

论文

热河生物群脊椎动物生物多样性的分析以及与其他动物群的比较

周忠和*, 王原

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044

* E-mail: zhonghe@yeah.net

收稿日期: 2010-03-19; 接受日期: 2010-08-18

国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400)、国家自然科学基金创新研究群体项目(批准号: 40121202)和中国科学院古生物发掘特别支持费资助

摘要 近 20 年来, 热河生物群脊椎动物化石的发现不仅在各重要脊椎动物门类的演化、生物地层学研究以及古地理、古环境研究中具有重要的意义, 而且还为分析这一时期地球陆地生态系统中生物多样性的演变提供十分难得的资料. 目前狭义的热河生物群(即辽宁西部、河北北部、内蒙古东南部等核心分布区)的脊椎动物化石已知有效命名的至少有 121 属 142 种. 其中, 哺乳类 13 属 15 种, 鸟类 33 属 39 种, 恐龙 30 属 35 种, 翼龙 17 属 17 种, 有鳞类 5 属 5 种, 离龙类 5 属 7 种, 龟鳖类 2 属 2 种, 两栖类 8 属 8 种, 鱼类 7 属 13 种, 无颌类 1 属 1 种. 已知的 121 属全部属于已经灭绝的类型, 其中只有无颌类、鱼类和两栖类的少数属可以归入到现生的科一级分类单元. 热河脊椎动物群的多样性已经远远超过了同期巴西的 Santana 动物群和西班牙的 Las Hoyas 动物群; 即便和世界著名的化石宝库, 如德国晚侏罗世的 Solnhofen 动物群, 或者是德国始新世的 Messel 动物群相比, 在脊椎动物种类的多样性方面也毫不逊色; 因此无论从化石保存的完整和精美程度还是多样性的构成来看, 都无疑属于一个世界级的化石宝库. 热河脊椎动物群多样性的形成具有复杂的生物、地质与环境背景. 对不同类群脊椎动物生态习性和食性等多样性的分析还显示, 习性和食性的分化无疑在热河脊椎动物不同等级的分类单元多样性的形成中起到了关键的作用. 而且, 热河生态系统中脊椎动物与植物和无脊椎动物的相互作用以及各门类脊椎动物演化的规律和关键特征的产生也都扮演了重要的角色.

关键词热河生物群
早白垩世
脊椎动物
多样性
特异埋藏

1 背景和简介

热河生物群是一个生活于早白垩世中期(131~120 Ma^[1,2]), 主要分布在东亚地区的陆生、湖泊相生物群. 目前已报道的化石包括无脊椎动物的腹足类、双壳类、甲壳类(叶肢介、蜃虫、介形虫和虾

类)、蛛形类和昆虫, 脊椎动物的无颌类、鱼类(软骨鱼类、鲟形类、弓鳍鱼类和骨舌鱼类)、两栖类(无尾类和有尾类)、龟鳖类、离龙类、有鳞类、翼龙、恐龙(蜥臀类和鸟臀类)、鸟类(基干鸟类、反鸟类和今鸟类)和哺乳动物(三尖齿兽类、多瘤齿兽类、对齿兽类、后兽类和真兽类), 以及藻类、苔藓、蕨类、裸子植物、

引用格式: Zhou Z H, Wang Y. Vertebrate diversity of the Jehol Biota as compared with other lagerstätten. *Sci China Earth Sci*, 2010, doi: 10.1007/s11430-010-4094-9

被子植物等主要植物门类。丰富的化石,精美的保存和该地区独特的地质背景为研究各门类生物的演变以及早白垩世地球陆地生态系统的演化打开了一扇重要的窗口^[3-5]。广义的热河生物群的分布范围广,包括了我国北方大部、蒙古、哈萨克斯坦、西伯利亚以及日本和朝鲜半岛地区,但狭义的概念主要包括了我国的冀北-辽西-内蒙古东南部等热河生物群的核心分布地区。

早在19世纪60年代,法国的传教士Père Armand David开始在辽宁朝阳的凌源地区采集鱼类化石,1880年法国鱼类学家H. E. Sauvage对这些化石进行了研究,并误以为是第三纪鱈鱼类的一个新种,而命名为*Prolebias davidi*,1901年英国鱼类学家A. S. Woodward将其重新命名为戴氏狼鱈鱼(*Lycoptera davidi*)。这些工作代表了热河生物群科学研究的开始。

20世纪20年代,美国地质学家葛利普教授在辽西地区进行了大量地层学和古生物学的野外工作和研究,并提出了“热河动物群”(Jehol Fauna)。这一时期,翁文灏等人对地层的研究也有较大贡献。20世纪30~40年代,该地区的工作以日本学者为主,命名了热河生物群常见的矢部龙(*Yabeinosauru*, 蜥蜴化石)、满洲鳄(*Monjurosuchus*, 离龙类)、满洲龟(*Manchurochelys*)等化石,但包括中国学者在内的其他学者的研究依然不多^[6]。

20世纪50~60年代开始,我国地质古生物学家陆续对该地区的地层和古生物开展了较为系统的研究。1962年,顾知微提出了“热河群”和“热河生物群”的概念。刘宪亭等^[7]对该地区鱼类化石首次进行了系统的总结。稍后,刘宪亭和周家健^[8]又发表命名了热河生物群另外一种最常见的鱼类——潘氏北票鲟(*Peipiaosteus pani*)。

20世纪70~80年代,我国学者发表了大量总结性的相关地层古生物学的工作,但热河脊椎动物群方面的研究进展缓慢;90年代开始,大量脊椎动物化石的发现和描述标志着热河脊椎动物群的研究进入了一个全新的阶段。目前发现的脊椎动物化石的类群和属种的多样性,已经超过了同期世界任何一个地区和地点。

近年来,热河生物群的研究一直受到学界较大的关注。不仅在鸟类及其飞行与羽毛的起源方面以及诸多重要生物门类(如鸟类、哺乳类、翼龙、两栖

类、昆虫和被子植物)的早期演化等方面持续取得了一些重要发现和突破^[9-16],而且还在热河生物群的生物地层学、年代地层学、古地磁学以及古环境研究等方面取得了长足的进步^[17-21]。这些都为探索热河脊椎动物群多样性的特征和形成机理奠定了基础。

值得指出的是,我国东北地区中生代晚期地层中发现的重要化石,从侏罗纪一直延续到白垩纪的中期,分属不同的生物群。例如,中/晚侏罗世的燕辽生物群,又称道虎沟生物群,近年来除发现大量的昆虫化石外,还包括了许多重要的脊椎动物如原始的哺乳动物和带羽毛的恐龙等^[22-25],虽然在一些生物类群上和热河生物群也有一定的联系,但其生物组合与热河生物群存在很大差异。再如,早新生生物群为白垩纪中期的一个生物群,和热河生物群具有较大的差异,也应分属不同生物群。本文的研究仅涉及热河群(在本文中,热河群自下向上包括大北沟组、义县组和九佛堂组)及其相当地层中所含的热河生物群,化石统计的范围限于上文所说的狭义热河生物群的分布区,即冀北、辽西和内蒙古东南部等典型热河动物群化石最为丰富的地区。我国北方其他一些地区早白垩世的陆相地层中也发现一些热河生物群的分子(如新疆、甘肃、内蒙古中西部、陕西、吉林、山东等地),但因资料相对缺乏且研究较薄弱,暂不包括在本文统计之中。

2 热河生物群脊椎动物多样性分析

热河生物群已经发表的鸟类有33属39种,在全球已经命名的近100种有效的中生代鸟类化石中,热河的鸟类约占到其中的三分之一,而1990年以来命名的中生代鸟类化石中,中国的化石超过了40%^[26]。中国的鸟化石绝大多数保存了几乎完整的骨架,许多还伴有精美的羽毛,由此所提供的早期鸟类演化分异的信息是其他地区无法媲美,更是无法替代的。

热河生物群的鸟类大多数为树栖的种类。它们在形态、大小、飞行、食性、习性等方面均出现了显著的分化,代表了鸟类演化历史上第一次大规模的辐射事件。

热河生物群的恐龙迄今发现了至少30属35种。据美国宾州大学恐龙学者Peter Dodson统计,我国发现的恐龙化石种类已经位列世界第一(尤海鲁,2009年10月个人通讯),其中超过三分之二的种类是在

1990年后发表的. 热河生物群的恐龙就占到约 20%. 其种类和数量可能已经超过了其他任何一个恐龙动物群.

热河生物群的恐龙中, 多半属于蜥臀类中的兽脚类, 至少包括 21 属 24 种, 约占热河恐龙总数的三分之二. 许多带有羽毛; 以出现树栖和大量植食性种类为特征. 若干白垩纪的恐龙类群开始出现或已经发生分化^[27-30].

热河生物群的翼龙已经发表的至少有 17 属 17 种, 可以归入 10 个科和 1 个超科. 其中绝大多数为短尾的翼手龙类, 只有 1 属 1 种为喙嘴龙类(属于短尾的蛙嘴龙类). 无疑, 主要由于热河生物群翼龙的发现和研究, 我国已经成为了世界上翼龙最为丰富的国家之一. 无论在发现的数量、种类还是保存的精美程度上都已超过了德国著名的 Solnhofen 晚侏罗世的翼龙动物群, 后者迄今发现的仅有 8 属, 约 16~19 种 (Helmut Tischlinger, 2010 年 1 月, 个人通讯).

热河生物群翼龙的发现在很大程度上改变了我们对翼龙生态空间分布的认识. 以往发现的翼龙多生活在海滨的环境. 大陆典型湖滨环境翼龙的发现表明, 到了早白垩世, 翼龙的生态辐射范围已经扩大了更广泛的领域^[31-33].

尽管中生代哺乳动物大约有 300 个属, 而热河生物群仅仅包括 13 属 15 种, 但是考虑到全球早白垩世超过 50 个不同地点发现的大约 100 种哺乳动物几乎都是零碎的牙齿和少量骨骼, 而热河生物群的哺乳类则几乎全为完整或较完整的骨架, 因此能提供的早期哺乳类演化的信息是其他地区无法相比的^[26]. 热河生物群已知的哺乳动物可以归入三尖齿兽类 (Triconodonta)、多瘤齿兽类 (Multituberculata)、对齿兽类 (Symmetrodonta)、后兽类 (Metatheria) 和真兽类 (Eutheria) 这五大类群, 几乎所有中生代哺乳动物主要类群均有其代表. 其中, 三尖齿兽类、多瘤齿兽类和对齿兽类均为中生代重要的原始哺乳动物类群, 而后兽类和真兽类的出现为有袋类和胎盘类哺乳动物在新生代的繁盛奠定了基础^[13,34-36].

