

<https://doi.org/10.3799/dqkx.2020.343>



武汉志留纪兰多维列世盔甲鱼类新材料

刘一龙¹, 黄烈斌¹, 纵瑞文², 龚一鸣^{1,2*}

1. 中国地质大学地球科学学院, 湖北武汉 430074

2. 中国地质大学生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北武汉 430074

摘要: 汉阳鱼作为湖北武汉地区古生代鱼类的代表, 其真实形态一直未被确定下来, 同时关于汉阳鱼目内部的系统发育学关系也只停留在其下两个属种的讨论上, 并未对其开展详细的分析讨论. 采用形态学和分支系统学的方法, 对湖北武汉兰多维列世清水组上部的盔甲鱼类新材料进行了详细研究, 建立了汉阳鱼科一新属新种: 意外洪山鱼 (*Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov.), 同时修订了汉阳鱼属的部分特征. 新属以头甲呈宽大于长的梯形和横长的长条形中背孔等特征而归属于汉阳鱼科, 同时又以头甲侧缘从眶孔往后逐渐由光滑变为锯齿状, 椭圆形的背位眶孔, 发育 8 对侧横管和细小粒状的突起纹饰等特征区别于汉阳鱼科其他属种. 分支系统学显示, 汉阳鱼目并未组成一个单系类群, 其下的汉阳鱼科的属种也并未组成一个单系类群, 而是一个多分支形式, 但其下的修水鱼科的属种却组成了一个单系类群. 相关的相标志表明, 相比于锅顶山汉阳鱼, 意外洪山鱼生活在水体更深的潮控三角洲环境中.

关键词: 汉阳鱼目; 洪山鱼; 清水组; 志留系特列奇阶; 武汉; 地层学.

中图分类号: P52

文章编号: 1000-2383(2021)09-3307-14

收稿日期: 2020-09-09

New Material of Galeaspids from the Silurian Llandovery in Wuhan of South China

Liu Yilong¹, Huang Liebin¹, Zong Ruiwen², Gong Yiming^{1,2*}

1. School of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

2. State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: As a representative of the Paleozoic fishes in Wuhan, Hubei Province, *Hanyangaspis*'s true morphology has not been determined, and the phylogenetic relationship within Hanyangaspidida is only discussed in the two genera, without a detailed analysis and discussion. In this paper, morphological and cladistic methods were used to study the new materials of galeaspids. New findings of galeaspids (Agnatha) including *Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov. and *Hanyangaspis guodingshanensis* are described from the upper part of the Qingshui Formation (Telychian, Llandovery) in Wuhan of South China. The new genus belongs to Hanyangaspididae based on the trapezoid shape of the head-shield and transverse slit-like median dorsal opening. It differs from other genera and species of Hanyangaspididae by a gradual change from smooth to serrated lateral margin of the head shield, dorsally positioned and oval orbit, 8 lateral transverse canals on each side and evenly fine tubercular ornamentation. The cladistics results show that Hanyangaspidida isn't a monophyletic group, but the genera and species of Xiushuiaspididae constitute a monophyletic group. Meanwhile the facies markers of the upper part of the Qingshui Formation imply that *Hongshanaspis inexpectatus* lived in a deeper tidal delta environment compared with *Hanyangaspis guodingshanensis*.

Key words: Hanyangaspidida; *Hongshanaspis*; Qingshui Formation; Silurian Telychian; Wuhan; stratigraphy.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (Nos. 41702006, 41872034, 41290260); 大学生创新创业项目 (No. 201910491084).

作者简介: 刘一龙 (2000-), 男, 本科生, 主要从事古生物学与地层学研究. ORCID: 0000-0002-0731-6708. E-mail: ylliu@cug.edu.cn

* **通讯作者:** 龚一鸣, E-mail: ymgong@cug.edu.cn

引用格式: 刘一龙, 黄烈斌, 纵瑞文, 等, 2021. 武汉志留纪兰多维列世盔甲鱼类新材料. 地球科学, 46(9):3307-3320.

盔甲鱼类是一个地区性色彩浓厚的类群,目前只发现于中国和越南北部的志留纪-泥盆纪地层中,其在志留纪-泥盆纪生物地层划分与对比和古动物地理上起到了重要作用(王俊卿, 1984; 赵文金等, 2009; Wang *et al.*, 2010; Zhao and Zhu, 2014). 自刘玉海(1965)首次描述盔甲鱼类至今,盔甲鱼类已有约 63 属 80 种被描述(刘玉海等, 2015; 盖志琨和朱敏, 2017),除了武昌班润鱼(*Bannhuangaspis vukhuci* Janvier, Tông - Dzuy et TaHoa, 1993)和越南三歧鱼(*Sanqiaspis vietnamensis* Janvier *et al.*, 2009)单独发现于越南北部的安明(Yen Menh)和河江(Ha Giang)等地外(Janvier, 1993; Janvier *et al.*, 2009),其他大部分属种发现于我国新疆南部(塔里木板块)、宁夏(华北板块)和南方地区(华南板块)(Tông-Dzuy *et al.*, 1995; 刘玉海等, 2015; 盖志琨和朱敏, 2017). 盔甲鱼类在分类学上属于甲冑鱼类,与骨甲鱼类、缺甲鱼类、异甲鱼类和花鳞鱼类共同组成了甲冑鱼类的主要类群,盔甲鱼类在早期脊椎动物演化研究中有重要的地位

(图 1a)(刘玉海等, 2015; 盖志琨和朱敏, 2017). 例如,盔甲鱼类拥有的位于脑颅侧位的成对鼻囊,独立的垂体器官和垂体管开向口腔等特征反映了脊椎动物颌起源前的一个可能中间状态(Gai *et al.*, 2011, 2019; Gai and Zhu, 2012).

汉阳鱼目由潘江等(1975)根据锅顶山汉阳鱼(*Hanyangaspis guodingshanensis* P'an et Liu, 1975)建立,最初归属于异甲鱼亚纲;其后刘玉海等(2015)对其进行厘定,将其归属于盔甲鱼亚纲. 汉阳鱼目现分为汉阳鱼科和修水鱼科,共计 9 属 11 种,但汉阳鱼目是否为单系类群目前仍不清楚. Janvier (1984)对盔甲鱼类的 16 个属进行了系统发育学研究,并首次提出汉阳鱼是盔甲鱼类的基干类群(图 1b). 随后 Wang (1991)根据更多的盔甲鱼类属种也提出了类似的分支图,在分支图中,大庸鱼、长兴鱼和汉阳鱼 3 个类群组成了一个单系类群,称为汉阳鱼目(图 1c). Janvier (1996)将这两个分支图合成了一个新的分支图,其中汉阳鱼和长兴鱼组成了盔甲鱼类的基干类群,但二者并非为一个单系类群

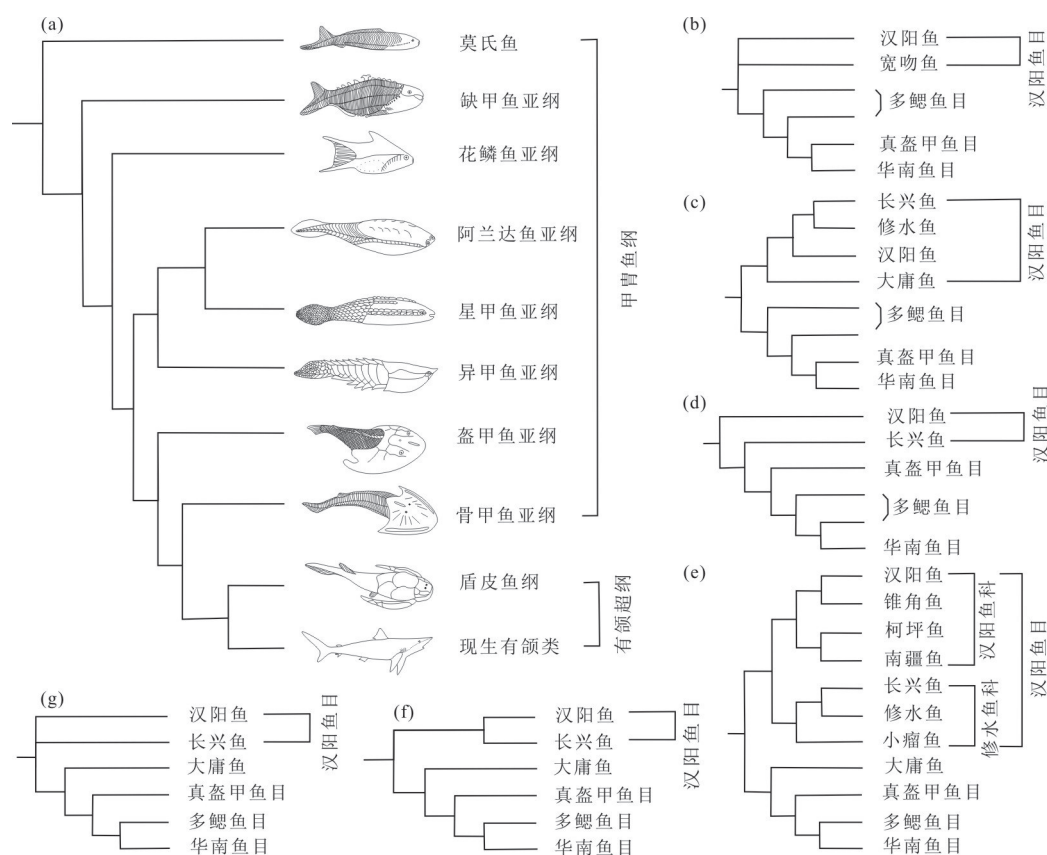


图 1 盔甲鱼类系统发育位置(a)和内部发育关系(b~g)

