

# 贵州中三叠世盘县动物群比耶鱼属未定种的发现及其意义

蒋里<sup>1</sup> 倪培刚<sup>1,†</sup> 孙作玉<sup>1,2</sup> 江大勇<sup>1,2</sup>

1. 造山带与地壳演化教育部重点实验室, 北京大学地球与空间科学学院, 北京大学地质博物馆, 北京 100871; 2. 现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所), 南京 210008; †通信作者, E-mail: nipeigang@pku.edu.cn

**摘要** 记述采集自贵州省盘县中三叠统安尼阶关岭组上段盘县动物群的一件仅残存尾部的比耶鱼标本。这是比耶鱼在该动物群的首次报道, 也是目前比耶鱼在中国地质时代最早的化石记录。依据标本个体大、仅尾上叶及尾柄后缘背侧覆盖有狭长条状且缺失硬鳞质的鳞片、尾部发育单个愈合的神经棘和脉棘、尾鳍背缘棘鳞发育等特征, 将其归入比耶鱼属。同时, 该标本以个体更大(推测身长超过 2 m)、尾下骨更多(9 根)、尾下叶棘鳞发育以及上、下叶外缘交角超过 70°等特征, 不同于已报道的其他比耶鱼物种。但是, 考虑到标本信息有限, 暂定为比耶鱼未定种 *Birgeria* sp.。比耶鱼是仅见于三叠纪海洋中的全球性分布的大型肉食鱼类, 其在盘县动物群中的首次发现丰富了该动物群鱼类多样性, 增加了其群落生态结构的复杂性。基于当前化石发现的情况, 认为比耶鱼在东特提斯生物区(中国)较西特提斯生物区的出现可能更晚, 前者最早的化石记录见于中三叠世安尼期, 而后者最早见于早三叠世史密斯亚期。

**关键词** 比耶鱼; 盘县动物群; 中三叠世; 贵州省

**中图分类号** P52

## Discovery and Its Significance of *Birgeria* sp. from the Middle Triassic Panxian Fauna, Guizhou Province, China

JIANG Li<sup>1</sup>, NI Peigang<sup>1,†</sup>, SUN Zuoyu<sup>1,2</sup>, JIANG Dayong<sup>1,2</sup>

1. Laboratory of Orogenic Belt and Crustal Evolution (MOE), School of Earth and Space Sciences, Geological Museum, Peking University, Beijing 100871; 2. State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy (Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS), Nanjing 210008; † Corresponding author, E-mail: nipeigang@pku.edu.cn

**Abstract** A large-sized caudal fin of the actinopterygian *Birgeria*, from the Middle Triassic (Pelsonian, Anisian) Panxian Fauna in the Upper Member of the Guanlin Formation, Panxian County, Guizhou Province, China is described. It is the first report of *Birgeria* in the Panxian Fauna and represents the earliest fossil record of *Birgeria* in China. There are some specialized characters for this specimen in accordance with *Birgeria*: the speculated large size, narrow scales without ganoine ornament merely covering the posterodorsal portion of the caudal peduncle and the axial lobe of the caudal fin, single neural spine and haemal spine in caudal region, fulcras scales developed on the dorsal margin of the caudal fin, etc, which support the assignment of the current specimen to the genus *Birgeria*. Moreover, it distinguishes from all known *Birgeria* species in its relatively large size (speculated total length over 2 m), a higher number of hypural (9), fulcras of the ventral margin of the caudal fin more developed and a bigger angle between the posterior margin of upper lobe and that of the lower lobe (>70°), but, a *Birgeria* sp. instead of a new species of *Birgeria* is assigned herein due to limited material. *Birgeria* is a kind of large carnivorous fish existing only in the Triassic ocean, which can be found from the Anisian Panxian Fauna to the

国家自然科学基金(40920124002, 41372016)、现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)开放基金(123102, 123107)、北京市科学技术委员会科普专项经费(Z141110000814107)和人才培养共建项目-资源共享类项目-北京高校博物馆联盟建设(体制改革项目)资助

收稿日期: 2015-03-05; 修回日期: 2015-10-30; 网络出版日期: 2016-05-17

Carnian Guanlin Fauna. The first appearance of *Birgeria* in China is later than that in West Tethys in Smithian, Early Triassic.

