

辽宁西部及邻区中侏罗世燕辽生物群脊椎动物化石研究进展

郭相奇^{1,2}, 韩建刚³, 姬书安^{1,2}

GUO Xiang-qi^{1,2}, HAN Jian-gang³, JI Shu-an^{1,2}

1. 国土资源部地层与古生物重点实验室, 北京 100037;

2. 中国地质科学院地质研究所, 北京 100037;

3. 内蒙古地质调查院, 内蒙古 呼和浩特 010070

1. *MLR Key Laboratory of Stratigraphy and Paleontology, Beijing 100037, China;*

2. *Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037, China;*

3. *Geological Survey Institute of Inner Mongolia, Hohhot 010070, Inner Mongolia, China*

摘要:近年来,在中国辽宁西部、内蒙古东南部、河北北部中侏罗世髫髻山组和九龙山组中发现了丰富的脊椎动物、无脊椎动物和植物化石,这一化石群被称为燕辽生物群。燕辽生物群已正式命名的脊椎动物 26 属 28 种,包括鱼类 1 属 1 种、两栖类 4 属 4 种、有鳞类 1 属 1 种、翼龙类 10 属 12 种、兽脚类恐龙 5 属 5 种、哺乳类 5 属 5 种。燕辽生物群的脊椎动物化石对研究长羽毛兽脚类恐龙的演化、翼龙类的分类演化、滑体两栖类的分异等具有重要意义。虽然辽宁西部及邻区燕辽生物群脊椎动物的多样性不及同一地区早白垩世的热河生物群,但它为认识这一地区晚中生代生物群的演替提供了极为重要的依据。

关键词:燕辽生物群;脊椎动物;中侏罗世;辽宁西部

中图分类号:P534.52;Q915

文献标志码:A

文章编号:1671-2552(2012)06-0928-08

Guo X Q, Han J G, Ji S A. Advances in the study of vertebrate fossils of the Middle Jurassic Yanliao biota in western Liaoning Province and adjacent areas. *Geological Bulletin of China*, 2012, 31(6):928-935

Abstract: In recent years, numerous fossil vertebrates, invertebrates and plants have been found in the Middle Jurassic Tiaojishan and Jiulongshan Formations in western Liaoning, southeastern Inner Mongolia and northern Hebei. This biota is called Yanliao biota. Up till now, 28 species of different vertebrate groups have been formally named, which include 1 fish, 4 amphibians, 1 lizard, 12 pterosaurs, 5 theropods, and 5 mammals. The vertebrates of this biota have great significance for studying the theropod evolution, the pterosaur classification, and the lissamphibian diversity. Although the diversity of the Middle Jurassic Yanliao biota is less than that of the Early Cretaceous Jehol biota, it provides important evidence for understanding the succession of the Late Mesozoic biotas in this region.

Key words: Yanliao biota; vertebrates; Middle Jurassic; western Liaoning

辽宁西部、河北北部和内蒙古东南部晚中生代地层中发育着 3 个陆生生物群:中侏罗世燕辽生物群、早白垩世早中期热河生物群和早白垩世末期阜

新生物群。其中在热河生物群和燕辽生物群中发现大量以长羽毛的兽脚类恐龙、原始鸟类、早期哺乳类、滑体两栖类、翼龙类等为代表的脊椎动物化石,

收稿日期:2012-02-27;修订日期:2012-04-11

资助项目:中国地质调查局矿产评价专项项目《中国西部晚古生代—中生代陆相脊椎动物群序列、地层格架与古地理背景》(编号:1212011120139)、《古生物化石保护名录及保护方法研究》(编号:1212011120005)

作者简介:郭相奇(1987-),男,在读硕士,从事兽脚类恐龙研究。E-mail:heidern2001@163.com

通讯作者:姬书安(1964-),男,研究员,从事中生代陆生脊椎动物化石及相关地层研究。E-mail: jishu_an@sina.com

对探讨一些关键脊椎动物类群的起源和早期演化具有重要的科学意义。燕辽生物群和热河生物中的脊椎动物化石类型既有亲缘关系较为相近的类型,也有差异很大的类型,显示了这 2 个生物群既有继承性又处于不同发展阶段的性质。

