

安徽巢湖下三叠统初始巢湖裂齿鱼的再研究

戴岩林¹ 孙作玉^{1,†} 鲁昊^{2,†} 江大勇¹ 周敏¹

1. 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. 北京大学考古文博学院, 北京 100871;

† 通信作者, E-mail: sunzuoyu@pku.edu.cn (孙作玉), 77757978@qq.com (鲁昊)

摘要 初始巢湖裂齿鱼(*Chaohuperleides primus*)产自安徽省巢湖市马家山采石场南陵湖组上段地层(早三叠世奥伦尼克期斯帕斯亚期), 由于模式材料保存很差, 其骨骼学特征未被完整地记述。依据模式材料及同一层位发现的 3 件保存完整的新材料, 补充描述初始巢湖裂齿鱼的骨骼解剖信息, 修正其属征, 复原其头骨的骨骼模式。修正后的巢湖裂齿鱼属征支持以往的分类学结论, “顶骨与膜质翼耳骨愈合形成的骨块具有发育的前、中、后凹线, 鳃盖骨与下鳃盖骨高度近等, 下鳃盖骨具大的圆形前背突”是该属可能的近裔性状。巢湖裂齿鱼属与裂齿鱼属(*Perleides*)的形态特征最相似, 除可能的近裔性状外, 与后者不同之处是次眶骨、鳃条骨和轴上鳍条的数量更多。依据巢湖裂齿鱼属头骨的骨骼特征, 与以往错误地归入裂齿鱼目的早三叠世类群及裂齿鱼目内最相近的类群进行解剖学比较和讨论, 为新鳍鱼类干群的谱系分析提供新的解剖学依据。

关键词 巢湖裂齿鱼属; 斯帕斯亚期; 早三叠世; 安徽

Redescription of *Chaohuperleides Primus* (Actinopterygii, Perleidiformes) from Lower Triassic of Anhui Province, South China

DAI Yanlin¹, SUN Zuoyu^{1,†}, LU Hao^{2,†}, JIANG Dayong¹, ZHOU Min¹

1. School of Earth and Space Sciences, Geological Museum, Peking University, Beijing 100871; 2. School of Archaeology and Museology, Peking University, Beijing 100871; † Corresponding authors, E-mail: sunzuoyu@pku.edu.cn (SUN Zuoyu), 77757978@qq.com (LU Hao)

Abstract *Chaohuperleides primus* has yet to be completely described due to the limit of the original material which were collected from Upper Member of the Nanlinghu Formation (Spathian, Olenekian, Early Triassic) at Majiashan quarry, Chaohu City, Anhui Province. The taxon was redescribed in detail by adding three complete specimens from the type horizons. The generic diagnosis of *Chaohuperleides* was revised mainly based on newly recognized anatomical information, of which the following characters ‘the fused parietal and dermopterotic with anterior, middle and posterior pit-lines; the operculum and suboperculum of nearly equal in height with the latter having a large rounded anterior dorsal process’ were possible apomorphies of *Chaohuperleides*. The previous taxonomic assignment of the *Chaohuperleides* was confirmed, which was similar to the Ladinian (Middle Triassic) genus *Perleides* but differed the latter in having more suborbitals, branchiostegal rays and epaxial fin rays besides its possible apomorphies. The skull pattern of the *Chaohuperleides primus* was exhaustively reconstructed and was anatomically compared with the Early Triassic taxa which were wrongly classified into the Perleidiformes and some newly described stem neopterygians. The result herein will provide new anatomical evidences for the phylogeny analysis of the stem neopterygians that is open to discuss.

Key words *Chaohuperleides*; Spathian; Early Triassic; Anhui

三叠纪是二叠纪末期生物环境危机事件发生后鱼类由低等辐鳍鱼类(primitive actinopterygians)向新鳍鱼类(neopterygians)演化的关键阶段, 被称为

“亚全骨鱼类(subholosteans)”时代^[1-2]。“亚全骨鱼类”进化水平处于低等辐鳍鱼类与新鳍鱼类冠群之间^[1,3-5], 近似地等同于新鳍鱼干群部分^[6-7]。该类

国家自然科学基金(41920104001, 41572008, 41876124)和现代古生物学和地层学国家重点实验室开放基金(143108, 173123)资助

收稿日期: 2020-08-06; 修回日期: 2020-12-02

群出现一些可能与新鳍鱼类冠群共有的衍征,如近直立的前鳃盖骨、奇鳍鳍条数目与其支鳍骨数量一致、鳍条仅远端分节以及尾上叶体叶缩短等,但其头骨骨骼模式较为原始,如上颌骨后缘与前鳃盖骨接触紧密,不具有间鳃盖骨、辅上颌骨及活动的上颌骨等^[8-9]。该类群在早三叠世出现,在中三叠世安尼期辐射发展,见证了中三叠世辐鳍鱼类的辐射^[10]和“三叠纪早期鱼类动物群(Triassic Early Fish Fauna, TEFF)”向“三叠纪中期鱼类动物群(Triassic Middle Fish Fauna, TMFF)”的转变^[11]。近年来,华南地区的新发现逐步证实以上现象^[6-9,12-20]。裂齿鱼目是亚全骨鱼类中的典型代表,仅见于三叠纪,国外分布于斯匹次卑尔根岛、格陵兰岛、马达加斯加岛以及安哥拉等地区,国内主要分布在安徽、贵州和云南等地。传统上将裂齿鱼目划分为8个科(Luganoidae, Gabanellidae, Cleithrolepidae, Colobodontidae, Perleididae, Polzbergiidae, Pseudobeaconiidae 和 Fuyuanperleididae),但目前的分支系统学研究认为裂齿鱼目可能不是一个单系类群^[8,16]。本文进行再研究的初始巢湖裂齿鱼产自安徽巢湖下三叠统南岭湖组上部,是亚全骨鱼类中尾鳍最早出现轴上鳍条的类群,分类学上归入裂齿鱼目^[9]。

裂齿鱼类的模式属裂齿鱼属 *Perleides* 最早由 Alessandri^[21]依据产自意大利伦巴第地区中三叠世拉丁期的 *Semionotus altolepis* 建立。之后, Stensio^[22-23]、Piveteau^[24]和 Lehman^[25]分别研究发现于斯匹茨卑尔根、东格陵兰以及马达加斯加早三叠世的化石材料,建立裂齿鱼属4个物种,被后续裂齿鱼类分类学研究^[26-30]以及辐鳍鱼类进化研究沿用^[6,31-32]。Lombardo^[33]详细地研究意大利中三叠世的裂齿鱼属模式种,发现其尾鳍已具有轴上鳍条(epaxial rays),而 Stensio^[22-23]建立的早三叠世裂齿鱼属种均缺乏这一特征,故认为应将它们从裂齿鱼属中移除。Marramà等^[34]将解剖学特征比较与定量分析相结合,详细地研究产自马达加斯加的早三叠世裂齿鱼类两个种(*Perleides madagascariensis* Piveteau, 1934和 *Perleides piveteaui* Lehman, 1952),认为它们同属一种,并建立 *Teffichthys* 属,与中三叠世裂齿鱼属相区别。*Teffichthys* 属容纳除中国华南之外的早三叠世不具有轴上鳍条的裂齿鱼目, Xu^[7]将其用于辐鳍鱼类的谱系分析。

裂齿鱼类在中国的研究可追溯到1957年周晓和等^[26]报道陕西早三叠世的 *Perleides* cf. *woodwar-*

di。之后,苏德造等^[27-28]报道安徽和县的 *Perleides yangtzensis* 及湖北黄石的 *Plesioperleides dayeensis*。伴随江苏句容和安徽巢湖等地大量早三叠世鱼类化石的发现,裂齿鱼类的报道逐渐增多^[29-30],且得到较为系统的研究^[35-36]。但是,江苏句容与安徽巢湖同时代的结核鱼包括辐鳍鱼亚纲(裂齿鱼目)的扬子似裂齿鱼(*Plesioperleides yangtzensis*)和江苏似裂齿鱼(*Plesioperleides jiangsuensis*),辐鳍鱼亚纲(副半椎目)的纺锤形句容鱼(*Jurongia fusiformis*)、梭形青山鱼(*Qingshania cercida*)、短体苏氏鱼(*Suius brevis*)、东昌斯天秀鱼(*Stensionotus dongchangensis*)和句容裴氏鱼(*Peia jurongensis*),以及辐鳍鱼亚纲(雀鳢目)的句容鳞齿鱼(*Lepidotes jurongensis*)。金帆等^[35]系统地梳理了已报道的华南早三叠世裂齿鱼类,认为它们是同一属的两个种,但因尾鳍不具有轴上鳍条等特征而明显地区别于中三叠世拉丁期的 *Perleides* 属,因此将它们暂时归入刘冠邦等^[30]建立的 *Zhangina* 属,并认为 *Zhangina* 很可能是 *Plesioperleides*^[28]的后出异名,而 *Plesioperleides* 唯一的模式标本可能已遗失(北京大学江大勇教授和米兰大学 Andrea Tintori 教授于2013年追寻该标本,未果)。Tong等^[36]系统地研究安徽巢湖下三叠统和龙山组顶部的裂齿鱼材料,认同金帆等^[35]的上述看法,并在将中国南方已发现的所有裂齿鱼类化石均归入 *Plesioperleides* 属。Qiu等^[37]和 Liu等^[38]通过牙形石生物地层学研究,证实以往安徽巢湖及和县、江苏句容及龙潭等地保存在碳酸盐岩结核内的裂齿鱼时代为早三叠世奥伦尼克期斯密斯亚期晚期。Sun等^[9]报道的产自安徽省巢湖市马家山采石场南陵湖组上段的初始巢湖裂齿鱼(*Chaohuperleides primus*)的时代为早三叠世奥伦尼克期斯帕斯亚期中期^[39-40],是目前已发现的年代最早的具尾鳍轴上鳍条的裂齿鱼类。

