盔甲鱼类系统演化关系提供了新的资料。三歧鱼过去仅发现于四川江油平驿铺组和滇东北昭通地区坡松冲组中,在文山坡松冲组中的发现为该区含鱼地层的横向对比提供了新的重要证据。

2 鱼化石产出层位

滇东南文山地区的泥盆系,上、中、下三统均比较发育,并且出露连续、保存完整。中、上泥盆统主要为一套以碳酸盐岩为主的正常浅海相地层,含较多的海洋无脊椎动物如腕足类、珊瑚以及层孔虫、介形虫、苔藓虫、双壳类等;而下泥盆统则主要以碎屑岩为主(仅在

1) 国家重点基础研究发展规划项目(编号:G200077704)、国家自然科学基金项目(编号:49925204)及国家基础科学特殊学科点人才培养基金项目(编号:201106)资助。

收稿日期:2001-11-09

其顶部出露厚约 175m 的浅海相碳酸盐岩类沉积),其下部的岩石中,主要是坡松冲组中含有丰富的植物及鱼类化石。

文山地区盔甲鱼类化石主要产于古木镇纸厂上寨附近的坡松冲组下部(图 1)。该区

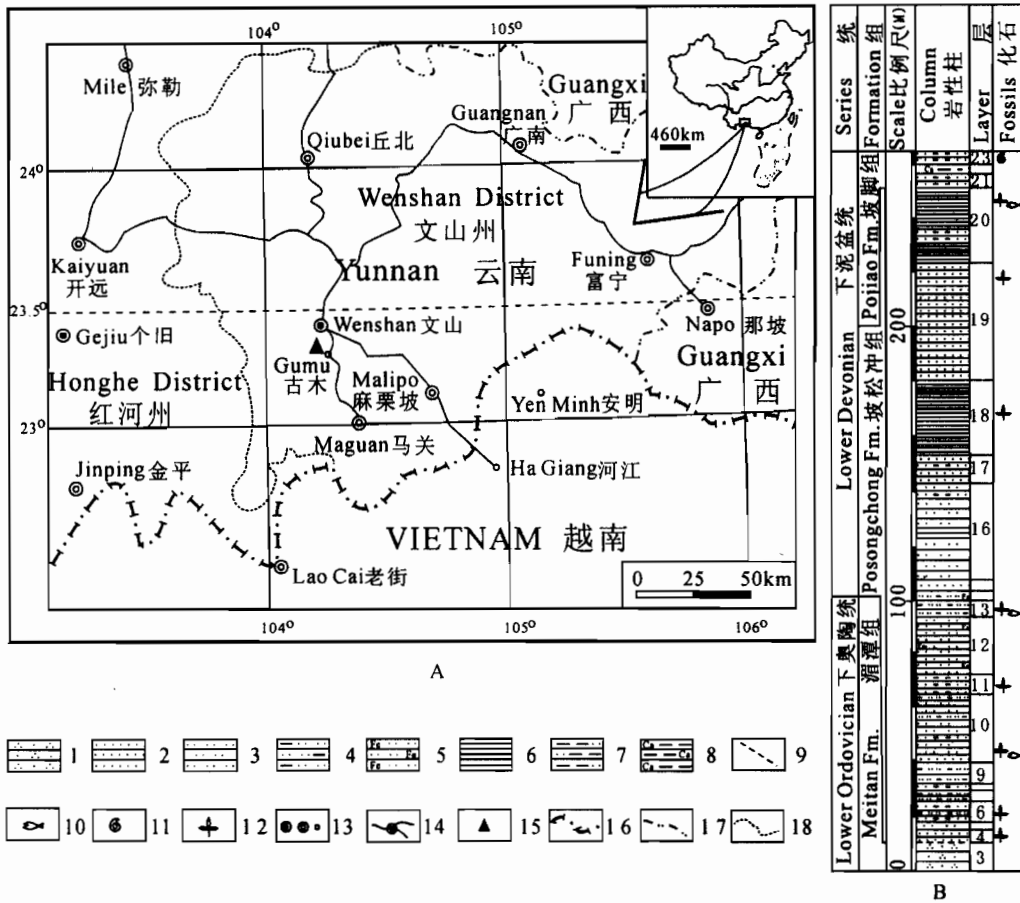


图 1 A. 化石点平面位置图; B. 滇东南文山地区下泥盆统含鱼层位综合柱状图

Fig.1 A. The locality map showing the position of the fossil site;

B. The geologic columnar section of the Lower Devonian of Wenshan, southeastern Yunnan

1. Quartz sandstone 石英砂岩; 2. Fine sandstone 细砂岩; 3. Siltstone 粉砂岩; 4. Muddy siltstone 泥质粉砂岩; 5. Ferruginous siltstone 铁质粉砂岩; 6. Shale 页岩; 7. Silty shale 粉砂质页岩; 8. Calcareous mudstone 钙质泥岩; 9. Parallel unconformity 平行不整合; 10. Fish fossils 鱼化石; 11. Invertebrate fossils 无脊椎动物化石; 12. Plant fossils 植物化石; 13. City and Town 城镇; 14. Highway 公路; 15. Position of section 剖面位置; 16. National boundaries 国界; 17. Province boundaries 省界; 18. District boundaries 州界

的坡松冲组出露厚度约为 240m, 主要以棕黄色—灰黑色细砂岩、泥质粉砂岩为主, 顶部夹灰黑色页岩层; 与下伏下奥陶统涪潭组呈平行不整合接触, 与上覆地层坡脚组则为连续沉积。该组中除含鱼类化石之外, 还普遍盛产植物及孢子化石, 植物化石主要有: *Zosterophyllum australianum* Lang et Cookson、*Z. longum* Hoeg、*Taeniochrada* sp.、*Dawsonites* sp.、*Pro-*

topteridium sp.、*Drepanophycus*? sp.、*Stachyophyton yunnanense* Geng 等(廖卫华等,1978;侯鸿飞等,1988;云南省地质矿产局,1990;王恽、蔡重阳,1996);而孢子化石则主要以 *Apiculiretusispora plicata*-*Dictyotriletes emsiensis* (PE)组合为代表(王恽,1994)。

坡松冲组的地质时代主要依据其所含的动、植物化石组合的时代及其与上、下地层的接触关系来确定。廖卫华等(1978)认为该组中所产的 *Zosterophyllum australianum* 植物化石最早发现于澳大利亚下泥盆统的 Walhalla 系以及前苏联西伯利亚和英国威尔士的下泥盆统,而 *Z. longum* 最早发现于挪威斯匹次卑尔根岛的下泥盆统,其时代为晚惹丁期至济根期(=洛霍考夫期和布拉格期),因此该组大致相当于布拉格阶或济根阶,并可能与曲靖地区的桂家屯组层位相当;郝守刚(1988)根据该组中所产生的植物化石以及其上覆地层坡脚组相当于西欧埃姆斯阶下部的认识,认为滇东南文山地区的坡松冲组应大体上相当于济根阶或济根阶上部;王恽(1994)通过对该组中孢子组合的详尽研究,得出其地质时代应为布拉格期。含“东京巔石燕动物群”的坡脚组相当于欧洲早埃姆斯期的沉积早已成为共识,因此伏于其下的坡松冲组的沉积时代应不晚于早埃姆斯期。另外,通过对该组中所产早期脊椎动物化石的研究也表明,坡松冲组代表早泥盆世布拉格期的沉积应无疑义(朱敏等,1994)。本次在滇东南坡松冲组中发现了分布较广泛的三歧鱼,更进一步验证了该组作为布拉格期沉积的可能性。

从早期脊椎动物化石组合以及沉积地层的组成特点来看,文山地区坡松冲组的含鱼层位与滇东北昭通地区坡松冲组、滇东曲靖地区徐家冲组以及四川龙门山地区平驿铺组的含鱼层位相当。

3 化石记述

无颌类 Agnatha

盔甲鱼亚纲 Galeaspida Tarlo, 1967

多鳃鱼超目 Polybranchiaspidida Janvier, 1996

文山鱼属(新属) *Wenshanaspis* gen. nov.

