



地学前缘  
*Earth Science Frontiers*  
ISSN 1005-2321, CN 11-3370/P

## 《地学前缘》网络首发论文

题目：中国早白垩世翼龙动物群及其多样性对比  
作者：汪筱林，李阳，裘锐，蒋顺兴，张鑫俊，陈鹤，王俊霞，程心  
DOI：10.13745/j.esf.sf.2020.6.19  
收稿日期：2020-01-05  
网络首发日期：2020-07-27  
引用格式：汪筱林，李阳，裘锐，蒋顺兴，张鑫俊，陈鹤，王俊霞，程心. 中国早白垩世翼龙动物群及其多样性对比. 地学前缘.  
<https://doi.org/10.13745/j.esf.sf.2020.6.19>



**网络首发：**在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

**出版确认：**纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

# 中国早白垩世翼龙动物群及其多样性对比

汪筱林<sup>1,2,3</sup>, 李 阳<sup>1,2,3</sup>, 裘 锐<sup>1,3,4</sup>, 蒋顺兴<sup>1,2</sup>, 张鑫俊<sup>1,2,3</sup>, 陈 鹤<sup>1,2,3</sup>, 王  
俊霞<sup>5</sup>, 程 心<sup>6</sup>

1. 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, 北京 100044
2. 中国科学院 生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044
3. 中国科学院大学 地球与行星科学学院, 北京 100049
4. 北京自然博物馆, 北京 100050
5. 中国地质大学(北京) 生物地质与环境地质国家重点实验室, 北京 100083
6. 吉林大学 地球科学学院, 吉林 长春 130012

**摘要** 中国西北和东北地区发育中生代河湖相沉积的陆相盆地, 赋存丰富的脊椎动物化石群。其中天山北部准噶尔盆地的乌尔禾翼龙动物群、天山南部吐鲁盆地的哈密翼龙动物群和辽西热河生物群富含翼龙化石。乌尔禾和哈密翼龙动物群都发现于下白垩统吐鲁群中, 两者的繁盛时间大致相当, 这两个动物群的翼龙个体数量巨大, 但是物种多样性很低。乌尔禾翼龙动物群的化石多保存在半深湖环境沉积的细砂岩和粉砂岩中, 化石保存较为完整, 主要为正常死亡; 哈密翼龙动物群的化石富集保存在滨浅湖环境事件沉积的风暴岩中, 大都经过了大型风暴的短距离搬运和快速埋藏, 骨架分散, 但几乎所有单个骨骼完整。东北地区的热河生物群翼龙种类众多, 共生包括鱼类、两栖类、恐龙等其他爬行类、鸟类和哺乳类等脊椎动物, 生物多样性极为丰富, 大多保存在半深湖-深湖环境形成的页岩中, 骨架多为完整保存, 是火山爆发事件导致其集群死亡, 并被火山灰快速埋藏, 与新疆的动物群面貌明显不同。根据天山南北的翼龙动物群初步对比, 乌尔禾翼龙动物群的主要优势类群准噶尔翼龙类, 在天山北部的准噶尔盆地及相邻的蒙古西部地区都有分布, 与天山南部的哈密翼龙动物群中已知唯一翼龙类群哈密翼龙完全不同, 两者亲缘关系很远。因此认为在中生代, 天山的隆升就已经达到了一定的高度, 并对翼龙的南北迁徙交流形成了有效的地理阻隔。依据中国东北和西北地区早白垩世翼龙动物群对比, 认为辽西及相邻周边地区由于华北克拉通破坏, 导致大量火山活动造成了生态环境的多样性和生物种类的快速更替, 从而形成了热河生物群独有的极高的生物多样性, 而缺少火山活动、环境相对单一的西北陆相盆地, 虽然翼龙类具有数以千万计的庞大居群, 但是物种多样性很低。华北克拉通破坏导致的辽西地区频繁而强烈的火山活动, 是形成中国西北和东北早白垩世生物多样性差异的重要原因。

**关键词** 乌尔禾翼龙动物群; 哈密翼龙动物群; 热河生物群; 生物多样性; 早白垩世; 中国  
中图分类号 P52 文献标志码 A DOI: 10.13745/j.esf.sf.2020.6.19

## Comparison of biodiversity of the Early Cretaceous pterosaur faunas in China

WANG Xiaolin<sup>1,2,3</sup>, LI Yang<sup>1,2,3</sup>, QIU Rui<sup>1,3,4</sup>, JIANG Shunxing<sup>1,2</sup>, ZHANG Xinjun<sup>1,2,3</sup>, CHEN He<sup>1,2,3</sup>,  
WANG Junxia<sup>5</sup>, CHENG Xin<sup>6</sup>

(1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China; 2. CAS Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Beijing 100044, China; 3. College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China; 5. State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences (Beijing), Beijing 100083, China; 6. College of Earth Sciences, Jilin University, Changchun 130012, China)

收稿日期: 2020-01-05

基金项目: 国家自然科学基金基础科学中心项目(41688103); 国家自然科学基金面上项目(41572020); 中国科学院战略性先导科技专项(B类)项目(XDB26000000; XDB18000000); 中国科学院青年创新促进会项目(2019075); 哈密地方合作项目

作者简介: 汪筱林(1963—), 男, 研究员, 博士生导师, 主要从事翼龙、恐龙、恐龙蛋及沉积学、埋藏学、古环境与中生代化石生物群研究。E-mail: wangxiaolin@ivpp.ac.cn

网络首发时间: 2020-07-27 11:07:41 网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3370.P.20200727.0912.001.html>

**Abstract** There are a large number of continental basins in the northeastern and northwestern China that contain abundant vertebrate fossils in lacustrine deposits. Amongst them, Wuerho Pterosaur Fauna from the Junggar Basin on the northern side of the Tian Shan Mountains, Hami Pterosaur Fauna from the Turpan-Hami Basin on the southern side of the Tian Shan Mountains, and the Jehol Biota from western Liaoning all bear rich pterosaur fossils. The former two faunas were both discovered from the Lower Cretaceous Tugulu Group, and they shared similar prosperous times. The pterosaur diversities in these two faunas are low but include abundant individuals. Fossils of the Wuerho Pterosaur Fauna, almost preserved in the fine-sandstones and siltstones of the semi-deep lacustrine deposits, were relatively complete and formed by normal death. The fossils of Hami Pterosaur Fauna were almost preserved in the tempestites of the event deposits of a shore-shallow lake. The disarticulated bones were complete after the short-distance transport by storms and a fast burial. The pterosaurs of the Jehol Biota in northeastern China have high diversity as well as an association with fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, birds and mammals, which were mainly preserved in the semi-deep to deep lacustrine shales. The skeletons are relatively complete because a volcanic eruption caused mass mortality and fast burial by volcanic ashes, varying to the condition of the two northwestern faunas. Based on the preliminary comparison of the pterosaur faunas between the southern and northern sides of the Tian Shan Mountains, the dominant pterosaurs on the northern side, dsungaripterids, are distributed in the Junggar Basin and neighboring western Mongolia, which has a distant relationship with the only known taxon, *Hamipterus*, from the fauna on the southern side. Hence, we have proposed that the Tian Shan Mountains rose to a relatively high level in the Mesozoic, which blocked the migrations of the two faunas on both sides of the mountains. In western Liaoning and its neighboring regions, the destruction of the North China Craton caused abundant volcanic eruptions, forming a high diversity of ecological environments and rapid replacements of creatures, which created the unique biodiversity in the Jehol Biota. However, the continental basins in northwestern China, which did not have any volcanic eruption, has a low diversity of pterosaurs, although in rich amounts. Therefore, we proposed that the frequent and intense volcanic eruptions caused by the destruction of the North China Craton played an essential role in the varying diversities of the pterosaur faunas between northeastern and northwestern China.

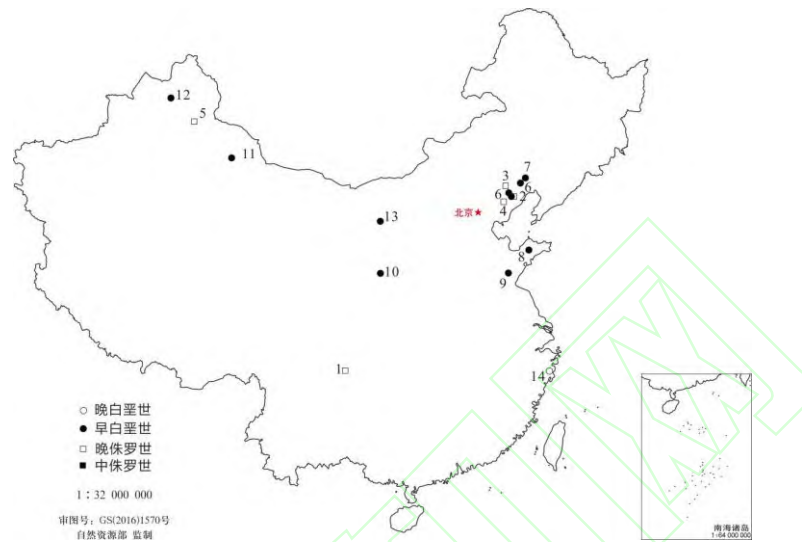
**Key words** Wuerho Pterosaur Fauna; Hami Pterosaur Fauna; Jehol Biota; biodiversity; Early Cretaceous; China

## 0 前言

翼龙是生存于中生代的一类会飞的爬行动物，其化石记录从晚三叠世一直延续到白垩纪最末期。在中国西北和东北发现了丰富的早白垩世翼龙化石及翼龙动物群<sup>[1]</sup>。最早关于中国的翼龙化石的报道，是杨钟健<sup>[2]</sup>对 1951 年发现于山东莱阳下白垩统青山群的零散骨骼的研究。1964 年，根据发现于新疆准噶尔盆地西北缘乌尔禾地区下白垩统吐谷鲁群的翼龙标本，杨钟健<sup>[3]</sup>研究命名了魏氏准噶尔翼龙 (*Dsungaripterus weii*)，这也是中国第一件较完整的翼龙化石骨架。该化石地点还发现了包括其他翼龙和恐龙在内的大量脊椎动物化石，杨钟健等<sup>[4]</sup>将其命名为乌尔禾翼龙动物群。随后在四川自贡中侏罗统、甘肃庆阳下白垩统和浙江临海上白垩统地层中，各发现 1 属 1 种的翼龙化石<sup>[5-7]</sup>。在辽西及其周边地区的早白垩世热河生物群和晚侏罗世燕辽生物群，以及新疆吐哈盆地哈密地区早白垩世沉积中，陆续发现了大量保存精美的翼龙化石<sup>[8-14]</sup>。目前在我国山东、新疆、甘肃、四川、浙江、辽宁、内蒙古和河北等 8 个省及自治区发现了翼龙化石<sup>[1]</sup>，其中以早白垩世的翼龙类分布范围最为广泛(图 1)。

新疆乌尔禾翼龙动物群的研究始于 20 世纪 60 年代。1963 年，新疆石油科学研究所魏景明在准噶尔盆地乌尔禾地区采集了一批脊椎动物化石，杨钟健<sup>[3]</sup>鉴定其为一新的翼龙属种魏氏准噶尔翼龙，这也是中国最早被命名的翼龙。随后中国科学院古脊椎动物与古人类研究所组织了新疆古生物考察队，在 1964 年对乌尔禾地区进行了进一步的调查和化石发掘，除了采集大量翼龙化石外，还发现有龟鳖类、鳄类、蛇颈龙类和多种恐龙化石，并对富含化石的下白垩统吐谷鲁群地层进行了对比和考察，证明乌尔禾地区是一个富含早白垩世陆生脊椎动物化石的新地点<sup>[4]</sup>。随后有学者在对乌尔禾地区吐谷鲁群的沉积特征进行研究时，发现了新疆鹦鹉嘴龙 (*Psittacosaurus xinjiangensis*)<sup>[15]</sup>，这丰富了乌尔禾翼龙动物群物种多样性。由于化石材料相对破碎，之后乌尔禾翼龙动物群的研究，主要集中在对翼龙、恐龙和龟鳖类等化石的再研究和特征补充上，如恐龙化石的研究主要集中在小巧吐谷鲁龙 (*Tugulusaurus faciles*) 和艾里克敏捷龙 (*Phaedrolosaurus ilikensis*) 属种有效性方面<sup>[16-20]</sup>。最新的研究成果认为，小巧吐谷鲁龙是有效种，属于阿尔瓦雷斯龙类的一种<sup>[21]</sup>；但仅靠一颗牙齿所建立新种的艾里克敏捷龙是无效的，进一步通过对一对胫腓骨和相联的距骨和跟骨化石的重新研究，认为应属于