除了鸟类、恐龙、翼龙和哺乳动物外, 热河生物群的鱼类、两栖类、龟鳖类、离龙类和有鳞类等均出现了明显的辐射现象.

热河生物群的无颌类为 1 目 1 科 1 属 1 种, 属于世界已知最早的淡水七鳃鳗类^[37]. 鱼类包括了 4 目 (或更高分类单元) 6 科 7 属 13 种, 另有 1 未定科和 1

未定属种). 其中软骨鱼类 1 未定属种, 鲟形目 2 科 3 属 4 种, 弓鳍鱼目 1 科 1 属 1 种. 属种分化最大的为真骨鱼类, 其中骨舌鱼超目包括 2 科 2 属的 7 种, 另有真骨鱼类 1 未定目、科中的 1 属 1 种.

已记述的热河两栖类均属于滑体两栖类 (lissamphibians), 包括无尾目(蛙类)和有尾目(蝾螈类)各 4 属 4 种, 另有较进步蛙类未定目、科中的 1 个未定属种^[38]. 它们代表了这一时期滑体两栖类在东亚地区最早的一次辐射事件^[39], 以个体数量多, 种类分异度大, 以及现生两栖类科级单元的出现(如盘舌蟾类等)为特征^[40,41]. 虽然确定科级的只有 1 属, 其他 7 属暂时未定科名, 但有的种类如中蟾 (*Mesophryne*) 可能属于已灭绝的科^[39,42], 有的如辽西蝾 (*Liaoxitriton*)、皇家蝾 (*Regalerypeton*) 则与某些现生类群的起源有密切关系^[11,14,43].

龟鳖类归入龟鳖目, 包括 1 个灭绝科的 2 属 2 种. 尽管个体数量在热河群的一些层位相当丰富, 但种类的分化程度并不高.

离龙类化石全部可归入已经灭绝了的离龙目, 目前包括 3 科 5 属 7 种. 其中, 柴摩岛龙科 (*Simiodosauridae*) 包括 2 属 3 种, 潜龙科 (*Hyphalosauridae*) 1 属 2 种, 满洲鳄科 (*Monjurosuchidae*) 2 属 2 种. 这些水生或半水生的爬行类代表了热河湖泊系统食物链的顶层捕食者.

有鳞类化石归入有鳞目, 包括了 5 属 5 种蜥蜴类, 但在科级分类均为未定. 其中 2 属 2 种 (*Yabeinosaurus tenuis*^[44]; *Liushusaurus acanthocaudata*^[45]) 属于劳亚大陆侏罗纪蜥蜴类群的古老孑遗种类, 1 属 1 种 (*Xianglong zhai*^[46]) 属于鬣蜥亚目 (*Iguania*), 其他为硬舌亚目 (*Scleroglossa*) 的代表^[14,43,47].

综上所述, 热河生物群的脊椎动物已知有 121 属、142 种. 其中, 121 属均为已灭绝属, 且绝大多数属于已经灭绝的科, 只有无颌类、鱼类和两栖类中的少数属可以归入到现生的科一级分类单元 (图 1, 表 1). 随着这些年新发现的报道, 估计属的数量还会有所增加. 科一级的脊椎动物分类单元的统计较为困难, 因为许多类群尚未建立科, 且其研究还处于较为初步的阶段. 这一情况同样在种一级分类单元的统计中存在. 预计随着工作的深入, 目前统计的种的数字还会有更大的提升空间.

另根据初步统计, 如包括我国境内的其他广义热河生物群分布区 (新疆、甘肃、内蒙古中西部、陕

表1 热河生物群的脊椎动物

目或更高分类单元	科	属	种
无颌类: 1目1科1属1种			
七鳃鳗目 (Petromyzontiformes)	七鳃鳗科(Petromyzontidae)	中生鳗(<i>Mesomyzon</i>)	孟氏中生鳗(<i>M. mengae</i>)
鱼类: 4目6科7属13种(另有1属种未定)			
板鳃亚纲 (Elasmobranchii)	弓鲛超科(Hybodontoidae)	未定	未定
鲟形目 (Acipenseriformes)	北票鲟科(Peipiaosteidae)	北票鲟(<i>Peipiaosteus</i>)	丰宁北票鲟(<i>P. fengningensis</i>) 潘氏北票鲟(<i>P. pani</i>)
		燕鲟(<i>Yanosteus</i>)	长背鳍燕鲟(<i>Y. longidorsalis</i>)
	匙吻鲟科(Polyodontidae)	原白鲟(<i>Protopsephurus</i>)	刘氏原白鲟(<i>P. liui</i>)
弓鳍鱼目(Amiiformes)	中华弓鳍鱼科(Sinamiidae)	中华弓鳍鱼(<i>Sinamia</i>)	师氏中华弓鳍鱼(<i>S. zdanskyi</i>)
骨舌鱼超目 (Osteoglossomorpha)	狼鳍鱼科(Lycoperidae)	狼鳍鱼(<i>Lycoptera</i>)	戴氏狼鳍鱼(<i>L. davidi</i>) 阜新狼鳍鱼(<i>L. fuxinensis</i>) 室井氏狼鳍鱼(<i>L. muroii</i>) 三棵榆树狼鳍鱼(<i>L. sankeyushuensis</i>) 中华狼鳍鱼(<i>L. sinensis</i>) 德永氏狼鳍鱼(<i>L. tokunagai</i>)
	固阳鱼科(Kuyangichthyidae)	吉南鱼(<i>Jinanichthys</i>)	长头吉南鱼(<i>J. longicephalus</i>)
真骨鱼次亚纲(Teleostei)	未定	隆得鱼(<i>Longdeichthys</i>)	罗家峡隆得鱼(<i>L. luojiaxiaensis</i>)
两栖类: 2目1科8属8种(另有1属种未定)			
无尾目(Anura)	盘舌蟾科(Discoglossidae)	丽蟾(<i>Callobatrachus</i>)	三燕丽蟾(<i>C. sanyanensis</i>)
	未定	辽蟾(<i>Liaobatrachus</i>)	葛氏辽蟾(<i>L. grabau</i>)
		中蟾(<i>Mesophryne</i>)	北票中蟾(<i>M. beipiaoensis</i>) (=孟氏大连蟾 <i>Dalianbatrachus mengi</i>)
		宜州蟾(<i>Yizhoubatrachus</i>)	瘦宜州蟾(<i>Y. macilentus</i>)
		未定	未定
有尾目(Urodela)	未定	塘蝾(<i>Laccotriton</i>)	东方塘蝾(<i>L. subsolanus</i>)
		辽西蝾(<i>Liaoxitriton</i>)	钟健辽西蝾(<i>L. zhongjian</i>)
		皇家蝾(<i>Regalrpeton</i>)	围场皇家蝾(<i>R. weichangensis</i>)
		中华蝾(<i>Sinerpeton</i>)	凤山中华蝾(<i>S. fengshanensis</i>)
龟鳖类: 1目1科2属2种			
龟鳖目(Chelonia)	中国龟科(Sinemydidae)	鄂尔多斯龟(<i>Ordosemys</i>)	辽西鄂尔多斯龟(<i>O. liaoxiensis</i>) (=辽西满洲龟 <i>Manchurochelys liaoxiensis</i>)
		满洲龟(<i>Manchurochelys</i>)	满洲满洲龟(<i>M. manchoukuoensis</i>)
离龙类: 1目3科5属7种			
离龙目(Choristodera)	柴摩岛龙科(Simoedosaridae)	伊克昭龙(<i>Ikechosaurus</i>)	高氏伊克昭龙(<i>I. gaoi</i>) 皮家沟伊克昭龙(<i>I. pijiagouensis</i>)
		辽西龙(<i>Liaoxisaurus</i>)	朝阳辽西龙(<i>L. chaoyangensis</i>)
	潜龙科 (Hyphalosauridae)	潜龙(<i>Hyphalosaur</i>)	凌源潜龙(<i>H. lingyuanensis</i>) (=凌源中国水生蜥 <i>Sinohydrosaurus lingyuanensis</i>)
		白台沟潜龙(<i>H. baitaigouensis</i>)	白台沟潜龙(<i>H. baitaigouensis</i>)
	满洲鳄科(Monjurosuchidae)	满洲鳄(<i>Monjurosuchus</i>)	楔齿满洲鳄(<i>M. splendens</i>)
		喜水蜥(<i>Philydosaurus</i>)	朝阳喜水蜥(<i>P. proseilus</i>)
有鳞类: 1目5属5种			
有鳞目(Squamata)	未定	矢部龙(<i>Yabeinosaurus</i>)	细小矢部龙(<i>Y. tenuis</i>) (?=丽热河蜥 <i>Jeholacerta formosa</i>)
	未定	翔龙(<i>Xianglong</i>)	赵氏翔龙(<i>X. zhaoi</i>)
	未定	大凌河蜥(<i>Dalinghosaurus</i>)	长趾大凌河蜥(<i>D. longidigitus</i>)
	未定	辽宁蜥(<i>Liaoningolacerta</i>)	短吻辽宁蜥(<i>L. brevirostra</i>), nomen dubium
	未定	柳树蜥(<i>Liushusaurus</i>)	棘尾柳树蜥(<i>L. acanthocaudata</i>)