燕辽生物群(Yanliao biota)指发育于辽西与相邻地区中侏罗世的陆生生物群,由洪友崇^[1]最早提出的“燕辽昆虫群”和任东等^[2]所称的“燕辽动物群”扩展而来。该生物群除了数量丰富、种类繁多的无脊椎动物化石(叶肢介类、双壳类、腹足类、昆虫类、蜘蛛类等)和植物化石外,近年来还发现了较为丰富的脊椎动物化石,其中长羽毛兽脚类恐龙、原始哺乳类、翼龙类、滑体两栖类等具有重要的研究价值。本文将简要地回顾近年来燕辽生物群中脊椎动物化石的一些重大发现,并对相关的问题进行讨论。

1 燕辽生物群脊椎动物化石的分布与地质时代

目前已知的燕辽生物群脊椎动物化石主要分布于辽宁西部、河北北部、内蒙古东南部的几个地点,其中尤以内蒙古宁城道虎沟、辽宁建昌玲珑塔 2 个地点的化石较为丰富,类型亦较多样,此外在辽宁凌源、建平、北票和河北青龙的个别地点也有发现(图 1)。已报道的脊椎动物化石类型包括鱼类、两栖类、

爬行类和哺乳类。

燕辽生物群的化石赋存于晚中生代的一套火山-沉积岩系中,主要发现于九龙山组、髫髻山组及与之相当的海房沟组或蓝旗组地层中。关于这套岩层的地质时代,不同学者持有不同的观点,主要是对内蒙古宁城道虎沟地点的化石层位的争议。第一种观点将道虎沟含化石的沉积岩层置于下白垩统,作为热河生物群的最低层位^[3-5];第二种观点认为其时代为中侏罗世^[6-13],与热河生物群分属 2 个不同的生物群;还有部分学者认为道虎沟化石层的时代不晚于晚侏罗世^[14-15]。近年来,随着越来越多重要化石的发现,许多研究者通过对共生化石的性质、地层层序、年代地层学的研究,认为内蒙古道虎沟燕辽生物群主要产于九龙山组或髫髻山组中,时代为中侏罗世,这一认识目前已被大多数学者所接受^[6-13]。同时,辽宁凌源、建昌和河北青龙等一些地点的化石亦被归入燕辽生物群,时代为中侏罗世^[16-18]。

2 燕辽生物群中脊椎动物化石的特征及其科学意义

与分异度很高的早白垩世热河生物群相比,燕辽生物群中的脊椎动物化石分异度相对较低,但仍发现了一些重要类型,已命名 26 属 28 种,此外还有 4 个未命名的属种(表 1)。

2.1 硬骨鱼类

鱼类化石无论是数量还是种类均很少,仅以北票鲟科的洪氏辽鲟 *Liaosteus hongii* 为代表^[19-20],这是目前已知在辽西及其邻区层位最低的鲟类化石。此外,可归于褶鳞鱼科的鱼类化石尚未进行详细描述^[17]。

2.2 两栖类

两栖类化石主要发现于内蒙古宁城道虎沟及其相距较近的辽宁凌源热水汤白无丁;辽宁建昌玲珑塔也发现有两栖类化石,但尚未进行系统研究。燕辽生物群中的两栖类以分异度较大的有尾两栖类为主,共发现命名 4 个属种:奇异热河螈 *Jeholotriton paradoxus*^[21-22]、天义初螈 *Chunerpeton tianyiensis*^[23]、道虎沟辽西螈 *Liaoxitriton daohugouensis*^[24]和中华胖螈 *Pangerpeton sinensis*^[25]。此外,内蒙古宁城道虎沟亦有无尾两栖类化石的报道^[26]。

天义初螈具有一些隐鳃鲵类的进步特征,也保留了一些非成体的特征,如鼻骨不完全骨化、外鳃残

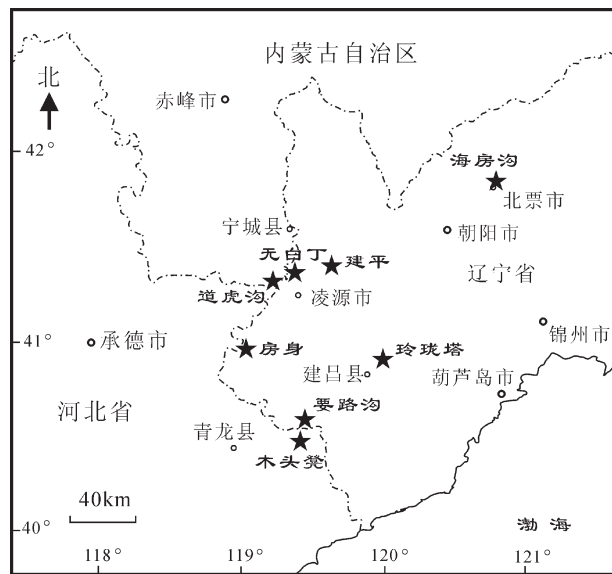


图 1 辽西与邻区燕辽生物群脊椎动物化石产地^[3,10,17,19,25,27,40,47,53,57]

