

隆德鱼的新材料及其系统关系的 初步分析——

辽宁西部晚中生代地层和鱼群研究之一

金帆 张江永 周忠和

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 隆德鱼 “薄鳞鱼类” 系统关系

内 容 提 要

依据辽宁西部三个地点的新材料和宁夏、内蒙古的标本,对罗家峡隆德鱼 (*Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu, 1982) 的形态特征作了补充描述和修订,并初步分析讨论了“薄鳞鱼类”的研究现状以及隆德鱼的系统关系。认为隆德鱼可能已是鲱头鱼派 (*Clupeocephala*) 的成员,与德国和法国基末里期的 *Leptolepides sprattiformis* (Blainville) 最为相近。

在中国北方相当于“热河群”的地层中,发现的鱼类化石绝大多数属于骨舌鱼超派 (*Osteoglossomorpha*)。刘智成 (1982) 曾记述了采自宁夏和内蒙的一种“薄鳞鱼类”化石——罗家峡隆德鱼 (*Longdeichthys luojiaxiaensis*)。笔者在 1990—91 年度的辽宁西部野外工作中,在其中三个地点的九佛堂组地层中也发现了这类化石材料,经观察与西北的标本完全一致。新材料中包括许多零散骨骼,这对进一步了解隆德鱼的形态特征及其系统关系很有意义。

传统的“薄鳞鱼类”是一个典型的进化等级类群,包括了世界各地晚三迭世至晚白垩世的一大批早期真骨鱼类化石。由于我国发现的“薄鳞鱼类”化石不多,对它们的了解也少,因而本文在讨论隆德鱼系统关系时,也将简介一下这类鱼化石的研究现状。

一、材料与方法

本文论述的隆德鱼化石,包括两大区域的材料。一是笔者自 1990 年以来在东北辽宁西部三个地点发现的标本:即采自义县头道河乡皮夹沟的 13 块标本(古脊椎动物与古人类研究所标本编号 V 10168.1—13),以较为完整的个体为主;采自朝阳县波罗赤乡西大沟的 14 块标本(编号 V 10169.1—14),以零散头部骨片的印痕为主,这批材料与早期鸟类化石伴生;及发现于黑山县新立屯镇双山子的 5 块标本 (V 10170.1—5),亦为零散骨片的印痕。辽西各地点的隆德鱼化石均产于九佛堂组。二是刘智成 (1982) 在《薄鳞鱼类化

石的新发现及其地层意义》一文中记述的西北标本 (V 2333.1—34, V 2334.1—27), 分别来自宁夏隆德县罗家峡和尚铺组及内蒙古伊克昭盟杭锦旗乌吉尔庙志丹群第六段 (泾川组)。

辽宁各地点的标本均保存于泥质岩石中, 因而采用机械方法修理。分类单元的归类及系统关系的探讨, 则基于分支系统学的观点 (Hennig, 1966; Patterson and Rosen, 1977)。所有插图均在 Wild 显微镜的显像描绘器下绘制。

二、罗家峡隆德鱼的补充描述及修订

隆德鱼体呈纺锤形, 约 2/3 的标本背部隆起, 然而另 1/3 的鱼背缘近平直或略凹。已知标本中, 一般全长在 100—150mm 之间, 最大的全长 232mm (V 2333.12 + V 2333.15, 编为这两个号的标本为同一个体), 辽西标本中一最大的头骨长达 62mm (V10169.1)。

1. 头骨(图 1)

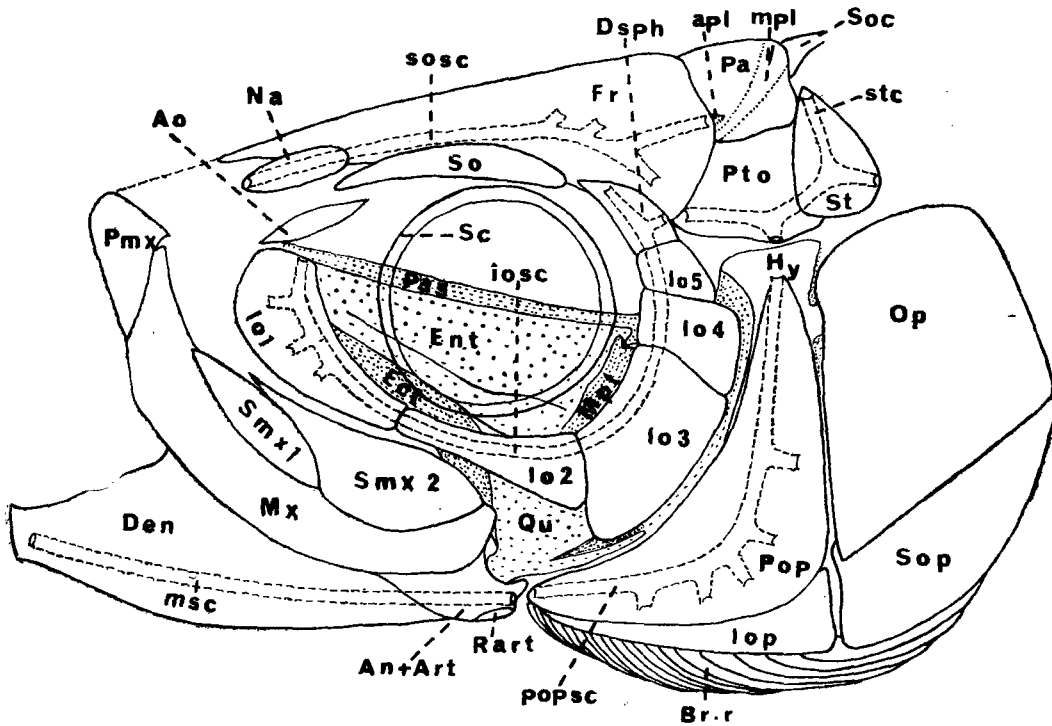


图 1 罗家峡隆德鱼的头骨复原图

Fig. 1 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. Restoration of skull based on many specimens (X5 approx.)

颅顶骨骼(图 2)中以额骨 (Fr) 最为长大, 几达顶骨长的五倍。鼻骨 (Na) 为一对长椭圆形薄片, 位于额骨前部外侧缘。眶上感觉管 (sosc) 自鼻骨沿额骨眶缘通过, 终止于额骨后缘, 并在额骨后半部分别向内侧发出两分枝、向外侧分出一小枝。顶骨 (Pa) 近四边形, 宽仅为额骨后缘宽的 2/3, 表面可见前、中凹线 (apl, mpl)。除 V 2333.28 A (刘

智成, 1982: 图 1C) 外, 额骨、顶骨及额顶骨间均以近直线相接, 在单个保存的额骨和顶骨标本中, 亦未观察到锯齿状边缘。上枕骨 (Soc) 小, 前部插入两顶骨腹侧 (V 2333.32), 但背面并不分开顶骨后部。翼耳骨 (Pto) 为不规则五边形, 内侧分别与额、顶骨相接, 头区主侧线沿其外侧伸展, 在后腹部有一开孔, 与前鳃盖感觉管 (popsc) 相通。中凹线不伸入翼耳骨。上颞骨 (St) 浑圆三角形, 较小, 左右上颞骨可能不相接, 上颞联合 (stc) 位于该骨中。

