

# 盔甲鱼类的侧线系统

刘玉海

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

**关键词** 盔甲鱼类 侧线系统

## 内 容 提 要

本文对盔甲鱼类的侧线系统作了系统的描述;盔甲鱼类与异甲鱼类、骨甲鱼类和七鳃鳗在侧线系统方面可作相近的对比;盔甲鱼类众多的横行感觉管暗示在原始脊椎动物里,横行感觉管按节排列、由前而后分布整个头区;在盔甲鱼类中侧线系统存在多鳃鱼型和真盔甲鱼型,两者的分化至迟在早志留世已经完成。

## 一、前 言

盔甲鱼类未被发现之前,在化石无颌类中侧线系统了解比较好的只有骨甲鱼类和异甲鱼类,因此,研究盔甲鱼类的侧线系统,对于认识侧线系统在无颌类中的发展颇有意义。关于盔甲鱼类的侧线系统,虽然已有不少的记述,由于新的材料不断地积累,对其进行系统的描述和研究仍然是值得的。

诚然,异甲鱼类和骨甲鱼类的侧线系统一直引起很大兴趣,并被广泛研究,由于对侧线神经了解不多(如骨甲鱼类),或者一无所知(如异甲鱼类),所以在不同无颌类间或无颌类与鱼类之间在感觉管的同源关系对比方面意见颇为分歧。对于盔甲鱼类的侧线神经至今尚不了解,因此,下面的描述和讨论只能侧重在感觉管的分布位置和分布形式(pattern)。

除了认识上的原因,更主要的是为了避免与在骨甲鱼类或异甲鱼类中使用的感觉管名称重复,眶上管和眶下管之外,在下面关于盔甲鱼类感觉管的描述中,几乎完全废弃了作者以前使用过的名称。这是因为如上所述,在无颌类中所使用的感觉管名称不是严格依据侧线神经建立的,在同源关系上各家意见也不一致。

至于异甲鱼类的感觉管名称,这里采用了 Denison (1964) 在杯甲鱼类 (Cythaspididae) 专著中的建议;而骨甲鱼类方面,则大部分引自 Stensiö (1927, 1932) 关于头甲鱼类 (cephalaspids) 的专著。

此外,关于盔甲鱼类,本文使用了真盔甲鱼类和多鳃鱼类两个术语。前者是指真盔甲鱼目 (Eugaleaspidiformes) 所包括的成员;后者则是广义的,是指真盔甲鱼目成员以外的所有已知盔甲鱼类成员,即除了多鳃鱼目 (Polybranchiaspidiformes) 的成员外,尚包括以 *Nanpanaspis* 为代表的“南盘鱼目” (*Nanpanaspidiformes*), 以 *Huananaspis* 为代表的“华南

鱼目”(“Huananaspidiformes”)、以 *Duyunolepis* (= *Duyunaspis*) 为代表的“都匀鱼目”(“Duyunolepidida”)(= *Duyunaspidida*) 以及以 *Hanyangaspis* 为代表的“汉阳鱼目”(“Hanyangaspidida”) 的成员。目前看来后四个目的建立作为与多鳃鱼目或盔甲鱼目平行的分类单位, 依据都尚不充分。而“Huananaspidiformes”这个“目”甚至可能是人为的, 其不同成员被归入这个目的依据——吻突, 是由于类似的生活方式而产生的趋同现象。总之, 这四个“目”与多鳃鱼目有着密切关系, 在侧线系统的分布类型上属于多鳃鱼类型, 而不属于真盔甲鱼类型。

## 二、侧线的分布

盔甲鱼类的感觉管穿行于外骨骼之中, 因此, 在其经过的地方外骨骼中留下管道。但是由于管道表面的覆盖骨层很薄, 除了化石保存得非常完好的少数情况下, 覆盖骨层常常剥失, 从而管道露出呈沟状。在异甲鱼类和现生鱼类感觉管通常是通过短的分枝与外界沟通, 因而在鳞片或甲片上留有这些短管开向外界的感觉孔 (sensory pore)。盔甲鱼类可能也是这种情况, 不过迄今尚未在其甲片上发现这种小孔, 这可能是由于其感觉孔很小或稀疏的缘故。当然, 覆盖层很少保存, 而妨碍了观察和研究, 也是一个原因。在异甲鱼类中, 当感觉管经过自然风化或人工处理而暴露出来时, 在感觉管主干两侧常可看到许多短的分枝, 这些分枝在数目上应该是与感觉孔相对应的。而在盔甲鱼类中, 暴露出来的感觉管则是光滑的, 没有显示出分枝。由于缺乏可供作细微结构研究的材料, 目前尚不了解其中缘由, 究竟是因为分枝稀少、太细, 或者分枝垂直地由感觉管主干上上升到甲片表面, 抑或其他原因。

盔甲鱼类的感觉管目前仅发现于背甲部分, 而在保存有腹甲的种类如 *Polybranchiaspis* (刘玉海, 1965, 1975) 和 *Hanyangaspis* (Pan, 1984) 中, 表明腹甲不具感觉管。

总的说, 盔甲鱼类的侧线系统是由两对纵行干管和联络干管的横行管所组成。其中中背干管经过两眶孔的背侧, 而侧背干管则绕过眶孔的腹侧。

中背纵管由三部分组成, 由前而后依次为  $soc_1$ ,  $soc_2$  和  $mdc$ 。

$soc_1$  通常起始于背甲前缘, 经过中背孔侧面, 终止于眶孔的背前方, 其后端一般不与  $soc_2$  的前端衔接, 二者之间或多或少留有间隙。在 *Eugaleaspis xujiachongensis* 和 *Sanchaspis* 中(图 1D, 2D), 虽然  $soc_1$  与  $soc_2$  相遇, 但是二者呈明显的角度衔接。而在 *Yunnanogaleaspis* (图 2B) 中,  $soc_1$  与  $soc_2$  似乎是流畅地吻合, 不过这点尚待进一步证实, 因为在推测是连接点(或间断处)的地方, 感觉管保存不清楚(潘江、王士涛, 1980)。在 *Latirostraspis* 里, 于松果器官的前侧方具两对斜行短管, 其中后中方的一对当为  $soc_2$  无疑, 而侧前方的一对似乎为  $soc_1$ , 但更可能是眶下管的前部, 因为其侧端与背甲腹环上的眶下管可能连结 1F。

$soc_2$  在多鳃鱼类的多数种类里, 其两支呈 V 字形, 由眶孔背前方向后中方吻合于松果器官之后。但是在 *Cyclodisaspis* 中, 其两支于松果器官之后彼此平行向后伸延, 从而形同漏斗状(刘玉海, 1975)。如上所述, *Latirostraspis* 的  $soc_2$  则仅为一对短管, 位于松果器官的前侧方, 略呈倒八字形。至于真盔甲鱼类, *Sinogaleaspis* 的  $soc_2$  约在通过松果器官的水平线上与  $mdc$  衔接, 因此  $soc_2$  于松果器官之后的部分楔入两侧的  $mdc$  之间(图 2A)。而于