词源 从产地,Wenshan 文山,aspis (Gr.)盾甲。

属型种 纸厂文山鱼(新种) *Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov.。

属征 中等大小的多鳃鱼类。中背孔较大,呈横宽椭圆形;眶孔位于头甲侧缘,呈缺刻状;松果孔较小,位于眶孔连线的后方;角较发育,棘状,其内缘具 13 个棘状小刺;内角发育,呈叶状,其后端未超出角的末端;“多鳃鱼型”侧线系统,感觉管游离端二分叉,具 5 对侧横管,其中最后一对不太发育;具 30 对紧密排列的鳃囊;纹饰为粒状小疣突。

比较与讨论 盔甲鱼类是东亚特有的早期脊椎动物类群,仅发现于中国南方、宁夏、新疆以及越南北部的志留系和泥盆系地层中(Zhu et al.,2000)。盔甲鱼类研究历史虽然不到 40 年,但已与骨甲鱼亚纲、异甲鱼亚纲一起成为化石无颌类中多样性最丰富的三个亚纲,目前已描述了近 50 个属,70 余个种。盔甲鱼类主要包括三个大类群:真盔甲鱼类(eugaleaspiforms)、汉阳鱼类(hanyangaspids)和多鳃鱼类(polybranchiaspids)。背甲具吻突的“华南鱼类”(“huananaspids”)和鳃囊数多达 30 余对的都匀鱼类(duyunolepids)皆隶属多

鳃鱼类。需要指出的是,在过去有些文献中,盔甲鱼类是作为一个纲级分类阶元,然后再分成两个亚纲——真盔甲鱼亚纲(*Eugaleaspida*)和多鳃鱼亚纲(*Polybranchiaspida*)。真盔甲鱼类(“真盔甲鱼亚纲”或真盔甲鱼目)的单系性已得到广泛承认(Janvier, 1984; Pan, 1984; Wang, 1991; 朱敏, 1992)。“多鳃鱼亚纲”囊括了除真盔甲鱼类之外的所有盔甲鱼种类。由于汉阳鱼类属于盔甲鱼类的基干类群,如果将汉阳鱼类置于“多鳃鱼亚纲”之中,“多鳃鱼亚纲”显然是一个复系类群。将汉阳鱼类排除在外的“多鳃鱼亚纲”有可能是一个自然类群。在最新的一些文献中,盔甲鱼类一般与骨甲鱼类、异甲鱼类级别相当,作为无颌类中的一个亚纲。这样过去文献中的真盔甲鱼亚纲和多鳃鱼亚纲的分类阶元级别亦需相应降低。本文所使用的多鳃鱼超目(*Polybranchiaspidida*)相当于过去文献中将汉阳鱼类排除在外的“多鳃鱼亚纲”(Janvier, 1996)。

多鳃鱼超目是盔甲鱼类中形态分化程度最高的类群,早泥盆世时呈现出一种快速演化的式样,除侧线系统相对较稳定外,不少特征(如中背孔的形状,鳃囊的数目,眶孔位置,吻突、角的形状等)都有很宽的变化范围,平行演化多次发生,用分支系统学的原理来探讨多鳃鱼超目系统演化关系尚待进一步的资料整理与积累。因此,本项工作目前侧重于新属形态特征的描述以及与其他多鳃鱼类的比较。

新属以其较大的横宽椭圆形中背孔和“多鳃鱼型”感觉管系统等特征归属多鳃鱼超目。就中背孔的形状、大小以及眶孔位置等特征而言,新属与团甲鱼(*Cyclodiscaspis*)、昭通鱼(*Zhaotongaspis*)较接近。但新属具发育的角,与团甲鱼很容易区分;昭通鱼虽然也具发育的鱼,但其伸展方向与新属不同(昭通鱼的角向后侧方伸展,而新属向后方伸展);新属具发育的内角,第4侧横管几乎伸入到角末端,也与昭通鱼明显不同。

在鳃区,新属具有30对紧密排列的鳃囊,鳃囊数目与昭通鱼(至少31对)、圆盘鱼(*Discaspis*, Wang et al., 2001, 32对)最为相近。但若从眶孔、中背孔的大小、形状、位置以及感觉管系统的特征来看,三者之间很容易区分。

根据以上比较,新属有可靠的建立依据。与新属最为相似的是昭通鱼,并可能与之一一起归属于昭通鱼科。王俊卿、朱敏(1994)建立的昭通鱼科的主要特征有:具有31对以上紧密排列的鳃囊,鳃囊向后几乎达头甲后缘;角发育,紧接眶孔之后并向后侧方伸展;角后的头甲部分长;中背孔大,横椭圆形或圆形;眶孔侧位。而新属的特征虽与之类似,但仍存在一些差别:新属的角发育,但并未紧接眶孔之后、向后侧方伸展,而是向后伸展成棘状;角后的头甲部分短;内角发育。这些差别表明新属暂时还不能放入昭通鱼科,但也不宜建立新科。新属是否隶属昭通鱼科尚有待进一步的研究。

纸厂文山鱼(新属新种) *Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov.

(图2.3)

词源 zhichang 为纸厂村的汉语拼音。

正型标本 一件完整的头甲内模及外模, V 12740a, b。

产地与层位 滇东南文山古木地区,早泥盆世布拉格期坡松冲组下部。

种征 同属征(惟一的种)。

描述 头甲的外部形态特征:正型标本为这一新属种的惟一材料,是一件保存近于完整的头甲的外模与内模。在内模标本 V 12740a 上(图 2A),鳃囊保存得比较完整,左侧角

及内角部分缺失;而在外模标本 V 12740b 上(图 2B),感觉管系统保存完好,左侧角及内角也完整地保存下来,但右侧边缘、角及内角则略有缺失。内模标本与外模标本正好可以互相弥补各自的不足之处。

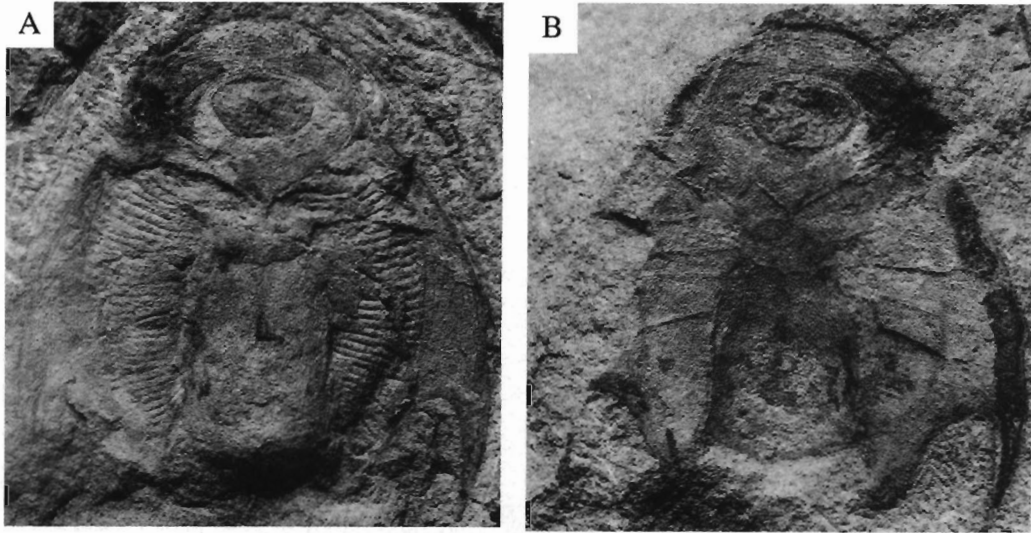


图 2 纸厂文山鱼(正型标本), $\times 1.5$

Fig.2 *Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov. (Holotype), $\times 1.5$

