

浙江长兴志留纪真盔甲鱼类新材料 及真盔甲鱼目系统发育关系的讨论¹⁾

盖志琨^{1,2} 朱 敏¹ 赵文金¹

(1 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

(2 中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要: 对浙江长兴地区志留纪真盔甲鱼类的新材料进行了研究。形态学研究结果表明,雷曼煤山鱼 (*Meishanaspis lehmani*) 一属种成立,并非浙江中华盔甲鱼 (*Sinogaleaspis zhejiangensis*) 的同物异名。在此基础上,运用分支系统学的原理,对真盔甲鱼目的系统发育关系进行了探讨,分析结果表明,中华盔甲鱼属现有的 3 个种并未组成一个单系类群,而是一个并系类群。浙江中华盔甲鱼不能归到中华盔甲鱼属,建议另立一新属。

关键词: 浙江长兴,志留纪,真盔甲鱼类,系统发育

中图法分类号: Q915.861 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3118(2005)01-0061-15

1 前言

浙江西北部志留系茅山组十分发育。茅山组原称“茅山砂岩”,在苏南、浙北一带有着非常广泛的分布,主要为三角洲—河流相碎屑沉积,岩性为灰绿色、紫红色岩屑石英砂岩夹少量泥质粉砂岩,含少量无颌类和腕足类,厚度 1 514~2 131 m (浙江省地质矿产局, 1989)。在浙江长兴地区,茅山组与下伏康山组整合接触,与上覆五通组为平行不整合接触。目前已记录和描述的无颌类化石有浙江中华盔甲鱼 (*Sinogaleaspis zhejiangensis* Pan, 1986a)、雷曼煤山鱼 (*Meishanaspis lehmani* Wang, 1991) 和顾氏长兴鱼 (*Changxingaspis gui* Wang, 1991),这一生物组合与江西修水地区的中华盔甲鱼—修水鱼组合(潘江, 1986b) 基本一致。

1998 年夏,朱敏、陈平富等在长兴志留系中开展野外调查;2003 年底,作者等再次赴该地区采集化石。2004 年春,本文第一作者在长兴小浦、煤山一带开展野外工作。在上述野外工作中,我们又采集到大量无颌类和中华棘鱼类的棘刺化石。无颌类化石经室内鉴定有雷曼煤山鱼、浙江中华盔甲鱼、顾氏长兴鱼以及汉阳鱼 (*Hanyangaspis* sp.)。本文将记述其中的真盔甲鱼类化石,并讨论真盔甲鱼目的系统发育关系。

1) 国家自然科学基金重点项目(编号:49925204)、国家重点基础研究发展规划项目(编号:G2000077704)和国家自然科学基金人才培养基金特殊学科点人才培养项目资助。

2 标本记述

盔甲鱼亚纲 Galeaspida Tarlo, 1967

真盔甲鱼目 Eugaleaspiformes (Liu, 1965) Liu, 1980

浙江“中华盔甲鱼” *Sinogaleaspis zhejiangensis* Pan, 1986

(图 1~3)

正型标本 1 件头甲, 中国地质博物馆标本登记号 V 1781。

本文新增材料 9 件保存较好的头甲, IVPP V 14330.1~9。

产地及层位 浙江长兴, 志留纪温洛克世茅山组。

修订特征 个体较小的真盔甲鱼。头甲呈横宽的三角形, 宽大于长。头甲背面沿中轴线显著隆起, 边缘较平。眶孔圆形, 较大, 靠前。中背孔呈两端圆钝的长椭圆形, 前端已达吻缘。侧线系统由后眶上管、眶下管、侧背管、侧横管及背联络管组成, 每侧侧横管多达 6 条, 后眶上管呈倒“八”字形, 中背管不发育。鳃囊 6 对。纹饰为均匀分布的细小粒状突起。

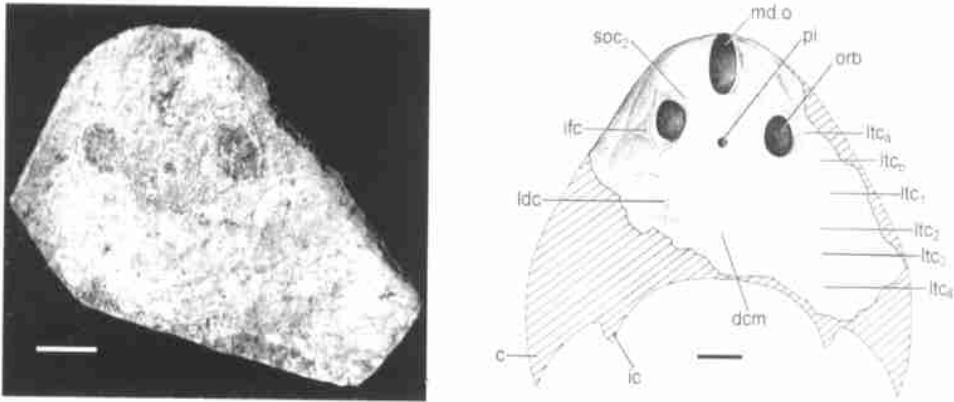


图 1 浙江“中华盔甲鱼”头甲外模 (IVPP V 14330.1), 斜线为复原部分, 比例尺 = 2 mm

Fig. 1 External mould of the cephalic shield of *Sinogaleaspis zhejiangensis* (IVPP V 14330.1), the bias is restoration, scale bar = 2 mm

简字说明 Abbreviations: c. corner 角; dcm. dorsal commissure 背联络管; ic. inner corner 内角; ifc. infraorbital canal 眶下管; ldc. lateral dorsal canal 侧背管; ltc. lateral transverse canal 侧横管; md.o. median dorsal opening 中背孔; orb. orbital opening 眶孔; pi. pineal opening 松果孔; soc₂. posterior supraorbital canal 后眶上管

描述 个体较小的真盔甲鱼, 头甲呈横宽的三角形, 宽大于长。通过对 7 件新标本及正型标本的测量 (表 1), 我们发现个体大小在浙江“中华盔甲鱼”中是一个非常稳定的性状, 长约 13 mm, 宽约 17 mm, 中长约 10 mm。角和内角均发育, 内角呈棘刺状, 小于外角, 内角间距约 10 mm (图 2A)。头甲背面沿中轴线显著隆起, 腹面平坦, 周缘形成一不封闭

的腹环,中为相对较大的口鳃窗(图 2E, 3B)。口孔位于口鳃窗前端,呈横置的肾形,长约 3 mm,宽约 1 mm(图 2D, 3B)。

表 1 正型标本及新材料测量

Table 1 Measurements of the holotype and new material

(mm)

	L. cephalic shield	W. cephalic shield	L. Midline of cephalic shield			L before pi		L behind pi	
			D. orb	L. md. o	W. md. o				
V 1781	12.8	16.2	10.3	1.5	2.6	1.2	—	—	—
V 14330.1	—	—	10.2	1.3	3.4	1.6	4.6	5.6	—
V 14330.2a	13.8	16.7	10.0	1.5	3.3	1.5	4.7	5.3	—
V 14330.3	14.1	—	10.5	1.5	3.2	1.2	4.7	5.8	—
V 14330.4a	—	—	—	1.4	3.1	1.4	4.3	—	—
V 14330.5	—	—	—	1.4	2.9	1.5	4.1	—	—
V 14330.6	—	—	—	1.6	2.9	1.3	3.7	—	—
V 14330.7	13.0	15.8	8.8	—	—	—	—	—	—

注:L. length 长;W. width 宽;D. diameter 直径;其他简字说明见图 1 other abbreviations see Fig. 1.