Fig.1 Phylogenetic placement (a) and interrelationships (b~g) of galeaspid

a. 甲冑鱼纲系统发育关系,修改自 Shan *et al.* (2020); b~g. 前人对汉阳鱼目系统发育关系综述:图 b 简化自 Janvier (1984);图 c 简化自 Wang (1991);图 d 简化自 Janvier (1996);图 e 简化自 Sansom (2009);图 f 简化自 Zhu and Gai (2007);图 g 简化自 Shan *et al.* (2020)

(图1d). 盖志琨等(2005)在研究真盔甲鱼目内部类群系统发育关系时,将汉阳鱼、长兴鱼和大庸鱼作为外类群参与研究. 在所得的分支图中,三者仍是盔甲鱼类的基干类群,但汉阳鱼和长兴鱼又组成了单系类群,随后长时间以来,汉阳鱼目均被作为一个单系类群(图1e,1f) (Zhu and Gai, 2007; Sansom, 2009). Sansom (2009)在研究骨甲鱼类和盔甲鱼类区域分布的地方性(endemicity)时,首次对汉阳鱼目的其他类群之间的发育关系进行了研究,在分支图中可以发现,汉阳鱼科和修水鱼科各自组成了一个单系类群(图1e). 最近几年,不同学者在对盔甲鱼类内部系统发育关系进行深入研究之后,发现由锅顶山汉阳鱼(*Hanyangaspis guodingshanensis* P'an et Liu, 1975)代表的汉阳鱼科和由顾氏长兴鱼(*Changxingaspis gui* Wang, 1991)代表的修水鱼科并非组成了一个单系类群,而是形成了三分支形式,这说明二者是同等简约的,其之间的发育关系并未得到较好地解决,因此,汉阳鱼目是否为单系类群仍无法确定(图1g) (Si et al.,

2015; Gai et al., 2018; Shan et al., 2020).

湖北武汉地区志留纪地层出露较少,但化石丰富,自1957年首次在武昌地区发现鱼类化石至今,已有多种盔甲鱼类和中华棘鱼类化石被描述,成为我国中部地区古生代鱼类化石的重要产地. 近几年笔者在武汉周边开展野外地质调查时,采集到丰富的无颌鱼类和中华棘鱼类化石,经室内鉴定后有锅顶山汉阳鱼、武昌中华棘鱼、三角形中华棘鱼等,同时发现汉阳鱼科一新属. 本文根据所采集到的鱼类化石标本,修订了汉阳鱼属部分特征,并记述汉阳鱼科一新属,同时在前人研究的基础上,探讨了汉阳鱼目内部类群的系统发育关系.

1 地质背景

湖北武汉地区志留纪地层呈近东西向展布,自北向南零星出露于花山、大长山、九峰山、长岭山、古姆山和梨山等地(图2a,2b). 长期以来,武汉地区仅报道了坟头组一套志留纪地层,其岩性由

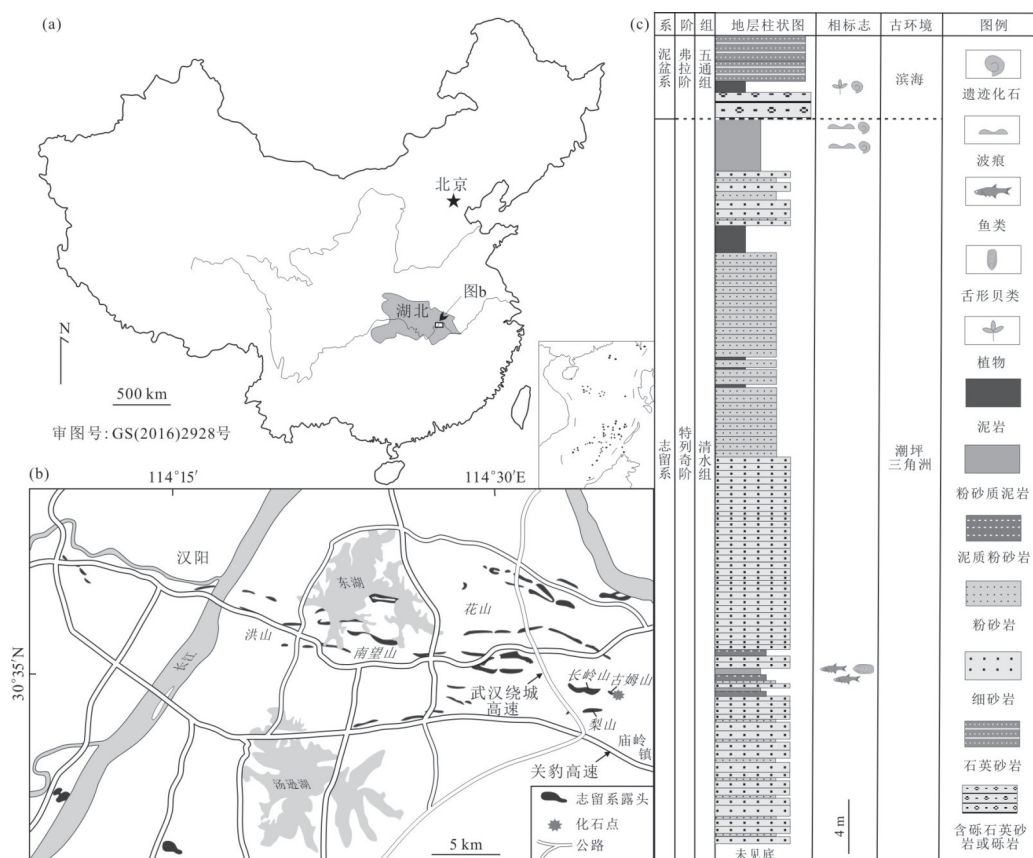


图2 湖北武汉地区汉阳鱼类化石产地(a和b)和含鱼地层综合柱状图(c)

Fig.2 Fossil locality of Hanyangaspida (a and b) and the fish-bearing comprehensive stratigraphical column (c) from Wuhan, Hubei in South China

陆源碎屑岩组成,以灰绿色-黄绿色中-厚层细砂岩、粉砂岩和泥质粉砂岩为主,夹少量黄绿色-浅黄色中层粉砂质泥岩、泥岩(纵瑞文等, 2011; Zong *et al.*, 2017; 朱丹等, 2019). 近期,笔者在武汉及其周边地区开展野外地质调查时,在长岭山、古姆山和梨山等地发现了一套岩性明显区别于坟头组的地层,其下部以紫红色薄-中层泥岩、泥质粉砂岩为主,夹少量粉砂岩、细砂岩,上部主要由棕褐、紫红色的中-厚层砂岩和薄层粉砂岩、泥质粉砂岩构成,夹少量黄绿色-黄褐色的细砂岩、粉砂岩和粉砂质泥岩. 通过岩性和岩性组合的区域对比,笔者认为,这套地层应属于清水组(Zong *et al.*, 2021). 本文所描述的新材料均采自武汉市洪山区古姆山剖面的清水组上部地层中(图 2c).

清水组的命名剖面在江西武宁县桥头,为一套以紫红色为特征,伴有黄绿色、青灰色、灰白色的砂泥岩沉积,该组主要分布在赣北及鄂南一带,地层向北逐渐减薄. 该组因化石稀少,仅少数层位含有双壳类 *Modiolopsis*, *Modiomorpha* 化石,其具体时代还有待进一步确定. 但根据上覆地层中含有上扬子地区秀山组常见的秀山动物群,因此,其大致可与溶溪组进行对比,时代为兰多维列世早特列奇期(陈旭和戎嘉余, 1996; 赵文金, 2005; 戎嘉余等, 2019).

我国扬子地区兰多维列世早特列奇期的脊椎动物群被称为温塘组合,其中仅包括盔甲鱼类 2 属和中华棘鱼类 3 属(Zhao and Zhu, 2010; 赵文金和朱敏, 2014). 此次在武汉地区古姆山清水组上部发现的鱼类化石极大地丰富了该生物组合,经鉴定有盔甲鱼类中的锅顶山汉阳鱼(*Hanyangaspis guodingshanensis* P'an et Liu, 1975),软骨鱼类中的武昌中华棘鱼(*Sinacanthus wuchangensis* P'an, 1957)和三角形中华棘鱼(*Sinacanthus triangulatus* P'an et Liu, 1975)以及一新属.