**Key words** *Birgeria*; Panxian Fauna; Middle Triassic; Guizhou Province

1999 年, 在贵州省西南部盘县新民乡及邻区普安县雪浦乡的中三叠统关岭组上段厚约 2.0 m 的地层中, 发现保存大量完整海生爬行动物化石的化石群落, 迄今已报道鱼龙类 3 属 3 种(含 1 相似种)、鳍龙类 4 属 4 种以及原龙类、初龙类和龙龟类各 1 属 1 种<sup>[1-2]</sup>, 受到学术界关注, 称为盘县动物群<sup>[3]</sup>。除海生爬行动物外, 盘县动物群还保存了丰富的鱼类化石, 主要集中于化石储集层第 84 层(俗称“鱼层”)。相对于海生爬行动物的研究, 盘县动物群鱼类研究起步较晚, 受重视程度不足, 至今仅记述 *Colobodus bai*, *Sinosaurichthys longipectoralis*, *Yelangichthys microcephalus*, *Sangiorgioichthys yangjuanensis*, *Saurichthys yangjuanensis* 以及 *Panxianichthys imparilis* 等 6 属 6 种<sup>[4-9]</sup>, 有许多物种尚未记述, 亟待进一步的研究。

本文记述采集自盘县新民乡羊圈村中三叠世安尼期关岭组上段的比耶鱼化石。这是该类肉食鱼类在盘县动物群的首次报道, 丰富了其鱼群多样性, 增强了其群落生态结构的复杂性。

## 1 系统古生物学描述

硬骨鱼纲 Osteichthyes<sup>[10]</sup>

辐鳍鱼亚纲 Actinopterygii<sup>[11]</sup>

软骨硬鳞鱼超目 Chondrostei<sup>[12]</sup>

比耶鱼科 Birgeriidae<sup>[13]</sup>

比耶鱼属 *Birgeria*<sup>[14]</sup>

比耶鱼未定种 *Birgeria* sp. (图 1)

**材料** 仅保存尾部。北京大学地质博物馆标本编号: GMPKU-P-1249。

**特征** 个体大, 推测全长超过 2 m; 尾下叶棘鳞发育; 尾下骨多达 9 根; 上、下叶外缘交角超过 70°。

**产地和层位** 贵州省盘县新民乡羊圈村附近; 关岭组上段, 中三叠世安尼期 Pelsonian 亚期<sup>[15]</sup>。

**描述** 目前唯一的标本保存部分长约 56 cm, 根据比耶鱼已知属种的身体各部分比例推测, 这一标本完整时的全长应超过 2 m; 中轴骨骼的脊椎弓片骨化程度较高; 尾鳍叉裂颇深, 上、下叶近等长, 外缘交角超过 70°。

**脊柱** 当前标本未见骨化的椎体, 基背片和基腹片完整且骨化程度高, 因此推测它们环绕的脊索仍完整且发达。尾部大部分成对弓片在远端愈合形成单一的神经棘和脉棘。

当前标本尾部(尾鳍部分除外)保存相当于 15 枚左右脊椎的弓片成分, 包括基背片和基腹片。基背片(bd)基部膨大, 发育前后关节突起; 尾后部的基背片左右大部愈合, 向后背方延伸形成细长的神经棘。基腹片(bv)基部略微膨大, 形成类似脉弓的结构, 尾部的基腹片大部愈合, 向后腹方延伸形成脉棘。尾鳍基部保存 11 根脉棘, 远端部分从前往后依次膨大, 以支持尾下叶鳍条。