由于原始材料保存较差,初始巢湖裂齿鱼这一类群未能被详细地描述,其骨骼学特征,特别是头骨特征未能与其他早三叠世类群进行比较,因此也未被后续辐鳍鱼类谱系研究^[6-7]引用。并且,裂齿鱼目单系性及早三叠世基于新鳍鱼类的谱系关系尚存争议^[6-8,41],对早三叠世相关类群详细的解剖学研究可能为解决上述问题提供依据。因此,本文依据3件较完整的新标本以及对原始化石材料的重新描述,对巢湖裂齿鱼属进行详细的解剖学研究,并与早三叠世相关类群进行比较,为裂齿鱼目或基于新

鳍鱼谱系的后续研究提供解剖学依据。

1 地质背景

马家山剖面位于安徽省巢湖市西北郊,距市区约 5 km(图 1)。巢湖地区下三叠统主要为弱还原环境下形成的灰色碳酸盐岩沉积,所研究的标本产出地层为南陵湖组中上段,时代为早三叠世奥伦尼克期斯帕斯亚期,地层岩性主要为灰色薄层灰岩与泥灰岩互层(图 2)。南陵湖组中段由杂色瘤状灰岩夹

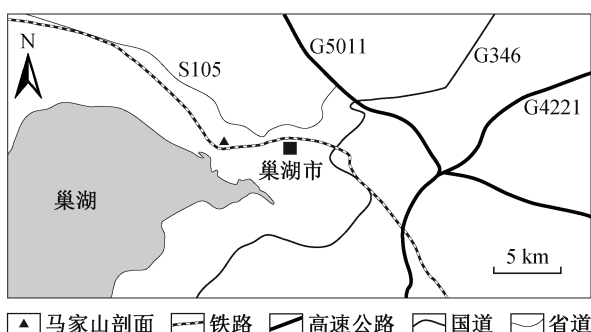


图 1 巢湖裂齿鱼属的产地
Fig. 1 Provenance of *Chaohuperleidus*

黄绿色钙质泥岩以及部分青灰色厚层泥质灰岩组成;上段以青灰色中薄层泥质灰岩为主,夹少量薄层页岩,泥灰岩中产出鱼、鱼龙和双壳类等化石^[43]。

在马家山采石场早三叠世沉积序列中,分别在和龙山组以及南陵湖组发现两个年代较早、保存较好的脊椎动物化石组合^[37,42,44-46]。下部化石组合主要保存于碳酸盐岩结核中(图 3(a)),包括肉鳍鱼亚纲空棘鱼目的马家山巢湖鱼(*Chaohuichthys majiashanensis*),辐鳍鱼亚纲裂齿鱼目的大冶似裂齿(*Plesioperleidus dayeensis*)、扬子似裂齿鱼(*Plesioperleidus yangtzensis*)和江苏似裂齿鱼(*Plesioperleidus jiangsuensis*),以及辐鳍鱼亚纲(副半椎目)的纺锤形句容鱼(*Jurongia fusiformis*)、梭形青山鱼(*Qingshania cercida*)、短体苏氏鱼(*Suius brevis*)和东昌斯天秀鱼(*Stensionotus dongchangensis*)^[11,35-36]。这一来自华南下扬子地区斯密斯末期的鱼类化石群^[37-38]可以与世界其他地区(如马达加斯加西北地区^[34]、斯匹茨卑尔根群岛^[22]、格陵兰岛^[23]、加拿大^[47-49]和安哥拉^[50-51])的“三叠纪早期鱼类动物群”

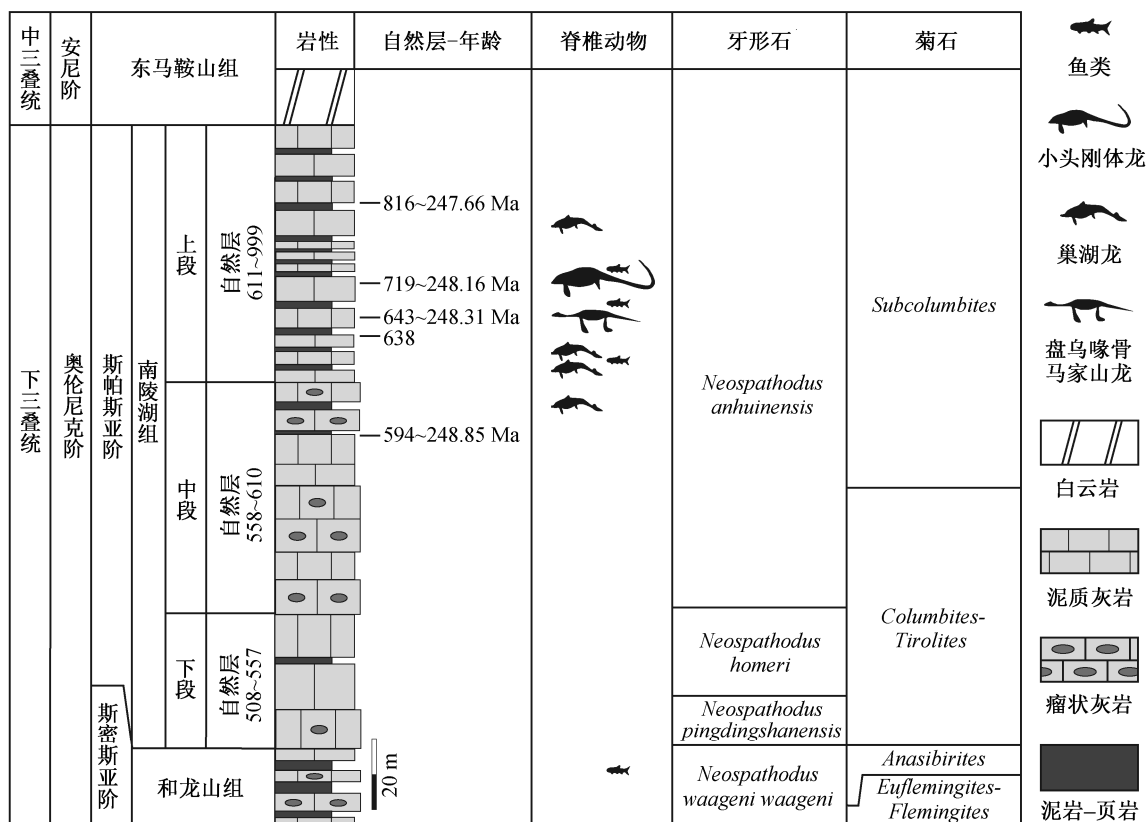
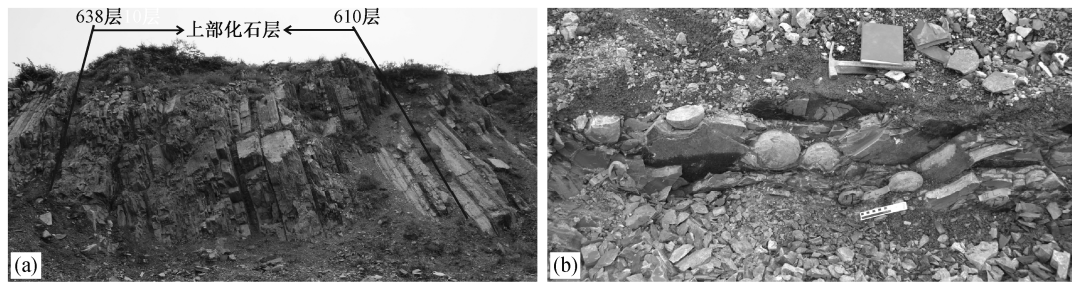


图 2 巢湖裂齿鱼属的地层层位(改自 Jiang 等^[42])
Fig. 2 Stratigraphic horizon of *Chaohuperleidus* (modified after Jiang et al^[42])



(a) 斯帕斯亚期中期巢湖龙动物群的野外露头; (b) 斯密斯亚期晚期鱼群的野外露头

图3 马家山剖面早三叠世脊椎动物化石组合的野外露头

Fig. 3 Field outcrops of the Early Triassic vertebrate fossil assemblages in Majiashan section

