科学通报 2018 年 第 63 卷 第 27 期: 2863 ~ 2875
评 述
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

新生代早期鱼类演化的热点区域: 环北部湾陆上盆地古近纪鱼化石研究成果与展望

陈耿娇[1*], 刘娟[2,4], 张弥曼[3,5]

1. 广西壮族自治区自然博物馆, 南宁 530012;
2. Department of Pathology and Anatomical Sciences, Jacobs School of Medicine and Biomedical Sciences, University at Buffalo, the State University of New York, Buffalo, NY 14203, USA;
3. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
4. 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008;
5. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: cgengjiao@aliyun.com

2018-06-11 收稿, 2018-07-23 修回, 2018-07-24 接受, 2018-08-21 网络版发表
广西自然科学基金(2017GXNSFAA198291)和现代古生物学和地层学国家重点实验室开放基金(173116)资助

摘要 环北部湾新生代的鱼化石在20世纪曾有过少量研究. 自2002年以来, 本文作者等在广西宁明、南宁、百色、广东茂名、三水及海南长昌等环北部湾陆上盆地的古近纪地层中采到了一批鱼化石, 并对其中一些做了初步的研究. 本文旨在对已有的成果和进展做概览, 为进一步深入研究的导向做些探讨. 总的来说, 本区域古近纪鱼群包括软骨鱼类的鲨鱼类(Selachii, Elasmobranchii), 硬骨鱼类的骨舌鱼目(Osteoglossiformes)、鲱超目(Clupeomorpha)、鲤形目(Cypriniformes)、鲇形目(Siluriformes)和鲈超目(Percomorpha)等. 鱼化石数量和种类丰富, 中生代鱼类的典型代表的孑遗类群(埃笠姆鲱目†Ellimmichthyiformes)与新生代新兴、分异的主要类群(鲤形目)并存, 几乎涵盖了新生代非海相鱼类所有主要类群的早期代表. 值得注意的是, 本区域且区域内各盆地的鱼群均以鲤形目为主, 是目前世界上古近纪鲤形目化石科一级类群最集中、最丰富的区域. 三水盆地古新统坳心组的江汉鱼科†Jianghanichthyidae三水江汉鱼†*Jianghanichthys sanshuiensis*、茂名盆地始新统油柑窝组的鲤科Cyprinidae茂名始原鲤†*Eoprocypris maomingensis*、和南宁盆地渐新统邕宁组的鳅科Cobitidae南宁鳅†*Cobitis nanningensis*分别是各科最早期的化石记录, 代表着鲤形目主要分支的分异时间和早期形态. 再者, 含鱼化石地层的年代从古新世晚期延续至渐新世, 除鲤形目和骨舌鱼目外的其他几类鱼可生活于海水和淡水, 这几类鱼化石的研究将为判断当时是否存在过海侵提供鱼化石证据, 为研究鱼类区系与环境协同演化提供理想的条件. 综上, 环北部湾陆上盆地无疑是新生代淡水鱼类区系起源与演化的热点区域(evolutionary hotspot), 深入研究本区域古近纪鱼群将为诠释现代鱼类区系的形成、有关类群的起源演化以及与之相关的古动物地理学和古环境提供重要的化石证据.

关键词 环北部湾, 古近纪鱼化石, 演化, 古环境

北部湾(Beibu Gulf, 亦称东京湾 Gulf of Tonkin)位于中国南海的西北部, 是中国大西南地区出海最近的通道. 环北部湾的我国南部及越南北部的陆上盆地古近纪地层发育, 蕴含有丰富的鲤形目(Cypriniformes)、鲇形目(Siluriformes)等鱼化石, 这些化石可为追溯现代鱼类的渊源提供重要证据, 亦可

引用格式: 陈耿娇, 刘娟, 张弥曼. 新生代早期鱼类演化的热点区域: 环北部湾陆上盆地古近纪鱼化石研究成果与展望. 科学通报, 2018, 63: 2863–2875
Chen G J, Liu J, Chang M M. Evolutionary hotspot of Cenozoic fish: Paleogene ichthyofauna from the onshore basins around Beibu Gulf (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 2863–2875, doi: 10.1360/N972018-00569

为含鱼化石地层属陆相或非海相作出判断. 然而, 以往对这些盆地古近纪鱼类化石的系统采集和研究很少, 仅有刘宪亭[1]研究了产自茂名盆地油柑窝组钻井岩心的一尾鱼化石, 以及王将克等人[2]研究了发现于三水盆地的鱼化石群. 随着人们对全球变化, 尤其是近现代地质事件对人类社会影响的关注, 新生代化石研究也日益受到重视. 新千年以来, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所(以下简称古脊椎所)和广西壮族自治区自然博物馆(以下简称广西自然博物馆)多次在我国环北部湾陆上盆地古近系进行野外考察、发掘, 目前已在广西宁明盆地、百色盆地和南宁盆地, 广东茂名盆地和三水盆地, 以及海南长昌盆地(图1)的古近纪地层中采集到了鲤形目、鲱超目(Clupeomorpha)、鲇形目、骨舌鱼目(Osteoglossiformes)和鲈超目(Percomorpha)等鱼类化石(本文分类主要采用Nelson等人[3]的分类系统), 并对所采到的一些化石做了初步的研究和描述. 与此同时, 国际同行在与广西宁明盆地相邻的越南北部的纳堂盆地和高平盆地开展古生物化石发掘与研究工作, 对古近纪鱼化石做了初步报道[4,5]. 本文旨在对本区域古近纪鱼类研究做一阶段性总结, 为进一步深入研究的导向做些探讨.

1 研究区域及含鱼化石地层概况

环北部湾的粤桂琼地区分布着一系列陆上新生代沉积盆地, 其中一些已采集到古近纪鱼类化石, 如广西的宁明盆地、百色盆地和南宁盆地, 广东的茂名盆地和三水盆地, 以及海南的长昌盆地. 这几个盆地在中国古近系和新近系地层区划上均归属岭南地层区[6,7]. 其中, 宁明盆地是一沿NEE向大断裂分布的断陷盆地, 位于广西西南部宁明县北回归线以南, 与越南境内的纳堂盆地几乎相连. 该盆地沉积有一套河湖相的古近纪地层, 沉积总厚度达1490 m, 前人曾在其中的渐新统宁明组(相当于邕宁群第二段中上部)采到鱼化石, 并将它归入鲤科(Cyprinidae)鲃属(*Barbus*), 但没有描述和图版[8,9]. 2002年始, 广西自然博物馆与古脊椎所等单位多次在该盆地野外工作, 系统采集宁明组的化石, 目前采集到的标本有丰富的鱼类和植物大化石, 以及少量的昆虫化石[10~21]. 鱼化石群以鲤形目鲤科为主, 其次是鲱超目的埃笠姆鲱目(†Ellimmichthyiformes)(化石类群在名称前加"†"作标记, 下同), 有少量的鲇形目及鲈超目的鳜

图 1 环北部湾古近纪鱼化石主要地点(红三角). 1, 三水盆地; 2, 茂名盆地; 3, 长昌盆地; 4, 南宁盆地; 5, 百色盆地; 6, 宁明盆地; 7, 越南纳塘盆地; 8, 高平盆地. 底图下载自国家测绘地理信息局网站, http://bzdt.nasg.gov.cn/

Figure 1 Main localities of Palaeogene fishes from the onshore basins around Bohai Gulf (red triangle) (Based on the map downloaded from http://bzdt.nasg.gov.cn). 1, Sanshui Basin; 2, Maoming Basin; 3, Changchang Basin; 4, Nanning Basin; 5, Baise Basin; 6, Ningming Basin, China; 7, Na Duong Basin and 8, Cao Bang Basin, Vietnam

虎鱼目(Gobiiformes)鱼类.

南宁盆地是一个NE向延伸的断陷盆地. 盆地中第三纪沉积总厚度1800~2400 m, 其中始新统邕江组和渐新统邕宁组含有煤层, 产孢粉、介形类、腹足类、双壳类[9]、鱼和植物大化石[22]. 邕宁组还产哺乳动物化石[23]. 在我们之前, 几乎没有人研究过南宁古近纪的鱼化石. 近年来, 广西自然博物馆在该盆地邕宁组采集到了一批鱼骨片和鲤科咽齿化石, 以及龟鳖类骨片及鳄类牙齿. 鱼群以鲤形目为主, 有鲤科和鳅科(Cobitidae), 其次是鲇形目, 鲱超目较少[24]. 孢粉分析认为含鱼化石层的时代是渐新世早-中期, 略晚于宁明盆地宁明组含鱼化石层(渐新世早期)[25].