Fig. 1 Localities of fossil vertebrates of the Yanliao biota in western Liaoning and adjacent areas

表 1 燕辽生物群中脊椎动物化石属种
Table 1 Vertebrate genera and species of the Yanliao biota

分 类 位 置	属 种 名 称	产 地
硬骨鱼类		
软骨硬鳞鱼类	洪氏辽鲟 <i>Liaosteus hongii</i> Lu, 1995	辽宁北票海房沟
	褶鳞鱼科属种未定 <i>Ptycholepidae</i> indet.	辽宁建昌玲珑塔
两栖类		
有尾类	奇异热河螈 <i>Jeholotriton paradoxus</i> Wang, 2000	内蒙古宁城道虎沟
	天义初螈 <i>Chunerpeton tianyiensis</i> Gao et Shubin, 2003	内蒙古宁城道虎沟、 辽宁建平
	道虎沟辽西螈 <i>Liaoxitriton daohugouensis</i> Wang, 2004	内蒙古宁城道虎沟
	中华胖螈 <i>Pangerpeton sinensis</i> Wang et Evans, 2006	辽宁凌源无白丁
无尾类	无尾目属种未定 <i>Anura</i> indet.	内蒙古宁城道虎沟
爬行类		
有鳞类	杨氏矢部龙 <i>Yabeinosaurus youngi</i> Estes, 1983	辽宁凌源房身
	蜥蜴亚目属种未定 1 <i>Squamata</i> indet. 1	内蒙古宁城道虎沟
	蜥蜴亚目属种未定 2 <i>Squamata</i> indet. 2	内蒙古宁城道虎沟
翼龙类	宁城热河翼龙 <i>Jeholopterus ningchengensis</i> Wang et al., 2002	内蒙古宁城道虎沟
	沃氏翼手喙龙 <i>Pterorhynchus wellnhoferi</i> Czerkas et Ji, 2002	内蒙古宁城道虎沟
	李氏凤凰翼龙 <i>Fenghuangopterus lii</i> L et al., 2010	辽宁建昌玲珑塔
	赵氏建昌翼龙 <i>Jianchangopterus zhaoianus</i> L et Bo, 2011	辽宁建昌玲珑塔
	粗壮建昌颌翼龙 <i>Jianchangnathus robustus</i> Cheng et al., 2011	辽宁建昌玲珑塔
	潘氏长城翼龙 <i>Changchengopterus pani</i> L , 2009	河北青龙木头凳
	李氏悟空翼龙 <i>Wukongopterus lii</i> Wang et al., 2009	辽宁建昌玲珑塔
	中国鲲鹏翼龙 <i>Kunpengopterus sinensis</i> Wang et al., 2010	辽宁建昌玲珑塔
	模块达尔文翼龙 <i>Darwinopterus modularis</i> L et al., 2010	辽宁建昌玲珑塔
	玲珑塔达尔文翼龙 <i>Darwinopterus linglongtaensis</i> Wang et al., 2010	辽宁建昌玲珑塔
	粗齿达尔文翼龙 <i>Darwinopterus robustodens</i> L et al., 2011	辽宁建昌玲珑塔
	玲珑塔始帆翼龙 <i>Archaeoistiodactylus linglongtaensis</i> L et Fucha, 2010	辽宁建昌玲珑塔
兽脚类	宁城树息龙 <i>Epidendrosaurus ningchengensis</i> Zhang et al., 2002	内蒙古宁城道虎沟
	胡氏耀龙 <i>Epidexipteryx hui</i> Zhang et al., 2008	内蒙古宁城道虎沟
	道虎沟足羽龙 <i>Pedopenna daohugouensis</i> Xu et Zhang, 2005	内蒙古宁城道虎沟
	赫氏近鸟龙 <i>Anchiornis huxleyi</i> Xu et al., 2009	辽宁建昌玲珑塔、 要路沟
	郑氏晓廷龙 <i>Xiaotingia zhengi</i> Xu et al., 2011	辽宁建昌玲珑塔
哺乳类		
三尖齿兽类	纤细辽兽 <i>Liaotherium gracile</i> Zhou et al., 1991	辽宁凌源房身
柱齿兽类	獭形狸尾兽 <i>Castorocauda lutrasimilis</i> Ji et al., 2006	内蒙古宁城道虎沟
翔兽类	远古翔兽 <i>Volaticotherium antiquus</i> Meng et al., 2006	内蒙古宁城道虎沟
蜀兽类	粗壮假碾磨齿兽 <i>Pseudotribos robustus</i> Luo et al., 2007	内蒙古宁城道虎沟
真兽类	中华侏罗兽 <i>Juramaia sinensis</i> Luo et al., 2011	辽宁建昌玲珑塔