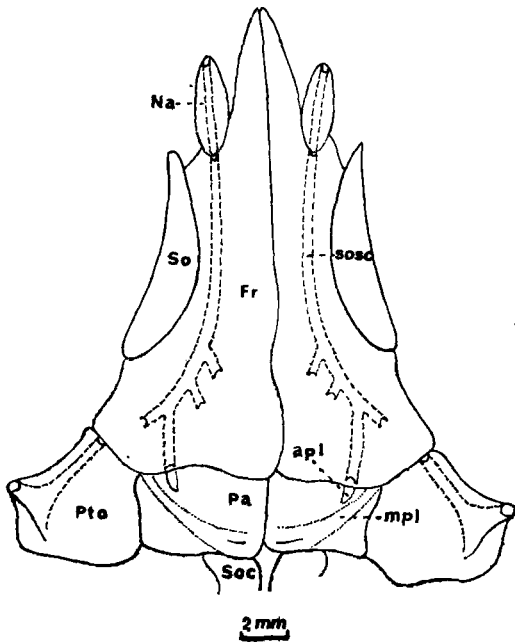


图 2 罗家峡隆德鱼的头骨顶视

Fig. 2 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. Neurocranium in dorsal view, reconstruction based on V 2333.14, 28, 32, V 10168.5 and V10169.14 (Scale applied to V10169.14)

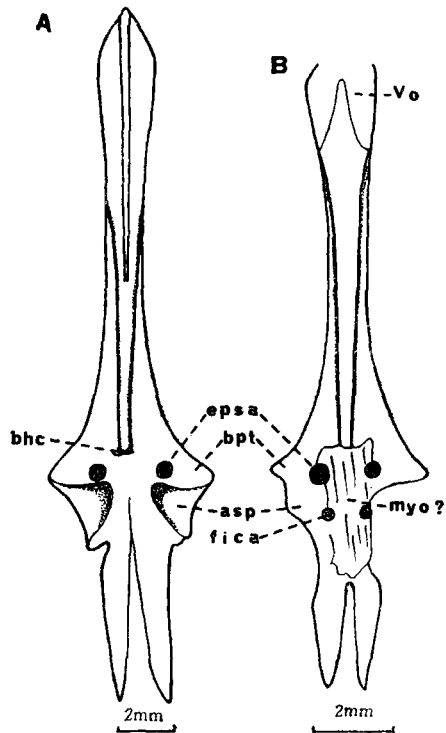


图 3 罗家峡隆德鱼的副蝶骨

Fig. 3 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. Parasphenoid in ventral view (A) and dorsal view (B), camera lucida drawings of V10169.2 and V10169.8

脑颅侧面和底部的骨骼在已有标本中大多保存不好。在 V10168.9 号标本上见到一较完整的半圆形翼蝶骨及破碎的蝶耳骨。另在江西波罗赤的标本中保存了三个基本完整的副蝶骨印痕, 可以观察到该骨的主要特征(图 3A, B)。副蝶骨 (Pas) 细长, 前枝长为后枝的二倍, 前枝呈剑形, 前端插入犁骨 (Vo) 后部, 后枝末部成叉状。隆德鱼的副蝶骨尚有一短小的基翼突 (bpt), 与 *Humbertia* 的基翼突很相似 (参见 Patterson, 1970: Fig. 17), 而不如 *Leptolepis dubia* 的基翼突发达 (比较 Patterson, 1975: Fig. 92), 基翼突基部有颇大的伪鳃输出动脉孔 (epsa)。此外, 副蝶骨腹面可见咽鳃管孔 (bhc), 但位置比 *Humbertia* 的略靠前, 这可能是由于副蝶骨背中后部为动眼肌室所在 (图 3B: myo?); 背视在升突 (asp) 基部见有内颈动脉孔 (fica), 小于伪鳃输出动脉孔。隆德鱼的副蝶骨腹

面无齿。

围眶骨(图1)可在不少标本上观察到,仅眶上骨(So)在新标本上未见到,在西北标本上保存亦欠清楚,是否如刘智成(1982)图1C所示,尚有待证实。眶前骨(Ao)在V2333.14及V10168.9清楚可见,形状完全与*Leptolepides sprattiformis*的相同(参见Taverne, 1981: Fig. 2),为一小长菱形骨片,其上无眶下感觉管通过。眶下骨五块(Iol-5),第一眶下骨仅在V10169.3上见到,这是一分散保存的骨片,笔者仅据其形状及感觉管分布状况判断其为第一眶下骨;第二眶下骨(V10169.4, 14)与第一块近等长,但呈细棒状,后部略粗;第三眶下骨很大、第四,五眶下骨相对较小,第五眶下骨且宽不及三、四眶下骨(V10168.7; V10169.4, 10, 14)。膜质蝶耳骨(Dsph)(V10168, 4, 8)三角形。眶下感觉管(iosc)沿眶缘经过眶下各骨,分枝少。在Io1上似有三个分枝,在Io3—5上至多各有1—2个分枝。眶下管与眶上管不相连,但与头区主侧线相通。未见次眶骨。

颌部骨骼与刘智成的记述基本一致,但从辽西的标本上可观察到一些新的特征:前颌骨(Pmx)三角形,比薄鳞鱼类(依Nybelin, 1974含义)的宽大,升突不明显,表面有数个齿状锯齿,后上方内侧有与上颌骨(Mx)相关节的凹面(V10169.3, 6, 9)。下颌由齿骨(Den)、愈合隅一关节骨(An+Art)及后关节骨(Rart)组成(图4B)。独立的后关节骨在不少新旧标本(如V2333.21; V10169.4, 5, 9)上可以见到,为一处于下颌后下角的小骨片,不参与下颌与方骨的关节面。在V10169.4号标本上保存了分散的内、外、后翼骨及方骨(Qu)和续骨(Sy)(图4A)。内翼骨(Ent)长大,前窄后宽。外翼骨(Ect)窄长而弯曲,上半部分别与内翼骨和方骨相接。后翼骨(Mpt)近半圆形,前部覆于内翼骨后部,并与副蝶骨基翼突相接。隆德鱼的口缘及各翼骨上均无牙齿。

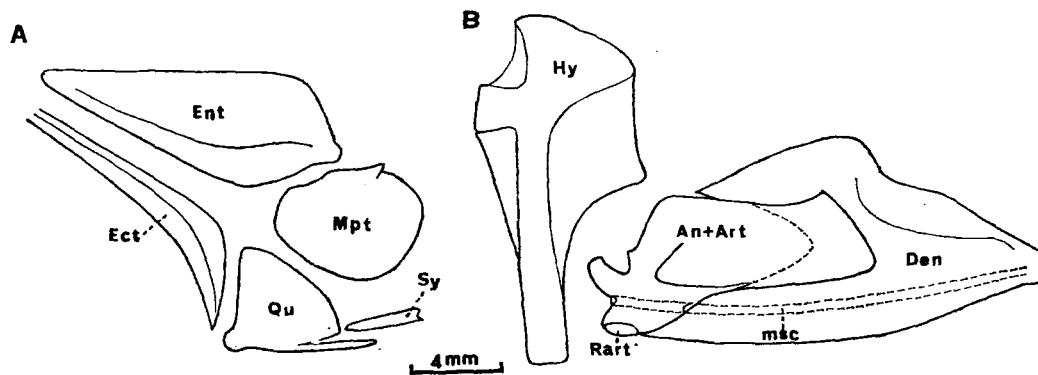


图4 罗家峡隆德鱼的翼、方骨(A)及舌颌骨和下颌(B)

Fig. 4 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. A. Palatine bones in left lateral view. B. Hyomandibular and mandible in medial view. Camera lucida drawings of V10169.4 (A) and V10169.5 (B)

舌弓中舌颌骨(Hy)、角舌骨(Chy)、下舌骨(Hhy)及尾舌骨(Uhy)多见,保存亦好。舌颌骨(图4B)在正常保存情况下,其与脑颅的关节面不象刘氏图3所示的那么倾斜。在大量保存完整的舌颌骨标本中,均未见前鳃盖突,因而可以肯定隆德鱼无这一