目或更高分类单元	科	属	种	
翼龙类: 1 目 10 科 17 属 17 种				
翼龙目(Pterosauria)	蛙嘴龙科(Anurognathidae)	树翼龙 (<i>Dendrorhynchoides</i>)	弯齿树翼龙(<i>D. curvidentatus</i>)	
	?高卢翼龙科(Gallodactylidae)	飞龙(<i>Feilongus</i>)	杨氏飞龙(<i>F. youngi</i>)	
	古魔翼龙科(Anhangueridae)	辽宁翼龙 (<i>Liaoningopterus</i>)	顾氏辽宁翼龙(<i>L. gui</i>)	
	无齿翼龙科(Pteranodontidae)	朝阳翼龙 (<i>Chaoyangopterus</i>)	张氏朝阳翼龙(<i>C. zhangii</i>) (=无齿吉大翼龙 <i>Jidapterus edentus</i> ; =李氏始无齿翼龙 <i>Eopteranodon lii</i> ; =辽西始阿科翼龙 <i>Eoazhdarcho liaoxianensis</i>)	
	翼手龙科(Pterodactylidae)	东方翼龙(<i>Eosipterus</i>)	杨氏东方翼龙(<i>E. yangi</i>)	
		郝氏翼龙(<i>Haopterus</i>)	秀丽郝氏翼龙(<i>H. gracilis</i>)	
	古神翼龙科(Tapejaridae)	中国翼龙(<i>Sinopterus</i>)	董氏中国翼龙(<i>S. dongi</i>) (=季氏华夏翼龙 <i>Huaxiapterus jii</i> ; =谷氏中国翼龙 <i>Sinopterus gui</i>)	
	梳颌翼龙科(Ctenochasmatidae)	北票翼龙(<i>Beipiaopterus</i>)	陈氏北票翼龙(<i>B. chenianus</i>)	
		华夏翼龙(<i>Cathayopterus</i>)	葛氏华夏翼龙(<i>C. grabau</i>)	
		鸢翼龙(<i>Elanodactylus</i>)	长指鸢翼龙(<i>E. prolatus</i>)	
		格格翼龙(<i>Gegepterus</i>)	张氏格格翼龙(<i>G. changae</i>)	
	准噶尔翼龙超科 (<i>Dsungaripteroidea</i>)	森林翼龙(<i>Nemicolopterus</i>)	隐居森林翼龙(<i>N. crypticus</i>)	
	帆翼龙科(Istiodactylidae)	努尔哈赤翼龙 (<i>Nurhachius</i>)	布氏努尔哈赤翼龙(<i>N. ignaciobritoi</i>)	
		红山翼龙 (<i>Hongshanopterus</i>)	湖泊红山翼龙(<i>H. lacustrisi</i>)	
		辽西翼龙(<i>Liaoxipterus</i>)	短颌辽西翼龙(<i>L. brachyognathus</i>)	
		帆翼龙(<i>Istiodactylus</i>)	中国帆翼龙(<i>I. sinensis</i>)	
		鸟掌翼龙科 Ornithocheiridae	北方翼龙(<i>Boreopterus</i>)	崔氏北方翼龙(<i>B. cuiiae</i>)
鸟臀类: 1 目 3 科 7 属 10 种				
鸟臀目(Ornithischia)	异齿龙科(Heterodontosauridae)	天宇龙(<i>Tianyulong</i>)	孔子天宇龙(<i>T. confuciusi</i>)	
	甲龙类(Ankylosauria) 结节龙科 (Nodosauridae)	辽宁龙(<i>Liaoningosaurus</i>)	奇异辽宁龙(<i>L. paradoxus</i>)	
	新角龙类(Neoceratopsia) 鸚鵡嘴 龙科(Psittacosauridae)	鸚鵡嘴龙(<i>Psittacosaurus</i>)	陆家屯鸚鵡嘴龙(<i>P. lujiatunensis</i>) 梅勒营鸚鵡嘴龙(<i>P. meileyingensis</i>) 蒙古鸚鵡嘴龙(<i>P. mongoliensis</i>) 戈壁鸚鵡嘴龙(<i>P. gobiensis</i>)	
		红山龙(<i>Hongshanosaurus</i>)	侯氏红山龙(<i>H. hou</i>)	
	新角龙类科未定	辽角龙(<i>Liaoceratops</i>)	燕子沟辽角龙(<i>L. yanzigouensis</i>)	
	鸟脚亚目(Ornithopoda)科未定	热河龙(<i>Jeholosaurus</i>)	上园热河龙(<i>J. shangyuanensis</i>)	
	禽龙类(Iguanodontia)科未定	锦州龙(<i>Jinzhouosaurus</i>)	杨氏锦州龙(<i>J. yangi</i>)	
	蜥臀类: 1 目 8 科 23 属 25 种(另有 1 未定种)			
	蜥臀目(Saurischia)	巨龙超科(Titanosauroidea)	盘足龙(<i>Euhelopus</i>)	盘足龙未定种(<i>Euhelopus</i> sp.)
		巨龙形类(Titanosauriformes)	东北巨龙(<i>Dongbeititan</i>)	董氏东北巨龙(<i>D. dongi</i>)
暴龙超科(Tyrannosauroidea)		帝龙(<i>Dilong</i>)	奇异帝龙(<i>D. paradoxus</i>)	
		盗王龙(<i>Raptorex</i>)	克氏盗王龙(<i>R. kriegsteini</i>)	
		中国暴龙(<i>Sinotyrannus</i>)	喀左中国暴龙(<i>S. kazuoensis</i>)	
虚骨龙类(Coelurosauria)未定科		原始祖鸟 (<i>Protarchaeopteryx</i>)	粗壮原始祖鸟(<i>P. robusta</i>)	
		义县龙(<i>Yixianosaurus</i>)	长掌义县龙(<i>Y. longimanus</i>)	
美颌龙科(Compsognathidae)		中华龙鸟(<i>Sinosauropteryx</i>)	原始中华龙鸟(<i>S. prima</i>)	
		华夏颌龙(<i>Huaxiagnathus</i>)	东方华夏颌龙(<i>H. orientalis</i>)	
		中华丽羽龙 (<i>Sinocalliopteryx</i>)	巨型中华丽羽龙(<i>S. gigas</i>)	

续(表1)

目或更高分类单元	科	属	种		
蜥臀目(Saurischia)	手盗龙类(Maniraptora)	中国猎龙(<i>Sinovenator</i>)	张氏中国猎龙(<i>S. changii</i>)		
		伤齿龙科(Troodontidae)	寐龙(<i>Mei</i>)	龙形寐龙(<i>M. long</i>)	
			曲鼻龙(<i>Sinusoasus</i>)	巨齿曲鼻龙(<i>S. magnodens</i>)	
	驰龙科(Dromaeosauridae)	金凤龙(<i>Jinfengopteryx</i>)	华美金凤龙(<i>J. elegans</i>)		
		中国鸟龙(<i>Sinornithosaurus</i>)	郝氏中国鸟龙(<i>S. haoiana</i>)		
			千禧中国鸟龙(<i>S. millenii</i>)		
		小盗龙(<i>Microraptor</i>)	顾氏小盗龙(<i>M. gui</i>)		
			赵氏小盗龙(<i>M. zhaoianus</i>)		
		纤细盗龙(<i>Graciliraptor</i>)	陆家屯纤细盗龙(<i>G. lujiatunensis</i>)		
	窃蛋龙次亚目(Oviraptorsauria)	天宇盗龙(<i>Tianyuraptor</i>)	奥氏天宇盗龙(<i>T. ostromi</i>)		
		科未定	切齿龙(<i>Incisivosaurus</i>)	高氏切齿龙(<i>I. gauthieri</i>)	
	尾羽龙科(Caudipteridae)	尾羽龙(<i>Caudipteryx</i>)	董氏尾羽龙(<i>C. dongi</i>)		
			邹氏尾羽龙(<i>C. zoui</i>)		
	镰刀龙超科(Therizinosauroidea)	似鸟龙次亚目(Ornithomimosauria)	义县似尾羽龙(<i>S. yixianensis</i>)		
			似鸟龙科(Ornithomimidae)	意外北票龙(<i>B. inexpectus</i>)	
		神州龙(<i>Shenzhousaurus</i>)	东方神州龙(<i>S. orientalis</i>)		
鸟类: 13 目 14 科 33 属 39 种					
热河鸟目(Jeholornithiformes)	热河鸟科(Jeholornithidae)	热河鸟(<i>Jeholornis</i>)	原始热河鸟(<i>J. prima</i>) (=中华神州鸟 <i>Shenzhouraptor sinensis</i>) (=东方吉祥鸟 <i>Jixiangornis orientalis</i>)		
会鸟目(Sapeornithiformes)	会鸟科(Sapeornithidae)	会鸟(<i>Sapeornis</i>)	朝阳会鸟(<i>S. chaoyangensis</i>) 窄脊会鸟(<i>S. angustis</i>)		
孔子鸟目(Confuciusornithiformes)	孔子鸟科(Confuciusornithidae)	始孔子鸟(<i>Eoconfuciusornis</i>)	郑氏始孔子鸟(<i>E. zhengi</i>)		
		孔子鸟(<i>Confuciusornis</i>)	圣贤孔子鸟(<i>C. sanctus</i>) 杜氏孔子鸟(<i>C. dui</i>) 孙氏孔子鸟(<i>C. suni</i>) 川州孔子鸟(<i>C. chuonzhous</i>) 费氏孔子鸟(<i>C. feducciai</i>)		
		长城鸟(<i>Changchengornis</i>)	横道子长城鸟(<i>C. hengdaoziensis</i>)		
		锦州鸟(<i>Jinzhouornis</i>)	义县锦州鸟(<i>J. yixianensis</i>) 章吉营锦州鸟(<i>J. zhangjiyingia</i>)		
		钟健鸟(<i>Zhongjianornis</i>)	杨氏钟健鸟(<i>Z. yangi</i>)		
		中鸟(<i>Zhongornis</i>)	郝氏中鸟(<i>Z. haoae</i>)		
		原羽鸟目(Propterygiformes)	原羽鸟科(Propterygidae)	原羽鸟(<i>Propteryx</i>)	丰宁原羽鸟(<i>P. fengningensis</i>)
		始反鸟目(Eoentornithiformes)	始反鸟科(Eoentornithidae)	始反鸟(<i>Eoentornis</i>)	步氏始反鸟(<i>E. buhleri</i>)
		长翼鸟目(Longipterygiformes)	长翼鸟科(Longipterygithidae)	长翼鸟(<i>Longipteryx</i>)	朝阳长翼鸟(<i>L. chaoyangensis</i>)
				长嘴鸟(<i>Longirostravis</i>)	韩氏长嘴鸟(<i>L. hani</i>)
扇尾鸟(<i>Shanweinia</i>)	库氏扇尾鸟(<i>S. cooperorum</i>)				
抓握鸟(<i>Rapaxavis</i>)	潘氏抓握鸟(<i>R. pani</i>)				
		波罗赤鸟(<i>Boluochia</i>)	郑氏波罗赤鸟(<i>B. zhengi</i>)		

续(表 1)