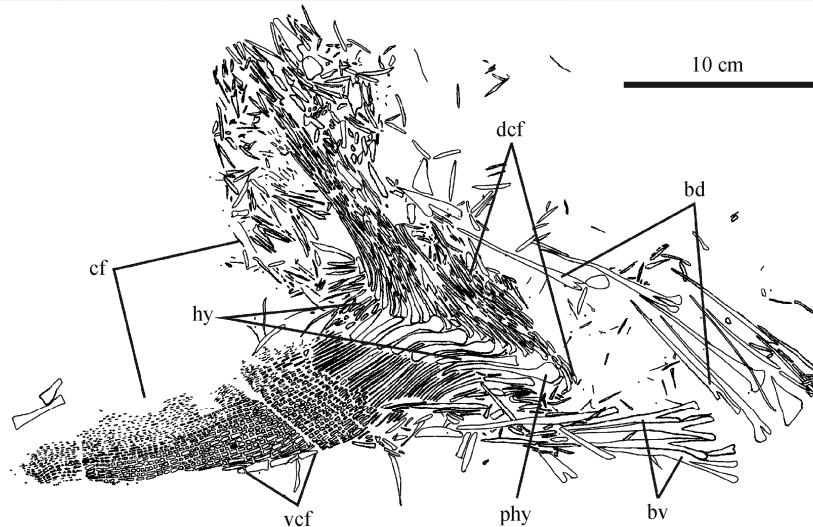
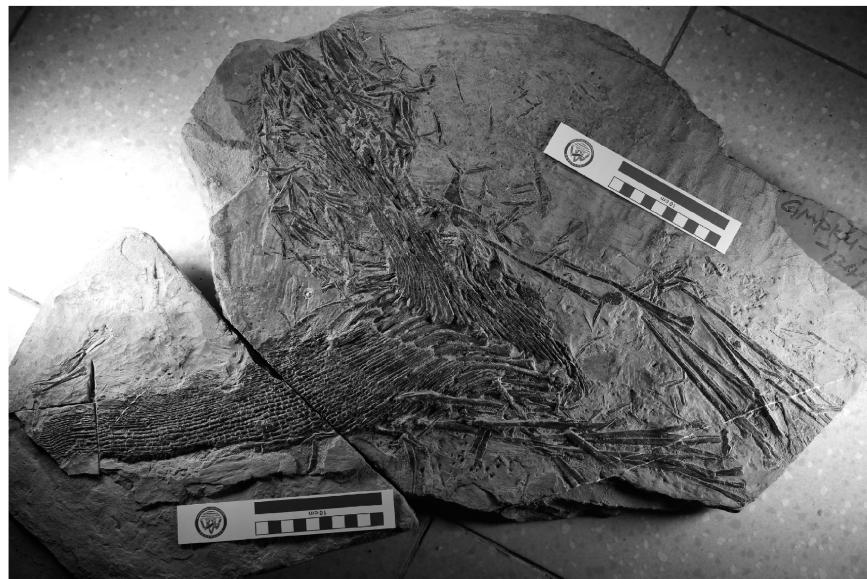
**尾鳍** 尾鳍(cf)宽大, 叉裂很深。上叶后缘部分缺失, 上、下叶近似等长, 外形接近正型尾。尾上叶大部被鳞片覆盖, 背缘饰有一列背棘鳞(dcf); 尾下叶近中部仅保存 3 枚较大的腹棘鳞(vcf)。尾鳍下叶支鳍骨仅能观察到末端稍膨大的脉棘(最后一根通常称为副尾下骨, phy)和后部的 9 块尾下骨(hy); 尾下骨较脉棘支鳍骨宽短, 第一根最为宽大, 向后依次减小。

尾下叶前缘有超过 26 根的分节鳍条, 从前至后依次加长。所有鳍条除基部一段外均分节, 节距较长; 前 20 根依次加长的鳍条不分叉, 其余鳍条均在远端分叉。

**鳞与侧线** 除尾上叶部分外, 体侧硬鳞完全退化消失。体侧未见骨化为管状小骨的头后侧线。尾上叶侧面硬鳞发育, 鳞列前缘延伸至从后往前数第 8 根脉棘基部; 所有鳞片均细长, 无关节突和凹。

## 2 比较和讨论

比耶鱼属由 Stensiö<sup>[14]</sup>建立, 模式种 *Birgeria mougeoti* 产自德国中三叠世壳灰岩, 曾被错误归入龙鱼属<sup>[16]</sup>。之后, Stensiö<sup>[17-18]</sup>在描述斯匹茨卑根和格陵兰早三叠世鱼类的文献中, 基于其中的比耶鱼材料, 详细描述了比耶鱼模式种(这些斯匹茨卑根的早三叠世比耶鱼材料后被 Schwarz<sup>[19]</sup>厘定并命名为阿氏比耶鱼), 描述命名了格陵兰比耶鱼, 并进一步厘定和明确了比耶鱼属的鉴定特征。Stensiö<sup>[17-18]</sup>关于比耶鱼属的定义和鉴定特征厘定被之后研究比



bd: basidorsals; bv: basiventrals; cf: caudal fins; dcf: dorsal caudal fulcra; hy: hypurals; phy: parhypurals; vcf: ventral caudal fulcra