百色盆地呈NW—SE向长条状, 古近系总厚度约1500 m[9], 富含哺乳动物化石, 始新世洞均组还有鲤科“青鱼”(*Mylopharyngodon* sp.)咽齿[26](青鱼咽齿臼齿型, 齿面光滑, 与鲤属(*Cyprinus*)咽齿主行第一枚相似, 仅凭单颗齿不易确定). 丁素因等人[26]将洞均组划归晚始新世, 但童永生等人[27]及李茜等人[28]认为洞均组之上的那读组至少有一部分为中始新世. 根据线索, 2017年广西自然博物馆做了两天的野外工作, 采集到一些零散的鱼骨片化石.

茂名盆地为一NW向的不对称向斜盆地, 古近纪地层发育, 其中油柑窝组的油页岩层中富含化石, 有植物、螺、蚌、鱼[1]、爬行动物[29,30]和哺乳动物化石[31]. 油柑窝组的时代, 基于陆龟科化石[29,30]及哺乳动物化石[31]的研究均认为是晚始新世. 该盆地的鱼化石, 除了刘宪亭[1]研究的一尾产自油柑窝组钻井岩芯中的鲤科鱼化石外, 还有茂名石油公司于二十世纪六七十年代发现的软骨鱼纲鲨鱼类(Selachii)的牙齿化石. 近年来, 古脊椎所在该盆地油柑窝组新采集到一批包括鲤科[32]和鲇形目在内的鱼化石.

三水盆地为一NNE向展布的断陷盆地, 古近纪地层发育良好, 化石丰富, 有介形虫、螺、鱼、鸟、哺乳动物等[33~36]. 鱼化石主要产出于古新统坳心组-下始新统华涌组, 以坳心组尤为丰富[2,34]. 王将克等人[2]认为坳心组的鱼化石以鲤科为主, 还有鲇形目鲿科(Bagridae)和鲈形目(Perciformes)鮨科(Serranidae), 其上覆地层西坳组(宝月组)和华涌组也产鲤科化石. 但是, 王将克等人[2]所描述的鲤科化石, 从描述和图版看并无可靠的鲤科鱼类特征[37,38]. 近年, 古脊椎所在该盆地新采集了一批标本, 对其中所谓的纹唇鱼(骨唇鱼)属(“*Osteochilus*”)化石的研究显示, 它们很可能为鲤形目唯一化石科——江汉鱼科(†Jianghanichthyidae)鱼类[39]. 在上述新采集标本中还发现了骨舌鱼类化石, 这是该类化石在本区的首次发现.

长昌盆地位于海南岛北部的琼山县境内, 古近纪地层发育, 可分为古新统昌头组和始新统长昌组及瓦窑组. 长昌组上段为含煤段, 产丰富的孢粉和植物大化石[40], 以及腹足类、双壳类和鱼类化石[41]. 根据孢粉组合特征, 雷亦振等人[42]认为长昌组上段的时代为早始新世晚期—晚始新世早期; Spicer等人[43]根据植物化石组合认为长昌组的地质时代是中始新世. 古脊椎所近年在长昌组采到了一些鲤科化石. 化石有待研究.

2 鱼化石研究进展及其研究意义

根据前人研究[1,2]及笔者等近10多年来采集到的标本(表1), 本区域古近纪鱼类以鲤形目最为丰富, 在各盆地都有分布, 且占多数, 这与本区现代鱼类区系以鲤形目占绝大多数的情形相一致. 但其中时代较早的三水盆地的鲤形目化石均属已灭绝的江汉鱼科, 不同于其他盆地的鱼化石群及现代淡水鱼群均以鲤科为主的特点. 鲱超目在宁明盆地较为常见, 在南宁盆地有少量发现. 除了长昌盆地和百色盆地, 鲇形目在几个盆地都有发现. 鲈超目见于三水盆地和宁明盆地, 但三水的是特化等级较低的鲈形目鱼类, 宁明的则属于较特化的鳜虎鱼目. 在茂名盆地还有鲨鱼牙齿化石. 在三水盆地新发现了骨舌鱼类化石.

表 1 环北部湾陆上盆地古近纪主要鱼类及其分布[a)]

Table 1 Palaeogene fishes and their distribution in basins around Beibu Gulf

	宁明	南宁	百色	三水	茂名	长昌
鲨鱼类	–	–	–	–	+	–
骨舌鱼目	–	–	–	+	–	–
鲱超目	+	+	–	–	–	–
埃笠姆鲱目	+	?	–	–	–	–
鲤形目	+	+	+	+	+	+
江汉鱼科	–	–	–	+	–	–
鲤科	+	+	+	–	+	+
鳅科	–	+	–	–	–	–
鲇形目	+	+	–	+	+	–
鲈超目	+	–	–	+	–	–
鲈形目	–	–	–	+	–	–
鳜虎鱼目	+	–	–	–	–	–

a) “+”, 有; “–”, 尚未发现

本区域古近纪鱼类以淡水鱼类为主, 说明当时水域无疑为淡水环境, 但茂名盆地可能为海水生活的鲨鱼化石及鲇化石、宁明盆地可能栖居于海水或咸水的鲱超目及鳜虎鱼目化石, 提示该区域古近纪时有可能受过海水的影响. 最近10多年, 我们对上述一些鱼化石做了描述和初步研究, 取得了一些初步的结论, 具体如下.

2.1 鲤形目化石

2.1.1 江汉鱼科化石

王将克等人[2]描述了一批三水盆地古新统坳心组—始新统华涌组的鱼化石, 认为该鱼群包括鲤形目鲤科的4个亚科. Chang等人[37,38]指出, 三水的“鲤科”化石无论从描述还是图版上看, 均不具有明显的鲤科特征. 其中, 王将克等人[2]将采自塱西和红岗采石场的一些标本归入鲤科骨唇鱼(纹唇鱼)属, 订立新种三水纹唇鱼†*Osteochilus sanshuiensis*, 并主要依据背鳍条较长将同样采自塱西的标本订为新种长鳍纹唇鱼†*Osteochilus longipinnatus*, 主要依据体型较高将采自红岗的标本订立新种宽体纹唇鱼†*Osteochilus laticorpus*. 古脊椎所近年来在三水盆地野外发掘, 于红岗采石场采到形态上与上述纹唇鱼相当接近的标本(图2). 根据新采集到的材料与已发表的描述、图版对比, 本文第二作者新近研究认为, 上述3种“纹唇鱼”具有明显的江汉鱼特征, 如神经棘与体高比例显著小于同时期的鲤形目鱼类、尾柄高略大于尾柄长等, 均应归入江汉鱼科. 再者, 江汉鱼科鱼类具显著幼鱼体窄、成鱼体高的自体发育特征[39], 不宜将体高差异作为宽体纹唇鱼(体长79 mm, 王将克等人[2]: P.10)与三水纹唇鱼(体长68 mm, 王将克等人[2]: P.10)种间差异的鉴别特征; 长鳍纹唇鱼背鳍中后部鳍条保存不完整导致前端鳍条显得比较突出, “长背鳍”不宜作为与三水纹唇鱼区分特征[39]. 此外, 长鳍纹唇鱼具显著江汉鱼幼鱼特征: 体形纤细、骨骼不够粗壮、尾柄较窄等; 原作者对该种的测量值也证实这一推测(测量体长39 mm, 王将克等人[2]: P.10). 综合以上, 建议将上述纹唇鱼3种合并修订为三水江汉鱼†*Jianghanichthys sanshuiensis*一种, 种征在新材料的基础上补充、修订, 并进一步与湖北江汉鱼†*Jianghanichthys hubeiensis*及相邻层位的江汉鱼材料详细比较.

图 2 三水江汉鱼
Figure 2 †*Jianghanichthys sanshuiensis*

2.1.2 鲤科化石

鲤科是淡水鱼类中最大的科, 有约367属3006种[3]. 多数学者赞成鲤科分为雅罗鱼系和鲃系[44,45], 但亚科的划分迄今尚未取得较为一致的意见[3,44~48]. 本文所用亚科主要依据中国学者, 如伍献文[49,50]的划分.