A. 一完整头甲,背视 a complete cephalic shield, in dorsal view (V 12740a);

B. 一完整头甲外模 the external mould of a complete cephalic shield (V 12740b)

头甲整体上略呈三角形,全长 45mm,中长 40mm,最大宽度为 45mm,位于第 5 对侧横管附近。头甲前缘不具吻突,吻缘较狭窄;侧缘略向侧后方凸出,并稍呈弧形。角比较发育,但并未像让氏昭通鱼(*Zhaotongaspis janvieri*)那样紧接眶孔之后、向后侧方伸展,而是向后伸展成棘状,角内缘具 13 个棘状小刺,小刺数目也与昭通鱼不同。角后的头甲部分短。内角发育,呈叶状,其向后末端未超出角的末端。头甲背部不具中背棘,但头甲中部自松果孔之后逐渐隆起,形成略高于头部其他部位的隆起区——围心区。

位于头甲前部的中背孔较大,呈横宽的椭圆形,其长为 5.5mm,宽为 9mm。眶孔中等大小,直径约为 5mm,位于头甲侧缘,背视呈缺刻状。松果孔小,近圆形,直径仅为 1mm 左右,不洞穿背甲。

在盔甲鱼类中穿行于骨甲中的感觉管由很薄的骨质钙层组成管壁。由于骨质钙层易剥失,因此通常情况下,感觉管在标本中表现为沟状,即感觉沟。在所描述的标本中,有少量的骨质钙层保存下来而呈管状,但大多数已被剥失掉而呈沟状。不论是呈管状还是呈沟状保存下来的侧线系统,均很好地反映了该新属种感觉管系统的分布特点。本文所描述标本的感觉管系统保存比较完整,从其分布特征来看,应为“多鳃鱼型”,由眶上枝系、眶下枝系和中横联络枝三部分组成(图 2、3)。眶上枝系主要由眶上管(so_2)组成,略呈“V”字型展布于松果孔两侧,游离端几乎达头甲边缘。眶下枝系主要由眶下管(ifc)、侧背管(ldc)及侧横管(ltc)组成。眶下管位于第 1 对侧横管与眶孔之间,略呈圆滑弧形;2 条侧背

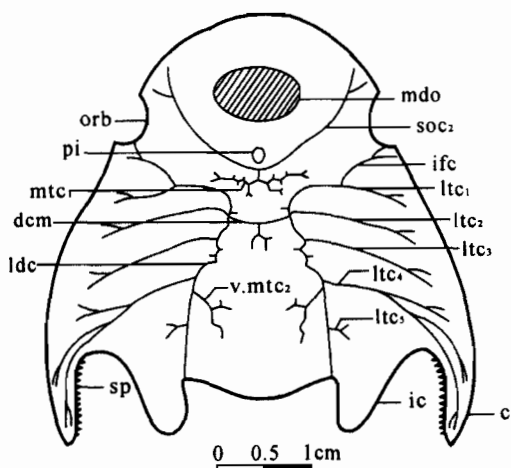


图3 纸厂文山鱼头甲复原

Fig.3 The restoration of the cephalic shield of *Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov.

管则略呈波状近平行展布于头甲中部围心区的两侧,并向后至内角基部;每条侧背管的外侧均具4条长的和1条短的侧横管,其中第4对侧横管最长,并呈弧形延伸到角的末端。中横联络枝主要是连接两侧侧背管的横向侧线系统,前人常将之称作背联络管(dcm)或中横管(mtc)。该新属种在侧背管之间具3个中横联络枝,其中第2枝比较正常,与两侧的侧背管相连,位于第2对侧横管之间,并在其中间位置向后方发育一短小而二分叉的纵向感觉管,本文将这个中横联络枝称为背联络管(dcm);第1枝并未与两侧的侧横管相连,而是以一短小的感觉管与眶上管相接,本文将之称为前中横管(mtc₁);第3枝则位于第4及第5对侧横管之间,呈

分叉状分别从两侧的侧背管上相向发育而来,实际上第3枝中横联络枝为一对互不相连的感觉管,很可能是后中横管退化后的残迹,本文将之称作后中横管残迹(v.mtc₂)。新属种整个感觉管系统比较发育,感觉管粗,感觉管末端二分叉(图2、3)。

具一条以上背联络管的盔甲鱼类,在现已记述的属种中,只有湖南庸鱼(*Dayongaspis hunanensis*)和汉阳鱼目的锅顶山汉阳鱼(*Hanyangaspis guodingshanensis*)具2条背联络管、真盔甲鱼目的山口中华盔甲鱼(*Sinogaleaspis shankouensis*)具3条背联络管。新属的感觉管系统为多鳃鱼型,但与典型的多鳃鱼型的感觉管系统相比,新属具3条背联络管与之相区别。新属种是第一个具3条背联络管的多鳃鱼类,dcm相当于其他多鳃鱼类中的背联络管,而 mtc₁ 及 v.mtc₂ 在多鳃鱼类其他各属中很少见到,二者同时发育则至目前为止尚未见及。

头甲的腹环自最前面的鳃囊位置开始,由前向后逐渐加宽,最宽处位于头甲后缘相当于角及内角基部的地方。在腹环内表面,具有丰富的、呈丛状展布的皮下脉管丛。

纹饰由突起组成,主要表现为粒状小疣突。在头甲前部,粒状小疣突紧密排列而呈条纹状环绕在中背孔周围。

内颅结构:由于化石保存条件的限制,正型标本并未见及脑腔与中枢神经保存的痕迹,但是在 V 12740a 中却完整而清晰地保存了脏区的鳃囊(图 2A)。鳃囊长而且狭窄,排列紧密,每 1cm 约有 14 个鳃囊,共计 30 对,彼此之间以鳃间脊相隔。每侧鳃囊前、后者均较短,最短者位于后部,最长者则位于鳃器的中部。前部的鳃囊向前外侧方伸出,与中轴夹角为 30°;中部的鳃囊与中轴近于垂直;后部的鳃囊向后外侧方伸出,以 25°角与中轴相交。在 V 12740a 的右侧鳃器中,明显见到从第 8 至第 17 个鳃囊的每一个鳃囊的外侧均保存有一个小的圆形突起,并且均位于头甲腹环的内边缘;在其左侧的鳃器中,第 4—第 14 鳃囊、第 19—第 24 鳃囊的每一个鳃囊的外侧也均清楚地保存有这种构造,因此由推测可以得知每一个鳃囊的外侧均有一个圆形的小突起,为每一个鳃囊在腹面各自独立的开口。

两侧鳃器之间的围心区稍隆起,其长度明显大于宽度,长约为 20mm,宽度则由前向后逐渐加大,平均宽度约为 15mm。

多鳃鱼超目 Polybranchiaspidida Janvier, 1996

华南鱼目 Huananaspidiformes Janvier, 1975

三歧鱼科 Sanqiaspididae Liu, 1975

三歧鱼属 *Sanqiaspis* Liu, 1975

长吻三歧鱼 *Sanqiaspis rostrata* Liu, 1975

(图 4,5)