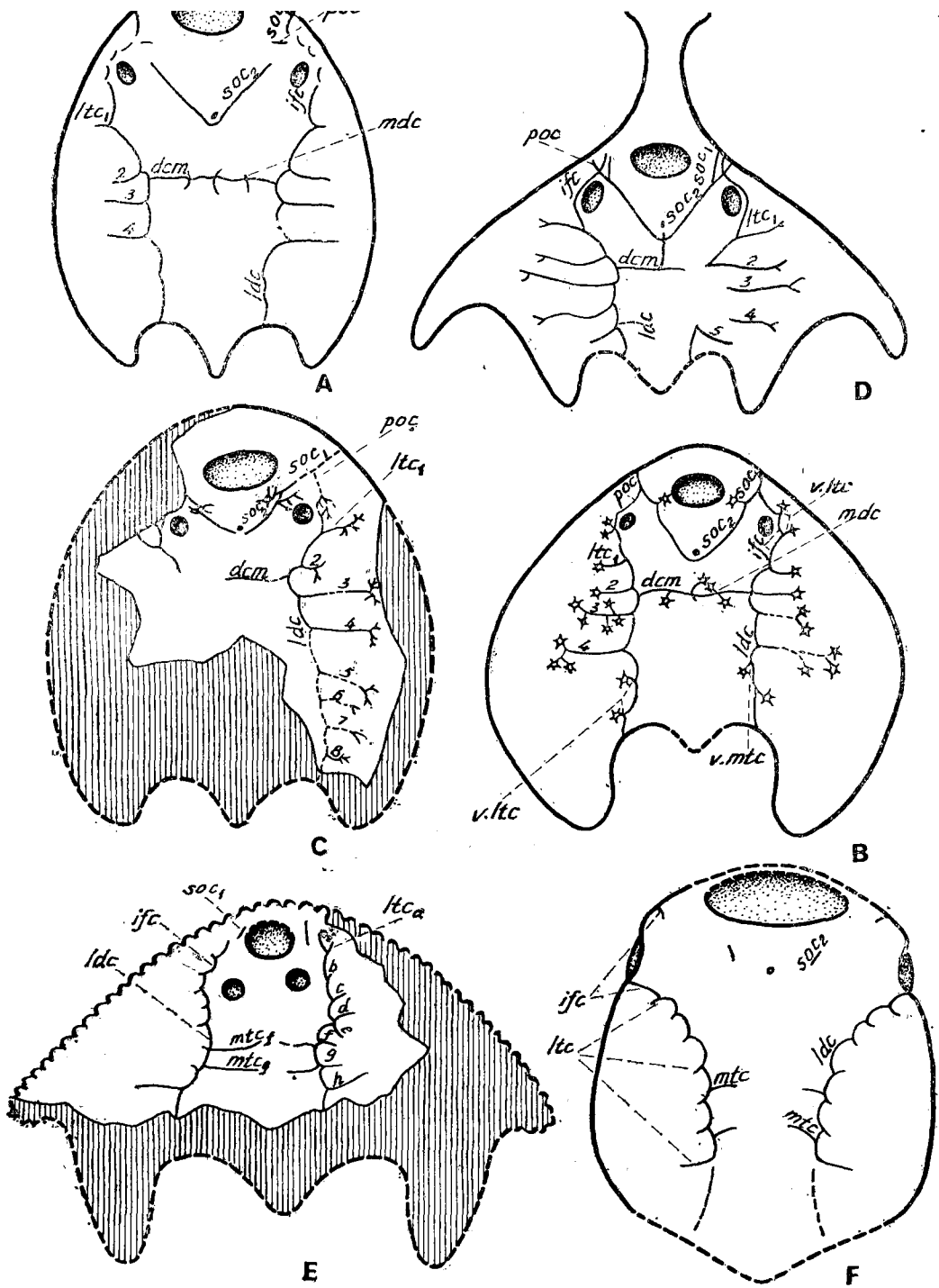


图 1 多鳃鱼类的感觉管

Fig. 1 The sensory canals of polybranchiaspid galeaspids

A, *Polybranchiaspis liaojiaoshanensis* (from Liu, 1975); B, *Laxaspis qujingensis* (from Liu, 1975); C, *Dongfangaspis major* (from Liu, 1975); D, *Sanchaspis magalarostrata* (from Pan et Wang, 1981); E, *Dayongaspis hunanensis* (partly redrawn from Pan et Zeng, 1985); F, *Lairostraspis chaohuensis* (partly redrawn from Janvier, 1984);

*dcm*, 背联络管 (dorsal commissure); *ifc*, 眶下管 (infraorbital canal); *ldc*, 侧背管 (lateral dorsal canal); *ltc<sub>1-8</sub>*, 第 1 至第 8 侧横管 (first to eighth lateral transverse canals); *ltc<sub>a-h</sub>*, 侧横管 a 至 h (lateral transverse canal a to h); *mdc*, 中背管 (median dorsal canal); *mtc<sub>f-g</sub>*, 中横管 f 和 g; *mtc<sub>f</sub>* 可能相当于 *dcm* (median transverse canal f and g, probably *mtc<sub>f</sub>* corresponding to *dcm* in the other galeaspids); *poc*, 眶前联络管 (preorbital commissure); *soc<sub>1</sub>*, 前眶上管 (anterior supraorbital canal); *soc<sub>2</sub>*, 后眶上管 (posterior supraorbital canal); *v. ltc*, 侧横管退化残迹 (the vestige of the lateral transverse canal); *v. mtc*, 中横管退化残迹 (the vestige of the median transverse canal)

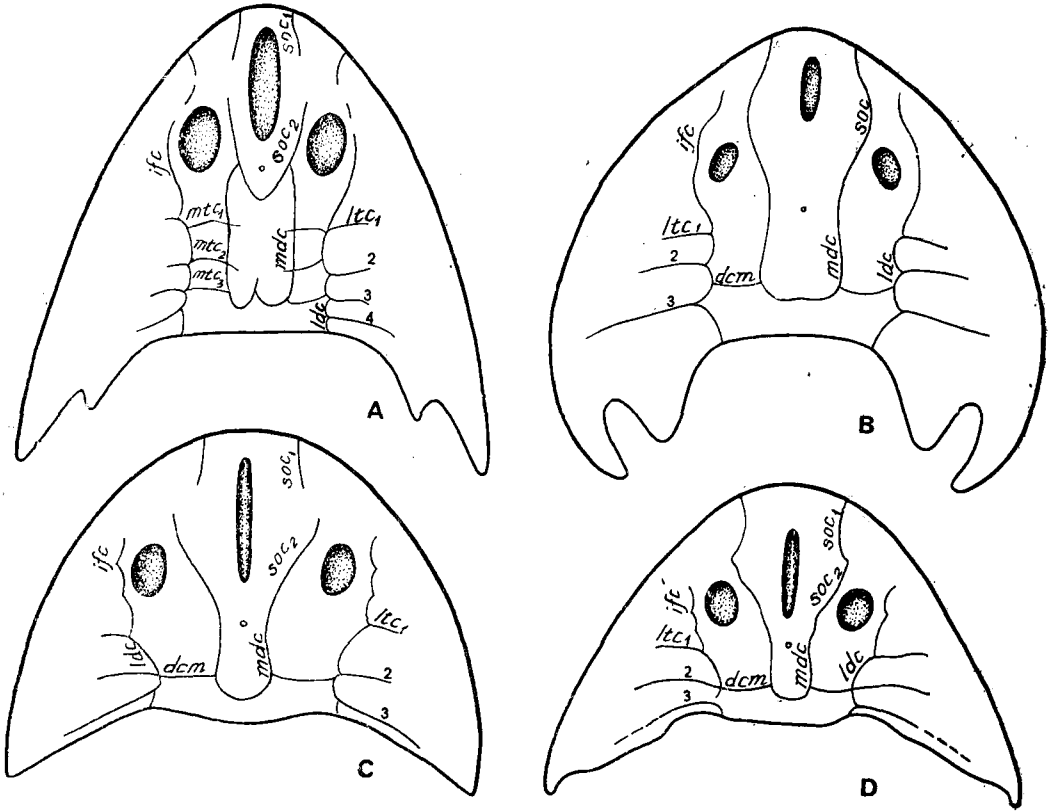


图2 真盔甲鱼类的感觉管

Fig. 2 The sensory canals of eugaleaspid galeaspid

A, *Sinogaleaspis shankouensis* (from Pan et Wang, 1980);

B, *Yunnanogaleaspis major* (from Pan et Wang, 1980);