本区的鲤科化石有鲤亚科(Cyprininae)、东亚特有类群(鲌亚科Cultrinae和鲴亚科Xenocyprinae及其相关鱼类)、鲃亚科(Barbinae)等多种. 鲤亚科现今分布于亚洲和欧洲, 以亚洲的种类较为丰富, 仅有鲤鱼*Cyprinus carpio*断续分布于东亚和欧洲, 以及黑鲫*Carassius carassius*分布于欧洲[46,48]. 古近纪的鲤亚科化石目前仅见于本区域, 其中最早的是产自广东茂名盆地上始新统的茂名始原鲤(†*Eoprocypris maomingensis*)[32]. 1957年, 刘宪亭[1]研究了一尾产自茂名盆地油柑窝组钻井岩芯中的鲤科化石, 将它归入鲤亚科鲤属(*Cyprinus*), 定名为“茂名鲤(†*Cyprinus maomingensis*)”, 并据此认为含鱼化石层的时代为中新世. 实际上, 该标本保存欠佳, 除了末根不分枝背、臀鳍条均为具锯齿的硬棘这一鲤亚科特有的性状外, 并无其他可归入鲤属的可靠特征[38]. 近年, 古脊椎所等在同一化石点采到了至少3个属种的鲤科化石. 根据原有标本, 结合新采集到的标本, 我们对其中的“茂名鲤”做了重新研究. 结果显示, 其咽齿呈匙形(图3(a)); 明显不同于鲤属的臼齿型咽齿, 而与原鲤属(*Procypris*)的较为相似, 但它的背鳍分支鳍条数目和脊椎骨数目明显少于原鲤属的, 因此我们将“茂名鲤”修订为茂名始原鲤[32]. 产自印尼苏门达腊中部始新世的始鲤属†*Eocyprinus*, 曾被认为属于鲤亚科[52], 但其臀鳍末根不分支鳍条后缘不带锯齿、分支鳍条有7根, 显然不可能属于末根不分支臀鳍条后缘带锯齿、不分支臀鳍条一般仅有5根的鲤亚科[13]. Danil'chenko[53]曾指出古近纪有鲤属化石, 但没有给出化石的描述及图版.

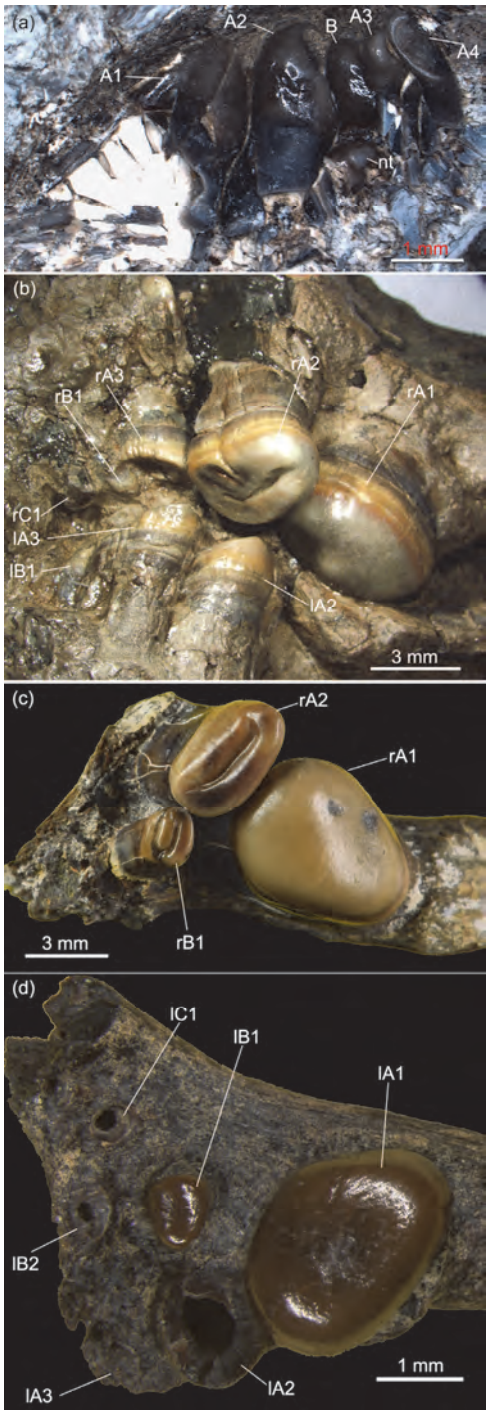

图 3 古近纪鲤亚科咽齿比较. (a) 茂名始原鲤; (b) 粗棘花山鲤; (c), (d) 伍氏南宁鲤. A, B, C, 分别表示最内侧行(主行)齿、外侧行齿和最外侧行齿. 编号 1, 2, 3, 4, 分别表示第 1~4 枚咽齿. L, r, 分别表示左、右侧. 依据文献[13,32,51]

Figure 3 Morphology of cyprinin pharyngeal teeth during Palaeogene. (a) †*Eoprocypris maomingensis*, (Chen et al), 2015; (b) †*Huashancyprinus robustispina*; (c), (d) †*Nanningocyprinus wui*. Abbreviations: A, B, and C standing for main row, outer row, and outmoster row of pharyngeal teeth, respectively. Tooth position is numbered from anterior to posterior in each row[13,32,51]

鲤亚科鱼类在渐新世有了明显分化, 如在宁明盆地出现了粗棘花山鲤†*Huashancyprinus robustispina*[13], 在南宁盆地则有伍氏南宁鲤†*Nanningocyprinus wui*[53]. 这两个属的咽齿(图3(b)~(d))均呈臼齿型, 且咀嚼面上都有一条沟纹(主行第一枚除外), 与鲤属尤其是属中较原始的抚仙鲤(*Cyprinus fuxianensis*)和小鲤(*C. micristius*)较相似. 但粗棘花山鲤以背、臀鳍末根不分支鳍条特别粗壮, 咽齿主行第二、第三枚齿侧面有许多皱褶区别于其他属种; 伍氏南宁鲤以齿式3-2-1(即第二行咽齿数比鲤属和花山鲤属的多一枚), 主行第一枚咽齿明显较大, 咽齿咀嚼面仅有一条沟纹为主要特征.

发现于宁明盆地渐新统宁明组的宁明生态鱼†*Ecocarpia ningmingensis*[12](图4), 鱼体细长而侧扁, 臀鳍基较长, 腹鳍骨分叉浅等特征与鲌亚科的相似; 但其咽齿侧扁, 主行齿有6或7枚, 明显不同于鲌亚科而与鲴亚科的相似; 其背鳍第一根不分枝鳍条短, 且与第二根不分枝鳍条相接触, 显然与鲌亚科和鲴亚科的都不同. 为确定生态鲤的系统位置, 借用Cavender和Coburn[45]的矩阵, 在矩阵中加入生态鲤及其相应的特征编码, 然后用PAUP4.0b 10软件, 用分枝界限(branch and bound)搜索方法, 得到一棵最短的、拓扑学特征与Cavender和Coburn[45]的系统树非常相似的分支树, 结果显示, 宁明生态鱼与鲌亚科+鲴亚科构成姐妹群[12]. 鲌亚科和鲴亚科是鲤科中分布仅局限于东亚的两个类群, 产生于东亚特殊的自然环境中[47]. 近年, 德国和越南学者在越南北部纳堂盆地及高平盆地采到了鲌亚科和鲴亚科的化石, 虽然仅有零散的咽齿[4,5]. 该含鱼化石层的时代, 原根据孢粉研究认为是渐新世, 后根据哺乳动物, 尤其是石炭兽化石研究认为是晚始新世早-中期[54].

2.1.3 鳅科化石

现生鳅科鱼类广泛分布于亚洲、欧洲及非洲西北部. 与丰富的现生鱼类相比, 已发现的鳅科化石极其稀少, 尤其是古近纪的鳅科化石. 目前已知的化石地点仅有两个: 一个是南宁盆地邕宁组, 另一个是德国巴伐利亚北部上渐新统. 南宁的鳅科化石均为眼下刺, 没有完整的鱼体[24], 德国的也是如此[55]. 南宁鳅(†*Cobitis nanningensis*)(图5)的眼下刺长1.8~3.0 mm, 粗细适中, 刺二分叉, 侧后突较中后突短而细, 长度约为中后突长的1/3, 侧突发育, 与德国的†*Cobitis primigenus*[55]较为相似, 但又以侧突更为发育而与

