

早泥盆世原始胴甲鱼类的胸鳍 及躯甲之后的结构¹⁾

张国瑞 王俊卿 王念忠

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要 记述了产自云南曲靖翠峰山早泥盆世无肢突型云南鱼类一新的属种——西屯副云南鱼 (*Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov.)。化石保存相当完好,一件是头、胸、尾自然相连的个体,另一件保存了与躯甲相连的左胸鳍甲的腹壁和一件完整的左前背侧片。因而,对迄今知之甚少的早期原始无肢突型胴甲鱼类的胸鳍甲和尾柄有了具体了解。新属一般特征与云南鱼属 (*Yunnanolepis*) 和长瘤鱼属 (*Phymolepis*) 最为接近,不同之处在于鳞片厚、呈疣突状,彼此互不覆压,无尾鳍叶;鳍甲外侧缘高,内(中)缘低,由5列纵向鳍列、每列不少于10块菱形小鳍片组成。此外,对同层另一类早期具有原始肢突的曲靖鱼 (*Chuchinolepis*) 的胸鳍甲着生方位和鳍甲与肩带间的关接方式也进行了讨论。

关键词 云南曲靖,早泥盆世,胴甲鱼类,云南鱼,曲靖鱼,形态学

中图法分类号 Q915.862

胴甲鱼类在中、晚泥盆世曾广布世界,是地史上出现较早的原始有颌类之一。由于它们肩带的腋窝内有一特殊的“盔”状肢突,躯干外覆骨甲和形如棒状的胸鳍,因而被认为是脊椎动物中最特化的类型。因此,这些特殊的形态结构理所当然地成了胴甲鱼类系统演化过程中最重要的基本特点。了解处在不同地史时期不同演化阶段的胸鳍甲和肩关节的形态特点就显得格外重要。

自从在我国早泥盆世地层发现了无肢突型的云南鱼类 (*yunnanolepidoid*) 和具有原始肢突的“始突鱼类” (“*procondylolepid*”) 之后,在更早的早志留世又发现了石门鱼 (*Shimenolepis*)。这样,从形态结构和生存时代方面都突破了对胴甲鱼类的传统看法,揭开了深入研究胴甲鱼类的新篇章。

中、晚泥盆世的胴甲鱼类广布世界,种属繁多,研究历史相对较早,对其已有较清楚的了解。早泥盆世和更早的胴甲鱼类化石主要发现于我国云南,近年在与我国毗邻的越南也有发现。由于研究工作起步较晚,虽然发现了一大批重要化石,但对胸鳍甲和尾部的化石材料发现不多,知之甚少。特别是鳍甲化石由于其特殊的形态结构,成了胴甲鱼类系统演化过程的重要特征之一。了解不同历史阶段的胸鳍甲和肩关节形态结构的演化自然成

1) 中国科学院资源与生态环境研究重点项(编号: KZ952-S1-412)和国家自然科学基金项目(编号: 49572081)资助。

收稿日期: 1998-06-10; 修回日期: 2000-03-24

了认识胴甲鱼类各类群间亲缘关系和系统演化的关键材料。以前曾在一件翠峰山长瘤鱼 (*Phymolepis cuifengshanensis*) 躯甲的右侧保存了一列 4 块小鳍片和在一件小云南鱼 (*Yunnanolepis parvus*) 的躯甲之后保存了一小段覆瓦状排列的鳞片, 而对背鳍和尾鳍则一无所知(张国瑞, 1978; 张弥曼, 1980)。有原始肢突的曲靖鱼的鳍甲化石稍多些, 曾根据几件完好程度不同的鳍甲和鳍片进行了复原, 并以其开始出现原始肢突这一重要特征最早定名为始突鱼 (*Procondylolepis* Zhang 1984)。近年来, 在与我国化石产地相毗邻的越南的早泥盆世地层也发现了与我国云南早泥盆世相同的鱼化石群, 从曲靖鱼肩关节的形态结构可知其与始突鱼实系同物异名, 根据优先律的原则, 始突鱼一名应予废止。

由于迄今尚未发现曲靖鱼胸鳍甲与躯甲自然相连的个体, 因此, 在鳍甲的着生方位和其与肩带的联接方式上出现了不同意见(Zhu, 1996)。于是, 人们寄希望对更早期的胴甲鱼类, 特别是胸鳍甲、肩带和尾部有更具体的了解, 获得新信息。这不仅有利于了解早期胴甲鱼类肩带和鳍甲的具体结构, 也使我们能更深入地研究和认识整个胴甲类的系统演化史。

本文所记述的新属种——西屯副云南鱼 (*Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov.) 标本是王俊卿和王念忠 1987 年在曲靖翠峰山早泥盆世西屯组中部的同一地点采获的。3 件标本均为小型个体, 特征一致, 明显系同一属种。

1 标本记述

胴甲鱼目 *Antiarcha* Cope, 1885

云南鱼科 *Yunnanolepididae* Gross, 1965

副云南鱼属(新属) *Parayunnanolepis* gen. nov.