1975, *Sanqiaspis rostrata*, 刘玉海,图 12 ~ 13,图版 IV, 4

1978, *Sanqiaspis sichuanensis*, 潘江、王士涛,图 7B,图版 38, 3

新增材料 两件保存较好的头甲。一件为比较完整的头甲内模及外模, V 12742a, b; 另一件为头甲左侧部分及吻突残缺的内模, V 12743。

产地与层位 滇东南文山古木地区,早泥盆世布拉格期坡松冲组下部。

属及属型种特征(修订) 头甲略狭窄;吻突及角均发育,吻突细长,由吻缘向前收缩并延伸,角呈棘状,向后侧方延伸;眶孔位于头甲侧缘,背视呈缺刻状;眶孔边缘隆起明显;中背孔较大,呈前凸后凹的新月形;松果孔较小,位于两眶孔连线上;感觉管系统为“多鳃鱼型”;在鳃区具有 17 ~ 19 对紧密排列的鳃囊;纹饰为极细小的粒状突起。

比较与讨论 最早记述的三歧鱼的材料采自四川江油雁门坝早泥盆世平驿铺组的中部(刘玉海, 1975), 至目前为止,除了在滇东北昭通地区坡松冲组中采到过昭通三歧鱼以外,在其他地区还从未发现过三歧鱼的材料。本次在滇东南文山地区也发现了三歧鱼的材料,不仅拓展了该鱼类的地理分布范围,而且对于华南地区早泥盆世非海相地层的对比、三歧鱼类属种鉴定特征的进一步完善也具有重要意义。

就目前有关三歧鱼的材料来看,对其感觉管系统的了解——尤其是对长吻三歧鱼的感觉管系统的了解尚不充分。刘玉海(1975)与潘江、王士涛(1978)先后研究了在雁门坝地区平驿铺组中部采集的三歧鱼材料,并分别订了两个种, *Sanqiaspis rostrata* 及 *S. sichuanensis*。这两个种的差别主要体现在感觉管系统上,前者较退化,后者则包括 V 形眶上管、侧背管及背联络管。刘玉海(1986)对此曾作过专门的评述,认为上述两个发现于同一产地、同一层位的三歧鱼应是同一个种,也就是说 *Sanqiaspis sichuanensis* 应作为 *S. rostrata* 的同物异名而予以废弃,同时认为二者之间在感觉管系统上的差异可能是化石保存方面的原因所致。王俊卿等(1996)也赞成此种观点,本文亦沿用之。文山新增材料(图 4)说明,三歧鱼的感觉管系统是比较发育的,并属于“多鳃鱼型”。

文山发现的三歧鱼材料(图 4)保存较为完整,其头甲略狭窄、吻突极度延长、角呈棘状向后侧方延伸等特征无疑与属型种 *Sanqiaspis rostrata* 相一致。然而,新材料具紧密排列的 19 对鳃囊,则与属型种略有不同。昭通三歧鱼(*S. zhaotongensis*, 王俊卿等, 1996)与属型种长吻三歧鱼一样也具有 17 对鳃囊,这似乎表明,三歧鱼的鳃囊数目是固定的,应为 17 对。本次文山地区三歧鱼精美内颅的发现给我们提供了这样一个信息:三歧鱼鳃囊的数目应有一个个体变化范围。

描述 头甲的外部形态特征: V 12742 保存得比较完整,仅残缺呈棘状向后侧方延伸的角(图 4A, B);而 V 12743 残缺了头甲的左侧部分及吻突,右侧呈棘状的角则保存得较

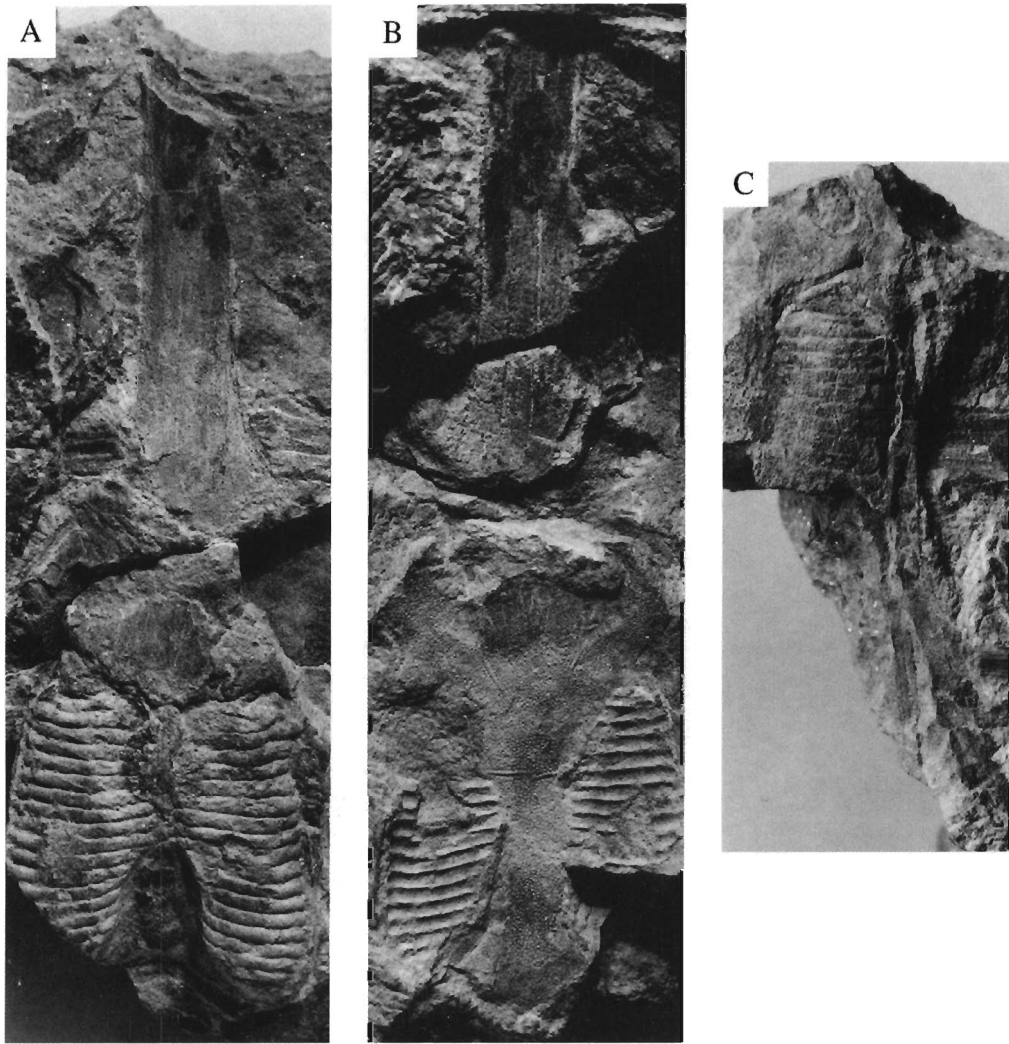


图4 长吻三歧鱼头甲及其外模(标本 V 12742 及 V 12743),均×2

Fig.4 *Sanqiaspis rostrata* Liu, 1975, × 2

A. 一完整头甲 a complete cephalic shield (V 12742a); B. 一完整头甲外模 the external mould of a complete cephalic shield (V 12742b); C. 一不完整头甲 an incomplete cephalic shield (V 12743)

完整(图 4C)。

V 12742 保存的头甲略狭窄,后部明显宽于前部,其中长(由中背孔前缘至头甲后缘)为 35mm,最大宽度为 23mm,位于角的基部;吻突细长,从中背孔前缘至吻突最前端约为 35mm,其宽则仅为 6mm。V 12743 上保存的角呈棘状,向后侧方延伸,其长为 18mm。V 12742 和 V 12743 所反映的鱼个体大小与正型标本接近,只不过吻突略短、角略长。