2 系统古生物学

盔甲鱼亚纲 *Subclass GALEASPIDA* Tarlo, 1967

汉阳鱼目 *Order HANYANGASPIDIDA* P'an et Liu, 1975

汉阳鱼科 *Family HANYANGASPIDI-DAE* P'an et Liu, 1975

汉阳鱼属 *Genus Hanyangaspis* P'an et Liu, 1975

属征(修订):头甲梯形,宽略大于长,头甲后缘中部突伸,形成中背棘. 头甲前缘前凸,后缘扩展为极其发达的内角,呈肥大的叶状指向后方,内角间距大于内角长度. 中背孔呈横置引长的椭圆形. 松果孔封闭. 眶孔为前侧位. 侧线系统中,侧背纵管发达,呈中部深度弯向头甲中线的弓形,其前端由眶孔后方伸延至眶孔腹方、止于头甲腹环上,后端可达头甲后缘侧方,中背纵管缺失. 头甲纹饰由雪花状的突起组成.

锅顶山汉阳鱼 *Hanyangaspis guodingshanensis* P'an et Liu, 1975

1975 *Hanyangaspis guodingshanensis*; 潘江等, 147 页, 图 8, 152 页, 图 9.

1979 *Hanyangaspis guodingshanensis*; 刘玉海, 593—594 页, 图 1—2.

1986 *Hanyangaspis guodingshanensis*; 潘江, 171—174 页, 图 2—4.

1986 *Hanyangaspis guodingshanensis*; 王念忠, 50—52 页, 图 1—3.

2015 *Hanyangaspis guodingshanensis*; 刘玉海等, 145 页, 图 66.

2017 *Hanyangaspis guodingshanensis*; 盖志琨和朱敏, 197 页, 图 7—16(a), 222 页, 图 7—36

正模标本:一块不完整的头甲的外模,登记号 GMC V1483,野外号:锅 6.

副模标本:一块不完整的头甲的内模,登记号 V1484,野外号:锅 6(潘江等, 1975).

补充标本:一块保存较好的头甲的外模,中国地质大学(武汉)生物地质和环境地质国家重点实验室标本登记号:BGEG-G-01.

产地及层位:湖北武昌古姆山,志留系兰多维列统特列奇阶清水组上部.

描述:锅顶山汉阳鱼(*Hanyangaspis guodingshanensis*)属于大型盔甲鱼类,近模标本长约 110 mm,宽约 150 mm(王念忠, 1986). 围岩为黄绿色泥质粉砂岩,化石本身呈黄褐色,标本由于保存原因,头甲骨片破碎,发生少量位移,但相对较为完整.

头甲整体形状呈梯形,保存长度约 140 mm,宽度约 135 mm,在正模标本中头甲宽度大于长度,但该标本由于骨片破碎发生少量位移,导致头甲长大于宽. 头甲前缘前凸,背部由前向后逐渐向上隆起,形成中背棘(md.s)(图 3),后缘扩展为极其发达的

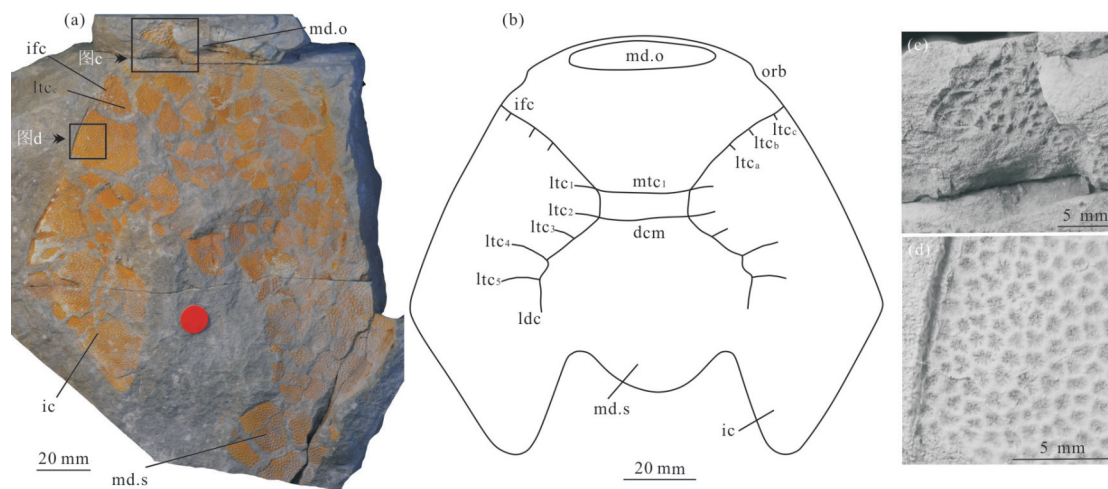


图3 锅顶山汉阳鱼的化石照片及其形态复原图

Fig.3 Photographs and restoration of *Hanyangaspis guodingshanensis*

a. 一块较为完整的头甲标本(BGEG-G-01);b. 锅顶山汉阳鱼形态复原图,修改自刘玉海等(2015);c、d. 雪花状纹饰特写. 缩写说明:dcm. dorsal commissure, 背联络管;ic. inner cornual process, 内角;ifc. infraorbital canal, 眶下管;ldc. lateral dorsal canal, 侧背管;ltc_{a-c}. a to c lateral transverse canal issuing from infraorbital canal, 从眶下管发出的a~c侧横管;ltc₁₋₅. first to fifth lateral transverse canal issuing from lateral dorsal canal, 从侧背管发出的1~5侧横管;md. o. median dorsal opening, 中背孔;mtc₁. medial transverse canal, 中横联络管;orb. orbital opening, 眶孔;md.s. middle dorsal spine, 中背棘

内角(ic) (图3),呈肥大的叶状指向后方,内角间距(42.9 mm)大于内角长度(36.7 mm).

中背孔(md.o) (图3)洞穿背甲,呈横长的椭圆形,但该标本仅保留右上方部分边缘,且靠近头甲吻缘.眶孔应侧位,由于保存原因,未见缺刻状边缘.

头甲感觉管保存较少,仅在左侧眶孔周围保留少量的眶下管(ifc) (图3)和侧横管(ltc) (图3).标本右下方存在一位移较为明显的骨片,因其形状呈半圆形,笔者推测其为中背棘.

头甲纹饰呈雪花状突起,头甲前缘腹面的雪花状突起(图3c)明显大于头甲背面上的突起(图3d),每个突起顶面凸起或平坦,而表面部分由中心向周围辐射纤细脊纹.

洪山鱼属(新属) *Hongshanaspis* gen. nov.

词源:hongshan, 洪山,汉语拼音,标本采自武汉市洪山区;aspis (Gr.) 盾甲.

属型种:意外洪山鱼(新属、新种) *Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov.

属征:体型较大的汉阳鱼类,呈宽大于长的梯形.头甲侧缘从眶孔往后逐渐由光滑变为锯齿状.头甲背面前端被中背孔洞穿,中背孔呈横长的长条形且非常靠近头甲吻缘.松果孔封闭.眶孔背位,呈椭圆形,位于中背孔侧后方.侧线系统之中,侧背管发达,分布呈中部深度弯向头甲中线的弓

形,其前端可到达两眶孔前缘连线处,后端达头甲后缘侧方,每一对背纵管发出的侧横管多达8条.中横联络管2对,第一对不与旁边的侧横管相连,第二对不先与对侧的汇合,仅在头甲中线处突然汇合.纹饰为均匀分布的细小粒状突起.

评述:汉阳鱼科汉阳鱼属的名称,说明化石模式产地为湖北省武汉市汉阳区,其模式种锅顶山汉阳鱼主要产自汉阳区锅顶山的坟头组中,而洪山鱼属产自武汉市洪山区,但在与其共生的生物中也发现了汉阳鱼属.洪山鱼属在头甲形状和侧线系统方面都最为接近汉阳鱼属,但又存在着明显的区别:眶孔为背位,中背孔呈细长的长条形,头甲边缘为锯齿状、纹饰为粒状突起等特征.

意外洪山鱼(新属、新种) *Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov.

词源:inexpectatus, 标本是在产地意外发现的,取出乎意料之意.

正模标本:一块不完整头甲的内模,中国地质大学(武汉)生物地质和环境地质国家重点实验室标本登记号:BGEG-G-02a.

副模标本:一块不完整头甲的外模,中国地质大学(武汉)生物地质和环境地质国家重点实验室标本登记号:BGEG-G-02b.

产地与层位:湖北武汉洪山区古姆山,志留系兰多维列统特列奇阶清水组上部.

种征:同属征(唯一的种).

描述:意外洪山鱼(*Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov.)为大型盔甲鱼类. 围岩为浅黄绿色粉砂质泥岩,化石本身呈黄褐色,绝大部分保存完整. 正模标本保存较全,除左后侧部缺失和右侧角部分缺失外,中背孔、眶孔、侧线系统均保存完整,边缘清楚,头甲前缘存在少量变形(图 4). 正模标本的保存长度(从吻缘至右后侧部的垂直距离)为 120 mm,全长估计可达 140 mm. 从头甲中线到右侧缘的保存宽度为 80 mm,因此头甲的最大宽度可达 160 mm,头甲宽大于长(表 1). 综合正副模标本所提供的信息,绘制了意外洪山鱼的复原图(图 5).