特征 见属型种。

属型种 西屯副云南鱼(新种) *Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov. (图 1; 图版 I, II)。

特征 个体小, 头、躯、尾全长约 60mm 的小型云南鱼类。眶窗大, 躯甲前、后等高, 背突和中背脊均发育。半月片(SL)特大, 呈三角形。中腹片(MV)较小。背鳍单一, 尾细长, 侧扁, 末端尖, 较被覆骨甲的头、躯甲部分长。背棱鳞发育。无尾鳍叶。胸鳍甲末端止于躯甲后缘之前。鳍甲由 5 纵列鳍片, 即背中列(cd 1-9)、腹中列(cd 1-9)、背侧缘列(Dml 1-9)、腹侧缘列(Vml 1-9)和中(内)缘列(Mm 1-9)组成。腹中列鳍片位于鳍甲腹壁正中, 与迄今所知胴甲鱼类不同。鳍甲侧缘高, 由背侧缘列和腹侧缘列两列鳍片的侧叶共同构成; 中(内)缘低平, 单独由中(内)缘列鳍片的背、腹叶形成。鳞片为粗大的圆形疣突状, 厚而稀疏, 彼此互不覆压, 略呈对角线状排列。鳞的表面附有颗粒状的小突起。

材料 3 件标本。一件是头、躯、尾自然连接在一起的完整个体(IVPP V 11679.1), 保存非常精美; 一件是与躯甲自然连接在一起的左胸鳍甲(V 11679.2), 该胸鳍甲的侧、腹壁保存得非常完整, 鳍片间界线清楚; 一件为保存在同一块标本上的左前背侧片(V 11679.3)。其中 V 11679.1 为正型标本。

产地与时代 云南曲靖翠峰山, 早泥盆世, 西屯组。

化石记述 在正型标本 V 11679.1 里,头、躯、尾自然连接在一起,是迄今所知早泥盆世胴甲鱼类化石中保存最完整的一件标本。头、躯、尾全长约 60mm。躯甲前部因侧压稍有变形,头甲和躯甲的确切长度已无法测知。躯甲的背壁较腹壁窄,但保存较好,头甲中长 7.7mm,躯甲背长 19mm,头、躯甲长度之比为 2/5。眶窗明显较大,从标本上看,较中颈片宽,位置也似乎较云南鱼类的更近前缘。眶窗内的松果片(Pi)、吻片(R)和巩膜片(ScI)都完好保存,其形状完全与长瘤鱼(*Phymolepis*)的一致,惟有头甲前部的感觉沟看不清,无法确认。眶窗之后,后松果片(pp)和中颈片(Nu)之间的界线清楚,为典型的云南鱼型的排列方式。躯甲前、后中背片之间,后侧片(PL)与后腹侧片之间以及前、后腹侧片之间的界线比较清楚,但背壁和侧壁骨片之间的界线,大多因骨片受挤或脱落而观察不到。一件保存在同一块标本上的左前背侧片(ADL)(V 11679.3)(图版 II, 4)保存完好,背叶的前缘很宽,向后急剧变窄,背中缘被前中背片覆盖的覆盖区也完好无缺,据此判断新属种西屯副云南鱼的前中背片的前缘和云南鱼(*Yunnanolepis*)、长瘤鱼一样,都是前缘较尖的类型。在该前背侧片背叶前缘下方,即前内横嵴(cit)背枝的前缘,还可以看到其与头甲后缘关节的滑车关节窝,此窝上、下缘的关节嵴都很发育。后中背片(PMD)小,在正型标本上保存完好,后缘呈弧形后突,与小云南鱼的相似,完全没有形成长瘤鱼那种瘤突的迹象。躯甲右侧的骨片大多脱落,惟有后腹侧片的侧叶保存完好,与后侧片(PL)间的界线清楚,可知后腹侧片侧叶很低。躯甲的腹壁骨片保存完好,从前向后的眶下片(SO)、半月片((SL)、前腹侧片(AVL)均被修出来。半月凹大,半月片三角形,此一特点与具有长方形半月片的云南鱼和长瘤鱼不同。中腹片(MV)小,虽然骨片没完全出露,从两侧前腹侧片腹叶对接的中部长于与中腹片相接的下部,充分说明了这一特点与中腹片很大的计氏云南鱼(*Yunnanolepis chii*)不同,与小云南鱼(*Y. parvus*)和翠峰山长瘤鱼(*Phymolepis cuihengshanensis*)的则较一致。从躯甲后缘的脏面修理出左后腹侧片的肛下部分,躯甲腹壁后缘短而钝,与云南鱼、长瘤鱼肛下部后缘呈截形的情形完全一致。躯甲侧壁的后内横嵴(cr. tp)的侧枝远位于后腹侧片侧叶的后缘之前,足以表明新属具有云南鱼型后内横嵴着生靠前的特点。

然而,最使人感兴趣的还在于躯甲之后保存了尾部,因为这部分是难得保存的,特别是与躯体保持自然连接的几率更少。尾完整,形细长,侧扁,左侧较右侧保存好,但右侧尾端完整,可以弥补左侧的不足。尾部长 33.3mm,比前部覆盖骨甲的头、躯甲部分长,二者长度之比为 5:4。背鳍单一,位偏前。躯甲之后包括背鳍在内,都覆以粗大、疣突状的鳞片,鳞片厚而疏,彼此互不覆盖,呈对角线排列,大小不一致;尾端尖,背缘有一列小而排列整齐的棱鳞(图版 I, 1; 图 1A),每个鳞片表面还附有颗粒状的细小斑点。有关早泥盆世胴甲鱼的鳞片,目前仅知小云南鱼为菱形覆瓦状排列,其他知之甚少,无法进行更多的比较。已知在中、晚泥盆世数量最多、分布最广的沟鳞鱼(*Bothriolepis*)的鳞片细小,已呈退化趋势;浆鳞鱼(*Remigolepis*)的鳞片较大,也比较厚,但表面光滑无纹饰,与新属种差别明显。

V 11679.2(图版 I, 3, 4; 图 1A、B、C)是一件与躯甲保持自然连接的左胸鳍甲及部分胸甲,该鳍甲的背壁没有保存,近、末两端也稍缺损,但对鳍甲来说,这已是多年求之不得的珍品。鳍甲细长,不分节,背腹向扁平,并微向内弯,保存长度 11.5mm,宽 2.65mm,鳍甲末端远未达到躯甲的侧后缘。鳍甲最引人注目也是最显著不同于已知胴甲鱼的特点是整个鳍甲被形状一致、大小变化不大的菱形小鳍片所覆盖。各鳍片间的界线清楚,前后略