眶孔圆形,较大,直径约 1.5 mm,约占头甲中长的 1/6(图 2C, F)。正型标本(潘江, 1986a, 图 3)和部分新增标本(图 1, 2B)的眶孔呈椭圆形,应为保存时挤压变形所致。中背孔呈两端圆钝的纵长椭圆形,长约 3 mm,宽约 1.5 mm,长约为宽的 2 倍。中背孔前端已达吻缘,后端大致与两眶孔的前缘连线齐平。松果孔位于两眶孔的后缘连线上,松果孔前区略短于松果孔后区(图 2F)。

在侧线系统方面,由于材料的限制,潘江(1986a)描述得非常简略。此次笔者采集到的 9 件标本中,有 3 件标本的侧线系统保存良好,因此可以对它的侧线系统做一个比较详细的描述。侧线系统由后眶上管、眶下管、侧背管、侧横管及背联络管组成。后眶上管前端始于眶孔上缘,沿着眶孔内侧向下延伸,终止于松果孔附近,呈倒“八”字形。在潘江(1986a)的复原图中,后眶上管呈“U”字形,通过对多件新增材料的观察,我们认为其下端是不封闭的。中背管不发育或已退化(图 1, 2B)。

侧背干管包括眶下管和侧背管。眶下管前端起始于眶孔的前侧方,从眶孔外侧绕过,向后与侧背管自然衔接。两条侧背管大致平行,沿头甲两侧向后一直延伸到头甲后缘。

横行感觉管部分包括 6 对侧横管(l_{tc_b} 、 l_{tc_c} 、 $l_{tc_{1-4}}$)和一条背联络管。浙江“中华盔甲鱼”具有 6 对侧横管,其中 $l_{tc_{1-4}}$ 位于眶孔之后,与侧背管相交,向两侧水平延伸,其中第 4 对最长,接近头甲后缘。 l_{tc_b} 、 l_{tc_c} 位于眶孔外侧,与眶下管相交,长度非常短。所有侧横管的末端都没有分叉现象。背联络管连接两侧的侧背管,中间下凹,两侧较平,位置上大致与 l_{tc_2} 相对(图 1, 2B, C)。

鳃囊 6 对,与中线呈垂直排列,其中第一对鳃囊起始于眶孔后缘,最后一对鳃囊紧贴头甲后缘,第四鳃囊的位置与背联络管和 l_{tc_2} 的位置相当,大致在同一水平线上(图 2A, C)。

纹饰为细小的粒状突起,分布非常均匀,每平方毫米大约有 40 个细小瘤点(图 2B)。

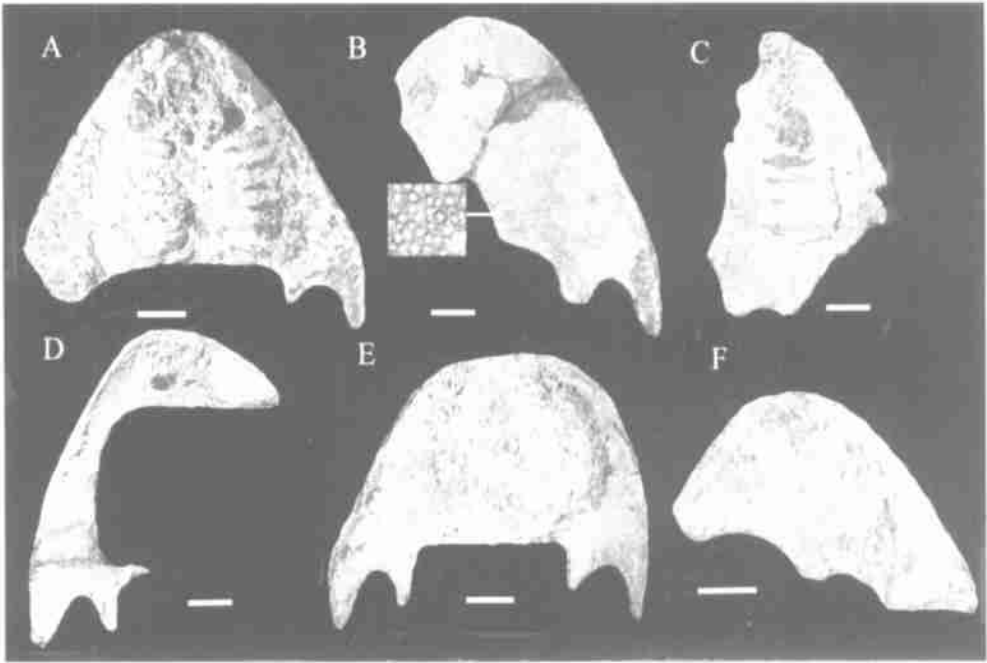


图2 浙江“中华盔甲鱼”的新材料,比例尺=2 mm

Fig. 2 New material of '*Sinogaleaspis* ' *zhejiangensis*, scale bar = 2 mm

- A. 一完整头甲 a complete cephalic shield (V 14330.2a); B. 一不完整头甲的外模及纹饰的局部放大 external mould of an incomplete cephalic shield and the detail of ornament (V 14330.3); C. 一不完整头甲外模 external mould of an incomplete cephalic shield (V 14330.8a); D. 一不完整头甲的腹环,箭头示口孔 ventral rim of an incomplete cephalic shield, with an arrow showing the oral opening (V 14330.9); E. 一完整头甲的腹环 ventral rim of a complete cephalic shield (V 14330.7); F. 一不完整的头甲 an incomplete cephalic shield (V 14330.4a)