存等,可能是幼态持续的过程。天义初螈代表了有尾两栖类冠群的最早记录和隐鳃鲵科的基干成员,将隐鳃鲵科最早的化石记录提前了近 1 亿年,而且支持了隐鳃鲵科起源于亚洲的假说^[29]。在少量天义初

蜥的新材料中,出现了少量多指/趾的现象^[27]。

中华胖蜥的头骨短而宽,荐前椎 14 枚,化石保存的软组织印痕显示了其疣状的皮肤和轮廓较宽的身体。奇异热河蜥与隐鳃鲑科、小鲑科的关系较近。道虎沟辽西蜥具有典型的辽西蜥属的特征,但在吻端形态、犁骨齿列方向等方面与钟健辽西蜥存在差异。这些属种的发现对研究有尾类早期演化,隐鳃鲑科、小鲑科的关系及其与热河生物群相关类群对比有重要意义^[28]。

无尾两栖类仅以处于变态期的 1 件化石为代表,表明燕辽生物群中无尾类的存在^[26],为进一步探讨无尾类的演化与分异提供了极为重要的依据。

2.3 爬行类

燕辽生物群中的爬行类化石主要包括有鳞类(蜥蜴类)、翼龙类和兽脚类恐龙,其中尤以翼龙类和兽脚类恐龙科学意义重大。

发现于辽宁凌源房身的 1 件蜥蜴类化石最初被归入细小矢部龙 *Yabeinosaurus tenuis*^[29]。后来有学者认为它与细小矢部龙有明显的区别而建立了一个新种——杨氏矢部龙 *Yabeinosaurus youngi*^[30],这一观点也得到部分学者的支持^[31]。

内蒙古道虎沟地区曾报道了 2 个蜥蜴类化石,均为未成年之个体。其中 1 件保存有皮肤印痕及不同形态的鳞片,可能与矢部龙具有密切的关系^[32]。另 1 件个体相对较大、荐前椎数目多(27 枚)、手掌和四肢较长,可能属于硬舌蜥类,相对较长的手掌与前肢显示其具有一定的攀爬习性^[33]。

翼龙类是燕辽生物群脊椎动物化石最为重要的类群之一,主要分布于内蒙古宁城道虎沟、辽宁建昌玲珑塔、河北青龙木头凳等地。道虎沟发现的翼龙化石包括宁城热河翼龙 *Jeholopterus ningchengensis*^[34]和威氏翼手喙龙 *Pterorhynchus wellnhoferi*^[35],均归入较原始的喙嘴龙亚目。前者是体型较大的蛙嘴龙科的代表,头骨短宽、尾短、翼膜与身体踝关节相连;后者属于喙嘴龙科,具独特的矢状头嵴,尾膜长且低。这 2 类翼龙均保存较好的“毛”状皮肤衍生物,应与似鸟兽脚类恐龙的皮肤衍生物同源,可能主要用于调节体温或其它功能的需要^[34-36]。