“薄鳞鱼类”的特征。角舌骨和下舌骨如图 5A 所示,与刘氏的描述无异。尾舌骨(图 5B)侧视长三角形,后缘锯齿状。

在波罗赤的标本中,见到不少零散的鳃弓骨骼,长短各异,多为细棒状,可能大多为角鳃骨和下鳃骨。脱落的单个鳃耙近矛状,一侧有梳状齿(图 5C)。

刘智成对鳃盖系统的观察与笔者的仅在下鳃盖骨的大小和前鳃盖感觉管的分支方面有差异(比较图 1 与刘智成, 1982: 图 5)。根据对大量标本的观察,隆德鱼的下鳃盖骨(Sop)相对较小,其高度不及鳃盖骨(Op)的一半;前鳃盖感觉管(popsc)只有 5—6 个分枝。

2. 脊柱

脊柱由 45—46 个脊椎组成,其中前三个脊椎为头骨覆盖,尾椎 20—21 个。椎体主要

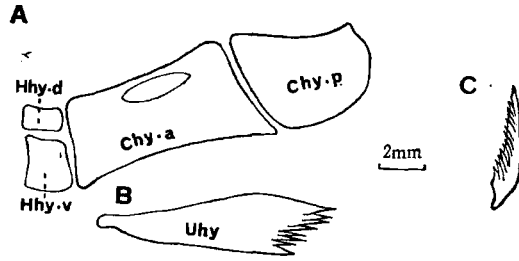


图 5 罗家峡隆德鱼的角、下舌骨 (A) 尾舌骨 (B) 和鳃耙 (C)

Fig. 5 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. A. Hyoid bar. B. Urohyal. C. Gill raker. Camera lucida drawings of V2334.14B, V10169.2 (A), V2333.31 (B), and V10169.5 (C)

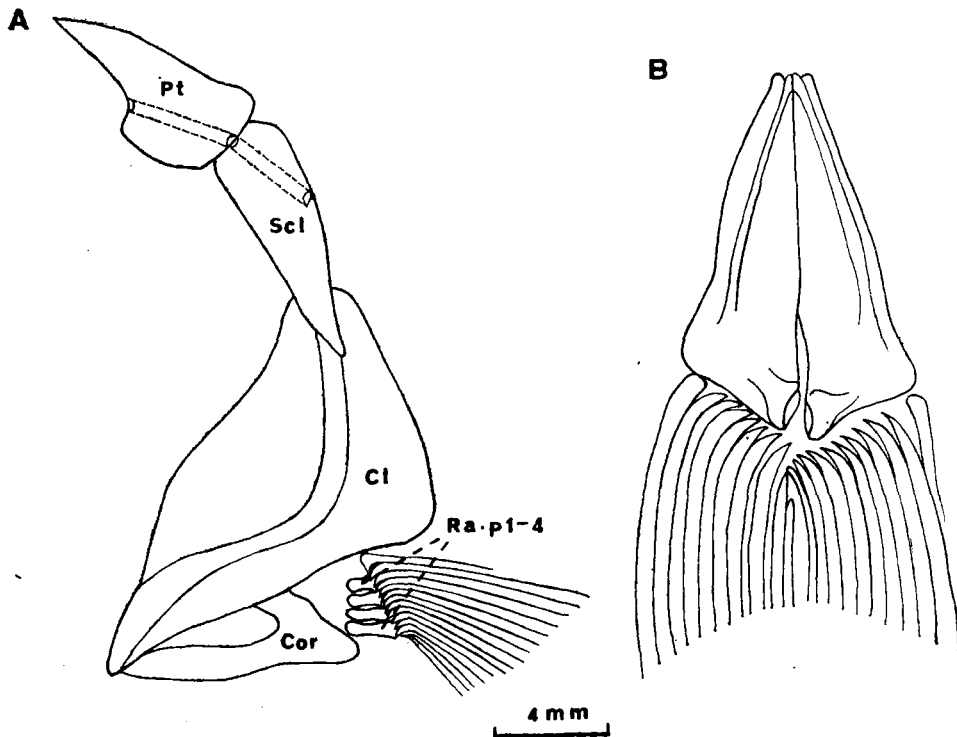


图 6 罗家峡隆德鱼的肩带、胸鳍 (A) 及腰带和腹鳍 (B)

Fig. 6 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. A. Slightly restored pectoral girdle and fin based on V2333.2, 9A, 26, V2334.5 and V10169.1 (Scale applied to V2334.5). B. Pelvic girdle and fins in ventral view, camera lucida drawing of V2333.9A

由索成椎 (chordacentrum) 和围索椎 (perichordal centrum 或 autocentrum) 内外两层构成, 但还程度不同地包含部分弓成椎片 (arcocentral arcualia) 的成分。无论个体大小, 尾椎普遍存在双椎结构, 甚至个别的躯椎仍由前后两个半椎组成(如 V2334.1,3)。神经弧的愈合程度低, 多数标本背鳍末端前的神经弧不愈合, 个别标本的大部分尾椎神经弧亦未愈合 (V 2334.19 A)。神经弧和脉弧在后五个尾前椎 (Pu1-5) 中位于两半椎间, 在 Pu5 前的尾椎中联结于前半椎体。隆德鱼的双椎结构及尾神经弧和脉弧联结前半椎在真骨鱼中极为罕见, 目前所知, 仅戴氏狼鳍鱼 (*Lycoptera davidi*) 具此结构特征(参见 Saito, 1936: Pl. 4, Fig. 2; Gaudant, 1968: Fig. 13B; Arratia, 1991: Pl. 8, B,C,D)。神经弧和脉弧一般与椎体不愈合, 但小部分弧可能与椎体相愈合 (V 2334.2, 10)。肋骨 21—22 对, 前两对短小, 往后的细长, 几伸达腹缘。肋骨与椎体横突相关节。背鳍基末端前的肌间骨包括上神经棘 (supraneurals) 和上髓弓小骨 (epineurals)。

3. 鳍及内支持骨

后颞骨 (Pt) (V10168.4, V10169.1) 叉状, 背枝长, 前端尖, 腹枝短而圆。上匙骨 (Scl) (V 2333.26, V 10168.4) 楔形, 背端与后颞骨相接, 腹部覆于匙骨之上。头区主侧

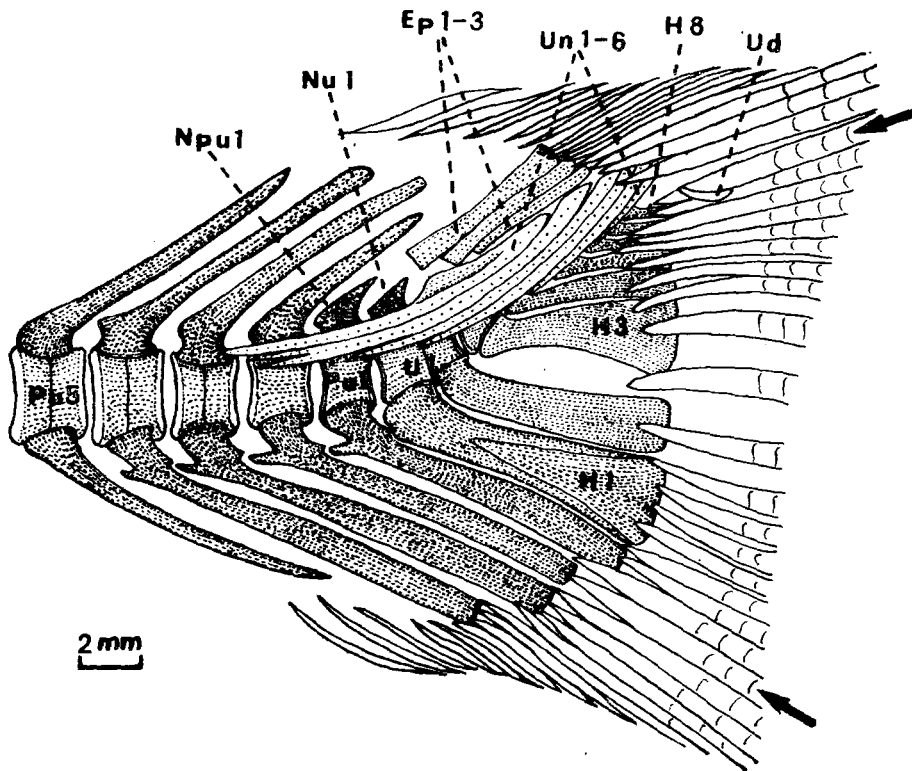


图7 罗家峡隆德鱼的尾骨骼

Fig. 7 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu. Caudal skeleton in left lateral view slightly restored on V2333.15A,16,17, V2334.3A and V10168.10 (Scale applied to V2333.15A, arrows mark the outmost unbranched principal fin rays)

