热河生物群研究的回顾与展望

徐星^{*}, 周忠和, 王原, 王敏

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044

^{*} E-mail: xu.xing@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2019-06-03; 收修改稿日期: 2019-09-09; 接受日期: 2019-09-10; 网络版发表日期: 2019-10-17

国家自然科学基金基础科学中心项目(批准号: 41688103)和中国科学院战略性先导科技专项B类项目(编号: XDB18000000)资助

摘要 热河生物群是一个极其重要的早白垩世陆相生物群, 其核心分布区位于辽宁西部、河北北部和内蒙古东南部。这一生物群的研究历史超过150年, 但直到20世纪90年代初期开始, 一系列重要化石才被发现, 包括带羽毛恐龙、早期鸟类、早期哺乳动物、访花昆虫以及早期被子植物等。这些发现对于了解现代地球生态系统中主要生物类群的起源(如鸟类和被子植物)和早期演化(如哺乳动物、访花和外寄生昆虫), 了解现代陆地生态系统的孕育和产生等都具有极其重要的价值。文章对热河生物群的发现、研究历史和研究现状进行回顾, 并对未来研究进行展望。

关键词 热河生物群, 早白垩世, 陆相生态系统, 起源, 演化

1 引言

热河生物群生存于早白垩世中期, 其化石点集中于辽宁西部、河北北部和内蒙古东南部(图1), 产出了数量众多、保存精美的多门类化石, 代表白垩纪保存最好的一个陆相生物群, 为我们了解中生代陆地生态系统打开了一扇窗户(Chang等, 2003; Ji等, 2004a; Zhou等, 2017)。这一生物群的研究, 对于我们了解现代地球生态系统中一些主要生物类群(如真兽类和后兽类哺乳动物、鸟类、昆虫若干亚类群以及被子植物等)的起源和早期演化具有重要意义(Chang等, 2003; Zhou等, 2003, 2017; Ji等, 2004a)。热河生物群具有悠久的历史, 但一直到20世纪90年代初期, 这一生物群才逐渐成为古生物学和演化生物学领域的研究热点。近30年来的新发现和相关研究, 产出了一批具有世

界影响力的学术成果, 改变了许多传统认知。本文将对热河生物群的发现和研究历史进行一个简短回顾, 对研究现状进行讨论, 并对未来研究进行展望。

2 热河生物群的发现和早期研究

1923年, 美国学者A W Grabau提出“热河岩系”(Jehol Series)这一术语, 用来指代出露于当时热河省凌源县(现为辽宁省凌源市)附近的一套含狼鳍鱼(*Lycoperon*)化石的湖相沉积, 认为该沉积属于下白垩统(Grabau, 1923); 1928年, 他提出“热河动物群”(Jehol Fauna)这一术语, 指代“赋存于热河岩系当中的一套动物化石组合”(Grabau, 1928)。1962年, 中国学者顾知微首次提出“热河群”(Jehol Group)和“热河生物群”(Jehol Biota)这两个术语: 前者是由“热河岩系”扩展而来的一个岩

中文引用格式: 徐星, 周忠和, 王原, 王敏. 2019. 热河生物群研究的回顾与展望. 中国科学: 地球科学, 49: 1491–1511, doi: [10.1360/SSTe-2019-0121](https://doi.org/10.1360/SSTe-2019-0121)

英文引用格式: Xu X, Zhou Z, Wang Y, Wang M. 2019. Study on Jehol Biota: Recent advances and future prospects. Science China: Earth Sciences, <https://doi.org/10.1007/s11430-019-9509-3>

图 1 狭义热河生物群的地理和地层分布图

(a) 热河生物群地理分布范围, 红星代表北京, 黄色区域代表狭义热河生物群(具体定义见后文讨论)的大致地理分布范围; (b) 简化的狭义热河生物群地层分布图, 其中灰色区域指示狭义热河生物群的地层分布情况, 其中一些岩石地层单位的划分和对比依然存在争议, 如花吉营组和义县组, 沙海组和九佛堂组

石地层单位, 不仅涵盖含鱼化石的湖相沉积, 还包括同期的火山岩; 后者用来指代赋存于热河群中的一套动植物化石组合(顾知微, 1962). 但不同于 A. W. Grabau, 他认为这套地层形成于中侏罗世-晚侏罗世.

最早期研究认为, 热河生物群的代表分子为柏氏叶肢介(*Bairdestheria*)-拟蜉蝣(*Ephemeroptera*)-狼鳍鱼(Grabau, 1928; 顾知微, 1962). 随后研究发现, 热河生物群中被鉴定为柏氏叶肢介的化石实际上属于东方叶肢介(*Eosestheria*)(Zhang等, 1976), 热河生物群代表分子因此被修订为东方叶肢介-拟蜉蝣-狼鳍鱼(图2). 在热河生物群早期研究中, 这成为了主流观点(Chen, 1988).

在热河生物群的这三种代表性分子中, 东方叶肢介是一类甲壳类节肢动物, 于1976年正式命名(Zhang等, 1976), 但相关化石研究历史超过150年(Jones, 1862; Zhang等, 1976). 拟蜉蝣是一类水生昆虫, 属于蜉蝣目, 最早发现于外贝加尔湖地区和蒙古国早白垩世地层中(Eichwald, 1864), 在热河生物群中的发现可

以追溯到1928年(秉志, 1928). 狼鳍鱼化石最早发现于19世纪60年代, 1880年命名为*Prolebias davidi*(Sauvage, 1880), 1901年被修订命名为戴氏狼鳍鱼(*Lycoperon davidi*)(Woodward, 1901).

除了上述代表性分子, 热河生物群还有一些相对重要的早期发现, 其中包括日本学者命名的三种爬行动物¹⁾: 离龙类的楔齿满洲鳄(*Monjurosuchus splendens*)(Endo, 1940)、蜥蜴类的细小矢部龙(*Yabeinosaurus tenuis*)(Endo和Shikama, 1942)和龟鳖类的满洲满洲龟(*Manchurochelys manchoukuoensis*)(Endo和Shikama, 1942). 1949年之后, 又有一些热河脊椎动物化石被发现, 包括20世纪60年代命名的鲟形目鱼类——潘氏北票鲟(*Peipiaosteus pani*)(刘宪亭和周家健, 1965)和20世纪80年代命名的角龙类恐龙——梅勒营鹦鹉嘴龙(*Psittacosaurus meileyingensis*)(Sereno等, 1988).

热河生物群的三个代表性分子和其他一些分子不仅分布于辽西地区, 还在河北北部和内蒙古东南部, 甚至更广泛的地区被发现, 其中一些分子也发现于更早

1) 为了便于非生物专业的读者理解, 本文采用传统的林奈分类体系, 一些分类单元, 如硬骨鱼类、爬行类、恐龙类和蜥臀类恐龙等, 在本文使用中并非代表单系类群, 如硬骨鱼类未包含四足动物, 爬行类、恐龙类和蜥臀类恐龙等未包含鸟类.

图2 早期研究鉴定的热河生物群三种代表性分子

(a) 狼鳍鱼, (b) 拟蜉蝣, (c) 东方叶肢介. 所有照片未配比例尺. 注意: 热河生物群的拟蜉蝣现被修订为美丽蜉蝣(Huang等, 2007), 因此拟蜉蝣不宜用作热河生物群代表性分子(黄建东和任东, 2008)(另见后文讨论)

期的沉积中(Chen, 1988). 因此, 一些研究采用“广义热河生物群”的概念, 指代地理分布范围包括中国北方、朝鲜半岛、日本、蒙古、哈萨克斯坦和西伯利亚等地区的一个陆相生物群(Chang等, 2003; Zhou等, 2003). 其中, 有研究进一步提出热河生物群的演化可划分为三个阶段: 第一阶段局限于中国东北和西伯利亚局部, 以大北沟组及相当地层中赋存的化石为代表; 第二阶段逐步扩大, 以义县组及相当地层中赋存的化石为代表; 第三阶段扩展到中国西北(新疆)和东南沿海以及朝鲜半岛和日本西南地区, 以九佛堂组及相当地层中赋存的化石为代表(Chen, 1988). 这一观点得到了后期研究的支持(Wang, 1990; Chen, 1999).

有关热河生物群的研究尽管在一些方面达成了一致意见, 但在另外一些方面则存在争议. 比如, 一些研究认为热河生物群的生存时代是晚侏罗世(Zhang等, 1976; Chen, 1988), 另外一些研究则支持A W Grabau的观点, 认为热河生物群代表一个早白垩世的陆相生物群(郝诒纯等, 1982). 总体而言, 热河生物群的研究历史较久(迄今150余年), 但在早期研究阶段, 重要发现

少, 且对生物群的生存时代存在较大争议.

3 热河生物群研究的高峰期

20世纪90年代开始, 以早期鸟类化石发现为标志, 热河生物群研究进入了一个高峰期. 燕都华夏鸟(*Cathayornis yandica*)和三塔中国鸟(*Sinornis santensis*)代表热河生物群鸟类化石的最早发现(Sereno和Rao, 1992; Zhou等, 1992); 随后发现的圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*)(Hou等, 1995a, 1995b)产生了轰动性的国际影响. 几乎同一时期, 也陆续发现了一系列其他门类的重要化石, 其中包括1995年首次报道和1997年正式命名的早期哺乳动物——五尖张和兽(*Zhangheotherium quinquecuspidens*)(Li等, 1995; Hu等, 1997), 1996年报道的世界第一个带羽毛恐龙——原始中华鸟龙(*Sinosauropteryx prima*)²⁾(Ji和Ji, 1996; Chen等, 1998), 以及1998年报道的辽宁古果(*Archaeofructus liaoningensis*)(Sun等, 1998). 这些发现为一些重要生物类群的起源和早期演化提供了关键信息, 让热河生物

2) 尽管原作者用“中华龙鸟”作为*Sinosauropteryx*的中文译名, 但包括原作者在内的所有学者都接受*Sinosauropteryx*属于兽脚类恐龙当中的美颌龙类. 鉴于“中华龙鸟”一名容易引起读者误解, 不利于科普和知识传播, 且中文译名并无优先权, 本文建议采用“中华鸟龙”这一中文译名.

群的研究逐渐成为古生物学的热点研究方向(Chang等, 2003; Zhou等, 2003; Ji等, 2004a). 在一些生物演化问题取得重大进展的同时, 有关热河生物群的年代学(Swisher等, 1999, 2002)和埋藏学(Wang等, 1999; Ji等, 2004a; Zhou, 2006; Jiang和Sha, 2007)等方面的研究也取得重要进展.

热河生物群中的鸟类化石无疑构成了中生代最重要的鸟类化石组合, 其中的热河鸟(*Jeholornis*)、孔子鸟(*Confuciusornis*)、原羽鸟(*Propteryx*)和义县鸟(*Yixianornis*)等是早期鸟类不同演化阶段的重要代表(Zhou, 2004; Zhou和Zhang, 2006a). 热河鸟(Zhou和Zhang, 2002)依然保留长骨质尾, 和始祖鸟(*Archaeopteryx*)一起代表鸟类演化的一个早期阶段; 孔子鸟像现代鸟类一样具喙和尾综骨, 但却保留了双孔类爬行动物的双颞孔(Hou等, 1995a, 1999), 是鸟类演化一个早期分支的成员; 原羽鸟和义县鸟分别代表鸟类两大支系——反鸟类(*Enantiornithes*)和真鸟类(*Euornithes*)的早期成员, 分别为羽毛演化(Zhang和Zhou, 2000)和现代鸟类一些重要骨骼特征的演化(Zhou和Zhang, 2001)提供了重要信息.