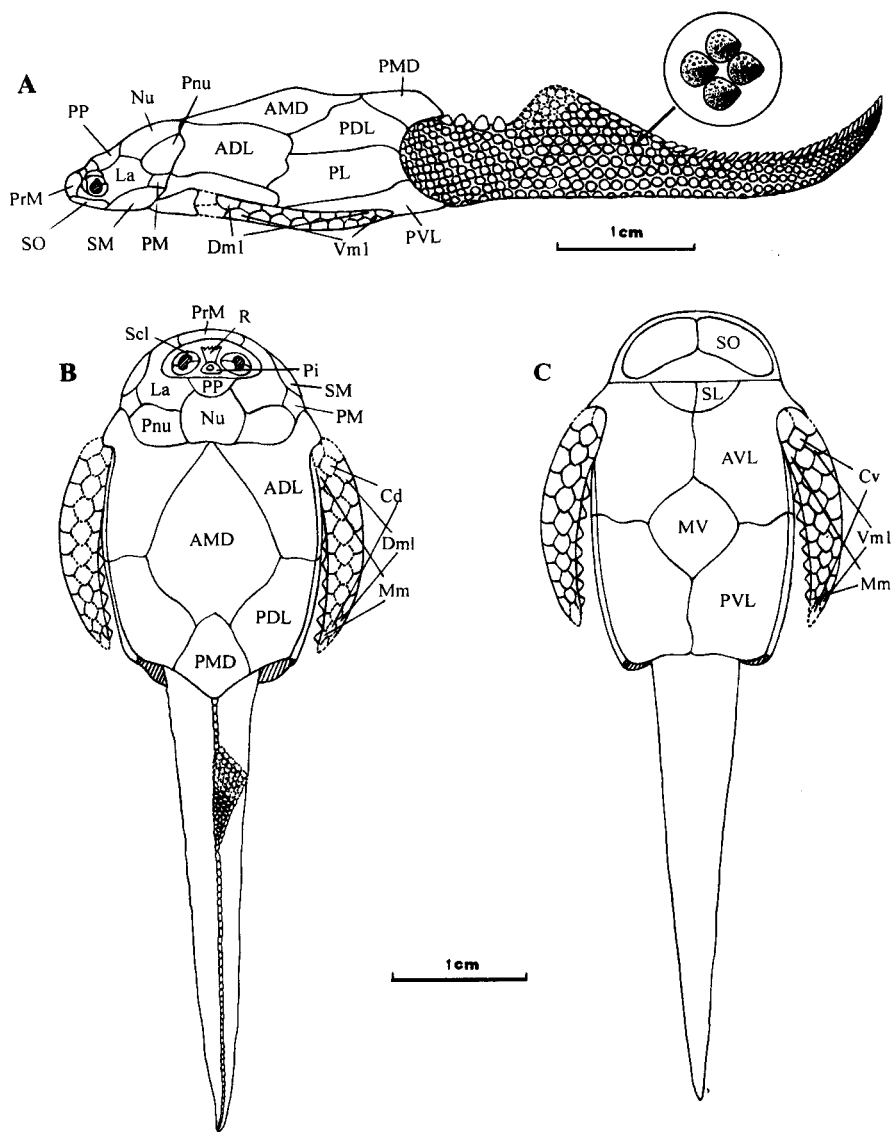


图1 西屯副云南鱼(新属新种)复原

Fig.1 *Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov., outline restoration

A 侧视(in lateral view); B 背视(in dorsal view); C 腹视(in ventral view)

有覆压。各列鳍片之间彼此镶嵌,排列整齐,由前向后随着鳍甲逐渐变窄,鳍片也相应缩小。从仅有的鳍甲腹壁的内部看,包括侧缘鳍片在内横向排列保存了4纵列鳍片,构成了鳍甲的整个腹壁和侧壁的大部分。正中一列鳍片平整,每一鳍片长稍大于宽,从前向后,纵向保存了9块菱形鳍片,因鳍甲近端保存不全,推测当不少于10块。根据该列鳍片所处位置,显然是腹中列鳍片。该列有些鳍片的两端略凸,覆压相邻鳍片的后或前端,表明鳍甲外壁的鳍片有轻微的前压后或后压前的现象。紧挨腹中列的外侧一列保存也很完好,不同之处是该列鳍片明显由侧叶和腹叶两叶构成,在鳍甲的内部,两叶间约以直角相夹共

同构成鳍甲的腹侧缘列,在腹侧缘列侧背缘上方,还有若干保存不全的鳍片,尽管该列鳍片仅保存一小部分,从其与腹侧缘列侧叶的背缘交错相接的情况,完全可以断定这是鳍甲背侧缘列侧叶的残存部分(图版 I, 4)。小小几件破碎的背侧缘片,完全可以表明新属鳍甲的侧壁系由背侧缘和腹侧缘列鳍片的侧叶共同组成。而在腹中列鳍片的内侧,即靠近躯甲的一侧,保存了与腹中列鳍片相接的中(内)缘列三角形的部分鳍片,在该列鳍甲近端的几件鳍片,仍保留一些背叶的残余,其与上述三角形的腹叶以锐角相交共同构成鳍甲的中(内)缘,表明鳍甲的中(内)缘系由单列即中(内)缘列鳍片构成。整个鳍甲侧缘高,中(内)缘低的外形是十分清楚的。中缘刺发育,形大、粗钝、稀疏,平均每一缘片只有一个。

从 V 11679.2 标本鳍甲的保存情况看,背壁缺失了背中列鳍片和内、外两侧与背中列相邻的中(内)缘列和侧背缘列两鳍列的背叶或部分。显然,新属副云南鱼的鳍甲就不是像已知胴甲鱼那样由 4 列大鳍片组成,而是由 5 列小鳍片组成。鳍甲中(内)缘低的外形,和中、晚泥盆世的沟鳞鱼、桨鳞鱼等鳍甲侧缘低、中(内)缘高的完全不同。遗憾的是鳍甲近端没有保存下鳍甲与肩带相接的部分,二者间的具体连接方式,有待新材料来补充。