图1 贵州盘县中三叠世安尼期比耶鱼 *Birgeria* sp. 尾部骨骼  
Fig. 1 Tail skeleton of *Birgeria* sp. from Anisian (Middle Triassic), Panxian County, Guizhou Province

耶鱼属的学者广泛认可并应用<sup>[19-23]</sup>。比耶鱼属代表着一类大个体的低等辐鳍鱼类(成年个体通常超过1 m)，与低等辐鳍鱼亚纲其他属级分类单元相比，其尾部特征或特征组合表现出以下几点区别：1) 尾部中轴骨由基背片(basidorsal)、基腹片(basiventral)和下脉棘(infrahaemal)组成(基背片与上神经棘愈合，基腹片可能与下脉棘愈合)；2) 尾鳍尾裂深，上、下叶接近等长；3) 尾鳍上叶由强壮的中轴骨骼支持；4) 鳍条从基部开始分节，至远端出现分叉；5) 所有鳍条均缺失硬鳞质；6) 尾鳍背缘棘鳞发育；7) 除尾上叶及尾柄后背缘外，全身均无鳞片覆盖；8) 鳞片狭长，无嵌合结构和硬鳞质层。盘县

动物群发现的比耶鱼标本仅残存尾部，对比已知比耶鱼属种的标本，可推测这件标本完整时的全长应超过2 m，个体较大。残存的尾部发育单个愈合的神经棘和脉棘，尾上叶及尾柄后缘覆盖有狭长条状缺失硬鳞质的鳞片，尾鳍尾裂较深，尾鳍背缘棘鳞发育，上、下叶接近等长。这些特征与上述比耶鱼属的特征吻合，无疑可以归入比耶鱼属。

比耶鱼属化石仅发现于三叠系。迄今，重新划归该属以及陆续发现并记述的比耶鱼已有11种，主要分布于古特提斯生物区<sup>[16-18,21,24-28]</sup>，个别物种(如 *Birgeria velox*)发现于太平洋生物区的美国加利福尼亚州北部中三叠统<sup>[29]</sup>。在已记述的比耶鱼物

种中, 西特提斯生物区下三叠统的格陵兰比耶鱼(*Birgeria groenlandica*)、阿氏比耶鱼(*Birgeria aldingeri*)、尼氏比耶鱼(*Birgeria nielseni*)、中三叠统的史氏比耶鱼(*Birgeria stensiö*)以及中国华南中三叠统拉丁阶的刘氏比耶鱼(*Birgeria liui*)标本较完整, 并经过比较详细的研究, 其余物种原始记述十分简略, 在其后有关比耶鱼的论著中仅略有提及。与早三叠世格陵兰比耶鱼相比, 当前盘县动物群中发现的比耶鱼标本个体更大, 尾下骨数目少(格陵兰比耶鱼多达 18 根), 尾上、下叶外缘交角大(格陵兰比耶鱼 40°, 盘县标本大于 70°), 腹棘鳞更发育(格陵

兰比耶鱼缺少腹棘鳞), 尾部弓片基部未愈合; 与中三叠世史氏比耶鱼相比, 盘县动物群中发现的比耶鱼标本个体更大, 尾下骨数目少(史氏比耶鱼至少 15 根), 发育腹棘鳞(史氏比耶鱼缺少腹棘鳞), 尾部弓片基部未愈合; 与同样发现于中国的中三叠世刘氏比耶鱼相比, 盘县动物群中发现的标本个体更大, 腹棘鳞更发育(刘氏比耶鱼仅 1 枚腹棘鳞), 尾部弓片未愈合(图 2, 表 1)。综上所述, 盘县地区发现的比耶鱼标本在个体大小、尾下骨数目、尾上叶和尾下叶外缘交角、背棘鳞和腹棘鳞数量以及尾部弓片愈合程度等特征上, 有别于此前发现的比耶鱼属