线通过后颞骨腹枝和上匙骨后上部。匙骨 (Cl) 硕大, 前后枝近等长。仅在 V2333.14 号标本的匙骨后上角见到一小半圆形的骨片, 可能为后匙骨。乌喙骨 (Cor) 钩状, 侧面观与匙骨间有一水滴形孔。中乌喙骨和肩胛骨在新标本上仍观察不清。胸鳍的辐鳍骨 (Ra. p1-4) 有一列、共四枚 (V2333.2, 9A)。胸鳍位低, 有 I + 14 根鳍条 (图 6A)。腰带和腹鳍 (图 6B) 与刘氏的记述无异, 腹鳍鳍条 I + 10 根。

西北标本上各奇鳍保存完好, 其特征参见刘智成 (1982) 图 5。尾鳍上、下叶无背、腹棘鳞 (scute) 及饰缘棘鳞 (fringing fulcra)。尾鳍上叶约有 9 根不分节和 3 根分节的辅助鳍条 (procurrent rays), 10 根主鳍条; 下叶有 8 根不分节和 4 根分节的辅助鳍条, 主鳍条 9 根。除最内侧的 2—3 根主鳍条基部略宽大外, 其他鳍条基部均尖锐。所有主鳍条与尾下骨的延顺方向一致, 因而鳍条基部不以斜压方式与尾下骨相接 (图 7)。

4. 尾骨骼 (图 7)

除第一、二尾前椎似已愈合成本体椎, 其余尾椎均由前后两个半椎组成。五个尾前椎 (Pu1-5) 上的神经棘和脉棘伸长变宽, 但 Pu1 上的神经棘极为短小, Pu2 上的神经棘在有些标本中 (如 V2334.2) 亦不及 Pu3-4 上的神经棘长; Pu1-4 (V2334.2) 或 Pu1-5 (V2334.3) 的脉弧上有前后关节突。第一末端尾椎 (U1) 长, 仍可分出前后两个半椎 (V2333.15 A, V2334.1, 27A)。U1 前半椎上有神经弧 (Nu1), 下连结第一尾下骨 (H1), H1 宽大, 近端仍有前关节突; U1 后半椎支持第二尾下骨 (H2), H2 小于 H1, H1 和 H2 及 H1-2 与 U1 之间均不愈合。第二末端尾椎 (U2) 小, 可能仅与第三尾下骨相连。第三至第八尾下骨 (H3-8) 依次缩小 (V2333.16, V10168.10)。尾神经骨 6 根 (Un1-6), 倾斜方向一致, 逐次缩短。Un1 向前伸至 Pu3 后缘, 其中后部前背缘有膜质成分增生突起; Un2 前伸至 Pu2 前缘, Un2 的前端分叉 (V2333.17), 表明 Un2 可能由两根尾神经骨愈合而成; Un3-4 前伸均超过 U2 (V2333.17, V2334.2, 3A)。尾上骨 3 个 (Ep1-3), 而非 2 条 (刘智成, 1982: 图 4)。在尾鳍上叶第一分叉和不分叉主鳍条基部有一尾膜骨 (Ud) (V2333.19, V2334.27A)。

5. 鳞片

鳞为圆鳞, 大而薄, 侧线上、下鳞合计不超过 10 个。单个体侧鳞片如图 8 所示, 鳞焦略偏基区, 侧基角不明显, 向心生长纹细密, 顶区偶见有鳞沟 (辐射沟)。在 V10168.9 号标本的翼蝶骨前下方, 保存了一不完整的侧线鳞, 近圆形。

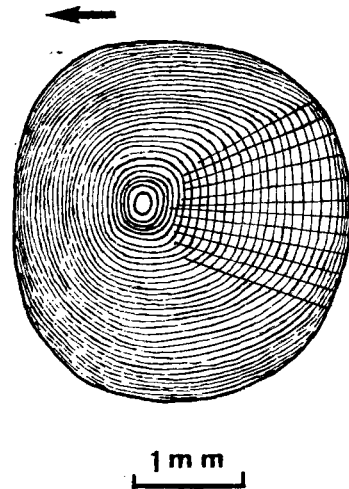


图 8 罗家峡隆德鱼的鳞片
Fig. 8 *Longdeichthys luojiaxiaensis*
Liu. Isolated trunk scale, V10169.2
(Arrow points anteriorly)

三、罗家峡隆德鱼的系统关系

1. “薄鳞鱼类”的研究现状

刘智成(1982)依据隆德鱼颅顶部的特征、颌部特征、鳃盖系统、头部感觉沟的分布以及尾骨骼的特征等,将该鱼化石归入薄鳞鱼科(Leptolepidae);并依据其奇鳍的大小和相对位置,以及尾部椎体的双椎型结构有别于该科中所有已知属,而建立了罗家峡隆德鱼(*Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu, 1982)。

自 Agassiz (1832) 建立 *Leptolepis* 属至分支系统学兴起的一百三十余年间,在 Agassiz (1833—1844) 和 Woodward (1889—1901) 奠定的古鱼类分类体系下,记述了一大批外形上很相近的“薄鳞鱼类”化石(参见 Romer, 1966: p.354; Waldman, 1971: pp. 43—46; Nybelin, 1974)。传统的薄鳞鱼目或薄鳞鱼科囊括了晚三叠世至晚白垩世世界各地海、陆相地层中的大多数早期真骨鱼类化石。

Nybelin (1974) 系统评述了晚三叠世和侏罗纪的“薄鳞鱼类”,把 *Anaethalion* White, *Thrissops* Agassiz 及晚三叠世的“*Leptolepis*” *africana* Gardiner 等从他重新定义的薄鳞鱼科中清理出去。Nybelin 的狭义薄鳞鱼科包括: *Proleptolepis* Nybelin (早里阿斯期), *Leptolepis* (晚里阿斯期—中侏罗世), *Tharsis* Giebel (基末里期) 和 *Leptolepides* Nybelin (基末里期)。Nybelin 认为这样限定的薄鳞鱼科为一自然类群,代表了原始真骨鱼类系统发展的一个片断, *Proleptolepis—Leptolepis—Tharsis* 则大致表示了这一线系的不同演化阶段。但是, Nybelin 用于定义狭义薄鳞鱼科的特征(1974: pp. 181—182) 无一为该类群所特有,即 Nybelin 的薄鳞鱼科仍非严格按共有裔征定义的自然类群。