C, *Eugaleaspis changi* (from Liu, 1975);

D, *Eugaleaspis xujiaohongensis* (from Liu, 1975);

$mtc_{1-3}$ , 第1至3中横管, 可能  $mtc_2$  与其他盔甲鱼类的  $dcm$  相当 (first to third median transverse canal, probably the second one corresponding to  $dcm$  in the other galeaspid)

其他简字说明见图1 (For lettering else see fig. 1)

*Sinogaleaspis* 以外的真盔甲鱼类,  $soc_2$  在松果器官之后的部分, 即与  $mdc$  衔接点之后的部分, 完全消失, 所以  $soc_2$  与  $mdc$  吻合成连续的纵管 (图 2B-D)。值得提出的是 *Dayongaspis* (图 1E), 在这里  $soc_1$  是存在的, 但是较短, 位于中背孔两侧。关于  $soc_2$ , 由于至今只发现一件标本, 潘江等 (1985) 谨慎地评述其存在与否尚待证实。不过考虑到感觉管保存良好状况, 特别是 *Dayongaspis* 的眶孔彼此靠近, 同时又向中背孔靠拢,  $soc_2$  在 *Dayongaspis* 中很可能已经消失。类似的情况曾见之于骨甲鱼类和胴甲鱼类, 该二者由于眶孔彼此靠近, 常常导致眶上管的退化或完全缺失。如果上面推论是正确的,  $soc_1$  和  $soc_2$  退化的类似情况可能也存在于诸如 *Duyunolepis*, *Neoduyunaspis* (潘江等, 1978) 及 *Xiushuiaspis* (潘江等, 1983) 等之中。在这些种类里, 其侧线系统尚极少了解, 但它们的眶孔彼此靠近, 同时又靠近中背孔。实际上, 上述 *Latirostraspis* 也属于  $soc_1$  和  $soc_2$  退化的例子。

$mdc$ : 中背干管的这一部分只在真盔甲鱼类里发育。上面已经叙述过, 其前端与  $soc_2$

衔接,而其后端接近,但不到达背甲后缘。两侧的 *mdc* 后端向背中弯曲并于背中线汇合,形成封闭的奶头形。*mdc* 在多鳃鱼类的大多数种类里已经消失,但在某些种类里,如 *Polybranchiaspis*, *Laxaspis*, *Damaspis*, 尚保留残余,成为与 *dcm* 呈十字交叉的一对短管(图 1A, B, 本文;王念忠、王俊卿, 1982)。

侧背干管包括两部分: *ifc* 和 *ldc*。该干管通常是连续的,前端起始于眶孔的前侧方,向后绕过眶孔腹面,然后与对侧的一支近于平行的伸延至背甲后缘。这对纵管前端一般不到达背甲边缘,但在 *Sinogaleaspis*, 也许还有 *Dayongaspis*, 却是例外(图 1E, 2A)。不过在 *Sinogaleaspis* 中, *ifc* 骤然弯向背甲侧缘的部分,很可能代表一对横行感觉管。关于这点我们将在下面讨论。

横行感觉管方面,乃是与上述纵行感觉管交叉的横向感觉管。为了叙述上的方便,这里将由 *ldc* 向侧面发出的侧横管标以 *ltc*, 而位于 *ldc* 之间的中横管标以 *mtc* 或 *dcm*。

横行感觉管在不同种类里,数目和形态变化均较大。就眶孔之后的横管而言,在多鳃鱼类中,诸如 *Polybranchiaspis*、*Laxaspis*、*Damaspis*, 可能还有感觉系统尚不十分了解的 *Diandongaspis*、*Siyingia* 以及 *Cyclodiscaspis* 等种类,只具有 4 对发育的侧横管,自眶孔之后向后依次排列 (*ltc*<sub>1-4</sub>, 本文, 图 1A, B; 刘玉海, 1975, 图 5A, 6, 9, 11; 王念忠、王俊卿, 1982, 图 1)。虽然在 *ltc*<sub>4</sub> 之后有时尚有 1—3 对退化的侧横管,但仅残留为侧纵管上的突起 (*v. ltc* 本文, 图 1A, B; 王念忠、王俊卿, 1982, 图 1)。而在 *Sanchaspis* 中,侧横管的数目则为 5 对 (*ltc*<sub>1-5</sub>, 图 1D), 在 *Dondfangaspis* 中更多达 8 对以上 (*ltc*<sub>1-8</sub>, 图 1C)。在所有上述种类里中横管却只有一对 (*dcm*, 图 1A—D), 并且左右支在背中线汇合形成联络管。该联络管大致与第 2 对侧横管相对应,位于第 2 对侧横管 (*ltc*<sub>2</sub>) 略后方,或一端与第 2 对侧横管相对,而另一端则位于第 2 对侧横管略后方。除 *dcm* 之外,中横管的退化残余虽然偶尔也有发现,但均在 *ltc*<sub>4</sub> 之后(王念忠、王俊卿, 1982, 图 1; *v. mtc*, 本文, 图 1A, B)。*dcm* 在上述种类里稳定地发育, 可以作为盔甲鱼类不同种类间横行感觉管进行同源关系对比的很好标志。即是说,在上述种类里尽管侧横管在数目上变化很大,而在不同种类里, *dcm* 则是相当的,因而本文中相同标号的侧横管在同源关系上也应相当。

至于真盔甲鱼类,由于背甲眶孔以后的部分显著缩短,其侧横管只有 4—3 对,而且最后一对侧横管距背甲后缘很近。其中具有 3 对侧横管的种类乃是 *Yunnanogaleaspis* 及 *Eugaleaspis* (据作者最近观察, *E. xiushanensis* 可能也只有 3 对侧横管)。它们也只有一对中横管,并且和上述多鳃鱼类一样,大致与第 2 对侧横管相对 (*dcm*, 图 2B—D)。因此,该中横管应当与上述多鳃鱼类的 *dcm* 相当,而第 4 对侧横管在这里则是退化了。但是, *Sinogaleaspis* 则具有 4 对侧横管; 而中横管则多达 3 对,按照排列顺序它们分别与前 3 对侧横管相对应。因此,其中的第 2 对中横管应与上述多鳃鱼类和真盔甲鱼类的 *dcm* 相当,虽然第 2 对中横管在这里位置略在第 2 对侧横管之前。

就目前所知,具有 1 对以上中横管的种类,尚有 *Sanqiaspis*, *Latirostraspis* 及 *Dayongaspis*。它们可能都具有 2 对中横管。由于它们的情况各异,下面将分别叙述。

关于 *Sanqiaspis*, 在同一地点和层位的这个属的标本,先后被订为两个种, *S. rostrata* 和 *S. sichuanensis* (刘玉海, 1975; 潘江等, 1978)。其间的不同,仅在于前者所依据的标本只显示出一对侧纵干管,而后者所依据的标本尚保存有 V 形眶上管和横过侧纵干管的两

对横向感觉管。因为感觉管是反映在背甲印模上的印痕,这个差别看来是保存方面的原因造成的。所以 *S. sichuanensis* 应是 *S. rostrata* 的同物异名。总之,从目前的材料看,*Sanqiaspis* 的侧线系统了解尚不充分,可能比较退化,在纵干管中只有后眶上管和侧纵管的眶后部分保留,而横向感觉管除上述两对横管外,尚有些横管退化后的残迹,呈现为侧纵管上的突起。这两对横管每对显然包括侧横管和中横管,但是确切指出它们与其他盔甲鱼类中的 *dcm* 的相对关系目前尚有困难。不过这两对横管是相邻的,并且是位于侧纵管于眶孔后弯向中背方的部位,而在其他多鳃鱼类中,*dcm* 也是处于这样的位置,因此,有可能其中前一对横管与 *dcm* 相当。