辽宁建昌玲珑塔产较为丰富的翼龙化石,但其组合面貌与道虎沟的翼龙明显不同。玲珑塔地区已命名的属种有:模块达尔文翼龙 *Darwinopterus modularis*^[37]、玲珑塔达尔文翼龙 *Darwinopterus linglong-*

taensis^[38]、粗齿达尔文翼龙 *Darwinopterus robusto-*
dens^[39]、李氏悟空翼龙 *Wukongopterus lii*^[40]、中国
鲲鹏翼龙 *Kunpengopterus sinensis*^[38]、李氏凤凰翼龙
Fenghuangopterus lii^[41]、玲珑塔始帆翼龙 *Archaeois-*
tiodactylus linglongtaensis^[42]、赵氏建昌翼龙 *Jianchang-*
opterus zhaoianus^[43]、粗壮建昌颌翼龙 *Jianchangnathus*
robustus^[44]。前 5 个属种均可归入一类较为特殊的翼
龙类群——悟空翼龙科。该类翼龙的形态特征介于
原始喙嘴龙亚目和进步翼手龙亚目之间,其头骨、
颈椎与进步的翼手龙类相似,而后肢、尾部则保留
着喙嘴龙类的特征,可能代表了喙嘴龙类向翼手
龙类演化的过渡类型,对翼龙的分类和演化有重
要意义^[37-38,45]。通过对 1 件与蛋保存在一起的雌性模
块达尔文翼龙的研究,该种翼龙雌雄个体之间存在
着较明显的差异:雄性的腰带相对较小,并具有较发
达的头骨嵴^[46],为区分翼龙类的雌雄个体提供了直
接的化石依据。李氏凤凰翼龙、赵氏建昌翼龙、粗
壮建昌颌翼龙均应被归为船颌翼龙类,对了解船颌
翼龙的起源、演化、食性等有重要意义。玲珑塔始
帆翼龙是已知时代最早的帆翼龙类,代表了帆翼龙
类的祖先,但部分学者质疑始帆翼龙的产出层位。

河北青龙木头凳已报道的翼龙类为潘氏长城翼
龙 *Changchengopterus pani*^[47]。最初的研究者将其
归入喙嘴龙类的基干成员,而 Wang 等^[38]将其归入
悟空翼龙科。该化石为中国早期翼龙的头后骨骼特
征演变提供了重要信息。

翼龙类是燕辽生物群中分异度较高的脊椎动物
类别之一,分别隶属于几个不同的类群,在研究翼龙
类的骨骼、翼膜、皮肤衍生物等的特征和翼龙分类、
演化、生态习性等方面具有重要价值。

燕辽生物群中的兽脚类恐龙目前仅发现于内蒙
古宁城道虎沟和辽宁建昌玲珑塔,它们个体小,与早
白垩世热河生物群中的兽脚类存在较大差异。道虎
沟报道的有:宁城树息龙 *Epidendrosaurus ningchen-*
gensis^[48]、胡氏耀龙 *Epidexipteryx huii*^[49]、道虎沟足羽
龙 *Pedopenna daohugouensis*^[50]。宁城树息龙最显著
的特征是极度加长的前肢第三指,与其它兽脚类恐
龙、鸟类明显不同,而且足部的骨骼表明它具有树栖
的生活习性。与宁城树息龙相比,胡氏耀龙尾部短、
尾椎数量少,但在尾末端形成了类似尾综骨的结构,而
且前部牙齿大且平伏;胡氏耀龙发育 2 对加长的条
带状尾羽,可能主要起装饰作用。宁城树息龙和胡氏

耀龙可归入同一科——擅攀龙科^[51],是与鸟类最为接近的恐龙类群^[49,52]。道虎沟足羽龙仅发现 1 件完整的足部,其跖骨上具有羽状羽毛,其确切分类位置有待进一步确定。

赫氏近鸟龙 *Anchiornis huxleyi* 是一类发现于辽宁建昌玲珑塔地区的伤齿龙类,其个体较小、数量较多,具有一些与早期鸟类相近的特征^[53],更有意义的是:它的前、后肢均发育有具羽轴的羽毛,表明“四翼形态”在飞行起源演化中的重要作用^[54]。通过对羽毛不同部位残留物质的分析,科学家还复原了赫氏近鸟龙生活时的羽毛色彩:其身体呈暗灰色且表面有红褐色的斑点,头冠呈红褐色,肢体的羽毛为白色,远端有黑色的饰片^[55]。发现于同一地区的郑氏晓廷龙 *Xiaotingia zhengi* 与德国始祖鸟 *Archaeopteryx* 具有一些相同的特征,它们或可归入同一科,系统分析表明它们应共同隶属于始祖鸟科,而始祖鸟科与进步手盗龙类的关系比其与其它鸟类的关系更为接近,从而进一步弱化了兽脚类恐龙与鸟类之间的界线^[56]。建昌玲珑塔的这 2 类小型进步兽脚类恐龙的发现,对研究鸟类与兽脚类的关系,鸟类起源,鸟类飞行起源等均具有重要意义。