V 12743 上保存的中背孔不完整,而 V 12742 上的中背孔则比较完整地保存下来,呈前凸后凹的新月形,长 11mm,宽 3mm,位于两眶孔前缘连线的前方。

自独立的开口。

在 V 12742a 上(图 4A),松果孔位于一管状构造的膨大部分之上,这一管状构造自松果孔向下至第 10 对鳃囊附近之间明显见有另外两个膨大的部分,这三个膨大部分分别对应于脑腔的间脑、中脑和延脑,延脑之下为前窄后宽的围心区(因在标本中未保存下来,只能观察到其整体形态特征),位于两侧鳃器之间。另外在围心区的上方、中脑及间脑的两侧各见有一个半规管(图 4A, C, 图 5)。

多鳃鱼超目 Polybranchiaspidida Janvier, 1996

华南鱼目 Huananaspidiformes Janvier, 1975

华南鱼科 Huananaspidae Liu, 1973

大窗鱼属 Macrothyraspis Pan, 1992

属型种 长角大窗鱼(*Macrothyraspis longicornis* Pan, 1992)。

属征(修订) 头甲呈三角形,后端明显比前端宽;眶孔侧位;松果孔小;中背孔大,心形或桃形;具长而纤细的角及吻突;鳃区具一对大的、卵圆形背窗;纹饰为粒状小疣突。

比较与讨论 大窗鱼属建立的主要依据是在头甲的鳃区部位具一对大的、卵圆形背窗(dorsal fenestrae)(Pan, 1992)。在头甲背面相当位置上具此种孔状构造的还有中华四川鱼(*Sinoszechuanaspis*)(潘江等, 1975; Pan, 1992)和箐门鱼(*Qingmenaspis*)(潘江、王士涛, 1981; Pan, 1992)。在其他一些属种中,如龙门山鱼(*Lungmenshanaspis*)(潘江等, 1975; Wang, 1991)、五窗鱼(*Pentathyraspis*)(Pan, 1992)及微盔鱼(*Microhoplaspis*)(Pan, 1992),在头甲背面也具有类似的孔状构造,只不过着生位置不同,位于头甲侧部。Pan(1992)认为这类孔状构造的腹面与口鳃腔相通,不具鳃孔或喷水孔的功能,而是具有某种水动力学方面的功能,并据此建立了大窗鱼科、目乃至亚纲。刘玉海(1993)专门就此孔状构造的存在与否及其功能做过比较细致、全面的讨论,认为它们仅是头甲背面的一对凹陷区,不可能洞穿头甲,其上面应为小骨片覆盖,类似于欧洲所产的骨甲鱼类的侧区。本文基本上赞同刘的观点。

象吻突一样,背窗在盔甲鱼类的演化中无疑是多次发生。以背窗作为主要特征建立大窗鱼科、目乃至亚纲可能并不可靠。具背窗的中华四川鱼、箐门鱼和龙门山鱼最初均被归属于华南鱼类(潘江等, 1975, 1981),它们除了背窗这种构造之外,其他的所有特征均与华南鱼类一致。大窗鱼也是类似的情况。因此,本文暂将大窗鱼属归属于华南鱼类。

长角大窗鱼 *Macrothyraspis longicornis* Pan, 1992

(图 6, 7)

1992, *Macrothyraspis longicornis* Pan, 图 24 ~ 26, 图版 8, 1 ~ 2

新增材料 一件相当完整的头甲, V 12741a, b。

产地与层位 滇东南文山古木地区,早泥盆世布拉格期坡松冲组下部。

种征(修订) 头甲呈前窄后宽的三角形;眶孔小,卵圆形,位于头甲侧缘,背视呈缺刻状;松果孔小,位于眶孔后缘与背窗之间;中背孔较大,心形或桃形,其后缘中部向前呈弓形凹入,长宽近相等;角及吻突发育,均长而纤细,角末端略向背方翘起;感觉管系统不发育,仅见有眶上管及眶下管,眶上管略呈“V”字型。

比较与讨论 至目前为止,长角大窗鱼只有 Pan (1992)记述的正型标本一块,采自滇东南广南下泥盆统坡松冲组的地层中。本文中所描述的标本与正型标本相比保存更为完整。正型标本不仅吻突未保存、角不完整,而且还存在明显的变形;新增材料仅右侧角部分缺失,并略有轻微的变形。因此,对它的描述将使长角大窗鱼的特征更加全面、准确。新增材料的角与正型标本相比约长 1.8 倍,这主要是因为正型标本保存不完整所致。从整体上来看,新增材料要比正型标本稍大一点。

描述 头甲保存完整,外模标本 V 12741a 仅残缺右侧部分长而纤细的角(图 6)。头甲由后向前逐渐变窄,大体上呈三角形。

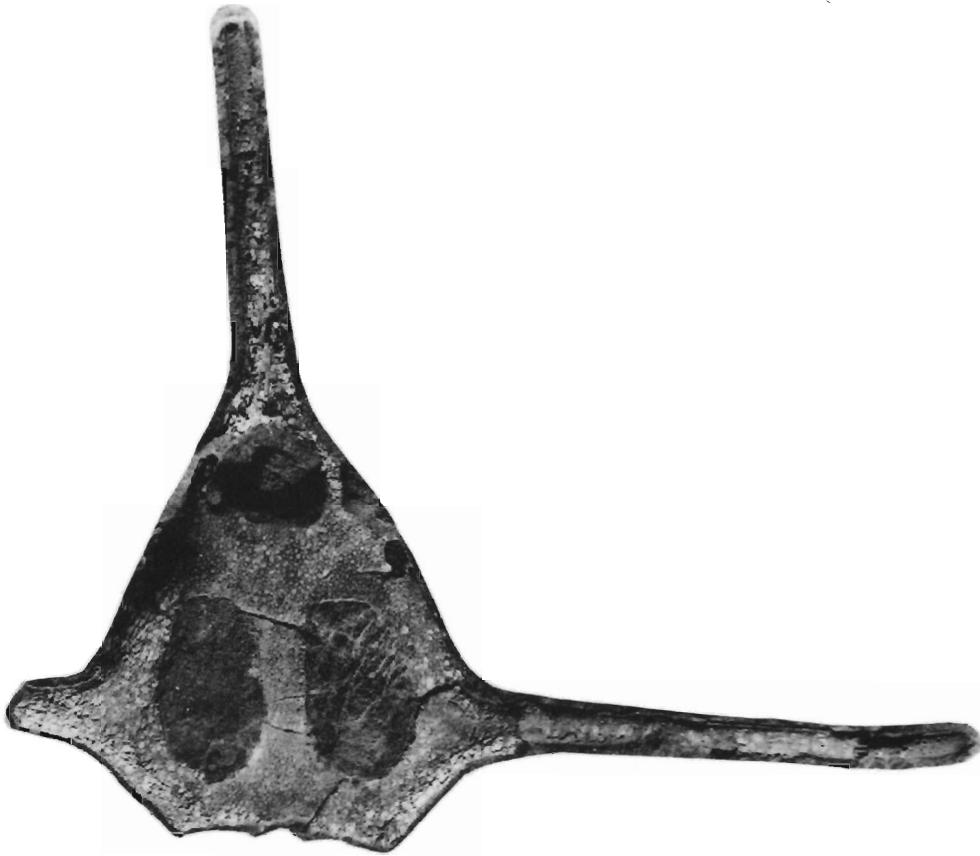


图 6 长角大窗鱼头甲外模(V 12741a), × 2

Fig. 6 The external mould of the cephalic shield of *Macrothyraspis longicornis* Pan, 1992, (V 12741a), × 2