比较与讨论 浙江“中华盔甲鱼”系潘江(1986a)命名建立,是第三个被归到中华盔甲鱼属(*Sinogaleaspis*)的种。通过对新材料形态学的研究及后面对整个真盔甲目系统发育关系的讨论,笔者认为浙江“中华盔甲鱼”并不能归到中华盔甲鱼属,建议另立一新属。由于中华盔甲鱼属的另一个种西坑中华盔甲鱼(*S. xikengensis*)亦不能归到中华盔甲鱼属,而与其与浙江“中华盔甲鱼”的系统发育关系目前尚不能确定,所以本文暂不定新属。在新属建立前,暂时将浙江中华盔甲鱼的属名加引号表示。

浙江“中华盔甲鱼”与属型种山口中华盔甲鱼(*Sinogaleaspis shankouensis* Pan et Wang, 1980)在头甲大小、内角形状、松果孔位置等方面相似,但在以下方面存在较大差异:1)头甲形状。前者头甲呈横宽的三角形,其宽大于长;后者头甲呈纵长的三角形,其长大于宽。2)中背孔的形状和位置。前者中背孔呈两端圆钝的长椭圆形,前端抵达吻缘,后端仅与两眶孔前缘连线齐平;后者中背孔呈楔形,前端没有抵达吻缘,后端后延至两眶孔中心连线。3)后眶上管。前者后眶上管呈倒“八”字形;后者后眶上管呈“V”字形。4)中背管。前者中背管不发育或已退化;后者中背管非常发育,前端与后眶上管相接。5)侧横管。前者除

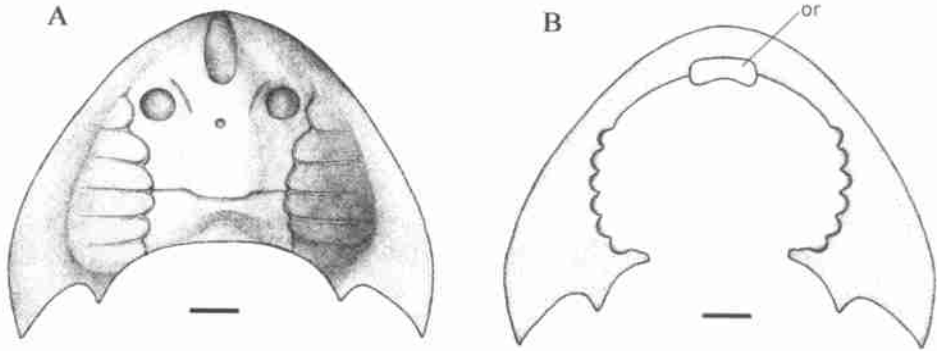


图3 浙江“中华盔甲鱼”的头甲复原,比例尺=2 mm

Fig. 3 Restoration of the cephalic shield of '*Sinogaleaspis*' *zhejiangensis*, scale bar = 2 mm

A. 背视 dorsal view; B. 腹视 ventral view; or. oral opening 开口

除了在眶孔后面的侧背管上具有4条侧横管以外,在眶孔外侧的眶下管上还具有2条侧横管;后者仅在眶孔之后具有4条侧横管,眶孔外侧的侧横管已经退化。6)中横联络管。前者仅有一条中横联络管,即背联络管,而后者具有3条中横联络管。

重新描述的浙江“中华盔甲鱼”的两个新特征引起了笔者的注意。1)中背管不发育,也就是说浙江“中华盔甲鱼”的侧线系统并非“真盔甲鱼型”。“真盔甲鱼型”的侧线系统为刘玉海(1986)提出,他认为,盔甲鱼类的侧线系统存在两大类型,即“真盔甲鱼型”和“多鳃鱼型”。“真盔甲鱼型”为真盔甲鱼类所特有,其特征为中背管非常发育;而“多鳃鱼型”的中背管已经严重退化,只保留残迹或完全消失。两者的分化早在志留纪以前就已经完成。2)在眶孔外侧的眶下管上具有2条侧横管。目前已描述的真盔甲鱼类都不具有这一特征,仅在眶孔后面的侧背管上具有3~4条侧横管。根据外类群比较,笔者认为浙江“中华盔甲鱼”的这一特征应是真盔甲鱼类的近祖特征。因为处于盔甲鱼类系统演化基干位置的大庸鱼(*Dayongaspis*)、汉阳鱼等,在眶孔外侧的眶下管上均具有3~4条侧横管。此外,笔者重新观察了已描述的真盔甲鱼类材料,在张氏真盔甲鱼(*Eugaleaspis changi*)和徐家冲真盔甲鱼(*E. xujiachongensis*)眶孔外侧的眶下管上发现了2条侧横管退化的残迹。这一发现也佐证了上述认识。

煤山鱼属 (*Meishanaspis* Wang, 1991)

雷曼煤山鱼 (*Meishanaspis lehmani* Wang, 1991)

(图4~6)

正型标本 一完整头甲的内外模。古脊椎所标本登记号 IVPP V 8298。

本文新增材料 两件不完整头甲的内外模,感觉管系统保存良好。IVPP V 14331. 1、V 14331. 2。

产地及层位 浙江长兴,志留纪温洛克世茅山组。

修订特征 中等大小的真盔甲鱼,头甲呈横宽的三角形,其边缘呈锯齿状。感觉管系

统由后眶上管、眶下管、侧背管、侧横管及背联络管组成,侧横管多达 7 对。纹饰为具放射脊纹的星状突起。

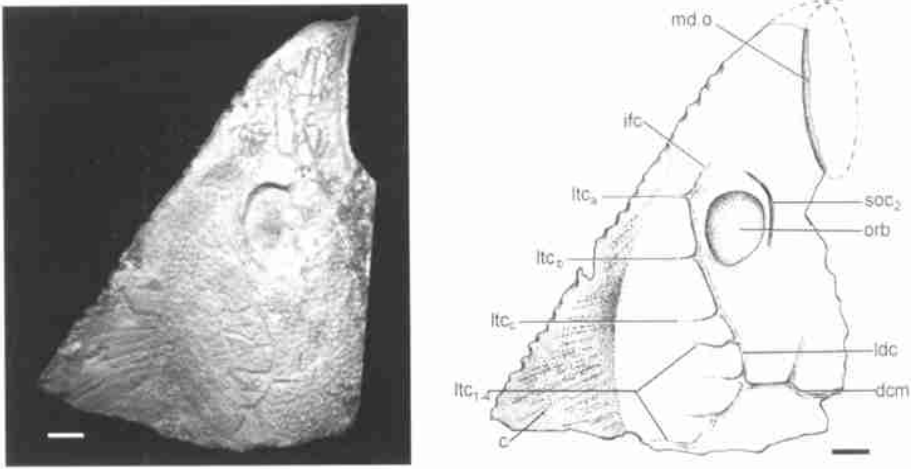


图 4 雷曼煤山鱼的头甲,比例尺 = 2 mm

Fig. 4 Cephalic shield of *Meishanaspis lehmani* (V 14331. 1a), scale bar = 2 mm

简字说明见图 1 Abbreviations see Fig. 1

描述 中等大小的真盔甲鱼,头甲呈横宽的三角形,长约 32 mm,宽约 42 mm,其宽大于长。头甲背面沿中轴线显著隆起,侧缘较为平坦。角和内角均发育,内角棘刺状、小于角。中背孔呈两端稍尖的狭长椭圆形,长约 9 mm,宽约 2.5 mm,长约为宽的 3.5 倍。中背孔前端抵达吻缘,后端大致与两眶孔的前缘连线齐平(图 4, 5B)。眶孔圆形,较大,直径约