目或更高分类单元	科	属	种
华夏鸟目 (Cathayornithiformes)	华夏鸟科(Cathayornithidae)	始华夏鸟(<i>Eocathayornis</i>) 华夏鸟(<i>Cathayornis</i>)	沃氏始华夏鸟(<i>E. walkeri</i>) 燕都华夏鸟(<i>Y. yandica</i>) (=有尾华夏鸟 <i>Cathayornis caudatus</i> ; =异常华夏鸟 <i>Cathayornis aberransis</i> ; =三燕龙城鸟 <i>Longchengornis sanyanensis</i> ; =侯氏尖嘴鸟 <i>Cuspirostrisornis houi</i> ; =六齿大嘴鸟 <i>Largirostrornis sexdentornis</i>) 三塔中国鸟(<i>S. santensis</i>)
辽西鸟目 (Liaoxiornithiformes)	辽西鸟科(Liaoxiornithidae)	中国鸟(<i>Sinornis</i>) 辽西鸟(<i>Liaoxiornis</i>)	娇小辽西鸟(<i>L. delicatus</i>) (=小凌源鸟 <i>Lingyuanornis parvus</i>)
冀北鸟目 (Jibeiniaithiformes)	冀北鸟科(Jibeiniaithidae)	冀北鸟(<i>Jibeinia</i>)	滦河冀北鸟(<i>J. luanchera</i>)
反鸟亚纲(Enantiornithes)	未定	鹏鸟(<i>Pengornis</i>) 细弱鸟(<i>Vescornis</i>) 副原羽鸟 (<i>Paraprotopteryx</i>) 神七鸟(<i>Shenqiornis</i>)	侯氏鹏鸟(<i>P. houi</i>) 河北细弱鸟(<i>V. hebeiensis</i>) 秀丽副原羽鸟 (<i>P. gracilis</i>) 孟氏神七鸟(<i>S. mengi</i>)
辽宁鸟目 (Liaoningornithiformes)	辽宁鸟科(Liaoningornithidae)	辽宁鸟(<i>Liaoningornis</i>)	长趾辽宁鸟(<i>L. longidigitris</i>)
朝阳鸟目 (Chaoyangornithiformes)	朝阳鸟科(Chaoyangornithidae)	朝阳鸟(<i>Chaoyangia</i>) 未定 松岭鸟(<i>Songlingornis</i>)	北山朝阳鸟(<i>C. beishanensis</i>) 凌河松岭鸟(<i>S. linghensis</i>)
燕鸟目 (Yanornithiformes)	燕鸟科(Yanornithidae)	燕鸟(<i>Yanornis</i>)	马氏燕鸟(<i>Y. martini</i>) (=吴氏异齿鸟 <i>Aberratiodontus wui</i>)
义县鸟目 (Yixianornithiformes)	义县鸟科	义县鸟(<i>Yixianornis</i>)	葛氏义县鸟(<i>Y. grabaui</i>)
今鸟亚纲(Ornithurae)	红山鸟科(Hongshanornithidae)	红山鸟(<i>Hongshanornis</i>) 长腿鸟(<i>Longicrusavis</i>) 未定 古喙鸟(<i>Archaeorhynchus</i>) 未定 建昌鸟(<i>Jianchangornis</i>)	高冠红山鸟(<i>H. longicresta</i>) 侯氏长腿鸟(<i>L. houi</i>) 匙颌古喙鸟(<i>A. spathula</i>) 小齿建昌鸟(<i>J. microdonta</i>)
哺乳类: 3目5科13属15种			
三尖齿兽目 (Triconodonta)	戈壁兽科(Gobiconodontidae)	戈壁兽(<i>Gobiconodon</i>) 弥曼齿兽(<i>Meemannodon</i>)	索菲娅戈壁兽(<i>G. zoffiae</i>) 陆家屯弥曼齿兽(<i>M. lujiatunensis</i>)
	爬兽科(Repenomamidae)	爬兽(<i>Repenomamus</i>)	强壮爬兽(<i>R. robustus</i>) 巨爬兽(<i>R. giganticus</i>)
	热河兽科(Jeholodentidae)	热河兽(<i>Jeholodens</i>) 燕兽(<i>Yanoconodon</i>)	金氏热河兽(<i>J. jenkinsi</i>) 阿氏燕兽(<i>Y. allini</i>)
多瘤齿兽目 (Multituberculata)	始俊兽科(Eobaataridae)	中国俊兽(<i>Sinobaatar</i>)	凌源中国俊兽(<i>S. lingyuanensis</i>)
对齿兽目 (Symmetrodonta)	鼯兽科(Spalacotheriidae)	尖吻兽(<i>Akidolestes</i>) 毛兽(<i>Maotherium</i>) 张和兽(<i>Zhangheotherium</i>)	西氏尖吻兽(<i>A. cifellii</i>) 中国毛兽(<i>M. sinensis</i>) 亚洲毛兽(<i>M. asiaticus</i>) 五尖张和兽(<i>Z. quinquecuspidens</i>)
后兽类(Metatheria)	未定	中国袋兽(<i>Sinodelphys</i>)	沙氏中国袋兽(<i>S. szalayii</i>)
真兽类(Eutheria)	未定	始祖兽(<i>Eomaia</i>) 无脊兽(<i>Acristatherium</i>) 锯齿盗兽(<i>Juchilestes</i>)	攀援始祖兽(<i>E. scansoria</i>) 燕无脊兽(<i>A. yanensis</i>) 辽宁锯齿盗兽(<i>J. liaoningensis</i>)

西、吉林、山东等地), 我国境内的广义热河脊椎动物群的总种类将达到约 180 种. 由于国外的化石资料尚

不完全, 地层对比研究也存在争论, 所以广义热河生物群的脊椎动物种数还无法准确统计.

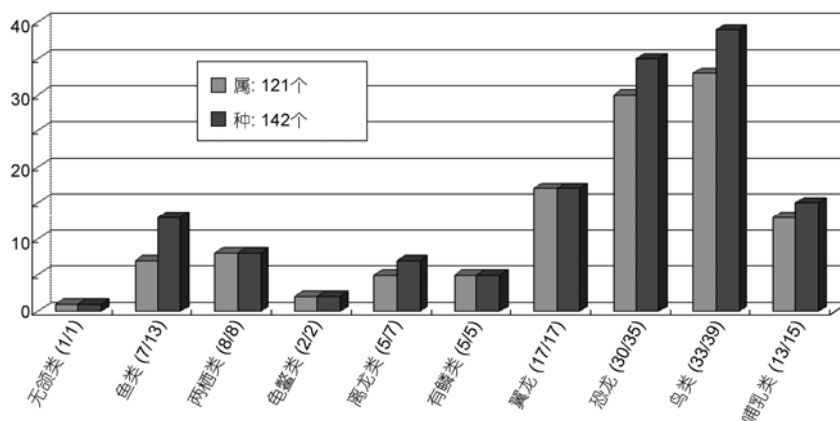


图1 热河脊椎动物群不同类群属种数量的比较

分类单元后的括号中分别是属和种的数量

3 热河脊椎动物群食性和生态习性的分异

热河脊椎动物群丰富的多样性组成特征不仅体现在, 从最低等的无颌类到高等的鸟类和哺乳类各主要脊椎动物类群的出现和显著的分化, 而且还表现在不同类群在食性和生态习性上的明显分异。

热河脊椎动物群中, 较低等的种类多适应水生或半水生的环境。它们构成了热河湖泊生态系统的上层食物链。这些类群包括无颌类、鱼类、两栖类、龟鳖类和离龙类等。无颌类为寄生动物。属于软骨硬鳞鱼类的鲟鱼类是鱼类中个体最大的, 最长可达 100 多厘米, 它们多营滤食的生活^[48]; 数量最丰富的真骨鱼类多为肉食类。两栖类均为肉食性, 推测以昆虫、蠕虫等为食, 生活在靠近水体的地方。龟鳖类化石数量较大, 已知种类具有水生的特征。离龙类为已灭绝的水生或半水生的爬行动物。其中满洲鳄营半水生的生活^[49]; 第二类潜龙为水生, 食鱼, 以显著加长的脖子和尾巴为主要特征, 有大型(体长超过 1 m)和小型(体长约几十厘米)两个种类^[50], 小型种(白台沟潜龙)的化石数量巨大; 第三类的代表是伊克昭龙, 它体型巨大, 具有加长的吻部, 习性凶猛, 类似于鲨鱼, 是水中霸主^[51]。

蜥蜴类与鱼类等其他低等脊椎动物不同, 具有典型陆生的特征。新发现的矢部龙化石显示出强壮的身躯, 成体吻臀距超过 30 cm, 更正了人们过去长期认为的它体型细弱(其实是幼年个体特征)的看法, 这类动物的习性也应与现生的较大型陆生蜥蜴相似^[44], 但一件新的化石材料显示其腹中保存有鱼的

残骨, 显示出至少一部分食鱼的食性(个人观察, 王原)。近年命名的大凌河龙的后肢指示出了它适于攀援的特性^[52]。翔龙除了栖息于树上之外, 它独特的翼膜, 显然代表了一类特殊的滑翔生活的原始蜥蜴类型^[46]。因此, 森林环境在热河蜥蜴类的演化分异中扮演了重要角色。

热河生物群恐龙属种较多, 在生态习性上也出现了较大的分化。尽管多数恐龙为地面行走或奔跑的动物, 但具有树栖能力的恐龙在热河生物群也有发现(如小盗龙), 改变了人们对一些恐龙传统认识的同时, 也支持了鸟类飞行的树栖起源假说。热河恐龙群在个体大小方面显然具有很大的差异。植食的鸢嘴龙便是其中个体较小的一类。食肉的赵氏小盗龙的个体有些还不如同期的鸟类, 与其个体相当的中国鸟龙甚至已经发育了毒腺^[53]。暴龙类虽然个体较大, 但和晚白垩世的种类相比, 仍然较小^[29,54,55], 即使如此, 它们和美颌龙类^[56-58]一起, 构成了热河生物群陆地食物链的顶层动物和最凶猛的肉食者。锦州龙则属于禽龙类, 个体巨大, 可达 6~7 m 长, 而属于巨龙类的蜥脚类恐龙应当为热河动物群最大的恐龙^[59,60]。

鸟臀目在热河生物群有不少的代表, 如鸢嘴龙和锦州龙, 它们都是以植食为主的恐龙。热河生物群的恐龙组合中, 除了一些凶猛、肉食的兽脚类恐龙(如中华龙鸟的胃中就常常保存哺乳动物和蜥蜴的残骸)外, 同时也出现了许多植食的兽脚类恐龙, 不少化石还保存了胃石, 如属于窃蛋龙类的尾羽龙, 属于似鸟龙类的神州龙等^[61]。属于窃蛋龙类的切齿龙, 长

有一对强大的门齿状的前颌骨齿, 可能为十分特化了的嗜食植物的恐龙^[62]. 这些发现丰富了我们对于兽脚类恐龙食性分化的认识. 大量植食性恐龙种类的存在构成了热河恐龙动物群的一个显著特征.