已知的新疆猎龙这一小型兽脚类的新种——小新疆猎龙 (*Xinjiangovenator parvus*) [22]。龟鳖类化石乌尔禾中国龟 (*Sinemys wuerhoensis*) 最早由叶祥奎研究[4]，随后 Danilov 和 Parham[23]对这批化石材料重新研究，发现这批材料包含至少三类不同的龟鳖类（至少 2 科），认为乌尔禾中国龟是无效属种。近年来，准噶尔盆地的翼龙化石也有一些新的研究和报道，对其形态学特征和食性等进行了补充研究[24-27]。



1—四川自贡大山铺；2—辽宁建昌；3—内蒙古宁城；4—河北青龙；5—新疆五彩湾；6—辽宁朝阳；7—辽宁锦州；8—山东莱阳；9—山东蒙阴；10—甘肃庆阳；11—新疆乌尔禾；12—新疆哈密；13—内蒙古鄂托克；14—浙江临海。

图 1 中国的翼龙化石分布  
Fig. 1 Distribution of pterosaur fossils in China

再次对乌尔禾地区进行大规模考察始于 2006 年，我们团队组成的中国科学院古脊椎动物与古人类研究所哈密科考队为了研究对比天山南北吐哈盆地和准噶尔盆地中生代脊椎动物群及其地层，在哈密和乌尔禾地区进行了 10 多年的连续野外科考。除在乌尔禾地区发现了大量的翼龙、恐龙骨骼化石外，还发现了数量巨大、种类齐全、多样性很高的原位保存的脊椎动物足迹化石群，包括翼龙类、恐龙类、鸟类和龟鳖类足迹[28]。在此期间，也有研究者对主要陈列于乌尔禾魔鬼城奇石馆中零星的足迹化石进行了报道，包括翼龙类、鸟类、兽脚类和剑龙类足迹[29-33]。

热河生物群是一个生活在早白垩世中期距今约 135~120 Ma[34-37]、分布于东亚地区的陆生生物群[38-40]。广义的热河生物群分布范围较广，包括了我国北方大部分、蒙古、哈萨克斯坦、西伯利亚、日本以及朝鲜半岛等地区，而狭义的热河生物群主要分布在我国东北的辽西、冀北以及内蒙古东南部等热河生物群的核心分布地区[38,40]。随着 20 世纪 90 年代这一地区华夏鸟和孔子鸟等早期鸟类化石不断被发现，热河生物群的研究进入一个新阶段。大量的鱼类、两栖类、龟鳖类、离龙类、有鳞类、翼龙类、带羽毛的兽脚类恐龙及其他恐龙类群、鸟类、哺乳类以及昆虫和被子植物等陆续被发现，对研究翼龙和恐龙的演化辐射、鸟类、哺乳动物和被子植物的起源和早期演化具有重要的意义[38-43]。

2006 年至今，新疆吐哈盆地哈密地区下白垩统吐谷鲁群地层中发现了大量的翼龙及其 3D 保存的翼龙蛋与胚胎化石[13-14]，共生大量恐龙化石，以及恐龙、翼龙、鸟类和龟鳖类足迹化石群，其中 3D 翼龙蛋与胚胎也是世界上首次被发现，而且数量较多[13-14,44-45]。目前为止所有翼龙化石均归于天山哈密翼龙 (*Hamipterus tianshanensis*) 这一属种，具有明显的性双型现象[13]，数以千万计的幼年到成年不同发育阶段的雌雄哈密翼龙，与它们的蛋与胚胎同时共生保存，堪称翼龙伊甸园。对其蛋和胚胎的研究，不仅首次确认翼龙蛋是类似现生爬行动物如蛇类的“软壳蛋”，而且在翼龙的胚胎发育和个体发育研究上也取得了若干重要进展，显示翼龙具有快速的生长发育史[13-14]，被认为是了解翼龙的生长、发育、繁殖行为以及翼龙生态学[46]和翼龙繁殖至关重要的进展的独一无二的机会[47]，也是自翼龙研

究以来最激动人心的发现之一。我们把与哈密翼龙共生的恐龙、龟鳖类等脊椎动物化石组合称为哈密翼龙动物群<sup>[44]</sup>。

## 1 翼龙动物群的地层层序与化石层位

哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群，分别赋存在天山南北的吐哈盆地和准噶尔盆地的下白垩统吐谷鲁群陆相地层中<sup>[48-49]</sup>，主要分布在吐哈盆地中东部及准噶尔盆地西北缘和南缘，在准噶尔盆地东缘下白垩统缺失。地层产状水平或近于水平，常形成壮观的雅丹地貌。

吐哈盆地吐谷鲁群主要发育在鄯善、七克台和哈密等地区，西部零星出露。普遍以巨厚的砾岩层不整合于中、上侏罗统之上。吐谷鲁群从下而上包括三十里大墩组、胜金口组和连木沁组。三十里大墩组底部为粒度较粗的紫红色砾岩局部夹砂岩透镜体；中部主要为厚层棕色砂岩与紫色砾岩互层，夹棕红色泥岩，发育泥裂层；上部主要为灰色粉砂岩夹少量灰色泥岩，属于河流—三角洲沉积<sup>[50-51]</sup>，目前未发现脊椎动物化石。胜金口组主要为灰绿色细碎屑岩沉积，岩性较稳定，在连木沁和胜金口剖面含有丰富鱼类化石 *Uighuroniscus sinkiangensis*、*Siyuichthys ornatus*、*S. pulcher*、*S. tuguluensis*、*Turfanichthys pulcher*、*Wukungia huoyanshanensis*，属于浅湖相弱还原环境<sup>[50,52-53]</sup>。哈密翼龙动物群中的主要分子哈密翼龙及其蛋化石等，赋存于一套横向稳定的夹有红色泥岩砾屑的风暴事件沉积的灰白色湖相碎屑岩中<sup>[13-14]</sup>，对比上下地层层序，与胜金口组较为一致，除哈密翼龙外，还包括共生的恐龙类和龟鳖类等。连木沁组沉积时期湖盆进一步收缩，多发育红层沉积<sup>[54]</sup>，以棕红色砂岩、泥岩，夹灰绿色泥岩条带<sup>[52]</sup>，目前发现一些恐龙化石。

准噶尔盆地吐谷鲁群由清水河组、呼图壁河组、胜金口组和连木沁组组成，其中在盆地南缘最为完整，4个地层单元都有出现。清水河组底部为厚度较薄的砾岩层，向上粒度逐渐变细，以灰绿色泥岩夹薄层灰绿色细粒砂岩沉积为主，不对称波痕和交错层理发育，仅在部分地区见到鳄类化石 (*Paralligatoridae* indet.)<sup>[52]</sup>，被认为是一套河流—三角洲和滨浅湖相的沉积<sup>[55-57]</sup>。呼图壁河组以棕红色砂质泥岩夹灰绿色钙质粉砂岩为主，发现少量鱼类化石，包括叉鳞鱼 *Dsungarichthys bilineatus*、*S. tuguluensis*<sup>[52]</sup>。胜金口组以深灰色—灰绿色泥岩、砂质泥岩夹薄层细粒砂岩、粉砂质页岩为主，发现丰富的鱼类化石，包括 *U. sinkiangensis*、*S. tuguluensis*、*D. bilineatus*、*Bogdaichthys fukangensis*、*B. serratus*、*Manasichthys macrolepis*、*M. elongatus*，这两组被认为是滨浅湖—半深湖相沉积<sup>[52,57]</sup>。连木沁组以紫红色、浅绿色砂质泥岩和灰绿色细粒砂岩、钙质粉砂岩互层为主，属于泛滥平原和滨浅湖相沉积<sup>[52,55-57]</sup>，在乌鲁木齐地区发现属于准噶尔翼龙类的尖嘴矛颌翼龙 (*Lonchognathosaurus acutirostris*)<sup>[58]</sup>。

准噶尔盆地西北缘乌尔禾地区的吐谷鲁群，前人根据岩性特征、层位关系及古生物组合，将其分为4个亚群，并以厚层砂岩作为划分亚群的边界<sup>[59]</sup>。杨钟健等<sup>[4]</sup>和赵喜进<sup>[52]</sup>认为这一地区的下白垩统地层分为下条带层（呼图壁河组）、中灰绿色层（胜金口组）和上条带层（连木沁组），为一套以湖相为主的沉积，并夹杂河流和三角洲沉积的陆相碎屑岩<sup>[60]</sup>。这一地区的吐谷鲁群被认为缺失清水河组。呼图壁河组底部发育灰绿色、灰黄色砾岩夹粗砂岩透镜体，砾岩分选性差；上部发育灰绿色、灰黄色细粒砂岩与红褐色泥岩互层或呈泥岩透镜体，常见枕状钙质结核，泥岩中发现丰富的脊椎动物化石，包括翼龙类 *D. weii*、*Pterosauria* indet.，恐龙类 *Tugulusaurus facile*、*Kelmaysaurus petrolicus*、*Wuerhosaurus homheni*、*Coelurosauria* indet.、*Ornithopoda* indet.、*Megalosauridae* indet.，蛇颈龙类 *Sinopliosaurus weiyuanensis*，鳄类 *Edentosuchus tienshanensis* 和龟鳖类 *Chelonia* indet.<sup>[4,52]</sup>。胜金口组下部发育巨厚层—厚层灰绿色、黄绿色细粒—中粒砂岩与灰黄色、红褐色泥岩互层，或夹有红色泥岩透镜体，砂岩中含有丰富的大小不等的钙质结核、波痕、水平层理、斜层理等沉积构造，顶部发育白色凝灰质砂岩(1.5~2 m)，作为稳定的标志层，含有丰富的脊椎动物化石和足迹化石，是乌尔禾翼龙动物群的主要层位，包括翼龙类 *D. weii*、*Noriopteris complicitens*，恐龙类 cf. *Asiatosaurus mongoliensis*、*Camarasauridae* indet.，龟鳖类 cf. *Xinjiangchelys*、*Ordosemys brinkmania*、cf. *Pantrionychia* indet.和兽脚类足迹 *Asianopodus niui*、*A. pulvinicalx*<sup>[4,28,52]</sup>。连木沁组主要为灰绿色、灰

色细粒—中粒砂岩与灰色、红褐色泥岩互层或呈夹层，顶部砂岩中含有铁质砂岩球状结核，斜层理发育，在砂岩以及砂岩和泥岩层之间含有丰富的脊椎动物化石，有翼龙类 *D. weii*、*N. complicidens*、*Pterosauria* indet.，恐龙类 *Xinjiangovenator parvus*、*T. faciles*、*K. petrolicus*、*W. homheni*、cf. *A. mongoliensis*、*Psittacosaurus* sp.、*Coelurosauria* indet.、*Carnosauria* indet.，蛇颈龙类 *S. weiyuanensis*，鳄类 *E. tienshanensis*，龟鳖类 cf. *Xinjiangchelys*、*O. brinkmania*、cf. *Pantrionychia* indet.、*Chelonia* indet.<sup>[4,22,52]</sup>。此外，在吐谷鲁群中还发现新疆鸚鵡嘴龙<sup>[15]</sup>和丰富的翼龙、恐龙、鸟类和龟类足迹化石<sup>[28]</sup>。

关于准噶尔盆地吐谷鲁群的时代，因其缺乏火山灰测年样品，目前还没有同位素年龄数据。依据轮藻生物地层对比研究，杨景林等<sup>[55]</sup>建立了 4 个轮藻化石带，认为清水河组的时代为 Berriasian、呼图壁河组的时代为 Berriasian 晚期—Valanginian、胜金口组的时代为 Hauterivian、连木沁组的时代为 Barremian。席党鹏等<sup>[61]</sup>对中国白垩系综合地层和时间框架进行了较详细的总结，结合前人研究成果对时代进行了修正，认为清水河组时代为 Berriasian 中期—Valanginian 早期、呼图壁河组的时代为 Valanginian 早期—Barremian 早期、胜金口组的时代为 Barremian 早期—Aptian 早期、连木沁组时代为 Aptian 早期—Albian 晚期。我们推测，两个盆地富含翼龙动物群的胜金口组的年龄应该在 130~120 Ma 左右。