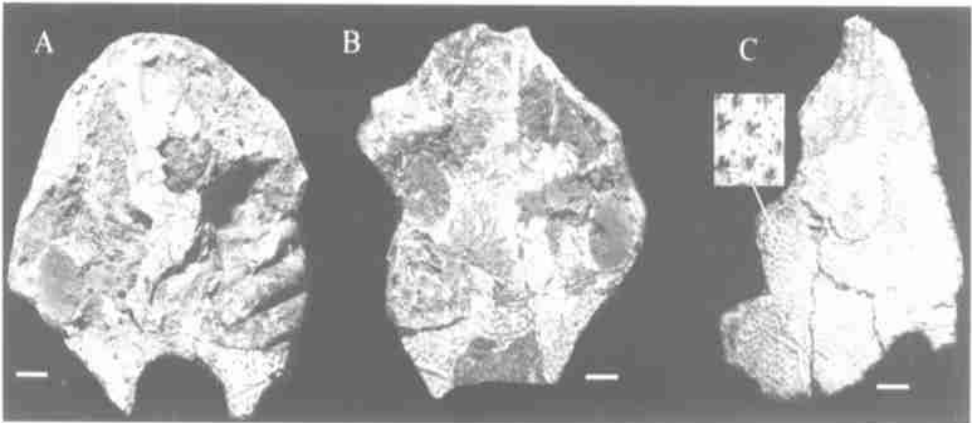


图 5 雷曼煤山鱼的新材料,比例尺 = 2 mm

Fig. 5 New material of *Meishanaspis lehmani*, scale bar = 2 mm

A. 一不完整的头甲 an incomplete cephalic shield (V 14331. 2a); B. 一不完整头甲外模 external mould of an incomplete cephalic shield (V 14331. 2b); C. 一不完整头甲的外模及纹饰的局部放大 external mould of an incomplete cephalic shield and the detail of ornament (V 14331. 1b)

4.5 mm,约占头甲中长的 1/5。松果孔位于两眶孔的后缘连线上,松果孔前区略短于松果孔后区。

标本 V 14331.1 保存了侧线系统,侧线系统由后眶上管、眶下管、侧背管、侧横管及背联络管组成。后眶上管前端始于眶孔上缘,沿着眶孔内侧向下延伸,终止于松果孔附近,呈倒“八”字形。两条侧背管不平行,中央向头甲内侧明显收缩。侧横管相对较短,数目多达 7 对,为真盔甲鱼类的最多数目。背联络管连接两侧侧横管,其位置大致与 ltc_2 相对,中间下凹,两侧较平。中背管是否发育,就目前的材料来看,尚不能确定(图 4, 5C)。

鳃囊 6 对,与中线呈垂直排列;纹饰为具放射脊纹的星状突起(图 5C)。

比较与讨论 煤山鱼属 (*Meishanaspis*

Wang, 1991)系王念忠(1991)建立,并被归到中华盔甲鱼科,但潘江(1992)认为,雷曼煤山鱼与浙江“中华盔甲鱼”发现于同一地点(煤山)、同一层位(茅山组),两者之间的轻微差别在于中背孔的形状上,可能为保存时的变形所致。所以,雷曼煤山鱼是浙江“中华盔甲鱼”的同物异名,应予以废弃。笔者此次同时采集到了浙江“中华盔甲鱼”和雷曼煤山鱼的材料,能够对两者做进一步的比较。通过比较我们发现,虽然两者在头甲形状、中背孔、眶孔、松果孔的相对位置等方面相似,但仍存在以下差别:1)个体大小相差悬殊。雷曼煤山鱼的个体大小是浙江“中华盔甲鱼”的 2 倍还多。通过对多件浙江“中华盔甲鱼”标本的测量(表

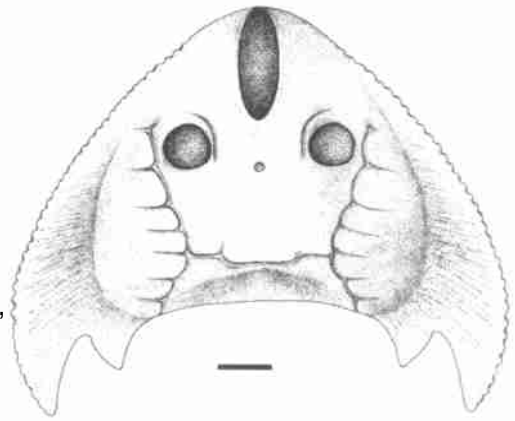


图 6 雷曼煤山鱼的头甲复原,背视,比例尺 = 4 mm

Fig. 6 Restoration of the cephalic shield of *Meishanaspis lehmani*, in dorsal view, scale bar = 4 mm

1),我们认为个体大小是浙江“中华盔甲鱼”的一个非常稳定的性状,雷曼煤山鱼的个体大小已经大大超出了浙江“中华盔甲鱼”的种内变化范围。一般认为,盔甲鱼类的个体大小对于一个种来说是比较稳定的,因而个体的大小常被看作某个种的特征之一(刘时藩, 1986)。2)中背孔的形状。雷曼煤山鱼的中背孔呈两端稍尖的狭长椭圆形,其长宽比例大致为 3.5;浙江“中华盔甲鱼”中背孔的形状呈两端圆钝的长椭圆形,其长宽比例大致为 2。3)侧线系统。浙江“中华盔甲鱼”两侧的侧背管大致平行,而雷曼煤山鱼两侧的侧背管不平行,中央向头甲内侧显著收缩。在侧横管方面,雷曼煤山鱼的侧横管相对较短,同时数目多达 7 条,比浙江“中华盔甲鱼”多出一条,为真盔甲鱼类的最多数目。4)头甲边缘。雷曼煤山鱼的头甲边缘呈锯齿状,而浙江“中华盔甲鱼”的头甲边缘非常光滑。5)纹饰。雷曼煤山鱼头甲的纹饰为具放射脊纹的星状突起,而浙江“中华盔甲鱼”的纹饰为细小的粒状瘤点。鉴于以上的差别,笔者认为雷曼煤山鱼作为一个新属种是成立的,并非浙江“中华盔甲鱼”的同物异名。