Arambourg (1950, 1955, 1968) 把 *Leptolepis* 属中大多数晚侏罗世末期和白垩纪的种类归入 *Clupavus* Arambourg (*Clupavidae*: Bertin and Arambourg, 1958)。Patterson (1970: pp. 283—288) 在研究黎巴嫩晚白垩世 *Gaudryelle* 和 *Humbertia* 时,甄别了归入 *Clupavidae* 科的化石,认为其中大多数种类的形态特征不清楚;保存较好的 *Paraclupavus caheni* Saint-Seine and Casier 和 *L. nevadensis* David 的尾骨骼与原始真骨鱼的相近;但 *Clupavus* 的属型种 *C. maroccanus* Arambourg, 及 *C. yamangiensis* Casier, *L. checchii* d'Erasmus, *L. neocomiensis* Bassani 和 *L. congolensis* Arambourg and Schneegans 的 Pu1 与 U1 已愈合,这表明 *Clupavidae* 仍是一个包含不同类群成员的并系类群。

Taverne (1975a, b; 1977a; 1981; 1982) 重新研究了非洲和欧洲部分原属 *Leptolepis* 和 *Clupavus* 的种类,把其中一些种升级为单型属,其分类位置也作了很大变动: *Wenzia congolensis*, *Casieroides yamangaensis*, *Pattersonella formosa* (Traquair) 和 *Nybelinoides brevis* (Traquair) 归入水珍鱼亚目 (Argentinoidei); *Chardonius longicaudatus* (Casier) 和 *Pseudoleptoles* 成了鲑形目鱼类 (salmoniforms); *Clupavus maroccanus* 则纳入了鲱亚目 (Clupeoidei)。

Arratia (1981, 1982, 1986, 1987, 1991), Arratia 和 Schultze (1985) 记述和重

新研究了南美洲相当于“薄鳞鱼类”等级的真骨鱼类化石: *Bobbichthys*, *Domeykos*, *Varasichthys*, *Protoclupea*, *Luisichthys* 和 *Orthogonikleithrus* 等, 并通过尾部骨骼特征的分支分析, 试图阐明它们的系统关系(参见 Arratia, 1991: Figs. 26, 29)。

Patterson 和 Rosen (1977) 在确立中生代 Ichthyodectiformes 的系统关系时, 对“薄鳞鱼类”一些属种的分类位置也做了讨论, 结果 *Leptolepis* 的不同种类及 *Tharsis*, *Anaethalion*, *Ascalabos* 和 *Leptolepides* 分属于了不同级别的各个类群 (Patterson and Rosen, 1977: Fig. 54)。

综上所述, 传统的“薄鳞鱼类”是位于“全骨类”和晚白垩世以来的真骨鱼类之间的进化等级单元 (grade taxon), Nybelin 的狭义薄鳞鱼科及 Bertin 和 Arambourg 的 Clupavidae 亦不过是次一级的等级单元, 分支系统学的兴起和发展, 使这样的类群彻底分崩离析, 目前已公认“薄鳞鱼科”和“薄鳞鱼属”为非自然类群。然而, 真骨鱼类的分类体系历来是以现生类群为基础的, 而这一大批早期真骨鱼类往往比晚白垩世以来的现生类群原始, 它们尚不具现生有关类群的大多数特征, 加之一些性状的镶嵌分布, 平行演化, 标本保存不理想, 观察因人而异等等, 从而造成了侏罗纪和早白垩世大多真骨鱼类系统位置频繁变化并难以确认的现状。

2. 隆德鱼系统关系的初步分析

Patterson 和 Rosen (1977) 依据 48 个性状的分布, 建立了中生代 6 个形态特征清楚分类单元和现生真骨鱼主要类群系统关系的分支图解 (pp. 128—130, Fig. 54), 这是目前了解真骨鱼类系统关系的基本框架。在 Patterson 和 Rosen 列举的 48 个性状中, 除了内颅的特征 14—16、26—30 及 36 不明外, 隆德鱼具有 *Leptolepis coryphaenoides* 及其近祖类元的所有其它性状 1—13 及 17—24, 并镶嵌具有 *Tharsis dubius* 一鲱头鱼派 (Clupeocephala) 间各类群的一些近裔共性(见表 1), 因而可以肯定隆德鱼处于比 *L. coryphaenoides* 进步类元的位置。但是, 就目前对早期真骨鱼类系统关系的认识水平, 要进一步确立隆德鱼的系统位置则非常困难。

从表 1 可以看出, 隆德鱼具有 *Tharsis dubius* 的前二个性状, 缺失后二个特征, 隆德鱼的椎体含围索椎成分但无侧嵴。中生代不少常见的真骨鱼类, 如 Ichthyodectiformes (Bardack and Sprinkle, 1969), “*Leptolepis*” *talbragarensis* Woodward, *Pachythrissops* Woodward, *Ascalabos voithii* Münster 及 *Todiltia schoewei* (Dunkle) 等, 与隆德鱼共有 *T. dubius* 裔征的情况基本相同, 不同的只是甲具有其中性状 1—2, 乙则可能有性状 2—3, 目前这些化石真骨鱼类的系统关系多数难以确立。生物的演化是阶段性和连续性的统一体, 要将不同阶段的生物发展演变关系联系起来, 必须兼顾化石和现生类群的研究。仅从现生类群性状分析得出的系统关系, 并不能完全真实地反映出生物演变的历史, 且在很多情况下难以应用于化石类群。

躯干中部有上肋小骨和分化的尾神经骨被 Patterson 和 Rosen (1977) 看作 *Tharsis dubius* 及更进步类群的近裔共性。但是, 不少骨舌鱼类, 如 *Lycoptera*、*Hiodon* 等显然无上肋小骨, 并保留了前后一致的尾神经骨排列方式 (Taverne, 1977b), 真真骨鱼类鲇形目 (Siluriformes) 等也无上肋小骨。此外, 绝大多数中生代真骨鱼类, 如 *Pachythrissops propterus* (Nybelin, 1971: Fig. 6B)、*“Leptolepis” talbragarensis* (Cavender,

表1 *Leptolepides* 和 *Longdeichthys* 具有 *Tharsis* 及更高类群近裔共性表
 Table 1 Concordance (+), discordance (-) of features of *Leptolepides* and *Longdeichthys* with those of *Tharsis* and higher teleosts (according to Patterson and Rosen, 1977; Taverne, 1981; Arratia, 1991)

	<i>Leptolepides</i>	<i>Longdeichthys</i>
<i>Tharsis dubius</i> :		
1. 中凹线不穿越膜质翼耳骨 (Mid-pitline not crossing dermopterotic)	+	+
2. 无次眶骨 (No suborbital bones)	+	+
3. 脊椎为有侧嵴的围索椎 (Sculptured autocentra present)	+	+(无侧嵴 no sculptures)
4. 有上肋小骨 (Epipleurals developed)	+	-
5. 后上方的三根尾神经骨叠覆并斜交前下方的长尾神经骨 (Uppermost three uroneurals overlapping obliquely longer anterior ones)	+	-
<i>Osteoglossomorpha</i> (骨舌鱼超派):		
1. 尾下骨七个或更少 (Hypurals seven or fewer in number)	+	-
2. 尾轴自 Pul 急转向后上方 (Caudal axis turned sharply upward at level of Pul)	+	-
3. 尾鳍条基部与尾下骨平行相联结 (Hypurals and fin ray bases aligned parallelly)	+	+
<i>Elopocephala</i> (鲢头鱼超派):		
仅 Un1-2 前伸越过 U2 (Only two uroneurals extending forward beyond U2)	+	-
<i>Clupeocephala</i> (鲱头鱼派):		
1. 下颌中隅骨和关节骨愈合 (Angular and articular fused)	+	+
2. 后关节骨不参加与方骨的关节面 (Retroarticular excluded from the joint surface for the quadrate)	-	+
3. Un1 前背缘有膜质骨增生 (Anteriorly directed membranous outgrowth from antero-dorsal margin of Un1)	+	+
4. U1 上的神经弧退化或消失 (Neural arch over U1 reduced or absent)	-	-
5. 齿板与前三个咽鳃骨和第五角鳃骨相愈合 (Tooth-plates fused with first three pharyngobranchials and fifth ceratobranchial)	-	?