热河生物群中最具吸引力的化石当属保存有羽毛印痕的各种恐龙化石, 代表性物种包括中华鸟龙、北票龙(*Beipiaosaurus*)、尾羽龙(*Caudipteryx*)和小盗龙(*Microraptor*)等(Norell和Xu, 2005; Xu和Norell, 2006). 中华鸟龙属于兽脚类中的美颌龙类, 是世界上带羽毛恐龙化石的首次发现(Ji和Ji, 1996; Chen等, 1998); 北票龙属于兽脚类中的镰刀龙类, 其发现表明原始羽毛在兽脚类中有广泛分布(Xu等, 1999a); 尾羽龙属于兽脚类中的窃蛋龙类(Zhou等, 2000), 已经具有羽片对称的飞羽(Ji等, 1998); 小盗龙属于兽脚类中的驰龙类(Xu等, 2000), 在四肢和尾巴上均有羽片不对称的飞羽, 已构成“四翼”状态(Xu等, 2003). 除此之外, 热河生物群还有其他一些重要恐龙物种的发现(Xu和Norell, 2006), 包括切齿龙(*Incisivosaurus*)、帝龙(*Dilong*)、辽角龙(*Liaoceratops*)等. 切齿龙属于兽脚类中的窃蛋龙类, 为植食性兽脚类恐龙的存在和窃蛋龙类一些似鸟特征的独立演化提供了有力证据(Xu等, 2002a); 帝龙首次为暴龙类有羽毛提供了直接证据(Xu等, 2004); 辽角龙属于鸟臀类恐龙中的角龙类, 其发现彰显了早期角龙的镶嵌演化现象(Xu等, 2002b).

热河生物群中的哺乳动物代表物种包括张和兽

(*Zhangheotherium*)、爬兽(*Repenomamus*)、始祖兽(*Eomaia*)和中国袋兽(*Sinodelphys*)等. 张和兽属于对齿兽类, 其发现为建立哺乳动物系统演化框架提供了重要信息, 显示兽类早期成员尚未演化出进步的哺乳动物中耳(Hu等, 1997); 爬兽属于真三尖齿兽类, 代表已知最大的中生代哺乳动物, 表明哺乳动物在中生代生态系统中可以作为较高级别的捕食者存在(Hu等, 2005); 始祖兽代表当时已知最早的真兽类, 显示了适应树栖的形态特征(Ji等, 2002); 中国袋兽代表已知最早的后兽类, 其发现和始祖兽等白垩纪早期兽类化石一起, 为兽类在早白垩世出现的生态多样性提供了重要证据(Luo等, 2003). 但也有研究认为中国袋兽应为真兽类(Bi等, 2018).

热河生物群植物化石最重要的代表是属于被子植物的古果(*Archaeofructus*)(Sun等, 1998, 2002)和里海果(*Hyracanthia*)(Leng和Friis, 2003; Dilcher等, 2007)等. 古果是一类水生草本植物, 被认为是最早分化的被子植物(Sun等, 1998, 2002), 但也有研究认为是特化的被子植物(Friis等, 2003). 其他重要植物还包括形态介于侏罗纪银杏和新生代银杏之间的一个过渡性物种, 其发现显示银杏的雌性生殖器在长达1.2亿年的演化历史中形态几乎没有变化(Zhou和Zheng, 2003).

在热河生物群研究的高峰期, 除了以上恐龙、鸟类、哺乳动物、被子植物等类群重要物种的发现外, 还有一系列其他的重要发现, 包括最早的淡水七鳃鳗类中生鳗(*Mesomyzon*)(Chang等, 2006)、冠群有尾两栖类辽西螈(*Liaoxitriton*)(Dong和Wang, 1998)和中华螈(*Sinerpeton*)(Gao和Shubin, 2001)、会滑翔的蜥蜴类翔龙(*Xianglong*)(Li等, 2007)、翼龙类一些亚类群的早期成员(Wang和Zhou, 2006), 以及访花昆虫(Ren, 1998)和早期跳蚤(Gao等, 2012, 2013; Huang等, 2012)等. 这些新物种(图3)成为了热河生物群新的标志性物种(Zhou和Wang, 2010; Zhou等, 2017).

除此之外, 热河群中还产出了一些非常罕见的化石(图4). 一些满洲鳄(Wang等, 2005b)和矢部龙(*Yabeinosaurus*)(Wang和Evans, 2011)体腔内保存有多只幼体骨骼化石, 显示它们的卵胎生习性; 一只中华鸟龙的体腔内保存有蛋化石(Chen等, 1998); 一些成体鸟类在腹部保存卵泡化石(Zheng等, 2013a); 也发现了单独保存的离龙类(Ji等, 2006)、翼龙类(Wang和Zhou, 2004)和鸟类(Zhou和Zhang, 2004)的胚胎化石以及翼龙类的软

图 3 热河生物群新发现的标志性分子

早期鸟类: (a) 孔子鸟、(b) 热河鸟、(c) 原羽鸟、(d) 义县鸟; 带羽毛恐龙: (e) 中华鸟龙、(f) 尾羽龙、(g) 小盗龙; 早期哺乳动物: (h) 张和兽、(i) 始祖兽; (j) 早期跳蚤暴君跳蚤(*Tyrannopsylla*); (k) 早期被子植物古果. 所有照片未配比例尺

壳蛋化石(Ji等, 2004b); 此外, 在许多四足动物化石中发现了胃容物: 爬兽腹腔中有幼年鹦鹉嘴龙(*Psittacosaurus*)的部分骨骼(Hu等, 2005), 中华鸟龙腹腔中有蜥蜴和哺乳动物骨骼(Currie和Chen, 2001; Xing等, 2012), 小盗龙腹腔中有鸟骨(O'Connor等, 2011)和鱼骨(Xing等, 2013)化石, 热河鸟腹腔中有种子(Zhou和Zhang, 2002), 会鸟(*Sapeornis*)和火山鸟(*Hongshanornis*)保存有含种子的喙囊(Zheng等, 2011), 食鱼鸟(*Piscivoravis*)和燕鸟(*Yanornis*)的腹腔中有鱼骨(Zhou等, 2002; Zhou等, 2014), 食鱼反鸟(*Piscivorenantionis*)保

存了由鱼骨构成的罕见的返吐化石(Wang等, 2016). 除此之外, 还有一些非常罕见的保存了动物行为信息的化石: 比如保存似鸟睡眠姿态的属于伤齿龙类的寐龙(*Mei long*)(Xu和Norell, 2004); 保存了育雏(Meng等, 2004)、群居(Zhao等, 2007)和帮扶行为的鹦鹉嘴龙(Zhao等, 2014), 以及群居的大凌河蜥(*Dalinghosaurus*)(Evans等, 2007)的化石.

大量新化石的发现, 不仅极大推动了我们对于许多生物类群演化的认识, 还加强了 we 有关热河生物群的地理和地层分布、年代学和埋藏学等方面的认

图 4 热河生物群代表性特异埋藏化石

保存精美羽毛: (a) 始孔子鸟(*Eoconfuciusornis*); 足部皮肤结构: (b) 燕鸟; 原始羽毛和眼部软体组织的化石: (c) 中华鸟龙; 保存含种子喙囊的化石: (d) 会鸟; 保存含卵泡的化石: (e) 反鸟类; 保存有恐龙育雏行为信息的化石: (f) 鹦鹉嘴龙; 保存有恐龙睡眠行为信息的化石: (g) 寐龙. 所有照片未配比例尺

识. 热河生物群以化石保存数量大、保存完整以及软体组织保存好等特点, 尤其是软体组织的精美保存, 让热河生物群成为世界上已知中生代陆相生物群当中

非常独特的一个生物群, 提供了其他陆相生物群无法提供的信息(Chang等, 2003; Zhou等, 2017).

保存有软体组织的化石大多来自与凝灰质火山岩

或凝灰岩夹层的页岩层, 这是典型的富含热河生物群化石的层位, 包括多个不同时期的沉积(Jiang和Sha, 2007; Jiang等, 2011, 2012, 2014; Pan等, 2012). 这一层位一般保存完整的化石, 软体组织和细微生物结构(Zhang F C等, 2010)都有保存, 譬如昆虫的翅脉、口器、绒毛和刚毛(Ren等, 2010), 有尾两栖类、离龙类、蜥蜴类(Evans和Wang, 2010)和恐龙类全身皮肤(鳞片)印痕, 翼龙类的皮膜和纤维状皮肤结构, 恐龙和鸟类的羽毛(Norell和Xu, 2005; Xu和Norell, 2006), 以及哺乳动物的毛发(Rougier等, 2003)等等(Zhou和Wang, 2010; Zhou等, 2017). 页岩层不仅有密集保存的鱼类、有尾两栖类、龟鳖类和离龙类等水生脊椎动物化石, 还有密集保存的鸟类化石. 其他门类脊椎动物化石相对较少, 但也和前者一样精美保存. 这些脊椎动物集群死亡的原因常常归于火山喷发: 火山喷发带来的高温火山灰和有毒气体直接导致了动物迅速死亡和埋藏(Wang等, 1999; Guo和Wang, 2002; 郭正府等, 2003; Jiang等, 2011); 也有研究认为, 集群死亡是由火山活动引发的水生生态系统的崩溃导致的, 和火山活动并无直接关系(Pan等, 2012), 但这无法解释陆生生物(尤其是具有飞行能力的翼龙和鸟类)的集群死亡. 从埋藏学角度, 化石的快速埋藏和精美保存也被认为和火山活动有关(Wang等, 1999; Guo和Wang, 2002; 郭正府等, 2003; Jiang和Sha, 2007; Jiang等, 2011, 2012, 2014; Pan等, 2012, 2013). 还有研究提出了大量精美化石形成的另外一个原因, 即白垩纪早期在热河地区广泛分布的火山湖为软体组织形成提供了独特的沉积环境(比如有利于微生物参与化石化过程)(Jiang等, 2011); 也有研究认为黄铁矿化在软体组织化石化过程中起了重要作用(Leng和Yang, 2003).

另一类富含化石的层位由富含火山灰的含砾砂岩和凝灰岩组成, 也是包含了几个层位. 其中以义县组下部的陆家屯层最为典型(Chang等, 2003), 一般认为形成于火山灰流或者和火山有关的泥石流中(Xu和Norell, 2004; Evans等, 2007; Zhao等, 2007; Jiang等, 2014). 这一层位常有密集保存的无尾类、蜥蜴类和鸢嘴龙化石, 还有一些保存了行为学信息的化石, 但一般不保存软体组织.