3 真盔甲鱼目的系统发育关系分析

3.1 内群选择

目前已经发现和描述的真盔甲鱼目化石共有 7 属 12 种,分别为:

- 1) 真盔甲鱼属 (*Eugaleaspis*): 张氏真盔甲鱼 (*E. changi* Liu, 1965)、徐家冲真盔甲鱼 (*E. xujiachongensis* Liu, 1975)、莲花山真盔甲鱼 (*E. lianhuashanensis* Liu, 1986)、秀山真盔甲鱼 (*E. xiushanensis* Liu, 1983)。
- 2) 云南盔甲鱼属 (*Yunnanogaleaspis*): 硕大云南盔甲鱼 (*Y. major* Pan et Wang, 1980)。
- 3) 中华盔甲鱼属 (*Sinogaleaspis*): 山口中华盔甲鱼 (*S. shankouensis* Pan et Wang, 1980)、西坑“中华盔甲鱼”(‘*S.*’ *xikengensis* Pan et Wang, 1980)、浙江“中华盔甲鱼”(‘*S.*’ *zhejiangensis* Pan, 1986a)。
- 4) 煤山鱼属 (*Meishanaspis*): 雷曼煤山鱼 (*M. lehmani* Wang, 1991)。
- 5) 三尖鱼属 (*Tridensaspis*): 大眼三尖鱼 (*T. magnoculus* Liu, 1986)。
- 6) 翼角鱼属 (*Pterogonaspis*): 玉海翼角鱼 (*P. yuhaii* Zhu, 1992)。
- 7) 憨鱼属 (*Nochelaspis*): 漫游憨鱼 (*N. maeandrine* Zhu, 1992)。

真盔甲鱼类的单系性目前已经得到广泛承认(朱敏, 1992; Janvier, 1996)。本文选定真盔甲鱼目的 7 属 12 种作为系统发育关系分析的对象。

3.2 外群选择

参照王念忠(1991)关于盔甲鱼亚纲(*Galeaspida*)系统发育关系的研究结果,将处于盔甲鱼系统演化基干位置的湖南大庸鱼(*Dayongaspis hunanensis* Pan et Zeng, 1985)、锅顶山汉阳鱼(*Hanyangaspis guodingshanensis* Pan et al., 1975)和顾氏长兴鱼(*Changxingaspis gui* Wang, 1991)作为本系统发育分析的外类群。

3.3 性状分析

根据重新厘定的浙江“中华盔甲鱼”和雷曼煤山鱼以及现有的真盔甲鱼类的资料,本文选定了 23 个性状用于真盔甲目的系统发育分析(表 2)。

1. 中背孔形状: 0. 圆形; 1. 横宽椭圆形(宽 > 长); 2. 纵长椭圆形(长 > 宽)。
2. 纵长椭圆形中背孔: 0. 非裂隙状(长/宽 < 5); 1. 裂隙状(长/宽 > 5)。
3. 中背孔前端: 0. 接近头甲吻缘; 1. 抵达吻缘; 2. 未达吻缘。
4. 中背孔后端: 0. 位于两眶孔前缘连线之前; 1. 位于两眶孔中心连线之前; 2. 位于两眶孔后缘连线之前。

关于盔甲鱼类中背孔的演化,朱敏(1992)认为,圆形中背孔很可能是祖征,从大庸鱼属到南盘鱼属再到真盔甲鱼类,中背孔呈越来越长的演化趋势。真盔甲鱼类同样应该表现这种演化趋势,由纵长椭圆形向裂隙形演化。

5. 第一中横联络管(*mtc*₁): 0. 存在; 1. 缺失。
6. 第三中横联络管(*mtc*₃): 0. 存在; 1. 缺失。

中横联络管(*mtc*)在外类群中均具有 2 条,而在内类群中除了山口中华盔甲鱼具有 3

条外,其余均只有 1 条。通过与侧横管位置关系上的对比,笔者认为,山口中华盔甲鱼、锅顶山汉阳鱼、顾氏长兴鱼的 mtc_2 ,湖南大庸鱼的 mtc_1 可能与其他盔甲鱼类的背联络管相当,具有演化上的同源关系。而锅顶山汉阳鱼、顾氏长兴鱼的 mtc_1 可能与山口中华盔甲鱼的 mtc_1 对应,湖南大庸鱼的 mtc_2 则可能与山口中华盔甲鱼的 mtc_3 对应。

- 7. 后眶上管 (soe_2): 0. 存在; 1. 缺失。
- 8. 侧横管 a (ltc_a): 0. 存在; 1. 缺失。
- 9. 侧横管 b (ltc_b): 0. 存在; 1. 缺失。
- 10. 侧横管 c (ltc_c): 0. 存在; 1. 缺失。
- 11. 第四侧横管 (ltc_4): 0. 存在; 1. 缺失。

侧横管的数目在外类群中均较多,一般来说在眶孔外侧的眶下管上具有 3~4 条,在眶孔之后的侧背管上具有 4~6 条。而在真盔甲鱼类中,由于背甲眶孔以后的部分显著缩短,眶孔后的侧横管只剩下 3~4 条,而且最后一对侧横管距背甲后缘很近(刘玉海, 1986)。眶孔外侧的侧横管则退化或缺失,但在重新描述的浙江“中华盔甲鱼”和雷曼煤山鱼的眶孔外侧,笔者发现了 2~3 条侧横管,与外类群眶孔外侧的侧横管有着很好的对应关系。同时在张氏真盔甲鱼和徐家冲真盔甲鱼的眶孔的外侧,笔者也发现了 2 条侧横管的退化痕迹。总的来说,盔甲鱼类的侧横管有逐渐减少的趋势。

- 12. 中背管 (mdc): 0. 不发育; 1. 发育。
- 13. 角 ($corner$): 0. 存在; 1. 缺失。
- 14. 角的延伸方向: 0. 侧向延伸; 1. 向后延伸。

表 2 真盔甲鱼目性状矩阵

Table 2 Data matrix for the Eugaleaspidiformes

Taxon	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 2 2 2																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	0	1	2	3	
<i>E. xujiaichongensis</i>	2	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	0	1	1					
<i>E. lianhuashanensis</i>	2	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	?	1	1	1	1	0	1	1					
<i>E. changi</i>	2	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	1	0	1	1	0	1	1					
<i>E. xiushanensis</i>	2	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	0	0	1	1	0	1	1					
<i>P. yuhai</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1					
<i>T. magnoculus</i>	2	1	2	1	?	?	1	?	?	?	?	1	0	0	?	?	0	0	?	0	1	0	1					
<i>N. maeandrine</i>	2	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1					
<i>Y. major</i>	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1					
<i>S. shankouensis</i>	2	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1					
' <i>S. 'xikengensis</i>	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1					
' <i>S. 'zhejiangensis</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1					
<i>M. lehmani</i>	2	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0					
<i>C. gui</i>	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2					
<i>H. guodingshanensis</i>	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	?	0	0	3	1					
<i>D. hunanensis</i>	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0					

注:“0” 祖征 plesiomorphic state; “1~3” 裔征 apomorphic state; “?” 未知状态或该特征不适用 unknown or unavailable.