2.4 哺乳类

燕辽生物群中的哺乳类化石已报道的有 5 个属种,分属于 5 个不同的大类。纤细辽兽 *Liaotherium gracile* 发现于辽宁凌源房身九龙山组,仅以一下颌为代表,对研究三尖齿兽类的演化具有一定的意义^[57]。

内蒙古宁城道虎沟已报道的哺乳类有 3 个属种^[58],还有一些新的化石正在研究当中。獭形狸尾兽 *Castorocauda lutrasimilis* 属于柱齿兽类,是已知侏罗纪最大的哺乳类,其尾部宽而平,骨骼特征体现了游泳和掘穴的习性,代表着一种半水生的哺乳类^[59]。远古翔兽 *Volaticotherium antiquus* 的牙齿特化,发育有用于滑翔的翼膜,翼膜上具密集的毛发,是中生代最早的会滑翔的哺乳类^[60]。蜀兽类的成员粗壮假碾磨齿兽 *Pseudotribos robustus*,揭示了中生代哺乳类牙齿演化分异的多样性,进一步支持了哺乳类三磨楔齿形臼齿趋同演化的假说^[61]。道虎沟中侏罗世发现的哺乳类,不仅开始进入水中生活,而且还尝试空中滑行,显示了早期哺乳类运动与生活方式的多样性,对研究早期哺乳类的生态适应、分异演化等具有重要的科学价值。

中华侏罗兽 *Juramaia sinensis* 发现于辽宁建昌玲珑塔,代表了真兽类的一支,也是迄今最为古老的真兽类化石,将该类群的化石记录提前了 3500 万年。其前肢和手部骨骼特征显示出一定的攀爬能力,表明早期真兽类哺乳动物演化与新的适应有关^[62]。这一发现还填补了真兽类化石记录的一个重要间隔,有助于确定真兽类与其它哺乳动物(如有袋类和单孔类)分异的时间。

3 燕辽生物群与热河生物群中脊椎动物化石之比较

迄今为止,燕辽生物群中已发现脊椎动物 26 属 28 种,另有 4 个未定属种(表 1)。而分布于同一地区的早白垩世热河生物群中脊椎动物化石属种要丰富得多,据 Zhou 等^[63]2010 年的统计有 121 属 142 种,2011 年又有一些新的属种被发现并命名。燕辽生物群脊椎动物分异度不仅明显小于热河生物群,而且 2 个生物群所包含的脊椎动物化石类群也有明显的差异(表 2)。

从表 2 中可以看出,燕辽生物群鱼类的种类和数量远小于热河生物群,热河生物群中较多的龟鳖类和离龙类在燕辽生物群中没有发现。2 个生物群的有尾两栖类之间具有某种过渡关系,而燕辽生物群无尾两栖类的数量与分异度远不及热河生物群。燕辽生物群的翼龙类以早期的喙嘴龙类和悟空翼龙类为主,而热河生物群则以“进步”的翼手龙类为主,2 个生物群的翼龙类显示出明显的继承性关系。热河生物群的恐龙包含蜥臀目和鸟臀目的许多类群,而燕辽生物群仅发现小型肉食性的兽脚类,它们与热河生物群中的相应类群具有一定的可比性,也具有较强的独特性。热河生物群分异度极高的鸟类在燕辽生物群中没有发现,表明鸟类的出现及分异始于晚侏罗世以后。哺乳类在 2 个生物群之间存在明显的差异,显示出演化的不同阶段。

4 存在问题与研究展望

中侏罗世的燕辽生物群是发育在早白垩世热河生物群之前的一个生物群,其中的脊椎动物化石为研究有尾两栖类的早期分异、翼龙类的分类演化、鸟类的起源和羽毛的早期演化、早期哺乳类的分异和生态多样性等方面提供了重要信息,使我们对这些问题的认识程度有了很大的提高^[64]。然而仍有一些