头甲呈梯形,吻缘较为平直. 头甲前缘边缘光滑,从眶孔(orb)(图 4a, 4b, 4d 和图 5)往后逐渐变为缺刻状,在第一对中横联络管(mtc₁)(图 4a~4c 和图 5)之后,头甲边缘缺刻状逐渐变大,变为锯齿状(图 4e). 中背孔(md.o)(图 4a, 4b, 4d 和图 5)洞穿背甲,非常靠近吻缘,呈长条状,其前缘与头甲吻缘平行. 中背孔保存宽 23 mm,估计全宽应该在 32 mm,长 8 mm,宽为长的 4 倍(表 1). 眶孔背位,呈椭圆形,斜向右上方,孔径宽约 5~6 mm,长约 7 mm,位于中背孔的后缘连线之后,两眶孔间距为 50 mm(表 1). 松果孔未保存.

感觉管系统由眶下感觉管(ifc)(图 4a, 4b 和图 5)、侧背管(ldc)(图 4a~4c 和图 5)、中横联络管(mtc₁)(图 4a~4c 和图 5)和侧横管(ltc)(图 4a~4c 和图 5)组成. 眶下感觉管始于眶孔前缘,绕经眶孔向后与侧背管相连,两侧的侧背管在头甲中部开始向中央收缩. 横向感觉管有中横联络管和侧横管组成,其中共 8 对侧横管,末端不分叉. 前三对侧横管向头甲侧后方延伸,第四、五、六对侧横管水平延伸,第六对侧横管与第二对中横联络管在侧背管位

置相接,后三对侧横管向侧前方延伸,其中第八、九对侧横管比其他侧横管相对较长. 中横联络管两对,第一对仅与侧纵管相连,未与左右两侧的侧横管相连,第二对左右发育不对称,仅在头甲中线处突然相连,且左侧与侧横管相连,右侧不与侧横管相连,位置与其他盔甲鱼类的背联络管(dcm,图 4a~4c 和图 5)相当. 由于标本保存原因,中背孔和眶孔有些变形,看上去中背孔竖立,而非近水平.

纹饰由粒状突起组成,突起细小、密集、分布均匀但无规律、互不融合,每平方毫米约有 4~6 个瘤点(图 4f).

由于保存的原因,鳃孔数目不详.

比较与讨论:新属以近吻端且横长的中背孔和梯形的头甲归入汉阳鱼目汉阳鱼科. 目前汉阳鱼科共包括汉阳鱼属 *Hanyangaspis* P'an et Liu, 1975 (潘江等, 1975; 刘玉海, 1979; 王念忠, 1986),宽吻鱼属 *Latirostraspis* Wang, Xia et Chen, 1980 (王念忠, 1986),锥角鱼属 *Konoceraspis* Pan, 1992 (Pan, 1992; Zhu and Gai, 2007),柯坪鱼属 *Kalpinolepis* Wang, Wang et Zhu, 1996 (王俊卿等, 1996)和南疆鱼属 *Nanjiangaspis* Wang, Wang, Zhang, Wang et Zhu, 2002 (王俊卿等, 2002),共 5 属. 汉阳鱼属和宽吻鱼属的眶孔为侧位,中背孔为横长的椭圆形,均具有 2 条中横联络管,纹饰为雪花状纹饰. 南疆鱼属和柯坪鱼属的眶孔背位,洞穿背甲,中背孔前凸后凹,微呈横置的肾状,其中柯坪鱼属不具有中横联络枝. 锥角鱼属保存较少,其头甲侧线系统特征不明显. 从新材料的特征看,其与前两属在眶孔位置上明显不同,与后三属在侧线系统、眶孔和中背孔方面又有所区别.

第一,在中背孔形态大小上,新属与宽吻鱼的中背孔相近,但宽吻鱼中背孔细长,长宽比约为 1:7,而新属中背孔长宽比约为 1:4;第二,眶孔位

表 1 意外洪山鱼(新属、新种)测量数据(mm)
Table 1 Measurements of *Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov. (mm)

测量内容	数值
最大长(maximum length of head-shield)	130
最大宽(minimum width of head-shield)	140
眶孔直径(diameter of orbital opening)	5
眶间距(distance between orbital opening)	55
中背孔长(length of median dorsal opening)	8
中背孔宽(width of median dorsal opening)	24
中背孔前端至吻端长(length from anterior end of median dorsal opening to rostral end)	3
中背孔后端至头甲后缘中点长(length from posterior end of median dorsal opening to midpoint of posterior margin of shield)	120

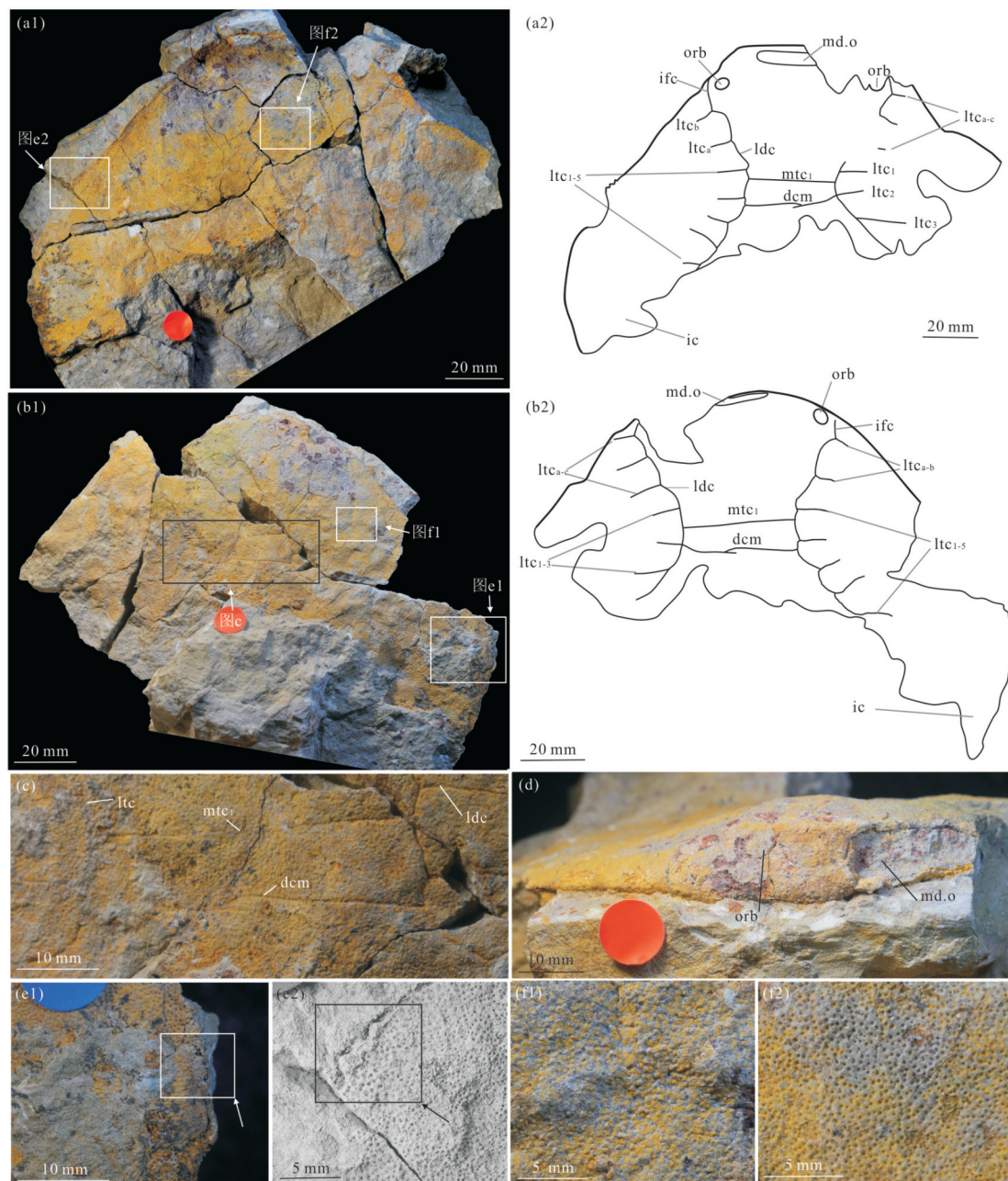


图4 意外洪山鱼(新属、新种)化石照片及其解释

Fig.4 Photographs of *Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov. and their interpretative drawings

a. 一块不完整的头甲标本(BGEG-G-02b):a1,a2. 头甲外模照片及其解释图;b. 一件不完整的头甲标本(BGEG-G-02a):b1,b2. 头甲内模照片及其解释图;c. 一块不完整的头甲标本(BGEG-G-02a)中横联络管特写;d. 一块不完整的头甲标本前侧视图(BGEG-G-02a);e1,e2. 头甲锯齿状边缘特写(方框内);f1,f2. 细小粒状纹饰特写. 缩写说明见图3

置和大小上,新属与后三属均为背位眶孔,但柯坪鱼和南疆鱼眶孔呈圆形,直径为4~5 mm;锥角鱼属和新属的眶孔均呈椭圆形,长宽比为3:2,但锥角鱼属的体型比洪山鱼的体型要小一些。