15. 内角 (inner corner) :0. 存在 ;1. 缺失。

16. 内角形状 :0. 肥大的叶状 ;1. 棘状。

关于角和内角,朱敏(1992)认为,多鳃鱼类所谓的角实际上相当于华南鱼类和真盔甲鱼类的内角,后 2 者的角在多鳃鱼类中则不存在,而都匀鱼类不但不具有角,且内角退化甚至完全消失。

17. 眶孔前后中长超过 0.9 0. 否 ;1. 是。

18. 眶孔前后中长超过 1.1 0. 否 ;1. 是。

19. 松果孔 :0. 松果孔与眶孔后缘连线处于同一水平线 ;1. 松果孔位于眶孔后缘连线之后。

20. 松果孔前区长于松果孔后区 :0. 否 ;1. 是。

对于真盔甲鱼类来说,随着中背孔的逐渐延长和位置的后移,眶孔和松果孔的位置也有不断后移的趋势。

21. 吻突 :0. 存在 ;1. 缺失。

在真盔甲鱼目中,玉海翼角鱼和大眼三尖鱼均具有发育的吻突和侧向延伸的角,但它们与外类群华南鱼类的吻突和侧向延伸的角并没有演化上的同源关系,应属平行进化。对于真盔甲鱼类来说,没有侧向延伸的角和没有吻突恰恰是它们的祖征(朱敏,1992)。

22. 头甲形状 :0. 近三角形 ;1. 近半圆形 ;2. 近椭圆形 ;3. 近梯形。

23. 头甲边缘 :0. 锯齿状 ;1. 光滑。

通过对雷曼煤山鱼的新材料及正型标本的观察,笔者发现在它的头甲边缘具有特殊的锯齿状构造,这一特征与外群湖南大庸鱼非常相似。

3.4 系统发育分析

根据内群分析和外群比较,共选取 23 个性状,对真盔甲鱼目的 7 属 12 种的系统发育关系进行分析。系统分析的数据处理采用 PAUP 3.1.1 程序,采用最简约法,在 Macintosh 上运行。由于分类单元数量不大(小于 20),搜索方式采用分枝界限搜索 (branch and bound search),运算结果共得到 5 个最简约的支序图(图 7),其步长 (Tree length) = 35,符合系数 (CI) = 0.8,保留指数 (RI) = 0.896。

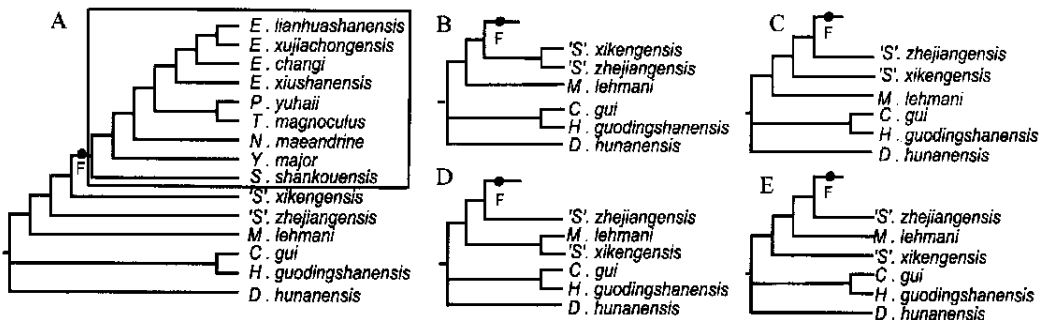


图 7 5 棵最简约的树,方框显示 5 棵树中一致的部分

Fig. 7 Five most parsimony trees, the box showing the same part of five trees

通过对 5 棵树的比较,我们发现所得 5 棵树节点 F 以上的部分均一致,所不同的只是浙江“中华盔甲鱼”、西坑“中华盔甲鱼”以及雷曼煤山鱼之间的位置变化。我们对所得的

5 棵树进行严格合意,得到的严格合意树(strict consensus tree)如图 8 所示。

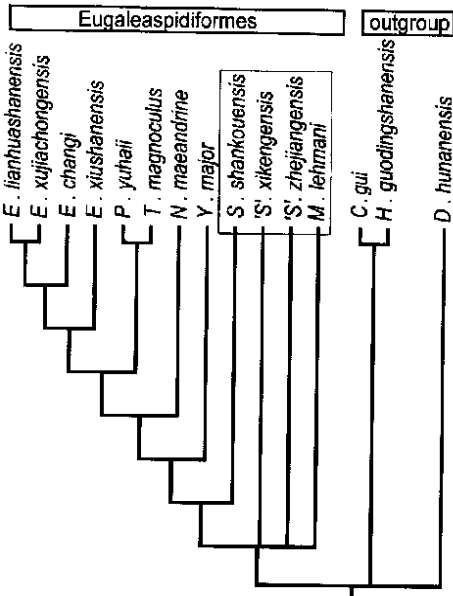


图 8 5 棵最简约树的严格合意树,方框显示中华盔甲鱼科为一并系类群

Fig. 8 Strict consensus tree of five most parsimony trees of the Eugaleaspidiformes, the box showing that the Sinogaleaspidae is a paraphyletic group

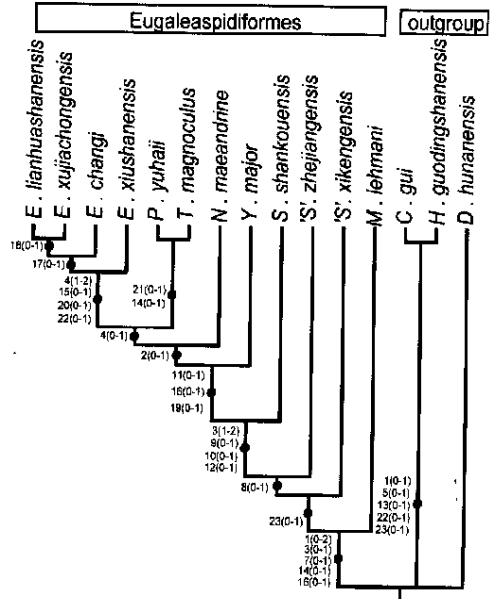


图 9 其中一棵最简约的树,显示一组可能的性状分布及节点处可能发生的性状变化

Fig. 9 One of most parsimony trees, showing one possible set of character distributions with character changes at nodes