2 比较与讨论

2.1 形态部分

虽然新属副云南鱼肩带的腋窝处保存不好,具体结构不得而知,但从头甲和躯甲总的外形轮廓、头甲和躯甲各块骨片的大小和形状以及后内横嵴的着生部位靠前等来看,新属无疑属于无肢突的云南鱼类,明显不同于具有原始肢突的曲靖鱼类。新属后腹侧片侧叶较低,与后内横嵴位置靠近躯甲后缘、后腹侧片侧叶较高、系统位置待定的沾益鱼(*Zhanjilepis*)区别明显。*Minicrania* 头甲、躯甲各骨片愈合紧密,又具有宽大、六边形的前中背片,与新属也极易区别。

新属的形态结构与云南鱼科的云南鱼、长瘤鱼两属最接近,特别是后中背片后缘呈弧形后突的形状,与计氏云南鱼最为一致。不同之处除二者个体大小不同外,新属背突和中背嵴都相当发育,计氏云南鱼则不甚明显;另外,计氏云南鱼躯甲低,背壁宽于腹壁,二者也有明显区别。在个体大小方面,新属与小云南鱼和翠峰山长瘤鱼均较一致,但新属躯甲前后等高,小云南鱼的躯甲则前低后高,背壁平,背突和中背嵴完全不发育,并在后中背片的背上方有一扬起的锥形突。鳞片方面,新属的鳞片为圆形疣突状,厚而稀疏,彼此互不覆压,呈对角线状排列。小云南鱼的鳞片菱形,较薄,前后覆压,与新属差别明显。和翠峰山长瘤鱼比,二者在背突和中背嵴的发育情况、鳍片的大小和一般形状上均较一致,但新属躯甲后方完全没有长瘤鱼所特有的圆形瘤突。

2.2 对修订云南鱼类(*Yunnanolepidoid*)特征的讨论意见

按发育系统学原理,只有近裔性状才是分类的主要依据。原始的近祖性状无助于识别类群。Zhu(1996)指出云南鱼类某些特征也曾出现在其他盾皮鱼类,应系共近祖性状(sympleiomorphies)。他对云南鱼类的特征重新进行了修订,排除了无肢突和眶前凹槽(preorbital depression)等云南鱼类的重要特点,代之以头甲宽、侧片大和前中背片前缘尖等特点。这里必须强调,王俊卿(1991)发现的最早的早志留世的石门鱼(*Shimenolepis*)也

属于云南鱼类。但石门鱼迄今未发现眶前凹槽和肩关节的材料,形态特征并不十分清楚,失去了谈论近祖近裔的依据。胴甲类是盾皮类的一个重要组成部分,盾皮类本身就是一个庞杂的原始有颌鱼类的混合体,其中有的类群可能在某些形态特征方面与胴甲类相近,但我们既不能单纯根据化石的时代先后确定祖裔关系,也不能单纯根据形态相近而下结论,因为还有趋同和平行演化的问题。真节甲类(Euathrodira)和胴甲鱼类间的系统演化关系迄今仍无定论。石门鱼在已知盾皮类中出现最早,如果隶属云南鱼类的石门鱼已经有了眶前凹槽和无肢突的肩关节,那么对于比它晚、有演化关系的盾皮类来说只能是近祖性状,对早泥盆世具有同样特征的云南鱼类并无影响;如果云南鱼类发生在某些有演化关系的盾皮鱼类之后,而在盾皮类中从未有过的眶前凹和无肢突等特征完全是新生近裔性状,那理所当然在云南鱼类特征中应予保留。同样道理,云南鱼类眼睛移至头顶,眶窗位近头甲前缘,吻片、松果片集中在眶窗之内,胸鳍由鳍片包被和鳍甲近端与躯甲有活动关节等均属早期云南鱼类的新生性状,在修订后的特征中应予保留。

有时,即使是近祖性状仍作为分类特征并不罕见,且较实用,如鸭嘴兽(*Ornithorhynchus*)是哺乳类动物,但仍以爬行动物的卵生、泻殖孔单一为特征而称其为单孔类就是一例。

2.3 云南鱼类胸鳍进化趋势

新属的鳍甲结构雄辩地表明,早期云南鱼类的胸鳍甲短小、不分节,具有侧缘高、中(内)缘低的形状。覆盖的鳍列由多到少,鳍片也是由多到少,由小到大,鳍列由多到少是鳍甲演化的趋势。鳞片的发展趋势则是从厚到薄,从不覆压到覆压的系统演化过程。

3 有关曲靖鱼(*Chuchinolepis*)鳍甲的着生方位及其与肩带连接方式的讨论

1984年,张国瑞记述了与云南鱼、长瘤鱼、曲靖鱼等一起采自曲靖翠峰山早泥盆世的几件不完整的胸鳍甲和局部保存的胸鳍肩关节,首次在早泥盆世地层内发现了在胸窝处有了原始肢突的胴甲鱼。

众所周知,胴甲鱼类的鳍甲特化程度高,变化快,从鳍甲的形态变化,大体上可以反映出具体某一胴甲鱼类在系统演化过程中所处的位置。但鳍甲化石保存难度很大,发现的几率更少,因此就越发珍贵。当时因未发现曲靖鱼的完整鳍甲,又未发现鳍甲与肩带自然连接的化石标本,鳍甲的着生方位及其与躯甲间的连接方式就成了大家比较感兴趣和关注的问题。

本文第一作者(1984)对曲靖鱼鳍甲的鉴定和鳍甲与躯甲连接方式推断的主要依据是:

- 1) 鳍甲的形状、轮廓和构成鳍甲各缘面的宽窄以及平直情况;
- 2) 各缘面每列鳍片的厚薄和排列顺序;
- 3) 各缘面纹饰的粗细和稀疏程度的比较;
- 4) 鳍甲近端与躯甲腋窝间是否吻合等。

Zhu(1996)以中、晚泥盆世那些高度特化的胴甲鱼,如沟鳞鱼和桨鳞鱼那种侧缘扁平、

中(内)缘偏高、能向侧方水平运动的鳍甲为模式,认为当时为曲靖鱼复原的外侧高、中(内)缘低的鳍甲着生方位不合理,有碍运动,而将鳍甲原地向外扭转了 90° 。结果,使鳍甲最窄、原本复原成侧壁的一面变成了腹壁;背壁成了侧壁;最宽最平的腹壁侧立起来成了紧贴躯甲的内壁,等于把原来一个扁平的鳍甲侧立起来。原来的锐棱状的中(内)缘朝上,致使鳍甲的背壁不见了。鳍甲着生方位的改变,必将导致每一鳍列和各列鳍片名称的改变,自然也相应改变了鳍甲与肩带间的连接方式(图 2, 3)。

首先,笔者认为朱敏对不同胴甲鱼类不同胸鳍甲的结构和不同的运动方式对认识胴甲鱼类发展演化的重要作用重视不够。因为中、晚泥盆世胴甲鱼的胸鳍甲所以能作水平向运动,是因为鳍甲的近端有强大的背、腹关节片合握着一个由肩带腋窝突出的形同“盔”状的肢突,二者间形成紧密的绞合关系,这是使鳍甲能在一定范围内作水平向运动的物质保证,是经历长期演化的结果。这种巧夺天工的精巧结构,并非从早期胴甲鱼类一开始就是如此,曲靖鱼鳍甲近端和肩带的腋窝,并未形成那种强大的关节片和盔状肢突,因此可以断定,像在浆鳞鱼胸鳍那种作水平向运动的方式是完全不可能的。不同结构自会产生不同的运动方式,反过来运动方式又能促使形态结构更好地适应运动的需要。从这种意义上看,晚期胴甲鱼类的侧缘扁、中(内)缘偏高的胸鳍甲也是对水平向运动的一种适应。机能与结构二者永远是统一的。笔者认为不能用晚期进步型(特化型)的鳍甲和肩关节的形态结构来论证早期原始型胴甲鱼类的鳍甲着生方位是否合理、对运动是否有利,并以此作为提出另一新观点的依据。进步型是从原始型经过长期发展演化而来,在演化的历史过程中每一结构的合理与否又都有其相对性。其情况犹如我们不能要求早期原始人类具有现代人类的体质形态是一个道理。

从朱敏文中图 27、28 看,鳍甲的着生方位表面上侧缘似乎扁了些,但整个鳍甲侧立起来确显得高了,以至于高到鳍甲近端已大大超出了腋窝的范围,鳍甲的背缘几乎接近前腹侧片(AVL)侧叶的高度。鳍甲背壁不见了,整个鳍甲由侧壁、腹壁和内(中)壁组成。原本作为中(内)缘列的鳍片成了中背列鳍片;扁平的中背列鳍片变成了侧缘列(M1)鳍片,如此侧缘列鳍片的形状扁平,而背中列鳍片反而成了左右两叶锐角相交的锐棱状,从鳍甲的整体形状看,此种着生方位,必使鳍甲末端上扬,不再能平卧水底,对于终生静栖水底的胴甲鱼类来说,此种着生方位显然是不合理的。朱敏在文章中虽未明确曲靖鱼鳍甲的运动方式,但既然以浆鳞鱼横向呈水平运动的鳍甲为模式,其意见当是不言自明的了。如此看

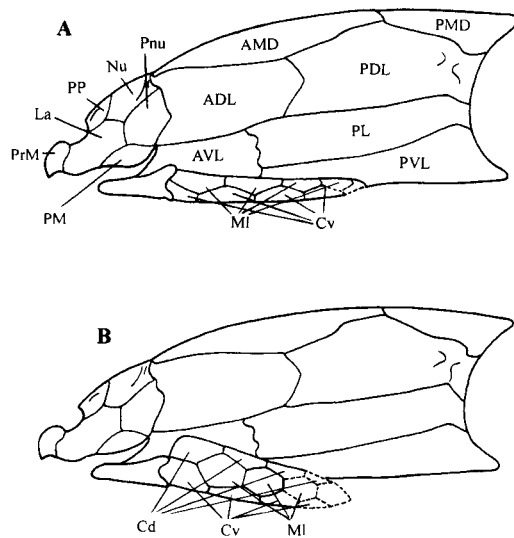


图2 曲靖鱼两种鳍甲不同着生方位示意图

Fig.2 Restoration sketch of pectoral fin different orientation of *Chuchinolepis* in left lateral view Trunk armour and head shield after Tong-Dzuy and Janvier (1991, fig.18), pectoral fin after Zhang (1984, fig.4), orientation(A) after Zhang (1984); (B) after Zhu (1996)