热河群年代学研究也取得了重要进展. 尽管一些早期研究认为义县组代表侏罗纪晚期的沉积, 一些重要化石, 如孔子鸟(Hou等, 1995a)、中华鸟龙(Ji和Ji,

1996)、中华螈(Gao和Shubin, 2001)和古果(Sun等, 1998)等, 也曾被归入侏罗纪时期, 但越来越多的生物年代学和其他年代学工作, 尤其是一系列放射性同位素测年数据的发表, 为热河群的地质年代为早白垩世中期的观点提供了有力证据(Swisher等, 1999, 2002; He等, 2004, 2006; Chang等, 2009). 在这里需要强调的是, 旧热河地区以外几乎没有热河生物群中特异埋藏的化石(如保存软体组织的鸟类、恐龙、哺乳动物化石等), 所以有研究提出了“狭义热河生物群”的概念, 即分布于热河地区早白垩世中期的一个陆相生物群, 化石赋存地层主要是大北沟组、义县组和九佛堂组以及相当的层位(Zhou和Wang, 2010). 这三个岩石地层单位形成时间为约135~120百万年前(Swisher等, 2002; 刘永清等, 2003; Ji等, 2004a; Zhang等, 2005).

4 热河生物群的研究现状

热河生物群的研究虽然取得了巨大进展, 但也存在一些问题, 其中包括如何定义热河生物群(Jin等, 2008; Pan等, 2013). 传统采用东方叶肢介-拟蜉蝣-狼鳍鱼这三个代表性分子定义热河生物群的方法显然存在问题(Pan等, 2013; Zhou等, 2017). 后期研究显示, 狼鳍鱼化石仅限于义县组, 大北沟组缺失, 而九佛堂组的“狼鳍鱼”被归入吉南鱼(Zhang等, 1994); 而另外一个代表性分子-拟蜉蝣可能在热河生物群中并不存在, 其中的蜉蝣化石应归入美丽蜉蝣(Huang等, 2007; 黄建东和任东, 2008). 有研究建议采用新的化石组合来定义热河生物群, 如用美丽蜉蝣替换拟蜉蝣(黄建东和任东, 2008), 用北票鲟代替狼鳍鱼(Ji等, 2004a). 但是, 如同其他陆相生物群, 热河生物群没有一套化石组合呈现同样的地层和地理分布, 所以用代表性化石定义热河生物群并不可行(Pan等, 2013; Zhou等, 2017).

依赖岩石地层单位热河群来定义热河生物群, 即热河生物群指代赋存于热河群中的化石组合, 也存在明显问题: 从岩石地层学上, 热河群代表辽西北票、阜新盆地沉积的义县组、九佛堂组和阜新组(Sha, 2007; Sha等, 2007), 因此, 传统意义上的热河生物群并未保存于热河群上部的阜新组, 并且其地理分布也明显大于热河群的分布范围(Pan等, 2013). 有研究强调埋藏和古生态在定义热河生物群中的作用, 把热河生物群的分布局限于河北北部花吉营组和辽宁西部、河

北北部与内蒙古东南部的义县组和九佛堂组以及相当层位, 指代一个受火山活动影响的生物群, 延续时间约为131~120百万年前(Pan等, 2013); 这一定义得到了一些研究的支持(Zhou等, 2017). 需要强调的是, 由于时间尺度的存在, 化石生物群的概念很难找到严格的定义基础, 尤其是陆相生物群, 更是受到陆相沉积复杂性的影响, 因此化石生物群本质上是人为的定义.

到目前为止, 狭义的热河生物群已发现生物类群包括无脊椎动物当中的腹足类、双壳类、甲壳类(叶肢介、蜃虫、介形虫和虾类)、昆虫类和蛛形类, 脊椎动物当中的无颌类、软骨鱼类、硬骨鱼类(鲟形鱼类、弓鳍鱼类和骨舌鱼类)、两栖类(无尾和有尾两栖类)、爬行类(龟鳖类、离龙类、蜥蜴类、翼龙类、鸟臀类恐龙和蜥臀类恐龙)、鸟类(基干鸟类、反鸟类和真鸟类)和哺乳动物(多瘤齿兽类、对齿兽类、真三尖齿兽类、后兽类和真兽类), 以及藻类、苔藓、蕨类、裸子植物、被子植物等主要植物门类(Zhou等, 2017). 热河生物群植物化石组合以裸子植物分异多样性高及出现早期被子植物为主要特点(图5). 无脊椎动物以昆虫化石最为丰富(图6), 后者的物种数量远远多于热河生物群中其他生物门类(Zhou等, 2017). 脊椎动物以鸟类的分类多样性最高, 恐龙类和翼龙类次之; 鱼类、有尾两栖类和离龙类等一些水生类群分类多样性虽然相对不高, 但个体数量很大(图7)(Zhou等, 2017).

热河生物群的化石促进了我们对许多生物类群起源和早期演化以及一些重要生物结构与器官演化方面的理解, 尤其是促进了有关脊椎动物一些亚类群的起源和演化研究(图8). 热河生物群的兽脚类恐龙涵盖了几乎所有虚骨龙类亚类群, 为鸟类的恐龙起源假说提供了坚实而系统的证据, 帮助我们重建了恐龙向鸟类演化的过程(Norell和Xu, 2005; Xu和Norell, 2006; Xu等, 2014). 例如, 热河生物群的恐龙化石显示, 与鸟类亲缘关系很近的驰龙类和伤齿龙类的体型可以小至和始祖鸟相仿(Xu等, 2000; Ji等, 2005; Xu和Norell, 2006), 一些似鸟恐龙(如窃蛋龙类的尾羽龙)骨质尾的相对长度甚至小于一些原始鸟类(Ji等, 1998; Jones等, 2000), 驰龙类(如小盗龙和中国鸟龙(*Sinornithosaurus*)³⁾)有非常类似始祖鸟的肩带骨骼结构以及相对长而粗壮的前肢(Xu等, 1999b, 2011). 许多似鸟恐龙

(如伤齿龙类中的中国猎龙(*Sinovenator*))有类似始祖鸟的腰带骨骼(Xu等, 2002c), 伤齿龙类(如寐龙)已经演化出似鸟的睡眠行为(Xu和Norell, 2004). 尤其重要的是, 热河生物群中带羽毛恐龙化石(Chen等, 1998; Ji等, 1998, 2001, 2005; Xu等, 1999a, 1999b, 2003, 2004, 2010, 2012; Norell等, 2002)显示, 至少在兽脚类恐龙演化早期, 羽毛就已经出现. 而且早期羽毛的功能和飞行无关, 包括不对称飞羽在内的复杂羽毛类型都已经在恐龙当中出现(Zhang和Zhou, 2006; Xu和Guo, 2009).

热河生物群的鸟类化石既有大量物种来自反鸟类和真鸟类这两个鸟类主要支系, 也有不少基干鸟类, 代表鸟类支系已知最早的一次辐射演化事件(Zhou, 2004; Zhou和Zhang, 2006a; Wang和Zhou, 2017). 热河生物群的鸟类化石显示, 白垩纪早期鸟类已经在形态(如体型大小差异、具齿或具喙、长尾或短尾等)和生态方面(树栖或地栖、水生或陆生, 以及植食、杂食或肉食等)呈现了高度多样性(Zhou, 2004; Zhou和Zhang, 2006a), 现生鸟类许多重要的生物学特征也已经出现(Zheng等, 2011, 2013a; Wang等, 2016). 在鸟类一些重要器官和结构的演化方面, 进展尤其明显, 比如皮肤系统(如展示性羽毛在早期鸟类中的广泛存在)、消化系统(基干鸟类具有肌胃和腺胃的分化, 出现嗉囊和反吐行为)(Zheng等, 2011; Wang等, 2016)和生殖系统(基干鸟类退化了右侧生殖器官, 但卵泡分化尚未达到现生鸟类的程度)(Zheng等, 2013a)的演化. 许多化石还为早期鸟类生长发育模式(一些早期鸟类相对较慢的原始生长发育模式和不同于现代鸟类的骨骼发育模式, 特别是性成熟早于骨骼成熟)(Zhang等, 1998; Zheng等, 2014)和骨骼系统的演化(如头骨活动性演化、骨质尾缩短和尾综骨演化、肩带和前肢的演化以及腰带和后肢的演化)(Wang和Zhou, 2017)提供了重要信息.

热河生物群的带羽毛恐龙和早期鸟类化石还推动了有关鸟类起源研究另外一个重要问题的进展, 即鸟类飞行的起源和早期演化. 在热河生物群中发现了具有一些树栖特征的早期驰龙类(如小盗龙)(Xu等, 2000)以及足部长有飞羽的恐龙和早期鸟类(Xu等, 2003; Zhang和Zhou, 2004; Zheng等, 2013b), 这些发现支持了鸟类飞行的树栖起源假说, 显示了鸟类飞行的演化经历了一个“四翼”阶段. 有关热河鸟类化石羽毛

3) 中华鸟龙(*Sinosauropteryx*)和中国鸟龙(*Sinornithosaurus*)的中文译名较为相似, 但它们分属美颌龙类和驰龙类.

图 5 热河生物群的植物化石

蕨类: (a) 夏家街蕨(*Xiajiajienia*); 裸子植物: (b) 威廉姆逊(*Williamsonia*); (c) 热河似查米亚(*Rehezamites*); (d) 茨康叶(*Czekanowskia*); (e) 拟竹柏(*Podocarpus*); (f) 辽宁枝(*Liaoningocladus*); 被子植物: (g) 中华古果(*A. sinensis*); (h) 里海果(*Hyrcantha*). 引自孙革等(2011). 所有照片未配比例尺

形态的研究彰显了早期飞行的原始性和复杂性(Zheng 等, 2010; O'Connor 等, 2013). 这些发现引发了一系列有关鸟类飞行起源的形态功能和生物力学分析, 开辟了有关鸟类飞行起源和早期演化研究的新方向.

热河生物群的翼龙代表已知分类多样性和生态多样性最高的翼龙动物群(Zhou 等, 2017). 已报道属种几乎都属于翼手龙类. 许多翼手龙类亚类群的最早期代表都发现于热河生物群. 热河生物群的翼龙在体型、食性和栖息环境等方面都体现了明显差异(Wang 等, 2005a, 2008). 一些化石还为翼龙类的一些重要生物学特征提供了关键信息. 比如, 含胚胎蛋化石的发现显示, 翼龙蛋是软壳的(Ji 等, 2004b), 生长发育方式为早熟型(Wang 和 Zhou, 2004). 其他一些爬行动物类群的化石也展现了各自类群的生物和生态多样性, 如水生

的离龙类呈现了形态和生殖方式的多样性; 长颈的潜龙(*Hyphalosaurus*)是卵生, 而短颈的满洲鳄则是卵胎生(Wang 和 Evans, 2011); 蜥蜴类中的翔龙适应于飞行, 而大型陆生蜥蜴矢部龙则把有鳞类卵胎生的化石记录推前了至少3000万年(Wang 和 Evans, 2011).