3.5 结果讨论

1) 从严格合意树中,我们可以看出真盔甲鱼属 (*Eugaleaspis*) 的 4 个种构成一个单系类群,定义该单系类群的离征(图 9)有:近半圆形头甲、内角缺失、中背孔后延至眶孔后缘连线、松果孔前区大于松果孔后区。该类群的分化至少在志留纪晚期就已经完成。

2) 翼角鱼属 (*Pterogonaspis*) 与三尖鱼属 (*Tridensaspis*) 以发育的吻突和侧向延伸的角(图 9)两离征,而可能构成一个姊妹群。该两属又以离征(图 9)中背孔后延至眶孔中线,而可能与真盔甲鱼属有着更近的亲缘关系。另外,山口中华盔甲鱼的中背孔也后延至中线,可能为平行进化的结果。

3) 以往的中华盔甲鱼属 (*Sinogaleaspis*) 的 3 个种并未组成一个单系类群,而是一个并系类群。属型种山口中华盔甲鱼以中背孔前端离开吻缘、眶孔外侧的侧横管 ltc_{a-c} 缺失、中背管发育等离征(图 9)而可能与云南盔甲鱼属及其姊妹群有着更近的亲缘关系。在所得到的 5 棵树中,把浙江“中华盔甲鱼”与西坑“中华盔甲鱼”归到中华盔甲鱼属均不是最简约的。浙江“中华盔甲鱼”眶孔外侧的眶下管上具 2 条侧横管、中背管不发育,这些特征在它的外群中亦存在,应为近祖特征,所以浙江“中华盔甲鱼”可能处在更靠近真盔甲鱼类演化基干的位置上。鉴于以上原因,笔者认为浙江“中华盔甲鱼”并不能归到中华盔甲鱼属,建议另立一新属。

4) 在所得到的 5 棵最简约树中,系统分类位置最不确定的是西坑“中华盔甲鱼”,这是由于其许多特征,特别是侧线系统方面的特征我们目前尚不清楚,还有待于在西坑“中华盔甲鱼”的发现地江西修水地区开展进一步的野外工作。

致谢 野外工作承蒙浙江石油地质局陈其璠先生、鞠天吟先生,古脊椎所王念忠、陈平富、冯文清等同志大力协助,插图由黄金玲女士绘制,澳大利亚的 Susan Turner 博士审阅英文稿,在此一并表示诚挚的谢意。

NEW MATERIAL OF EUGALEASPIDS FROM THE SILURIAN OF CHANGXING, ZHEJIANG, CHINA, WITH A DISCUSSION ON THE EUGALEASPID PHYLOGENY

GAI Zhi-Kun^{1,2} ZHU Min¹ ZHAO Wei-Jin¹

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

(2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences Beijing 100039)

Key words Changxing, Zhejiang, Silurian, eugaleaspids, phylogeny

Summary

The first work on vertebrates from the Silurian Maoshan Formation of Changxing, northwestern Zhejiang was done by Pan (1986a) who described the galeaspid fish *Sinogaleaspis zhejiangensis*, as well as fin-spines of *Sinacanthus*. From the same locality and horizon, Wang (1991) described another two galeaspid species, *Meishanaspis lehmani* and *Changxingaspis gui*. Since 1998, the authors have organized three subsequent excursions to Changxing, and collected abundant Silurian fish remains, which are suggestive of the *Sinogaleaspis-Xiushuiaspis* Fauna, the fish fauna originally described from Xiushui, Jianxi Province (Pan and Wang, 1980). The present account describes the eugaleaspid remains, with a revision of previously described material, and discusses the phylogeny of the Eugaleaspiformes.

1 Systematic paleontology

Galeaspida Tarlo, 1967

Eugaleaspiformes (Liu, 1965) Liu, 1980

'*Sinogaleaspis*' zhejiangensis Pan, 1986

(Figs. 1~3)

1986a *Sinogaleaspis zhejiangensis*, Pan: fig. 3, pl. 7.

Holotype A complete cephalic shield, V 1781, housed in the Geology Museum of China.

Referred specimens Nine well-preserved cephalic shields, IVPP V 14330.1~9.

Locality and horizon Changxing, Zhejiang Province, southeastern China; Maoshan Formation (Early Wenlockian).

Diagnosis (emended) A small-sized galeaspid with a subtriangular cephalic shield which is broader than long; orbital openings round and fairly big; median dorsal opening longitudinal oval in shape, extending anteriorly to the rostral margin of the cephalic shield; sensory canal system with posterior postorbital canals, infraorbital canals, lateral dorsal canals, lateral transverse canals, and

dorsal commissure; six lateral transverse canals on each side; median dorsal canal not developed; six pairs of branchial chambers; ornament with evenly-distributed, minute round tubercles.

Comparison and discussion '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' resembles *Sinogaleaspis shankouensis* (Pan et Wang, 1980) in the size of the cephalic shield, the shape of the inner corner, and the position of the pineal opening. However, it is distinguishable from *Sinogaleaspis shankouensis* in following characters. Firstly, the cephalic shield of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' is broader than long in shape, whereas that of *Sinogaleaspis shankouensis* is longer than broad. Secondly, the median dorsal opening of the former is longitudinal oval-shaped with its anterior end terminally positioned, and posterior end leveling with the anterior margin of the orbital openings. By comparison, the median dorsal opening of the latter is wedge-shaped with its anterior end away from the rostral margin of the cephalic shield, and posterior end at the level of the center of the orbital opening. Thirdly, the two posterior postorbital canals of the former do not meet posteriorly, whereas those of the latter are V-shaped. Fourthly, the former lacks the median dorsal canal which is well developed in the latter. Fifthly, the former has six pairs of lateral transverse canals, whereas the latter has only four pairs. Sixthly, the former has only one median transverse canal, namely the dorsal commissure, whereas the latter has three median transverse canals in total.

Two characters of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' are noteworthy. 1) '*S. zhejiangensis*' is deficient of the median dorsal canal, suggesting that its sensory canal system is not of the eugaleaspid type. 2) In addition to the lateral transverse canals running from the lateral dorsal canal, usually present in other eugaleaspids, '*S. zhejiangensis*' bears two additional lateral transverse canals from the infraorbital canal. By the outgroup comparison, we consider that the additional lateral transverse canals might be a plesiomorphic character of eugaleaspids, since 3~4 lateral transverse canals running from the infraorbital canal are found in *Dayongaspis* and *Hanyangaspis*. The vestiges of the lateral transverse canals running from the infraorbital canal are also found in *Eugaleaspis changi* and *E. xujiachongensis* (personal observation).