相比较,在分类学位置和保存条件方面表现出极大的相似性。区别在于,华南斯密斯末期没有南方鱼属(*Australosomus*)、龙鱼属(*Saurichthys*)和*Bobasatrania*^[11]。安徽巢湖地区斯帕斯期中期(mid-Spathian)巢湖龙动物群(*Chaohusaurus* Fauna)化石组合(图3(b))中包含许多不同类型且保存较好的海生爬行动物,其中有两个鱼龙形类(ichthyosauriformes)的基干类群——柔腕短吻龙(*Cartorhynchus lenticarpus* Motani et al., 2015^[42])和小头刚体龙(*Sclerocormus parviceps* Jiang et al., 2016^[45])、鱼龙形类中最原始的鱼鳍超目基干属种——巢湖龙属的3个种(龟山巢湖龙*Chaohusaurus geishanensis* Young and Dong, 1972^[52], 巢县巢湖龙*Chaohusaurus chaoxianensis* Chen, 1985^[53]和短腿巢湖龙*Chaohusaurus brevifemoralis* Huang et al., 2019^[54])以及最古老的鳍龙——盘乌喙骨马家山龙(*Majiashanosaurus discocoracoidis* Jiang et al., 2014^[44])。此外,还有一些相对稀少且分异度低的化石鱼类。

2 标本描述

硬骨鱼纲 Class Osteichthyes Huxley, 1880

辐鳍鱼亚纲 Subclass Actinopterygii Cope, 1887

裂齿鱼目 Order Perleidiformes Berg, 1937

裂齿鱼科 Family Perleididae Brough, 1931

巢湖裂齿鱼属 Genus *Chaohuperleidus* Sun et al., 2013

模式种 初始巢湖裂齿鱼 *Chaohuperleidus primus* Sun et al., 2013。

修订属征(上角标*表示可能的近裔性状) 中等大小(标准长小于130 mm)的长纺锤形裂齿鱼类;顶骨与膜质翼耳骨愈合形成的骨块具有发育的前、中、后凹线*,眶上感觉管向后延伸至骨块近中部;

具多块次眶骨;可能具喷水孔小骨;两块眶上骨;鳃盖骨与下鳃盖骨高度近等,下鳃盖骨具大的圆形前背突*;前鳃盖骨具细长的下眶突;鳃条骨约10条;体侧鳞约59列,鳞片后缘具锯齿;躯干背缘具一系列嵴鳞;尾鳍中等分叉,35~39根鳍条,9个前流鳍条,26~30个主要鳍条,约10根轴上鳍条。鳍式(ptyergial formula)为 $\frac{D35}{P17 \sim 18 A30 \sim 31 C51} 59$ 。

初始巢湖裂齿鱼 *Chaohuperleidus primus* Sun et al., 2013

(图4和5,表1)

正型标本 GMPKU-P-1120, 较为完整但头部特征难以识别的标本,标准长为125 mm。副型标本 GMPKU-P-1121, GMPKU-P-3074, GMPKU-P-3075, GMPKU-P-3076和GMPKU-P-3077。标本保存于北京大学地质博物馆。

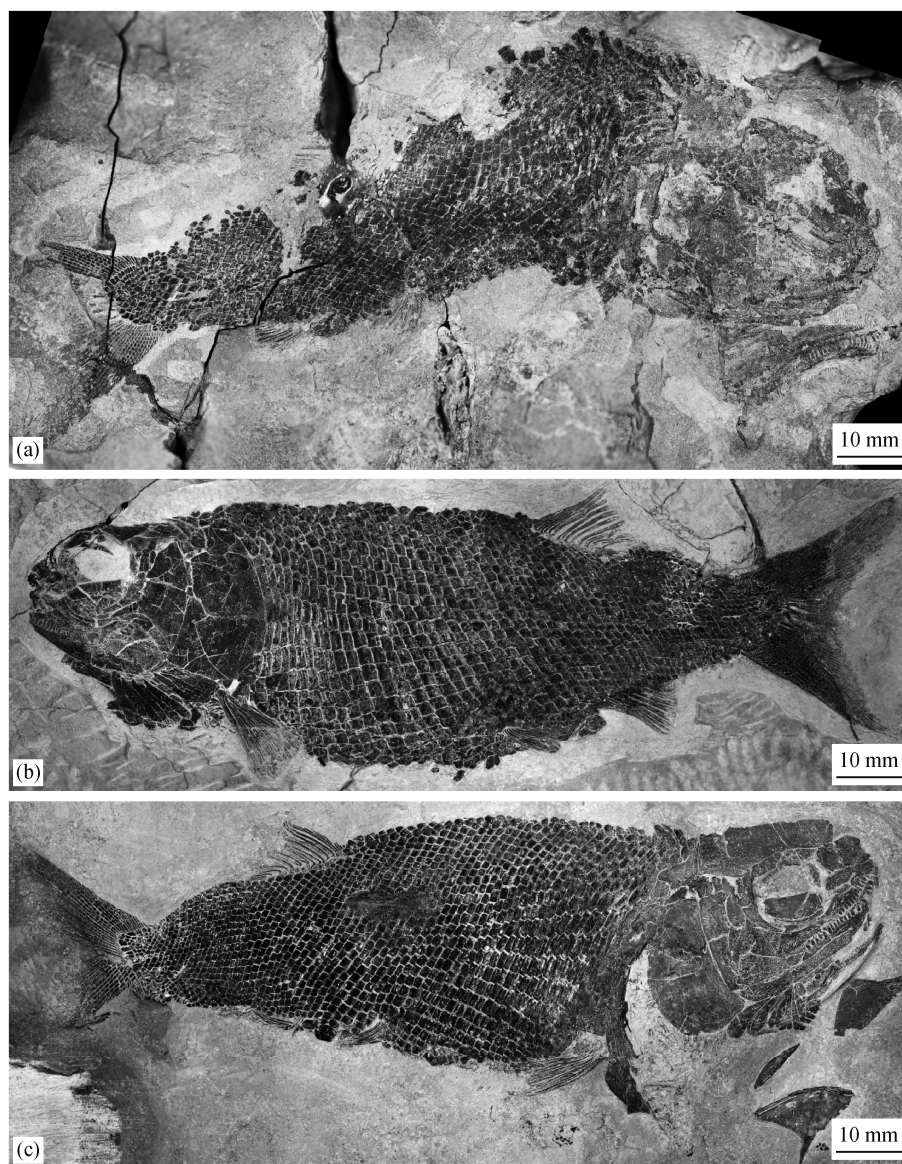
研究标本 GMPKU-P-3403, GMPKU-P-3404和GMPKU-P-3405均保存于北京大学地质博物馆,3块标本基本上保存完整。

产地和层位 安徽省巢湖市马家山采石场,下三叠统南陵湖组上段。

地质时代 菊石 *Procolumbites* 带,早三叠世奥伦尼克期斯帕斯亚期中期^[40],约248 Ma^[41]。

修订特征 见修订属征。

描述 3块新标本中最大的(GMPKU-P-3403)全长为151 mm,另外两块标本(GMPKU-P-3404和GMPKU-P-3405)全长均为139 mm左右。体呈纺锤形,体表具有硬鳞。头长大于头高,但略小于体高,占身体全长的1/4。眼大而圆,眼直径约为头长的1/3。体长约为头长的3倍,体高的2.8倍。尾柄长约为尾柄高的1.7倍。体高和全长的比例约为1:3。



(a) 正模标本 GMPKU-P-1120; (b) 新标本 GMPKU-P-3404; (c) 新标本 GMPKU-P-3405

图 4 初始巢湖裂齿鱼标本照片

Fig. 4 Photographs of *Chaohuperleidus primus*

测量数据见表 1。

吻部骨骼 吻部骨块在新标本中保存较好。吻部圆钝，高略大于宽，眼靠近吻端。吻部骨骼由两块鼻骨和一块较大的吻骨组成。鼻骨围成眼眶的前边缘，两侧鼻骨被中间的吻骨隔开。鼻骨和吻骨的表面分布珐琅质瘤突，比头部其他骨骼的纹饰更粗大且浓密(图 6)。吻骨(rostral)在模式标本和新标本 GMPKU-P-3403 和 GMPKU-P-3405 中保存完整(图 6(a)~(d))。吻骨呈盾形，位于左右鼻骨之间。骨片较大，长约为宽的两倍，背腹边缘外凸，且背方略窄于鱼腹方。鼻孔位于两侧缘近中部。横向感觉管

见于标本 GMPKU-P-3405，从吻骨近前端穿过。鼻骨(nasal)位于吻骨两侧，鼻骨构成眼眶的前边缘，其上有眶上感觉管通过。骨片比吻骨略矮，呈背腹向伸长的条形，背部略宽阔，其内侧边缘在近中部内凹，与吻骨之间有单一的圆形鼻孔(图 6(c)~(d))。

颅顶骨骼 颅顶骨骼在模式标本、副型标本 GMPKU-P-3075 以及新标本 GMPKU-P-3403 和 GMPKU-P-3405(图 6(a)~(d))中保存完好，常见右侧部分出露，可观察到额骨、顶骨和膜质翼耳骨愈合、额外肩胛骨和后颞骨。颅顶宽阔，长度约为最大宽度的两倍，所有颅顶骨骼均饰有浓密的小的珐