第二,在侧线系统方面,新属与汉阳鱼属和南疆鱼属最为相近,均发育明显的侧横管和两条中横联络管,但汉阳鱼属共8对侧横管,其中前3对侧横

管较短,且第二中横联络管相连;南疆鱼属共7对侧横管,其中前3对侧横管也相对较短,且第二中横联络管不相连;新属共8对侧横管,相比于汉阳鱼属和南疆鱼属而言,前3对侧横管较长,且第二中横联络管仅在头甲中线部位突然相连。

第三,在头甲边缘上,除锥角鱼属外,其他属头甲边缘均光滑,锥角鱼属也仅在头甲后缘部位为锯

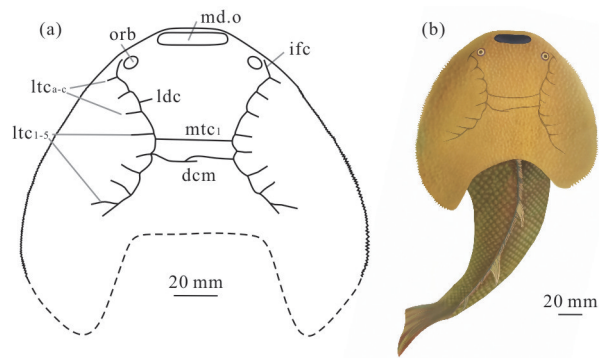


图5 意外洪山鱼(新属、新种)复原图

Fig.5 Restoration of *Hongshanaspis inexpectatus* gen. et sp. nov

齿状,而新属从眶孔往后逐渐开始为锯齿状边缘,在头甲 1/2 处,锯齿状边缘已明显出现;第五,在头甲纹饰方面,汉阳鱼属、宽吻鱼属和南疆鱼属的头甲纹饰为具有放射嵴的雪花状突起,颗粒较大;而新属与柯坪鱼属和锥角鱼属的头甲纹饰相同,为细小的粒状突起。

鉴于以上的比较与讨论,笔者认为意外洪山鱼的属征明显,容易与其他汉阳鱼类区分。

3 汉阳鱼目系统发育关系分析

3.1 内外群选择

目前已经发现和描述的汉阳鱼目化石标本共有 9 属 11 种(图 6)(刘玉海等, 2015; 盖志琨和朱敏, 2017),分别为:

(1)汉阳鱼属(*Hanyangaspis*):锅顶山汉阳鱼(*H. guodingshanensis* P'an et Liu, 1975)、锅顶山汉阳鱼相似种(*Hanyangaspis* cf. *H. guodingshanensis* P'an et Liu, 1975)。

(2)洪山鱼属(*Hongshanaspis*):意外洪山鱼(*H. inexpectatus* gen. et sp. nov.)。

(3)宽吻鱼属(*Latirostraspis*):巢湖宽吻鱼(*L. chaohuensis* Wang, Xia et Chen, 1980)。

(4)南疆鱼属(*Nanjiangaspis*):柯坪南疆鱼(*N. kalpingensis* Wang, Wang, Zhang, Wang et Zhu, 2002)。

(5)柯坪鱼属(*Kalpinolepis*):塔里木柯坪鱼(*K. tarimensis* Wang, Wang et Zhu, 1996)。

(6)锥角鱼属(*Konoceraspis*):大眼锥角鱼(*K. grandoculus* Pan, 1992)。

(7)修水鱼属(*Xiushuiaspis*):江西修水鱼(*X. ji-*

angxiensis Pan et Wang, 1983)、赣北修水鱼(*X. ganbeiensis* Pan et Wang, 1983)。

(8)长兴鱼属(*Changxingaspis*):顾氏长兴鱼(*C. gui* Wang, 1991)。

(9)西域鱼属(*Xiuyaspis*):张氏西域鱼(*X. zhang* (Lu et al., 2007) Liu, Zhu, Lin, Lu et al., 2019)。

王俊卿等(2002)依据中背孔的形状、头甲的整体形状和类似的雪花状纹饰等特征,将所描述的南疆鱼属归于汉阳鱼目汉阳鱼科。而卢立伍等(2007)认为南疆鱼属的中背孔虽然横宽,但与汉阳鱼类的中背孔相比仍存在很大区别,当时所推测的梯形头甲证据也不充分,因此将南疆鱼视为盔甲鱼类科、目未定的属。刘玉海等(2015)对南疆鱼属进行重新观察后认为,南疆鱼的头甲边缘保存过少,无论推断该头甲是梯形还是椭圆形,都存在着某种程度的不确定性,但在重新记录时仍遵循原作者的分类建议,文后做了适当的评注而已。本文也遵循原作者的分类建议,但由于南疆鱼属的头甲形状存在不确定性,所以在讨论汉阳鱼目的系统发育时,其头甲形状这一特征定义以未知代替。

内群选择上,除了选取汉阳鱼目特征明显的属种外,还选取了湖南大庸鱼(*Dayongaspis hunanensis* Pan et Zeng, 1985)、张氏真盔甲鱼(*Eugaleaspis zhang* (Liu, 1965) Liu, 1980)、廖角山多鳃鱼(*Polybranchiaspis liaojiaoshanensis* Liu, 1965)和宽吻突三岔鱼(*Sanchaspis magalarotrata* Pan et Wang, 1981)分别作为大庸鱼科、真盔甲鱼目、多鳃鱼目和华南鱼目的代表属种参与分析讨论。外群选择上,本文参照 Zhu and Gai (2007)关于盔甲鱼亚纲系统发育关系的研究结果,将镶嵌无角鱼(*Ateleaspis tessellata* Traquair, 1899)作为本系统发育的外类群。本次系统发育所使用的特征均来自 Shan et al. (2020)的数据资料,共计 59 个特征。

3.2 系统发育分析与讨论

本次汉阳鱼目系统发育分析使用 Mesquite 3.6 进行数据矩阵的输入和编辑,系统发育分析使用 PAUP 4.0 b 进行,计算时所有的性状均设为“无序”和“等权”(图 7)。运算结果所得的支序图,其步长(Tree length)=63,符合系数(CI)=0.746 0,保留指数(RI)=0.692 3。通过比较,笔者发现所得发育树中仅汉阳鱼科内部发育关系

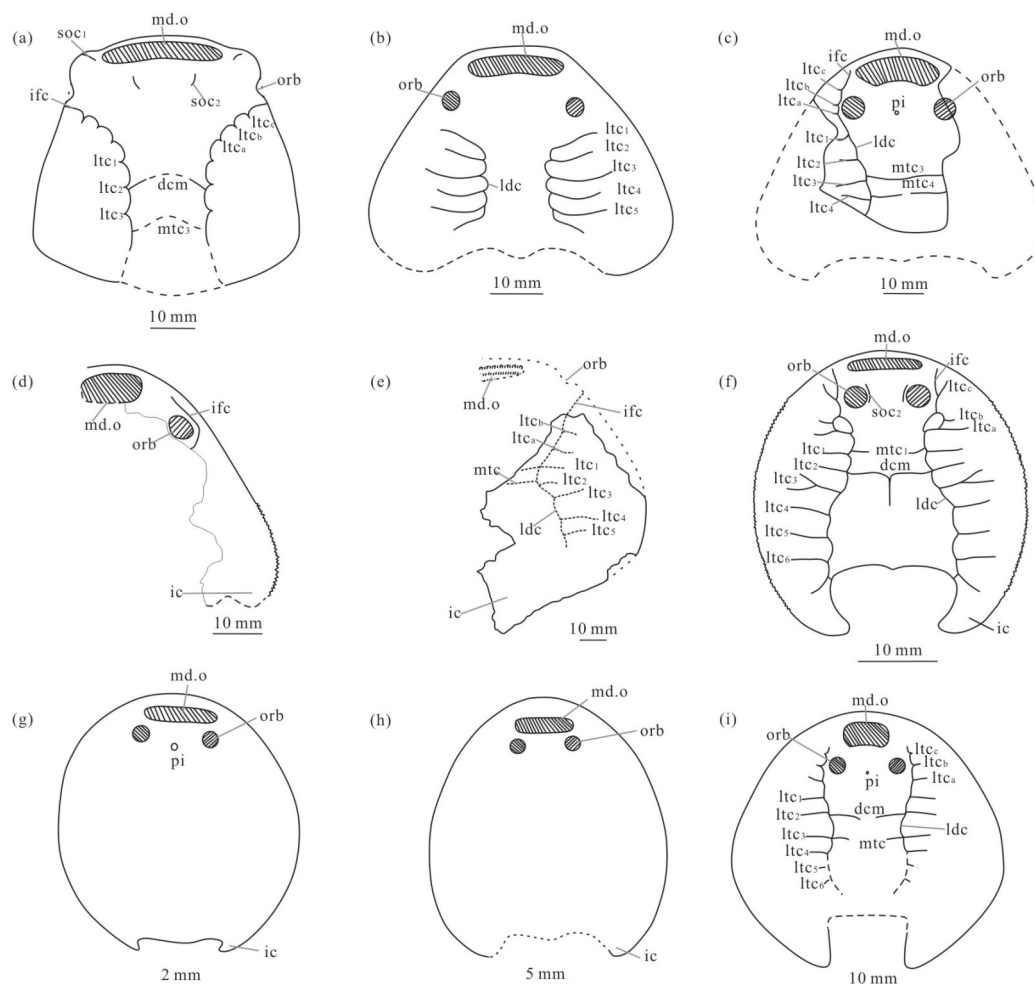


图6 汉阳鱼目其他属种

Fig.6 Other genera and species of Hanyangaspida

a. *Latirostraspis chaohuensis* Wang, Xia et Chen, 1980; b. *Kalpinolepis tarimensis* Wang, Wang et Zhu, 1996; c. *Nanjiangaspis kalpingensis* Wang, Wang, Zhang, Wang et Zhu, 2002; d. *Konoceraspis grandoculus* Pan, 1992; e. *Hanyangaspis* cf. *H. guodingshanensis* P'an et Liu, 1975; f. *Changxingaspis gui* Wang, 1991; g. *Xiushuiaspis jiangxiensis* Pan et Wang, 1983; h. *Xiushuiaspis ganbeiensis* Pan et Wang, 1983; i. *Xiyuaspis zhangii* (Lu et al., 2007) Liu, Zhu, Lin, Lu et al., 2019. 缩写说明: pi. pineal opening, 松果孔; soc₁. anterior supraorbital canal, 前眶上管; soc₂. posterior supraorbital canal, 后眶上管