热河生物群核心分布区主要位于我国东北的辽宁西部、内蒙古东南部以及河北北部，赋存地层下白垩统热河群的时代与吐谷鲁群大致相当，其中的翼龙组合也被称之为热河翼龙动物群<sup>[9,62]</sup>。现在一般认为热河生物群主要有 3 个发展阶段<sup>[41,61]</sup>：第一阶段主要分布于河北北部丰宁一带，以大北沟组上部赋存的化石为代表，地层以河湖相沉积为主，年代约为 135 Ma<sup>[37]</sup>。第二阶段广布于辽西、冀北和内蒙古等地，以义县组赋存的化石为代表，多样性极高，是热河生物群的主要繁盛时期，生存时代大约 125~121 Ma<sup>[63-64]</sup>。义县组沉积时期发生多次大规模的火山活动，以玄武岩等熔岩和湖相沉积页岩夹火山灰（凝灰岩）互层为特征，脊椎动物化石群主要富集在半深湖—深湖静水还原环境<sup>[65-69]</sup>。义县组可从下到上划分为 4 个主要化石层<sup>[65-69]</sup>：底部的陆家屯段的化石层及同时期层位，下部为由粗到细的砾岩到粉砂岩组成多个旋回，上部主要以快速堆积的火山灰沉积为主，最早测定年龄认为早于 128 Ma<sup>[70]</sup>，后测定其顶部年龄约 124 Ma<sup>[36]</sup>，富含三维立体保存的无尾两栖类、蜥蜴、各类恐龙及爬兽等脊椎动物化石；在义县组中下部尖山沟（四合屯）段的化石层及同时期层位，半深湖—深湖相页岩中的火山凝灰岩夹层的测年结果为 125 Ma<sup>[64]</sup>，这是义县组的主要化石层位，大量鸟类如孔子鸟和辽宁鸟、带毛恐龙如中华龙鸟和中国乌龙、翼龙如郝氏翼龙和格格翼龙、哺乳动物如张和兽，以及被子植物辽宁古果等被发现；义县组中上部大王杖子段的化石层及同时期层位，湖相凝灰岩沉积夹层同位素年龄约为 123 Ma<sup>[63,70]</sup>，含有中华龙鸟、震旦翼龙、俊兽及中华古果等化石；义县组顶部金刚山段化石层，沉积夹层凝灰岩测年结果约为 121 Ma<sup>[63]</sup>，化石以室井氏狼鳍鱼为特征，其他脊椎动物包括满洲龟、矢部龙、剑头翼龙，以及第一枚翼龙和鸟类的蛋与胚胎化石。第三阶段分布范围进一步扩大，扩散到朝鲜和日本半岛，以九佛堂组赋存的化石组合为代表。九佛堂组地层巨厚，以河湖相沉积为主，夹有火山凝灰岩沉积<sup>[68]</sup>，凝灰岩同位素年龄为 120 Ma<sup>[34]</sup>，鸟类、翼龙、恐龙等脊椎动物极为丰富，物种多样性很高，是热河生物群的主要层位。

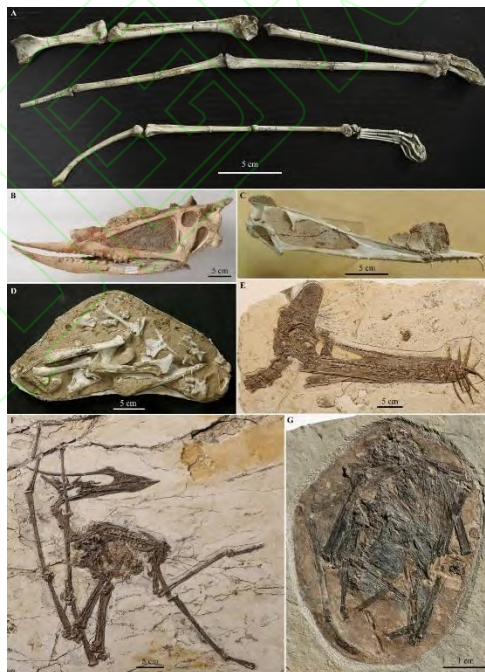
热河生物群从鱼类、两栖类、爬行类、鸟类到哺乳类，脊椎动物门类齐全，鸟类和爬行类物种多样性尤其丰富（见表 1）。在爬行动物中，以非鸟兽脚类恐龙和翼龙类化石物种分异度最高。热河生物群在不同的发展阶段，脊椎动物面貌有一定差异：大北沟组时期以鱼类、两栖类为主，仅有个别鸟类和恐龙类，目前还没有报道翼龙、有鳞类和龟类等；义县组是热河生物群发展的最高峰，尤以小型兽脚类恐龙、翼龙和鸟类的物种分异度最高。此时的翼龙包括梳颌翼龙科、北方翼龙科、高卢翼龙科和蛙嘴翼龙科的子遗种等，与欧洲晚侏罗世的翼龙组合相似<sup>[9,62]</sup>，恐龙除了种类丰富的小型兽脚类，也有体型较大的暴龙类，植食性恐龙包括多种大型蜥脚类和中小型的鸟臀类恐龙。两栖类、爬行动物的有鳞类和离龙类，及哺乳类也有较高的分异度。

九佛堂组翼龙和鸟类依旧保持了较高的分异度和多样性（见表 1），但翼龙的物种组成发生了变

化, 以古神翼龙科、帆翼龙科、古魔翼龙科、朝阳翼龙科为主, 与巴西早白垩世翼龙组合相似<sup>[9,62,71-73]</sup>。鸟类的物种组成也发生了变化, 义县组时期鸟类以基干鸟类的孔子鸟类的繁盛为标志, 反鸟类和今鸟形类物种数量差不多, 分别以长翼鸟科和红山鸟科为代表; 九佛堂组时期的鸟类以反鸟类的辐射演化为标志, 渤海鸟科的分异度尤其高, 基干鸟类和今鸟形类分异度也较义县组时期有所增加, 但远不如反鸟类。恐龙物种数量较义县组时期大幅下降、蜥脚类恐龙、镰刀龙类、美颌龙类、伤齿龙类消失, 其余幸存类群也仅有个别属种生存。离龙类、有鳞类、哺乳类的物种分异度也大幅减少, 两栖类消失。龟类分异度较义县组时期显著增加。

## 2 翼龙动物群化石富集层的沉积学特征与化石特异埋藏

乌尔禾翼龙动物群、哈密翼龙动物群和热河生物群(热河翼龙动物群)虽然都埋藏在湖相沉积为主的地层中, 但其沉积环境、化石埋藏特征和集群死亡原因各不相同(图2)<sup>[4,13,71,73-74]</sup>。准噶尔盆地乌尔禾地区在早白垩世处于湖水相对震荡时期, 湖平面涨落频繁, 沉积主要以泥岩和砂岩互层为主<sup>[4]</sup>。乌尔禾翼龙动物群的骨骼化石主要保存在砂岩或粉砂岩中, 只有少量保存在泥岩或泥页岩中。骨骼化石通常以零散、较均匀的特征埋藏在砂岩层中, 这种埋藏特征在典型的湖泊相化石中常见, 因为湖水流速较缓慢, 不能像河流或高密度流体那样, 将大量化石集中在一个透镜体内<sup>[4]</sup>, 代表正常死亡后的沉积和埋藏。翼龙通常生活在湖岸边, 因此翼龙化石的分布应该与湖水的涨落一致<sup>[4]</sup>。除此之外, 在乌尔禾地区还发现多个层位大量的足迹化石, 足迹化石大部分呈凹型或凸型(印模)保存在砂岩、粉砂岩层面上, 通常共生无脊椎动物遗迹化石和波痕等沉积构造, 足迹化石能较好地保存, 也与当时湖平面涨落频繁有很大关系, 当湖平面逐渐下降时, 大量的翼龙、恐龙等生物在湖边活动捕食, 从而在湖岸泥沙中留下大量的足迹, 并在暴露环境中逐渐变硬, 之后湖平面快速上升, 足迹被泥沙迅速的回填, 从而较好地保留下来。



A、B—乌尔禾翼龙动物群, 主要为正常死亡, 大部分骨骼关联; C、D—哈密翼龙动物群, 风暴事件导致的集群死亡, 骨架分散但单个骨骼完整; E、F、G—热河生物群, 火山爆发导致的集群死亡, 骨架完整。A—关联保存的复齿湖翼龙的前后肢骨骼<sup>[4]</sup>; B—上下颌关联的魏氏准噶尔翼龙的头骨<sup>[4]</sup>; C—雄性天山哈密翼龙头骨<sup>[13]</sup>; D—大量堆积的分散保存的天山哈密翼龙骨骼和蛋化石<sup>[13]</sup>; E—九佛堂组完整保存的猎手鬼龙头骨及关联的部分颈椎<sup>[73]</sup>; F—九佛堂组完整保存的返祖中国翼龙骨架<sup>[71]</sup>; G—义县组完整的翼龙蛋与胚胎化石<sup>[74]</sup>。

图2 乌尔禾翼龙动物群、哈密翼龙动物群与热河生物群化石埋藏特征

Fig. 2 Fossil taphonomic features of Wuerho Pterosaur Fauna, Hami Pterosaur Fauna, and Jehol Biota from China

哈密翼龙动物群的化石埋藏特征与之完全不同,化石主要富集在湖相地层的风暴事件沉积夹层中。根据连续 10 多年的野外考察,通过地层学、沉积学观察,哈密翼龙骨骼和蛋化石主要赋存在一套横向稳定的、富含红色泥岩砾屑夹层的灰白色湖相砂岩中,集中富集在这些富含泥质砾屑的事件沉积中。泥质砾屑大小混杂、杂乱堆积、砾屑长轴没有定向,显然不是盆地外源搬运来的高成熟度的砾石,而是来自盆地内源的泥质沉积物<sup>[13-14]</sup>。翼龙化石(包括恐龙)事件沉积层厚度约在 10~30 cm,最厚的可达 2 m 左右,横向不稳定,具正粒序层理,有的剖面可见类似“鲍玛序列”,代表了一种高密度流的事件沉积<sup>[44,75]</sup>。在其中一厚度为 2.2 m 的剖面上,有 8 层富含翼龙化石的事件沉积层,其中 4 层含有翼龙蛋化石,所有化石毫无例外富集在具泥质砾屑的高能事件沉积中,而且骨骼化石虽然分散保存,但每一块纤细中空的骨骼几乎都是完整的,细长的头骨、牙齿和薄薄的头饰,都与头骨或下颌关联且保存完好<sup>[14]</sup>。对一块大约长 6 m、宽 4 m、厚 0.8 m 的标本上(翼之巢)出露的 300 多块翼龙和多块恐龙化石的大小、长轴方向和完整程度统计分析,发现骨骼化石基本保存完整,但大小杂乱堆积,骨骼和泥质砾屑长轴没有定向性,部分化石斜交层面,表明生物死亡之后在密度流体的作用下,经过短距离搬运快速埋藏<sup>[44,75]</sup>。而这些富含翼龙和翼龙蛋化石的泥质泥屑层,是多次湖泊风暴事件的沉积记录。这种高能的湖泊风暴将天空中和湖岸边生活着的不同大小、不同性别的翼龙与翼龙蛋及恐龙卷入其中,经过短距离快速搬运,被风暴撕裂的、带着皮肉的分散的尸体一起被快速埋藏,才形成了今天所见到的哈密翼龙蛋、胚胎和骨骼化石富集保存,以及骨架分散但骨骼完整的这一特异埋藏现象<sup>[14,44,75]</sup>。

热河生物群的脊椎动物化石埋藏大多以完整的骨架为主。大北沟组脊椎动物化石主要埋藏在湖相地层,义县组和九佛堂组的脊椎动物化石主要埋藏在半深湖—深湖相页岩中。除此之外,由于义县组和九佛堂组沉积时期频繁的火山爆发导致动物群集群死亡,大量的化石快速埋藏于火山事件形成的凝灰岩之下。这种特殊的埋藏环境,使热河生物群的脊椎动物化石不但保存了完整的骨架<sup>[65-67,76-78]</sup>,同时得以保存许多其他地区化石难以保存的特征,如郝氏翼龙的死亡姿态<sup>[79]</sup>,以及软组织结构等,如恐龙及鸟类的羽毛<sup>[80-81]</sup>、翼龙毛状皮肤衍生物<sup>[82]</sup>、鸟类肺部<sup>[83]</sup>、鸟类和恐龙羽毛中的黑色素体<sup>[84]</sup>和角蛋白<sup>[85]</sup>等。在热河生物群还保存了世界上第一枚翼龙胚胎<sup>[74]</sup>与鸟类胚胎<sup>[86]</sup>和多种脊椎动物胃容物及鸟类食团<sup>[87-91]</sup>。