头甲全长 55mm, 中长(由中背孔前缘至头甲后缘)为 29mm, 吻突长(由中背孔前缘至吻突末端)为 26mm。角发育, 在 V 12741 上, 头甲左侧的角被完整地保存下来, 而右侧的角则大部分缺失(主要是在野外挖掘的过程中造成的), 左侧角长 33mm, 残缺的右侧角仅保存了 7mm。另外, 不包括两个角的头甲宽度为 25mm。据此可以推断, 若包括左右两个角在内, 头甲的最大宽度可达 91mm。角及吻突均长而纤细, 角略长于吻突, 并且角的末端略微向背方翘起(图 6、7)。角与吻突的横切面均呈圆形, 而不是呈扁平状。头甲后缘呈

波状起伏。

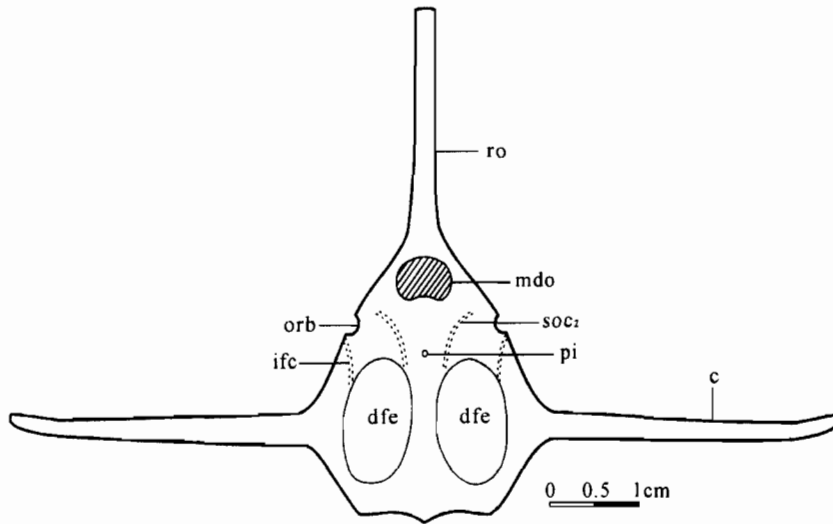


图7 长角大窗鱼头甲复原

Fig.7 The restoration of the cephalic shield of *Macrothyraspis longicornis* Pan, 1992

整个头甲(除吻突及角以外部分)背面比较平坦。腹面由于没能从围岩中修理出来,其表面状态不清楚,但从化石的保存情况来看,其腹面也应比较平坦。背面与腹面之间的距离不会超过5mm。

中背孔较大,呈心形或桃形,长宽近相等,约为6mm左右。该孔位于头甲的前边缘,其后边缘中部明显成弓形向前凹入。

眶孔小,卵圆形,长宽分别为2.0mm和1.0mm,位于头甲前部侧缘,背视呈缺刻状。两眶孔相距较远,间距可达19mm。

松果孔较小,卵圆形,其直径不到1mm,位于中背孔与眶孔之后、背窗之前。

背窗较大,长12.5mm,宽7mm,卵形,位于头甲背部中央(图6、7),其位置正好与腹部的鳃区相对应。

感觉管系统不发育,仅见有眶上管及眶下管,眶上管略呈“V”字型,为“多鳃鱼型”感觉管系统(图6、7)。

纹饰为粒状小疣突,这些小疣突排列较紧密,分布较均匀,彼此之间不融合。

4 滇东南文山古木地区早泥盆世沉积环境的演变

滇东南文山古木地区的下泥盆统主要包括布拉格期的坡松冲组、早埃姆斯期的坡脚组及晚埃姆斯期的芭蕉箐组。

坡松冲组为一套粒度较细的碎屑岩沉积,含有十分丰富的植物化石、孢子化石及鱼类化石。从总体来说,沉积物颗粒变化具有下部较粗、上部较细的特点,反映出当时的水体是逐渐加深的;从其岩相及生物群面貌来看,该组所反映的沉积相应是一种平缓倾斜的滨

海环境(侯鸿飞等,2000)。该组岩石中水平层理发育,说明该组极可能是临滨—过渡带的沉积,并受陆源碎屑物质等因素的影响较大。

坡脚组是一套粒度更细的碎屑岩沉积,生物化石更为丰富,门类繁杂,数量众多,以海生无脊椎动物为主。大部分营底栖固着生活,少量为浮游生活,并且化石一般顺层理方向做有规律的排列,这些特征反映出当时的水域平静而宽广、气候温暖而潮湿、阳光及氧气比较充足、水流比较通畅等特征,说明当时的水域较浅,应属浅海陆棚的近岸区域。

芭蕉箐组为一套碳酸盐岩类沉积,生物化石主要以浮游类型的竹节石为主。从其岩相及生物群面貌来看,该组的沉积环境应属于比较近岸的正常浅海陆棚相,但比坡脚组所反映的水体要深。该组的沉积水域有时形成半封闭状态(主要是由生物礁的发育所形成),因此局部地区会形成灰质白云岩、白云岩类沉积。

综上所述,滇东南文山古木地区的下泥盆统,从岩性来看,由坡松冲组的砂质岩、坡脚组的泥质岩至芭蕉箐组的不纯碳酸盐岩类,显示了一个完整清晰的、由粗到细的沉积韵律;从所含生物化石反映的沉积环境来看,也是从滨海临滨带(坡松冲组下部)、滨海过渡带(坡松冲组上部)、近岸浅海陆棚相(坡脚组)逐渐过渡到正常浅海陆棚相(芭蕉箐组),这均能够反映加里东运动之后滇东南地区泥盆纪第一次海侵的全过程。在对我国华南泥盆系著名的标准剖面广西横县六景剖面进行详细研究之后,得出该地区早泥盆世的沉积环境是从滨海前滨相逐渐过渡到正常浅海陆棚相,也就是说从莲花山组到那叫组代表一次完整的海侵序列(广西壮族自治区地质矿产局,1987;邝国敦等,1989)。广西横县地区早泥盆世的海平面变化实际上反映了华南海在早泥盆世的海水进退规律,而滇东南古木地区的海水进退规律与整个华南地区的海水进退规律相一致,这表明该区早泥盆世的海域应是华南海的一部分。

致谢 在本文的撰写过程中,曾与王俊卿先生进行过多次讨论,获益匪浅;张弥曼、张江永先生审阅文稿并提出了宝贵的修改意见;张杰先生摄制照片。在此一并致以谢意!

NEW DISCOVERY OF GALEASPIDS FROM EARLY DEVONIAN OF WENSHAN, SOUTHEASTERN YUNNAN, CHINA

ZHAO Wen-Jin ZHU Min JIA Lian-Tao

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044)

Key words Wenshan, Yunnan, Early Devonian, Galeaspids

Summary

The Lower Devonian strata of the Wenshan District in southeastern Yunnan are well exposed and can be subdivided into Posongchong, Pojiao and Bajiaoqing formations in ascending order. As a typical non-marine stratum, the Posongchong Formation bears abundant fossils of plants, spores and early vertebrates, including antiarchs, sarcopterygians and galeaspids such as *Kwangnanaspis sub-triangularis* (Cao, 1979), *Gantarostrataspis gengi*, *Gumuaspis rostrata* (Wang and Wang, 1992)

and *Macrothyraspis longicornis* (Pan, 1992). Recently, new galeaspid specimens were collected from the lower part of the Posongchong Formation in Gumu, Wenshan (Fig. 1). They are referred to *Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov., *Sanqiaspis rostrata* (Liu, 1975) and *M. longicornis* (Pan, 1992) respectively. All of these fossils show that the Posongchong Formation is of Pragian in age, like the Xujiachong Formation in Qujing, eastern Yunnan and the Pingyipu Formation in Jiangyou, Sichuan. *Gantarostrataspis gengi* and *Sanqiaspis rostrata* exclusively found in these three regions indicate their biogeographic connection.