热河生物群哺乳动物的分类多样性并不很高, 但已发现物种既有冠群哺乳动物三大支系中的两大支系——后兽类和真兽类的早期成员(但Bi 等(2018)有不同意见), 也有更早期分化的哺乳动物支系(如真三尖齿兽类、多瘤齿兽类和对齿兽类)(Luo, 2007; Zhou 等, 2017), 它们对于理解冠群哺乳动物起源具有重要意义(Luo, 2007). 不同于大多数中生代哺乳动物化石, 热河生物群的哺乳动物几乎全部保存为近完整的骨骼, 甚至毛发等软体组织也有保存(Hu 等, 1997; Ji 等, 1999,

图6 热河生物群的无脊椎动物化石

昆虫类: (a) 中国蜓(*Sinaeschnidia*); (b) 似哈格拉鸣螳(*Parahagla*); (c) 聪蛉(*Sophogramma*); (d) 中华蜚蠊(*Sinochresmoda*); (e) 西伯利亚蛇蛉(*Siboptera*); (f) 魏姬姆蜚蠊(*Vitimopsyche*); (g) 花网翅虻(*Florinemestrius*); (h) 裂尾甲(*Coptoclava*); (i) 腐食的未命名葬甲类; (j) 食真菌的原巨须隐翅虫(*Protoxyporus*); 甲壳类: (k) 辽宁洞虾(*Liaoningogriphus*). 所有照片未配比例尺

2002; Luo等, 2003, 2007; Li和Luo, 2006; Ji等, 2009). 这些化石发现不仅提供了前所未知的大量形态学信息, 还展现了哺乳动物的早期运动方式和生态多样性(Luo, 2007; Zhou等, 2017), 尤其是对包括哺乳动物中耳在内的重要结构的演化研究提供了关键信息(Wang等, 2001; Luo, 2007; Meng等, 2011), 位列研究哺乳动物早期演化的最重要发现(Luo, 2007).

热河生物群的昆虫化石在许多方面推动了我们对于昆虫演化的认识, 比如昆虫授粉结构的出现、昆虫拟态和寄生行为的演化(Ren等, 2010), 以及一些昆虫亚类群的起源(Ren等, 2010; Gao等, 2012, 2013, 2014; Huang等, 2012). 尤其是其中跳蚤化石的发现, 支持了跳蚤源自蜚蠊类的假说.

热河生物群的植物化石涵盖了几乎所有植物门类, 但目前研究尚不够系统和深入(Sun等, 2001, 2011). 虽然其中的早期被子植物不是优势植物类群, 但其出

现具有重要的演化意义(Dilcher, 2000; Leng和Friis, 2006), 特别是指示了最早的被子植物可能来自水生环境(Sun等, 2002, 2008).

从古生态角度, 已有研究获得了许多物种在栖息地和取食方式等方面的信息(Zhou等, 2017). 比如, 热河生物群的鱼类有捕食者, 也有滤食者(如鲟形鱼类北票鲟). 离龙类的伊克昭龙(*Ikechosaurus*)代表热河生物群湖泊生态系统中的顶级捕食者(Liu和Wang, 2003; Liu, 2004). 蜥蜴类当中, 大凌河蜥是攀爬动物(Evans和Wang, 2005), 也具有群居习性(Evans等, 2007); 矢部龙具有一个陆生蜥蜴类少见的特征: 食物当中包含鱼类(Evans和Wang, 2012), 推测这种大型蜥蜴有水边觅食的习性. 热河生物群的翼龙类大多食鱼, 也有滤食者(如格格翼龙(*Gegepterus*)和滤齿翼龙(*Pterofiltus*))(Jiang和Wang, 2011), 有些种类(如中国翼龙(*Sinopterus*))显示了攀爬特征(Wang等, 2008).

图 7 热河生物群的脊椎动物化石

(a) 无颌类中生鳗(*Mesomyzoum*); (b) 鱼类中华弓鳍鱼(*Sinamia*); (c) 有尾两栖类皇家蜥(*Regalierpeton*); (d) 离龙类潜龙(*Hyphalosaurus*)成年个体; (e) 离龙类潜龙(*Hyphalosaurus*)幼体个体; (f) 龟鳖类连鳖(*Perochelys*); (g) 蜥蜴类翔龙(*Xianglong*); (h) 蜥蜴类矢部龙(*Yabeinosaurus*)保存鱼骨胃容物的个体; (i) 矢部龙(*Yabeinosaurus*)保存胚胎骨骼的个体; (j) 翼龙类辽宁翼龙(*Liaoningopterus*); (k) 翼龙类飞龙(*Feilongus*); (l) 恐龙类羽王龙(*Yutyrannus*); (m) 恐龙类热河龙(*Jeholosaurus*); (n) 恐龙类辽宁龙(*Liaoningosaurus*); (o) 哺乳类燕尖齿兽(*Yanoconodon*); (p) 哺乳类中国袋兽(*Sinodelphys*); (q) 哺乳类中国尖吻兽(*Akidolestes*)。所有照片未配比例尺

恐龙当中的羽王龙(*Yutyrannus*)和中国暴龙(*Sinotyrannus*)代表热河生物群的顶级捕食者, 但有许多兽脚类恐龙出现次生植食现象(如尾羽龙、北票龙); 大型恐龙虽然有所发现, 但以小型恐龙为主; 绝大多数是地栖属种, 但也有树栖代表(Xu和Norell, 2006); 还有研究认为, 一些热河生物群的恐龙是夜行性动物(Schmitz和Motani, 2011)。热河生物群的鸟类主要为树

栖动物, 但一些真鸟类可能为地栖动物(Zhou和Zhang, 2006b), 个别属种甚至可能是半水生的。鸟类的食性分化明显, 包括肉食性(包括食鱼)、植食性(包括食种子)以及杂食性(Zheng等, 2018), 甚至发现了滤食性的属种(Hou等, 2004)。

总体而言, 热河生物群的哺乳动物类似其他中生代哺乳动物, 体型小, 以食虫类为主, 但也呈现明显的

图8 简化的脊椎动物演化图和热河生物群代表性物种
热河生物群具有研究脊椎动物主要类群演化的关键分子

体型分异, 出现了中生代已知最大的哺乳动物爬兽, 并且能够以幼年恐龙为食物(Hu等, 2005)。从栖息地上, 地栖和树栖类型都有, 以及半水生和半穴居的类型(Chen等, 2019), 呈现明显分化。

访花昆虫在热河生物群中的发现为昆虫和植物的协同演化提供了关键证据(Ren, 1998); 食真菌昆虫的发现也为热河生物群中这两大生物门类的食物链关系提供了证据(Cai等, 2017); 多种外寄生昆虫的发现显示了热河生物群中昆虫和脊椎动物之间的寄生关系(Ren等, 2010; Gao等, 2012, 2013, 2014; Huang等, 2012)。反之, 昆虫又是许多种脊椎动物的食物来源。从栖息地来看, 热河生物群的昆虫以森林型昆虫的分类多样性最高, 其次是水生型、土壤型和高山型; 从食性上看, 植食性昆虫的分类多样性最高, 往下依次是肉食性、寄生性、腐食性和杂食性(Zhang H C等, 2010)。

狭义热河生物群的古环境和古气候研究有一定进展(Zhou等, 2017)。一般认为, 狭义热河生物群的生存区域有众多湖泊, 尤其是火山湖, 甚至存在大型湖泊。植物化石指示了坡地及森林的存在(Sun等, 2001, 2011), 这也得到了鹦鹉嘴龙体表颜色模式的支持, 后者指示这种恐龙生存于一个相对封闭的森林环境(Vinther等, 2016)。同样, 树栖型恐龙、鸟类和哺乳动物以及森林翼龙(*Nemicolopterus*)等林栖类型脊椎动物的出现也支持森林的存在。许多指示冷凉气候的高山

型昆虫的发现表明, 古热河地区存在相对高海拔区域(高山)。冷凉气候, 甚至相对寒冷气候的推测, 得到了一些古生物和同位素数据的支持。松柏类的广泛存在及其木材化石指示气候明显的季节性变化; 义县组发现的异木(*Xenoxylon*)化石指示温凉气候(Tian等, 2015)。缺乏常见于温湿环境的鳄类也指示相对寒冷的气候, 这和巨型带羽毛恐龙(如羽王龙)的存在(Xu等, 2012)相互印证。稳定同位素数据也指示, 在热河生物群生存期间出现过寒冷气候(Amiot等, 2011, 2015), 甚至有可能在中国东北部出现了大陆冰川(Yang等, 2013)。但就全球而言, 由于海侵范围的扩大, 早白垩世总体上曾是一个温暖湿润时期; 但自早白垩世中期起, 随着全球气候的变化, 至少在东亚地区可能曾出现较剧烈的变化, 局部地区显示干旱, 季节性变化也日趋明显。在热河生物群中, 尽管也存在一些指示相对温热湿润气候的证据, 如蕨类、苏铁类以及银杏类的广泛存在, 以及蜥蜴类翔龙的发现(现生具滑翔能力的蜥蜴类仅见于热带和亚热带)(Li等, 2007), 但一些植物化石还指示一定程度的干旱气候, 如买麻藤类的大量繁盛等。热河生物群生存区域可能有着明显的地形分异, 高山和盆地相间, 总体气候较为干燥, 特别是坡地以上的地域, 类似当今云南北部。众多化石证据表明, 在热河生物群演化期间, 全球气候可能出现过较为剧烈变化, 比如羽王龙等生存时期的气温比热河生物群的其他时期有明显降低。但在热河生物群之后的早白垩世晚期, 植物化石等证据显示, 全球(包括东亚地区)气候明显升温, 总体上日趋炎热。

有研究显示热河生物群代表一个地理隔离的地方性生物群, 但也有研究认为热河生物群代表一个重要的演化辐射中心。热河生物群中明显有许多地方性物种(Sereno, 1990; Sychevskaya, 2001a; Chang等, 2003; Averianov等, 2006; Gao等, 2009), 比如狼鳍鱼、满洲鳄、龟鳖类、鹦鹉嘴龙类和孔子鸟等脊椎动物仅发现于热河地区和邻近的西伯利亚、朝鲜半岛和日本, 许多无脊椎动物也是如此。无脊椎动物化石显示, 中国东北、朝鲜半岛和日本在白垩纪早期属于同一水系(Sha等, 2012); 在早白垩世, 中国东部、朝鲜半岛、西伯利亚以及日本在古地理和古生态环境上是一样的(Liu等, 2015)。这些证据支持热河生物群代表一个地方性生物群, 这与广义热河生物群的古地理背景是一致的: 东亚自侏罗纪中期到白垩纪早期一直与其他大陆

隔离,直到阿普特期-阿尔布期的海退导致欧亚陆桥的形成(Upchurch等, 2002). 但从另外一个角度来看,许多恐龙类群、哺乳动物和两栖动物呈现全球性分布(Zhou等, 2003), 鸟类和翼龙类显示了欧洲和美洲的联系(Zhou, 2006; Zhou和Zhang, 2006a; Wang等, 2012), 也有龟鳖类显示了和欧洲的联系(Tong和Brinkman, 2012). 而在相关类群中,许多热河生物群中的属种代表相对早期分异的支系. 因此,一些研究认为,热河生物群代表陆生生物许多类群的起源和多样化中心(Manabe等, 2000; Zhou等, 2003; Wang等, 2005a; Zhou和Zhang, 2006a, 2006b). 但也有研究提出了避难所假说,认为长期的地理隔离让热河生物群成为了早期分异物种的“保留地”(Luo, 1999).