### 3 天山南北的哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群对比及差异分析

哈密翼龙动物群主要由多样性很低但数量庞大的哈密翼龙组成,还共生有丰富的兽脚类、蜥脚类和龟鳖类等脊椎动物<sup>[13-14]</sup>。近年来,翼龙足迹、至少两种类型的兽脚类足迹、乌龟足迹和鸟类足迹不断被发现,提高了哈密翼龙动物群的丰度和物种多样性。目前,哈密翼龙动物群仅发现天山哈密翼龙 1 属 1 种,属于哈密翼龙科(Hamipteridae)这一新的类群<sup>[92]</sup>,还共生数量巨大的呈 3D 保存的哈密翼龙蛋及胚胎化石<sup>[13-14]</sup>。

乌尔禾翼龙动物群主要以数量较多的魏氏准噶尔翼龙为代表,包括复齿湖翼龙,共有 2 属 2 种的翼龙类<sup>[3,4]</sup>。除翼龙外,还共生大量的恐龙类、鳄类、蛇颈龙类和龟鳖类等,包括至少 4 属 3 种蜥臀类<sup>[4,21-22,93]</sup>、2 属 2 种的鸟臀类<sup>[4,15]</sup>、1 属 1 种的鳄类<sup>[4,94]</sup>、1 属 1 种的蛇颈龙类<sup>[4]</sup>和至少 2 属的龟鳖类<sup>[23]</sup>。除此之外,还发现大量翼龙类、鸟类、兽脚类、蜥脚类、剑龙类和龟鳖类等脊椎动物的足迹群<sup>[28-33]</sup>。动物群骨骼化石和足迹化石显示翼龙和恐龙是其优势类群,但蛇颈龙类和鳄类的出现,也显示了这一陆地湖泊生态环境的多样性。乌尔禾翼龙动物群的发现和研究,是我国翼龙化石的第一次重大发现和系统性的研究,对对比讨论天山南北早白垩世动物群及同时代的热河生物群的多样性具有重要的意义。

哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群赋存地层,都没有准确的同位素年龄,但是两者都保存在下白垩统吐谷鲁群中。哈密翼龙发现于吐哈盆地吐谷鲁群中部的胜金口组,在下伏的呼图壁河组 and 上覆的连木沁组中暂未发现翼龙化石,而乌尔禾翼龙动物群化石从呼图壁河组就有发现,主要富集于胜金口组,同时在上覆的连木沁组中也有大量发现<sup>[52,58]</sup>。据此推测这两个动物群主要繁盛的时代可能较为



接近,为胜金口组沉积时期,而乌尔禾翼龙动物群出现的时间更早,并且延续了更长的时间。这两个生物群都赋存在湖相沉积中,生活在湖岸环境中,其中准噶尔翼龙以滨浅湖泥沙中的贝壳等软体动物为食<sup>[4,24]</sup>,哈密翼龙以湖中的鱼类为食。乌尔禾翼龙动物群化石埋藏的水体相对较深,大多保存近完整骨架;而哈密翼龙化石埋藏的水体相对较浅,大多经过风暴的短距离快速搬运和富集埋藏,没有完整骨架,骨骼分散堆积,这也造成了这两个动物群翼龙化石关联程度上有明显的差别。

从物种的数量来看,虽然哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群都包括数量巨大的翼龙类及丰富的恐龙类、龟鳖类等脊椎动物化石,但二者在生物组合方面存在较明显的差异,特别是翼龙类。天山哈密翼龙这单一属种的数量极为庞大,推测有数千万之众(富集面积约 70~80 km<sup>2</sup>,每平方米至少一个个体),较准噶尔翼龙更为丰富。天山哈密翼龙属隶属哈密翼龙科<sup>[92]</sup>,魏氏准噶尔翼龙和复齿湖翼龙,隶属准噶尔翼龙科(Dsungaripteridae)<sup>[3]</sup>,属于不同的翼龙类群。从目前已知的其他脊椎动物分析,乌尔禾翼龙动物群要比哈密翼龙动物群的多样性高,但哈密翼龙动物群的发现和研究历史较短,同样共生丰富的蜥脚类、兽脚类和龟鳖类等,但尚未发现蛇颈龙类和鳄类。哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群的特征,都以物种多样性低但数量丰富的翼龙类为特征,共生有大量不同类群的恐龙类和龟鳖类。

哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群的化石分布区,分别位于天山南部的吐哈盆地和北部的准噶尔盆地,两者的赋存地层都水平或近于水平,形成雅丹地貌。乌尔禾翼龙动物群主要以两种类型的准噶尔翼龙科的成员为主要代表,准噶尔翼龙科成员主要分布在准噶尔盆地以及蒙古国的西部<sup>[95-96]</sup>,在紧邻天山北麓的准噶尔盆地南缘,也发现了属于准噶尔翼龙科的尖嘴矛颌翼龙<sup>[58]</sup>,但在天山以南地区从未发现准噶尔翼龙科的成员,这很可能与当时天山的隆升高度密切相关。高志勇等<sup>[54]</sup>依据前人运用磷灰石裂变径迹测年技术,对天山不同地区的隆升时间进行分析总结,认为中生代以来天山隆升可划分 4 个阶段:最早的第一期隆升发生在距今约 220~180 Ma(晚三叠世—中侏罗世)的时期,第二期发生在 150~100 Ma(晚侏罗世晚期—早白垩世),第三期发生在 96~46 Ma(晚白垩世—始新世),第四期发生在 25 Ma 至今(中新世—第四纪),虽然第三和第四期的隆升时间晚于这两个翼龙动物群生存时期,对这两个动物群没有影响,但是从下白垩统以来的地层水平和形成雅丹地貌来看,后期的天山是整体升降为主,没有发生挤压导致地层倾斜。哈密翼龙动物群和乌尔禾翼龙动物群的物种多样性低,但数量巨大,在生物组合方面存在较大的差异,尤其是翼龙类亲缘关系很远<sup>[13,92]</sup>。虽然新疆的两个翼龙动物群都没有准确的同位素年龄,但是生存的时间大致是在天山第二期隆升期间。天山在第二期的隆升就已经到达了一定的高度,即使是翼龙这类有较强迁徙能力的飞行爬行动物,也受到了天山的阻隔,而不能向南迁徙交流,所以准噶尔翼龙一直生活在天山以北,而哈密翼龙推测是由其他地区的翼龙进入吐哈盆地,同样也未能向北跨越天山,只发现在天山以南。系统发育分析显示,哈密翼龙与热河生物群的一些翼龙类群如辽宁翼龙等的亲缘关系远高于准噶尔翼龙类<sup>[13,92]</sup>。

准噶尔翼龙类是目前已知的翼龙中骨壁厚度最大的一个类群<sup>[97]</sup>,在现生鸟类中骨壁的加粗,通常与其潜水的习性相关<sup>[98]</sup>,虽然不能据此推测准噶尔翼龙具有潜水的习性,但是在一定程度上反应了准噶尔翼龙的飞行能力并不很强,相比而言,哈密翼龙的骨骼结构更适合于飞行<sup>[13]</sup>,可能具有更好的迁徙能力。据此,我们认为天山的第二期隆升期已经达到了一定的高度,至少超过了翼龙的翻越能力,大致相当时期天山南北的哈密翼龙和准噶尔翼龙并没有形成南北迁徙和交流,形成明显的地理阻隔。

#### 4 新疆的翼龙动物群与热河生物群多样性不同的原因分析

和热河生物群相比,新疆乌尔禾翼龙动物群和哈密翼龙动物群的物种多样性很低,但个体数量巨大,即类型少而数量大。新疆的翼龙动物群缺乏两栖类、哺乳类和鸟类的骨骼化石,鱼类在有些地点有发现,但种类与热河生物群明显不同。

新疆的翼龙动物群中的爬行类的物种数量远少于热河生物群,目前为止,乌尔禾翼龙动物群的脊椎动物包括鱼类、蛇颈龙类、鳄类、恐龙类、翼龙类和龟鳖类等,共计 11 科 18 属 18 种,哈密翼龙动物群脊椎动物包括鱼类、翼龙类、恐龙类和龟鳖类等至少 6 科 9 属 11 种(表 1)。乌尔禾翼龙动

物群翼龙类和哈密翼龙动物群的翼龙类属种很少，前者仅准噶尔翼龙科的魏氏准噶尔翼龙和复齿湖翼龙 2 属 2 种，后者仅有哈密翼龙科的天山哈密翼龙 1 属 1 种。截至 2020 年 3 月底，热河生物群的脊椎动物包括鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类，共计 50 科 188 属 214 种（有许多科未定的属种），其中翼龙、恐龙和鸟类的多样性非常高（图 3、表 1）。翼龙包括 9 科 31 属 37 种，其中义县组 5 科 15 属 16 种，九佛堂组 6 科 18 属 23 种，分别代表了翼龙的两次辐射<sup>[9,62]</sup>。恐龙在新疆的两个翼龙动物群数量较少，其中兽脚类包括手盗龙类、阿尔瓦雷斯龙类和鲨齿龙类 3 属 3 种，蜥脚类已知 1 属 1 相似种，另有剑龙类 1 属 1 种，角龙类 1 属 1 种。在热河生物群，恐龙包括了除剑龙类和肿头龙类之外的所有大的类群，其中兽脚类恐龙涉及 7 个类群，共 34 属 38 种，蜥脚类恐龙包括巨龙形类 2 属 2 种，另有鸟脚类 3 属 3 种，角龙类 3 属 5 种，甲龙类 2 属 2 种。新疆的翼龙动物群缺乏鸟类骨骼化石，但发现了大量足迹化石，尤其在乌尔禾翼龙动物群中；在热河生物群鸟类则出现了大辐射，包括 15 科 69 属 72 种，其中义县组 7 科 21 属 23 种，九佛堂组 11 科 41 属 41 种。

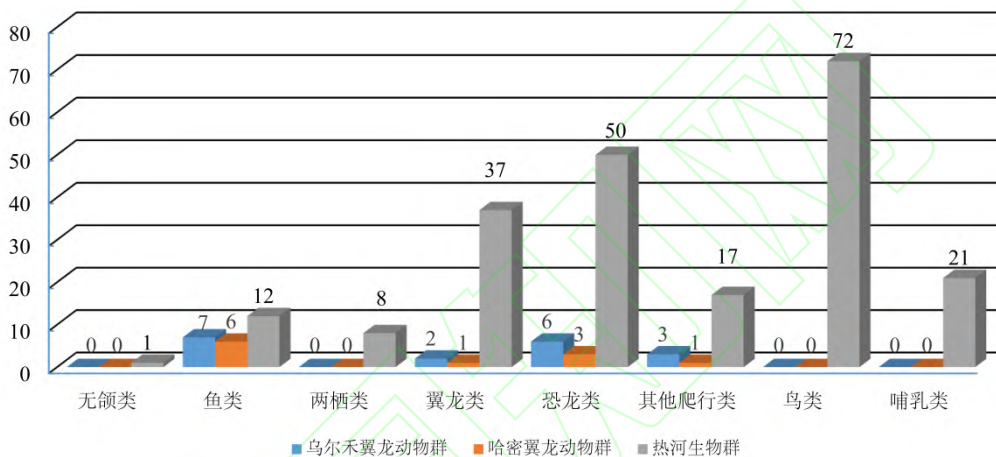


图 3 乌尔禾翼龙动物群、哈密翼龙动物群和热河生物群不同类群物种数量的对比  
Fig. 3 Comparison of species numbers in different groups of Wuerho Pterosaur Fauna, Hami Pterosaur Fauna and Jehol Biota