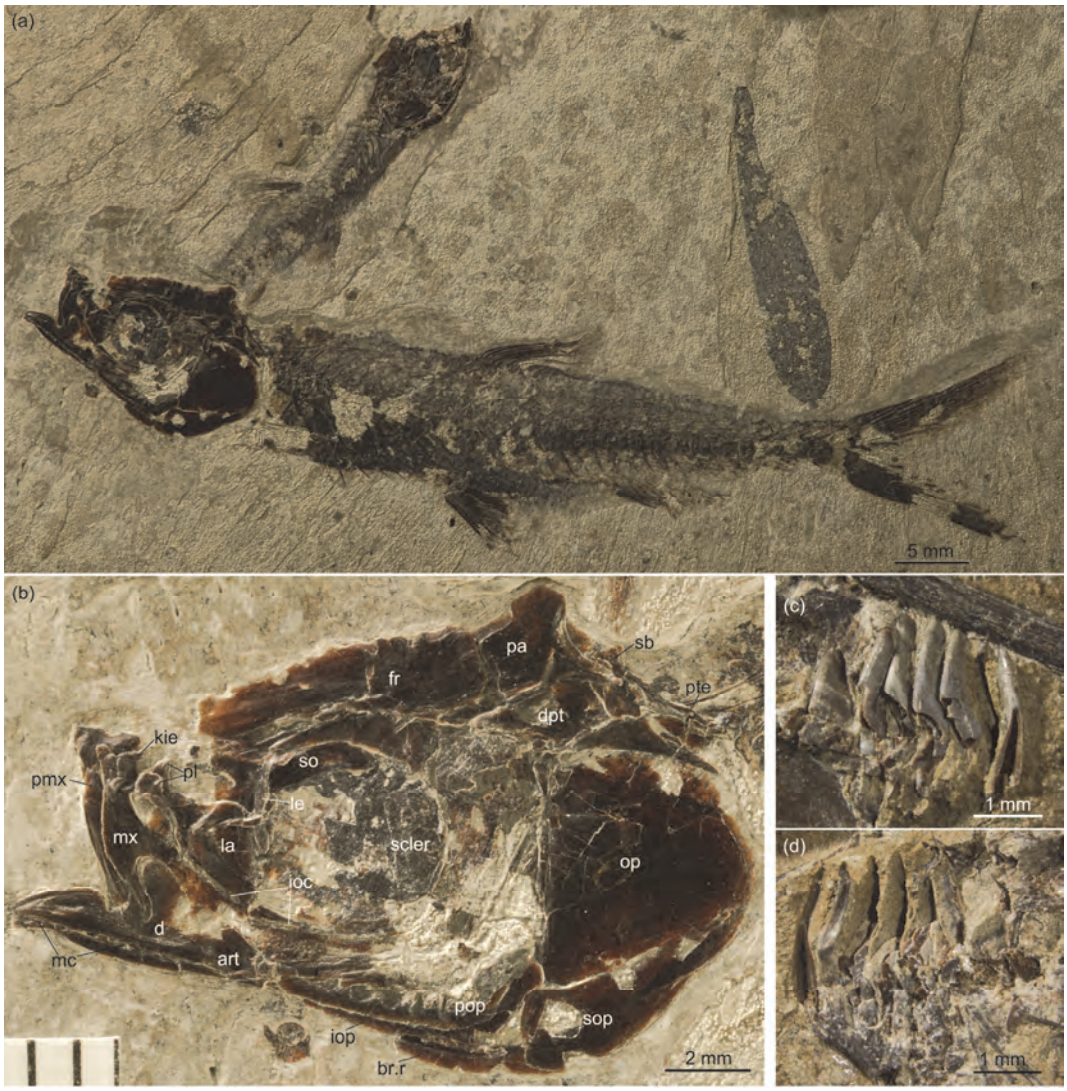

图 4 宁明生态鱼†*Ecocarpia ningmingensis*. (a) 正型标本 NMV 41702; (b) 放大的正型标本的头部; (c) 咽齿NMV 41503a, 腹面视; (d) 咽齿NMV41503b, 咀嚼面视. art, 关节骨; br.b, 鳃条骨; d, 齿骨; dpt, 膜质翼耳骨; fr, 额骨; ioc, 下眶感觉管; iop, 间鳃骨; la, 泪骨; le, 侧筛骨; mc, 下颌感觉管; mx, 上颌骨; kie, 动筛骨; op, 鳃盖骨; pa, 顶骨; pl, 腭骨; pmx, 前上颌骨; pop, 前鳃骨; pte, 后颞骨; sb, 鳞片骨; scler, 巩膜环; so, 上眶骨; sop, 下鳃骨. 依据Chen等人[12]

Figure 4 †*Ecocarpia ningmingensis*. (a) Holotype; (b) head of the holotype; (c) pharyngeal teeth in ventral view; (d) pharyngeal tooth in grinding surface view. Abbreviations: art, article; br.b, branchiostegal rays; d, dentary; dpt, dermopterotic; fr, frantal; ioc, infraorbital sensory canal; iop, interopercle; la, lacrimal; le, lateral ethmoid; mc, mandibular canal; mx, maxilla; kie, kinethmoid; op, opercle; pa, parietal; pl, palatine; pmx, premaxilla; pop, preopercle; pte, posttemporal; sb, scale bone; sclera, sclerotic; so, supraorbital; sop, subopercle. After Chen et al.[12]

之区别[24].

综上所述, 本区古近纪鲤形目化石有江汉鱼科、鲤科和鳅科. 世界范围内, 迄今已报道的鲤形目化石有: 鲤科、亚口鱼科(Catostomidae)、鳅科、条鳅科(Nemacheilidae)和江汉鱼科[38,39,56]. 其中, 条鳅科化石出现较晚, 吉尔吉斯斯坦中-晚中新世的条鳅化石是该科迄今最早的化石记录[56]; 其他4个科在古近纪均已有化石出现, 具体如下: (1) 迄今最早期(始新世)的鲤科化石仅见于亚洲东部和中部及东南部, 如中原油田(河南范县)[57]、河南南阳盆地[58]、渤海沿岸[59]、新疆准噶尔盆地[60]、广东茂名盆地[1,32]、广西百色盆地[26]、越南北部纳塘盆地和高平盆地[4]、哈萨克斯坦东部斋桑盆地[61]、印尼苏门达腊中部[51]. 一些学者[61,62]认为斋桑盆地早-中始新世的†*Parabarbus*是世界上最早的鲤科化石记录, 尽管保存的仅为数十枚下-中始新统及下渐新统的咽齿, 而原作者给出的

图 5 南宁鳅†*Cobitis nanningensis*. (a) 正型标本NHMG 011653.1, 侧视; (b) 正型标本NMHG011653.1, 背视; (c) NHMG 011653.2, 腹侧视; (d) NHMG 011653.2, 背侧视. Lcp, 侧后突; lp, 侧突; lrp, 侧吻突; mcp, 中后突; mp, 中突; mrp, 中吻突. 标尺长度为 0.5 mm. 依据Chen等人[24]

Figure 5 †*Cobitis nanningensis*. (a) Holotype NHMG 011653.1, lateral view; (b) holotype NHMG 011653.1, dorsal view; (c) NHMG 011653, laterooventral view; (d) NHMG 011653, laterodorsal view. Abbreviations: lcp. laterocaudal process; lp. lateral process; lrp. lateroorostral process; mcp. Mediocaudal process; mp. medial process; mrp. mediorostral process. Scale bars equal to 0.5 mm. After Chen et al.[24]

插图和图版是一枚下渐新统咽齿, 对咽齿的描述和比较中只提到咀嚼面和齿冠形状和*Parabarbus*相似. 欧洲最早的鲤科化石是见于捷克波西米亚地区渐新世早期的鮈亚科鱼类[63], 这也是欧洲目前唯一的早渐新世化石; 欧洲中-晚渐新世除鮈亚科外还有雅罗鱼亚科[64]; 北美最早的鲤科化石见于渐新世中-晚期[64], 均为雅罗鱼亚科; 非洲最早的鲤科化石见于中新世[65]. 其他地区未有鲤科化石的报道, 也没有现生鲤科的分布. (2) 亚口鱼科最早的化石是发现于北美古新世的零散骨片[66], 始新世亚口鱼科呈跨太平洋分布于东亚和北美, 渐新世时亚口鱼科在亚洲仍见于哈萨克斯坦东部、俄罗斯远东地区和蒙古, 但在北美仍分布很广[38,67~70]. (3) 目前鳅科古近纪的化石极其稀少, 仅在南宁盆地渐新世早-中期和德国渐新世晚期有所发现[24,55]. 但这些化石的发现说明, 渐新世时鳅科已广泛分布于欧亚大陆. (4) 江汉鱼科是新近根据湖北松滋始新世洋溪组的湖北江汉鱼的重新描述而建立起来的化石科[71]. 湖北江汉鱼最早被归入鲤科[72], 后来被认为有可能属于亚口鱼科[38]. 江汉鱼科目前仅见于我国湖北松滋、湖南临澧和广东三水的古新世-始新世地层[39]. 可见, 环北部湾地区是世界上迄今发现了早期(古近纪)鲤形目科一级类群最多的区域, 其中江汉鱼科的三水江汉鱼†*Jianghanichthys sanshuiensis* 、鲤科的茂名始原鲤†*Eoprocypris maomingensis*、和鳅科的南宁鳅†*Cobitis nanningensis* 分别是各科最早期的化石记录, 代表着鲤形目主要分支的分异时间和早期形态. 此外, 本区古近纪鲤科化石以鲤亚科、鲌亚科和鲴亚科等东亚特有类群以及鲃亚科为主, 不同于较北或较高纬度地区基本上以雅罗鱼亚科和鮈亚科为主[57~60,63,64], 也不同于中亚和我国青藏高原地区以鲃亚科(包括裂腹鱼亚科)为主[38,61,73~75], 而与越南北部的较为相似. 而且, 东亚特有类群的出现通常认为是与东亚特有的气候相关.