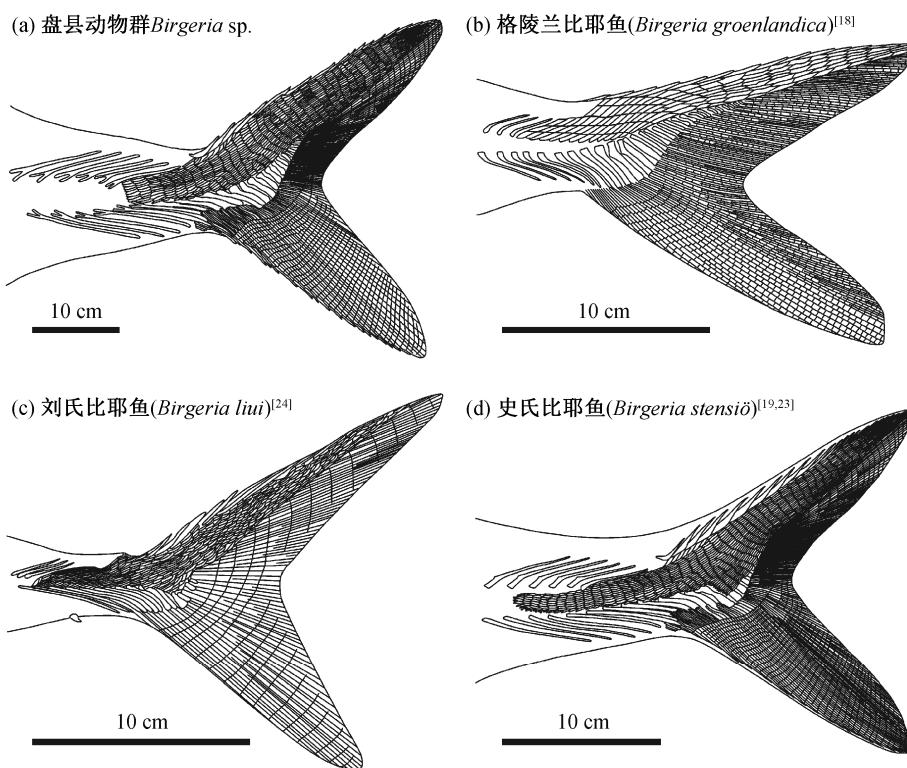


图 2 一些比耶鱼物种的尾部重建图  
Fig. 2 The reconstruction of some tails of *Birgeria*

表 1 *Birgeria* sp. 与格陵兰比耶鱼、刘氏比耶鱼、史氏比耶鱼特征对照  
Table 1 Correlation between *Birgeria* sp., *Birgeria groenlandica*, *Birgeria liui* and *Birgeria stensiö*

| 特征            | <i>Birgeria</i> sp. | 格陵兰比耶鱼<br>( <i>Birgeria groenlandica</i> ) <sup>[18]</sup> | 刘氏比耶鱼<br>( <i>Birgeria liui</i> ) <sup>[24]</sup> | 史氏比耶鱼<br>( <i>Birgeria stensiö</i> ) <sup>[19,23]</sup> |
|---------------|---------------------|--|---|---|
| 个体长度          | >2 m                | 最大个体 84 cm   | 80 cm   | 1.1 m   |
| 尾下骨数目         | >9                  | >18  | ≥6  | >15   |
| 尾上、下叶外缘交角/(°) | >70                 | 40   | 70  | 65  |
| 背棘鳞(def)数目    | >12                 | 15   | ≥12   | 14  |
| 腹棘鳞(vcf)数目    | ≥3                  | 无  | 1   | 无   |
| 尾部弓片近端愈合      | 否                   | 是  | 是   | 是   |

种。鉴于当前标本仅保存尾部，缺失躯干及头部信息，本文将其暂定为比耶鱼未定种 *Birgeria* sp.，保留命名的权力，以待更多化石材料的发现。

### 3 盘县动物群中发现比耶鱼类化石的意义

盘县动物群中发现的比耶鱼所属时代是中三叠世安尼期 Pelsonian 亚期<sup>[15]</sup>，早于已记述的云南省罗平县长底乡“法郎组”竹杆坡段的刘氏比耶鱼<sup>[24]</sup>和在中国发现但未记述的贵州省关岭县、晴隆县“法郎组”瓦窑段中的比耶鱼，标志着中国至今发现地层层位最低的比耶鱼化石记录。系统学研究认为，比耶鱼属与匙吻鲟、龙鱼属关系密切，与后二者呈姊妹群关系<sup>[6,30]</sup>。比耶鱼属和龙鱼属均是仅生活于三叠纪时期的大型肉食性鱼类，是海洋生态系统中食物链的顶端捕食者。因此，比耶鱼在盘县动物群的发现丰富了其鱼类多样性，增强了其群落结构复杂性。