至于 *Latirostraspis*, 侧线系统也较退化(图 1F)。侧横管已经相当缩短,数目至少 7 对。中横管则为两对,大致上分别与第 5 和第 6 对侧横管相对。这样,看来在 *Latirostraspis* 中没有与上述盔甲鱼类的 *dcm* 相对应的中横管存在。问题是 *Latirostraspis* 的第 1 对侧横管是否与其他盔甲鱼类的第 1 对侧横管,即 *ltc*<sub>1</sub>, 相当。因为从后面的描述中将会看到,在 *ltc*<sub>1</sub> 之前尚有若干对横管,只是在前述种类里已经退化了。从 *Latirostraspis* 的中横管在背甲上的位置看,与其他多鳃鱼类的 *dcm* 相比,确实是明显靠后。然而这在一定程度上是与 *Latirostraspis* 的背甲松果前区相对短而松果后区相对长有关。因此不能排除 *Latirostraspis* 的前一对中横管与 *dcm* 相当的可能。当然,这一设想尚待进一步的材料证明。

最令人感兴趣的是 *Dayongaspis*。这个属迄今还只发现一件背甲、背甲吻缘及后缘缺失。其侧背干管很可能由背甲后缘一直伸达或接近吻缘。保存有侧横管 8 对 (*ltc*<sub>a-h</sub>, 图 1E), 间隔均匀地从背甲眶前区到眶后区依次排列。中横管只有两对 (*mtc*<sub>f-g</sub>), 其中可能是 *ltc*<sub>f</sub> 与诸如 *Polybranchiaspis* 和 *Eugaleaspis* 的 *dcm* 相当。如果是这样,同其他盔甲鱼类相比,在 *ltc*<sub>c</sub> 以前大约 4 对侧横管是额外多出的;在这当中至少 2 对是位于眶孔之前。这对于认识其他盔甲鱼类眶孔之前的横管大有帮助。前面提到 *Sinogaleaspis* 的 *ifc* 前端弯向背甲侧缘的部分应属于横行管,即是从这里得到的暗示。而在 *Laxaspis* 和 *Damaspis* 中,位于侧纵干管眶侧部分的突起,则应为横管退化后的残迹。此外, *Polybranchiaspis liaojiaoshanensis* 中, *ifc* 前端弯向背中方并插入 *soc*<sub>1</sub> 和 *soc*<sub>2</sub> 之间的这部分感觉管 (*poc*) 也当属于横行管。类似的情况还见之于 *Laxaspis*、*Siyingia*、*Damaspis* 及 *Sanchaspis*。只不过在 *Sanchaspis* 中 *poc* 进一步向腹方伸延,从而与 *ifc* 呈十字交叉。*poc* 可能与 *Sinogaleaspis* 的 *ifc* 弯向背甲侧缘的部分相当。上述眶前的横管已经变形或严重退化,虽然我们可以根据 *Dayongaspis* 作出解释,但目前还难于指出它们与 *Dayongaspis* 眶前横管的确切对应关系。

最后,我们来讨论存在于某些盔甲鱼类中背线上的纵行管。在 *Sanchaspis* 中,沿背甲中线具一短管,起始于松果器官稍后,向后延伸,穿过 *soc*<sub>2</sub> 的顶点而达 *dcm* (图 1D)。而在 *Polybranchiaspis*、*Laxaspis*、*Damaspis* 里,这条短管则更短,仅呈现为与 *dcm* 呈十字交叉的短突。于 *Sinogaleaspis* 中,两侧的中背管后端弯向背中线,彼此会合并向前突伸成短的管(两中背管后端间的横行部分可能是代表中横管的一部分)。表面看这些沿中线的短管象是一条纵管退化的残余,不过由于侧线神经总是两侧对称分布的,因此,它们应是横行管的分支。类似的情况曾见之于分布在某些异甲鱼类腹甲上的侧线系统 (Kiaer et Heintz, 1935; Denison, 1964) 和 *Stegobanchiaspis* 的眶上管 (Elliott, 1985)。

### 三、比 较

盔甲鱼类的  $soc_1$  和  $soc_2$  应与异甲鱼类的  $soc$  (图 3A-D) 相当, 并部分地与骨甲鱼类的  $pc$  (图 4B) 相当, 看来是无疑的。对于异甲鱼类的  $soc$  的解释意见并不一致, 但是一般认为至少其前部与鱼类的眶上管同源 (Stensiö, 1926, 1964; Säve-Söderbergh, 1941; Wangsjö, 1952; Denison, 1964)。至于其后部, Stensiö (1926, 1964) 认为它与  $cos$  属于同一横管, 并与七鳃鳗的松果后横线 (transverse line behind pineal opening) ( $pic$ , 图 4E) 和骨甲鱼类的松果后线 (postpineal line) ( $pc$ , 图 4B) 相当; 而 Säve-Söderbergh (1941) 则将其与总鳍鱼类的额凹线 (frontal pit line) 对比。不管如何有一点看来是清楚的, 盔甲鱼类  $soc_2$  的后部和异甲鱼类  $soc$  的后部和骨甲鱼类的  $pc$  同七鳃鳗的  $pic$  一样, 代表一对横向感觉管。就支配神经而言, 支配骨甲鱼类  $pc$  和七鳃鳗  $pic$  的侧神经伴随的是三叉神经, 可能是相当浅眼支 (n. ophthalmicus superficialis) (Janvier, 1974)。按照盔甲鱼类  $soc_1$  及  $soc_2$  和异甲鱼类  $soc$  行经眶孔背侧, 其侧神经当和鱼的眶上管的一样, 也伴随三叉神经的浅眼支。而  $soc_2$  和  $soc$  于松果器官之后的部分, 则可能是该侧神经分支所支配。盔甲鱼类中  $soc_1$  和  $soc_2$  常分成两段, 可能是由于它们的支配神经属于两个分支, 类似的情况见之于七鳃鳗的眶下管 (图 4E, 本文; Janvier, 1964)。至今尚未发现七鳃鳗存在眶上管, 而在骨甲鱼类中, 除  $pc$  外, 眶上管的眶前部分仅见之于 *Cephalaspis excellens* (Wängsjö, 1952)。

盔甲鱼类的  $mdc$  与异甲鱼类的  $mdl$  相当也是明显的。不过如上所述, 在多鳃鱼类中该感觉管常常退化。多数古生物学家认为异甲鱼类的  $mdl$  与某些鱼类的中背侧线相当, 但是 Holmgren (1942, [cf. Denison, 1964]) 则将其与鱼类的主侧线管对比。从盔甲鱼类的情况看,  $mdc$  不伸达背甲后缘, 并趋向退化, 更有利于前者的观点。与盔甲鱼类  $mdc$  相当的感觉管, 于骨甲鱼类中, 只有少数种类里存在, 通常出现在头甲的间带部分 ( $dc$ , 图 4B); 在七鳃鳗中, 也只存于眶后联络支之后 ( $dc$ , 图 4E)。

在侧纵管方面, 盔甲鱼类的  $ifc$  与异甲鱼类、骨甲鱼类和七鳃鳗的同名感觉管是同源, 从其行经眶孔腹侧来看, 这样对比问题是不大的。解剖表明, 骨甲鱼类和七鳃鳗的  $ifc$  和鱼类的眶下管一样, 是由侧神经颊支 (buccalis nerve) 所支配 (Stensiö, 1963; Janvier, 1974)。同样, 盔甲鱼类的  $ldc$  应分别与异甲鱼类的  $ldl$ , 骨甲鱼类和七鳃鳗的  $lc$  相当。后两者的  $lc$  的后部由伴随迷走神经的侧神经纤维所支配; 而其前部, 即  $pcm$  之前的部分, 则是由耳前和耳后发出的纵行侧神经联络支所支配 (同上), 也就说其中可能包含了第 VII, IX, X 对脑神经的侧神经纤维。这和鱼类的情况是类似的, 鱼类的主侧线于上颞管向前至眶下管的部分也是过渡性的, 由第 IX 对脑神经的侧神经纤维所支配。