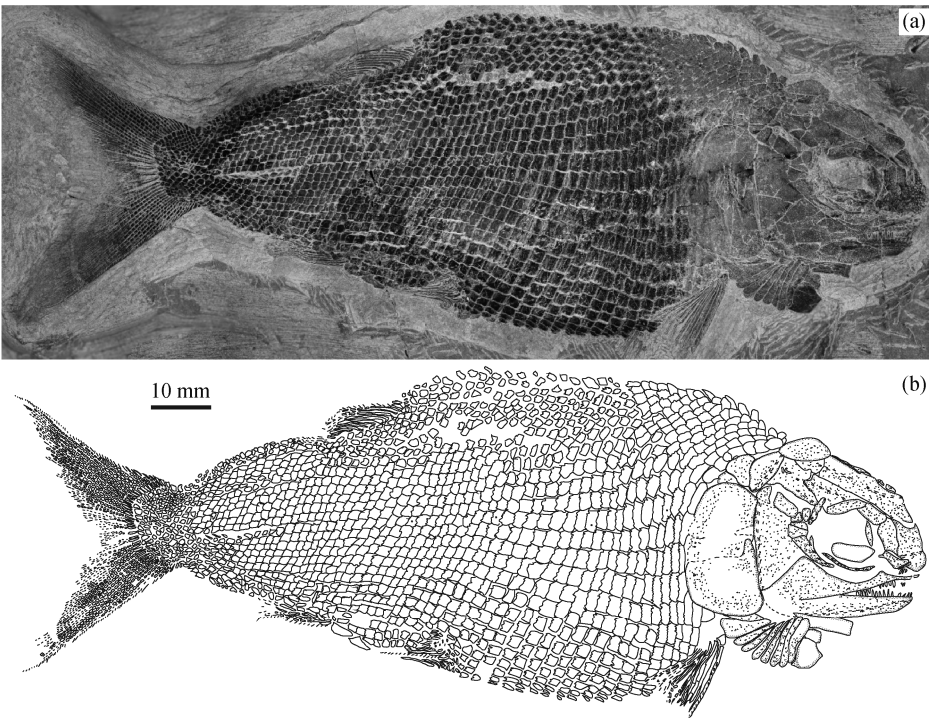


图 5 初始巢湖裂齿鱼新标本 GMPKU-P-3403 完整照片(a)及素描图(b)
Fig. 5 Complete photograph (a) and drawing (b) of the specimen GMPKU-P-3403 of *Chaohuperleidus primus*

表 1 初始巢湖裂齿鱼的测量数据
Table 1 Measurement of specimens of *Chaohuperleidus primus*

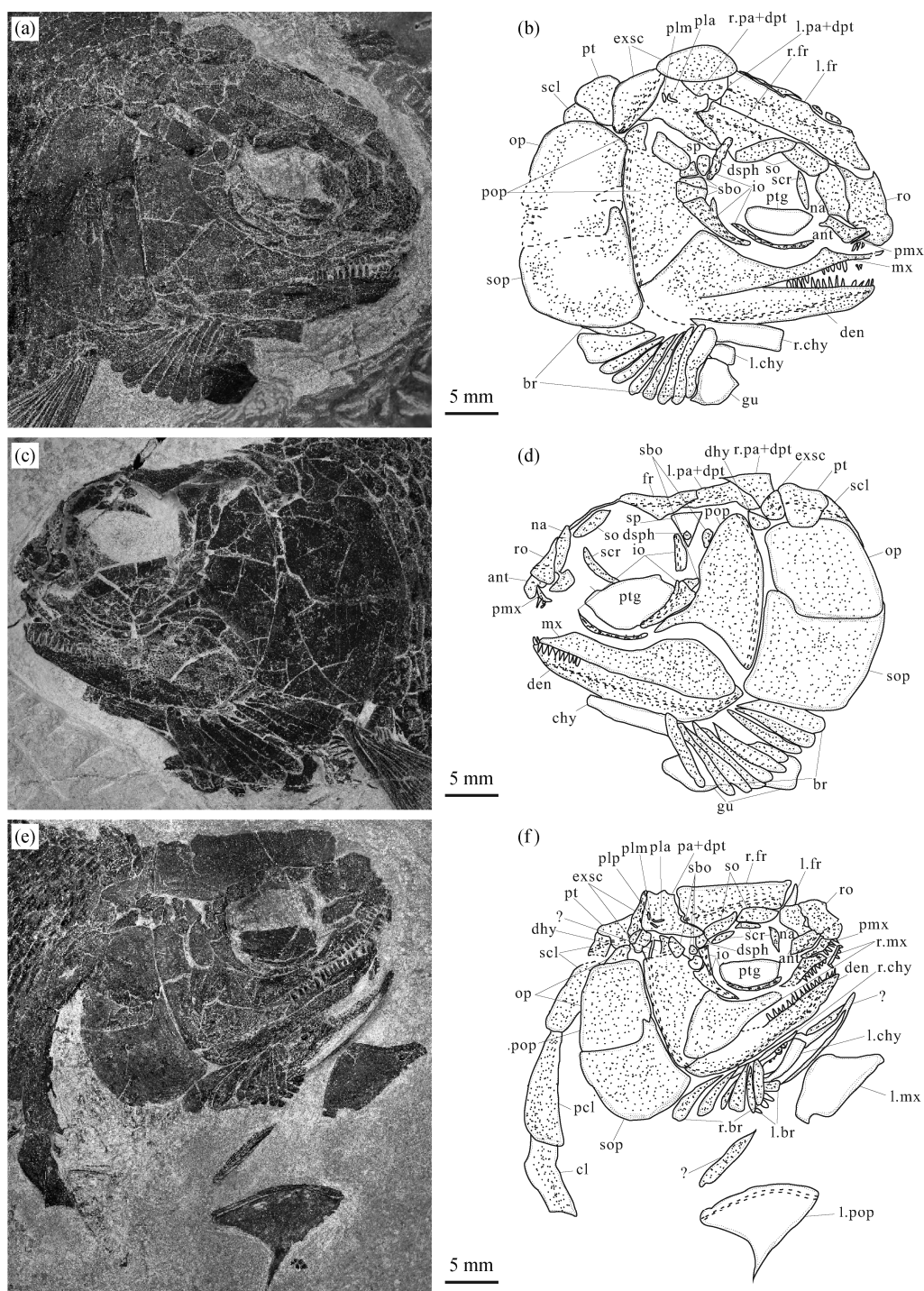
标本	全长/mm	标准长/mm	头长/mm	尾柄长/mm	吻长/mm	眼径/mm	眼后头长/mm	体高/mm	尾柄高/mm
GMPKU-P-3403	151	130	40	24	7	12	20	52	13
GMPKU-P-3404	139	121	38	20	4	13	20	43	13
GMPKU-P-3405	139	122	41	20	7	13	21	39	12
GMPKU-P-1120	145	125	38	23	7	12	19	40	13

标本	腹鳍前长/mm	背鳍前长/mm	臀鳍前长/mm	背鳍基长/mm	臀鳍基长/mm	尾鳍长/mm	体侧鳞列数	轴上鳍条数
GMPKU-P-3403	77	84	97	15	8	21	59	10
GMPKU-P-3404	76	81	90	10	11	18	57	10
GMPKU-P-3405	79	85	93	15	10	17	60	11
GMPKU-P-1120	82	84	95	11	7	20	55	11

琅质瘤突。

额骨(frontal)在颅顶骨骼中最为宽大,呈近长方形,长约为最大宽度的两倍,前端略窄且眶缘凹入。额骨间的缝合线及其与顶骨的缝合线相对较直,其后侧缘明显向内变窄,与膜质翼耳骨向前的分支接触,清晰地见于新标本 GMPKU-P-3403。眶上感觉管深入骨骼,内表面有清晰的脉状脊从额骨前端近中部进入,外表面有小的零散分布的开孔。顶骨(parietal)与膜质翼耳骨(dermopterotic)在现有可观察的标本中均未见接触界线,解释为顶骨与

膜质翼耳骨愈合。眶上感觉从距骨骼侧缘 1/3 处进入,向后延伸至骨块近 1/2 处。凹线沟(pit-line)在模式标本和副型标本中无法识别,但见于新标本 GMPKU-P-3403 和 GMPKU-P-3405(图 6(a)~(d))。在新标本 GMPKU-P-3405 中可观察到 3 条(前、中、后)凹线沟,延伸较短,集中位于顶骨与膜质翼耳骨愈合骨块的后腹侧(图 6(c)~(d))。其中,前凹线沟位于距骨块腹侧边缘 1/3 处,从中部向后延伸;后凹线沟位于距骨块后缘近 1/6 处,从中部向外延伸;中凹线沟处于二者之间,向外延伸。依据辐鳍鱼类