翼龙作为最早适应飞行的脊椎动物, 也以树栖种类居多. 热河生物群的翼龙显然也不例外. 不同类型的翼龙虽然多以食鱼为主, 但也出现了明显食性分化的现象, 滤食和植食性的种类也有发现. 例如, 翼龙中的中国翼龙可能就是食种子的(个人观察, 周忠和). 此外, 在身体大小方面更是出现了显著的分化, 其差异程度超过了鸟类. 最小的近于燕子大小, 如隐居森林翼龙^[33]; 大者如辽宁翼龙, 可能是我国目前所发现的最大的翼龙化石, 翼展宽度推测可达 5 m, 堪称这一时期的空中巨无霸^[32].

现生鸟类中, 树栖种类居多, 早期的鸟类也是如此. 事实上, 脚趾的对握和树栖能力的获取在鸟类和飞行起源的过程中起到了重要的作用. 已有的发现表明, 树栖鸟类代表了鸟类演化中最原始的生态类型. 热河生物群中已知的鸟类种类中, 树栖类型占据了较大的优势. 除了最为进步的今鸟类的种类以地栖适应为主要特征外, 无论是在中生代最为繁盛的反鸟类还是更原始的基干的代表(如热河鸟、会鸟、孔子鸟), 在这一时期均表现为以树栖适应为主要特征^[63-65].

限于保存的因素, 迄今我们对热河鸟类的食性还了解有限. 尽管推测有不少的种类(如多数的反鸟类)可能以食昆虫等无脊椎动物为主, 但缺少直接的化石证据. 幸运的是, 还是有不少的种类保存了其食物的直接证据. 例如, 热河鸟和会鸟的多件标本保存了种子化石, 可能以食种子为主^[66]. 这些鸟类的食性和它们的颌的特征以及生活环境也较为吻合. 尽管个别孔子鸟标本保存了食鱼的证据^[67], 但其主要食性尚难以肯定. 基干的今鸟类中, 燕鸟和建昌鸟显然是食鱼类的鸟类, 并且有多例直接的鱼类残骸为证^[4,68]; 古喙鸟则可能是植食性的, 因为多件已发现的标本都保存了大量的胃石^[69]. 一些反鸟类的种类(如长嘴鸟类), 其头骨和颌的特征似乎指示滤食的适应^[70,71], 长翼鸟可能是食鱼的, 但已知反鸟类的化石尚没有保存有关食性的直接证据^[72]. 根据大多数鸟类树栖的习性推测, 昆虫应当是许多鸟类(特别是反鸟类)的重要食物来源, 但迄今尚未见报道有食昆虫的直接证据. 由此可见, 即使在同一鸟类类群(如今

鸟类)中, 鸟类也出现了明显食性的分化.

哺乳类已发现的种类中, 根据牙齿特征的推断, 大多数属种可能是以昆虫或蠕虫为食的; 多瘤齿兽类是杂食的; 而爬兽为肉食性的动物, 其中一件个体的腹中甚至发现了恐龙的残骸, 虽然目前还无法判断是主动猎食还是食腐^[36,73]. 此外, 在个体大小方面, 哺乳动物显然也出现了明显的分异. 虽然一般个体很小, 如真兽类和后兽类, 但同时拥有中生代最大的哺乳动物之一——爬兽. 在习性方面, 对齿兽类(如张和兽)等可能为地面活动为主, 具有半趴卧式的运动姿态^[74], 但属于原始真兽类和后兽类的代表则具有了攀援的习性^[35].

总之, 热河脊椎动物群多样性构成, 除了反映在属种和更高级分类单元上的数量上, 还充分表现出它们在生态习性和食性等方面的巨大分异. 习性和食性的分化无疑在热河脊椎动物不同等级的分类单元多样性的形成中起到了关键的作用.

4 热河生物群脊椎动物多样性的形成机理

热河生物群脊椎动物群各个重要门类的发现和研究所认识早白垩世全球陆地生态系统生物多样性的构成和演化提供了重要的证据. 其多样性的形成可能具有多种复杂的生态环境背景. 中生代晚期东亚地区独特的古环境、古地理以及陆地湖泊生态系统的演变无疑均是不可忽视的因素.

东亚和中亚地区在侏罗纪中期-早白垩世的早期曾经处于相对的隔绝状态^[75], 但已有的发现似乎表明, 东亚地区从未与外界真正完全隔绝, 而且到了早白垩世的中晚期(热河生物群繁盛的时期), 交流已经相对十分广泛^[75]. 即使在热河生物群出现之前, 以燕辽生物群为代表的中/晚侏罗世的时期, 一些化石类群(如翼龙和哺乳类)明显和欧洲大陆存在交流^[25].

热河生物群不仅包含一些古老或者具有明显区域特色的分子^[76,77], 同时大量的发现表明热河生物群还是许多重要生物类群的“摇篮”和辐射的中心^[75]. 翼龙组合的研究也表明可能代表了多个翼龙类群起源和辐射的地区^[31]. 早白垩世早期开始的欧、亚大陆地理隔绝的消失, 将热河生物群的辐射从东亚地区扩展到了欧洲和世界其他地区, 同时双向的交流可能也不少见, 这导致了热河生物群发现了大量世界性分布的种类^[5], 如恐龙中的禽龙类、驰龙类、甲龙

类等, 鸟类中的反鸟类, 翼龙中的古神翼龙类、古魔翼龙类等, 哺乳类的多瘤齿兽类^[78]、戈壁兽类等^[79]。显然, 古地理的变迁, 以及早白垩世早期欧亚大陆的最终形成对热河脊椎动物群的起源和辐射产生了重要的影响。

东亚地区早白垩世具有复杂的构造和环境背景。例如, 华北岩石圈的减薄和克拉通破坏是当时活跃的全球构造背景(如太平洋板块的俯冲, 大规模岩浆喷发和白垩纪超静磁带的形成等)在这一地区的特有的反映^[80]。东部地区受到强烈的影响, 中西部地区所受影响明显较小。Sha 等^[20]还提出, 当时我国东北地区可能还受到了多次来自东部海侵的影响。早白垩世的全球古气候开始变暖^[81], 这无疑导致了植物群的繁盛。但研究也表明, 总体温暖的背景下, 可能也存在间隙的寒冷期。对热河脊椎动物牙齿氧同位素的分析表明, 在义县组的时期东亚地区平均大气温度还略低于今天(Romain Amiot, 2009年8月, 个人通讯)。在早白垩世可能还存在显著的季节性气候的变化^[4,82]。此外, 该地区这一时期火山活动十分频繁, 对生态系统的更替和新物种的产生可能也有不容忽视的影响。火山活动造成的生物集群死亡事件^[83-85]以及随后的适应辐射频繁、反复进行, 构成该地区生物演替模式的一个重要特色。

热河生物群构成的冀北-辽西及附近地区独特的生态系统中, 丰富的无脊椎动物, 特别是昆虫, 以及热河植物群的多样性构成, 无疑为热河脊椎动物群多样性的形成起到了重要的作用。种类繁多的无脊椎动物和植物所构成的中底层食物链不仅为热河脊椎动物提供了丰富的食物来源, 而且还提供了有利于脊椎动物演化辐射的环境背景。

早白垩世我国东北地区昆虫的辐射可能代表了其演化历史上规模最大的一次。刘平娟等^[86,87]通过对中国北方中生代晚期水生昆虫群落演替与环境变迁的分析, 提出义县组昆虫化石内容独特、丰富, 共16目95科201属271种。和侏罗纪时期相比, 这一时期的水体相对较深, 水体面积较大, 生态系统相对稳定, 可能处于群落发展的稳定时期。该地区整体上为温暖湿润的气候环境, 同时存在季节性干旱-半干旱的小气候环境。有丰富且宁静的深水湖泊, 周围还有其他形式的水体环境, 如沼泽和浅水环境; 附近有高山存在, 且海拔在800 m以上, 高山上有湖泊, 山间有溪流; 土壤营养丰富且水分比较充足, 适宜多种

动植物生存^[87]。

热河植物群以裸子植物的繁盛为特征, 被子植物的辐射规模较小, 但已经出现了明显的分化^[88,89]。早期被子植物与访花昆虫无疑存在协同演化的关系^[90], 且具有水生的特征^[91,92]。森林环境的存在对若干脊椎动物群的演化至关重要。树栖性和植食性的种类在热河脊椎动物群中占有相当高的比例, 这无疑和当时繁盛的森林环境有很大的关系; 如前所述, 无论是鸟类还是翼龙、恐龙、蜥蜴和哺乳类中都有大量的例证。另外, 森林环境(尤其是较高大的蕨类和裸子植物)也为某些蜥蜴类、带毛恐龙和哺乳动物等的滑翔行为提供了必要的势能初始点。

较低等的脊椎动物如鱼类等还为鸟类、翼龙和水生的爬行动物提供了重要的食物资源。例如, 鸟类化石中, 地栖生活的燕鸟和建昌鸟可能都是以鱼类为食的鸟类, 一些化石中保存了鱼类的残骸^[68]。树栖为主的孔子鸟类的食性尚不清楚, 但也有证据标明其食鱼的现象^[67,93]。翼龙中尽管还没有直接的证据, 但根据颌和牙齿的特征, 一般认为大多数的种类可能是食鱼类的^[32]。另外, 在恐龙(如中华龙鸟)的腹中也发现过蜥蜴和哺乳类的残骸。

最后, 还需要指出的是, 早白垩世热河脊椎动物群多样性的丰富和其中一些重要类群自身的演化有密切的关系。例如, 鸟类从晚侏罗世开始出现, 到了这一时期, 许多重要的与飞行相关的结构特征基本形成。例如, 尾综骨、发达的翼, 以及和现代鸟类几乎难以分辨的肩带和胸骨的构造等。以翼龙为例, 早白垩世翼龙组合以无尾的翼手龙类的辐射为主要特征, 在与飞行相关的结构上也出现了许多新的创新, 例如翼掌骨和翼指的加长等。

总之, 热河脊椎动物群多样性的形成既有复杂多变的地质与环境背景的影响, 也有生态系统中脊椎动物和植物和无脊椎动物的相互作用, 同时与各部门脊椎动物演化的规律和关键特征的产生具有密切的关联。