在横行管方面, 总地说, 同异甲鱼类相比, 盔甲鱼类的横管于侧纵管之间的部分 ( $mtc$ ) 常处于退化状态, 但是位于侧纵管侧面的部分 ( $ltc$ ) 则通常非常发达。而异甲鱼类则相反, 于侧纵管外侧部分仅存在于少数种类 (图 3B), 并且很不发育, 颇类似 *Latirostraspis* 和 *Sanqiaspis* 的情况, 仅呈现为短突。不过在骨甲鱼类中, 横管于侧纵管外侧的部分一般是发育的 (图 4)。由于盔甲鱼类的横行管在数目上变化很大, 因此, 无论在盔甲鱼类的不同种

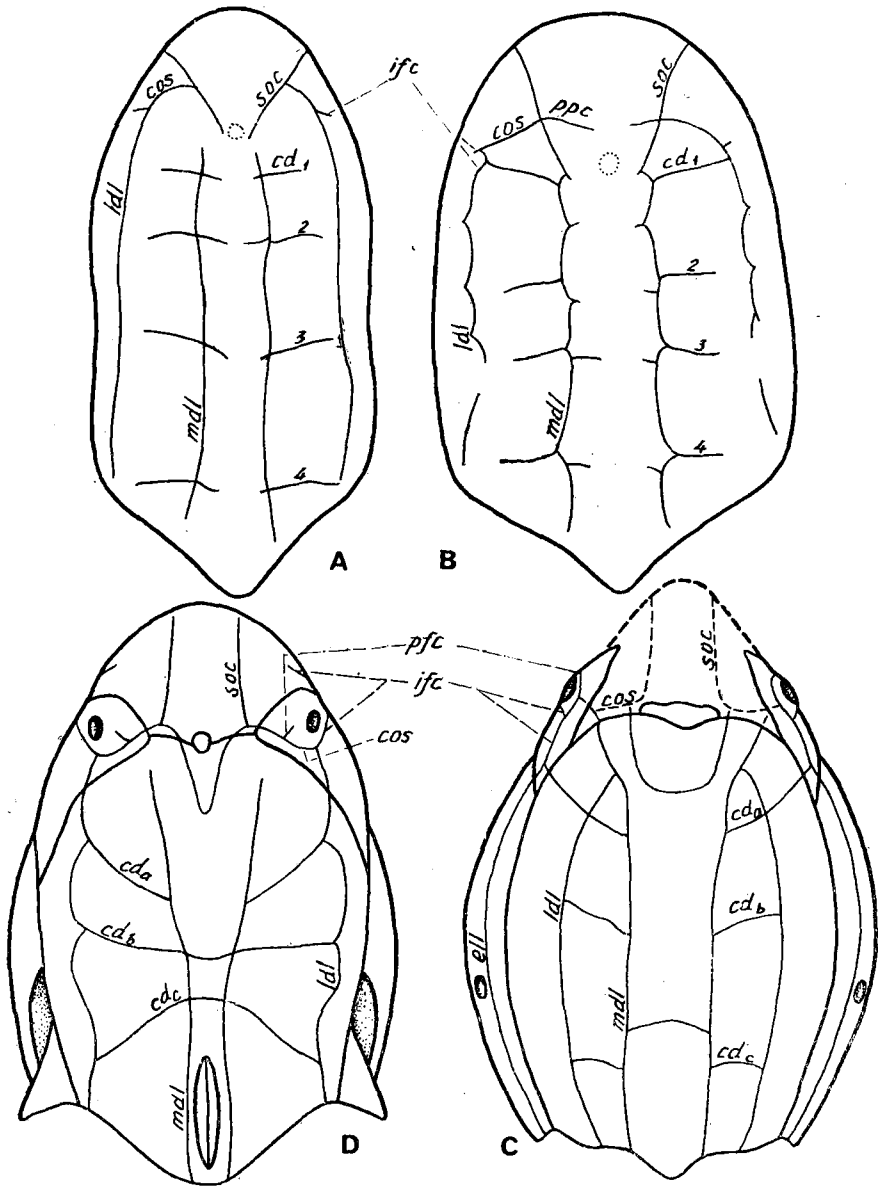


图3 异甲鱼类的感觉管

Fig. 3 Dorsal sensory line system in heterostracans

A, *Poraspis polaris* (from Kiaer et Heintz, 1935); B, *Dinaspidella robusta* (from Kiaer, 1932); C, *Traquairaspis pococki* (partly redrawn from Stensiö, 1964); D, *Simopteraspis primaera* (from Stensiö, 1964)。

$cd_{1-4}$ , 第1至第4背横联络支 (first to fourth dorsal transverse commissures);  $cd_{a-c}$ , 背横联络支 a 至 c (dorsal transverse commissures a to c);  $cos$ , 眶上横联络支 (transverse supraorbital commissure);  $ell$ , 外侧管 (external lateral canal);  $ifc$ , 眶下管 (infraorbital canal);  $ldl$ , 侧背管 (lateral dorsal line);  $mdl$ , 中背管 (medial dorsal line);  $pfc$ , 深联络支 (profundus canal);  $ppc$ , 松果前横联络支 (prepineal transverse commissure);  $soc$ , 眶上管 (supraorbital canal)