Subclass Galeaspida Tarlo, 1967

Supraorder Polybranchiaspidida Janvier, 1996

Wenshanaspis gen. nov.

Etymology After the city of Wenshan, Yunnan, China, and *aspis* (Gr.), shield.

Type species *Wenshanaspis zhichangensis* gen. et sp. nov.

Diagnosis Medium-sized polybranchiaspid. Median dorsal opening large, oval (transversally elongated) in shape; orbital openings laterally placed; pineal foramen situated immediately behind the level of orbits; spine-shaped cornual process and lobe-shaped inner cornual process well developed; 13 denticles along the medial margin of the cornual process; sensory canal system displaying polybranchiaspid pattern, sensory canals with dichotomous ends; 30 pairs of closely set branchial fossae extending backwards almost to the posterior extremity of the cephalic shield; ornamentation composed of tiny, closely set tubercles.

Remarks The Galeaspida is an endemic jawless fish group occurring in South China, Ningxia, Tarim and northern Vietnam and ranging from the Early Silurian to the Late Devonian. The monophyly of galeaspid is now well supported, but their in-group relationships are still a subject of debate. The detailed phylogenetic analysis of the Galeaspida is beyond the scope of the present paper.

The new genus *Wenshanaspis* resembles *Cyclodiscaspis* (Liu, 1975) and *Zhaotongaspis* (Wang and Zhu, 1994) in the shape and size of the median dorsal opening, and the position of orbital openings. However, it is distinguishable from *Cyclodiscaspis* and *Zhaotongaspis* in the cornual processes. The cornual processes of *Wenshanaspis* extend posteriorly, whereas those of *Zhaotongaspis* project posterolaterally, and *Cyclodiscaspis* is deficient of the cornual processes.

Wenshanaspis shares with *Zhaotongaspis* and *Discaspis* (Wang et al., 2001) in having a large number of branchial fossae (more than 30 pairs). They differ in the sensory canal system.

Wenshanaspis zhichangensis gen. et sp. nov.

(Figs. 2 ~ 3)

Etymology After the village of Zhichang, the fossil site.

Holotype A well-preserved cephalic shield, V 12740.

Locality and horizon Gumu, Wenshan, southeastern Yunnan, Posongchong Formation, Pragian (Early Devonian).

Diagnosis As for genus (the only species).

Description The cephalic shield bears a large median dorsal opening, which is transversally elongated oval in shape. The orbital opening is laterally placed, forming a relatively deep notch along the anterolateral margin of the shield. The spine-shaped cornual process projects backwards and displays 13 denticles along its inner margin. The inner cornual process is lobe-shaped. In the external mould of the cephalic shield, it is very distinct that the sensory canals have dichotomous ends. There are 5 lateral transverse canals, of which the fourth is the longest and almost extends to the end of the cornual process, and the fifth is the shortest. In addition to the second median dorsal commissure which is usually present in other polybranchiaspids, there exist the first and third ones even though they are not so well developed as the second.

The new form has 30 pairs of branchial fossae which are closely set and extend backwards almost to the posterior extremity of the cephalic shield. More than 30 pairs of branchial fossae were also found in *Zhaotongaspis* and *Discaspis* among the Galeaspida.

Supraorder Polybranchiapidida Janvier, 1996

Order Huananaspidiformes Janvier, 1975

Family Sanqiaspididae Liu, 1975

***Sanqiaspis* Liu, 1975**

***Sanqiaspis rostrata* Liu, 1975**

(Figs. 4 - 5)

1975, *Sanqiaspis rostrata*, Liu, Figs. 12 - 13, Pl. IV, 4

1978, *Sanqiaspis sichuanensis*, Pan and Wang, Fig. 7B, Pl. 38, 3

New materials Two complete cephalic shields, V 12742 and V 12743.

Locality and horizon Gumu, Wenshan, southeastern Yunnan, Posongchong Formation, Pragian (Early Devonian).

Diagnosis (emended) Narrow cephalic shield with long and slender rostral process; cornual process spine-shaped, posterolaterally projecting; orbital openings laterally placed; median dorsal opening large and crescent-shaped; pineal foramen small, situated behind orbits; sensory canal system displaying polybranchiaspid pattern; 17 - 19 pairs of branchial fossae; ornamentation composed of tiny tubercles.

Description and remarks The new materials are similar to the holotype and referred materials from the Pingyipu Formation in Jiangyou, Sichuan. In V 12742, we can identify not only 19 pairs of branchial fossae but also the cast of the brain cavity, including the diencephalon, the mesencephalon (midbrain) and the medulla oblongata. The cast of two semicircular canals is visible on the either side of the midbrain.

Three species of *Sanqiaspis*, *S. rostrata*, *S. zhaotongensis* (Liu, 1975) and *S. sichuanensis* (Pan and Wang, 1978), have been described until now. Both Liu (1986) and Wang et al. (1996) indicated that *S. sichuanensis* is the junior synonym of *S. rostrata* because the difference of the sensory canal system between them is probably due to the preservation of the fossils and they were found from the same beds, the middle part of the Pingyipu Formation in Jiangyou. Based on the new materials from Gumu, the sensory canal system of *S. rostrata* consists of the V-shaped supraorbital canal, the infraorbital canal and the dorsal commissure, and displays polybranchiaspid pattern as that of *S. zhaotongensis*.

Order Huananaspidiformes Janvier, 1975

Family Huananaspidae Liu, 1973

***Macrothyraspis* Pan, 1992**

***Macrothyraspis longicornis* Pan, 1992**

(Figs. 6 - 7)

1992, *Macrothyraspis longicornis*, Pan, Figs. 24 - 26, Pl. 8, 1 - 2

New material A complete cephalic shield, V 12741a (external mould) and V 12741b (internal mould).

Locality and horizon Gumu, Wenshan, southeastern Yunnan, Posongchong Formation, Pragian (Early Devonian).

Diagnosis (emended) The cephalic shield roughly triangular in shape; a pair of dorsal fenestrae at the branchial region of each side penetrating the dorsal surface of the shield; rostral and cornual processes well developed, both very long and slender; median dorsal opening large, peach-like or heart-like in shape; orbital openings of medium size, at lateral margin of the cephalic shield and behind the level of the median dorsal opening; pineal foramen small, situated slightly behind

the orbital openings and in front of the anterior margin of the dorsal fenestrae; sensory canal system polybranchiaspid type, V-shaped supraorbital canals well developed, and the dorsal commissure reduced, the infraorbital canals near the orbits; ornamentation composed of rather small grain-like tubercles.

Description and remarks Besides the individual variation in size, the new specimen is very similar to the holotype of *Macrothyraspis longicornis* (Pan, 1992) from the middle part of the Posongchong Formation of Guangnan County in southeastern Yunnan. It is well preserved with very small distortion. The rostral process is very long and slender as the cornual processes, which are laterally extending. A pair of dorsal fenestrae is present on the dorsal surface of the cephalic shield, as in *Sinoszechuanaspis*, *Qingmenaspis* and *Lungmenshanaspis* of the Huananaspidae.