5 热河生物群脊椎动物多样性与其他特异埋藏动物群的比较

目前狭义的热河生物群分布区(即辽宁西部、河北北部、内蒙古东南部)的脊椎动物化石已知有121属142种。其中, 哺乳类13属15种, 鸟类33属39

种, 恐龙 30 属 35 种(另有 1 未定种), 翼龙 17 属 17 种, 有鳞类 5 属 5 种, 离龙类 5 属 7 种, 龟鳖类 2 属 2 种, 两栖类 8 属 8 种(另有 1 属种未定), 鱼类 7 属 13 种(另有 1 属种未定), 无颌类 1 属 1 种(图 1; 表 1)。如果包括我国境内的广义热河生物群其他分布区(新疆、甘肃、内蒙古中西部、陕西、吉林、山东等地), 热河脊椎动物群的种类将达到 180 余种。

由于当前不少中生代脊椎动物化石研究者对建立科级及以上分类单元持保留态度, 而更倾向于只命名有效属种, 使科级及以上分类单元的统计比较困难, 且标准因人而异, 与其他动物群的横向比较更难以把握。因此, 本文主要在属种级与其他动物群进行比较, 个别涉及更高级别。

国外早白垩世陆相脊椎动物群以巴西 Santana 动物群最为著名。该动物群以鱼类和翼龙最为丰富, 迄今尚未发现哺乳动物和鸟类的骨骼, 但有鸟类的羽毛保存, 这很可能和化石保存条件有关^[94]。Santana 动物群包括大约 30 种鱼类(Alexander Kellner, 2010 年 1 月个人通讯), 其中包括软骨鱼类、肉鳍鱼类和辐鳍鱼类^[94]; 4 种恐龙均属于兽脚类^[95], 另外有 2 种蛙类, 2 种鳄化石(A Kellner, 2010 年 1 月, 个人通讯), 以及 6 种龟鳖类^[96]。除了鱼类之外, 该动物群的翼龙种类最为丰富, Kellner 和 Campos^[94]曾估计有 14 种, 大多数个体都不完整, 而且多数可以归入古魔翼龙科(Anhangueridae)和古神翼龙科(Tapejaridae), 这两个科的成员均在热河生物群有所发现。Sayão 和 Kellner^[97]提供的 Santana 组发现的翼龙名单中包括了 11 属 23 种, Kellner(个人通讯)告知作者最新的统计还应当增加 2 种。因此, 除了个别门类在种级别的数量占优, 巴西 Santana 动物群无论在脊椎动物种级以上分类单元还是属种的总体数量上和热河生物群均无法相比。

西班牙 Cuenca 地区早白垩世 La Huérguina Formation(Upper Barremian)的 Las Hoyas 动物群也是同期比较著名的一个动物群, 保存了丰富且精美的动物痕迹化石、蕨类、苏铁、松柏类、早期被子植物、昆虫、鱼类、两栖类、蜥蜴、鳄类、恐龙和鸟类的化石, 其中包括超过 200 件完整的陆生脊椎动物的化石。http://palaeo.gly.bris.ac.uk/Palaeofiles/Lagerstätten/Las_hoyas/lasfauna.html。Las Hoyas 动物群迄今发现的鸟类有 3 属 3 种, 全部属于反鸟类^[98]。该动物群组合中的鱼类化石较为丰富, 约有 12 个属, 分属不同的

大类。两栖类 4 个属, 其中无尾类 *Eodiscologssus* 可归入现生的盘舌蟾科, 另有 1 未定属种可归入负子蟾型类(pipiform); 有尾类有 2 个属; 还有我国至今未发现的阿尔班蟾类(albanerpetontid, 近年来被认为是滑体两栖类除蛙类、蝾螈类和蚓螈类之外的第四个类群, 已灭绝)的 1 个属。蜥蜴化石包括了 3 属 3 种。恐龙以兽脚类 *Pelecanimimus* 最为有名, 另有蜥脚类的零散材料。爬行动物还包括 1 种龟类和 4 种鳄类^[99]。Las Hoyas 只是 La Huérguina Formation 中最著名的化石点, 该组地层和化石还见于 Buenache 和 Uña 等地, 后两个地点除也有较多的鱼类化石外, 还发现了不同于 Las Hoyas 的 2 个无尾类属种和 4 个蜥蜴属种, 以及鳞龙形类(Lepidosauromorphs)的零星材料和龟鳖类的新类型。另外, 这两个地点不但有零散的鳄类(crocodylians)材料, 也有属于 crocodylomorphs 中的新鳄类的化石, 包括至少 3 个科的几个不同的属种, 确切的属种数量还有待确定。已发现的翼龙材料十分破碎, 尚无确切的分类; 恐龙和哺乳动物化石在 Uña 组合保存最好, 恐龙包括了 *Richardoestesia*, *Paronychodon*, *Dromaeosaurine*, *Velociraptorine* 以及 *Hypsilophodontid* 的代表; 哺乳动物化石包括了 *Crusafontia*, *Galveodon*, *multituberculata* 以及 *Eobaartar* 等^[99]。

综合以上三个地区的脊椎动物种类, 西班牙早白垩世的 La Huérguina Formation 约有鱼类 20 个属种, 两栖类 8 属、龟鳖类 3 属、蜥蜴类 8 属、鳄类和鳄形类 9 属、恐龙 7 属, 鸟类 3 属, 哺乳类 4 属(Herculano Alvarenga, 2010 年 2 月, 个人通讯)。此外, 还有翼龙等一些代表。因此, 其脊椎动物已知种的总数量可能不超过 70 个, 和巴西的 Santana 动物群大体相当, 但和热河脊椎动物群相比还有较大的差距, 缺少热河具有的无颌类和离龙类, 但拥有热河所没有的阿尔班蟾类和鳄类。

属于晚侏罗世的德国 Solnhofen 动物群虽然保存在海相地层(泻湖), 但其中的脊椎动物许多来自陆地。狭义的 Solnhofen 化石指出自 Solnhofen Lithographic Limestone(Solnhofen Formation, Lower Tithonian, hybonotum Zone)的化石群, 但 Solnhofen 地区晚侏罗世其他较高或较低层位属于不同组中发现的化石往往包括在内; 例如始祖鸟就不仅发现于 Solnhofen 组, 其第八件标本就发现于稍晚的 Moersheim Formation。我们认为可以统称为 Solnhofen 动物群。据 Helmut Tischlinger 博士(2010 年 1 月, 个人通讯)提供的资料,

该动物群鱼类的分类位置还较为混乱, 他估计属的数量大约在 74~90 之间, 种的数量大约在 107~130 之间. 鸟类有 1 属 2~3 种; 恐龙有 2 属 2 种; 翼龙有 8 属 16~19 种; 鳄类 7~9 属 8~10 种; 喙头蜥类 6 属 6~8 种; 鱼龙类 2~3 属 2~4 种; 有鳞类 4 属 4 种; 龟鳖类 7~9 属 8~10 种. 总体推算, Solnhofen 脊椎动物群大约包括了 111~132 属, 155~190 个种. 与热河生物群相比, Solnhofen 动物群的鱼类种类极多, 超过其全部脊椎动物的一半. 其他种类就相对贫乏, 尤其是鸟类无法和热河鸟类的多样性相比. Solnhofen 动物群拥有热河所缺少的鱼龙类, 但也缺少热河所拥有的两栖类和哺乳类, 其海相保存应是主要原因.

属于中/晚侏罗世的我国燕辽动物群也是一个特异埋藏的动物群, 以保存丰富的昆虫、两栖类, 以及精美的哺乳类、翼龙和带羽毛的恐龙而著称. 该动物群以内蒙古宁城县的道虎沟村最为著名, 也见于辽宁的建平(棺材梁)、建昌(玲珑塔)、凌源(无白丁)以及河北的青龙(干沟)等地, 其发现和研究时间较短, 发掘的规模也还无法和热河生物群相比. 已经记述的脊椎动物共有 19 属 19 种, 以及 3 个未定种^[25]. 其中, 哺乳动物有 4 属 4 种, 恐龙 4 属 4 种, 翼龙 5 属 5 种, 蜥蜴类 1 属 1 种以及 2 个未定种的年轻个体, 有尾两栖类 4 属 4 种, 无尾两栖类 1 个未定属种的幼体, 鱼类 1 属 1 种. 迄今尚未发现鸟类、离龙类或龟鳖类. 脊椎动物中, 以有尾两栖类的个体数量最大, 迄今已经发现了数百件保存完整的骨骼及印痕化石, 显示出不同的生态类型, 并具有一定的分异度^[100~103]. 但总体看, 该动物群迄今发现的脊椎动物属种数量尚远远不及热河生物群.

北美始新世的 Greenriver Formation 化石的研究历史超过了 150 年. 大约发现 60 种脊椎动物化石 (<http://www.ucmp.berkeley.edu/tertiary/eoc/greenriver.html>), 包括了约 14 科 19 属 26 种的鱼类(<http://www.manzanitalab.com/store.php/content/green-river-fish>), 11 种爬行类. 另外还有大量的鸟类和哺乳类, 是新生代的一个著名的化石宝库(fossil Lagerstätte), 但脊椎动物属种总量不及热河生物群的一半.

德国始新世的 Messel 油页岩沉积保存了精美的化石, 甚至包括鸟类的羽毛、哺乳动物的毛发、皮肤印痕、胃容物等软体的组织结构. 化石的发现历史也超过了一百年. 已经发现的脊椎动物达 142 种^[104] (Gerald Mayr, 2010 年 1 月, 个人通讯), 这和热河脊

椎动物群已知种数相同. 其中, 哺乳动物有 45 种, 鸟类有 52 种(至少属于 23 科), 爬行类 32 种(包括了鳄鱼 7 种, 有鳞类 20 种, 以及龟鳖类 5 种, 归入 12 个科), 两栖类(蛙类和蝾螈类)5 种(归入 4 个科), 以及 8 种鱼类(归入 6 个科). 该脊椎动物群的组成中, 鸟类和哺乳类多样性最高, 爬行类次之, 这和新生代鸟类和哺乳类的迅速发展, 并且取代了爬行类在中生代的许多生态空间有很大的关系. 与之相比, 热河生物群爬行动物的多样性最高, 其次为鸟类, 哺乳类的分异远远不及鸟类. 鱼类、两栖类和龟鳖类的属种数量在两个动物群较为接近. 另一方面, Messel 动物群具有较为丰富的有鳞类和鳄鱼的化石. 热河生物群迄今尚未发现鳄类的化石, 而一般认为生态位上和鳄类较为相近的离龙类没有在 Messel 发现(尽管该类群一直延续到始新世才灭绝), 却出现在热河生物群中, 也的确显示出可能的竞争消长关系.