2.2 鲱超目化石

鲱超目化石在本区主要发现于宁明盆地渐新统宁明组, 在南宁盆地渐新世邕宁组也有发现. 宁明的鱼化石体型较大, 长达500多毫米, 臀鳍基长, 背稜鳞数目多, 背稜鳞表面有纹饰, 前角舌骨中央具一大孔, 第一末端尾椎不明显变小, 第一尾神经骨向前延伸不与第一尾前椎愈合形成尾杆骨等特征显示, 宁明的鲱超目化石明显不同于鲱形目而隶属于埃笠姆鲱目[14]. 由于其镶嵌组合的形态特征, 目前还难以把它归入已知的科、属, 需要提取形态特征做系统发

育分析. 南宁的鲱超目标本可能也属于埃笠姆鲱目. 埃笠姆鲱目是鲱超目中呈世界性分布且已灭绝的鱼类类群, 其化石曾发现于我国浙江东部下白垩统[76,77]和渤海沿岸始新统中部[59,78], 以及南美、北美、非洲和欧洲早白垩世-中始新世的海相和非海相地层中[79,80]. 这些化石在广西渐新统的发现, 扩大了埃笠姆鲱目的地史和地理分布范围.

2.3 鳃虎鱼目化石

鳃虎鱼目化石迄今报道的不多, 我国则尚未有过报道. 迄今最早的鳃虎鱼目化石出现于意大利[81]和印度西部[82]的下始新统, 但后者仅有耳石化石. 中始新世至晚渐新世, 鳃虎鱼目化石地点虽然略有增加, 但一些地点仅有耳石化石[82,83], 鱼体骨骼化石仅见于欧洲几个地点: 如, 英国怀特岛晚始新统[84]、法国上莱茵省、意大利和德国东部早渐新统[84,85]、法国南部晚渐新统[85]及捷克渐新统[86,87]. 西班牙东北部中始新统也有鱼体化石发现, 但化石保存不好[88]. 我们在宁明盆地发现的鳃虎鱼目2个种的鱼体化石可以说是古近纪该类化石在欧洲以外区域的首次发现.

2.4 鲈形目化石

鲈形目鱼类最早出现于欧洲(法国、瑞典)白垩纪最晚期的海相地层中, 至始新世遍布世界海水及淡水水域. 在我国东部及南部始新统非海相沉积中也常有鲈形目鱼类发现, 主要是系统位置尚不明确的低等鲈形目鱼类洞庭鳜属*Tungtingichthys*[89~91]. 三水发现的鲈形目化石也被王将克等人[2]归入洞庭鳜属.

2.5 鲇形目化石

世界上最早的鲇形目鱼类发现于上白垩统, 如南美上白垩统的海鲇科Ariidae化石、阿根廷和玻利维亚上白垩统的重颌鲿科Diplomystidae化石. 古近纪鲇形目几乎遍布世界各地[3]. 我国已记述的古近纪鲇化石仅有鲿科的2属3种, 分别产自湖南湘乡[90]和广东三水[2], 及渤海沿岸数枚鲿科的胸鳍刺和背鳍刺[59]、南宁盆地半截鲿科的胸鳍刺[92]. 新近在茂名盆地发现的鲇化石保存较好且可能属于生活于海水的类群. 在南宁盆地新发现的鲇化石不仅有数量较多的鳍刺, 还有头部骨片. 这些化石的研究不仅可为了解鲇形目鱼类的早期形态、分布、分化和演化提供重要依据, 或许也可以为判断当时这一地区是否发生过海侵提供依据.

2.6 骨舌鱼目化石

骨舌鱼目鱼类主要生活于淡水, 仅有个别可进入咸水[3]. 人们较熟悉的金龙鱼*Scleropages*即属于骨舌鱼类. 金龙鱼属化石曾发现于印度白垩纪末期、非洲白垩纪末期或古近世晚期、欧洲古近世、苏门答腊始新世和澳大利亚渐新世, 及我国湖南湘乡下始新统下湾铺组和湖北松滋下始新统洋溪组[93]. 骨舌鱼科的化石还见于古近纪的北美、欧洲和非洲[3]. 三水骨舌鱼类化石的研究对于更全面的诠释骨舌鱼类的跨洋分布及了解当时的古地理格局都将提供重要证据.

2.7 鲨鱼类化石

鲨鱼类是世界性广泛分布的鱼类, 其化石最早出现于二叠纪末或三叠纪初, 侏罗纪-白垩纪时已广泛分布于世界各地[3]. 古近纪的鲨鱼化石也很丰富[3], 但就笔者所知, 我国目前还没有报道过. 鲨鱼化石具有重要的指相意义, 而且, 就目前所知, 许多鲨鱼类现生科最早的化石出现于古近纪, 如豹纹鲨科Stegostomatidae, 鲸鲨科Rhincodontidae, 长尾鲨科Alopiidae和半沙条鲨科Hemigaleidae等[3]. 因此, 茂名鲨鱼牙化石的研究对于了解鲨鱼类的演化和判断当时是否发生过海侵都有重要意义.

3 研究展望

综上所述, 本区古近纪鱼化石数量和种类丰富, 为追溯现代鱼类区系的起源演化提供了重要证据. 其中的鲤形目化石出现的时代早, 多样性高, 在鲤形目起源和早期演化研究中具有重要的、不可替代的作用. 此外, 本区域始新世与渐新世鱼群中鲤形目目下类群组成有明显不同, 与东亚其他区域相似, 始新世江汉鱼科或亚口鱼科相当繁盛, 晚始新世之后鲤科鱼类代之而起. 鱼群这一演替过程的机制和环境背景研究, 或许对于我们更全面地了解始新世/渐新世全球性气候变化事件具有重要意义.

另外, 本区鱼群中首次发现于渐新世地层的埃笠姆鲱目化石, 为了解该类群的演化和迁徙提供了新的资料. 而且迄今没有在远离海岸的内陆盆地发现过该类化石, 而现生鲱超目鱼类一般生活于海水中, 很多种类为迴游鱼类, 能溯河而上. 首次发现于中国的鳃虎鱼目化石, 其现生种类主要生活于海水

和咸水，偶尔出现于淡水. 本区常见的鲇形目鱼化石，其现生种类或栖居于淡水或生活于海水；鲨鱼类基本生活于海水. 因此，本区这些鱼化石的研究对于探讨当时的古地理、古环境亦有指示意义.

总之，环北部湾陆上盆地古近系鱼化石为重建该区域古近纪鱼类区系、有关类群的起源演化及其古地理分布格局、当时是否发生过海侵等提供了实证. 然而目前已研究的化石不多，许多化石材料有待于详细的形态学和系统学研究. 加大力度进一步的采集研究标本也很有必要. 在未来研究中，更细致的地层工作、应用新的技术手段(如高精度CT扫描、硬X线荧光扫描)和分析方法(如各种系统发育分析软件的应用)、多学科的结合(如结合分子生物学)将会取得更好的成果.

致谢 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所张江永提供了骨舌鱼类化石信息；中国科学院古脊椎动物与古人类研究所张江永、王钊、高伟、以及广西自然博物馆岑立地、雷学强等采集和修理化石，为标本照相；匿名评审人审阅稿件并提出宝贵意见，特此致谢.