两个生物群的古环境面貌也有较大差异，热河生物群的地层显示在其生存时期，冀北—辽西地区可能处于相对封闭的湖泊环境，夹有一些河流，大量树栖物种的存在，说明该时期可能有繁茂的森林<sup>[9,99]</sup>，火山活动也很频繁<sup>[65-67,76-78]</sup>，形成复杂的森林—湖泊系统。而早白垩世的乌尔禾和哈密以湖泊环境为主，相对而言缺乏茂盛的树木，更缺失火山活动，比较单一。无论是乌尔禾翼龙动物群还是哈密翼龙动物群，翼龙类化石都占脊椎动物化石的绝大多数，是整个动物群的标志性物种，其余脊椎动物类群化石稀少。而热河生物群翼龙类的物种分异度非常高，但脊椎动物物种数量并不占多数。热河生物群化石数量最多的是鱼类，包括 6 科 8 属 13 种，以狼鲮鱼的化石最为丰富，是热河生物群的 3 个标志性生物之一<sup>[38]</sup>。

新疆乌尔禾翼龙动物群和哈密翼龙动物群的物种组成存在明显差异，同时它们与热河生物群的区别更为明显，热河生物群的物种多样性远远高于新疆的翼龙动物群。新疆的翼龙动物群中的主要类群准噶尔翼龙科和哈密翼龙科的成员，在热河生物群尚未被发现，而在热河生物群，已记述的翼龙类各科成员在新疆也没有被发现<sup>[100]</sup>。系统发育分析显示，哈密翼龙类与热河生物群一些翼龙类群的亲缘关系更近，但与准噶尔翼龙类关系较远<sup>[13,92]</sup>。对于恐龙类，热河生物群的恐龙组合与乌尔禾翼龙动物群的也完全不同，乌尔禾翼龙动物群的恐龙组合要更加原始，其中的大型和小型掠食者分别属于鲨齿龙科<sup>[93]</sup>和阿尔瓦雷斯龙类<sup>[21]</sup>，而热河生物群的大型肉食恐龙为暴龙类<sup>[101-102]</sup>，小型食肉恐龙包括美颌龙类、驰龙类、伤齿龙类等<sup>[40]</sup>，多样性更高。乌尔禾翼龙动物群大型植食性恐龙包括蜥脚类和剑龙类<sup>[4]</sup>，哈密翼龙动物群的大型植食性恐龙包括巨龙类，而热河生物群的大型植食性恐龙包括巨龙类<sup>[103-104]</sup>、禽龙类<sup>[105-106]</sup>和甲龙类<sup>[107-108]</sup>。新疆早白垩世的小型植食性恐龙只有鸚鵡嘴龙<sup>[15]</sup>，而热河生物群的小型植食性恐龙包括含鸚鵡嘴龙在内的多种角龙类和热河龙<sup>[109-111]</sup>。热河生物群鸟类化石物

种数量庞大，种类繁多，新疆的翼龙动物群中尚未发现鸟类骨骼化石，仅发现大量鸟类的足迹化石。新疆的翼龙动物群发现有少量水生的鳄类和蛇颈龙类<sup>[4]</sup>，而热河生物群水生爬行动物主要是离龙类<sup>[112]</sup>，包括伊克昭龙、潜龙和满洲鳄等。热河生物群的龟类除了一种属于鳖科的成员外<sup>[113]</sup>，大部分属于中国龟类<sup>[114-117]</sup>，而新疆的翼龙动物群的龟类则属于新疆龟类<sup>[23]</sup>。

表1 中国早白垩世乌尔禾翼龙动物群、哈密翼龙动物群与热河生物群物种多样性对比

Table 1 Composition of species diversity among Early Cretaceous Wuerho Pterosaur Fauna, Hami Pterosaur Fauna, and Jehol Biota in China

类别	乌尔禾翼龙动物群	哈密翼龙动物群	热河生物群
无颌类			1科1属1种 <i>Mesomyzon mengae</i>
鱼类	2科5属7种 <i>Uighuroniscus sinkianaensis</i> , <i>Siyuichthys tuguluensis</i> , <i>Dsungarichthys bilineatus</i> , <i>Bogdaichthys fukangensis</i> , <i>B. serratus</i> , <i>Manasichthys macrolepis</i> , <i>M. elongatus</i>	2科4属6种 <i>U. sinkiangensis</i> , <i>S. ornatus</i> , <i>S. pulcher</i> , <i>S. tuguluensis</i> , <i>Turfanichthys pulcher</i> , <i>Wukungia huoyanshanensis</i>	5科7属12种 <i>Peipiaosteus fengningensis</i> , <i>P. pani</i> , <i>Yanosteus longidorsalis</i> , <i>Protosephurus liui</i> , <i>Sinamia zdanskyi</i> , <i>Lycoptera davidi</i> , <i>L. fuxinensis</i> , <i>L. muroii</i> , <i>L. sankeyshuensis</i> , <i>L. sinensis</i> , <i>Jinanichthys longicephalus</i> , <i>Longdeichthys luojiaxiaensis</i>
两栖类			2科5属8种 <i>Liaobatrachus grabaui</i> , <i>L. beipiaoensis</i> , <i>L. macilentus</i> , <i>L. zhaoi</i> , <i>Laccotriton subsolanus</i> , <i>Liaoxitriton zhongjiani</i> , <i>Sinerpeton fengshanensis</i> , <i>Regalpeton weichangensis</i>
翼龙类	1科2属2种 <i>Dsungaripterus weii</i> <i>Noriopteris complicidens</i> 足迹1科1属1未定种 <i>Pteraichmus isp.</i>	1科1属1种 <i>Hamipterus tianshanensis</i>	9科31属37种 义县组5科15属16种 <i>Dendrorhynchoides curvidentatus</i> , <i>Eosipterus yangi</i> , <i>Beipiaopterus chenianus</i> , <i>Cathayopterus grabaui</i> , <i>Gegepterus changae</i> , <i>Elanodactylus prolatus</i> , <i>Pterofiltrus qiu</i> , <i>Gladocephaloideus jingangshanensis</i> , <i>Feilonagus youngi</i> , <i>Boreopterus cuiiae</i> , <i>B. giganticus</i> , <i>Zhenyuanopterus longirostris</i> , <i>Sinopterus dongi</i> , <i>Haopterus gracilis</i> , <i>Yixianopterus jingangshanensis</i> , <i>Luchibang xingzhe</i> 九佛堂组6科18属23种 <i>Moganopterus zhuiana</i> , <i>Liaoningopterus gui</i> , <i>Istiodactylus sinensis</i> , <i>Nurhachius ignaciobritoi</i> , <i>N. luei</i> , <i>Liaoxipterus brachyognathus</i> , <i>Longchengpterus zhaoi</i> , <i>Hongshanopterus lacustris</i> , <i>Nemicolopterus crypticus</i> , <i>Guidraco venator</i> , <i>Ikrandraco avatar</i> , <i>Linlongopterus jennyae</i> , <i>Sinopterus dongi</i> , <i>S. corollatus</i> , <i>S. benxiensis</i> , <i>S. lingyuanensis</i> , <i>S. atavismus</i> , <i>Eoazhdarcho liaoxiensis</i> , <i>Chaoyangopterus zhang</i> , <i>Shenzhoupterus chaoyangensis</i> , <i>Gladocephaloideus jingangshanensis</i> , <i>Pangupterus liui</i> , <i>Forfexopterus jeholensis</i>
龟鳖类	至少1科1属1种 <i>Ordosemys brinkmania</i> 足迹1属1未定种 <i>Emydipus isp.</i>	至少1科1属1种 <i>Chelonia indet.</i>	2科6属6种 <i>Ordosemys liaoxiensis</i> , <i>Manchurochelys manchoukuoensis</i> , <i>Liaochelys jianchangensis</i> , <i>Xiaochelys ningchengensis</i> , <i>Jeholochelys lingyuanensis</i> , <i>Perochelys lamadongensis</i>
爬行动物类			3科4属5种 <i>Monjurosuchus splendens</i> , <i>Philydrosaurus rusproseilus</i> , <i>Hyphalosaurus lingyuanensis</i> , <i>H. baitaigouensis</i> , <i>Ikechosaurus pijaigouensis</i>
蛇类			6属6种 <i>Yabeinosaurus tenuis</i> , <i>Xianglong zhaoi</i> , <i>Dalinghosaurus longidigitus</i> , <i>Liushusaurus acanthocaudata</i> , <i>Indrasaurus wangi</i> , <i>Liaoningolacerta brevirostra</i>
蛇颈龙类	1科1属1种 <i>Sinophiosaurus weiyuanensis</i>		
鳄类	1科1属1种 <i>Edentosuchus tienshanensis</i>		
鸟类			3属3种 <i>Jeholosaurus shangyuanensis</i> , <i>Jinzhouosaurus yangi</i> , <i>Bolong yixianensis</i>
甲龙类			1科2属2种 <i>Liaoningosaurus paradoxus</i> , <i>Chuanqilong chaoyangensis</i>
角龙类	1科1属1种 <i>Psittacosaurus xinjiangensis</i>		1科3属5种 <i>Psittacosaurus lujiatunensis</i> , <i>P. meileyingensis</i> , <i>P. mongoliensis</i> , <i>Hongshanosaurus houi</i> , <i>Liaoceratops yanzigouensis</i>
剑龙类	1科1属1种 <i>Wuerhosaurus homheni</i> 足迹1属1种 <i>Deltapodus curriei</i>		
兽类		至少1科1属1种	5科34属38种

脚类 <i>Xinjiangovenator parvus</i> , <i>Tugulusaurus faciles</i> , <i>Kelmaysaurus petrolicus</i> 足迹 2 科 2 属 2 种 未定种 <i>Asianopodus</i> isp., <i>A. niui</i> , <i>A.</i> <i>pulvinicalx</i> , <i>Jialingpus</i> isp.	Theropoda indet.	<i>Sinotyrannus kazuensis</i> , <i>Dilong paradoxus</i> , <i>Yutyrannus huali</i> , <i>Sinosauropteryx prima</i> , <i>Huaxiagnathus orientalis</i> , <i>Sinocalliopteryx gigas</i> , <i>Xumnenglong yinliangis</i> , <i>Shenzhousaurus orientalis</i> , <i>Hexing qingyi</i> , <i>Beipiaosaurus inexpectus</i> , <i>Jianchangosaurus yixianensis</i> , <i>Incisivosaurus gauthieri</i> , <i>Protarchaeopteryx robusta</i> , <i>Ningyuansaurus wangi</i> , <i>Caudipteryx dongi</i> , <i>C. zoui</i> , <i>Xingtiansaurus ganqi</i> , <i>Similicaudipteryx yixianensis</i> , <i>Zhongornis haoae</i> , <i>Yixiansaurus longimanus</i> , <i>Sinornithosaurus haoiana</i> , <i>S. millenii</i> , <i>Microaptor gui</i> , <i>M. zhaoianus</i> , <i>M. hanqingi</i> , <i>Graciliraptor lujiatunensis</i> , <i>Tianyuraptor ostromi</i> , <i>Zhenyuanlong suni</i> , <i>Changyuraptor yangi</i> , <i>Zhongjiansaurus yangi</i> , <i>Cryptovolans pauli</i> , <i>Sinovenator changii</i> , <i>Mei long</i> , <i>Sinusoanassus magnodens</i> , <i>Jinfengopteryx elegans</i> , <i>Liaoningvenator curriei</i> , <i>Daliansaurus liaoningensis</i> , <i>Jianianhualong tengi</i>
蜥 2 科 1 属 1 相似种 脚 cf. <i>Asiatosaurus mongoliensis</i> , 类 <i>Camarasauridae</i> indet.	至少 1 科 2 属 2 种 Sauropodomorpha indet.	2 属 2 种 <i>Dongbeititan dongi</i> , <i>Liaoningotitan sinensis</i>
鸟类 足迹 2 科 4 属 4 未定种 <i>Koreanaornis</i> isp., <i>Goseongornipes</i> isp., <i>Aquatilavipes</i> isp., <i>Moguionripes</i> isp.		15 科 69 属 72 种 <i>Jeholornis prima</i> , <i>J. palmapenis</i> , <i>J. curvipes</i> , <i>Kompsornis longicaudus</i> , <i>Sapeornis chaoyangensis</i> , <i>Chongmingia zhengi</i> , <i>Eoconfuciusornis zhengi</i> , <i>Confuciusornis sanctus</i> , <i>C. dui</i> , <i>Changchengornis hengdaoziensis</i> , <i>Yangavis confucii</i> , <i>Protopteryx fengningensis</i> , <i>Eoenantiornis buhleri</i> , <i>Longipteryx chaoyangensis</i> , <i>Longirostravis hani</i> , <i>Shanweinia cooperorum</i> , <i>Rapaxavis pani</i> , <i>Cathayornis yandica</i> , <i>Liaoningornis longidigitris</i> , <i>Bohaiornis guoi</i> , <i>Yuanjiawaornis viriosus</i> , <i>Shenqiornis mengi</i> , <i>Zhouornis hani</i> , <i>Parabohaiornis martini</i> , <i>Longusunguis kurochkini</i> , <i>Sulcavis georum</i> , <i>Eopengornis martini</i> , <i>Pengornis houi</i> , <i>Chiappeavis magnapremaxillo</i> , <i>Parapengornis eurycaudatus</i> , <i>Fortunguavis xiaotaizicus</i> , <i>Microenantiornis vulgaris</i> , <i>Boluochia zhengi</i> , <i>Orienantius ritteri</i> , <i>Dalingheornis liwei</i> , <i>Huoshanornis huji</i> , <i>Pterygornis dapingfangensis</i> , <i>Monoenantiornis sihedangia</i> , <i>Piscivorenantiornis inusitatus</i> , <i>Eocathayornis walkeri</i> , <i>Gracilornis jiuftotangensis</i> , <i>Junornis houi</i> , <i>Alethoalaornis agitornis</i> , <i>Houornis caudatus</i> , <i>Sinornis santensis</i> , <i>Cruralispennia multidentata</i> , <i>Xiangornis shenmi</i> , <i>Grabauornis lingyuanensis</i> , <i>Mirusavis parvus</i> , <i>Shangyang graciles</i> , <i>Chaoyangia beishanensis</i> , <i>Yanornis martini</i> , <i>Gansus zheni</i> , <i>Hongshanornis longicresta</i> , <i>Longicrusavis houi</i> , <i>Tianyuornis chen</i> , <i>Archaeornithura meemannae</i> , <i>Parahongshanornis chaoyangensis</i> , <i>Mengciusornis dentatus</i> , <i>Schizooura lii</i> , <i>Bellulia rectusunguis</i> , <i>Songlingornis linghensis</i> , <i>Yixianornis grabau</i> , <i>Archaeorhynchus spathula</i> , <i>Iteravis huchzermeyeri</i> , <i>Juehuaornis zhang</i> , <i>Changzuornis ahgmi</i> , <i>Jianchangornis microdonta</i> , <i>Piscivoravis lii</i> , <i>Eogranivora edentulata</i> , <i>Dingavis longimaxilla</i> , <i>Jinguofortis perplexus</i>
哺乳类		5 科 18 属 21 种 <i>Gobiconodon zoftae</i> , <i>G. luoi</i> , <i>Meemannodon lujiatunensis</i> , <i>Repenomamus robustus</i> , <i>R. giganticus</i> , <i>Jeholodens jenkinsi</i> , <i>Yanoconodon allini</i> , <i>Liaoconodon hui</i> , <i>Chaoyangodens lii</i> , <i>Sinobaatar lingyuanensis</i> , <i>Jeholbaatar kielanae</i> , <i>Zhangtheotherium quinquecuspidens</i> , <i>Maotherium asiaticus</i> , <i>M. sinensis</i> , <i>Origolestes lii</i> , <i>Akidolestes cifellii</i> , <i>Lactodens sheni</i> , <i>Juchilestes liaoningensis</i> , <i>Eomaia scansoria</i> , <i>Sinodelphys szalay</i> , <i>Ambolestes zhoui</i>