从以上分析可以看出, 热河生物群脊椎动物的多样性在同期世界各地的特异埋藏动物群中, 最为丰富. 与中生代、新生代其他一些世界著名的化石宝库相比, 如晚侏罗世的动物群 Solnhofen、始新世的 Messel 和 Green River 等特异埋藏动物群等相比, 也并不逊色, 有的还远远超过(图 2).

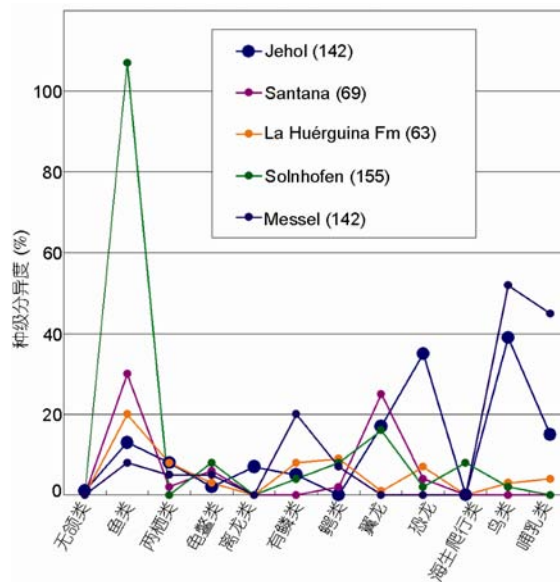


图 2 热河与世界其他著名化石宝库脊椎动物种群种级分异度的比较

化石地点后的括号中是已知种数量的最小值

需要指出的是, 由于没有考虑采样等因素, 上述比较或许并不能完全反映当时生物群的真实面貌。例如, 以燕辽动物群的分布和地层出露情况来看, 其规模也无法和热河生物群相比。但巴西的 Santana 动物群具有十分悠久的采集历史, 而且和热河生物群相类似的是民间的采集在规模上远远超过了有组织的科学发掘。此外, 热河生物群至少延续了 11 Ma,

而 Las Hoyas 动物群等延续的时间较短, 这些也是热河生物群生物多样性较高的因素之一。

热河生物群可能是目前恢复早白垩世陆地生态系统最好的一扇窗口, 也是中生代陆相脊椎动物群保存最好的产地^[3,105], 为研究中生代陆地脊椎动物群及其生态系统的演化历史提供了难得的较为完整的资料。

致谢 Alexander Kellner, Peter Wellnhofer, Gerald Mayr, Helmut Tischlinger, Jesus Marugan 和 Herculano Alvarenga 等提供有关巴西、德国、西班牙等地特异埋藏动物群的有关信息和文献; 汪筱林、徐星、王元青、张福成、金帆、张江永等提供大量资料和有益的讨论; 两位匿名审稿人对本文提供了重要的修改建议, 一并致谢。

参考文献

- 1 He H Y, Wang X L, Jin F, et al. The $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the early Jehol Biota from Fengning, Hebei Province, northern China. *Geochem Geophys Geosystems*, 2006, 7: Q04001, doi: 10.1029/2005GC001083
- 2 He H Y, Wang X L, Zhou Z H, et al. Timing of the Jiufotang Formation (Jehol Group) in Liaoning, northeastern China, and its implications. *Geophys Res Lett*, 2004, 31: L12605, doi: 10.1029/2004GL019790
- 3 Chang M M, Chen P J, Wang Y Q, et al. The Jehol Biota: The Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2003. 1—208
- 4 Zhou Z H, Clarke J, Zhang F C, et al. Gastroiths in *Yanornis*: An indication of the earliest radical diet-switching and gizzard plasticity in the lineage leading to living birds? *Naturwissenschaften*, 2004, 91: 571—574
- 5 Zhou Z H. Evolutionary radiation of the Jehol Biota: Chronological and ecological perspectives. *Geol J*, 2006, 41: 377—393
- 6 周忠和. 热河生物群——书写中生代生命演化的新篇章。见: 沙金庚, 主编. 世纪飞跃——辉煌的中国古生物学(纪念中国古生物学会成立 80 周年)。北京: 科学出版社, 2009. 158—164
- 7 刘宪亭, 苏德造, 黄为龙, 等. 华北的狼鳍鱼化石。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊。北京: 科学出版社, 1963. 1—53
- 8 刘宪亭, 周家健. 辽宁北票晚侏罗世鲟类一新科。古脊椎动物学报, 1965, 9: 237—247
- 9 Ji Q, Luo Z X, Zhang X, et al. Evolutionary development of the middle ear in Mesozoic therian mammals. *Science*, 2009, 326: 278—281
- 10 Xu X, Zheng X T, You H L. A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *Proc Natl Aca Sci USA*, 2009, 106: 832—834
- 11 Zhang G L, Wang Y, Jones M E H, et al. A new Early Cretaceous salamander (*Regalrpeton weichangensis* gen. et sp. nov.) from the Huajiyang Formation of northeastern China. *Cret Res*, 2009, 30: 551—558
- 12 Gao C L, Wilson G P, Luo Z X, et al. A new mammal skull from the Lower Cretaceous of China with implications for the evolution of obtuse-angled molars and 'amphilestid' eutriconodonts. *Proc R Soc B*, 2010, 277: 237—246
- 13 Hu Y M, Meng J, Li C K, et al. New basal eutherian from the Early Cretaceous Jehol Biota. *Proc R Soc B*, 2010, 277: 229—236
- 14 Wang Y, Dong L P, Evans S E. Jurassic-Cretaceous herpetofaunas from the Jehol associated strata in NE China: Evolutionary and ecological implications. *Bull Chin Acad Sci*, 2010, 24: 76—79
- 15 Zhang F C, Kearns S L, Orr P J, et al. Fossilised melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature*, 2010, 463: 1075—1078
- 16 Zhou Z H, Zhang F C, Li Z H. A new Lower Cretaceous bird from China and tooth reduction in early avian evolution. *Proc R Soc B*, 2010, 277: 219—227
- 17 Swisher C C, 汪筱林, 周忠和, 等. 义县组同位素年代新证据及土城子组 $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 年龄测定。科学通报, 2001, 46: 2009—2012
- 18 Zhu R X, Pan Y X, Shi R P, et al. Palaeomagnetic and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating constraints on the age of the Jehol Biota and the duration of deposition of the Sihetun fossil bearing lake sediments, northeastern China. *Cret Res*, 2007, 8: 171—176
- 19 He H Y, Pan Y X, Tauxe L, et al. Toward age determination of the M0r (Barremian-Aptian boundary) of the Early Cretaceous. *Phy Earth Planet Inter*, 2008, 169: 41—48

- 20 Sha J G, Hirano H, Yao X G, et al. Late Mesozoic transgressions of eastern Heilongjiang and their significance in tectonics, and coal and oil accumulation in northeast China. *Palaeogeogr Palaeoclimat Palaeoecol*, 2008, 263: 119—130
- 21 周忠和, 贺怀宇, 汪筱林. 侏罗系-白垩系界线和我国东北地区下白垩统陆相地层相关问题的探讨. *古生物学报*, 2009, 48: 541—555
- 22 Meng J, Hu Y M, Wang Y Q, et al. A Mesozoic gliding mammal from northeastern China. *Nature*, 2006, 444: 889—893
- 23 Zhang F C, Zhou Z, Xu X, et al. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature*, 2008, 455: 1105—1108
- 24 Hu D, Hou L, Zhang L, et al. A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature*, 2009, 461: 640—643
- 25 Zhou Z H, Jin F, Wang Y. Vertebrate assemblages from the Middle-Late Jurassic Yanliao Biota in Northeast China. *Short Papers for the 8th International Congress on the Jurassic System. Earth Sci Front*, 2010, 17: 252—254
- 26 Benton M J, Zhou Z H, Orr P J, et al. The remarkable fossils from the Early Cretaceous Jehol biota of China and how they have changed our knowledge. *Proc Geol Asso*, 2008, 119: 209—228
- 27 徐星. 辽西热河群非鸟虚骨龙类化石及鸟类起源探讨. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 生物的起源、辐射与多样性演变——化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 627—642, 927—930
- 28 Xu X, Norell M A. Non-avian dinosaur fossils from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning, China. *Geol J*, 2006, 41: 419—437
- 29 Sereno P C, Tan L, Brusatte S L, et al. Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. *Science*, 2009, 326: 418—422
- 30 Zheng X T, Xu X, You H, et al. A short-armed dromaeosaurid from the Jehol Group of China with implications for early dromaeosaurid evolution. *Proc R Soc B*, 2010, 277: 211—217
- 31 Wang X L, Kellner A W A, Zhou Z H, et al. Pterosaur diversity in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 2005, 437: 875—879
- 32 Wang X L, Zhou Z H. Pterosaur assemblages of the Jehol biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. *Geol J*, 2006, 41: 405—418
- 33 Wang X L, Kellner A W A, Zhou Z H, et al. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proc Natl Aca Sci USA*, 2008, 105: 1983—1987
- 34 Ji Q, Luo Z X, Yuan C X, et al. The earliest known eutherian mammal. *Nature*, 2002, 416: 816—822
- 35 Luo Z X, Ji Q, Wible J R, et al. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, 2003, 302: 1934—1940
- 36 王元青. 热河生物群中的哺乳动物. 见: 沙金庚, 主编. 世纪飞跃——辉煌的中国古生物学(纪念中国古生物学会成立 80 周年). 北京: 科学出版社, 2009. 296—305
- 37 Chang M M, Miao D S, Zhang J Y. A lamprey from the Cretaceous Jehol biota of China. *Nature*, 2006, 441: 972—974
- 38 Wang Y, Jones M E H, Evans S E. A juvenile anuran from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation, Liaoning, China. *Cret Res*, 2007, 28: 235—244
- 39 王原. 东亚中生代滑体两栖动物的系统发育与早期辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 643—663, 931—936
- 40 王原, 高克勤. 亚洲最早的盘舌蟾类化石. *科学通报*, 1999, 44: 407—412
- 41 Wang Y, Gao K Q, Xu X. Early evolution of discoglossid frogs: New evidence from the Mesozoic of China. *Naturwissenschaften*, 2000, 87: 417—420
- 42 Gao K Q, Wang Y. Mesozoic anurans from Liaoning Province, China, and phylogenetic relationships of archaeobatrachian anuran clades. *J Vert Paleont*, 2001, 21: 460—476
- 43 Wang Y, Li J L. Squamata. In: Li J L, Wu X C, Zhang F C, eds. *The Chinese Fossil Reptiles and Their Kin*. Beijing: Science Press, 2008. 115—137
- 44 Evans S E, Wang Y, Li C. The Early Cretaceous lizard genus *Yabeinosaurus* from China: Resolving an enigma. *J Syst Palaeont*, 2005, 3: 319—335
- 45 Evans S E, Wang Y. A new lizard (Reptilia: Squamata) with exquisite preservation of soft tissue from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia, China. *J Syst Palaeont*, 2010, 8: 81—95
- 46 Li P P, Gao K Q, Hou L H, et al. A gliding lizard from the Early Cretaceous of China. *Proc Natl Aca Sci USA*, 2007, 104: 5507—5509
- 47 Wang Y, Evans S E. Advances in the study of fossil amphibians and squamates from China: The past fifteen years. *Vert Palasiat*, 2006, 44: 60—73
- 48 金帆. 辽西中生代中晚期鲟形鱼类化石. *Palaeoworld*, 1999, 11: 188—280
- 49 Gao K Q, Evans S E, Ji Q, et al. Exceptional fossil material of a semi-aquatic reptile from China: The resolution of an enigma. *J Vert*