就热河生物群本身演化而言,现有研究支持热河生物群演化三阶段假说(Chen, 1988),但基于对热河生物群的新认知,对传统的三阶段假说进行了修订:热河生物群演化的第一阶段局限于河北北部(花吉营组),分类单元少,后期典型分子未出现;第二阶段(义县组)达到分类多样性的高峰;第三阶段(九佛堂组),达到地理分布最大(Zhou等, 2017). 从已有化石证据来看,三阶段演化论得到了大多数生物门类化石记录的支持,比如双壳类(Chen J H, 1999)、叶肢介类(Chen P J, 1999)、介形类(Cao和Hu, 2003)、昆虫类(Zhang H C等, 2010)等都呈现了较为明显的三个演化阶段. 鲟形鱼类(Zhou等, 2010)、有尾两栖类(Zhang等, 2009)、翼龙类和鸟类(Zhang和Zhou, 2000; Wang和Zhou, 2006b; Zhang等, 2008)也是如此.

5 热河生物群的研究展望

作为理解现代陆地生态系统雏型形成的一个窗口,热河生物群将继续为一系列重要问题的研究提供信息,比如,如何从热河生物群这个窗口揭示现生生物主要类群的出现? 地表环境和气候因素如何影响热河生物群的演化? 白垩纪早期的陆地生态系统和现代陆地生态系统有哪些相似性和不同点? 这些问题的回答将为我们深入理解现代陆地生态系统的形成提供帮助.

热河生物群未来研究的核心依然是生物群的时空分布,即在热河生物群生存期间的一系列时间断面上,组成热河生物群的物种和个体在空间上的分布. 这一

问题的研究,一方面需要更多化石标本的采集,尤其是带有准确地理和地层信息的化石标本的采集,另一方面需要深入的形态学和分类学研究. 后者的开展不仅需要传统的研究手段,也需要更多使用新的分析手段和成像技术. 尤其值得一提的是,热河生物群中一些陆生脊椎动物类群(如鹦鹉嘴龙类、驰龙类和孔子鸟类)化石保存数量大,甚至某些单一物种也有大量化石保存,乃至拥有不同个体发育阶段的众多标本,如辽蟾(*Liaobatrachus*)(Dong等, 2013)、潜龙(Ji等, 2006)、大凌河蜥(Evans和Wang, 2007)、鹦鹉嘴龙(Zhao等, 2013)等. 这在陆生脊椎动物化石记录当中非常罕见,为深入了解陆生脊椎动物的形态变异和类群(物种)演化提供了极好的机会. 结合其他方面的信息(时空分布、古环境与古气候以及古生态信息),这些类群的研究能够为我们深入理解演化现象提供前所未有的认知.

热河生物群特异埋藏的化石为微观层次的研究提供少有的机会,尤其是为化石记录中少有的软体组织的研究提供了机会. 前期的研究开创了中生代研究的一些纪录. 比如,通过研究带羽毛恐龙化石当中保存的黑素体(Zhang F C等, 2010),我们首次能够科学复原某些恐龙的体表颜色(Li等, 2012);通过采集和对比恐龙、早期鸟类和其他一些门类化石以及现生脊椎动物当中的黑素体的信息,我们能够了解这种结构在灭绝动物当中的分布规律和生态指示意义的信息(如鹦鹉嘴龙的保护色)(Vinther等, 2016),从微观层次探讨皮肤结构、甚至生理特征的演化(Li等, 2014). 未来化石黑素体和其他软体组织化石的研究将涉及到更多的采样(包括黑素体在动物身体三维分布的样本)、黑素体三维形态数据的采集、更多软体组织化学组分的分析以及其他色素和皮肤系统物理结构的分析. 微观层次的另外一个研究来自古蛋白质研究. 一些前期研究显示热河生物群化石具有保存古蛋白质片段的潜力,一些古蛋白质的种类和形态甚至被发现和复原(Pan等, 2016, 2019). 这一研究方向虽然面临许多挑战,但是一个潜在的发展方向,为我们提供另外一条分析生命演化的线索链.

热河生物群的古生态研究对于我们理解现代生态系统雏型的形成具有重要意义. 但前期工作基本都是定性研究(Chen等, 2019),而且缺乏精确古地理、古气候和古环境信息. 未来的古生态研究需要在更准确的

化石分类和时空分布信息以及更精确古地理、古气候和古环境研究的基础上展开, 尤其是尝试定量研究. 其中一个关键工作是建立热河生物群高精度时间和空间框架以及化石标本在这个时空框架上的分布模式, 在此基础上, 开展对热河生物群生态系统的定量研究. 有研究尝试使用食物网与能量流模型(Heal和MacLean, 1975), 从定量角度研究热河生物群生态系统, 在已有化石记录基础上复原真实的热河生物群的生物多样性组成, 明显增加了热河生物群的生物多样性, 也提供了更加可靠的生物群结构信息(Matsukawa等, 2014). 不过, 受限于样本量小和时间尺度大等因素, 这一研究还存在一些问题. 未来研究可以在更多样本和更精确时空尺度基础上, 对热河生物群生态系统进行更准确的复原. 另外一个整合地质古生物学数据和生态模型的方法是采用通用生态系统模型的方法(Harfoot等, 2014): 通过研究生物群在时间尺度上的变化, 采用迭代运算, 定量推测生态系统在更大时空尺度的变化规律, 并与实际数据进行对比. 这种方法可以运用地质历史时期非生物与生物事件对生态系统造成的影响, 评估生态系统稳定性和弹性, 并和其他生态系统以及现代生态系统进行对比, 从演化的角度来了解现代生态系统. 未来研究可以使用食物网与能量流模型准确复原热河生物群的生物多样性和个体丰度, 在此基础上采用通用生态系统模型的方法, 评估热河生物群的稳定性和弹性.

热河生物群如何得以保存和形成化石的埋藏学机制是一个重要研究方向, 但生物群本身起源和演化的外在驱动因素是一个更重要的研究方向(Zhou和Wang, 2017). 近年来一个有关热河生物群演化的外在驱动因素的研究, 涉及到华北克拉通破坏带来的环境效应(Zhou和Wang, 2017). 华北克拉通破坏代表一次重大地质事件, 一般认为, 其启动时间大约在160百万年前, 破坏高峰期约为125百万年前, 整个过程受控于古太平洋板块俯冲和回撤(Wu等, 2008; Zhu等, 2011, 2012). 在这一时期, 强烈板块构造活动导致了广泛发育的大陆断陷盆地(Wu等, 2008; Liu等, 2015), 产生了这一区域的众多淡水湖泊(Zhu等, 2008; Liu等, 2015). 在热河生物群繁盛期(约125百万年前), 板块构造活动最为剧烈, 出现了广泛的岩浆活动和火山喷发(Wu等, 2008; Zhu等, 2011, 2012). 华北克拉通破坏导致的另外一些重要的环境效应包括地温增高和复杂地形的形成, 前

者产生地区性生态变化, 特别是生物量变化, 后者有助于生物成种需要的隔离机制的形成. 有研究认为, 侏罗纪晚期开始的广泛的火山-岩浆-造山运动在中国北方造成了复杂多样的古地理(Liu等, 2015). 从目前已有数据来看, 克拉通破坏带来的这些环境效应对热河生物群的演化产生了影响. 中国东北早白垩世似乎存在一个沉积盆地和生物群随时间进度逐渐东移的现象, 这与有关克拉通破坏预测的古西太平洋板块同期回撤以及造成的环境效应是一致的(Zhou和Wang, 2017). 华北克拉通破坏期间的频繁火山活动可能是最值得深入研究的一个因素. 频繁的火山活动不仅对于热河生物群得以保存和形成化石极其重要, 而且可能对热河生物群的形成和演化也起到重要作用, 是生物群形成和演化的一个重要外在驱动因素. 频繁的火山活动为淡水湖泊提供了大量营养物质(Jiang等, 2011, 2014; Pan等, 2013, 2014), 也为热河生物群造就了多变的环境, 形成了强大的选择性压力. 华北克拉通破坏带来的环境效应如何影响热河生物群时期生物的成种和灭绝是未来研究的一个重要方向(Zhou和Wang, 2017).

致谢 感谢孙革的宝贵修改意见, 感谢孙革、黄迪颖的有益讨论和提供相关文献, 感谢孙革、任东、黄迪颖、姬书安、罗哲西、张江永、刘俊和汪筱林提供部分插图, 特别感谢克拉通破坏和陆地生物演化课题组成员的大量讨论和帮助.

参考文献

- 秉志. 1928. 中国白垩纪之昆虫化石. 中国古生物志(乙种), 13: 1-101
- 郭正府, 刘嘉麒, 汪筱林. 2003. 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, 33: 59-71
- 郝诒纯, 苏德英, 李友桂. 1982. 论中国非海相白垩系的划分及侏罗-白垩系的分界. 地质学报, 56: 187-199
- 顾知微. 1962. 中国的侏罗系和白垩系. 北京: 科学出版社
- 黄建东, 任东. 2008. 三尾拟蜉蝣在中国热河生物群可能并不存在. 地质论评, 54: 602-609
- 刘宪亭, 周家健. 1965. 辽宁北票晚侏罗世鲕类一新科. 古脊椎动物学报, 9: 237-255
- 刘永清, 李佩贤, 田树刚. 2003. 冀北滦平晚中生代火山碎屑(熔)岩中锆石SHRIMP U-Pb年龄及其地质意义. 岩石矿物学报, 22: 237-244
- Amiot R, Wang X L, Zhou Z H, Wang X L, Buffetaut E, Lecuyer C,