\*尚有许多科未定的属种，仅统计了属种数量

热河生物群的脊椎动物生态类型的分化也要远高于新疆的翼龙动物群。热河生物群的一些小型兽脚类恐龙，发育较长的前肢和弯曲的爪子，演化出树栖的生活方式，如驰龙类的小盗龙等<sup>[81,118]</sup>，另一些小型兽脚类恐龙前肢很短、后肢长，善于快速奔跑，如美颌龙类的中华龙鸟等<sup>[80,119-120]</sup>。蜥蜴也分化出在水边捕鱼的类型如矢部龙<sup>[121]</sup>和树栖的类型如大凌河蜥<sup>[122]</sup>。热河生物群的鸟类的生态多样性更丰富，已经发现有攀禽<sup>[123]</sup>、涉禽<sup>[124]</sup>、游禽<sup>[125]</sup>等多种生活习性。哺乳动物则可能已经有了树栖、攀爬、陆栖、半水栖等生态习性的分化<sup>[126]</sup>。而新疆的翼龙动物群的生态类型相对单一，未见树栖的物种，仅有足迹化石显示涉禽或游禽的存在<sup>[30]</sup>。

热河生物群物种的食性分化也非常明显<sup>[9]</sup>。热河生物群的翼龙类既有体型庞大在水边以捕鱼为生的如鬼龙等<sup>[73]</sup>、食腐的如努尔哈赤翼龙<sup>[127]</sup>和滤食性的如滤齿翼龙等<sup>[128]</sup>，也有在森林里树栖生活、个体小、捕食昆虫的翼龙，如森林翼龙<sup>[129]</sup>，还有一些翼龙可能是食植性或杂食性，如中国翼龙<sup>[71,72]</sup>等。新疆的翼龙动物群的翼龙体型都比较大，食性类型单一，其中哈密翼龙从牙齿形态推测可能以鱼类为食，只有大型湖泊的鱼类能够为数以千万计的翼龙提供食物和营养来源，而准噶尔翼龙类则根据上下颌吻短无齿上翘的形态、角质喙的存在，以及磨蚀的牙冠等特征推测，可能是从湖滨泥沙中挖出

贝壳等软体动物为食<sup>[3-4,24]</sup>。

早白垩世湖泊环境发育的热河生物群、乌尔禾翼龙动物群和哈密翼龙动物群,从化石保存完好程度、物种分异度和多样性等方面比较,中国东部的生物群都远远超过中国西部,导致这一现象的主要原因,可能与热河生物群繁盛时期华北克拉通破坏相关。热河生物群生存时代,正处于华北克拉通破坏的剧烈时期<sup>[130-134]</sup>,燕山运动产生的构造活动剧烈,导致一系列断陷盆地发育,并形成了许多淡水湖泊<sup>[135,136]</sup>。最重要的是,华北克拉通破坏还导致这一时期辽西及周边地区热河生物群核心分布区强烈而频繁的火山活动,这是热河生物群与新疆的翼龙动物群生存时期环境背景最大的不同之处。火山活动一方面会放出大量有毒有害气体和有害元素,还会形成森林大火,这些气体不仅会直接导致生物大量非正常死亡,还会破坏臭氧层、形成酸雨等,导致生物集群死亡<sup>[67,76-78]</sup>。虽然埋藏环境并非其生存环境,但各类生物化石保存精美,连羽毛等皮肤衍生物、胃容物等细微结构都可以保存下来,这是由于火山爆发产生的有毒气体、有害元素和森林大火,导致陆地生物向湖泊安全方向主动迁移,而非死亡后的水动力搬运,中毒或溺水而亡的尸体通过水面的漂浮,在湖中心水体相对较深的地方沉积,大量火山灰快速埋藏所致<sup>[67,76-78]</sup>。另一方面,火山活动会形成火山碎屑密度流,在其运动过程中接触到的所有生物都会因高温瞬间死亡,部分生物遗体会被搬运到湖泊中,并得以在火山灰的覆盖下完好地保存下来<sup>[137]</sup>。每次火山活动结束之后,会带来丰富的营养物质,对植被的繁茂和森林系统的形成可起到促进作用<sup>[9]</sup>,繁盛的植被和密布的森林可能是热河生物群具有多种树栖物种的原因<sup>[99]</sup>。热河生物群延续时间较长,仅义县组延续时间约 5 Ma,加上火山活动造成的频繁环境变化,造成生物类群的演化和更替,也会提高物种的分异度和生态丰富性。如热河生物群时期代表了翼龙的两次辐射演化,义县组时期的翼龙大部分是从欧洲迁移过来,然后在九佛堂组时期形成很多新的类群,然后再向外迁移直至巴西<sup>[9,62]</sup>。复杂的陆地森林—湖泊系统并伴随强烈的火山活动,这一时期气温处于早白垩世的最高阶段,并被短而冷的时期所间断<sup>[138]</sup>,在这些综合效应的影响下,热河生物群的物种多样性和生态多样性等方面远高于其他生物群。在早白垩世大致相同时期,新疆准噶尔盆地和吐哈盆地的构造活动较弱,火山活动贫乏,生境单一,这可能是其物种丰富度和生态类型都较热河生物群低的主要原因。

动物群发育的时代早晚也会对动物群的多样性产生影响。哈密翼龙动物群的哈密翼龙与热河生物群的一些翼龙类亲缘关系较近,这可能与其生存时代和热河生物群更为接近有关。乌尔禾翼龙动物群的翼龙和恐龙组合与热河生物群的完全不同,亲缘关系很远,乌尔禾的更为原始,推测乌尔禾翼龙动物群的生存时代或起源时间,可能早于哈密翼龙动物群或热河生物群,这与准噶尔翼龙首次出现的层位较哈密翼龙更早相一致。此外,在晚侏罗世燕辽生物群发育时期,也是华北克拉通破坏剧烈时期之一<sup>[130-134]</sup>,其生物群多样性也明显高于新疆的翼龙动物群<sup>[12]</sup>,也从一个侧面反映,火山活动是导致生物和生态多样性的主要因素。

当然,除了古生态环境因素外,生物群的多样性组成也与其化石生物的死亡原因、原始埋藏特征,以及野外发现时间长短和研究的深入程度等有一定的关系。如热河生物群的物种多样性如此丰富,还在于火山爆发导致其集群死亡,骨架完整保存在半深湖—深湖静水还原环境,发现和研究人员长而深入等。

## 5 结论

(1) 中国西北地区的乌尔禾翼龙动物群和哈密翼龙动物群,都发现于下白垩统吐谷鲁群中,准噶尔翼龙首次出现的层位较哈密翼龙更早,但两者的繁盛时间可能大致相当,两个动物群的翼龙个体数量众多,但是物种多样性很低。沉积学和化石埋藏学特征显示,乌尔禾翼龙动物群主要化石保存在半深湖环境中,骨架较为完整,大多是正常死亡埋藏形成的;哈密翼龙动物群保存在滨浅湖环境,化石富集在事件沉积的风暴岩中,骨架分散,但单个骨骼完整,大型湖泊风暴导致其集群死亡;东北地区的热河生物群中的翼龙等脊椎动物类型众多,生物多样性极为丰富,大多呈完整的骨架都保存在半深湖—深湖环境中,是频繁的火山爆发导致其集群死亡。

(2) 根据天山南北的哈密和乌尔禾翼龙动物群对比, 两个繁盛时间大致相当的动物群组合面貌存在较大差异, 尤其翼龙类群完全不同。天山北部的准噶尔翼龙类和南部的哈密翼龙类的亲缘关系很远, 认为天山在侏罗—白垩纪时期的隆升就已经达到了一定的高度, 并对包括翼龙在内的动物群南北迁徙和交流形成了有效的地理阻隔。

(3) 依据中国东北和西北的翼龙动物群对比和物种多样性差异的初步分析, 认为在白垩纪时期华北克拉通破坏导致的频繁而强烈的火山活动, 造成了生态环境复杂多样和生物种类的快速更替, 从而形成了热河生物群独有的极高的生物多样性。而缺少火山活动、环境相对单一的西北地区的动物群多样性较低, 但同一种翼龙大量繁盛, 形成数以千万计的庞大居群。华北克拉通破坏形成的频繁而强烈的火山活动, 是形成中国西北和东北早白垩世生物群多样性差异的主要原因。

感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所向龙、李岩、周红娇等在野外考察期间的支持与帮助。感谢姬书安研究员和席党鹏博士对文章初稿提出的有益的修改意见和建议。