- Paleont, 2000, 20: 417—421
- 50 Gao K Q, Tang Z L, Wang X L. A long-necked diapsid reptile from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Liaoning Province, northeastern China. *Vert Palasiat*, 1999, 37: 1—8
- 51 Liu J. A nearly complete skeleton of *Ikechosaurus pijiagouensis* sp. nov. (Reptilia: Choristodera) from the Jiufotang Formation (Lower Cretaceous) of Liaoning, China. *Vert Palasiat*, 2004, 42: 120—129
- 52 Evans S E, Wang Y. The Early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China. *Acta Paleont Polon*, 2005, 50: 725—742
- 53 Gong E P, Martin L D, Burnham D, et al. The bird-like raptor *Sinornithosaurus* was venomous. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 107: 766—768
- 54 Xu X, Norell M A, Kuang X, et al. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature*, 2004, 431: 680—684
- 55 Ji Q, Ji S A, Zhang L J. First large tyrannosauroid theropod from the Early Cretaceous Jehol Biota in northeastern China. *Geol Bull China*, 2009, 28: 1369—1374
- 56 Chen P J, Dong Z M, Zhen S N. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, 1998, 391: 147—152
- 57 Hwang S H, Norell M A, Ji Q, et al. A large compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. *J Syst Palaeont*, 2004, 2: 13—30
- 58 Ji S A, Ji Q, Lü J C, et al. A new giant compsognathid dinosaur with long filamentous integuments from Lower Cretaceous of northeastern China. *Acta Geol Sin*, 2007, 81: 8—15
- 59 Barrett P M, Wang X L. Basal titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) teeth from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, China. *Paleoworld*, 2007, 16: 265—271
- 60 Wang X R, You H L, Meng Q J, et al. *Dongbeititan dongi*, the first sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning Province, China. *Acta Geol Sin*, 2007, 81: 911—916
- 61 Ji Q, Norell M A, Makovicky P J, et al. An early ostrich dinosaur and implications for ornithomimosaur phylogeny. *Am Mus Novit*, 2003, 3420: 1—19
- 62 Xu X, Cheng Y N, Wang X L, et al. An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature*, 2002, 419: 291—293
- 63 周忠和. 热河生物群脊椎动物的辐射及其环境背景. *科学通报*, 2004, 49: 718—720
- 64 Zhou Z H. The origin and early evolution of birds: Discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, 2004, 91: 455—471
- 65 Zhou Z H, Zhang F C. Mesozoic birds of China—A synoptic review. *Vert Palasiat*, 2006, 44: 74—98
- 66 Zhou Z H, Zhang F C. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 2002, 418: 405—409
- 67 Dalsätt J, Zhou Z H, Zhang F C. Food remains in *Confuciusornis sanctus* suggest a fish diet. *Naturwissenschaften*, 2006, 93: 444—446
- 68 Zhou Z H, Zhang F C, Li Z H. A new basal ornithurine bird (*Jianchangornis microdonta* gen. et sp. nov.) from the Lower Cretaceous of China. *Vert Palasiat*, 2009, 47: 299—310
- 69 Zhou Z H, Zhang F C. A beaked basal ornithurine bird (Aves, Ornithurae) from the Lower Cretaceous of China. *Zool Script*, 2006, 35: 363—373
- 70 Hou L H, Chiappe L M, Zhang F C, et al. New Early Cretaceous fossil from China documents a novel trophic specialization for Mesozoic birds. *Naturwissenschaften*, 2004, 91: 22—25
- 71 O'connor J K, Wang X R, Wang X, et al. Phylogenetic support for a specialized clade of Cretaceous enantiornithine birds with information from a new species. *J Vert Paleontol*, 2009, 29: 188—204
- 72 张福成, 周忠和, 侯连海, 等. 反鸟的新发现与早期鸟类的辐射. *科学通报*, 2000, 45: 2650—2657
- 73 Hu Y M, Meng J, Wang Y Q, et al. Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature*, 2005, 433: 149—152
- 74 Hu Y M, Hu Y M, Wang Y Q, et al. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature*, 1997, 390: 137—142
- 75 Zhou Z H, Barrett P M, Hilton J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, 2003, 421: 807—814
- 76 Luo Z X. A refugium for relicts. *Nature*, 1999, 400: 24—25
- 77 Manabe M, Barrett P M, Isaji S. A refugium for relicts? *Nature*, 2000, 404: 953
- 78 胡耀明, 王元青. 中国俊兽(*Sinobaatar* gen. nov.): 热河生物群中一多瘤齿兽类. *科学通报*, 2002, 47: 382—386
- 79 李传夔, 王元青, 胡耀明, 等. 热河生物群中戈壁兽一新种: 其时代意义及哺乳动物若干特征演化. *科学通报*, 2003, 48: 177—182
- 80 吴福元, 徐义刚, 高山, 等. 华北岩石圈减薄与克拉通破坏研究的主要学术争论. *岩石学报*, 2008, 24: 1145—1174

- 81 Tremolada F, Bornemann A, Bralower T J, et al. Paleocyanographic changes across the Jurassic/Cretaceous boundary: The calcareous phytoplankton response. *Earth Planet Sci Lett*, 2006, 241: 361—371
- 82 Steuber T, Rauch M, Masse J P, et al. Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes. *Nature*, 2005, 437: 1341—1344
- 83 郭正府, 刘嘉麒, 汪筱林. 辽西中生代火山喷发对古气候和古脊椎动物生存环境的影响. *中国科学D辑: 地球科学*, 2003, 33: 59—71
- 84 Evans S E, Wang Y, Jones M E H. An aggregation of lizard skeletons from the Lower Cretaceous of China. *Senckenberg Leth*, 2007, 87: 109—118
- 85 Zhao Q, Barrett P M, Eberth D A. Social behaviour and mass mortality in the basal ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus* (Early Cretaceous, People's Republic of China). *Palaeontology*, 2007, 50: 1023—1029
- 86 刘平娟, 黄建东, 任东, 等. 中国北方中生代晚期水生昆虫群落演替与环境变迁. *动物分类学报*, 2009, 34: 836—846
- 87 刘平娟, 黄建东, 任东. 冀北、辽西义县组昆虫群落古生态分析. *环境昆虫学报*, 2009, 31: 254—274
- 88 Sun G, Ji Q, Dilcher D L, et al. *Archaeofractaceae*, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, 296: 899—904
- 89 Leng Q, Friis E M. *Sinocarpus decussatus* gen. et sp. nov., a new angiosperm with basally syncarpous fruits from the Yixian Formation of Northeast China. *Plant Syst Evol*, 2003, 241: 77—88
- 90 Ren D. Flower-Associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 1998, 280: 85—88
- 91 Friis E M, Doyle J A, Endress P K, et al. *Archaeofructus*-Angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends Plant Sci*, 2003, 8: 369—373
- 92 冷琴. 古植物学证据——揭示被子植物起源之谜的关键. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 593—609, 917—921
- 93 Zhang F C, Zhou Z H, Benton M J. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight. *Sci China Ser D-Earth Sci*, 2008, 51: 625—639
- 94 Kellner A W A, Campos D de A. Vertebrate paleontology in Brazil—A review. *Episodes*, 1999, 22: 238—251
- 95 Kellner A W A, Campos D de A. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. *An Acad Bras Cienc*, 2000, 72: 509—538
- 96 Oliveira G R De, Kellner A W A. A new side-necked turtle (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Santana Formation (Early Cretaceous), Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 2007, 1425: 53—61
- 97 Sayão J M, Kellner A W A. Novo Esqueleto Parcial De Perossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formacao Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geol*, 2006, 16: 16—40
- 98 Sanz J L, Perez Moreno B P, Chiappe L M, et al. Mesozoic birds above the heads of dinosaurs. In: Chiappe L, Witmer L, eds. *The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain)*. Berkeley: University of California Press, 2002. 209—229
- 99 Buscalioni A D, Fregenal M A, Bravo A, et al. The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serrania de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeoecology. *Cret Res*, 2008, 29: 687—710
- 100 Gao K Q, Shubin N H. Earliest known crown-group salamanders. *Nature*, 2003, 422: 424—428
- 101 王原. 内蒙古中生代有尾两栖类一新种: 道虎沟辽西蟾. *科学通报*, 2004, 49: 814—815
- 102 Wang Y, Rose C. *Jeholotriton paradoxus* (Amphibia: Caudata) from the Lower Cretaceous of southeastern Inner Mongolia, China. *J Vert Paleont*, 2005, 25: 523—532
- 103 Wang Y, Evans S E. A new short-bodied salamander from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of China. *Acta Palaeontol Polon*, 2006, 51: 127—130
- 104 Morlo M, Schaal S, Mayr G, et al. An annotated taxonomic list of the middle Eocene (MP 11) Vertebrata Messel. *Cour Forsch-Inst Senckenb*, 2004, 252: 95—102
- 105 Li J L, Wu X C, Zhang F C. *The Chinese Fossil Reptiles and Their Kin*. Beijing: Science Press, 2008. 1—474