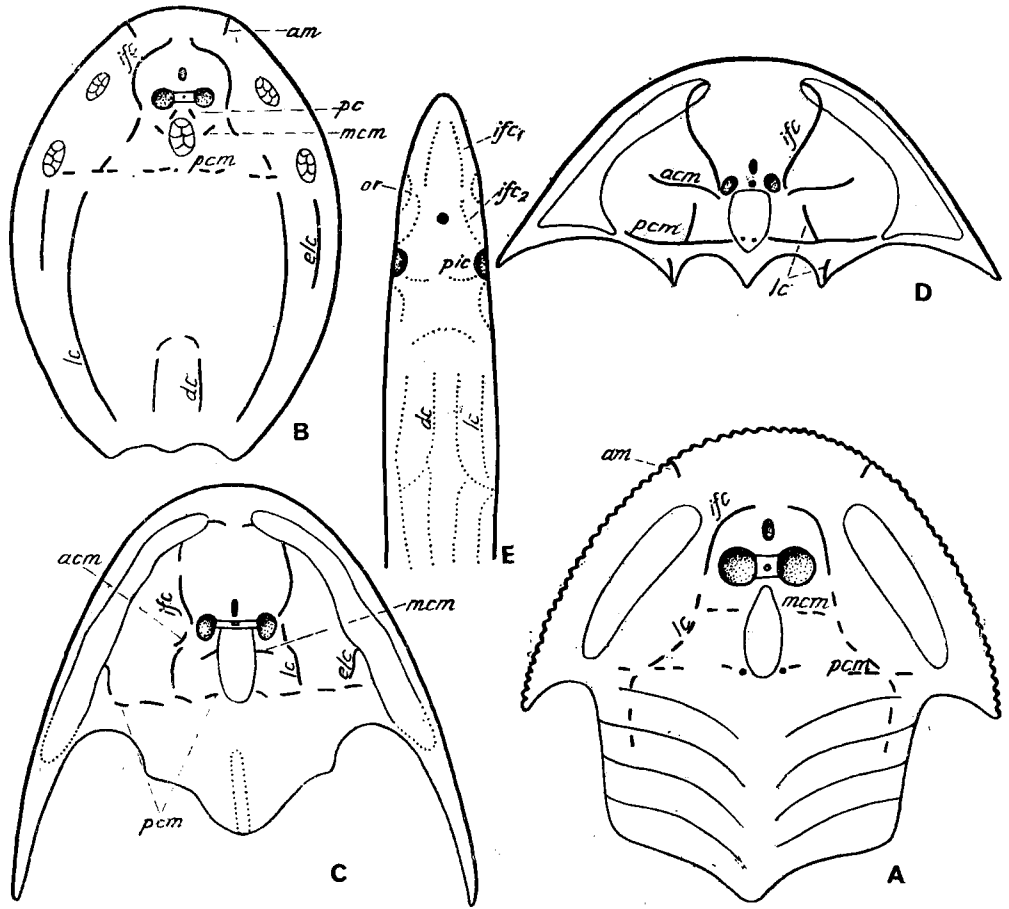


图 4 骨甲鱼类和七鳃鳗的感觉管

Fig. 4 Sensory line system of osteostracans and petromyzontid

A, *Thyestes verrucosus* (from Denison, 1951); B, *Tremataspis schmidti* (from Robertson, 1938); C, *Cephalaspis signata* (from Wängsjö, 1952); D, *Benneviaspis hiltedahlhi* (from Janvier, 1974); E, *Petromyzon fluviatilis* (from Stensiö, 1932).

am, 前缘线 (anterior marginal line); acm, 前联络支 (anterior commissure); dc, 中背线 (dorsal line); elc, 外侧线 (extra-lateral line); ifc, 眶下线 (infraorbital line); ifc<sub>1</sub>, 前眶下线 (anterior division of infraorbital line); ifc<sub>2</sub>, 后眶下线 (posterior division of infraorbital line); lc, 侧背线 (lateral dorsal line); mcm, 中联络支 (middle commissure); or, 口缘线 (sensory line along mouth opening); pc, 松果后线 (postpineal line); pcm, 后联络支 (posterior commissure); pic, 松果孔后横线 (transverse line behind pineal opening)。

类之间,还是与其他无颌类,进行逐条对比都较困难。所以这里拟取 *Polybranchiaspis* 和 *Eugaleaspis* 作为代表来进行讨论。如前所述,在眶孔之后前者具 4 对发育的侧横管,后者只有 3 对;但均只有一条中横联络支,并且该联络支与 *lic*<sub>2</sub> 大致相对应,同时又是位于内耳之后。除 *cs*<sub>0</sub> 和 *ppc* 之外,异甲鱼类在眶孔之后一般也具有 4 对(如 *cyathaspids*) 或 3 对(如 *pteraspids*) 横行管 (*cd*<sub>1-2</sub>, *cd*<sub>a-c</sub>, 图 3)。其中 *cd*<sub>2</sub> 位于内耳之后,因此 Sæve-Söderbergh (1941) 认为 *cd*<sub>2</sub> 与鱼类的上颞管 (supratemporal canal) 同源,而 *dc*<sub>1</sub> 则相当于鱼类的头

部中凹线 (middle pit line of the head), 而 Stensiö (1926, 1964) 则倾向于  $cd_3$  与鱼类的上颞管相当。盔甲鱼类的情况看来有利于 Sæve-Söderbergh 的观点, 也就是说盔甲鱼类的  $dcm$  与异甲鱼类的  $cd_2$  相当, 并与鱼类的上颞管同源。至于骨甲鱼类, 眶孔之后只有 3 对横行管 ( $acm, mcm, pcm$  图 4A-D)。其中  $acm$  变化很大, 如存在, 只有位于侧纵管外侧的部分发育。对该管的解释颇不一致, 无论如何, 它紧靠近眶孔之后, 在 *Polybranchiaspis* 和 *Eugaleaspis* 的上述横行管中, 可能没有和其相当者。骨甲鱼类的  $mcm$  被认为可能相当于鱼类的头部的中凹线 (middle pit line of the head) (Stensiö, 1927, 1932; Wängsjö, 1952) 而  $pcm$  最为发达, 常呈不连续的数段短管。一般认为至少  $pcm$  于侧纵管之间的部分与鱼类的上颞管相当 (Stensiö, 1927, 1932; Wängsjö, 1952; Janvier, 1974, 1975)。

至于眶孔前的横行管, 多鳃鱼类的  $poc$  和 *Sinogaleaspis* 中  $ifc$  向侧腹方弯曲的部分, 有可能相当于骨甲鱼类的前缘管 ( $am$ , 图 4A, B)。前缘管被看成与七鳃鳗的环绕口孔的围口管 ( $or$ , 图 4E) 相当, 或者解释为眶下管的横向分支 (Stensiö, 1927; Wängsjö, 1952; Janvier, 1974)。

余下来的异甲鱼类的  $ppc$  和  $cos$ , 骨甲鱼类的  $acm$ , 在盔甲鱼类里好象没有感觉管与它们相当, 不过如果考虑到 *Dayongaspis* 自眶孔附近向前尚有数对横管, 可以相信其中某些横管应是与前述 3 对横管同源, 虽然目前还难于指出它们间的确切对应关系。

此外, 在异甲鱼类和骨甲鱼类中尚存在第 3 对纵管 ( $ell$ , 图 3C;  $elc$ , 图 4B, C), 它们位于侧纵管的腹侧面。与此相当的感觉管在盔甲鱼类中迄今尚未发现。然而, 第 3 对纵管也只存在于少数骨甲鱼类和异甲鱼类中, 因此, 该纵管在已知盔甲鱼类中已经退化, 这不是不可能的。

前面曾经提到, 在无颌类之间侧线系统的同源关系对比上, 不少地方是颇有分歧的, 而盔甲鱼类目前尚没有提供神经方面的依据, 因此, 上面的对比乃是粗略的、尝试性的。

#### 四、讨论与结论

虽然在无颌类间某些感觉管的对比方面看法不一致, 但是一般都倾向于原始脊椎动物的侧线系统分布格局呈栅栏状, 即由纵行干管(就背面而言, 目前知道的计有 3 对, 已如上述)和联络这些纵管的横向管组成。而异甲鱼类的感觉管系统的分布则被认为是已知无颌类中更为接近这种想象的格局。从上面的描述和比较中可以看出, 盔甲鱼类的侧线系统显然也符合这种栅栏形分布格局, 并且可以与其他无颌类作相近的对比。因此, 无颌类的不同类群所具有的不同侧线分布类型, 都是从一种原始分布类型衍生而来。

*Dongfangaspis*, *Latirostraspis* 特别是 *Dayongaspis*, 其数目众多而排列间隔均匀的横向感觉管有力地暗示, 原始脊椎动物的横向感觉管是按节排列的, 只是由于眼、鼻等感觉器官的存在, 在眶孔之前的部分这种排列受到了干扰。

就感觉管的布局而言, 在盔甲鱼类中, *Sinogaleaspis* 在这方面保留了较多的原始性, 从而象异甲鱼类(特别是其中的杯甲鱼类)那样, 更为接近这种设想的原始脊椎动物侧线系统分布格局。

在某些盔甲鱼类中, 由于其眶孔相互靠拢并向中背孔接近, 从而导致眶上管的退化,

这种颇类似于骨甲鱼类的情况,乃是一个很好的趋同现象的例子。

总的说,盔甲鱼类同异甲鱼类、骨甲鱼类一样,侧线系统的趋向是向简化,即减少感觉管的数目的方向发展。

在盔甲鱼类中,侧线系统存在两种类型。其一是多鳃鱼型,其中背管严重退化,只保留残迹或完全缺失。而另一种为真盔甲鱼型,其背中管发达。这两种类型在早志留世已经存在,因此,盔甲鱼类应在志留纪以前就分化成了多鳃鱼类和真盔甲鱼类两个分枝。

(1986年4月1日收稿)