和与修水鱼科位置有所变化外,其余位置均保持一致,笔者对所得发育树进行了合意,得到的100%严格合意树和50%严格合意树(图8)。

在所得的最简约树100%严格合意树(图8a)中,修水鱼科和汉阳鱼科是否构成单系的问题仍未得到解决,同时汉阳鱼科内部各分类单元系统关系也变为了多分支形式。

修水鱼科由潘江和王士涛(1983)根据江西修水鱼建立,最初归属于多鳃鱼目,后由Wang(1991)归入汉阳鱼目。在100%和50%严格合意树(图8)中,可以看出修水鱼科的4种组成了一个单系类群,定义该单系类群的离征为:椭圆形的头甲和较长的鳃后壁。在50%严格合意树中,相比于汉阳鱼科,修

水鱼科成为盔甲鱼类最为基干的类群。

在所得的发育树中,汉阳鱼科的内部属种系统发育位置最为不确定,在100%严格合意树中未组成一个单系类群,而在50%严格合意树中却组成了一个单系类群。100%严格合意树中南疆鱼、汉阳鱼和宽吻鱼以其共有的雪花状头甲纹饰组成了一个单系类群,在50%严格合意树中,此三属相比其他三属也有着较近的发育关系。新属从形态特征等方面归属于汉阳鱼科,在系统发育树中,100%严格合意树显示,其与汉阳鱼科其他属种并未组成单系类群,而在50%严格合意树中却组成了一个单系类群,且属于汉阳鱼科的基干类群。汉阳鱼科属种不稳定的系统发育学位置可能与部分标本残

Taxon	1234567890, 1234567890, 1234567890, 1234567890, 1234567890, 123456789
<i>A. tessellata</i>	00001??0??, ?000??????, 00??????0, 0??????01?, ??0?0??000, ???01????
<i>C. gui</i>	111200?010, 0000?????00, 00??0?????0, 001000001?, ??20001001, 000011000
<i>D. hunanensis</i>	111101?010, 0001000000, 00??0?????0, 0000000?1?, ??20000000, ?0?011?00
<i>E. zhang</i>	1111121001, 101100001?, 00??0?????1, 0101111100, 1001110000, ?00010110
<i>H. guodingshanensis</i>	111010?010, 0020?????00, 00??0?????0, 000000001?, ??20000?00, ?01010?00
<i>H. inexpectatus</i>	111000?010, 0010?????0?, 00??0?????0, 000000001?, ??200?????0, ?0?011??0
<i>K. tarimensis</i>	111010?010, 0010?????00, 00??0?????, 000??0001?, ??200?????0, ?01011??0
<i>K. grandoculus</i>	111010?010, 0010?????00, 00??0?????, ??????????, ??????0????, ?0??11??0
<i>L. chaohuensis</i>	111010?010, 002????????, 00??0?????0, 0000011100, 2020000?00, ?0?010??0
<i>N. kalpingensis</i>	111?10?010, 001????????, 00??0?????0, 000000001?, ??200?????, ?0?010000
<i>P. liaojiaoshanensis</i>	111211?001, 0010?????00, 00??0?????1, 1100000001, 2010000111, 000011101
<i>S. magalarotrata</i>	111411?001, 0011011000, 11000?????1, 0110101001, 2120000110, ?0101?1?1
<i>X. ganbeiensis</i>	111210?010, 0000?????00, 00??0?????, ??????????, ???0001001, 000?11000
<i>X. jiangxiensis</i>	111210?010, 0000?????00, 00??0?????, ??????????, ???0001001, 000?11000
<i>X. zhang</i>	111210?010, 0000?????00, 00??0?????0, 000000001?, ??20001??0, 000011?00

图7 汉阳鱼目性状矩阵

Fig.7 Data matrix for the Hanyangaspidida

“0”祖征;“1~4”裔征;“?”未知状态或该特征不适用

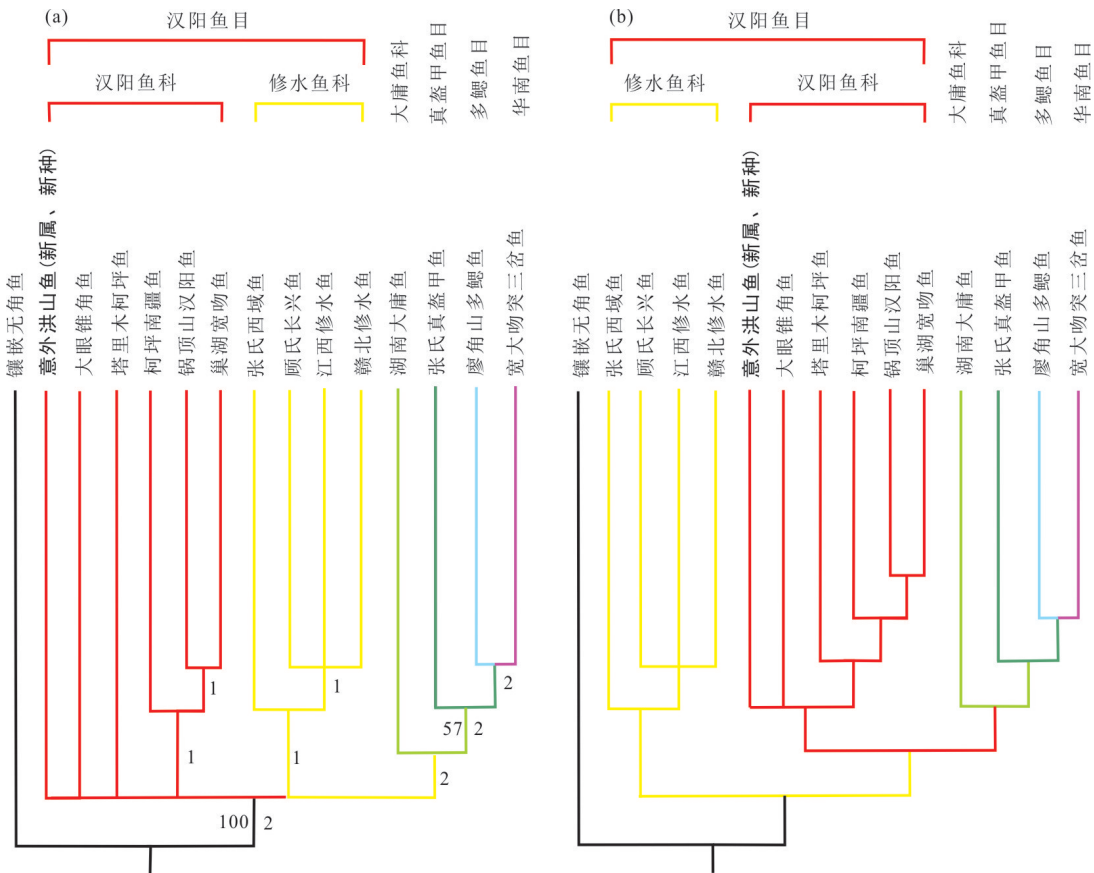


图8 汉阳鱼目100%严格合意树(a)和50%严格合意树(b)

Fig.8 100% strict consensus tree (a) of the Hanyangaspidida; 50% strict consensus tree (b) of the Hanyangaspidida

分支上的数字表示引导频率(左)和自展支持率(右),引导频率低于50未显示

缺,特征不明显有关.因此,汉阳鱼科内部属种的具体系统发育学位置有待新材料的进一步证实.