- Ding Z L, Fluteau F, Hibino T, Kusuhashi N, Mo J Y, Suteethorn V, Wang Y, Xu X, Zhang F C. 2011. Oxygen isotopes of East Asian dinosaurs reveal exceptionally cold Early Cretaceous climates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 5179–5183
- Amiot R, Wang X, Zhou Z H, Wang X L, Lécuyer C, Buffetaut E, Fluteau F, Ding Z L, Kusuhashi N, Mo J Y, Philippe M, Suteethorn V, Wang Y, Xu X. 2015. Environment and ecology of East Asian dinosaurs during the Early Cretaceous inferred from stable oxygen and carbon isotopes in apatite. *J Asian Earth Sci*, 98: 358–370
- Averianov A O, Voronkevich A V, Leshchinskiy S V, Fayngertz A V. 2006. A Ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus sibiricus* from the Early Cretaceous of West Siberia, Russia and its phylogenetic relationships. *J Systatic Palaeontol*, 4: 359–395
- Bi S D, Zheng X T, Wang X L, Cignetti N E, Yang S L, Wible J R. 2018. An Early Cretaceous eutherian and the placental-marsupial dichotomy. *Nature*, 558: 390–395
- Cai C Y, Leschen R A B, Hibbett D S, Xia F Y, Huang D Y. 2017. Mycophagous rove beetles highlight diverse mushrooms in the Cretaceous. *Nat Commun*, 8: 14894
- Cao M, Hu Y. 2003. Ostracods. In: Chang M M, Chen P J, Wang Y Q, Wang Y, Miao D S, eds. *The Jehol Biota: The Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants*. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers. 48–52
- Chang M M, Chen P J, Wang Y Q, Wang Y, Miao D S. 2003. *The Jehol Biota: The Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants*. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers
- Chang M M, Miao D S, Zhang J Y. 2006. A lamprey from the Cretaceous Jehol biota of China. *Nature*, 441: 972–974
- Chang S C, Zhang H C, Renne P R, Fang Y. 2009. High-precision $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age constraints on the basal Lanqi Formation and its implications for the origin of angiosperm plants. *Earth Planet Sci Lett*, 279: 212–221
- Chen J H. 1999. A study of nonmarine bivalve assemblage succession from the Jehol Group (U. Jurassic and L. Cretaceous). In: Chen P, Jin F, eds. *The Jehol Biota*. Hefei: Chinese Science and Technology Publishing House, Palaeoworld, 11: 92–113
- Chen M, Strömberg C A E, Wilson G P. 2019. Assembly of modern mammal community structure driven by Late Cretaceous dental evolution, rise of flowering plants, and dinosaur demise. *Proc Natl Acad Sci USA*, 28: 201820863
- Chen P J. 1988. Distribution and migration of the Jehol Fauna with reference to non-marine Jurassic-Cretaceous boundary in China. *Acta Palaeontol Sin*, 27: 659e683
- Chen P J. 1999. Fossil conchostracans from the Yixian Formation of western Liaoning, China. In: Chen P, Jin F, eds. *The Jehol Biota*. Hefei: Chinese Science and Technology Publishing House. Palaeoworld, 11: 114–130
- Chen P J. 2003. Conchostracans. In: Chang M M, Chen P J, Wang Y Q, Wang Y, Miao D S, eds. *The Jehol Biota: The Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants*. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers. 44–47
- Chen P J, Dong Z M, Zhen S N. 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, 391: 147–152
- Currie P J, Chen P. 2001. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Can J Earth Sci*, 38: 1705–1727
- Dilcher D. 2000. Toward a new synthesis: Major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 7030–7036
- Dilcher D L, Sun G, Ji Q, Li H. 2007. An early infructescence *Hyracantha decussata* (comb. nov.) from the Yixian Formation in northeastern China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 9370–9374
- Dong Z M, Wang Y. 1998. A new urodele (*Liaoxitriton zhongjiani* gen. et sp. nov.) from the Early Cretaceous of western Liaoning Province, China. *Vertebrata Palasiatica*, 36: 159–172
- Dong L P, Roček Z, Wang Y, Jones M E H, Farke A A. 2013. Anurans from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning, China. *PLoS ONE*, 8: e69723
- Eichwald E d. 1864. Sur un terrain jurassique à poisons et insectes d'eau douce de la Sibirie orientale. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 21: 19–25
- Endo R. 1940. A new genus of Thecodontia from the Lycopera beds in Manchoukuo. *Bull Cent Nat Mus Manchoukuo*, 2: 1–14
- Endo R, Shikama T. 1942. Mesozoic reptilian fauna in the Jehol mountainland, Manchoukuo. *Bull Cent Nat Mus, Manchoukuo*, 3: 1–20
- Evans S E, Wang Y. 2005. The Early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China. *Acta Palaeontol Pol*, 50: 725–742
- Evans S E, Wang Y. 2007. A juvenile lizard specimen with well-preserved skin impressions from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Inner Mongolia, China. *Naturwissenschaften*, 94: 431–439
- Evans S E, Wang Y. 2010. A new lizard (Reptilia: Squamata) with exquisite preservation of soft tissue from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia, China. *J Systatic Palaeontol*, 8: 81–95
- Evans S E, Wang Y. 2012. New material of the Early Cretaceous lizard *Yabeinosaurus* from China. *Cretac Res*, 34: 48–60
- Evans S E, Wang Y, Jones M E H. 2007. An aggregation of lizard skeletons from the Lower Cretaceous of China. *Senckenbergiana lethaea*, 87: 109–118
- Friis E M, Doyle J A, Endress P K, Leng Q. 2003. Archaeofructus-

- angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends Plant Sci*, 8: 369–373
- Gao K Q, Li Q G, Wei M, Pak H, Pak I. 2009. Early Cretaceous birds and pterosaurs from the Sinuijui Series, and geographic extension of the Jehol Biota into the Korean Peninsula. *J Paleont Soc Korea*, 25: 57–71
- Gao K Q, Shubin N H. 2001. Late Jurassic salamanders from northern China. *Nature*, 410: 574–577
- Gao T P, Shih C K, Rasnitsyn A P, Xu X, Wang X, Ren D. 2013. New transitional fleas from China highlighting diversity of Early Cretaceous ectoparasitic insects. *Curr Biol*, 23: 1261–1266
- Gao T P, Shih C K, Pasnitsyn A P, Xu X, Wang S, Ren D. 2014. The first flea with fully distended abdomen from the Early Cretaceous of China. *BMC Evol Biol*, 14: 168–175
- Gao T P, Shih C, Xu X, Wang S, Ren D. 2012. Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates. *Curr Biol*, 22: 732–735
- Grabau A W. 1923. Cretaceous Mollusca from north China. *Bull Geol Surv China*, 5: 183–198
- Grabau A W. 1928. Stratigraphy of China. Part 2 Mesozoic. Beijing: Geological Survey of China. 774
- Guo Z F, Wang X L. 2002. A study on the relationship between volcanic activities and mass mortalities of the Jehol vertebrate fauna from Sihetun, western Liaoning, China. *Acta Pet Sin*, 18: 117–125
- Harfoot M B J, Newbold T, Tittensor D P, Emmott S, Hutton J, Lyutsarev V, Smith M J, Scharlemann J P W, Purves D W, Loreau M. 2014. Emergent global patterns of ecosystem structure and function from a mechanistic general ecosystem model. *PLoS Biol*, 12: e1001841
- He H Y, Wang X L, Zhou Z H, Jin F, Wang F, Yang L K, Ding X, Boven A, Zhu R X. 2006. ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of Lujiatun Bed (Jehol group) in Liaoning, northeastern China. *Geophys Res Lett*, 33: L04303
- He H Y, Wang X L, Zhou Z H, Wang F, Boven A, Shi G H, Zhu R X. 2004. Timing of the Jiufotang Formation (Jehol Group) in Liaoning, northeastern China, and its implications. *Geophys Res Lett*, 31: L12605
- Heal O, MacLean S. 1975. Comparative productivity in ecosystems-secondary productivity. In: van Dobben W, Lowe-McConnell R, eds. *Unifying Concepts in Ecology*. The Hague: Springer. 89–198
- Hou L H, Chiappe L M, Zhang F C, Chuong C M. 2004. New Early Cretaceous fossil from China documents a novel trophic specialization for Mesozoic birds. *Naturwissenschaften*, 91: 22–25
- Hou L H, Martin L D, Zhou Z H, Feduccia A. 1999. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. *Nature*, 399: 679–682
- Hou L H, Zhou Z H, Gu Y, Zhang H. 1995a. *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China. *Chin Sci Bull*, 40: 1545–1551
- Hou L H, Zhou Z, Martin L D, Feduccia A. 1995b. A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature*, 377: 616–618
- Hu Y M, Meng J, Wang Y Q, Li C K. 2005. Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature*, 433: 149–152
- Hu Y M, Wang Y Q, Luo Z X, Li C K. 1997. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature*, 390: 137–142
- Huang D Y, Engel M S, Cai C Y, Wu H, Nel A. 2012. Diverse transitional giant fleas from the Mesozoic era of China. *Nature*, 483: 201–204
- Huang J, Ren D, Sinitshenkova N D, Shih C. 2007. New genus and species of Hexagenitidae (Insecta: Ephemeroptera) from Yixian Formation, China. *Zootaxa*, 1629: 39–50
- Ji Q, Chen W, Wang W L, Jin X C, Zhang J P, Liu Y Q, Zhang H, Yao P Y, Ji S, Yuan C X, Zhang Y, You H L. 2004a. Mesozoic Jehol Biota of western Liaoning, China. Beijing: Geological Publishing House
- Ji Q, Currie P J, Norell M A, Ji S A. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, 393: 753–761
- Ji Q, Ji S A. 1996. On the discovery of the earliest fossil bird in China (*Sinosauropteryx* gen. nov.) and the origin of birds. *Chin Geol*, 233: 30–33
- Ji Q, Ji S A, Cheng Y N, You H L, Lü J C, Liu Y Q, Yuan C X. 2004b. Pterosaur egg with a leathery shell. *Nature*, 432: 572
- Ji Q, Ji S A, Lu J C, You H L, Chen W, Liu Y Q, Liu Y X. 2005. First avialian bird from China. *Geol Bull China*, 24: 197–210
- Ji Q, Ji S A, Lu J, You H L, Yuan C X. 2006. Embryo of Early Cretaceous choristodere (Reptilia) from the Jehol Biota in western Liaoning, China. *Paleont Soc Korea*, 22: 111–118
- Ji Q, Luo Z X, Ji S A, Luo Z. 1999. A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton. *Nature*, 398: 326–330
- Ji Q, Luo Z X, Yuan C X, Wible J R, Zhang J P, Georgi J A. 2002. The earliest known eutherian mammal. *Nature*, 416: 816–822
- Ji Q, Luo Z X, Zhang X, Yuan C X, Xu L. 2009. Evolutionary development of the middle ear in Mesozoic therian mammals. *Science*, 326: 278–281
- Ji Q, Norell M A, Gao K Q, Ji S A, Ren D. 2001. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature*, 410: 1084–1088
- Jiang B Y, Fursich F T, Hethke M. 2012. Depositional evolution of the Early Cretaceous Sihetun Lake and implications for regional climatic and volcanic history in western Liaoning, NE China. *Sediment Geol*, 257–260: 31–44
- Jiang B Y, Fursich F T, Sha J G, Wang B, Niu Y Z. 2011. Early Cretaceous volcanism and its impact on fossil preservation in