表 2 燕辽生物群与热河生物群脊椎动物化石类群对比

Table 2 Comparison of vertebrate clades between Jehol biota and Yanliao biota		
脊椎动物类群	燕辽生物群	热河生物群
无颌类		
七鳃鳗类	-	●
鱼类		
古鳕类	●	-
鲟形类	●	●●
真骨鱼类	-	●●●
两栖类		
有尾类	●●	●●
无尾类	●	●●
爬行类		
龟鳖类	-	●●
离龙类	-	●●●
有鳞类	●	●●
翼龙类—喙嘴龙类	●●	●
翼龙类—悟空翼龙类	●●●	-
翼龙类—翼手龙类	-	●●●●
兽脚类—非手盗龙类	-	●●●
兽脚类—手盗龙类	●●	●●●●
蜥脚类	-	●
鸟臀类	-	●●●
鸟类		
基干鸟类	-	●●●●
反鸟类	-	●●●●
今鸟类	-	●●●
哺乳类		
三尖齿兽类	●	●●●
多瘤齿兽类	-	●
柱齿兽类	●	-
对齿兽类	-	●●
翔兽类	●	-
蜀兽类	●	-
后兽类	-	●
真兽类	●	●●

注: -, 无; ●, 1~2 种; ●●, 3~5 种; ●●●, 6~10 种;
●●●●, 10 种以上

问题尚待进一步解决,如:已记述的有尾两栖类与现生类群的关系、悟空翼龙科不同属种之间的关系,以及该科在翼龙类中的分类位置,翼龙类皮肤衍生物与兽脚类、鸟类羽毛的同源关系,兽脚类恐龙与鸟类的系统演化,哺乳类的一些类群与热河生物群中相

关的哺乳类之间的关系等。此外,目前仍有一些新发现的重要化石需要进行详细的研究。

对于燕辽生物群的 2 个主要化石产地(道虎沟、玲珑塔),其产出的脊椎动物化石也存在一定的差异。道虎沟地区的脊椎动物化石主要包括有尾两栖类、有鳞类、喙嘴龙类、擅攀龙类、多适应性的哺乳类,而玲珑塔地区的脊椎动物化石主要包括软骨硬鳞鱼类、悟空翼龙类、进步兽脚类、真兽类等。这 2 个地区不仅没有相同种类的化石发现,而且相对应类群的化石也不能直接进行比较。造成这种差异的原因,有可能是两地之间存在着某种交流障碍,也可能两地产化石层的时代并不能完全对比,这仍需进一步的研究。

由于燕辽生物群的时代早于著名的德国始祖鸟的时代,更早于同一地区热河生物群的时代,在某种意义上讲,加强对该生物群的研究具有更重要的科学意义。今后除了进一步研究新的重要化石类群之外,还要关注与脊椎动物共生的无脊椎动物和植物化石的研究,关注生物群古环境的恢复研究、与生物群相关的地层、古地理研究。这不仅有助于全面提升燕辽生物群的研究水平,也将有助于深化对热河生物群和其它重要生物群的认识。

致谢:中国地质科学院地质研究所柳永清、季强研究员对本文提出了宝贵的修改建议,渤海大学古生物中心韩刚博士在野外工作期间给予大力协助,在此表示衷心的感谢。

参考文献

[1]洪友崇. 中国北方侏罗纪昆虫群[M]. 北京:地质出版社, 1983: 1-223.

[2]任东, 卢立伍, 姬书安. 生物地层[C]//任东, 卢立伍, 郭子光, 等. 北京与邻区侏罗—白垩纪动物群及其地层. 北京:地震出版社, 1995: 23-42.

[3]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.

[4]汪筱林, 周忠和, 贺怀宇, 等. 内蒙古宁城道虎沟化石层的地层关系与时代讨论[J]. 科学通报, 2005, 50(19): 2127-2135.

[5]He H Y, Wang X L, Zhou Z H, et al. ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of ignimbrite from Inner Mongolia, northeastern China, indicates a post-Middle Jurassic age for the overlying Daohugou Bed[J]. Geophysical Research Letters, 2004, 31: L20609, 4.

[6]任东, 高克勤, 郭子光, 等. 内蒙古宁城道虎沟地区侏罗纪地层划分及时代探讨[J]. 地质通报, 2002, 21(8/9): 584-591.