(a)和(b) 新标本 GMPKU-P-3403; (c)和(d) 新标本 GMPKU-P-3404; (e)和(f) 新标本 GMPKU-P-3405。ang. angular: 隅骨; ant. antorbital: 眶前骨; bf. basal fulcra: 基部棘鳞; br. branchiostegals: 鳃条骨; chy. ceratohyoid: 角舌骨; cl. cleithrum: 匙骨; den. dentary: 齿骨; dhy. dermohyal: 膜质舌骨; dpt. dermopterotic: 膜质翼耳骨; dsph. dermosphenotic: 膜质蝶耳骨; exsc. extrascapular: 额外肩胛骨; ff. fringing fulcra: 饰缘棘鳞; fr. frontal: 额骨; gu. gular: 喉板骨; io. infraorbital: 眶下骨; l. left side bones: 左侧骨骼; mx. maxilla: 上颌骨; na. nasal: 鼻骨; op. opercle: 鳃盖骨; pa. parietal: 顶骨; pcl. postcleithrum: 后匙骨; pla. anterior pit-line: 前凹线; plm. middle pit-line: 中凹线; plp. posterior pit-line: 后凹线; pmx. premaxilla: 前上颌骨; pop. preopercle: 前鳃盖骨; pro. procurator rays: 前流鳍条; pt. posttemporal: 后颞骨; pte. pteryngoid: 翼骨; r. right side bone: 右侧骨骼; ro. rostral: 吻骨; sb. suborbital: 次眶骨; scl. supracleithrum: 上匙骨; scr. sclerotic ring: 巩膜环; sop. subopercle: 下鳃盖骨; sp. spiracular: 喷水孔小骨

图6 初始巢湖裂齿鱼新标本的头骨照片及其骨骼解剖的图解

Fig. 6 Skull photographs and their anatomical interpretations of new specimens of *Chaohuperleidus primus*

中凹线沟通常穿过顶骨与膜质翼耳骨界线的特点,推断顶骨与其顶骨膜质翼耳骨愈合形成的骨块中,顶骨部分较大,呈方形,膜质翼耳骨部分则为窄的长条形,前腹侧分支超出顶骨部分,与额骨后侧缘相接。额外肩胛骨(extrascapular)为细长的背腹向伸长的三角形骨片。额外肩胛骨的前缘与顶骨和膜质翼耳骨愈合形成的骨骼的后缘接触,后缘覆盖后颞骨前部。横枕管见于新标本 GMPKU-P-3405,沿骨片前缘穿过,见条状脊和向内的开孔(图 6(c)~(d))。后颞骨(posttemporal)呈向后伸长的扇形,其前边缘明显比额外肩胛骨后缘短,因此两侧后颞骨被鳞片隔开而未直接接触。

眼眶骨、次眶骨及喷水孔小骨 在新标本中可观察到眼眶骨的一块眶前骨、两块眶上骨、3块眶下骨、一块膜质蝶耳骨以及部分巩膜环(图 6(a)~(f))。巩膜环(sclerotic ring)在眼眶内分布,但保存不完整,无法观察到准确的数目。眶前骨表面纹饰与吻部骨骼相似,饰有大而浓密的珐琅质瘤突,其他眼眶骨表面的瘤突则相对较小。眶前骨(antorbital)为近四边形的骨块(图 6(a)~(d)),位于眼眶的前腹侧,背方与鼻骨接触,腹方与前上颌骨接触。眶上骨(supraorbital)有两块,呈近等长的前后伸长的四边形,前后相接,覆于额骨腹侧的眶缘凹入部位(图 6(a)~(d))。前侧的眶上骨(或第一块眶上骨)向前变窄,与鼻骨接触;后侧的眶上骨(或第二块眶上骨)与膜质蝶耳骨接触。眶上骨表面饰有小的珐琅质瘤突。膜质蝶耳骨(dermosphenotic)呈倒置的水滴状(图 6(a)~(d)),位于眼眶的后背侧,分别与次眶骨、第二块眶上骨、顶骨与膜质翼耳骨愈合骨块的前腹侧分支以及位于眼眶后部的下眶骨接触。观察到3块眶下骨(infraorbital),分别位于眼眶的后部和后腹侧(图 6(a)~(f))。其中,位于眼眶后侧的眶下骨呈近竖直的棒状(图 6(a)~(d)),背方较宽,向上与膜质蝶耳骨接触;腹方变尖,向下与位于眼眶后腹侧的眶下骨接触,向后与次眶骨接触。位于眼眶后腹侧的眶下骨个体较大,形状为向前弯曲的细长的月牙形骨块,其后腹侧与前鳃盖骨接触;位于眼眶腹侧的眶下骨呈细长的条状骨块,其腹侧与上颌骨背侧相接。眶下感觉管沿眶缘通过各眶下骨,在背方靠前侧见有感觉管凹口。次眶骨(suborbital)在所有标本中至多有3块,均为长大于高的长方形骨块,处于眶下骨、颅顶骨骼及前鳃盖骨之间,表面饰有珐琅质瘤状突,不具有感觉管。喷水孔小骨(spiracular)

在新标本 GMPKU-P-3403 中较明显,位于前鳃盖骨的前背侧,膜质翼耳骨的腹侧,次眶骨的后侧(图 6(a)~(b))。该骨块是一个腹侧较弯曲且短、背侧较平直且长的近似梯形。

颌弓骨骼 颌弓骨骼在新标本中保存较好,包括前上颌骨、上颌骨和齿骨。前上颌骨(premaxilla)小,呈细长条状,至多附着5颗锥状牙齿(图 6(c)~(d))。上颌骨(maxilla)系典型的原始古鳕型,前部细长,眶后部分很宽阔,与前鳃盖骨前腹缘的凹入部位紧密接触。上颌骨的背缘具明显的眶缘凹入,其腹缘平直,附着至少14颗锥形牙齿。齿骨细长,由前向后增高,未见明显的冠状突。齿骨口缘平直,附着约16颗较上颌齿细长的锥状牙齿,但是隅骨和上隅骨等无法识别。

鳃盖系统 鳃盖系统可见鳃盖骨、下鳃盖骨和前鳃盖骨(图 6(a)~(f))。鳃盖骨(operculum)近似肾形,自下而上逐渐加宽,其高度略小于下鳃盖骨。下鳃盖骨(suboperculum)为一近似方形的骨骼,是头部骨块中最大的,其后边缘和下边缘外凸,前缘略内凹,上边缘明显内凹,前背侧具粗壮的圆形突起。前鳃盖骨(preoperculum)为楔形骨块,背方宽阔,向腹方变窄。前鳃盖骨前缘具细长的眶下突,前腹侧明显内凹,紧密包裹上颌骨后部。感觉管沿前鳃盖骨后缘穿过。

膜质舌骨、咽板骨、鳃条骨和翼骨 膜质舌骨、咽板骨、鳃条骨和翼骨均保存较好(图 6),其中咽板骨仅在新标本 GMPKU-P-3403 和 GMPKU-P-3404 中可以观察到(图 6(a)~(b)和(e)~(f))。膜质舌骨(dermohyal)呈三角形,位于前鳃盖骨、鳃盖骨和膜质翼耳骨之间。观察到鳃条骨(branchiostegal rays)多达10根,为长条形骨片(图 6(a)~(b)和(e)~(f))。咽板骨(gular)常被鳃条骨覆盖,见于新标本 GMPKU-P-3403 和 GMPKU-P-3404(图 6(a)~(b)和(e)~(f))。呈长卵形,前部变窄。翼骨(ptyergoid)见于3块新标本中,常被位于腹侧的细长的眶下骨覆盖,骨骼表面光滑,背边缘较平直,腹侧呈半圆状(图 6)。

舌弓骨骼 仅见一对角舌骨,呈细长条状,常被鳃条骨和咽板骨覆盖。

肩带骨骼 肩带骨骼保存较差,在新标本中观察到上匙骨、后匙骨、匙骨和锁骨,多不完整。上匙骨(supracleithrum)位于后颞骨的后腹侧,为一长条形骨片,两端窄,中间略宽,向下几乎延伸到鳃盖骨与下鳃盖骨接触的位置(图 6(c)~(d))。后匙骨

(postcleithrum)有两块,上后匙骨与上匙骨形状相近,下后匙骨为近梯形的骨片。匙骨(cleithrum)为近 L 形的骨骼,背侧分支表面饰有硬鳞质嵴,附着数排细小的齿,腹侧分支保存不完整(图 6(c)~(d))。

偶鳍与奇鳍 胸鳍(pectoral fins)位于后匙骨后腹侧,约有 10 根鳍条,基部不分节。除最外侧 1~2 根鳍条外,其余鳍条在其远端约 1/3 处开始分叉;最外侧鳍条附着一列完整的饰缘棘鳞(fringing fulcra)。胸鳍前缘未见基部棘鳞(basal fulcra)。

腹鳍(pelvic fins)距胸鳍较远,更靠近臀鳍,其起点与第 17~18 枚侧线鳞相对,起点位于全长的约 1/2 处。腹鳍小,由约 7 根鳍条组成,最外侧鳍条仅远端分节,但不分叉,其余鳍条远端分节且分叉。最外侧鳍条前面附着 2~3 枚基部棘鳞和一系列饰缘棘鳞。