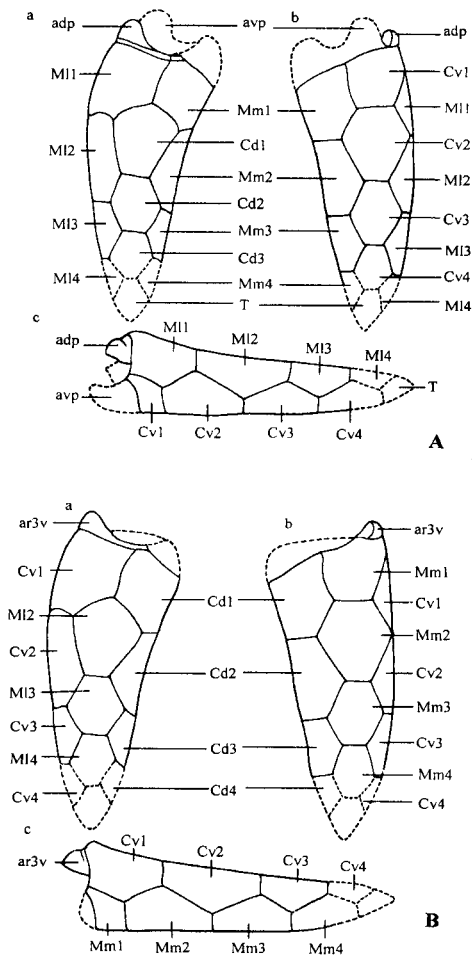


图3 曲靖鱼两种不同鳍片名称对照

Fig.3 Contrast between the different terminology about the plates of the pectoral fin of *Chuchino-lepis*

- A. In dorsal (a), ventral (b) and lateral (c) views, after Zhang (1984, fig.4)
 B. In lateral (a), mesial (b) and ventral (c) views, after Zhu (1996, fig.27)

坚持原来的见解,认为这种着生方位更自然合理。如此,鳍甲与肩带间的关连方式自然也恢复到原来的位置。至于腋窝中(内)缘有一光滑的 s.art 结构,笔者认为它只不过是在鳍甲运动过程中,随着鳍甲中(内)缘的上提和下拉的运动所形成的一个滑动轨道而已(见张国瑞 1984,图 1B;图版 I, 1b;图版 II, 2)。滑动面并非关节,因为它完全没有关接的功能。

本文第一作者从来没提出过曲靖鱼鳍甲近端有 3 个关节的论点,特在此予以澄清。

对曲靖鱼鳍甲着生方位及与其相关问题的讨论也许还要继续,当然更希望在不久的

来,朱所认为的这种胸鳍着生方位对运动实难有利。

鳍甲着生方位的扭转,直接关系到鳍片名称的改变和鳍甲与肩带的相接关系。张国瑞(1984)的复原在鳍甲近端背侧位与腋窝侧背缘的凹窝(f. apd)相接的背关节突(adp)在朱文转到了鳍甲的腹面与腋窝腹缘的沟状关节窝(f. apv)相接。既然背关节窝失去了与鳍甲直接的关接功能,朱将此窝(f. apd)作为鳍甲展肌固着的肌窝解释,于是朱认为在鳍甲与腋窝之间只有一个腹关节。这很难设想一个半圆球状的胸鳍关节突如何能在一个长条形的沟状腹关节窝里往复运动?固然,鳍甲的运动主要受外展、内收肌群的牵引,这些肌群起点虽各有不同,但终点均与鳍甲之内的鳍软骨相连,而不是与真皮成分的鳍甲发生关系。况且,根据常理,在鳍甲近端与腋窝间除肌群外也应有表皮软组织相连,这从腋窝周缘的一些无纹饰区就可以明证。但它们对鳍甲的运动起不了任何作用。

在纹饰方面,朱虽同意笔者以纹饰粗细和稀疏程度来判断鳍甲的背、腹壁的方法,但可能未曾注意到曲靖鱼鳍甲的侧壁(朱认为是腹壁)的纹饰更加粗糙这一事实(见张 1984,图版 I, 2b;图版 II, 4b;插图 2,4)。纹饰的粗细和稀疏程度是判断鳍甲是哪一缘面的重要根据之一。当然,按常规,凡是机体和外界接触频繁部位的皮肤总要厚些,纹饰也要粗些,在水生、陆生的低、高等脊椎动物皆如此。曲靖鱼由于是典型的底栖鱼类,鳍甲各缘纹饰的粗细差别自然应更为明显。

在曲靖鱼的鳍甲着生方位方面,笔者仍

将来能采到更好和保存更完整的标本, 对解决这一问题将是非常重要的。

本文记述的西屯副云南鱼(新属新种) (*Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov.) 的鳍甲完整、结构清楚, 又与躯甲保持自然连接, 虽与曲靖鱼分类位置不同, 但作为早期胴甲类的一员, 对说明曲靖鱼鳍甲的着生方位, 应是一个重要的实证。

致谢 张弥曼院士在本文成文中提出意见并帮助修改文稿, 李荣山先生帮助清绘插图, 作者在此向他们表示衷心的感谢。

THE STRUCTURE OF PECTORAL FIN AND TAIL OF YUNNANOLEPIDOIDEI, WITH A DISCUSSION OF THE PECTORAL FIN OF CHUCHINOLEPIDS

ZHANG Guo-Rui WANG Jun-Qing WANG Nian-Zhong

(*Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044*)

Key words Qujing, Yunnan, Early Devonian, Antiarchi, Yunnanolepidoidei, *Chuchinolepis*, morphology

Summary

The yunnanolepid antiarchs have been considered to be of the most primitive representatives of the suborder, especially those from the Early Devonian as being of crucial importance in the understanding of antiarch evolution. Their primitive aspects including head shield and trunk armour were dealt with by Liu (1963), Zhang (1978), Chang (1980), Young and Zhang (1992), and Zhu (1996). But the structure of the pectoral fin and tail have remained poorly understood.

A new yunnanolepid antiarch, *Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov. is described in this paper. It is a small one collected from Lower Devonian of Cuifengshan, Qujing, Yunnan. A total of three specimens were discovered. One of them had the head armour, trunk armour and the tail. The second one had a complete inside part of ventral and lateral wall of the left pectoral fin which contacts with the trunk armour. And the third was a complete left ADL plate. Associated with this antiarch are *Yunnanolepis parvus*, *Phymolepis cuifengshanensis*, *Chuchinolepis (Procondylolepis) gracilis*, *C. qujingensis* and *Zhanjilepis aspratilis* etc. In this paper we will describe the new antiarch and clarify certain aspects about comparative morphology of yunnanolepids and discuss the orientation of the pectoral fin and the structure of the dermal branchial articulations of *Chuchinolepis*.