## 参考文献

- [1] 汪筱林, 程心, 蒋顺兴, 等. 辽西玲珑塔翼龙动物群和浙江翼龙的同位素年代: 兼论中国翼龙化石的地层序列和时代框架[J]. 地学前缘, 2014, 21(2): 157-184.
- [2] 杨钟健. 山东莱阳恐龙化石[M]. 北京: 科学出版社, 1958: 1-138.
- [3] 杨钟健. 新疆的一新翼龙类[J]. 古脊椎动物与古人类, 1964, 8(3): 221-256.
- [4] 杨钟健, 董枝明, 叶祥奎. 乌尔禾翼龙动物群—新疆古生物考察报告(二)[M]. 北京: 科学出版社, 1973: 1-52.
- [5] 何信禄, 杨代环, 舒纯康. 四川自贡大山铺中侏罗世一新翼龙化石[J]. 成都地质学院学报, 1983(增刊1): 27-33, 48.
- [6] 董枝明. 鄂尔多斯盆地一翼龙化石[J]. 古脊椎动物与古人类, 1982, 20(2): 115-121, 182.
- [7] 蔡正全, 魏丰. 浙江临海晚白垩世一翼龙新属种[J]. 古脊椎动物学报, 1994, 32(3): 181-192.
- [8] 汪筱林, 周忠和, 张福成, 等. 热河生物群发现带“毛”的翼龙化石[J]. 科学通报, 2002, 47(1): 54-58, 83-84.
- [9] 汪筱林, 周忠和. 热河生物群翼龙的适应的辐射及其古环境背景[M]//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, 665-689, 937-938.
- [10] 汪筱林, 蒋顺兴, 孟溪. 中国的翼龙化石研究的若干进展[J]. 自然杂志, 2009, 31(1): 16-19.
- [11] 汪筱林, 蒋顺兴. 中国的翼龙化石新发现与研究进展[J]. 科学, 2016, 68(4): 10-15.
- [12] 程心, 蒋顺兴, 汪筱林. 燕辽翼龙动物群[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2017: 1-129.
- [13] WANG X L, KELLNER A W A, JIANG S X, et al. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China[J]. Current Biology, 2014, 24(12): 1323-1330.
- [14] WANG X L, KELLNER A W A, JIANG S X, et al. Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of a pterosaur[J]. Science, 2017, 358(6367): 1197-1201.
- [15] BRINKMAN D B, EBERTH D A, RYAN M J, et al. The occurrence of *Psittacosaurus xinjiangensis*, Sereno and Chow, 1988 in the Urho area, Junggar Basin, Xinjiang, People's Republic of China[J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 2001, 38(12): 1781-1786.
- [16] SUES H D. On *Chirostenotes*, a Late Cretaceous oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) from western North America[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 1997, 17(4): 698-716.
- [17] NORMAN D B. Problematic Theropoda: "Coelurosaurs" [M]//WEISHAMPPEL D B, DODSON P, OSMÓLSKA H. The Dinosauria. Berkeley: University of California Press, 1990: 280-305.
- [18] DONG Z M. Dinosaurian Faunas of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 1992: 1-198.
- [19] SUN A J, LI X, YE Z M, et al. The Chinese fossil reptiles and their kins[M]. Beijing: Science Press, 1992: 1-260.
- [20] LUCAS S G. Chinese Fossil Vertebrates[M]. New York: Columbia University Press, 2002: 1-320.
- [21] XU X, CHOINIERE J, TAN Q W, et al. Two Early Cretaceous fossils document transitional stages in alvarezsaurian dinosaur evolution[J]. Current Biology, 2018, 28(17): 2853-2860.
- [22] RAUHUT O W M, XU X. The small theropod dinosaurs *Tugulusaurus* and *Phaedrolosaurus* from the Early Cretaceous of Xinjiang, China[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 2005, 25(1): 107-118.
- [23] DANILOV I G, PARHAM J F. The type series of '*Sinemys wuerhoensis*, a problematic turtle from the Lower Cretaceous of China, includes at least three taxa[J]. Palaeontology, 2007, 50(2): 431-444.
- [24] CHEN H, JIANG S X, KELLNER A W A, et al. New anatomical information on *Dsungaripterus weii* Young, 1964 with focus on the palatal region[J]. Peer J, 2020, 8: e8741.
- [25] LÜ J C, AZUMA Y, DONG Z M, et al. New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications[J]. Geological Magazine, 2009, 146(5): 690-700.
- [26] LI D L, JI S A. New material of the Early Cretaceous pterosaur *Dsungaripterus weii* from northern Xinjiang northwest China[J]. Acta Geoscientia Sinica, 2010, 31(S1): 38-39.
- [27] HONE D W E, JIANG S X, XU X. A taxonomic revision of *Noriopteris complicitens* and Asian members of the Dsungaripteridae[J]. Geological Society, London, Special Publications, 2018, 455(1): 149-157.
- [28] 李阳, 蒋顺兴, 汪筱林. 新疆准噶尔盆地发现世界上最大的亚洲足迹[J]. 科学通报, 2020, 65(18): 1875-1887.
- [29] XING L D, AVANZINI M, LOCKLEY M G, et al. Early Cretaceous turtle tracks and skeletons from the Junggar Basin, Xinjiang, China[J]. Palaeos, 2014, 29(4): 137-144.
- [30] XING L D, HARRIS J D, JIA C K, et al. Early Cretaceous bird-dominated and dinosaur footprint assemblages from the northwestern margin of the Junggar Basin, Xinjiang, China[J]. Palaeoworld, 2011, 20(4): 308-321.
- [31] XING L D, LOCKLEY M G, KLEIN H, et al. Dinosaur, bird and pterosaur footprints from the Lower Cretaceous of Wuerhe Asphaltite Area, Xinjiang, China, with notes on overlapping track relationships[J]. Palaeoworld, 2013, 22(1/2): 42-51.
- [32] XING L D, LOCKLEY M G, MCCREA R T, et al. First record of *Deltapodus* tracks from the Early Cretaceous of China[J]. Cretaceous

- Research, 2013, 42: 55-65.
- [33] HE Q, XING L D, ZHANG J P, et al. New Early Cretaceous pterosaur-bird track assemblage from Xinjiang, China: palaeoethology and palaeoenvironment[J]. Acta Geologica Sinica (English Edition), 2013, 87(6): 1477-1485.
- [34] 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[J]. Geophysical Research Letters, 2004, 31(12): L12605.
- [35] 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[J]. Geochemistry Geophysics Geosystems, 2006, 70(4): 1-8.
- [36] HE H Y, WANG X L, ZHOU Z H, et al.  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dating of Lujiatun Bed (Jehol Group) in Liaoning, northeastern China[J]. Geophysical Research Letters, 2006, 33(4): L04303.
- [37] YANG S H, HE H Y, JIN F, et al. The appearance and duration of the Jehol Biota: constraint from SIMS U-Pb zircon dating for the Huajiyang Formation in northern China[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(25): 14299-14305.
- [38] CHANG M M, CHEN P J, WANG Y Q, et al. The Jehol Biota: The Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2003: 1-208.
- [39] ZHOU Z H, WANG Y, XU X, et al. The Jehol Biota: an exceptional window into Early Cretaceous terrestrial ecosystems[C]//FRASER N C, SUES H D. Terrestrial Conservation Lagerstätten: Windows into the Evolution of Life on Land. Edinburgh: Dunedin Academic Press, 2017: 169-214.
- [40] 周忠和, 王原. 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[J]. 中国科学: 地球科学, 2010, 40(9): 1250-1265.
- [41] 徐星, 周忠和, 王原, 等. 热河生物群研究的回顾与展望[J]. 中国科学: 地球科学, 2019, 49(10): 1491-1511.
- [42] ZHOU Z H, JIN F, ZHANG J Y. Preliminary report on a Mesozoic bird from Liaoning, China[J]. Chinese Science Bulletin, 1992, 37(16): 1365-1368.
- [43] ZHOU Z H, BARRETT P M, HILTON J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem[J]. Nature, 2003, 421(6925): 807-814.
- [44] 汪筱林, 蒋顺兴, 程心. 哈密翼龙及其 3D 胚胎化石研究[J]. 科技导报, 2018, 36(23): 11-19.
- [45] 张鑫俊, 蒋顺兴, 汪筱林. 翼龙蛋与胚胎化石的发现及研究进展[J]. 自然杂志, 2017, 39(3): 157-165.
- [46] MARTILL D M. Palaeontology: which came first, the pterosaur or the egg?[J]. Current Biology, 2014, 24(13): R615-R617.
- [47] DEEMING D C. How pterosaurs bred[J]. Science, 2017, 358(6367): 1124-1125.
- [48] SHEN Y B, MATEER N J. An Outline of the Cretaceous System in Northern Xinjiang, Western China[M]//MATEER N J, CHEN P J. Aspects of Nonmarine Cretaceous Geology. Beijing: China Ocean Press, 1992: 49-77.
- [49] EBERTH D A, DONALD B B, CHEN P J, et al. Sequence stratigraphy, paleoclimate patterns, and vertebrate fossil preservation in Jurassic-Cretaceous strata of the Junggar Basin, Xinjiang Autonomous Region, People's Republic of China[J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 2001, 38(12): 1627-1644.
- [50] 汪耀宗. 吐哈盆地连木沁油田  $K_1s$  组剩余油分布规律研究[D]. 大庆: 东北石油大学, 2019: 54.
- [51] 袁明生, 梁世君, 燕列灿, 等. 吐哈盆地油气地质与勘探实践[M]. 北京: 石油工业出版社, 2002: 1-49.
- [52] 赵喜进. 新疆北部中生代脊椎动物化石地层: 新疆古生物考察报告(四)[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 63-77.
- [53] 史淑玲. 吐哈盆地葡萄沟地区层序地层学研究与有利岩性圈闭预测[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2005: 134.
- [54] 高志勇, 周川闽, 冯佳睿, 等. 中新世天山隆升及其南北盆地分异与沉积环境演化[J]. 沉积学报, 2016, 34(3): 415-435.
- [55] 杨景林, 王启飞, 卢辉楠. 准噶尔盆地白垩纪轮藻化石组合序列[J]. 微体古生物学报, 2008, 25(4): 345-363.
- [56] 黄家旋. 准噶尔盆地南缘烃源岩热演化生烃史及油气源分析[D]. 西安: 西安石油大学, 2017: 548.
- [57] 王熠哲, 吴朝东, 马健, 等. 准噶尔盆地白垩纪一新近纪地层颜色韵律与古环境和古气候演化[J]. 古地理学报, 2019, 21(3): 451-468.
- [58] MAISCH M W, MATZKE A T, SUN G. New dsungaripteroid pterosaur from the Lower Cretaceous of the southern Junggar Basin, northwest China[J]. Cretaceous Research, 2004, 25(5): 625-634.
- [59] 姜勇彪, 刘帅, 巫建华, 等. 新疆准噶尔盆地西北缘吐鲁群沉积体系分析[J]. 铀矿地质, 2008, 24(1): 17-23.
- [60] 杨勇, 陈世悦, 向奎, 等. 准噶尔盆地西北缘车排子地区下白垩统层序地层与沉积演化[J]. 中国石油大学学报(自然科学版), 2011, 35(5): 20-26.
- [61] 席党鹏, 万晓樵, 李国彪, 等. 中国白垩纪综合地层和时间框架[J]. 中国科学: 地球科学, 2019, 49(1): 257-288.
- [62] WANG X L, ZHOU Z H. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation[J]. Geological Journal, 2006, 41(3/4): 405-418.
- [63] SMITH P E, EVENSEN N M, YORK D, et al. Dates and rates in ancient lake:  $^{40}\text{Ar}$ - $^{39}\text{Ar}$  evidence for an Early Cretaceous age for the Jehol Group, northeast China[J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 1995, 32(9): 1426-1431.
- [64] SWISHER C C, WANG Y Q, WANG X L, et al. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China[J]. Nature, 1999, 400: 58-61.
- [65] 汪筱林, 王元青, 王原, 等. 辽西四合屯及周边地区义县组下部地层层序与脊椎动物化石层位[J]. 古脊椎动物学报, 1998, 36(2): 81-101.
- [66] 汪筱林, 王元青, 金帆, 等. 辽西热河生物群脊椎动物化石组合序列与地层层位[C]//王元青, 邓涛. 第七届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 中国海洋出版社, 1999: 1-12.
- [67] 汪筱林, 王元青, 金帆, 等. 辽西北票四合屯脊椎动物化石组合及其地质背景[C]//陈丕基, 金帆. 热河生物群(Paleoworld 11). 合肥: 中国科学技术大学出版社, 1999: 310-327.
- [68] WANG X L, ZHOU Z H. Mesozoic Pompelli[M]//CHANG M M, CHEN P J, WANG Y Q. The Jehol Biota: The Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2003, 19-36..
- [69] 汪筱林, 王元青, 张福成, 等. 辽宁凌源及内蒙古宁城地区下白垩统义县组脊椎动物生物地层[J]. 古脊椎动物学报, 2000, 38(2): 81-99.
- [70] 王松山, 胡华光, 李佩贤, 等. 再论辽西四合屯脊椎动物生存时代:  $\text{Ar}$ - $\text{Ar}$  年龄证据[J]. 岩石学报, 2001, 17(4): 663-668.
- [71] ZHANG X J, JIANG S X, CHENG X, et al. New material of *Sinopterus* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jehol Biota of