4 汉阳鱼类的时空分布及其生态环境

汉阳鱼类作为盔甲鱼类的基干类群,其在时空分布上有着特殊的分布规律,时间上仅分布在志留纪兰多维列世特列奇期,而空间上却遍布浙江、江西、湖北、安徽、湖南、陕西和新疆等多省(自治区),跨越了塔里木和华南两大板块(刘玉海等, 2015; 盖志琨和朱敏, 2017).这一类群又与我国繁盛的中华棘鱼类(*Sinacanthus*)共同组成了志留纪泛华夏盔甲鱼类区系,即塔里木-华南区(赵文金, 2005; 赵文金等, 2009; Zhao and Zhu, 2010).志留纪特列奇期的汉阳鱼类主要生活在海洋和陆地的过渡地带,如三角洲、潟湖和近海河口等环境,这些环境之间不仅相互连通,同时又与广海之间存在一定的障壁,为汉阳鱼类的繁衍生息提供了良好的生存环境(图9)(张翔等, 2008; 王士涛等, 2011; Rong *et al.*, 2012; Shan *et al.*, 2020).

江西武宁、修水地区的清水组层位和岩性稳定,下部具有潮坪沉积的特征,以砂岩、砂泥岩交互和粉砂质泥岩组成基本层序,上部多为砂岩夹泥岩,自下而上岩石逐渐由细变粗,应属于潮控三角洲环境(刘亚光等, 2008; 杨树锋等, 2019).武汉地区的清水组上部岩性与修水地区清水组上部岩性较相似,但以砂岩为主,泥质含量减少,发育

有小型对称波痕和楔状交错层理,除了鱼类化石外,还含有遗迹化石和广盐性壳相化石,如 *Lingula* 等,因此,武汉地区的清水组上部地层应形成于水体淡化的潮控三角洲环境.武汉古姆山地区的锅顶山汉阳鱼保存岩性均以黄绿色粉砂岩和泥质粉砂岩为主,且未见任何共存的遗迹化石.而意外洪山鱼保存岩性以黄绿色粉砂质泥岩为主,同时与其共存的还有大量的 *Thalassinoides* (海生迹)遗迹化石.综上所述,笔者认为相比于锅顶山汉阳鱼,意外洪山鱼生活的水体深度要略深一些.

5 结论

记述汉阳鱼科一新属——洪山鱼,其鉴定特征为:头甲呈梯形,头甲侧缘由前向后逐渐变为锯齿状;发育横长的长条形中背孔;眶孔椭圆形,背位;发育8对侧横管和两条中横联络管;纹饰为均匀分布的细小粒状突起.

分支系统学研究表明,汉阳鱼目并未组成一个单系类群,其下的修水鱼科所有属种组成了一个单系类群,而汉阳鱼科的属种并未组成一个单系类群,而是一个多分支形式,二者之间的系统发育学关系仍需汉阳鱼科属种材料的进一步补充证实.

与之共生的相标志表明,相比于生活在同一潮控三角洲环境中的锅顶山汉阳鱼,意外洪山鱼可能生活的水体深度要略深一些.

致谢:感谢审稿专家和编辑对本文提出的宝贵修改意见,中国科学院古脊椎动物和古人类研究所的朱幼安副研究员和山显仁研究生对文章内容提出若干修改建议,中国科学院古脊椎动物和古人类研究所朱敏研究员、盖志琨副研究员提供部分文献资料,沈烈骏先生捐赠部分标本,中国地质大学(武汉)的本科生谢鑫滢协助绘制复原图,安徽师范大学硕士生张运晨协助采集标本,在此一并表示感谢!

References

- Chen, X., Rong, J. Y., 1996. Telychian (Llandovery) of the Yangtze Region and Its Correlation with British Isles. Science Press, Beijing (in Chinese).
- Gai, Z. K., Donoghue, P. C. J., Zhu, M., et al., 2011. Fossil Jawless Fish from China Foreshadows Early Jawed Vertebrate Anatomy. *Nature*, 476(7360): 324–327. <https://doi.org/10.1038/nature10276>
- Gai, Z. K., Lu, L. W., Zhao, W. J., et al., 2018. New Polybranchiaspiform Fishes (Agnatha: Galeaspida) from

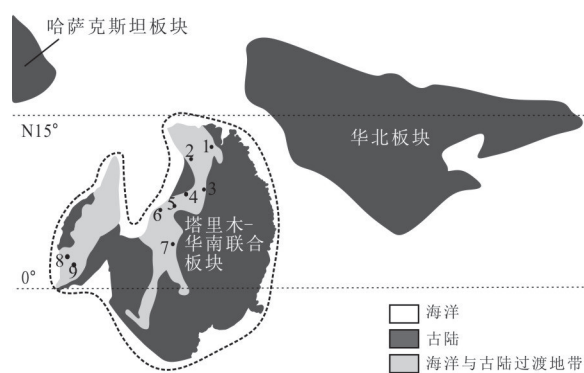


图9 志留纪兰多维列世汉阳鱼类分布

Fig.9 Sketch showing the distribution of Hanyangaspidae in the Silurian Llandovery

图修改自张翔等(2008)、赵文金等(2009)和 Zong *et al.* (2017);

1. 浙江长兴;2. 安徽巢湖;3. 江西修水;4. 湖北武汉;5. 湖北京山;6. 陕西紫阳;7. 湖南湘西;8. 新疆柯坪;9. 新疆巴楚

- the Middle Palaeozoic of China and Their Ecomorphological Implications. *PLoS One*, 13(9): e0202217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202217>
- Gai, Z. K., Zhu, M., 2012. The Origin of the Vertebrate Jaw: Intersection between Developmental Biology - Based Model and Fossil Evidence. *Chinese Science Bulletin*, 57(30): 3819—3828. <https://doi.org/10.1007/s11434-012-5372-z>
- Gai, Z. K., Zhu, M., 2017. Evolutionary History of Agnathans and Their Fossil Records in China. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai (in Chinese).
- Gai, Z. K., Zhu, M., Donoghue, P. C. J., 2019. The Circulatory System of Galeaspida (Vertebrata; Stem-Gnathostomata) Revealed by Synchrotron X-Ray Tomographic Microscopy. *Palaeoworld*, 28(4): 441—460. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.04.005>
- Gai, Z. K., Zhu, M., Zhao, W. J., 2005. New Material of Eugaleaspids from the Silurian of Changxing, Zhejiang, China, with a Discussion on the Eugaleaspid Phylogeny. *Vertebrata Palasiatica*, 43(1): 61—75 (in Chinese with English abstract).
- Janvier, P., 1984. The Relationships of the Osteostraci and Galeaspida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(3): 344—358. <https://doi.org/10.1080/02724634.1984.10012014>
- Janvier, P., 1993. A New Early Devonian Galeaspid from Bac Thai Province, Vietnam. *Palaeontology*, 36(2): 297—309
- Janvier, P., 1996. Early Vertebrates. Oxford University Press, Oxford.
- Janvier, P., Thanh, T. D., Phuong, T. H., et al., 2009. Occurrence of Sanqiaspis, Liu, 1975 (Vertebrata, Galeaspida) in the Lower Devonian of Vietnam, with Remarks on the Anatomy and Systematics of the Sanqiaspididae. *Comptes Rendus Palevol*, 8(1): 59—65. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.10.008>
- Liu, Y. G., Zhou, D. C., Chen, S. G., 2008. Jiangxi Petrostratigraphy. China University of Geosciences Press, Wuhan (in Chinese).
- Liu, Y. H., 1965. New Devonian Agnathans of Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, 9: 125—134 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., 1979. A Comment on *Hanyangaspis Guodingshanensis* (a Devonian Agnathan). *Acta Palaeontological Sinica*, 18(6): 276—281 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., Zhu, M., Gai, Z. K., et al., 2015. Subclass Galeaspida. In: Zhu, M., et al., eds., *Palaeovertebrata Sinica*, Volume I, fishes, fascicle 1, Agnathans. Science Press, Beijing (in Chinese).
- Lu, L. W., Pan, J., Zhao, L. J., 2007. New Findings of Middle Paleozoic Agnatha and Fishes from Kalpin, Xinjiang. *Acta Geoscientica Sinica*, 28(2): 143—147 (in Chinese with English abstract).
- Pan, J., 1992. New Galeaspids (Agnatha) from the Silurian and Devonian of China. Geological Publishing House, Beijing.
- Pan, J., Wang, S. T., 1983. Xiushuiaspidae, a New Family of Polybranchiaspiformes from Xiushui of Jiangxi Province. *Acta Palaeontological Sinica*, 22(5): 505—509 (in Chinese with English abstract).
- Pan, J., Wang, S. T., Liu, Y. P., 1975. The Lower Devonian Agnatha and Pisces from South China. In: Editorial Committee of Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology, Chinese Academy of Geological Sciences, ed., Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese with English abstract).
- Rong, J. Y., Wang, Y., Zhan, R. B., et al., 2019. Silurian Integrative Stratigraphy and Timescale of China. *Science in China (Series D)*, 49(1): 93—114 (in Chinese).
- Rong, J. Y., Wang, Y., Zhang, X. L., 2012. Tracking Shallow Marine Red Beds through Geological Time as Exemplified by the Lower Telychian (Silurian) in the Upper Yangtze Region, South China. *Science China Earth Sciences*, 55(5): 699—713. <https://doi.org/10.1007/s11430-012-4376-5>
- Sansom, R. S., 2009. Endemicity and Palaeobiogeography of the Osteostraci and Galeaspida: A Test of Scenarios of Gnathostome Evolution. *Palaeontology*, 52(6): 1257—1273. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2009.00895.x>
- Shan, X. R., Zhu, M., Zhao, W. J., et al., 2020. A New Genus of Sinogaleaspids (Galeaspida, Stem-Gnathostomata) from the Silurian Period in Jiangxi, China. *PeerJ*, 8: e9008. <https://doi.org/10.7717/peerj.9008>
- Si, C. D., Gai, Z. K., Zhao, W. J., 2015. A New Species of Siyingia from the Lower Devonian Xishancun Formation of Qujing, Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, 53(2): 110—122.
- Tông-Dzuy, T., Janvier, P., Phuong, T. H., et al., 1995. Lower Devonian Biostratigraphy and Vertebrates of the Tong Vai Valley, Vietnam. *Palaeontology*, 38: 169—186.
- Wang, J. Q., 1984. Geological and Paleogeographical Distribution of Devonian Fishes in China. *Vertebrata Palasiatica*, 22(3): 219—229 (in Chinese with English abstract).
- Wang, J. Q., Wang, N. Z., Zhang, G. R., et al., 2002. Ag-