Parayunnanolepis xitunensis gen. et sp. nov. with a slender tail is covered by the wart-shaped scales which have no overlapping with each other. The tail is longer than

the armour-clad parts. Its dorsal fin is single and no caudal fin. Its pectoral fin is unsegmented and consists of five longitudinal rows. Every row is covered by about ten small rhombus plates. The lateral margin of the pectoral fin is higher than that of the mesial one. These characters markedly differ from the euantiarchs of the Middle and Late Devonian and Chuchinolepids of the Early Devonian. This is the first report on pectoral fin and tail of the yunnanolepids. Besides the different structure of the pectoral fin, *Chuchinolepis* also has a robust branchial area on the AVL plate. But there is only a weak branchial area in the new genus. Although the new genus is not markedly different from other yunnanolepid forms known from the Early Devonian in morphological appearance, it is characterized by small in size; large orbital fenestra, dorsal wall of trunk armour narrower than the ventral wall; the dorsal process and median dorsal ridge well developed and the triangle shape of SL plate etc. The shape of the PMD plate of *Parayunnanolepis xitunensis* is very similar to that of *Yunnanolepis chii*, but the latter is larger in size, and has low and flat trunk armour and quadrangular SL plates. *Y. parvus* and *P. cui Fengshanensis* are similar in the scales. *Y. parvus* differs from the new genus in having a dorsal process on the PMD plate. While *P. cui Fengshanensis* differs from the new genus in having a long process on the PMD plate. The posterior position of the posterior transverse crista of *Zhanjilepis aspratilis* likes that in *Chuchinolepis*. It indicates that they belong to different taxa with the new genus.

Another problem is about the orientation of the pectoral fin of *Chuchinolepis*. In 1984, the first author reported the pectoral fin and pectoral fin articulation of *Chuchinolepis* collected from the Early Devonian in Qujing, Yunnan for the first time. Based on its important morphological character, the primitive branchial process appeared in the axillary fossa, it was named *Procondylolepis* and initially reconstructed at the same time. After that, some Early Devonian fossil fishes with the same characters were discovered in Vietnam. We found the *Procondylolepis* is synonym of *Chuchinolepis*, therefore the *Procondylolepis* should be abrogated. Since the available pectoral fin of the *Chuchinolepis* is disarticulated, Zhu (1996) proposed a new opinion based on euantiarchs (e.g. *Remigolepis*) fin orientation. According to Zhu's opinion, the pectoral fin in the *Chuchinolepis* has a laterally compressed shape, the ventral dermal branchial articulation is between the art.v and ar3v; the *Chuchinolepis* only has one proximal dermal branchial articulation; and the fossa is on the dorso-lateral margin if axillary fossa is the depression for the abductor muscle of fin. Zhu assumed that the "f.ab" fossa is insertion area for the abductor muscle of the fin in *Chuchinolepis*. But we thought that the "f.ab" fossa is not like a muscle insertion area. Therefore, we have to clarify which opinion being the most acceptable. We thought that the pectoral fin and pectoral fin articulation of Antiarchi is highly specialized forms, and the understanding of different morphological construction is the most significant for the

position and phylogenetic progress of antiarchs. The interpretation of pectoral fin plates of *Chuchinolepis* and its movable form are directly affected by the orientation of pectoral fin. After observations and comparisons to the fossils, the authors will adhere to the opinion (Zhang, 1984) that pectoral fin of *Chuchinolepis* has the orientation with higher lateral wall and lower mesial (inner) wall.

Two different orientation and different names of the pectoral fin plates are shown in fig.2 and fig.3.

The discovery of *Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov. undoubtedly attested the orientation of its pectoral fin with highly lateral wall and lower mesial (inner) wall. Despite the new genus having most differences from *Chuchinolepis* in the morphology and construction of pectoral fin and pectoral fin articulation, it strongly attests the orientation of the pectoral fin of *Chuchinolepis*.

References

- Chang M M (张弥曼), 1980. Preliminary note on a Lower Devonian antiarch from Yunnan, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **18**(3):179~189 (in Chinese with English summary)
- Gross W, 1965. Über die Placodermen-Gattungen *Asterolepis* und *Tiaraspis* aus dem Devon Bel-Giens. *Bull Inst R Sci Nat Belg Sci Terre*, **41**:1~19
- Hemmings S K, 1978. The Old Red Sandstone antiarchs of Scotland: *Pterichthyodes* and *Microbrachius*. *Palaeontogr Soc Monogr*, **131**:1~64
- Janvier P, Pan J, 1982. *Hyrceanaspis bliccki* n. g., n. sp., a new primitive euantriarch (Antiarcha, Placodermi) from the Eifelian of Northeastern Iran, with a discussion on antiarch Phylogeny. *Neues Jahrb Geol Palaont Abh*, **164**:364~392
- Liu S F (刘时藩), 1992. On the Lower Devonian antiarchians of Guangxi, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **30**(3):211~220 (in Chinese with English summary)
- Liu Y H (刘玉海), 1963. On the Antiarchi from Chutsing. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **7**(1):39~46 (in Chinese with English summary)
- Liu Y H (刘玉海), Wang J Q (王俊卿), 1973. Discussion on some stratigraphical problems of Devonian of East Yunnan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **11**(1):1~17 (in Chinese with English summary)
- Pan J (潘江), Wang S T (王士涛), Gao L D (高联达), 1978. Devonian continental and sedimentary formations of South China. In: *Symposium on the Devonian System of South China 1974*. Beijing: Geological Publishing House. 240~269 (in Chinese)
- Stensio E, 1931. Upper Devonian vertebrates from East Greenland. *Medd Gronl Geosci*, **86**(1):166~183
- Stensio E, 1959. On the pectoral fin and shoulder girdle of the Arthrodires. *K Akad Handl Ser 4*, **8**(1):5~63
- Tong-Dzuy T, Janvier P, 1990. Les vertebres du Devonian infeieur du Bac Bo oriental (Provinces de Bad Thai et Lang Son, Vietnam). *Bull Mus Natl Hist Nat Paris*, 4 Ser, **12**:143~223
- Wang J Q (王俊卿), 1991. The antiarchi from Early Silurian of Hunan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **29**(3):240~244 (in Chinese with English summary)
- Young G C, Zhang G R, 1992. Structure and function of the pectoral joint and operculum in antiarchs, Devonian placoderm fishes. *Palaeontology*, **35**:443~464
- Zhang G R (张国瑞), 1978a. The antiarchs of Early Devonian from Cuifengshan, Yunnan. In: *Symposium on the Devonian System of South China 1974*. Beijing: Geological Publishing House. 292~297 (in Chinese)
- Zhang G R (张国瑞), 1978b. The antiarchs from Early Devonian of Yunnan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **16**(3):148~186 (in Chinese with English summary)