背鳍(dorsal fin)位于身体后部,处于腹鳍与臀鳍之间,起点与第 35 枚侧线鳞相对,起点位于全长的 5/9 处,位置靠后。背鳍小,呈近三角形,由 15 条远端分节的鳍条组成。最外侧鳍条附着 3 枚基部棘鳞及一系列饰缘棘鳞。

臀鳍(anal fin)位于身体后侧,与第 30 枚侧线鳞相对。臀鳍较小,呈近三角形,由 8~10 条远端分节的鳍条组成。最外侧鳍条前缘附着两枚基部棘鳞,饰有一系列饰缘棘鳞。

尾鳍(caudal fin)保存完整,根据尾上叶的鳞列缩短现象、上下叶外部几乎对称以及具有轴上鳍条(epaxial rays)等特征,可以判断该尾鳍为半歪型尾(hemiheterocercal),中等分叉。尾鳍约有 35~39 根鳍条,9 个前流鳍条,26~30 个主要鳍条,其中 10~11 根位于尾轴之上,系轴上鳍条(图 7)。所有鳍条均来自基部密集地分节,除上、下叶边缘鳍条外,其余鳍条远端分叉。尾上叶有 4 枚基部棘鳞,尾下叶有 3 枚基部棘鳞,尾上、下叶的外侧各有一列小的饰缘棘鳞。

鳞列(Squamation) 身体完全被珥琅质鳞片覆盖,鳞片中等大小,表面光滑,后缘呈锯齿状(图 8)。躯干最靠前部紧接肩带的体侧鳞最高,其高度约为宽度的 3 倍(图 8(a))。由此向身体背、腹缘及尾柄,鳞片高度逐步减小。在躯干中部鳞片高度与宽度相等(图 8(b)),尾柄区域鳞片变小,呈菱形(图 8(c))。再到腹缘的鳞片,其高度约为宽度的 1/2(图 8(d))。鳞片后缘有锯齿,数目因位置不同而不同,在最靠前的体侧鳞有近 20 个(图 8(a)),到躯干中部有 8~10 个(图 8(b)),到腹缘有 2~4 个(图 8(d)),最后到尾柄部分则完全缺失(图 8(c))。体侧鳞约有 63 列,背鳍与臀鳍起点至侧线鳞的横列鳞分别有 11~12 和 10 行,侧线鳞有一行。侧线鳞部分鳞片上发育侧线孔,可以观察到部分散落的鳞片发育前背

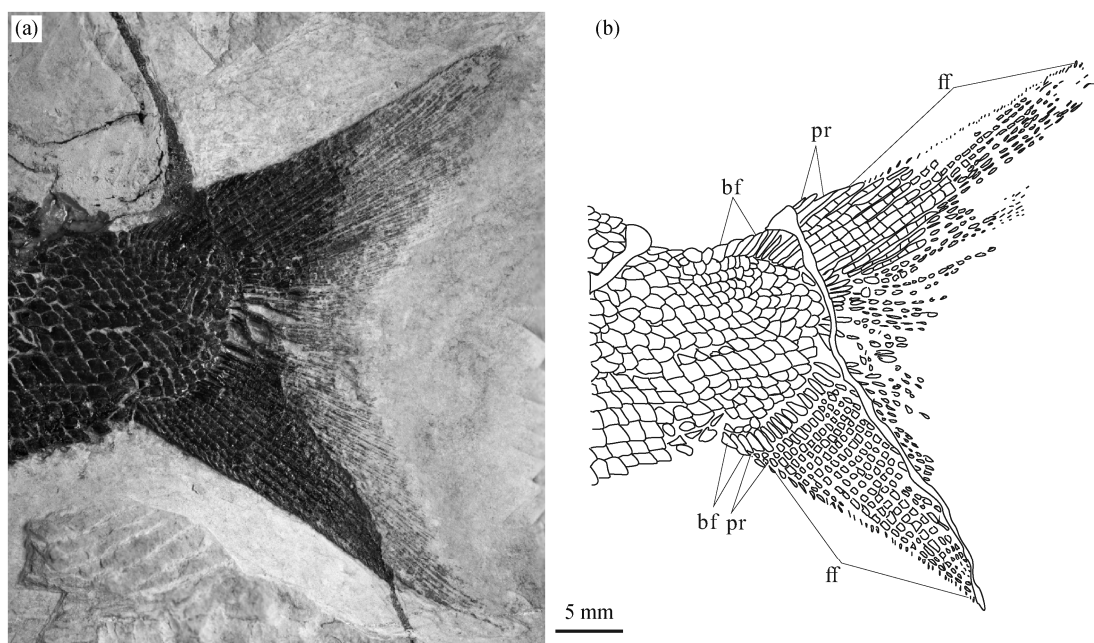


图 7 初始巢湖裂齿鱼(新标本 GMPKU-P-3404)尾鳍照片(a)和素描图(b)

Fig. 7 Complete photograph (a) and drawing (b) of the caudal fin of *Chaohuperleidus primus* (specimen GMPKU-P-3404)

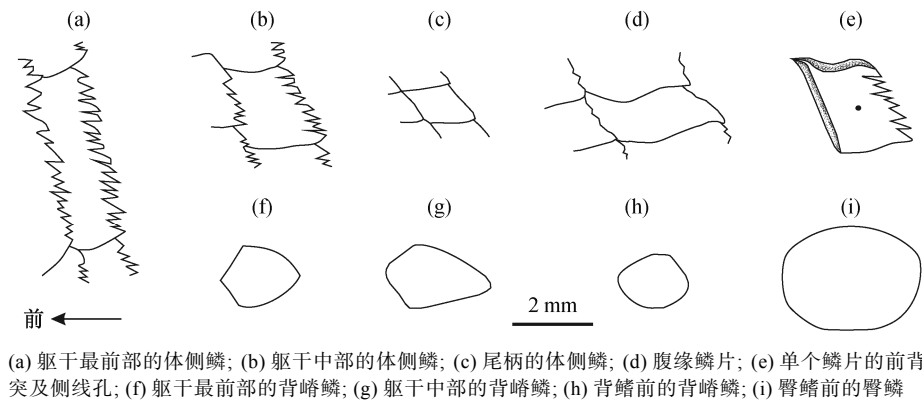


图 8 初始巢湖裂齿鱼鳞片素描图

Fig. 8 Drawing of the scales of *Chaohuperleidus primus*

突(图 8(e))。除体侧鳞外,其躯干的背缘枕区与背鳍之间发育整体上呈棘状的背脊鳞(dorsal ridge scales),自前而后呈现尖端先变成长而尖,再变成短而圆的过程(图 8(f)~(i)),最后到背鳍前呈椭圆状(图 8(h))。此外,臀鳍前还有一个长约 5 mm 呈椭圆状的臀鳞(图 8(i))。