参考文献

1 Liu H T. A new fossil cyprinid fish from Maoming, Kwangtung (in Chinese). Vert PalAsiat, 1957, 1: 151–153 [刘宪亭. 广东茂名的鲤鱼化石. 古脊椎动物与古人类学报, 1957, 1: 151–153]
2 Wang J K, Li G F, Wang J S. The early Tertiary fossil fishes from Sanshui and its adjacent basin, Guangdong (in Chinese). Palaeontol Sin (Ser C), 1981, 22: 1–90 [王将克, 李国藩, 汪晋三. 广东三水盆地及近邻盆地早第三纪鱼化石. 中国古生物志新丙种, 1981, 22: 1–90]
3 Nelson J S, Grande T C, Wilson M V H. Fishes of the World. 5th ed. New Jersey: John Wiley and Sons Inc, 2016
4 Böhme M, Prieto J, Schneider S, et al. The Cenozoic on-shore basins of Northern Vietnam: Biostratigraphy, vertebrate and invertebrate faunas. J Asia Earth Sci, 2010, doi: 10.1016/j.jseaes.2010.11.002
5 Böhme M, Aiglstorfer M, Antoine P O, et al. Na Duong (northern Vietnam)—An exceptional window into Eocene ecosystems from Southeast Asia. Zittelian A, 2013, 53: 120–167
6 Wang C Y. Stratigraphy of Lingnan. The Tertiary System of China (in Chinese). Beijing: Geological Publishing House, 1984. 210–225 [王崇友. 岭南地层区. 中国地层 13, 中国的第三系. 北京: 地质出版社, 1984. 210–225]
7 Zheng J J, He X X, Liu S W, et al. Tertiary System, Stractigraphical System of China (in Chinese). Beijing: Geological Publishing House, 1999. 1–163 [郑家坚, 何希贤, 刘淑文, 等. 中国地层典, 第三系. 北京: 地质出版社, 1999. 1–163]
8 Bureau of Geology and Mineral Resources of Guangxi Zhuang Autonomous Region. Regional Geology of Guangxi Zhuang Autonomous Region (in Chinese). Beijing: Geological Publishing House, 1985. 267–280 [广西壮族自治区地质矿产局. 广西壮族自治区区域地质志. 北京: 地质出版社, 1985. 267–280]
9 Ning Z S, Zhou T M, Hu Y K, et al. Tertiary in petroliferous regions of China VII. The Yunnan-Guangxi Region (in Chinese). Beijing: Petroleum Industry Press, 1994. 1–19 [宁宗善, 周铁明, 胡炎坤, 等. 中国油气区第三系(Ⅶ)滇桂油气区分册. 北京: 石油工业出版社, 1994. 1–19]
10 Li H M, Chen Y F, Chen G J, et al. Tertiary fossil winged fruits of Palaeocarya from Ningming of Guangxi, S. China (in Chinese). Acta Palaeont Sin, 42: 537–547 [李浩敏, 陈运发, 陈耿娇, 等. 广西宁明第三纪黄杞翅果化石. 古生物学报, 2003, 42: 537–547]
11 Chen G J, Chen Y F, Kuang G D, et al. Biostratigraphy of Tertiary fossil fishes from Ningming Basin, Guangxi (in Chinese). Vert PalAsiat, 2004, 42: 81–85 [陈耿娇, 陈运发, 邝国敦, 等. 广西宁明盆地第三纪鱼类化石生物地层. 古脊椎动物学报, 2004, 42: 81–85]
12 Chen G J, Fang F, Chang M M. A new cyprinid closely related to cultrins+xenocyprinins from mid-Tertiary of South China. J Vert Paleontol, 2005, 25: 492–501
13 Chen G J, Chang M M. A new early cyprinin from Oligocene of South China. Sci China Earth Sci, 2011, 54: 481–492
14 Chen G, Chang M M. A new genus and species of Ellimmichthyiformes (Clupeomorpha) from Oligocene of South China. SVP 77th Annual Meeting, Calgary, Alberta, Canada, August 2017. J Vert Paleontol, Program and Abstracts, 2017. 96
15 Shi G, Zhou Z, Xie Z. A new *Cephalotaxus* and associated epiphyllous fungi from the Oligocene of Guangxi, South China. Rev Palaeobot Palynol, 2010, doi: 10.1016/j.revpalbo.2010.04.002
16 Shi G, Zhou Z, Xie Z. A new Oligocene *Calocedrus* from South China and its implications for transpacific floristic exchanges. Am J Bot, 2012, 99: 108–120
17 Shi G L, Xie Z M, Li H M. High diversity of Lauraceae from the Oligocene of Ningming, South China. Palaeoworld, 2014, 23: 336–356

18 Wang Q, Song Z, Chen Y, et al. Leaves and fruits of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cercideae) from the Oligocene Ningming Formation of Guangxi, South China and their biogeographic implications. BMC Evol Biol, 2014, 14: 1–17

19 Wang Q J, Ma F J, Dong J L, et al. Coryphoid palms from the Oligocene of China and their biogeographical implications. Comptes Rendus Palevol, 2015, 14: 263–279

20 Ma F J, Sun B N, Wang Q J, et al. A new species of *Zelkova* (Ulmaceae, Ulmoideae) with leaves and fruits from the Oligocene of South China and its biogeographical implications. Historic Biol, 2016, 29: 1–10

21 Ma F J, Liu S, Sun B N, et al. Legume fruits from the Oligocene Ningming Formation of Guangxi, China, and their biogeographical and palaeoclimatic implications. Rev Palaeobot Palynol, 2017, 244: 192–202

22 Deng D G, Wu Y. Features of the Palaeogene sedimentary facies of the Nanning Basin, Guangxi (in Chinese). Geol Guangxi, 1992, 5: 23–31 [邓德贵, 吴诒. 广西南宁盆地早第三纪沉积相特征. 广西地质, 1992, 5: 23–31]

23 Zhao Z R. New anthracothere materials from Paleogene of Guangxi (in Chinese). Vert PalAsiat, 1993, 31: 183–190 [赵仲如. 广西石炭兽科新材料. 古脊椎动物学报, 1993, 31: 183–190]

24 Chen G J, Liao W, Lei X Q. First fossil cobitid (Teleostei: Cypriniformes) from Early-Middle Oligocene deposits of South China. Vert PalAsiat, 2015, 53: 299–309

25 Wang W M, Chen G J, Liao W. Oligocene palynoflora from Nanning Basin in Guangxi and its palaeoenvironmental significance (in Chinese). Quat Sci, 2015, 35: 650–659 [王伟铭, 陈耿娇, 廖卫. 广西南宁盆地渐新世孢粉植物群及其古环境意义. 第四纪研究, 2015, 35: 650–659]

26 Ding S Y, Zheng J J, Zhang Y P, et al. The age and characteristic of the Liuniu and the Dongjun faunas, Bose Basin of Guangxi (in Chinese). Vert PalAsiat, 1977, 15: 35–45 [丁素因, 郑家坚, 张玉萍, 等. 广西百色盆地六吪组、洞均组的时代及脊椎动物群性质. 古脊椎动物学报, 1977, 15: 35–45]

27 Tong Y S, Zheng S H, Qiu Z D. Cenozoic mammal ages of China (in Chinese). Vert PalAsiat, 1995, 33: 290–314 [童永生, 郑绍华, 邱铸鼎. 中国新生代哺乳动物分期. 古脊椎动物学报, 1995, 33: 290–314]

28 Li Q, Chen G J. New material of *Anthracokeryx brimanicus* from Guangxi, China (in Chinese). Vert PalAsiat, 2001, 39: 291–296 [李茜, 陈耿娇. 记广西田东却林缅甸先炭兽的新材料. 古脊椎动物学报, 2001, 39: 291–296]

29 Chou M C, Liu C L. A new anosterine turtle from Maoming, Kwangtung (in Chinese). Acta Palaeontol Sin, 1955, 3: 275–282 [周明镇, 刘嘉龙. 广东茂名一新种始新世 *Anostera* 属龟化石. 古生物学报, 1955, 3: 275–282]

30 Chow M C. Supplementary notes on *Anosteira maomingensis* (in Chinese). Acta Palaeontol Sin, 1956, 4: 233–238 [周明镇. 关于茂名龟和有关地层问题的补充资料. 古生物学报, 1956, 4: 233–238]

31 Wang Y Y, Zhang Z H, Jin J H. Discovery of Eocene fossil mammal from Maoming Basin, Guangdong (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 2007, 46: 131–133 [王英永, 张镇洪, 金建华. 广东茂名盆地始新世哺乳动物化石的发现. 中山大学学报(自然科学版), 2007, 46: 131–133]

32 Chen G J, Chang M M, Liu H Z. Revision of *Cyprinus maomingensis* Liu 1957 and the first discovery of *Procypris*-like cyprinid (Teleostei, Pisces) from the late Eocene of South China. Sci China Earth Sci, 2015, 58: 1123–1132

33 Tang X, Liang B C. The “red beds” at Bushin of Sanshui District, in Kwangtung Province (in Chinese). Acta Geol Sin, 1965, 45: 358–370 [唐鑫, 梁宝昌. 广东三水垅心地区的红色地层. 地质学报, 1965, 45: 358–370]

34 Li G P, Wang J K. The taxonomy and description of early Tertiary fossil fishes from Sanshui Baisin and the adjacent districts of Guangdong (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1979, (2): 41–52 [李国藩, 王将克. 广东三水盆地早第三纪鱼化石种属记述. 中山大学学报(自然科学版), 1979, (2): 41–52

35 Zhao T, Mayr G, Wang M, et al. A *trogon*-like arboreal bird from the early Eocene of China. Alcheringa: An Austral J Palaeontol, 2015, 39: 287–294

36 Mao F Y, Wang Y Q, Li Q, et al. New records of archaic ungulates from the Lower Eocene of Sanshui Basin, Guangdong, China. Hist Biol, 2015, http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2015.1034120

37 Chang M M, Miao D S, Chen Y Y, et al. Suckers (Fish, Catostomidae) from the Eocene of China account for the family’s current disjunct distributions. Sci China Earth Sci, 2001, 44: 577–586

38 Chang M M, Chen G J. Fossil Cypriniformes from China and its adjacent areas and their paleobiogeographical implications. Geol Soc London Special Public, 2008, 295: 337–350