- nathans from Llandovery (Silurian) of Kalpin, Xinjiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 40(4): 245–256 (in Chinese with English abstract).
- Wang, J. Q., Wang, N. Z., Zhu, M., 1996. Middle Paleozoic Vertebrate Fossils from the North-Western Margin of the Tarim Basin, and the Related Stratigraphy. In: Tong, X. G., Liang, D. G., Jia, C. Z., eds., *New Advances of the Petroleum Geology of Tarim Basin*. Science Press, Beijing (in Chinese).
- Wang, N. Z., 1986. Notes on Two Genera of Middle Silurian Agnatha (*Hanyangaspis* and *Latirostraspis*) of China. The 13th Annual Conventions of the Palentological Society of China, Hefei (in Chinese with English abstract).
- Wang, N. Z., 1991. Two New Silurian Galeaspids (Jawless Craniates) from Zhejiang Province, China, with a Discussion of Galeaspidnathostome Relationships. In: Chang, M. M., Liu, Y. H., Zhang, G. R., eds., *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press, Beijing.
- Wang, S. T., Guo, X. P., Jin, R. G., et al., 2011. Silurian Vertebrates in Tarim Basin and Their Sedimentary Facies and Paleoenvironment. *Geological Bulletin of China*, 30(8): 1220–1227 (in Chinese with English abstract).
- Wang, W., Qu, Q. M., Zhu, M., 2010. A Brief Review of the Middle Palaeozoic Vertebrates from Southeast Asia. *Palaeoworld*, 19(1–2): 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2009.12.005>
- Yang, S. F., Chen, H. L., Gong, G. H., et al., 2019. Sedimentary Characteristics and Basin-Orogen Processes of the Late Early Paleozoic Foreland Basins in the Lower Yangtze Region. *Earth Science*, 44(5): 1494–1510 (in Chinese with English abstract).
- Zhang, X., Tian, J. C., Peng, J., 2008. The Lithofacies-Paleogeography and Space-Time Evolvment of Silurian-Devonian in the Tarim Basin. *Acta Sedimentologica Sinica*, 26(5): 762–771 (in Chinese with English abstract).
- Zhao, W. J., 2005. Galeaspid of the Middle Paleozoic in China and Its Palaeogeographic Significance. *Journal of Palaeogeography*, 7(3): 305–320 (in Chinese with English abstract).
- Zhao, W. J., Wang, S. T., Wang, J. Q., et al., 2009. The Subdivision and Correlation of the Silurian Fish Bearing Strata and Caledonian Movement in Kalpin and Bachu Regions, the Tarim Basin, Xinjiang. *Journal of Stratigraphy*, 33(3): 225–240 (in Chinese with English abstract).
- Zhao, W. J., Zhu, M., 2010. Siluro-Devonian Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography of China. *Palaeoworld*, 19(1–2): 4–26. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2009.11.007>
- Zhao, W. J., Zhu, M., 2014. A Review of the Silurian Fishes from China, with Comments on the Correlation of Fish-Bearing Strata. *Earth Science Frontiers*, 21(2): 185–202 (in Chinese with English abstract).
- Zhu, D., Liu, T. Y., Yang, Y. S., et al., 2019. Geophysical Interpretation of Rock-Controlling Structure and Concealed Rock Mass Features in Southeast Hubei Province. *Earth Science*, 44(2): 640–651 (in Chinese with English abstract).
- Zhu, M., Gai, Z. K., 2007. Phylogenetic Relationships of Galeaspids (Agnatha). *Frontiers of Biology in China*, 2(2): 151–169. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0022-6>
- Zong, R. W., Liu, Q., Gong, Y. M., 2011. Fossil Association and Sedimentary Environments of the Lower Silurian Fentou Formation in Wuhan, Hubei Province. *Journal of Palaeogeography*, 13(3): 299–308 (in Chinese with English abstract).
- Zong, R. W., Liu, Q., Wei, F., et al., 2017. Fentou Biota: A Llandovery (Silurian) Shallow-Water Exceptionally Preserved Biota from Wuhan, Central China. *The Journal of Geology*, 125(4): 469–478. <https://doi.org/10.1086/692331>
- Zong, R. W., Liu, Y. L., Huang, L. B., et al., 2021. Trilobites from the Silurian “Lower Red Beds” of Wuhan, South China: Stratigraphic and Paleogeographic Implications. *Palaeoworld*. Online. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2021.05.004>

附中文参考文献

- 陈旭, 戎嘉余, 1996. 中国扬子区兰多维列统特列奇阶及其与英国的对比. 北京: 科学出版社.
- 盖志琨, 朱敏, 2017. 无颌类演化史与中国化石记录. 上海: 科学技术出版社.
- 盖志琨, 朱敏, 赵文金, 2005. 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. 古脊椎动物学报, 43(1): 61–75.
- 刘亚光, 周殿超, 陈胜高, 等, 2008. 江西省岩石地层. 武汉: 中国地质大学出版社.
- 刘玉海, 1965. 云南曲靖地区早泥盆世无颌类化石. 古脊椎动物与古人类, 9: 125–134.
- 刘玉海, 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): 276–281.
- 刘玉海, 朱敏, 盖志琨, 等, 2015. 盔甲鱼亚纲. 见: 朱敏, 等, 中国古脊椎动物志, 第一卷, 第一册, 无颌类. 北京: 科学出版社.

- 卢立伍, 潘江, 赵丽君, 2007. 新疆柯坪中古生代无颌类及鱼类新知. 地球学报, 28(2): 143—147.
- 潘江, 王士涛, 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.
- 潘江, 王世涛, 刘运鹏, 1975. 中国南方早泥盆世无颌类及鱼类化石. 见: 中国地质科学院地层古生物论文集编委会, 地层古生物论文集. 北京: 地质出版社.
- 戎嘉余, 王怿, 詹仁斌, 等, 2019. 中国志留纪综合地层和时间框架. 中国科学(D辑), 49(1): 93—114.
- 王俊卿, 1984. 我国泥盆纪鱼类的分布、组合和性质. 古脊椎动物学报, 22(3): 219—229.
- 王俊卿, 王念忠, 张国瑞, 等, 2002. 新疆柯坪志留纪兰多维列世无颌类化石. 古脊椎动物学报, 40(4): 245—256.
- 王俊卿, 王念忠, 朱敏, 1996. 塔里木盆地西北缘中、古生代脊椎动物化石及相关地层. 见: 童晓光, 梁狄刚, 贾承造, 编, 塔里木盆地石油地质研究新进展. 北京: 科学出版社, 8—16.
- 王念忠, 1986. 中志留世汉阳鱼和宽吻鱼的再研究. 第 13 届中国古生物学会年会, 合肥.
- 王士涛, 郭宪璞, 金若谷, 等, 2011. 塔里木盆地志留纪脊椎动物的特征及其沉积相、古环境. 地质通报, 30(8): 1220—1227.
- 杨树锋, 陈汉林, 龚根辉, 等, 2019. 下扬子地区早古生代晚期前陆盆地沉积特征与盆山过程. 地球科学, 44(5): 1494—1510.
- 张翔, 田景春, 彭军, 2008. 塔里木盆地志留—泥盆纪岩相古地理及时空演化特征研究. 沉积学报, 26(5): 762—771.
- 赵文金, 2005. 中国古生代中期盔甲鱼类及其古地理意义. 古地理学报, 7(3): 305—320.
- 赵文金, 王士涛, 王俊卿, 等, 2009. 新疆柯坪—巴楚地区志留纪含鱼化石地层序列与加里东运动. 地层学杂志, 33(3): 225—240.
- 赵文金, 朱敏, 2014. 中国志留纪鱼化石及含鱼地层对比研究综述. 地学前缘, 21(2): 185—202.
- 朱丹, 刘天佑, 杨宇山, 等, 2019. 鄂东南地区控岩构造及隐伏岩体特征的地球物理解释. 地球科学, 44(2): 640—651.
- 纵瑞文, 刘琦, 龚一鸣, 2011. 湖北武汉下志留统坟头组化石组合及沉积环境. 古地理学报, 13(3): 299—308.