- Western Liaoning, NE China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol PalaeoEcol*, 302: 255–269
- Jiang B Y, Harlow G E, Wohletz K, Zhou Z, Meng J. 2014. New evidence suggests pyroclastic flows are responsible for the remarkable preservation of the Jehol biota. *Nat Commun*, 5: 3151
- Jiang B Y, Sha J G. 2007. Preliminary analysis of the depositional environments of the Lower Cretaceous Yixian Formation in the Sihetun area, western Liaoning, China. *Cretac Res*, 28: 183–193
- Jiang S X, Wang X L. 2011. A new ctenochasmatid pterosaur from the Lower Cretaceous, western Liaoning, China. *An Acad Bras Ciênc*, 83: 1243–1249
- Jin F, Zhang F C, Li Z H, Zhang J Y, Li C, Zhou Z H. 2008. On the horizon of *Protopteryx* and the early vertebrate fossil assemblages of the Jehol Biota. *Chin Sci Bull*, 53: 2820–2827
- Jones T D, Farlow J O, Ruben J A, Henderson D M, Hillenius W J. 2000. Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature*, 406: 716–718
- Jones T R. 1862. A monograph on the fossil estheriae. *Monogr Palaeontogr Soc*, 14: 1–134
- Leng Q, Friis E M. 2003. *Sinocarpus decussatus* gen. et sp. nov., a new angiosperm with basally syncarpous fruits from the Yixian Formation of Northeast China. *Plant Systematics Evol*, 241: 77–88
- Leng Q, Friis E M. 2006. Angiosperm leaves associated with *Sinocarpus* infructescences from the Yixian Formation (mid-Early Cretaceous) of NE China. *Plant Syst Evol*, 262: 173–187
- Leng Q, Yang H. 2003. Pyrite framboids associated with the Mesozoic Jehol Biota in northeastern China: Implications for microenvironment during early fossilization. *Prog Natural Science*, 12: 206–212
- Li C K, Wang Y Q, Hu Y M, Zhou M Z. 1995. A symmetrodont skeleton from the Late Jurassic of western Liaoning, China. Sixth Symposium on Mesozoic Ecosystems and Biota. Beijing: China Ocean Press. 233
- Li G, Luo Z X. 2006. A Cretaceous symmetrodont therian with some monotreme-like postcranial features. *Nature*, 439: 195–200
- Li P P, Gao K Q, Hou L H, Xu X. 2007. A gliding lizard from the Early Cretaceous of China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 5507–5509
- Li Q G, Clarke J A, Gao K Q, Zhou C F, Meng Q J, Li D Q, D'Alba L, Shawkey M D. 2014. Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. *Nature*, 507: 350–353
- Li Q G, Gao K Q, Meng Q J, Clarke J A, Shawkey M D, D'Alba L, Pei R, Ellison M, Norell M A, Vinther J. 2012. Reconstruction of *Microraptor* and the Evolution of Iridescent Plumage. *Science*, 335: 1215–1219
- Liu J. 2004. A nearly complete skeleton of *Ikechosaurus pijiagouensis* sp. nov. (Reptilia: Choristodera) from the Jiufotang Formation (Lower Cretaceous) of Liaoning, China. *Vertebr Palasiat*, 42: 120–129
- Liu J, Wang X. 2003. Choristoderes. In: Chen P, Jin F, eds. The Jehol Biota. Hefei: Chinese Science and Technology Publishing House. *Palaeoworld*, 11: 114–130
- Liu Y Q, Kuang H W, Peng N, Xu H, Zhang P, Wang N S, An W, Wang Y, Liu M, Hu X F. 2015. Mesozoic basins and associated palaeogeographic evolution in North China. *J Palaeogeogr*, 4: 189–202
- Luo Z X. 1999. A refugium for relicts. *Nature*, 400: 23–25
- Luo Z X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, 450: 1011–1019
- Luo Z X, Chen P, Li G, Chen M. 2007. A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals. *Nature*, 446: 288–293
- Luo Z X, Ji Q, Wible J R, Yuan C X. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, 302: 1934–1940
- Manabe M, Barrett P M, Isaji S. 2000. A refugium for relicts? *Nature*, 404: 953
- Matsukawa M, Shibata K, Sato K, Xing X, Lockley M G. 2014. The Early Cretaceous terrestrial ecosystems of the Jehol Biota based on food-web and energy-flow models. *Biol J Linn Soc Lond*, 113: 836–853
- Meng J, Wang Y Q, Li C K. 2011. Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont. *Nature*, 472: 181–185
- Meng Q J, Liu J Y, Varricchio D J, Huang T, Gao C L. 2004. Parental care in an ornithischian dinosaur. *Nature*, 431: 145–146
- Norell M, Ji Q, Gao K Q, Yuan C X, Zhao Y B, Wang L X. 2002. 'Modern' feathers on a non-avian dinosaur. *Nature*, 416: 36–37
- Norell M A, Xu X. 2005. Feathered dinosaurs. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 33: 277–299
- O'Connor J K, Wang X L, Sullivan C, Zheng X T, Tubaro P, Zhang X M, Zhou Z H. 2013. Unique caudal plumage of *Jeholornis* and complex tail evolution in early birds. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 17404–17408
- O'Connor J K, Zhou Z H, Xu X. 2011. Additional specimen of *Microraptor* provides unique evidence of dinosaurs preying on birds. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 19662–19665
- Pan Y H, Fürsich F, Sha J G. 2014. A model for organic fossilization of the Early Cretaceous Jehol lagersatte based on the taphonomy of "*Ephemeropsis trisetalis*". *Palaios*, 29: 363–377
- Pan Y H, Sha J G, Fürsich F T, Wang Y, Zhang X, Yao X. 2012. Dynamics of the lacustrine fauna from the Early Cretaceous Yixian Formation, China: Implications of volcanic and climatic factors. *Lethaia*, 45: 299–314
- Pan Y H, Sha J G, Zhou Z H, Fürsich F T. 2013. The Jehol Biota:

- Definition and distribution of exceptionally preserved relicts of a continental Early Cretaceous ecosystem. *Cretac Res*, 44: 30–38
- Pan Y H, Zheng W X, Moyer A E, O'Connor J K, Wang M, Zheng X, Wang X, Schroeter E R, Zhou Z, Schweitzer M H. 2016. Molecular evidence of keratin and melanosomes in feathers of the Early Cretaceous bird *Eoconfuciusornis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: E7900–E7907
- Pan Y H, Zheng W X, Sawyer R H, Pennington M W, Zheng X T, Wang X L, Wang M, Hua L, O'Connor J, Zhao T, Li Z H, Schroeter E R, Wu F X, Xu X, Zhou Z H, Schweitzer M H. 2019. The molecular evolution of feathers with direct evidence from fossils. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 3018–3023
- Ren D. 1998. Flower-associated brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 280: 85–88
- Ren D, Shih C K, Gao T P, Yao Y Z, Zhao Y Y. 2010. Silent Stories-Insect Fossil Treasures from Dinosaur Era of the Northeastern China. Beijing: Science Press
- Rougier G W, Qiang J, Novacek M J. 2003. A new symmetrodont mammal with fur impressions from the Mesozoic of China. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 77: 7–14
- Sauvage H. 1880. Sur un *Prolebias* (*Prolebias davidi*) des terrains terriaires du nord de la China (in French). *Bull Soc Geol France*, 3: 452–454
- Schmitz L, Motani R. 2011. Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science*, 332: 705–708
- Sereno P C. 1990. Psittacosauridae. In: Weishampel D B, Dodson P, Osmlska H, eds. The Dinosauria. Berkeley: University of California Press. 579–592
- Sereno P C, Shichin C, Zhengwu C, Chenggang R. 1988. *Psittacosaurus meileyingensis* (Ornithischia: Ceratopsia), a new psittacosaur from the Lower Cretaceous of northeastern China. *J Vertebr Paleontol*, 8: 366–377
- Sereno P C, Rao C G. 1992. Early evolution of avian flight and perching: New evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 255: 845–848
- Sha J G. 2007. Cretaceous stratigraphy of northeast China: Non-marine and marine correlation. *Cretac Res*, 28: 146–170
- Sha J G, Pan Y H, Wang Y, Zhang X, Rao X. 2012. Non-marine and marine stratigraphic correlation of Early Cretaceous deposits in NE China, SE Korea and SW Japan, non-marine Molluscan biochronology, and palaeogeographic implications. *J Stratigr*, 36: 357–381
- Sha J G, Yao X G, Hirano H, Pan Y H, Zhang X L, Wang Y Q. 2007. Correlation amongst the Longzhaogou, Jixi and Jehol groups in northeastern China: A review. *Beringeria*, 37: 189–202
- Sun G, Dilcher D L, Zheng S L, Zhou Z K. 1998. In search of the first flower: A Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, 282: 1692–1695
- Sun G, Dilcher D L, Zheng S L. 2008. A review of recent advances in the study of early angiosperms from northeastern China. *Palaeo-world*, 17: 166–171
- Sun G, Ji Q, Dilcher D L, Zheng S, Nixon K C, Wang X. 2002. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 296: 899–904
- Sun G, Zhang L, Zhou C, Duan Y, Hu D. 2011. The fossil record of three billion years in Liaoning, China. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House
- Sun G, Zheng S L, Dilcher D L, Wang Y D, Mei S W. 2001. Early angiosperms and their associated plants from western Liaoning, China. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House
- Swisher C C, Wang X L, Zhou Z H, Wang Y Q, Jin F, Zhang J Y, Xu X, Zhang F C, Wang Y. 2002. Further support for a Cretaceous age for the feathered-dinosaur beds of Liaoning, China: New $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Yixian and Tuchengzi formations. *Chin Sci Bull*, 47: 136–139
- Swisher C C, Wang Y Q, Wang X L, Xu X, Wang Y. 1999. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature*, 400: 58–61
- Sychevskaya E K. 2001a. New data on the Jurassic freshwater fish fauna of northern Eurasia. In: Tintori A, ed. Mesozoic Fishes, Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity. Serpiano, Switzerland
- Tian N, Xie A W, Wang Y D, Jiang Z K, Li L Q, Yin Y L, Zhu Z P, Wang J J. 2015. New records of Jurassic petrified wood in Jianchang of western Liaoning, China and their palaeoclimate implications. *Sci China Earth Sci*, 58: 2154–2164
- Tong H, Brinkman D. 2013. A new species of *Sinemys* (Testudines: Cryptodira: Sinemydidae) from the Early Cretaceous of Inner Mongolia, China. *Palaeobio Palaeoenv*, 93: 355–366
- Upchurch P, Huxford C A, Norman D B. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: Evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proc R Soc Lond B*, 269: 613–621
- Vinther J, Nicholls R, Lautenschlager S, Pittman M, Kaye T G, Rayfield E, Mayr G, Cuthill I C. 2016. 3D camouflage in an ornithischian dinosaur. *Curr Biol*, 26: 2456–2462
- Wang M, Zhou Z H. 2017. The evolution of birds with implications from new fossil evidences. In: Maina N J, ed. The Biology of the Avian Respiratory System. Springer International Publishing. 1–26
- Wang M, Zhou Z H, Sullivan C. 2016. A fish-eating enantiornithine bird from the Early Cretaceous of China provides evidence of modern avian digestive features. *Curr Biol*, 26: 1170–1176