Meishanaspis Wang, 1991

Meishanaspis lehmani Wang, 1991

(Figs. 4~6)

1991 *Meishanaspis lehmani*, Wang: fig. 5, pls. 6A, B.

Holotype A complete cephalic shield, IVPP V 8298.

Referred specimens Two incomplete cephalic shields, with well-preserved sensory canals. IVPP V 14331.1, V 14331.2.

Locality and horizon Changxing, Zhejiang Province, southeastern China; Maoshan Formation (Early Wenlockian).

Diagnosis (emended) A middle-sized galeaspid with a subtriangular cephalic shield which is broader than long; lateral margin of cephalic shield serrated; sensory canal system with posterior postorbital canals, infraorbital canals, lateral dorsal canals, lateral transverse canals, and dorsal commissure; seven lateral transverse canals on each side; ornament with star-shaped tubercles.

Comparison and discussion Wang (1991) erected *Meishanaspis lehmani*, and Pan (1992) considered that *Meishanaspis lehmani* was a synonym of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*'. The present study shows the following clear differences between them, and corroborates that *Meishanaspis lehmani* is a tenable genus and species, rather than a synonym of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*'. Firstly, *Meishanaspis lehmani* is more than two times of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' in the size of cephalic shield. According to the measurements shown in Table 1, we think that the size of the cephalic shield is a stable character in '*Sinogaleaspis zhejiangensis*'. *Meishanaspis lehmani* has gone beyond the range of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*'. Secondly, the median dorsal opening of former is narrower than that of the latter. The ratio between length and width of the former is 3.5,

whereas that of the latter is only 2. In addition, two ends of median dorsal opening of the former are a little pointed, whereas those of the latter are smooth. Thirdly, two lateral dorsal canals of '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' are approximately parallel, whereas those of *Meishanaspis lehmani* are not parallel and curve to the midline of the cephalic shield. In addition, *Meishanaspis lehmani* has seven lateral transverse canals on each side, one more canal than '*Sinogaleaspis zhejiangensis*'. Fourthly, the lateral margin of cephalic shield of the former is serrated, but that of the latter is smooth. Fifthly, the ornament of the former is composed of star shaped tubercles, whereas that of the latter is composed of minute round tubercles.

2 Systematic analysis of the Eugaleaspidiformes

By now, the Eugaleaspidiformes has 7 genera including 12 species described, and is assumed to be a monophyletic galeaspid group. We included all 12 species of the Eugaleaspidiformes and three out group taxa (*Changxingaspis gui*, *Hanyangaspis guodingshanensis*, *Dayongaspis hunanensis*), and selected 23 characters to carry out a phylogenetic analysis of the Eugaleaspidiformes. The analysis was conducted using PAUP 3.1.1 using branch and bound search. We got five most parsimonious trees, with tree length = 35, consistency index (CI) = 0.8, retention index (RI) = 0.896. The trees are showed as Figs. 7~9. From these trees, we can draw the following conclusions.

1) All four species of *Eugaleaspis* constitute a monophyletic group. They share the synapomorphies such as the nearly semicircle cephalic shield, the loss of inner corner, the median dorsal opening extending backward to the posterior margin of orbital openings, and the pre pineal region of cephalic shield longer than the post pineal region.

2) *Pterogonaspis* and *Tridensaspis* form a sister group with their developed rostral process and laterally projecting corner.

3) Three species assigned to *Sinogaleaspis* do not form a monophyletic group, but a paraphyletic group. *Sinogaleaspis shankouensis* has a closer relationship to *Yunnanogaleaspis* and its sister group than to '*S. zhejiangensis*' and '*S. xikengensis*'. They share such synapomorphies as the anterior end of the median dorsal opening away from the rostral margin, the absence of l_{c-a} , and the developed median dorsal canal. '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' has two lateral transverse canals running from the infraorbital canal, and lacks the median dorsal canal. These two character states are also present in the out group taxa such as *Changxingaspis*, *Hanyangaspis*, *Dayongaspis*, suggesting their being plesiomorphic. The present study shows that '*Sinogaleaspis zhejiangensis*' occupies the more basal position of the eugaleaspid lineage than *S. shankouensis*, and cannot be referred to *Sinogaleaspis*.

4) The systematic position of '*S. xikengensis*' (Pan et Wang, 1980) is unresolved because of the large number of missing data, especially for its sensory canal system. Further field excursions to Xiushui, Jiangxi Province, the type locality of '*S. xikengensis*', are needed to find more specimens of '*S. xikengensis*'.

Acknowledgements We thank Chen Qishi, Ju Tianyin, and Wang Nianzhong, Chen Pingfu, Feng Wenqing for their great help in the field work. We are grateful to Huang Jinling for drawing the illustrations, and Susan Turner (Queensland Museum, Brisbane) for improving the English summary.

References

- Bureau of Geology and Mineral Resources of Zhejiang Province (浙江省地质矿产局), 1989. Regional Geology of Zhejiang Province (浙江省区域地质志). Geol Mem (地质专报), 1(11): 1~688 (in Chinese with English summary)
- Janvier P, 1996. Early vertebrates. Oxford: Oxford Univ Press. 1~393
- Liu S F (刘时藩), 1983. Agnathan from Sichuan, China. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 21(2): 97~102 (in Chinese with English summary)
- Liu S F (刘时藩), 1986. Fossil eugaleaspid from Guangxi. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 24(1): 1~9 (in Chinese with English summary)
- Liu Y H (刘玉海), 1965. New Devonian agnathans from Yunnan. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 9(2): 125~134 (in Chinese with English summary)
- 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)
- Pan J (潘江), 1986a. New discovery of Silurian vertebrates in China. In: Selected papers to memory of Prof. S. H. Yoh (纪念乐森寻教授从事地质科学、教育工作六十年论文集). Beijing: Geol Publ House. 67~75 (in Chinese)
- Pan J (潘江), 1986b. Notes on Silurian vertebrates from China. Bull Chinese Geol Sci (CACS) (中国地质科学院院报), 15: 161~190 (in Chinese)
- Pan J (潘江), 1992. New galeaspids (Agnatha) from the Silurian and Devonian of China. Beijing: Geol Publ House. 1~77
- Pan J (潘江), Wang S T (王士涛), 1978. Early 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: Geol Publ House. 240~269 (in Chinese)
- Pan J (潘江), Wang S T (王士涛), 1980. New finding of Galeaspidiformes in South China. Acta Palaeont Sin (古生物学报), 19(1): 1~7 (in Chinese with English summary)
- Pan J (潘江), Wang S T (王士涛), Liu Y P (刘运鹏), 1975. Early Devonian Agnatha and Pisces of South China. Prof Pap Stratigr Palaeont (地层古生物论文集), (1): 135~169 (in Chinese)
- Wang N Z (王念忠), 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. 41~66
- 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)