39 Liu J. Osteology, Taxonomy, Phylogeny, and Body Shape Changes of Eocene Catostomid and Problematic Catostomid Fishes. Doctor Dissertation. Alberta: University of Alberta, 2016

40 Jin J H, Liao W B, Wang B S, et al. Paleodiversification of the environment and plant community of Tertiary in Hainan Island (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2002, 22: 425–432 [金建华, 廖文波, 王伯荪, 等. 海南岛第三纪沉积环境与古植物群落的多样性及其变迁. 生态学报, 2002, 22: 425–432]

41 Jin J H, Qiu J, Zhu Y A, et al. First fossil record of the genus *Nageia* (Podocarpaceae) in south China and its phytogeographic implications. Plant System Evolut, 2010, doi: 10.1007/s00606-010-0267-4

42 Lei Y Z, Zhang Q R, He W, et al. Tertiary. In: Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Bureau of Geology and Mineral Resources of Hainan, ed. Geology of Hainan Island, I: Stratigraphy and palaeontology (in Chinese). Beijing: Geological Publishing House, 1992. 218–266 [雷奕振, 张清如, 何卫, 等. 第三系. 海南岛地质(一): 地层古生物. 北京: 地质出版社, 1992. 218–266]

43 Spicer R A, Herman A B, Liao W, et al. Cool tropics in the middle eocene: Evidence from the Changchang flora, Hainan Island, China. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2014, 412: 1–16

44 Chen X L, Yue P Q, Lin R D. Major groups within the family Cyprinidae and their phylogenetic relationships (in Chinese). Acta Zootaxon Sin, 1984, 9: 421–438 [陈湘粦, 乐佩琦, 林人端. 鲤科鱼类科下类群及其宗系发生关系. 动物分类学报, 1984, 9: 421–438]

45 Cavender T M, Coburn M M. Phylogenetic relationships of North American Cyprinidae. In: Mayden R L, ed. Systematic, Historical Ecology and North American Freshwater Fishes. Stanford: Stanford University Press, 1992. 293–327

46 Bănărescu P. Zoogeography of Freshwaters, Vol. 1: General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals. Wiesbaden: AULA Verlag, 1990. 1–511

47 Chen Y Y. Osteichthyes: Cypriniformes II (in Chinese). In: Fauna Sinica. Beijing: Science Press, 1998. 1–531 [陈宜瑜. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社, 1998. 1–531]

48 Yue P Q. Osteichthys: Cypriniformes III (in Chinese). In: Fauna Sinica. Beijing: Science Press, 2000. 1–654 [乐佩琦. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目(下卷). 北京: 科学出版社, 2000. 1–654]

49 Wu X W. The Cyprinoid Fishes of China, Vol. 1 (in Chinese). Shanghai: People's Press of Science and Technology, 1964. 1–228 [伍献文. 中国鲤科鱼类志(上卷). 上海: 上海科技出版社, 1964. 1–228]

50 Wu X W. The Cyprinoid Fishes of China, Vol. 2 (in Chinese). Shanghai: People's Press, 1977. 229–570 [伍献文. 中国鲤科鱼类志(下卷). 上海: 上海人民出版社, 1977. 229–570]

51 Chen G J, Cen L D, Liu J. *Cyprinus*-like pharyngeal bones and teeth (Teleostei, Cypriniformes, Cyprinidae) from the Early–Middle Oligocene deposits of South China. Vert PalAsiat, 2017, 55: 201–209

52 Sanders M. Die fossilen fische der Alttertiaren Süsswasserablagerungen aus Mittel-Sumatra. Verh Geol Mijn Genoot Ned Kol (Geol Ser), 1934, 11: 1–144

53 Danil'chenko P G. Superorder Teleostei. Fundament Paleontol, 1967, 11: 603–712

54 Ducrocq S, Benammi M, Chavasseau O, et al. New anthracotheres (Cetartiodactyla, Mammalia) from the Paleogene of northeastern Vietnam: Biochronological implications. J Vert Paleont, 2015, doi: 10.1080/02724634.2014.929139

55 Böhme M. Ectothermic vertebrates (Teleostei, Allocaudata, Urodela, Anura, Testudines, Choristodera, Crocodylia, Squamata) from the Upper Oligocene of Oberleichtersbach (northern Bavaria, Germany). Cour Forsch-Inst Senckenberg, 2008, 260: 161–183

56 Conway K W, Hirt M V, Yang L, et al. Cypriniformes: Systematics and paleontology. In: Nelson J S, Schultze H P, Wilson M V H, eds. Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. 295–316

57 Zhou J J. The Cyprinidae fossils from middle Miocene of Shanwang Basin (in Chinese). Vert PalAsiat, 1990, 28: 95–127 [周家健. 山东山旺中中新世鲤科化石. 古脊椎动物学报, 1990, 28: 95–127]

58 Chen G J, Chang M M. A new late Eocene leuciscine from Central China. SVP 74th Annual Meeting, Berlin, Germany, October 2014. J Vert Paleontol, Program and Abstracts, 2014. 107

59 Chang M M, Zhou J J, Qin D R. Tertiary fish fauna from coastal region of Bohai Sea (in Chinese). Memoirs Instit Vert Palaeontol Palaeoanthropol, Acad Sin, 1985, 17: 1–60 [张弥曼, 周家健, 秦德荣. 渤海沿岸地区第三纪鱼化石. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊, 1985, 17: 1–60]

60 Su D Z. A new cyprinid fish from Paleogene of northern Xinjiang, China (in Chinese). Vert PalAsiat, 2011, 49: 141–154 [苏德造. 新疆玛纳斯古近纪一新的鲤科鱼类. 古脊椎动物学报, 2011, 49: 141–154]

61 Sytchevskaya E K. Paleogene freshwater fish fauna of the USSR and Mongolia. Joint Soviet-Mongol Paleontol Exped Transact, 1986, 29: 1–157

62 Popov S V, Akhmetiev M A, Bugrova E M, et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene: Part 1. Late Eocene. Supplement to Paleont J, 2001, 35: 1–68

63 Böhme M. Revision of the cyprinids from the Early Oligocene of the České Středohoří Mountains, and the phylogenetic relationships of *Protothymallus* Laube 1901 (Teleostei, Cyprinidae, Gobioninae). Acta Mus Nat Pragae, Ser B, Hist Nat, 2007, 63: 175–194

64 Cavender T M. The fossil record of the Cyprinidae. In: Winfiels I J, Nelson J S, eds. Cyprinid Fishes, Systematics, Biology and Exploitation. Fish and Fisheries Series 3. New York: Chapman & Hall, 1991. 34–54

65 Otero O. The oldest-known cyprinid fish of the Afro-Arabic Plate, and its paleobiogeographical implications. J Vert Paleontol, 2001, 21: 386–388

66 Wilson M V H. Oldest known *Esox* (Pisces, Esocidae), Part of a new Paleocene teleost fauna from Western Canada. Canad J Earth Sci,