中国南方发育连续沉积的早三叠世至晚三叠世早期地层，在多个化石点，不同地层层位发现保存有大型食肉类并伴生多门类无脊椎动物的化石记录，包括生物圈残存-复苏期的早三叠世奥伦尼克期 Spathian 亚期的巢湖-南漳动物群，生物圈复苏-辐射发展期的中三叠世安尼期 Pelsonian 亚期的盘县-罗平动物群与拉丁期 Longobardian 亚期的兴义-富源动物群，以及生物圈稳定发展期的晚三叠世卡尼期 Julian 亚期的关岭生物群<sup>[1,3,31-35]</sup>。在这些时代序列构成完整并含有丰富的食物链顶端大型食肉类的三叠纪化石群中，龙鱼属最早见于早三叠世奥伦尼克期 Spathian 亚期的巢湖动物群<sup>[36]</sup>，与巢湖鱼龙、柔腕短吻龙、鳍龙类马家山龙等海生爬行动物<sup>[37-44]</sup>以及少量其他鱼类共生<sup>[45]</sup>，但此前尚未发现比耶鱼属化石。从目前的化石发现来看，比耶鱼属和龙鱼属在中国出现的时间可能较西特提斯生物区晚一些，后者最早的化石记录见于早三叠世奥伦尼克期 Smithian 亚期，分布于当时沿盘古大洋分布的马达加斯加、斯匹兹卑尔根以及东格陵兰等地。在安徽平顶山-马家山地区和江苏句容地区，较巢湖龙动物群更低地层层位发现含有丰富鱼类化石的化石群落，但经多年来多次调研和化石发掘，均未发现有龙鱼类和比耶鱼类等大型食肉类<sup>[46-50]</sup>。贵州盘县动物群和云南罗平动物群是代表三叠纪生物复

苏-辐射的标志性生物群落<sup>[1,3]</sup>，含有丰富的食物链顶端的大型食肉类，包括海生爬行动物约 11 属 11 种<sup>[1-2]</sup>，同时伴生多样性丰富的鱼类，包括龙鱼科 3 属 7 种<sup>[5-6,8]</sup>及本文记述的比耶鱼。盘县动物群中比耶鱼化石的发现，进一步丰富了其鱼类多样性和生态系统复杂程度。这一时期，西特提斯生物区圣乔治山动物群中记述有多样性更高的龙鱼类<sup>[51-52]</sup>和比耶鱼类<sup>[53]</sup>。中三叠世拉丁期 Longobardian 亚期兴义-富源动物群中也见有龙鱼类以及数量更丰富、多样性更高的比耶鱼类化石，晚三叠世卡尼期 Julian 亚期关岭生物群仍见有比耶鱼类，但至今尚未记述。

**致谢** 付宛璐同学和郭文同学帮助修改论文，许耀中同学帮助绘制图件，胡田芬技师帮助修理化石标本，在此一并致谢。

### 参考文献

- [1] Jiang Dayong, Motani R, Hao Weicheng, et al. Biodiversity and sequence of the Middle Triassic Panxian Marine Reptile Fauna, Guizhou Province, China. *Acta Geologica Sinica*, 2009, 83(3): 451-459
- [2] Li Chun, Rieppel O, Wu Xiaochun, et al. A New Triassic Marine Reptile from Southwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2011, 31: 303-312
- [3] 郝维城, 孙元林, 江大勇, 等. 盘县生物群研究进展. 北京大学学报: 自然科学版, 2006, 42(6): 817-823
- [4] Sun Zuoyu, Tintori A, Lombardo C, et al. A new species of the genus *Colobodus* Agassiz, (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Pelsonian (Anisian, Middle Triassic) of Guizhou, South China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2008, 114(3): 363-376
- [5] Wu Feixiang, Sun Yuanlin, Xu Guanghui, et al. New saurichthyid actinopterygian fishes from the Anisian (Middle Triassic) of southwestern China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2011, 56(3): 581-614
- [6] Wu Feixiang, Chang Miman, Sun Yuanlin, et al. A new saurichthyiform (Actinopterygii) with a crushing feeding mechanism from the Middle Triassic of Guizhou (China). *PLoS ONE*, 2013, 8(12): e81010, doi: 10.1371/journal.pone
- [7] Chen Wenqi, Sun Zuoyu, Tintori A, et al. A new