- China[J]. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2019, 91(suppl. 2): e20180756.
- [72] 汪筱林, 周忠和. 辽西早白垩世九佛堂组一翼手龙类化石及其地层意义[J]. *科学通报*, 2002, 47(20): 1521-1527, 1601.
- [73] WANG X L, KELLNER A W A, JIANG S X, et al. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between Early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil[J]. *Naturwissenschaften*, 2012, 99(4): 249-257.
- [74] WANG X L, ZHOU Z H. Palaeontology: pterosaur embryo from the Early Cretaceous[J]. *Nature*, 2004, 429(6992): 621.
- [75] 王俊霞. 新疆早白垩世哈密翼龙新材料及沉积环境与埋藏学研究[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2019: 77.
- [76] 汪筱林, 王元青, 徐星, 等. 辽西四合屯脊椎动物集群死亡事件: 火山爆发的灾变记录[J]. *地质论评*, 1999, 45(7): 458-467.
- [77] 郭正府, 汪筱林. 火山活动与辽西四合屯脊椎动物集群死亡关系的初步研究[J]. *岩石学报*, 2002, 18(1): 117-125.
- [78] 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[J]. *中国科学: D 辑*, 2003, 33(1): 59-71.
- [79] 汪筱林, 吕君昌. 辽宁西部义县组翼手龙科化石的发现[J]. *科学通报*, 2001, 46(3): 230-235.
- [80] CHEN P J, DONG Z M, ZHENG S N. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China[J]. *Nature*, 1998, 391(6663): 147-152.
- [81] XU X, ZHOU Z H, WANG X L, et al. Four-winged dinosaurs from China[J]. *Nature*, 2003, 421(6921): 335-340.
- [82] JIANG S X, WANG X L. Important features of *Gegepterus changae* from a new specimen[J]. *Vertebrata Palasiatica*, 2011, 49(2): 185-197.
- [83] WANG X L, O'CONNOR J K, MAINAE J N, et al. *Archaeorhynchus* preserving significant soft tissue including probable fossilized lungs[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(45): 11555-11560.
- [84] ZHANG F C, KEARNS S L, ORR P J, et al. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds[J]. *Nature*, 2010, 463(7284): 1075-1078.
- [85] PAN Y H, ZHENG W X, MOYER A E, et al. Molecular evidence of keratin and melanosomes in feathers of the Early Cretaceous bird *Eoconfuciusornis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(49): E7900-E7907.
- [86] ZHOU Z H, ZHANG F C. A precocial avian embryo from the Lower Cretaceous of China[J]. *Science*, 2004, 306(5696): 653.
- [87] O'CONNOR J K, ZHOU Z H, XU X. Additional specimen of *Microraptor* provides unique evidence of dinosaurs preying on birds[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(49): 19662-19665.
- [88] XING L D, BELL P R, PERSONS W S, et al. Abdominal contents from two large Early Cretaceous compsognathids (Dinosauria: Theropoda) demonstrate feeding on confuciusornithids and dromaeosaurids[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e44012.
- [89] ZHENG X T, O'CONNOR J K, HUCHZERMAYER F, et al. New specimens of *Yanornis* indicate a piscivorous diet and modern alimentary canal[J]. *PLoS One*, 2014, 9(4): e95036.
- [90] WANG M, ZHOU Z H, SULLIVAN C. A fish-eating enantiornithine bird from the Early Cretaceous of China provides evidence of modern avian digestive features[J]. *Current Biology*, 2016, 26(9): 1170-1176.
- [91] XING L D, NIU K C, TAYLOR R S, et al. Integumentary remains and abdominal contents in the Early Cretaceous Chinese lizard, *Yabeinosaurus* (Squamata), demonstrate colour banding and a diet including crayfish[J]. *Cretaceous Research*, 2019, 108: 104320.
- [92] HOLGADO B, PÉGAS R V, CANUDO J I, et al. On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 4940.
- [93] BRUSATTE S L, BENSON R B J, XU X. A reassessment of *Kelmaysaurus petrolicus*, a large theropod dinosaur from the Early Cretaceous of China[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2012, 57(1): 65-72.
- [94] POL D, JI S A, CLARK J M, et al. Basal crocodyliforms from the Lower Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*[J]. *Cretaceous Research*, 2004, 25(4): 603-622.
- [95] BARRETT P M, BUTLER R J, EDWARDS N P, et al. Pterosaur distribution in time and space: an atlas[J]. *Zitteliana Reihe B*, 2008, 28: 61-107.
- [96] JI S A. First record of Early Cretaceous pterosaur from the Ordos Region, Inner Mongolia, China[J]. *China Geology*. 2020, 3(1): 1-7.
- [97] FASTNACHT M. The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2005, 50(2): 273-288.
- [98] GUTZWILLER S C, SU A, O'CONNOR P M. Postcranial pneumaticity and bone structure in two clades of neognath birds[J]. *Anatomical Record*, 2013, 296(6): 867-876.
- [99] 周忠和. 热河生物群脊椎动物的辐射及其环境背景[J]. *科学通报*, 2004, 49(8): 718-720.
- [100] 吴肖春, 李锦玲, 汪筱林, 等. 中国古脊椎动物志: 基干主龙型类 鳄型类 翼龙类[M]. 北京: 科学出版社, 2017: 114-248.
- [101] XU X, WANG K B, ZHANG K, et al. A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China[J]. *Nature*, 2012, 484(7392): 92-95.
- [102] JI Q, JI S A, ZHANG L J. First large tyrannosauroid theropod from the Early Cretaceous Jehol Biota in northeastern China[J]. *Geological Bulletin of China*, 2009, 28(10): 1369-1374.
- [103] 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[J]. *Acta Geologica Sinica*, 2007, 81(6): 911-916.
- [104] BARRETT P M, WANG X L. Basal titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) teeth from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, China[J]. *Palaeoworld*, 2007, 16(4): 265-271.
- [105] WANG X L, XU X. A new iguanodontid (*Jinzhousaurus yangi* gen. et sp. nov.) from the Yixian Formation of western Liaoning, China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(19): 1669-1672.
- [106] 吴文昊, GODEFROIT P, 胡东宇. 辽宁义县组禽龙类恐龙一新属种: 义县薄氏龙 *Bolong yixianensis* gen. et sp. nov. [J]. *地质与资源*, 2010, 19(2): 56-62.
- [107] XU X, WANG X L, YOU H L. A juvenile ankylosaur from China[J]. *Die Naturwissenschaften*, 2001, 88(7): 297-300.
- [108] HAN F L, ZHENG W J, HU D Y, et al. A new basal ankylosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of Liaoning Province, China[J]. *PLoS ONE*, 2014, 9(8): e104551.
- [109] SERENO P C, CHAO S C, CHENG Z W, et al. *Psittacosaurus meileyingensis* (Ornithischia: Ceratopsia), a new psittacosaur from the Lower Cretaceous of northeastern China[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1988, 8(4): 366-377.
- [110] XU X, WANG X L, YOU H L. A primitive ornithopod from the Yixian Formation of China[J]. *Vertebrata Palasiatica*, 2000, 38(4): 318-



- 325.
- [111] ZHOU C F, GAO K Q, FOX R C, et al. A new species of *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia) from the Early Cretaceous Yixian Formation, Liaoning, China[J]. *Palaeoworld*, 2006, 15(1): 100-114.
- [112] 张伟, 高克勤. 辽西早白垩世离龙类地理地史分布及其演化[J]. *古地理学报*, 2014, 16(2): 205-216.
- [113] LI L, JOYCE W G, LIU J. The first soft-shelled turtle from the Jehol Biota of China[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2015, 35(2): e909450.
- [114] 姬书安. 爬行类[M]//任东, 卢立伍, 郭子光, 等. 北京及邻区侏罗—白垩纪动物群与地层. 北京: 地震出版社, 1995: 140-146.
- [115] ZHOU C F. A new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning[J]. *Zootaxa*, 2010, 2676(1): 45-56.
- [116] ZHOU C F, RABI M, JOYCE W G. A new specimen of *Manchurochelys manchoukuoensis* from the Early Cretaceous Jehol Biota of Chifeng, Inner Mongolia, China and the phylogeny of Cretaceous basal eucryptodiran turtles[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, 14(1): 77.
- [117] SHAO S, LI L, YANG Y, et al. Hyperphalangy in a new sinemydid turtle from the Early Cretaceous Jehol Biota[J]. *Peer J*, 2018, 6(2): e5371.
- [118] XU X, ZHOU Z H, WANG X L. The smallest known non-avian theropod dinosaur[J]. *Nature*, 2000, 408(6813): 705-708.
- [119] LÜ J C, BRUSATTE S L. A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 11775.
- [120] ZHENG X T, XU X, YOU H L, et al. A short-armed dromaeosaurid from the Jehol Group of China with implications for early dromaeosaurid evolution[J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2009, 277(1679): 211-217.
- [121] EVANS S E, WANG Y. New material of the Early Cretaceous lizard *Yabeinosaurus* from China[J]. *Cretaceous Research*, 2012, 34: 48-60.
- [122] EVANS S E, WANG Y. The Early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2005, 50(4): 725-742.
- [123] 张玉光, 刘迪, 李志恒, 等. 基于形态对比和统计分析的中生代鸟类栖息行为的识别和判断[J]. *地质论评*, 2010, 56(6): 875-884.
- [124] O'CONNOR J K, GAO K Q, CHIAPPE L M. A new ornithomorph (Aves: Ornithothoraces) bird from the Jehol Group indicative of higher-level diversity[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2010, 30(2): 311-321.
- [125] LIU D, CHIAPPE L M, ZHANG Y, et al. An advanced, new long-legged bird from the Early Cretaceous of the Jehol Group (northeastern China): insights into the temporal divergence of modern birds[J]. *Zootaxa*, 2014, 3884(3): 253-266.
- [126] CHEN M, WILSON G P. A multivariate approach to infer locomotor modes in Mesozoic mammals[J]. *Paleobiology*, 2015, 41(2): 280-312.
- [127] WANG X L, KELLNER A W A, ZHOU Z H, et al. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China[J]. *Nature*, 2005, 437(7060): 875-879.
- [128] JIANG S X, WANG X L. A new ctenochasmatid pterosaur from the Lower Cretaceous, western Liaoning, China[J]. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2011, 83(4): 1243-1249.
- [129] 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[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(6): 1983-1987.
- [130] ZHU R X, YANG J H, WU F Y. Timing of destruction of the North China Craton[J]. *Lithos*, 2012, 149: 51-60.
- [131] WU F Y, LIN J Q, WILDE S A, et al. Nature and significance of the Early Cretaceous giant igneous event in eastern China[J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 2005, 233(1/2): 103-119.
- [132] ZHU R X, CHEN L, WU F Y, et al. Timing, scale and mechanism of the destruction of the North China Craton[J]. *Science China: Earth Sciences*, 2011, 54(6): 789-797.
- [133] ZHU R X, XU Y G, ZHU G, et al. Destruction of the North China Craton[J]. *Science China: Earth Sciences*, 2012, 55(10): 1565-1587.
- [134] ZHOU Z H, WANG Y. Vertebrate assemblages of the Jurassic Yanliao Biota and the Early Cretaceous Jehol Biota: comparisons and implications[J]. *Palaeoworld*, 2017, 26: 241-252.
- [135] WU F Y, XU Y G, GAO S, et al. Lithospheric thinning and destruction of the North China Craton[J]. *Acta Petrologica Sinica*, 2008, 24(6): 1145-1174.
- [136] LIU Y Q, KUANG H W, PENG N, et al. Mesozoic basins and associated palaeogeographic evolution in North China[J]. *Journal of Palaeogeography*, 2015, 4(2): 189-202.
- [137] JIANG B Y, HARLOW G E, WOHLETZ K, et al. New evidence suggests pyroclastic flows are responsible for the remarkable preservation of the Jehol Biota[J]. *Nature Communication*, 2014, 5: 3151.
- [138] 万晓樵, 吴怀春, 席党鹏, 等. 中国东北地区白垩纪温室时期陆相生物群与气候环境演化[J]. *地学前缘*, 2017, 24(1): 18-31.