### 参 考 文 献

- 王士涛、夏树芳等, 1980: 安徽巢县志留纪无颌类及鱼化石的发现及其意义。中国地质科学院地质所所刊, **1**(9), 101—112。
- 王念忠、王俊卿, 1982: 多鳃鱼类一新属及该类鱼感觉沟系统的变异。古脊椎动物及古人类, **20**(4), 276—281。
- 刘玉海, 1965: 云南曲靖地区早泥盆世无颌类化石。同上, **9**(2), 125—134。
- , 1975: 川滇早泥盆世的无颌类。同上, **13**(4), 202—216。
- , 1979: 关于汉阳鱼(*Hanyangaspis*)的系统位置及其在划分地层时代上的意义。古生物学报, **18**(6), 592—596。
- , 1985: 盔甲鱼类 *Antiquisagittaspis cornuta* (新属、新种)在广西六景下泥盆统的发现。古脊椎动物与古人类, **23**(4), 247—254。
- 刘时藩, 1983: 四川秀山无颌类化石。同上, **21**(2), 97—102。
- 潘江、王士涛、刘运鹏, 1975: 中国南方早泥盆世无颌类及鱼化石。地层古生物论文集, 第一辑, 135—169。
- , ——, 1978: 中国南方泥盆纪无颌类及鱼化石。华南泥盆系会议论文集, 298—333。
- , ——, 1980: 盔甲鱼类在华南的新发现。古生物学报, **19**(1), 1—7。
- , ——, 1981: 云南早泥盆世多鳃鱼类的新发现。古脊椎动物与古人类, **19**(2), 113—121。
- , ——, 1983: 江西修水西坑组多鳃鱼目化石一新科。古生物学报, **22**(5), 505—509。
- , 曾祥渊, 1985: 湘西早志留世溶溪组无颌类的发现及其意义。古脊椎动物与古人类, **23**(3), 207—213。
- Denison, R. H., 1964: The Cyathaspididae: a family of Silurian and Devonian jawless vertebrates. *Fieldiana (Geol.)*, **13** (5), 309—473。
- Dineley, D. L. and Loeffler, E. J., 1976: Ostracoderm faunas of the Delorme and associated Silurian and Devonian Formations North West Territories, Canada. *Special Papers in Palaeontology*, **18**, 1—214。
- Elliott, D. K., 1983: New Pteraspidae (Agnatha, Heterostraci) from the Lower Devonian of Northwest Territories, Canada. *J. Vertebrate Paleontology*, **2**(4), 389—406。
- Kiaer, J., 1932: The Downtonian and Dittonian Vertebrates of Spitsbergen: 9 Suborder Cyathaspidae. *Skr. Svalbard Ishavet*, **52**, 1—26。
- , Heintz, A., 1935: The Downtonian and Dittonian Vertebrates of Spitsbergen: Suborder Cyathaspidae Part 1, Family Cyathaspidae Kiaer. *Skr. Svalbard Ishavet*, **40**, 1—138。
- Janvier, P., 1974: The sensory-line system and its innervation in the Osteostraci (Agnatha, Cephalaspidomorphi). *Zool. Ser.* **3**, 91—99。
- , 1975: Anatomie et Position Systématique des Caleaspides (Vertebrata, Cyclostomata, Céphalaspido-morphes) du Dévonien inférieur du Yunnan (Chine). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **278**(41), 1—16。
- , 1984: The relationships of the Osteostraci and Galeaspida. *J. Vertebrate Paleontology*, **4**(3), 344—385。
- Pan, J., 1984: The Phylogenetic Position of the Eugaleaspida in China. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, **107**(3), 309—319。
- Säve-Söderbergh, G., 1941: Note on the dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidous* Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive Vertebrates. *Zoologiska Bidrag Uppsala*, **20**, 523—541。
- Stensiö, E. A., 1926: On the sensory canals of *Pteraspis* and *Palaeaspis*. *Ark. Zool.*, **18A** (19), 1—14。
- , 1927: The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Part 1, Family Cephalaspidae. *Skr. Svalbard Nordishavet*, **12**, 1—391。
- , 1932: The cephalaspids of Great Britain. *British Museum (Nat. Hist.)*, 1—220。
- , 1964: Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. in Piveteau, J., *Tarise Paléontologie*, **4**(1), 96—

382.

Wängsjö, G., 1952: The downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen: 9 Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* 97, 1—611.

## THE SENSORY LINE SYSTEM OF GALEASPIDA (AGNATHA)

Liu Yuhai

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*)

**Key words** Galeaspida; sensory line system

### Summary

In this paper the sensory line system of Galeaspida is systematically described and a comparison of it is made between Galeaspida and other groups of Agnatha.

The sensory line system of Galeaspida is so far known only on the dorsal shield of the head. It consists of two pairs longitudinal stems and a varied number of transverse canals issuing from the stems.

The stems of the median pair, running dorsally to the orbital openings, include each three parts, the anterior division (*soc*<sub>1</sub>) and posterior division (*soc*<sub>2</sub>) of the supraorbital canal, and the median dorsal canal (*mdc*) (ifgs. 1—2). The anterior division, starting usually at the anterior margin of the shield, extends posteriorly and somewhat laterally. In most situation it stops at a distance in front of the anterior end of the posterior division, sometimes meets the latter at a pronounced angle, exceptionally continues smoothly with the latter. The posterior division normally converges with its fellow of the opposite side to a point just behind the pineal organ in most polybranchiaspids. It has lost its posterior part in eugaleaspids except *Sinogaleaspis*. Nevertheless, the supraorbital canals tend to be reduced in some polybranchiaspids. In *Dayongaspis*, for instance, the anterior divisions of the canals are shortened, while the posterior divisions are completely lost (fig. 1E). A reduction similar to that in *Dayongaspis* probably also occurs in *Duyunolepis*, *Neoduyunaspis* and *Xiushuiaspis*. Although the sensory line system is poorly known in these forms, the closeness of the orbital openings to each other and to the median dorsal opening, which has caused the reduction of the supraorbital canals in *Dayongaspis*, is revealed in them. Moreover, in *Latirostraspis* there are two pairs of short canals on the preorbital section of the shield. One pair, antero-dorsal to the orbital openings, doubtlessly corresponds to the anterior divisions of the supraorbital canals; while the other pair, at the edges of the shield in front of the orbital openings, seemingly represents the anterior parts of the infraorbital canals, for they most likely continue with the infraorbital canals on the ventral rim of the shield. If so, the anterior divisions of the supraorbital canals would have already disappeared here. Perhaps this is also true for some polybranchiaspids, such as *Hanyangaspis*, *Cyclo-discaspis* and *Sanqiaspis*, which like *Latirostraspis* have orbital openings at the edges of the shield and a widened median dorsal opening.

As to the median dorsal canals, they are developed in eugaleaspids, extremely reduced only as the tubers across the dorsal commissure or completely lost in polybranchiaspids. In *Sino-*

*galeaspis*, an eugaleaspid, the median dorsal canals join the posterior divisions of the supraorbital canals at a level through the pineal organ, so the posterior parts of the posterior divisions of the supraorbital canals wedge in between the two median dorsal canals behind the joints. As the supraorbital canals disappear behind the pineal organ, the median dorsal canals smoothly continue with them in other eugaleaspids. Anyway, the median dorsal canals never reach, but end at a distance in front of, the posterior margin of the shield.

The stems of the lateral pair, bypassing the orbital openings ventrally, are composed of the infraorbital canals anteriorly and lateral dorsal canals posteriorly. They begin anterolaterally to the orbital openings, usually do not reach the anterior margin of the shield. In the forms with orbital openings at the edges of the shield the stems go down onto the ventral rim of the shield when they bypass the openings. After bypassing the orbital openings, these stems sharply bend inward first, then run backward parallelly to each other and finally reach the posterior margin of the shield.