- species of *Sangorgioichthys* Tintori and Lombardo, 2007 (Actinopterygii; Semionotiformes) from the Pelsonian (Anisian, Middle Triassic) of Guizhou Province, South China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 2014, 273(1): 65–74
- [8] Wu Feixiang, Sun Yuanlin, Hao Weicheng, et al. A new species of *Saurichthys* (Actinopterygii; Saurichthyiformes) from the Middle Triassic of southwestern China, with remarks on pattern of the axial skeleton of saurichthyid fishes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh.*, 2015, 275(3): 249–267
- [9] Xu guanghai, Shen Chenchen. *Panxianichthys imparilis* gen. et sp. nov., a new ionoscopiform (Halecomorphi) from the Middle Triassic of Guizhou, China. *Vertebrata PalAsiatica*, 2015, 53(1): 1–15
- [10] Huxley T H. On the application of the laws of evolution to the arrangement of Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1880(3): 649–662
- [11] Cope E D. Zittel's Manual of Paleontology. American Nation, 1887, 21: 1014–1019
- [12] Müller J. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Berlin: Ber Akad Wiss, 1844: 117–216
- [13] Aldinger H. Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. *Meddelelser om Gronland*, 1937, 102(3): 1–392
- [14] Stensiö E A. Einige Bemerkungen über die systematische Stellung von *Saurichthys mougeoti* Agassiz. *Senckenbergiana*, 1919, 1(6): 177–181
- [15] Sun Zuoyu, Sun Yuanlin, Hao Weicheng, et al. Conodont evidence for the age of the Panxian Fauna, Guizhou, China. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 2006, 80(3): 621–630
- [16] Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles: Tome 2. Petitpierre, 1844, 7: 1–336
- [17] Stensiö E A. Triassic fishes from Spitzbergen. Part I. Vienna: Adolf Holzhausen, 1921
- [18] Stensiö E A. Triassic fishes from East Greenland. *Meddelelser om Gronland*, 1932, 83(3): 1–305
- [19] Schwarz W. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XX. *Birgeria stensiöi* Aldinger. *Schweizerische Palaontologische Abhandlungen*, 1970, 89: 1–93
- [20] Corroy G. Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, 1928, 17: 83–136
- [21] Aldinger H. Über Reste von *Birgeria* (Pisces, Palaeoniscidae) aus der alpinen Trias. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 1931, 66: 167–180
- [22] Nielsen E. Studies on Triassic fishes from East Greenland. *Australosomus* and *Birgeria*. *Meddelelser om Gronland*, 1949, 146(1): 1–309
- [23] Romano C, Brinkmann W. Reappraisal of the lower actinopterygian *Birgeria stensiöei* ALDINGER, 1931 (Osteichthyes; Birgeriidae) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) and Besano (Italy). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 2009, 252(1): 17–31
- [24] 金帆. 记比耶鱼(*Birgeria*)在中国的首次发现. 古脊椎动物学报, 2001, 39(3): 168–176
- [25] 刘冠邦, 尹恭正, 罗永明, 等. 贵州关岭晚三叠世法郎组瓦窑段鱼类化石初步观察. 古生物学报, 2006, 45(1): 1–20
- [26] Lehman J P. Sur la présence du genre *Birgeria* (Paleonisoide) dans l'Eotrias de Madagascar. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l' Académie des Sciences, Paris*, 1948, 226(5): 426–428
- [27] Münster G V. Ueber einige merkwürdige Fishes aus dem Kupferschiefer und dem Muschelkalk. *Beitr Petrefactenk*, 1839, 1: 114–122
- [28] Winkler T C. Description de quelques restes de poisons fossiles des terrains triasiques des environs de Wurzboug. *Arch Mus Teyler, Haarlem*, 1880, 5: 109–149
- [29] Jordan D S. The fossil fishes of California: with supplementary notes on other species of extinct fishes. *Bulletin of the Department of Geology, Berkeley University of California Publication*, 1907, 5(7): 95–145
- [30] Gardiner B G, Schaeffer B, Masserie J A. A review of the lower actinopterygian phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2005, 144: 511–525
- [31] 李锦玲, 金帆. 贵州龙脊椎动物群研究新进展. 自然科学进展, 2003, 13(8): 796–800
- [32] Wang Xiaofeng, Bachmann G H, Hagdorn H. The Late Triassic black shales of the Guanling area (Guizhou Province, southwest China) — a unique marine reptile and pelagic crinoid fossil Lagerstätte. *Paleontology*, 2008, 51(1): 27–61
- [33] Jiang Dayong, Motani R, Li Chun, et al. Guanling