- Wang S. 1990. Origin, evolution and mechanism of the Jehol fauna. *Acta Geol Sin*, 64: 350–360
- Wang X L, Kellner A W A, Jiang S X, Cheng X. 2012. New toothed flying reptile from Asia: Close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften*, 99: 249–257
- Wang X L, Kellner A W A, Zhou Z H, Campos D D A. 2005a. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 437: 875–879
- Wang X L, Kellner A W A, Zhou Z H, Campos D D A. 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 1983–1987
- Wang X L, Miao D S, Zhang Y. 2005b. Cannibalism in a semi-aquatic reptile from the Early Cretaceous of China. *Chin Sci Bull*, 50: 281–283
- Wang X L, Wang Y Q, Xu X, Wang Y, Zhang J Y, Zhang F C, Jin F, Gu G. 1999. Record of the Sihetun vertebrate mass mortality events western Liaoning, China: Caused by volcanic eruptions. *Geol Rev* 45: 458–467
- Wang X L, Zhou Z H. 2004. Pterosaur embryo from the Early Cretaceous. *Nature*, 429: 621
- Wang X L, Zhou Z. 2006. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. *Geol J*, 41: 405–418
- Wang Y, Evans S E. 2011. A gravid lizard from the Cretaceous of China and the early history of squamate viviparity. *Naturwissenschaften*, 98: 739–743
- Wang Y Q, Hu Y M, Meng J, Li C. 2001. An ossified Meckel's cartilage in two Cretaceous mammals and origin of the mammalian middle ear. *Science*, 294: 357–361
- Woodward A. 1901. Catalogue of the fossil fishes in British Museum (Natural History). Part IV. London: British Museum (Natural History). 1–636
- Wu F, Xu Y, Gao S, Zheng J P. 2008. Lithospheric thinning and destruction of the North China Craton. *Acta Petrol Sin*, 24: 1145–1174
- Xing L D, Bell P R, Persons I V W S, Ji S, Miyashita T, Burns M E, Ji Q, Currie P J. 2012. Abdominal contents from two large Early Cretaceous compsognathids (Dinosauria: Theropoda) demonstrate feeding on confuciusornithids and dromaeosaurids. *PLoS ONE*, 7: e44012
- Xing L D, Persons W S, Bell P R, Xu X, Zhang J P, Miyashita T, Wang F P, Currie P J. 2013. Piscivory in the feathered dinosaur *Microraptor*. *Evolution*, 67: 2441–2445
- Xu X, Cheng Y N, Wang X L, Chang C H. 2002a. An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature*, 419: 291–293
- Xu X, Guo Y. 2009. The origin and early evolution of feathers: Insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebr Palasiat*, 47: 311–329
- Xu X, Makovicky P J, Wang X L, Norell M A, You H L. 2002b. A ceratopsian dinosaur from China and the early evolution of Ceratopsia. *Nature*, 416: 314–317
- Xu X, Norell M A. 2004. A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*, 431: 838–841
- Xu X, Norell M A. 2006. Non-avian dinosaur fossils from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning, China. *Geol J*, 41: 419–437
- Xu X, Norell M A, Kuang X, Wang X, Zhao Q, Jia C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature*, 431: 680–684
- Xu X, Norell M A, Wang X L, Makovicky P J, Wu X C. 2002c. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 415: 780–784
- Xu X, Tang Z L, Wang X L. 1999a. A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature*, 399: 350–354
- Xu X, Wang K, Zhang K, Ma Q, Xing L, Sullivan C, Hu D, Cheng S, Wang S. 2012. A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature*, 484: 92–95
- Xu X, Wang X L, Wu X C. 1999b. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*, 401: 262–266
- Xu X, You H L, Du K, Han F L. 2011. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, 475: 465–470
- Xu X, Zheng X T, You H L. 2010. Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature*, 464: 1338–1341
- Xu X, Zhou Z H, Dudley R, Mackem S, Chuong C M, Erickson G M, Varricchio D J. 2014. An integrative approach to understanding bird origins. *Science*, 346: 1253–1259
- Xu X, Zhou Z H, Wang X L. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408: 705–708
- Xu X, Zhou Z H, Wang X L, Kuang X, Zhang F C, Du X K. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421: 335–340
- Yang W B, Niu H C, Sun W D, Shan Q, Zheng Y F, Li N B, Li C Y, Arndt N T, Xu X, Jiang Y H, Yu X Y. 2013. Isotopic evidence for continental ice sheet in mid-latitude region in the supergreenhouse Early Cretaceous. *Sci Rep*, 3: 2732
- Zhang F C, Hou L H, Ouyang L. 1998. Osteological microstructure of *Confuciusornis*: Preliminary report. *Vertebr Palasiat*, 36: 126–145
- Zhang F C, Kearns S L, Orr P J, Benton M J, Zhou Z H, Johnson D, Xu X, Wang X L. 2010. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature*, 463: 1075–1078

- Zhang F C, Zhou Z H. 2000. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science*, 290: 1955–1959
- Zhang F C, Zhou Z H. 2004. Leg feathers in an Early Cretaceous bird. *Nature*, 431: 925
- Zhang F C, Zhou Z H. 2006. Feathers and ‘feather-like’ integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs. *Geol J*, 41: 395–404
- Zhang F C, Zhou Z H, Benton M J. 2008. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight. *Sci China Ser D-Earth Sci*, 51: 625–639
- Zhang G, Wang Y, Jones M E H, Evans S E. 2009. A new Early Cretaceous salamander (*Regalierpeton weichangensis* gen. et sp. nov.) from the Huajiying Formation of northeastern China. *Cretac Res*, 30: 551–558
- Zhang H, Yuan H L, Hu Z C, Liu X M, Diwu C R. 2005. U-Pb zircon dating of the Mesozoic volcanic strata in Luanping of north Hebei and its significance. *Earth Sci-J China Univ Geosci*, 30: 707–720
- Zhang H C, Wang B, Fang Y. 2010. Evolution of insect diversity in the Jehol Biota. *Sci China Earth Sci*, 53: 1908–1917
- Zhang J Y, Jin F, Zhou Z H. 1994. A review of Mesozoic osteoglossomorph fish. *Lycopera longicephalus*. *Vert Palasiat*, 32: 41–59
- Zhang W T, Chen P J, Shen Y B. 1976. Fossil Conchostraca of China. Beijing: Science Press
- Zhao Q, Barrett P M, Eberth D A. 2007. Social behaviour and mass mortality in the basal ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus* (Early Cretaceous, People’s Republic of China). *Palaeontology*, 50: 1023–1029
- Zhao Q, Benton M J, Sullivan C, Martin Sander P, Xu X. 2013. Histology and postural change during the growth of the ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus lujiatunensis*. *Nat Commun*, 4: 2079
- Zhao Q, Benton M J, Xu X, Sander P M. 2014. Juvenile-only clusters and behaviour of the Early Cretaceous dinosaur *Psittacosaurus*. *Acta Palaeontol Pol*, 59: 827–833
- Zheng X T, Martin L, Zhou Z H, Burnham D A, Zhang F C, Miao D S. 2011. Fossil evidence of avian crops from the Early Cretaceous of China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 15904–15907
- Zheng X T, O’Connor J K, Huchzermeyer F, Wang X L, Wang Y, Wang M, Zhou Z H. 2013a. Preservation of ovarian follicles reveals early evolution of avian reproductive behaviour. *Nature*, 495: 507–511
- Zheng X T, O’Connor J K, Wang X L, Wang M, Zhang X M, Zhou Z H. 2014. On the absence of sternal elements in *Anchiornis* (Paraves) and *Sapeornis* (Aves) and the complex early evolution of the avian sternum. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 13900–13905
- Zheng X T, O’Connor J K, Wang X L, Wang Y, Zhou Z H. 2018. Reinterpretation of a previously described Jehol bird clarifies early trophic evolution in the Ornithuromorpha. *Proc R Soc B*, 285: 20172494
- Zheng X T, Xu X, Zhou Z H, Miao D S, Zhang F C. 2010. Comment on “Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability”. *Science*, 330: 320
- Zheng X T, Zhou Z H, Wang X L, Zhang F C, Zhang X M, Wang Y, Wei G, Wang S, Xu X. 2013b. Hind wings in basal birds and the evolution of leg feathers. *Science*, 339: 1309–1312
- Zhou S, O’Connor J K, Wang M. 2014. A new species from an ornithuromorph (Aves: Ornithothoraces) dominated locality of the Jehol Biota. *Chin Sci Bull*, 59: 5366–5378
- Zhou Z H. 2004. The origin and early evolution of birds: Discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, 91: 455–471
- Zhou Z H. 2006. Evolutionary radiation of the Jehol Biota: Chronological and ecological perspectives. *Geol J*, 41: 377–393
- Zhou Z H, Clarke J A, Zhang F C. 2002. *Archaeoraptor*’s better half. *Nature*, 420: 285
- Zhou Z H, Barrett P M, Hilton J. 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, 421: 807–814
- Zhou Z H, Jin F, Zhang J Y. 1992. Preliminary report on a Mesozoic bird from Liaoning, China. *Chin Sci Bull*, 37: 1365–1368
- Zhou Z H, Wang X L, Zhang F C, Xu X. 2000. Important features of *Caudipteryx*—Evidence from two nearly complete new specimens. *Vert Palasiat*, 38: 241–254
- Zhou Z H, Wang Y. 2010. Vertebrate diversity of the Jehol Biota as compared with other lagerstätten. *Sci China Earth Sci*, 53: 1894–1907
- Zhou Z H, Wang Y. 2017. Vertebrate assemblages of the Jurassic Yanliao Biota and the Early Cretaceous Jehol Biota: Comparisons and implications. *Palaeoworld*, 26: 241–252
- Zhou Z H, Wang Y, Xu X, Ren D. 2017. The Jehol Biota: An exceptional window into Early Cretaceous terrestrial ecosystems. In: Fraser N C, Sues H D, eds. *Terrestrial Conservation Lagerstätten: Windows into the Evolution of Life on Land*. Edinburgh: Dunedin Academic Press. 169–214
- Zhou Z H, Zhang F C. 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chin Sci Bull*, 46: 1258–1264
- Zhou Z H, Zhang F C. 2002. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 418: 405–409
- Zhou Z H, Zhang F C. 2004. A precocial avian embryo from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 306: 653
- Zhou Z H, Zhang F C. 2006a. Mesozoic birds of China—a synoptic review. *Vertebrata Palasiatica*, 44: 74–98
- Zhou Z H, Zhang F C. 2006b. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proc Natl Acad Sci*

- USA, 102: 18998–19002
- Zhou Z H, Zhang F C. 2007. Mesozoic birds of China—A synoptic review. *Front Biol China*, 2: 1–14
- Zhou Z H, Zhang J Y, Wang X L. 2010. The Jehol fish fauna: Ecological interaction and paleogeographic distribution. In: Elliott D K, Maisey J G, Yu X, Miao D S. eds. *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes*. 419–431
- Zhou Z Y, Zheng S. 2003. The missing link in *Ginkgo* evolution. *Nature*, 423: 821–822
- Zhu G, Hu Z Q, Chen Y, Liu M L, Xie C L. 2008. Evolution of Early Cretaceous extensional basins in the eastern China Craton and its implications for the craton destruction. *Geol Bull China*, 27: 1594–1604
- Zhu R X, Chen L, Wu F Y, Liu J L. 2011. Timing, scale and mechanism of the destruction of the North China Craton. *Sci China Earth Sci*, 54: 789–797
- Zhu R X, Yang J H, Wu F Y. 2012. Timing of destruction of the North China Craton. *Lithos*, 149: 51–60

(责任编辑: 朱茂炎)