1970: Fig. 1B)、*Luisichthys vinalensis* (Arratia, 1991: Fig. 11) 的尾神经骨均未分化成斜交的前后二组, 现生真骨鱼类的尾神经骨则因彼此愈合而发生了很大变化。因此, 上肋小骨可能是一个多次产生的性状, 而尾神经骨分化为相互斜交的两组这一特征可能仅为 *T. dubius* 等少数类元所具有。

隆德鱼与 *Lycoptera davidi* 在椎体构成方面完全一致, 差异只是狼鳍鱼仅在幼体, 而隆德鱼在成体尾椎中仍保留双椎结构。椎体确切地由前后两半椎组成, 并由前半椎支持髓弓和脉弓, 甚至 U1 仍可分辨出两半椎 (参见本文图 7 及 Greenwood, 1970: Fig. 10——*L. middendorffi*) 在已知真骨鱼类中, 仅见于隆德鱼和狼鳍鱼。这种椎体结构也不

同于 *Amia calva* Linnaeus 和 *Pholidophorus bechei* Agassiz 的双椎形式, *A. calva* 和 *P. bechei* 的双椎由背基、腹基和间背、间腹四弓片, 背腹弓片两两相愈组成, 并由背基和腹基弓片形成的后半椎支持髓弓和脉弓 (参见 Arratia, 1991: Fig. 1; Patterson, 1968: Fig. 1)。Saito (1936: p. 9) 曾提出: 假设 *Amia* 和 *Lycoptera* 的两个半椎为同源结构, 则 *Lycoptera* 的前后半椎就很可能分别相当于相邻两肌节的后半椎和前半椎, 即 *Lycoptera* 的椎体是双肌节来源的。如果狼鳍鱼和隆德鱼椎体的双肌节起源学说能成立, 则将对以 *P. bechei* 为外类群而建立的真骨鱼类系统关系造成冲击, 即真骨鱼类很可能不是单系起源的。Schaeffer 和 Patterson (1984: pp. 56—57) 曾引用 François (1966, 1967) 对 *Salmo* 椎体发育过程的研究来解释薄鳞鱼类 (澳大利亚新南威尔士的 “*Leptolepis*” *talbragarensis* 尾部椎体中有垂向裂纹, 表明其椎体可能也由前后双椎组成——Cavender, 1970: p. 23) 和狼鳍鱼类的双椎结构: *Salmo* 的椎体最初由腹侧半个索成椎背向生长, 形成一环状索成椎, 接着两个环状骨化中心分别从前后相向发展愈合, 成筒状围索椎, 索成椎中部在后来的发展过程中被重新吸收, 或加以围索椎对向发展留下的空隙, 从而造成了椎体中部的薄弱面, 看起来似薄鳞鱼类和狼鳍鱼类的双椎结构。Arratia (1991: p. 257) 依据 *Lycoptera* 和其他侏罗纪真骨鱼类, 及现生原始真骨鱼, 如 *Elops saurus*、*Hiodon alosoides* 等索成椎的发育情况, 否定了 Schaeffer 和 Patterson 的“吸收说”。由于目前尚缺乏狼鳍鱼和隆德鱼椎体发育的系列资料, 在此只能作为一个问题, 值得今后进一步工作。

隆德鱼的椎体组成及尾下骨与尾鳍条基部的连结方式虽与 *Lycoptera* 相同, 但隆德鱼的尾鳍有 19 根主鳍条, Pu_1 上无完整的神经棘, 头部骨骼形态与骨舌鱼类也相差甚远, 因而不能归入骨舌鱼超派 (Osteoglossomorpha)。骨舌鱼类及更高类群的三个近裔共性 (表 1) 中, 尾鳍上叶主鳍条基部与尾下骨的平行连接方式可能在 “*Leptolepis*” *talbragarensis* (参见 Patterson and Rosen, 1977: Fig. 46B) 及 *Protoclupea chilensis* (Arratia, 1991: Fig. 12) 等原始真骨鱼类中就已存在, 但在一些早期骨舌鱼类中, 如吉南鱼 (即长头狼鳍鱼) 仍有 8 个尾下骨, 尾轴亦缓缓向后上方倾斜 (据笔者重新观察), 因此, 骨舌鱼类这三个特征的有效性仍需更多证据来印证。

隆德鱼的尾骨骼中有 4 个尾神经骨前伸超过 U_2 , 显然不具鲱头鱼超派 (Elopocephala) 唯一的近裔共性 (表 1)。然而, 在 Arratia (1991: Fig. 29) 依据尾部骨骼的 67 个性状所建立的 23 个化石类元及 *Elops*、*Hiodon* 和 *Salmo* 相互关系的分支图解中, 不具这一性状的 *Lycoptera* 和 *Hiodon* 等均处在比 *Elops* 进步类元的位置, 因而鲱头鱼超派这一性状的意义有待进一步肯定。

隆德鱼进而还具有鲱头鱼派的三个近裔共性 (表 1)。其中 Un_1 前背缘的膜质突起现知常见于 *Leptolepis coryphaenoides*、*Ascalabos*、*Luisichthys* 和 *Protoclupea chilensis* 等早期真骨鱼类化石中 (Arratia, 1991), 因此这一特征已非鲱头鱼类所特有。至于下颌骨化型式, Patterson 和 Rosen (1977: pp. 118—119) 已知骨舌鱼亚科 (Osteoglossinae) 和背鳍鱼科 (Notopteridae) 等骨舌鱼类具有与鲱头类相似的型式, 并将其解释为平行演化的结果, 但根据已知鲱形类 (clupeomorphs) 和真真骨鱼类 (euteleosts) 化石的下颌骨化均为这一型式等, 仍保留下颌的这两个特征为鲱头鱼派的近裔共性。

在已知鲱头鱼类中,隆德鱼与德国和法国基末里阶的 *Leptolepides sprattiformis* (Blainville) 确很相近,两者仅有下列区别(参见表 1 及 Patterson and Rosen, 1977: Figs. 49, 50; Taverne, 1981; Arratia, 1991: Fig. 10): *L. sprattiformis* 上下颌口缘、犁骨和副蝶骨腹面有齿(隆德鱼无齿),后关节骨参与方骨关节面(隆德鱼不参与),下舌骨一块(隆德鱼两块),鳃条骨和脊椎数目多于隆德鱼(约 15 比 12 根, 46—49 比 45—46 枚),有上肋小骨(隆德鱼无),背鳍位置较隆德鱼的靠前,臀鳍条数目远少于隆德鱼(约 8—9 比 24—25),尾神经骨 4—5 根,其中 Un1 比隆德鱼的宽大,且仅 Un1 或 Un1—2 前伸超过 U2,尾鳍上、下叶基部各有一枚棘鳞(隆德鱼无)。

隆德鱼与 *Leptolepides* 一样,尚不具鲱形亚派 (Clupeomorpha) 和真真骨鱼亚派 (Euteleostei) 的特征。

3. 结论

传统的“薄鳞鱼类”已公认为非自然类群。Patterson 和 Rosen(1977) 的工作对了解 Ichthyodectiformes 等化石类元和现生真骨鱼四大类群(骨舌鱼超派,海鲢派,鲱形亚派和真真骨鱼亚派)的系统关系无疑是重大贡献。随着近十几年来早期真骨鱼类化石的新发现和深入研究,一些被 Patterson 和 Rosen 认为是某一类群近裔共性的特征已程度不同地成为非同源相似性或作为更大范围类群的特征,然而, Patterson 和 Rosen 的分支图解仍是目前了解真骨鱼类系统关系的基本框架。