1980, 17: 307–312
67 Wilson M V H. Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia. Life Sci Contribut, Royal Ontario Mus, 1977, 113: 1–61
68 Smith G R. Late Cenozoic Freshwater Fishes of North America. Annu Rev Ecol System, 1981, 1981: 163–193
69 Grande L, Eastman J T, Cavender T M. *Amyzon gosiutensis*, a new catostomid fish from the Green River Formation. Copeia, 1982, 1982: 523–532
70 Liu J, Chang M M. A new Eocene catostomid (Teleostei: Cypriniformes) from Northeastern China and early divergence of Catostomidae. Sci China Earth Sci, 2009, 52: 189–202
71 Liu J, Chang M M, Wilson M V H, et al. A new family of Cypriniformes (Teleostei, Ostariophysi) based on a redescription of *Jianghanichthys hubeiensis* (lei, 1977) from the Eocene Yangxi Formation of China. J Vert Paleontol, 2015, 35: 1–23
72 Lei Y. Vertebrates (in Chinese). In: Hubei Institute of Geological Science, ed. Atlas of Fossils from Central-Southern China. Beijing: Geological Publishing House, 1977. 133–136 [雷亦振. 脊椎动物亚门. 湖北省地质科学研究所. 中南地区古生物图册. 北京: 地质出版社, 1977. 133–136]
73 Chen G J, Liu J. First fossil barbin (Cyprinidae, Teleostei) from Oligocene of Qaidam Basin in northern Tibetan Plateau (in Chinese). Vert PalAsiat, 2007, 45: 330–341 [陈耿娇, 刘娟. 柴达木盆地渐新世的鲤科鱼类化石. 古脊椎动物学报, 2007, 45: 330–341]
74 Wang N, Wu F X. New Oligocene cyprinid in the central Tibetan Plateau documents the pre-uplift tropical lowlands. Ichthyol Res, 2015, 62: 274–285
75 Yang T, Zhang L, Li W, et al. New schizothoracine from Oligocene of Qaidam Basin, northern Tibetan Plateau, China, and its significance. J Vert Paleont, 1937: e1442840
76 Chang M M, Chou C C. On late Mesozoic fossil fishes from Zhejiang Province, China (in Chinese). Mem Inst Vert Paleontol Paleoanthropol, Acad Sin, 1977, 12: 1–60 [张弥曼, 周家健. 浙江中生代晚期鱼化石. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 1977, 12: 1–60]
77 Chang M M, Grande L. Redescription of *Paraclupea chetungensis*, an Early Cretaceous Clupeomorph from the Lower Cretaceous of southeastern China. Fieldiana Geol New Ser, 1997, 37: 1–19
78 Chang M M, Maisey J. Redescription of *Ellimma branneri* and *Diplomystus shengliensis*, and relationships of some basal clupeomorphs. Am Mus Novit, 2003, 3404: 1–35
79 Grande L. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. Bull Am Muse Nat Hist, 1985, 181: 231–372
80 Murray A M, Wilson M V H. Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco. In: Arratia G, Schultze H P, Wilson M V H, eds. Mesozoic Fishes 5—Global Diversity and Evolution. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013. 267–290
81 Bannikov A F, Carnevale G. †*Carlomonnius quasigobius* gen. et sp. nov.: The first gobioid fish from the Eocene of Monte Bolca, Italy. Bull Geosci, 2016, 91: 13–22
82 Bajpai S, Kapur V V. Oldest known gobiids from vastan lignite mine (early Eocene), Surat district, Gujarat. Curr Sci, 2004, 87: 433–435
83 Schwarzhans W, Fumio O, Yusuke A. An Early Oligocene fish-fauna from Japan reconstructed from otoliths. Zitteliana, 2017, 90: 3–26
84 Gierl C, Reichenbacher B. Revision of so-called *Pomatoschistus* (Gobiiformes, Teleostei) from the late Eocene and early Oligocene. Palaeont Electron, 2017, 20: 33A
85 Gierl C, Reichenbacher B, Gaudant J, et al. An extraordinary gobioid fish fossil from Southern France. PLoS One, 2013, 8: e64117
86 Obrhelová N. Vergleichende Osteologie der tertiären Süsswasserfische Böhmens (Gobioidei). Sborník Ústř Úst Geol Paleont, 1961, 26: 103–192
87 Přikryl T. A new species of the sleeper goby (Gobioidei, Eleotridae) from the České Středohoří Mountains (Czech Republic, Oligocene) and analysis of the validity of the family Pirskeniidae. Paläontol Zeitschrift, 2014, 88: 187–196
88 Gaudant J. Find of the oldest known Gobioids (Teleostean fishes) in the marine Lower Lutetian of Catalonia (Spain). C R Acad Sci II, 1996, 322: 71–76
89 Liu T S, Liu H T, Tang X. A new percoid fish from South China (in Chinese). Vert PalAiat, 1962, 6: 121–129 [刘东生, 刘宪亭, 唐鑫. 湖南临澧鲈形类一新属. 古脊椎动物与古人类学报, 1962, 6: 121–129]
90 Cheng C C. Fossil fishes from the early Tertiary of Hsiang-Hsiang, Hunan, with discussion of age of the Hsiawanpu Formation (in Chinese). Vert PalAiat, 1962, 6: 333–348 [郑家坚. 湖南湘乡早第三纪鱼化石及下湾铺组的时代. 古脊椎动物与古人类学报, 1962, 6: 333–348]
91 Chang M M, Liu H Z. Reexamination of *Tungtingichthys* (Pisces, Perciformes) from Hunan Province, China (in Chinese). Vert PalAiat, 1998, 36: 173–196 [张弥曼, 刘焕章. 湖南省境内洞庭鳜(*Tungtingichthys*, 鲈形目 Perciformes)的重新观察. 古脊椎动物学报, 1998, 36: 173–196]
92 Zhao Z R. The vertebrate fossils and lower Tertiary from Nanning Basin, Guangxi (in Chinese). Vert PalAsiat, 1981, 19: 218–227 [赵仲如. 广西南宁盆地的脊椎动物化石及下第三系. 古脊椎动物学报, 1981, 19: 218–227]
93 Zhang J Y, Wilson M V H. First complete fossil *Scleropages* (Osteoglossomorpha) (in Chinese). Vert PalAsiat, 2017, 55: 1–29 [张江永, Wilson M V H. 金龙鱼(*Scleropages*: Osteoglossomorpha)化石的首次发现. 古脊椎动物学报, 2017, 55: 1–29]

Summary for "新生代早期鱼类演化的热点区域: 环北部湾陆上盆地古近纪鱼化石研究成果与展望"

Evolutionary hotspot of Cenozoic fish: Paleogene ichthyofauna from the onshore basins around Beibu Gulf

Gengjiao Chen[1*], Juan Liu[2,4] & Mee-Mann Chang[3,5]

[1] *Natural History Museum of Guangxi Zhuang Autonomous Region, Nanning 530012, China;*
[2] *Department of Pathology and Anatomical Sciences, Jacobs School of Medicine and Biomedical Sciences, University at Buffalo, the State University of New York, Buffalo, NY 14203, USA;*
[3] *Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;*
[4] *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;*
[5] *College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*
* Corresponding author, E-mail: cgengjiao@aliyun.com

Paleogene sediments are well developed in the onshore basins, including Ningming, Nanning, and Baise Basins of Guangxi, Sanshui and Maoming Basins of Guangdong, and Changchang Basin of Hainan, around the Beibu Gulf (Gulf of Tonkin). A large number of fish fossils have been recovered from these sediments. As our fieldwork and research activities progressed in recent years, the picture of the Paleogene ichthyofauna is gradually unveiled. Here we review the systematic paleontology of the fossil fishes and their implications on paleoecology and paleobiogeography. Known Paleogene fossil fishes from this region include cypriniforms, osteoglossiforms, siluriforms, and perciforms from Sanshui Basin; cypriniforms, siluriforms and sharks from Maoming Basin; cypriniforms from Changchang Basin; cypriniforms, siluriforms, and clupeomorphs from Nanning Basin; cypriniforms, †ellimmichthyiforms, siluriforms, and gobiiforms from Ningming Basin; and cypriniforms from Baise Basin.

Among all these fossil fishes, cypriniforms, a group of primary freshwater fishes, were the dominant fishes in terms of specimen numbers and taxonomic diversity, which spanned from the Paleocene to the Oligocene and occurred in every basin of this region. Described cypriniforms from this region include (1) Cyprinidae: † *Eoprocypris maomingensis* from late Eocene Youganwo Formation of Maoming Basin; †*Huashancyprinus robustispina* and †*Ecoparpia ningmingensis* from Oligocene Ningming Formation of Ningming Basin, and †*Nanningocyprinus wui* from Oligocene Yongning Formation of Naning Basin; (2) Jianghanichthyidae (the only fossil family of the order Cypriniformes and only occurred in South China): †*Jianghanichthys sanshuiensis* from Paleocene Buxin Formation of Sanshui Basin; and (3) Cobitidae: †*Cobitis nanningensis* from Oligocene Yongning Formation of Nanning Basin. These fishes are among the oldest cypriniform fossils, which provide critical information on the origin and evolution of the largest extant freshwater fish order Cypriniformes. Moreover, Oligocene †ellimmichthyiforms (Clupeomorpha) and gobiiforms (Percomorpha) are important discoveries from this region. The former represents the first discovery of †ellimmichthyiform from the Oligocene worldwide which is younger than its known fossil records. The latter is the first occurrence of fossil gobiiforms in China. Furthermore, the most abundant Paleogene fishes of this region are cypriniforms, which are strict freshwater fish. Meanwhile, shark materials are also discovered along with possibly marine †ellimmichthyiform and siluriforms. The combination of above fishes indicates that the freshwater bodies of this region were invaded occasionally by marine water during the Paleogene.

To conclude, the Paleogene ichthyofauna from onshore basins of Beibu Gulf consists of oldest fossils of major clades of Cenozoic fishes and a relict of typical Mesozoic fish taxa, which suggest that this region is an evolutionary hotspot of Cenozoic freshwater fishes, especially of cypriniforms. The vertebrate paleontology, systematics, taxonomy, and paleoecology of the fish assemblages from this region are pending further study. To understand the origin and divergence of the major clades of the Paleogene fish, as well as hypothesize on the development of the recent fish fauna of East and South Asia, we suggest conducting more comprehensive fieldwork to collect scientifically valuable specimens in the onshore basins around Beibu Gulf, and performing in-depth laboratory research using traditional paleontological methods, 2-D and 3D computational tools, and molecular data of related extant fishes.

onshore basins around Beibu Gulf, Palaeogene ichthyofauna, evolution, palaeoenvironment

doi: 10.1360/N972018-00569