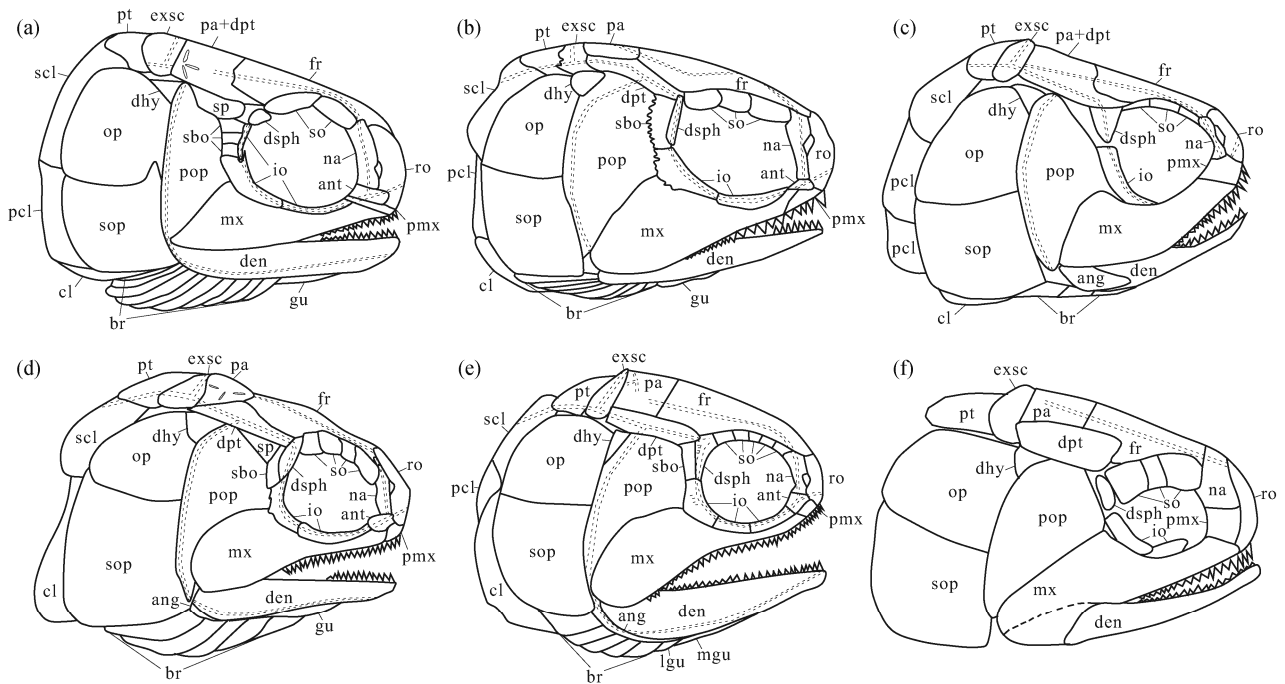
3 讨论

本文通过对初始巢湖裂齿鱼模式材料和 3 件新材料的详细描述,增补了之前因模式材料保存残破未能识别的骨骼解剖学信息,特别是头部的一些骨骼特征。新识别的一些重要头部特征如下: 1) 顶骨与膜质翼耳骨愈合,眶上感觉管从骨骼侧缘 1/3 处进入,且向后延伸至骨骼近 1/2 处; 2) 顶骨部分存在前、中、后 3 条凹线沟,位于顶骨与膜质翼耳骨愈合骨块的后腹侧; 3) 围眶骨包括眶前骨、鼻骨、两块眶上骨、3 块眶下骨和膜质蝶耳骨; 4) 至少存在 3 块近似于长方形的次眶骨; 5) 存在喷水孔小骨; 6) 两侧后颞骨不接触,被鳞片隔开; 7) 鳃条骨至少有 10 根。

本文依据新材料补充的骨骼信息以及确证的模式材料已揭示的骨骼信息,复原了初始巢湖裂齿鱼头骨骨骼信息(图 9(a)),修正后的巢湖裂齿鱼属支持以往论证过的分类学结论。综合以上特征,我们认为“顶骨与膜质翼耳骨愈合形成的骨块具有发育的前、中、后凹线,鳃盖骨与下鳃盖骨高度近等,下鳃盖骨具大的圆形前背突”是可能的近裔性状。此外,完整的初始巢湖裂齿鱼新材料提供了该类群准确的头后解剖信息,包括体形、背鳍和臀鳍的位置关系、鳞片发育情况等(见图 5 和表 1)。

经本文修正后的巢湖裂齿鱼属支持 Sun 等^[9]关于该属的分类学讨论,认同归入裂齿鱼目的巢湖裂齿鱼属与该目的模式属裂齿鱼属在形态学方面最为相似(图 9(a)和(b))。巢湖裂齿鱼属与裂齿鱼属同属中等大小、长纺锤形的裂齿鱼,具相似的头骨骨骼模式、牙齿和鳞片。Sun 等^[9]指出巢湖裂齿鱼属与裂齿鱼属的重要差异在于“巢湖裂齿鱼属下鳃盖骨具有大且呈圆形的前背突,背鳍位置更靠近身体后部(约 70%),臀鳍起始位置较背鳍靠前约 5 列鳞片,具有更多的轴上鳍条(10~11 列)”。此外,新材料显示巢湖裂齿鱼属在“具有喷水孔小骨、3 块眶下骨、多块的次眶骨、倒置水滴状的膜质蝶耳骨、顶骨与膜质翼耳骨愈合且存在 3 条凹线”等方面不同于裂齿鱼属^[16,33]。

依据尾鳍具有轴上鳍条这一形态特征,巢湖裂齿鱼属可区别于以往被错误地归入裂齿鱼属的类群。学者们通过分类学再研究,已将这类群经从裂齿鱼类重新归入三叠纪早期鱼类动物群(TEFF)^[9]和新鳍鱼基干类群^[6]。这些类群包括分布于华南下扬子地区安徽、湖北和江苏等地的 *Perleidus* 属、*Zhangina* 属和 *Plesioperleidus* 属等(经金帆等^[35]和 Tong 等^[36]厘定,将华南下扬子地区的 *Perleidus* 属、*Zhangina* 属和 *Plesioperleidus* 属全部归入 *Plesioperleidus* 属)以及安哥拉、格陵兰、加拿大、斯匹茨卑尔根和马达加斯加等地的 *Perleidus* 属(经 Marramà 等^[34]厘定移入新建立的 *Teffichthys* 属)、浙江长兴的 *Paraperleidus* 属^[55]和甘肃北山的 *Plesiofuro* 属^[6]。巢湖裂齿鱼属与以上类群均出现“前鳃盖骨近直立、鳍条基部不分节、尾上叶体叶(body lobe)缩短”等比传统软骨硬鳞鱼更接近新鳍鱼冠群的性



(a) *Chaohuperleides primus*, 修改自 Sun 等^[9]; (b) *Perleides altolepis*, 修改自 Lombardo^[33]; (c) *Plesioperleides jiangsuensis*, 修改自金帆等^[35]; (d) *Teffichthys madagascariensis*, 修改自 Marramà 等^[34]; (e) *Plesiofuro mingshuica*, 修改自 Xu 等^[6]; (f) *Paraperleides changxingensis*, 修改自赵丽君等^[55]

图 9 巢湖裂齿鱼属及形态相近类群头骨复原图

Fig. 9 Skull restoration of *Chaohuperleides primus* and morphologically similar taxa

征^[6,9,34,56]。这些类群在头骨骨骼的基本模式方面很相似(图 9), 呈现类似具有轴上鳍条的裂齿鱼目各属之间头骨模式体现的保守性^[8], 但也呈现一系列差异。其中, *Plesioperleides* 属(图 9(c))顶骨与膜质翼耳骨不融合, 眶上感觉管纵贯顶骨全长, 顶骨表面未见前、中、后凹线, 无次眶骨和喷水孔小骨, 3 块眶上骨, 无眶前骨, 3~4 根鳃条骨, 鳃盖骨与下鳃盖骨近等高^[35-36]; *Teffichthys* 属(图 9(d))顶骨与膜质翼耳骨不融合, 眶上感觉管仅延伸到额骨后缘, 具一块次眶骨和喷水孔小骨, 4 块眶上骨, 2 块眶下骨, 5~8 根鳃条骨, 鳃盖骨比下鳃盖骨小^[34]; *Plesiofuro* 属(图 9(e))顶骨与膜质翼耳骨不融合, 眶上感觉管只延伸到顶骨 1/2 处, 1 块次眶骨, 5 块眶上骨, 3 块眶下骨, 无喷水孔小骨, 5 根鳃条骨, 上颌骨的口缘不平直, 呈 S 形^[6]; *Paraperleides* 属(图 9(f))左右鼻骨在中线相接, 无眶前骨, 3 块眶上骨和两块眶下骨。

本文对巢湖裂齿鱼属与相近类群的骨骼学特征进行对比, 研究结果可以为新鳍鱼类干群更综合的谱系分析提供新的解剖学依据, 对进一步探究巢湖裂齿鱼属及相近类群在新鳍鱼类基干类群中的系统演化位置具有重要意义。但是, 同样由于原始标本

残破, 导致这些相近类群的解剖学信息仍不完整。因此, 对以上类群的综合谱系研究, 需在补充新标本信息的基础上, 进一步加以讨论。

参考文献

- [1] Brough J. On the evolution of bony fishes during the Triassic period. *Biological Reviews*, 1936, 11: 385-405
- [2] 金帆. 中国三叠纪鱼类综述(英文). *古脊椎动物学报*, 2006, 44(1): 28-42
- [3] Brough J. The Triassic fishes of Besano, Lombardy. London: British Museum (Nat. His), 1939
- [4] Schaeffer B. Evolution in the subholostean fishes. *Evolution*, 1956, 10(2): 201-212
- [5] Schaeffer B. Interrelationships of Chondrosteans // Greenwood P H, Miles R S, Patterson C. *Interrelationships of fishes*. London: Academic Press, 1973: 207-226
- [6] Xu G H, Gao K Q, Coates M I. Taxonomic revision of *Plesiofuro mingshuica* from the lower triassic of northern gansu, china, and the relationships of early neopterygian clades. *Journal of Vertebrate Paleontology*