隆德鱼在已知属种中,与 *Leptolepides sprattiformis* 最为接近,两者均具有 *Leptolepis coryphaenoides* 及其近祖类元的所有特征,并有 *Tharsis*、骨舌鱼超派、鲢头鱼超派和鲱头鱼派的大多数近裔共性。差异是隆德鱼无上肋小骨,尾神经骨未分化,尾下骨超过七个,Un1—4 前伸超过 U2 等,而 *Leptolepides* 的后关节骨仍参与方骨的关节面。

就目前人们对真骨鱼类系统关系的认识程度,笔者认为可暂将隆德鱼归入鲱头鱼派。

致谢 “辽宁西部晚中生代地层和鱼群研究”曾分别得到 90 年度古脊椎动物与古人类研究所所长基金和 91 年度中科院古生物与古人类学科特别支持费的资助。张弥曼和刘玉海先生审阅了初稿并提出许多宝贵建议。侯连海先生参加了部分野外发掘工作。在此一并深表谢意。

(1993 年 4 月收稿)

参 考 文 献

- 刘智成, 1982: 薄鳞鱼类化石的新发现及其地层意义。古脊椎动物与古人类, 20(3), 187—195。
 Agassiz, L., 1832: Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias-Formation. *Jb. Miner., Heidelberg*, 3, 139—149。
 Arambourg, C., 1950: Nouvelles observations sur les Halécostomes et l'origine des Clupeidae. *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 231, 416—418。
 —, 1955: Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc. Rabat*, 118, 1—188。

- Arambourg, C., 1968: A propos du genre *Clupavus* Aramb. (Rectification de nomenclature). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (2) **39**, 1236.
- Arratia, G., 1981: *Varasichthys ariasi* n. gen. et sp. from the Upper Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei, Varasichthyidae n. fam.). *Palaontogr., Abt. A*, **175**, 107—139.
- , 1982: *Chongichthys dentatus*, new genus and species, from the Late Jurassic of Chile (Pisces: Teleostei: Chongichthyidae, new family). *J. Vert. Paleont.*, **2**(2), 133—149.
- , 1986: New Jurassic fishes (Teleostei) of Cordillera de Domeyko, Northern Chile. *Palaontogr., Abt. A*, **192**, 75—91.
- , 1987: Jurassic fishes from Chile and critical comments. In (eds. W. Volkheimer and E. A. Musacchio) *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Vol. 1: Jurásico anterior a los movimientos málmicos. pp. 257—286.
- , 1991: The caudal skeleton of Jurassic teleosts: a phylogenetic analysis. In M.M. Chang, Y.H. Liu and G. R. Zhang (eds): *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press. Beijing. pp. 249—340.
- , and H. -P. Schultze, 1985: Late Jurassic teleosts (Actinopterygii, Pisces) from Northern Chile and Cuba. *Palaontogr., Abt. A*, **189**, 29—61.
- Bertin, L., and C. Arambourg, 1958: Super-ordre des Téléostéens (Teleostei). In (ed. P. -P. Grasse) *Traité de Zoologie*, **13**, 3, 2204—2500.
- Cavender, T. M., 1970: A comparison of coregonines and other salmonids with the earliest known teleostean fishes. In C. C. Lindsey and C.S. Woods (eds): *Biology of Coregonid Fishes*. Winnipeg, Univ. Manitoba Press. pp. 1—32.
- Gaudant, J., 1968: Recherches sur l'anatomie et la poisson systématique du genre *Lycoptera* (Poisson. Téléostéen). *Mém. Soc. Géol. France*, (Nouv. Sér.), N°**109**, 1—40.
- Greenwood, P.H., 1970: On the genus *Lycoptera* and its relationship with the family Hiodontidae (Pisces, Osteoglossomorpha). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, **19**(8), 257—285.
- Hennig, W., 1966: *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press.
- Nybelin, O., 1971: On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other teleostean fishes. *Acta R. Soc. Sci. Litt. Gothoburg. Zool.*, **7**, 1—52.
- , 1974: A revision of the leptolepid fishes. *Ibid.*, **9**, 1—202.
- Patterson, C., 1968: The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, **16** (5), 201—239.
- , 1970: Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. *Ibid.*, **19** (5), 205—296.
- , 1975: The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian brancase. *Phil. Trans. Roy. Soc. London (Biol. Sci.)*, **269** (899), 275—579.
- , and D.E. Rosen, 1977: Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **158** (2), 81—172.
- Romer, A.S., 1966: *Vertebrate Paleontology*. Univ. Chicago Press.
- Saito, K., 1936: Mesozoic leptolepid fishes from Jehol and Chientao, Manchuria. *Rep. 1st Sci. Exped. Manchoukuo*, sec. 2, pt. **3**, 1—23.
- Schaeffer, B., and C. Patterson, 1984: Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *Amer. Mus. Novitates*, **2796**, 1—86.
- Taverne, L., 1975a: A propos de trois Téléostéens Salmoniformes fossiles du Crétacé inférieur (Wealdien) du Zaïre, précédemment décrits dans les genre *Leptolepis* et *Clupavus*. *Rev. Zool. Afr.*, **89** (3), 481—504.
- , 1975b: Étude complémentaire de *Wenzia congolensis* (Arambourg, C., et Schneegans, D., 1935), Téléostéen Salmoniforme fossile du Wealdien du Gabon, précédemment décrit dans le genre *Leptolepis* Agassiz, L., 1832. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n°**344**, 229—240.
- , 1977a: Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des Clupavidae au sein de l'ordre des Clupéiformes *sensu stricto* (Pisces, Teleostei), *Géobios*, **10**, 5, 697—722.
- , 1977b: Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycoptera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci.*, Coll. in -8°—2^e sér., **42**, 3, 1—234.
- , 1981: Ostéologie et affinités systématique de *Leptolepides sprattiformis* (Pisces, Teleostei) du Jurassique supérieur de l'Europe. *Annales Soc. r. Zool. Belg.*, **110**, 1, 7—28.

- Taverne, L., 1982: Sur *Pastersonella formosa* (Traquair, R.H., 1911) et *Nybelinoides brevis* (Traquair, R. H., 1911), Téléostéens Salmoniformes Argentinoides du Wealdien inférieur de Bernissart, Belgique, précédemment attribuées au genre *Leptolepis* Agassiz, L., 1832. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Sc. Terre*, **54**, 3, 1—27.
- Waldman, M., 1971: Fish from the freshwater Lower Cretaceous of Victoria, Australia with comments on the paleoenvironment. *Spec. Papers Palaeont.*, **9**, 1—124.
- Woodward, A.S., 1889—1901: *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History)*. British Museum of Natural History, London.
- Zhou Zhonghe, Jin Fan and Zhang Jianguo, 1992: Preliminary report on a Mesozoic bird from Liaoning, China. *Chinese Sci. Bull.*, **37** (16), 1365—1368.

A REVIEW OF *LONGDEICHTHYS* (TELEOSTEI: ?CLUPEOCEPHALA) FROM NORTHERN CHINA

Jin Fan Zhang Jianguo Zhou Zhonghe

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words *Longdeichthys*; “leptolepids”; Systematics

Summary

The late Mr. Liu Zhicheng (1982) established a new leptolepid-level fish—*Longdeichthys luofiaxiaensis*, based on the specimens from the “Upper Jurassic” of Ningxia (V2333) and Nei Mongol (2334), and considered that this genus belongs to the family Leptolepidae.