- Biota: a marker of Triassic biotic recovery from the end-Permian extinction in the ancient Guizhou sea. *Acta Geologica Sinica*, 2005, 79(6): 729–738
- [34] Hu Shixue, Zhang Qiyue, Chen Zhongqiang, et al. The Luoping biota: exceptional preservation, and new evidence on the Triassic recovery from end-Permian mass extinction. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 2011, 278: 2274–2282
- [35] Benton M J, Zhang Q, Hu S, et al. Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. *Earth-Science Reviews*, 2013, 125: 199–243
- [36] Tintori A, Huang Jiandong, Jiang Dayong, et al. A new species of *Saurichthys* from the Spathian (Early Triassic) of Chaohu, Anhui Province, China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2013, 119(3): 287–302
- [37] 杨钟健. 南漳湖北鳄 *Hupehsuchus nanchangensis* // 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 9: 中国三叠纪水生爬行动物. 北京: 科学出版社, 1972: 28–34
- [38] 杨钟健, 董枝明. 安徽龟山巢湖龙 *Chaohusaurus geishanensis* // 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 9: 中国三叠纪水生爬行动物. 北京: 科学出版社, 1972: 11–14
- [39] 陈烈祖. 安徽巢县早三叠世鱼龙化石. 中国区域地质, 1985, 15: 139–146
- [40] Motani R, You Hailu. The forefin of *Chensaurus chaoxianensis* (Ichthyosauria) shows delayed mesopodial ossification. *Journal of Paleontology*, 1998, 72: 133–136
- [41] Motani R, You Hailu. Taxonomy and limb ontogeny of *Chaohusaurus geishanensis* (Ichthyosauria), with a note on the allometric equation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1998, 18: 533–540
- [42] Jiang Dayong, Motani R, Tintori A, et al. Early Triassic eosauroptrygian *Majiashanosaurus discocoracoides*, gen. et sp. nov. (Reptilia, Sauropterygia) from Chaohu, Anhui Province, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2014, 34(5): 1044–1052
- [43] Motani R, Jiang D Y, Chen G B, et al. A basal ichthyosauroid with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature*, 2015, 517: 485–488
- [44] Motani R, Jiang Dayong, Tintori A. Terrestrial origin of viviparity in mesozoic marine reptiles indicated by early triassic embryonic fossils. *PLoS ONE*, 2014, 9(2): e88640, doi:10.1371/journal.pone.0088640
- [45] Sun Zuoyu, Tintori A, Jiang Dayong, et al. A new perleidid from the Spathian (Olenekian, Early Triassic) of Chaohu, Anhui province, China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2013, 119(3): 275–285
- [46] 刘冠邦, 冯洪真, 王菊香, 等. 江苏句容青山早三叠世鱼类. 古生物学报, 2002, 41(1): 27–52
- [47] 金帆, 王念忠, 蔡正全. 华南下扬子去的裂齿鱼类化石: 华南二叠系-三叠系界线上下鱼类序列研究之二. 古脊椎动物学报, 2003, 41(3): 169–184
- [48] Tong Jinnan, Zhou Xiugao, Erwin D H, et al. Fossil fishes from the Lower Triassic of Majishan, Chaohu, Anhui Province, China. *Journal of Paleontology*, 2006, 80(1): 146–161
- [49] 金帆. 中国三叠纪鱼类综述. 古脊椎动物学报, 2006, 44(1): 28–42
- [50] Tintori A, Hitij T, Jiang Dayong, et al. Triassic actinopterygian fishes: the recover after the end-Permian crisis. *Intergrative Zoology*, 2014, 9: 394–411
- [51] Rieppel O. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXV. Die Gattung *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) aus der mittleren Trias des Monte San Giorgio, Kanton Tessin, Switzerland. *Palaeontographica*, 1985, 108: 1–103
- [52] Rieppel O. A new species of the genus *Saurichthys* (Pisces: Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with comments on the phylogenetic interrelationships of the genus. *Palaeontographica A*, 1992, 221: 63–94
- [53] Burgin T, Rieppel O, Marian P, et al. The fossils of Monte San Giorgio. *Scientific American*, 1989, 260(6): 74–81