- Zhang G R (张国瑞), 1984. New form of antiarchi with primitive branchial process from Early Devonian of Yunnan. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), 22(2):81~91 (in Chinese with English summary)
- Zhu M, 1996. The phylogeny of the Antiarcha (Placodermi, Pisces), with the description of Early Devonian antiarchs from Qujing, Yunnan, China. *Bull Mus Nat Hist Nat Paris, 4 Ser Sec C*, 18(2~3):133~347
- Zhu M, Janvier P, 1996. A small antiarch *Minicrania lirouyii* gen. et sp. nov., from the Early Devonian of Qujing, Yunnan (China), with remarks on antiarch phylogeny. *J Vertebr Paleontol*, 16(1):1~15

插图简字说明 (abbreviations used in text and figures)

- ADL 前背侧片 (anterior dorso-lateral plate)
- adp 胸鳍甲的背关节突 (dorsal articular process of pectoral fin)
- AMD 前中背片 (anterior median dorsal plate)
- ar3d 胸鳍甲的背关节区 (external articular area of Cd1)
- ar3v 胸鳍甲的腹关节区 (external articular area of Cv3)
- art.v 胸鳍膜质骨关节突的腹关节凹 (ventral articular depression for dermal process of pectoral fin)
- AVL 前腹侧片 (anterior ventro-lateral plate)
- avp 胸鳍甲的腹关节突 (ventral articular process of pectoral fin)
- Cd1~3 胸鳍甲的背中片 (dorsal centrals of antiarch pectoral appendage)
- cit 前内横嵴 (crista transversalis interna anterior)
- cr.tp 后内横嵴 (crista transversalis interna posterior)
- Cv1~4 胸鳍甲的腹中片 (ventral centrals of antiarch pectoral appendage)
- Dml 胸鳍甲的背缘侧片 (dorsal marginal plate of pectoral fin)
- f.ab 前腹侧片上的胸鳍外展肌固着窝 (fossa of AVL plate for abductor muscle of fin)
- f.apd 背关节窝 (dorsal articular fossa of axillary fossa)
- f.apv 腹关节窝 (ventral articular fossa of axillary fossa)
- La 侧片 (lateral plate)
- Mm1~4 胸鳍甲的中(内)缘片 (mesial marginals of antiarch pectoral fin)
- Ml1~4 胸鳍甲的侧缘片 (lateral marginal plate of pectoral fin)
- MV 中腹片 (median ventral plate)
- Nu 中颈片 (nuchal plate)
- PDL 后背侧片 (posterior dorso-lateral plate)
- Pi 松果片 (pineal plate)
- PL 后侧片 (posterior lateral plate)
- PM 后缘片 (postmarginal plate)
- PMD 后中背片 (posterior median dorsal plate)
- Pnu 副颈片 (paranuchal plate)
- PP 后松果片 (postpineal plate)
- pr.br 肢突 (branchial process)
- Prm 前中片 (permedian plate)
- PVL 后腹侧片 (posterior ventro-lateral plate)
- R 吻片 (rostral plate)
- Scl 巩膜片 (sclerotic plate)
- SL 半月片 (semilunar plate)
- SM 下缘片 (submarginal plate)
- SO 眶下片 (suborbital plate)
- T 端片 (terminal plate)
- Vml 胸鳍甲的腹侧缘片 (ventral marginal plate of pectoral fin)

图版说明 (Explanations of plates)**图版 I (Plate I)**

西屯副云南鱼(新属新种)(*Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov.)

1~2 正型标本 (Holotype), V 11679.1, $\times 2$, 1. 左侧视(left lateral view), 2. 右侧视(right lateral view); 3~4 一件与胸甲自然连接的左胸鳍甲(a left pectoral fin armour articulated with trunk armour), V 11679.2, $\times 5$, 出露鳍甲腹壁的内面(internal view of ventral wall)

图版 II (Plate II)

西屯副云南鱼(新属新种)(*Parayunnanolepis xitunensis* gen. et sp. nov.)

1~3 正型标本 (Holotype), V 11679.1, 1. 背视(in dorsal view), $\times 2$; 2. 躯甲腹壁的前部(anterior part of ventral wall of head shield and trunk armour in ventral view), 约 $\times 4$; 3. 头甲和躯甲的前部, 背视(anterior part of dorsal wall of head shield and trunk armour in dorsal view), 约 $\times 8$; 4. 左前背侧片, V 11679.3, 背视(a complete left ADL plate in dorsal view), 约 $\times 6$