During the field works in 1990—1991, we have collected a large number of specimens of *Longdeichthys* from the Jiufotang Formation of Yixian, Chaoyang and Heishan of Liaoning Province (Northeastern China), of which the materials from Boluochi of Chaoyang are detached and scattered bones, partially well preserved, and concurrent with the early birds—*Cathayornis* Zhou, Jin and Zhang, 1992 etc.

Subdivision Teleostei

Cohort ?Clupeocephala

Family indet.

Longdeichthys Liu, 1982

Emended diagnosis Medium-sized fusiform teleost fish. Large triangular frontals. Parietals small and not separated by the supraoccipital. Supraorbital sensory canal not extending onto the parietal, and middle pitline not crossing dermopterotic. Parasphenoid with regressive basiptyergoid processes. One supraorbital, seven infraorbitals (including antorbital and dermosphenotic). Infraorbital sensory canal with only a few branches, and not extending to the antorbital. No suborbital bones. Two supramaxillae. Lower jaw composed of dentary with high coronoid process, fused angulo-articular, and independent retroarticular excluded from the joint surface for

the quadrate. No teeth on jaw, palatopterygoids and parasphenoid. Preopercular sensory canal with 5—6 tubules and no bifurcations. Vertebrae made up of chordacentral, autocentral, and arcocentral elements with smooth surface and with autogenous neural and haemal arches. Diplospondylous always present in caudal vertebrae, of which the precentrum bearing the neural and haemal arches. Supraneurals and epineurals present, but no epipleurals. Six uroneurals, and the anterior four extending forwards beyond U2. Three epurals. Eight hypurals, and parallelly aligned with caudal fin ray bases. Cycloid scales with grooves in the posterior field.

Type and only species *Longdeichthys luojiaxiaensis*
***Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu**

Text-figs. 1—8

1982 *Longdeichthys luojiaxiaensis* Liu, pp. 187—195, figs 1—5, pls. I—II.

Diagnosis As for genus. About 2/3 of specimens back convexed, the other 1/3 nearly straight. Length of skull larger than body depth, and being about 1/4 in total body length. Number of vertebrae 45—46, of them 20—21 in caudal region. Dorsal fin inserted between pelvic and anal fins, origin of anal fin nearly opposite the insertion of the last dorsal ray. Fin formula: P. i + 14; V. i + 10; D. iii—iv 11—12; A. iv—v 19—20; C. xii 10 + 9 xii.

Holotype A complete fish, catalog number of IVPP: V2333.1.

Localities, horizons and age Luojiaxia, Longde County, Ningxia Huizu Autonomous Region; Heshangpu Formation (V2333.1—34). Wujierniao, Hangjinqi, Nei Mongol; Member 6 of Zhidan Group (V2334.1—27). Pijiagou, Yixian (V10168.1—13), Boluochi, Chaoyang (V10169.1—14), Shuangshanzi, Heishan (V10170.1—5), Liaoning Province; Jiufotang Formation. Late Late Jurassic—early Early Cretaceous.

Remarks Liu (1982) distinguished *Longdeichthys luojiaxiaensis* from other leptolepids by “the diplospondylous in the caudal region, the size and relative position of unpaired fins.”

The recent works by Patterson and Rosen (1977), Taverne (1975a, 1975b, 1977a, 1982), Arratia and Shultze (1985), and Arratia (1991) etc. have proved that many representatives of leptolepids belong to other different teleostean groups. In other words, the traditional group Leptolepidae is no longer monophyletic.

The cladistic framework of certain pholidophorids, leptolepids, other Mesozoic lower teleosts, and the four extant groups by Patterson and Rosen (1977) could be taken as the initial basis to assign Mesozoic fossils phylogenetically. Of the 48 characters which specified 8 monophyletic taxa (Patterson & Rosen, 1977: pp. 128—130), *Longdeichthys* has all the features 1—20 of *Leptolepis coryphaenoides* and lower forms (apart from nos. 14—16 unknown in the present genus), three of the features of *Tharsis dubius* and higher groups: mid pitline groove never crossing dermopterotic, no suborbital bones, and autocentra (no sculptures in *Longdeichthys*). But at the *T. dubius* node, *Longdeichthys* lacks two derived features: epipleurals and differentiated uroneurals, a condition much like those of the distribution of derived features by some well-known lower fossils, such as “*Leptolepis*” *talbragarensis*, *Pachythrisops*, *Ascalabos voithii* (cf. Patterson & Rosen, 1977). However, all the Me-

sozoic osteoglossomorphs found in China and *Hiodon* do not have epipleurals, and the uroneurals in the same alignment (per. obs.; Taverne, 1977b). Furthermore, many euteleostean groups (e.g. Siluriformes) lack the epipleural character either (cf. Arratia & Schultze, 1985: p. 58), and most Mesozoic teleosts near or over the *T. dubius* node, such as *P. propterus* (Nybelin, 1971: Fig. 6B), "*L.*" *talbragarensis* (Cavender, 1970: Fig. 1B), *Luisichthys vinalensis* (Arratia, 1991: Fig. 11), have undifferentiated uroneurals. Hence, epipleurals may be independently acquired by *T. dubius* and some higher groups, but differentiated uroneurals are possibly possessed by only a few forms.

Longdeichthys is similar to *Lycoptera davidi* in the vertebral configuration, and the connection between hypurals and caudal fin ray bases. The caudal vertebrae of both *Longdeichthys* and *Lycoptera* are diplospondylous, the precentrum of which bears the neural and haemal arches (for *Lycoptera*, cf. Saito, 1936: p. 9; Gaudant, 1968: Fig. 13B and Arratia, 1991). In *Longdeichthys*, the caudal centra in the largest individual and even some precaudal vertebrae can be discriminated to be diplospondylous. This kind of vertebrae configuration is quite different from that of *Amia calva* and *Pholidophorus bechei*, in the latter form, the postcentrum bears the arches (Arratia, 1991: Fig. 1; Patterson, 1968: Fig. 1). But, the systematic significance of this difference is unknown for lack of knowledge on the vertebral ontogeny of both extinct and extant teleosts.

Although *Longdeichthys* has some similarities with primitive osteoglossomorphs, it can be easily distinguished from them by the distinct skull pattern, no complete neural spine on Pul, and 19 principal caudal fin rays etc..

Longdeichthys lacks the derived feature of Elopocephala (there are still four uroneurals extending forward beyond U2 in the Chinese genus), but has three of the features of higher group Clupeocephala: fused angulo-articular, independent retroarticular excluded from the joint surface for the quadrate, and a membranous outgrowth on the antero-dorsal margin of Un1. The mosaic combination of characters in *Longdeichthys* makes its relationships rather perplexing.

On the basis of present knowledge of teleostean phylogeny, it is equivocal to place *Longdeichthys* in a position like *Tharsis dubius* or within Clupeocephala in the cladogram of Patterson and Rosen (1977: Fig. 54) for its part possession of derived features of Osteoglossomorpha and Clupeocephala (see Tab. 1). For the time being, we prefer to ascribe *Longdeichthys* to Clupeocephala artificially.

Within Clupeocephala, *Leptolepides sprattiformis*, from the Kimmeridgian of France and Germany, shows a particular similarity to *Longdeichthys* in skull skeleton (cf. Taverne, 1981: Fig. 2 with this paper, Fig. 1), and both share most of the derived features of *Tharsis*, Osteoglossomorpha, Elopocephala, and Clupeocephala (Tab. 1). However, *Leptolepides* differs from *Longdeichthys* in having epipleurals, differentiated uroneurals, fewer than 7 hypurals, only Un1 extending forward beyond U2, but the retroarticular not excluded from the joint surface, that is, *Leptolepides* is more like a clupeocephalan than *Longdeichthys*.

Longdeichthys, just like *Leptolepides*, lacks characters of Clupeomorpha and Euteleostei.