With regard to the transverse canals, those in front of the orbital openings will be dealt first. One pair of commissures, the preorbital commissures (*poc*), is found in *Polybranchiaspis*, *Laxaspis*, *Damaspis* and *Sanchaspis*. These commissures link the infraorbital and supraorbital canals of their respective side. Again, in *Sinogaleaspis* the anterior part of each infraorbital canal bends in lateral direction to the margin of the shield. This part would represent a lateral branch of, or a transverse canal issuing from, the infraorbital canal, and maybe corresponds to the preorbital commissure.

As to the canals behind the orbital openings, they are very variable in number. There are four pairs of lateral transverse canals issuing from the lateral stems in *Polybranchiaspis*, *Laxaspis*, *Damaspis* and, probably, also in *Diandongaspis*, *Siyingia* as well as *Cyclodiscaspis*, five pairs in *Sanchaspis*, at least eight pairs in *Dongjiangaspis* (this paper, fig. 1 A-D, *lrc*<sub>1-8</sub>; Liu, 1975, fig. 5A, 6, 9, 11; Wang et Wang, 1982, fig. 1); but in all these forms there is only one pair of median transverse canals, which unite with each other as a commissure, the dorsal commissure (*dcm*). Without exception, it is the second lateral transverse canals that the commissure is nearly in alignment with. This fact can be used as an indicator in a correspondence of the transverse canals in different galeaspids. Because of shortening of the postorbital section of the shield the lateral transverse canals are reduced in number in eugaleaspids. In most eugaleaspids exist only three pairs of the lateral transverse canals and one pair of median transverse canals, namely the dorsal commissure. According to the position of the dorsal commissure, it can be said that the fourth lateral transverse canals have disappeared here. Yet, the median transverse canals are up to three pairs and the lateral transverse canals are four pairs in *Sinogaleaspis*. Although among the median transverse canals only the both of the third pair unite with each other, in sequence the both of the second pair would be equal to the dorsal commissure. However, in the three genera, *Sanqiaspis*, *Latirostraspis* and *Dayongaspis* occur two pairs of median transverse canals. When making a comparison, we come across a bit of difficulty: which pair of the median transverse canals is homologous to the dorsal commissure? In *Sanqiaspis*<sup>1)</sup> it seems only two pairs of the transverse canals to be developed (Liu, 1975; Pan et Wang, 1978) and they cross the lateral stems of their respective side. The both canals of the anterior pair keep

1) *Sanqiaspis rostrata* Liu, 1975 and *S. sichuanensis* Pan et Wang, 1978, were based on the specimens from the same locality and horizon. The only difference between them is caused by the preservation of the sensory canals. Therefore, *S. sichuanensis* is a synonym of *S. rostrata*.

a distance from each other but the both of the posterior pair unite with each other. For the two pairs of the canals like the dorsal commissure in other forms are situated at the sharp bends of the lateral stems behind the orbital openings, either one or the other of the two pairs must be equal to the dorsal commissure. In *Latirostraspis*, as shown in fig. 1F, the two pairs of the median transverse canals are so far behind the orbital openings that neither seems homologous to the dorsal commissure. But, as the orbital openings are in position more anteriorly placed in *Latirostraspis* than in the typical polybranchiaspids, it is not impossible that the both median transverse canals of the anterior pair are equivalent to the dorsal commissure and the first three or four pairs of the lateral transverse canals in *Latirostraspis* have no correspondents in the typical polybranchiaspids. In *Dayongaspis* the two pairs of the median transverse canals are somewhat backward in position, too. For the same reason the anterior pair is appointed as the dorsal commissure in preference to the posterior one. Moreover, in the *Dayongaspis* the most interesting is the regular arrangement of the lateral transverse canals from the preorbital section to the posterior section of the shield. It hints that the transverse canals were segmentally disposed throughout the cephalic portion in original galeaspids. In fact it is to certain extent reflected in some other polybranchiaspids, such as *Polybranchiaspis*, *Laxaspis* and, especially, *Damaspis*, in which some tubers issue from the lateral stems in front of the first or behind the fourth lateral transverse canals. These tubers are certainly the vestiges of reduced transverse canals.

According to the above description, Galeaspida can be closely compared with other groups of Agnatha in the disposition of the sensory line system. In general, in the median stem the anterior division plus the posterior division of the supraorbital canal of Galeaspida is homologous to the supraorbital canal of Heterostraci and to the postpineal line of Osteostraci. But in Galeaspida the anterior division and posterior division of the supraorbital canal are probably innervated by different branches of the ophthalmicus superficialis. While the median dorsal canal is equal to the median dorsal line of Heterostraci and to the dorsal line of Osteostraci and Petromyzontia. Of the lateral stem the infraorbital canal in the four groups of Agnatha, as that in Pisces, is surely innervated by the buccalis nerve. The lateral dorsal canal is no doubt equivalent to the lateral dorsal line of Heterostraci, to the lateral line of Osteostraci and Petromyzontia and to the main lateral line of Pisces as well.

As for the transverse canals, it is not here intended to treat them one by one. First the stress is put on the dorsal commissure. It is most likely equivalent to the second transverse canals of Heterostraci, the posterior transverse line of Osteostraci, the posterior series of the neuromasts of Petromyzontia and, probably, to the supratemporal canal of fishes. The anterior bent part of the infraorbital canal of *Sinogaleaspis* is maybe equal to the preorbital commissure of polybranchiaspids and probably corresponds to the anterior marginal canal of Osteostraci.

The comparison indicates that the different types of the disposition of the sensory line system in the different groups of Agnatha are derived from a general pattern that, as many paleontologists and biologists have suggested, is composed of longitudinal stems and transverse branches linking them. As is well known, on the dorsal side of the head in Osteostraci and Heterostraci there are three pairs of stems, the median one, the lateral one and the external one. But the last one has not yet been found in Galeaspida, probably it has disappeared in the known galeaspids, as it exists only in a few forms of Osteostraci or Heterostraci. The fact that numerous transverse canals occur in Galeaspida suggests that transverse canals were segmentally arranged throughout the cephalic division in original vertebrates.

The similarity of some forms, such as *Dayongaspis*, to Osteostraci in the tendency to the

reduction of the supraorbital canals is a good example of the convergence. The reduction occurring in the both groups is caused by a similar condition—the closeness of the orbital openings to each other.

Within Galeaspida, in the disposition of the sensory canals there are two types, the eugaleaspid type, with developed median dorsal canals; and the polybranchiaspid type, in which the median dorsal lines are reduced. The differentiation into the both types had been accomplished by Early Silurian. Therefore, Galeaspida would have been divided into polybranchiaspid branch and eugaleaspid branch before Silurian.

Since the establishment of the two orders, Eugaleaspidiformes (=Galeaspidiformes) and Polybranchiaspidiformes (Liu, 1965), which were later on combined into a superorder, Galeaspida, equal to Osteostraci and Anaspida in rank (Halstead (Tarlo), 1967), other four orders have been proposed under Galeaspida. They are Nanpanaspidiformes based on *Nanpanaspis* (Liu, 1975), Huananaspidiformes based on *Huananaspis* (Janvier, 1975), Duyunolepidida (=Duyunaspidida) based on *Duyunolepis* (= *Duyunaspis*) (Pan et Wang, 1978, 1982) and Hanyangaspidida based on *Hanyangaspis* (originally referred to Heterostraci (Pan et al, 1975), later proposed as a polybranchiaspid (Liu, 1979)). Now it seems that the evidence is not sufficient for any one of them to be ranked as a unit equal to Polybranchiaspidiformes or Eugaleaspidiformes. Even Huananaspidiformes is probably a polyphyletic group. In any case, they are more closely related to Polybranchiaspidiformes than Eugaleaspidiformes. So the terms, Polybranchiaspid branch or polybranchiaspid (s), are used here in broad sense.