- logy, 2015, 35(6): e1001515
- [7] Xu G H. A new stem-neopterygian fish from the Middle Triassic (Anisian) of Yunnan, China, with a reassessment of the relationships of early neopterygian clades. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2021, 191(2): 375–394
- [8] Sun Z Y, Lombardo C, Tintori A, et al. *Fuyuan-perleidus dengi* Geng et al., 2012 (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Middle Triassic of Yunnan Province, South China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2012, 118(3): 359–373
- [9] Sun Z Y, Tintori A, Jiang D Y, et al. A new Perleidid from the Spathian (Olenekian, Early Triassic) of Chaohu, Anhui Province. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2013, 119(3): 275–285
- [10] Romano C, Koot M B, Kogan I, et al. Permian-Triassic osteichthyes (bony fishes): diversity dynamics and body size evolution. *Biological Reviews*, 2016, 91(1): 106–147
- [11] Tintori A, Hitij T, Jiang D Y, et al. Triassic actinopterygian fishes: the recovery after the end-Permian crisis. *Integrative Zoology*, 2015, 9(4): 394–411
- [12] Sun Z Y, Tintori A, Lombardo C, et al. A new species of the genus *Colobodius* Agassiz, 1844 (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Pelsonian (Anisian, Middle Triassic) of Guizhou, South China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2008, 114(3): 363–376
- [13] Sun Z Y, Tintori A, Jiang D Y, et al. A new perleidiform (Actinopterygii, Osteichthyes) from the Middle Anisian (Middle Triassic) of Yunnan, South China. *Acta Geologica Sinica*, 2009, 83(3): 460–470
- [14] Sun Z Y, Lombardo C, Tintori A, et al. A new species of *Altisolepis* (Peltopleuriformes, Actinopterygii) from the middle Triassic of Southern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2015, 35(2): 1–6
- [15] Lin H Q, Sun Z Y, Tintori A, et al. A new species of *Habroichthys* Brough, 1939 (Actinopterygii; Peltopleuriformes) from the Pelsonian (Anisian, Middle Triassic) of Yunnan Province, South China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 2011, 262(1): 79–89
- [16] Lombardo C, Sun Z Y, Tintori A, et al. A new species of the genus *Perleidus* (Actinopterygii: Perleidiformes) from the Middle Triassic of southern China. *Bollettino della società Paleontologica Italiana*, 2011, 50(2): 75–83
- [17] Geng B H, Jin F, Wu F X, et al. New perleidid fishes from the Middle Triassic strata of Yunnan Province. *Geological Bulletin of China*, 2012, 31(6): 915–927
- [18] Xu G H, Zhao L J, Gao K Q, et al. A new stem-neopterygian fish from the Middle Triassic of China shows the earliest over-water gliding strategy of the vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2013, 280: 867–907
- [19] Xu G H, Ma X Y. A Middle Triassic stem-neopterygian fish from China sheds new light on the peltopleuriform phylogeny and internal fertilization. *Science Bulletin*, 2016, 61(22): 1766–1774
- [20] 徐光辉, 马昕莹, 赵丽君, 云南、贵州中三叠世一种大型的肋鳞鱼(辐鳍鱼亚纲: 肋鳞鱼目)(英文). *古脊椎动物学报*, 2018, 56(2): 106–120
- [21] Alessandri G D. Studi sui pesci triasici della Lombardia. *Memoire della Sxcietà Italiana di Scienze Naturali e del Musco Civico di Storia Naturale*, 1910, 7(1): 1–145
- [22] Stensiö E. Triassic fishes from Spitzbergen, Part 1. Vienna: Adolf Holzhausen, 1921
- [23] Stensiö E. Triassic fishes from East Greenland. København: Medd. Gronl, 1932, 83(3): 1–298
- [24] Piveteau J. Contribution à l'étude des Actinopterygiens, Paléontologie de Madagascar XX1. Les Poissons du Trias inférieur. *Ann Paléont*, 1934, 23: 81–180
- [25] Lehman J P. Étude complémentaire des poissons de l'Éotrias de Madagascar. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Fjärde Serien*, 1952, 2: 1–201
- [26] 周晓和, 刘宪亭. 陕西横山麒麟沟鱼化石. *古生物学报*, 1957, 5(2): 295–305
- [27] 苏德造. 记裂齿鱼属(*Perleidus*)一新种. *古脊椎动物与人类学报*, 1981, 19(2): 107–113
- [28] 苏德造, 黎作聪. 记湖北大冶群一新的裂齿鱼类. *古脊椎与古人类学报*, 1983, 21(1): 10–16
- [29] 钱迈平, 朱士鹏, 赵凤鸣, 等. 江苏句容早三叠世鱼类化石之发现及其意义. *江苏地质*, 1997, 21(2): 65–71
- [30] 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
- [31] Gardiner B G, Schaeffer B, Masserie J A. A review of the lower actinopterygian phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2005, 144(4): 511–525
- [32] López-Arbarello A. Phylogenetic interrelationships of

- ginglymodian fishes (Actinopterygii: Neopterygii). PLoS One, 2012, 7(7): e39370
- [33] Lombardo C. Actinopterygians from the Middle Triassic of Northern Italy and Canton Ticino (Switzerland): anatomical description and nomenclatural problems. Riv It Paleontol Strat, 2001, 107(3): 345–369
- [34] Marramà G, Lombardo C, Tintori A, et al. Redescription of ‘*Perleidus*’ (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Early Triassic of northwestern Madagascar. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 2017, 123(2): 219–242
- [35] 金帆, 王念忠, 蔡正全. 华南下扬子区地裂齿鱼类化石——华南二叠系–三叠系界限上下鱼类序列研究之二. 古脊椎动物学报, 2003, 41(3): 169–184
- [36] Tong J N, Zhou X G, 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
- [37] Qiu X C, Xu Y L, Chen Z Q, et al. The Early Triassic Jurong fish fauna, South China: age, anatomy, taphonomy, and global correlation. Global and Planetary Change, 2019, 180: 33–50
- [38] Liu S, Sun Z Y, Ji C, et al. Conodont biostratigraphy and age of the Early Triassic fish-bearing-nodule levels from Nanjing and Jurong, Jiangsu Province, South China. Journal of Earth Science, 2020, 31: 9–22
- [39] Ji C, Zhang C, Jiang D Y, et al. Ammonoid age control of the Early Triassic marine reptiles from Chaohu (South China). Palaeoworld, 2015, 24(3): 277–282
- [40] Fu W L, Jiang D Y, Montañez I P, et al. Eccentricity and obliquity paced carbon cycling in the Early Triassic and implications for post-extinction ecosystem recovery. Scientific Reports, 2016, 6(1): 27793
- [41] Lopez-Arbarello A, Zavattieri A M. Systematic revision of *Pseudobeaconia* Bordas, 1944, and *Mendocinichthys* Whitley, 1953 (Actinopterygii: ‘Perleidiformes’) from the Triassic of Argentina. Palaeontology, 2008, 51(5): 1025–1052
- [42] Motani R, Jiang D Y, Chen G B, et al. A basal Ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. Nature, 2015, 517: 485–488
- [43] 张钰莹, 江大勇, 何治亮, 等. 安徽巢湖下三叠统含巢湖龙动物群地层碳氧同位素特征及意义. 地质科技情报, 2017, 36(1): 77–81
- [44] Jiang D Y, Motani R, Tintori A, et al. The Early Triassic Eosauroptrygian *Majiashanosaurus discoracoidis*, Gen. et sp. nov. (Reptilia, Sauroptrygia), from Chaohu, Anhui Province, People’s Republic of China. Journal of Vertebrate Paleontology, 2014, 34(5): 1044–1052
- [45] Jiang D Y, Motani R, Huang J D, et al. A large aberrant stem ichthyosauriform indicating early rise and demise of ichthyosauromorphs in the wake of the end-Permian extinction. Sci Rep, 2016, 6(1): 26232
- [46] Zhou M, Jiang D Y, Motani R, et al. The cranial osteology revealed by three-dimensionally preserved skulls of the early triassic ichthyosauriform *Chaohusaurus chaoxianensis* (reptilia: ichthyosauromorpha) from Anhui, China. Journal of Vertebrate Paleontology, 2017, 37(4): e1343831
- [47] Schaeffer B, Mangus M. An Early Triassic fish assemblage from British Columbia. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1976, 156(5): 515–564
- [48] Neuman A G. Fossil fishes of the families Perleididae and Parasemionotidae from the Lower Triassic Sulphur Mountain Formation of the Western Canada [D]. Alberta: University of Alberta, 1986
- [49] Neuman A G, Therrien F. Fishes from the Lower Triassic portion of the Sulphur Mountain Formation in Alberta, Canada: geological context and taxonomic composition. Canadian Journal of Earth Sciences, 2015, 52(8): 557–568
- [50] Teixeira C. Etat actuel de nos connaissances sur la paléontologie du Karroo de l’Angola. Broteria, Ciencias Naturais, 1947, 16: 53–60
- [51] Antunes M T, Maisey J G, Marques M M, et al. Triassic fishes from the Cassange Depression (R. P. de Angola). Numero Especial: Ciências de Terra (UNL), 1990
- [52] 杨钟健, 董枝明. 中国三叠纪水生爬行动物. 北京: 科学出版社, 1972: 11–14
- [53] 陈烈祖. 安徽巢县早三叠世鱼龙化石. 中国区域地质, 1985, 第 15 辑: 139–146
- [54] Huang J D, Motani R, Jiang D Y, et al. The new ichthyosauriform *Chaohusaurus brevifemoralis* (Reptilia, Ichthyosauromorpha) from Majiashan, Chaohu, Anhui Province, China. Peer J, 2019, 7(7): e7561
- [55] 赵丽君, 卢立伍. 浙江长兴早三叠世裂齿鱼类一新属. 古生物学报, 2007, 46(2): 238–243