References

- Bureau of Geology and Mineral Resources of Guangxi Zhuang Autonomous Region (广西壮族自治区地质矿产局), 1987. The sedimentary facies palaeogeography and relatively mineral deposits of Devonian in Guangxi. Nanning: Guangxi People's Publishing House. 1 ~ 292 (in Chinese with English summary)
- Bureau of Geology and Mineral Resources of Yunnan Province (云南省地质矿产局), 1990. Regional geology of Yunnan Province. Beijing: Geological Publishing House. 1 ~ 728 (in Chinese with English summary)
- Cao R G(曹仁关), 1979. A Lower Devonian agnathan of south-eastern Yunnan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **17**(2):118 ~ 120 (in Chinese with English abstract)
- Hao S G(郝守刚), 1988. A new lower Devonian genus from Yunnan, with notes on the origin of leaf. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **30**(4):441 ~ 448 (in Chinese with English summary)
- Hou H F(侯鸿飞), Cao X D(曹宣铎), Wang S T(王士涛) et al., 2000. China Strata Standard: Devonian. Beijing: Geological Publishing House. 1 ~ 119 (in Chinese)
- Hou H F(侯鸿飞), Wang S T(王士涛) et al., 1988. Stratigraphy of China, No.7. The Devonian System of China. Beijing: Geological Publishing House. 1 ~ 348 (in Chinese)
- Janvier P, 1975. Anatomie et position systématique des galeaspides, des Céphalaspides du Dévonien inférieur de Yunnan (Chine). *Bull Mus Hist Nat, Paris*, **278**:1 ~ 16
- Janvier P, 1984. The relationships of the Osteostraci and Galeaspida. *J Vert Paleont*, **4**(3):344 ~ 358
- Janvier P, 1996. Early vertebrates. Oxford: Oxford University Press. 1 ~ 393
- Kuang G D(邝国敦), Zhao M T(赵明特), Tao Y B(陶业斌), 1989. The standard Devonian section of China; Liujing section of Guangxi. Wuhan: China University of Geosciences Press. 1 ~ 154 (in Chinese with English summary)
- Liao W H(廖卫华), Xu H K(许汉奎), Wang C Y(王成源) et al., 1978. The division and correlation of Devonian strata in southwest of China. Symposium on the Devonian System of South China (华南泥盆系会议论文集). Beijing: Geological Publishing House. 298 ~ 333 (in Chinese)
- Liu Y H(刘玉海), 1973. On the new forms of Polybranchiaspiformes and Petalichthyida from Devonian of Southwest China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **11**(2):132 ~ 143 (in Chinese)
- Liu Y H(刘玉海), 1975. Lower Devonian agnathans of Yunnan and Sichuan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **13**(4):202 ~ 216 (in Chinese with English summary)
- Liu Y H(刘玉海), 1986. The sensory line system of Galeaspida (Agnatha). *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **24**(4):245 ~ 259 (in Chinese with English summary)
- Liu Y H(刘玉海), 1993. Do the lateral fields exist in some galeaspids (jawless fishes)? *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **31**(4):315 ~ 324 (in Chinese with English summary)
- Pan J, 1984. The phylogenetic position of the Eugaleaspida in China. *Proc Linn Soc N S W*, **107**(3):309 ~ 319
- Pan J, 1992. New galeaspids (Agnatha) from the Silurian and Devonian of China. Beijing: Geological Publishing House. 1 ~ 86
- Pan J(潘江), Wang S T(王士涛), 1981. New discoveries of polybranchiaspids from Yunnan Province. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **19**(2):113 ~ 121 (in Chinese with English summary)
- P'an K(潘江), Wang S T(王士涛), 1978. Devonian Agnatha and Pisces of South China. Symposium on the Devonian System of South China (华南泥盆系会议论文集). Beijing: Geological Publishing House. 298 ~ 333 (in Chinese)
- P'an K(潘江), Wang S T(王士涛), Liu Y P(刘运鹏), 1975. Early Devonian Agnatha and Pisces of South China. Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology (地层古生物论文集), 1. Beijing: Geological Publishing House. 135 ~ 169 (in Chinese)
- Tarlo L B H, 1967. Agnatha. In: Harland W B ed. The fossil record. London: Geological Society of London. 629 ~ 636
- Wang J Q(王俊卿), Fan J H(范俊航), Zhu M(朱敏), 1996. Early vertebrate fossils from the Early Devonian of Zhaotong District, northeastern Yunnan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **34**(1):1 ~ 17 (in Chinese with English summary)
- Wang J Q(王俊卿), Wang N Z(王念忠), 1992. Early Devonian galeaspid Agnatha from southeast of Yunnan, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **30**(3):185 ~ 194 (in Chinese with English summary)
- Wang J Q(王俊卿), Zhu M(朱敏) 1994. *Zhaotongaspis janvieri* gen. et sp. nov., a galeaspid from Early Devonian of Zhaotong, northeastern Yunnan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **32**(4):231 ~ 243 (in Chinese with English summary)
- Wang N Z(王念忠), 1986. Notes on two genera of Middle Silurian Agnatha (*Hanyangaspis* and *Latiostraspis*) of China. Selected

- Papers from the 13th and 14th Annual Conventions of Palaeontological Society of China(中国古生物学会第 13、14 届学术年会论文集选集). 49 ~ 57 (in Chinese with English abstract)
- Wang N Z, 1991. Two new Silurian galeaspids (jawless craniates) from Zhejiang Province, China, with a discussion of galeaspid-gnathostome relationships. In: Chang M M, Liu Y H, Zhang G R eds. Early vertebrates and related problems of evolutionary biology. Beijing: Science Press. 41 ~ 65
- Wang N Z(王念忠), Wang J Q(王俊卿), 1982. A new Agnatha and its sensory systematic variation. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 20(4):276 ~ 281 (in Chinese with English summary)
- Wang S T(王士涛), Wang J Q(王俊卿), Wang N Z(王念忠) et al., 2001. A new genus of Galeaspida from the late Early Devonian of eastern Guangxi, south China. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 39(3):157 ~ 167 (in Chinese with English summary)
- Wang Y(王怿), 1994. Lower Devonian miospores from Gumu in the Wenshan District, southeastern Yunnan. Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报), 11(3):319 ~ 332 (in Chinese with English summary)
- Wang Y(王怿), Cai C Y(蔡重阳), 1996. Further observation on *Stachyophyton yunnanense* Geng from Posongchong Formation (Siegenian) of SE Yunnan, China. Acta Palaeont Sin(古生物学报), 35(1):99 ~ 108 (in Chinese with English summary)
- Zhu M(朱敏), 1992. Two new eugaleaspids, with a discussion on eugaleaspid phylogeny. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 30(3):169 ~ 184 (in Chinese with English summary)
- Zhu M(朱敏), Wang J Q(王俊卿), Fan J H(范俊航), 1994. Early Devonian fishes from Guijiatun and Xujiachong Formations of Qujing, Yunnan, and related biostratigraphic problems. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 32(1):1 ~ 20 (in Chinese with English summary)
- Zhu M, Wang N Z, Wang J Q, 2000. Devonian macro- and microvertebrate assemblages of China. Cour Forsch-Inst Senckenberg, 223:361 ~ 372

图中简字说明(Abbreviations used in the figures)

c	cornual process	角
dcm	dorsal commissure	背联络管
dfe	dorsal fenestra	背窗
dic	diencephalon	间脑
ic	inner cornual process	内角
ifc	infraorbital canal	眶下管
ldc	lateral dorsal canal	侧背管
lte ₁₋₅	first to fifth lateral transverse canals	第一至第五侧横管
mdo	median dorsal opening	中背孔
mec	mesencephalon	中脑
med	medulla oblongata	延脑
mtc ₁	anterior median transverse canal	前中横管
orb	orbital opening	眶孔
pi	pineal foramen	松果孔
ro	rostral process	吻突
sec	semicircular canal	半规管
soc ₂	supraorbital canal	眶上管
sp	spine-shaped denticle	小刺
v. mtc ₂	vestige of posterior median transverse canal	后中横管残迹