[7]沈炎彬, 陈丕基, 黄迪颖. 内蒙古宁城县道虎沟叶肢介化石群的时

- 代[J]. 地层学杂志, 2003, 27(4): 311–313.
- [8] 陈文, 季强, 刘敦一, 等. 内蒙古宁城地区道虎沟化石层同位素年代学[J]. 地质通报, 2004, 23(12): 1165–1169.
- [9] 柳永清, 刘燕学, 李佩贤, 等. 内蒙古宁城盆地东南缘含道虎沟生物群岩石地层序列特征及时代归属[J]. 地质通报, 2004, 23(12): 1180–1187.
- [10] 柳永清, 刘燕学, 姬书安, 等. 内蒙古宁城和辽西凌源热水汤地区道虎沟生物群与相关地层 SHRIMP 锆石 U–Pb 定年及有关问题的讨论[J]. 科学通报, 2006, 51(19): 2273–2282.
- [11] 季强, 柳永清, 陈文, 等. 再论道虎沟生物群的时代[J]. 地质论评, 2005, 51(6): 609–612.
- [12] Huang D Y, Nel A, Shen Y B, et al. Discussions on the age of the Daohugou fauna—evidence from invertebrates[J]. Progress in Natural Science, 2006, 16(Special issue): 308–312.
- [13] Gao K Q, Ren D. Radiometric dating of ignimbrite from Inner Mongolia provides no indication of a post Middle Jurassic age for the Daohugou Beds[J]. Acta Geologica Sinica (English Edition), 2006, 80(1): 42–45.
- [14] 季强, 袁崇喜. 宁城中生代道虎沟生物群中两类具原始羽毛翼龙的发现及其地层学和生物学意义[J]. 地质论评, 2002, 48(2): 221–224.
- [15] 张俊峰. 道虎沟生物群(前热河生物群)的发现及其地质时代[J]. 地层学杂志, 2002, 26(3): 173–177, 215.
- [16] 张立军, 王丽霞. 辽西凌源热水汤地区中生代含蝶螈化石地层新知[J]. 地质与资源, 2004, 13(4): 202–206.
- [17] 段治, 郑少林, 胡东宇, 等. 辽宁建昌玲珑塔地区中侏罗世地层与化石初步报道[J]. 世界地质, 2009, 28(2): 143–147.
- [18] Jiang X J, Liu Y Q, Peng N, et al. Middle Jurassic pterosaur and feathered dinosaur bearing—strata at Linglongta, Jianchang County, western Liaoning[J]. Acta Geoscientica Sinica, 2010, 31(Supplement 1): 33–35.
- [19] 卢立伍. 鱼类化石[C]//任东, 卢立伍, 郭子光, 等. 北京与邻区侏罗纪—白垩纪动物群及其地层. 北京: 地震出版社, 1995: 121–140.
- [20] 金帆. 冀北、辽西中生代中晚期鲟形鱼类化石[J]. Palaeoworld, 1999, 11: 188–280.
- [21] 王原. 早白垩世热河生物群—新的有尾两栖类[J]. 古脊椎动物学报, 2000, 38(2): 100–103.
- [22] Wang Y, Rose C. *Jeholotriton paradoxus* (Amphibia: Caudata) from the Lower Cretaceous of southeastern Inner Mongolia, China[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 2005, 25: 523–532.
- [23] Gao K Q, Shubin N H. Earliest known crown-group salamanders[J]. Nature, 2003, 422: 424–428.
- [24] 王原. 内蒙古中生代有尾两栖类—新种: 道虎沟辽西螈[J]. 科学通报, 2004, 49(8): 814–815.
- [25] Wang Y, Evans S E. A new short-bodied salamander from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of China[J]. Acta Palaeontologica Polonica, 2006, 51(1): 127–130.
- [26] 袁崇喜, 张鸿斌, 李明, 等. 内蒙古宁城道虎沟地区首次发现中侏罗世蝌蚪化石[J]. 地质学报, 2004, 78(2): 145–148.
- [27] Wang Y, Dong L P, Evans S E. Polydactyly in a Mesozoic salamander from China [J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 2010, 30 (Supplement to 3): 183A–184A.
- [28] 王原. 东亚中生代滑体两栖动物的系统发育与早期辐射[C]//戎嘉余. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006: 643–663.
- [29] 杨钟健. 一新矢部龙地点的发现及其在地层上的意义[J]. 古脊椎动物学报, 1958, 2(2/3): 151–156.
- [30] Estes R. Sauria Terrestria, Amphisbaenid[M]. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1983: 1–245.
- [31] 姬书安. 辽西冀北晚中生代的化石蜥蜴类(爬行纲: 有鳞目)[J]. 科学技术与工程, 2004, 4(9): 756–759, 767.
- [32] Evans S E, Wang Y. A juvenile lizard specimen with well-preserved skin impressions from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Inner Mongolia, China[J]. Naturwissenschaften, 2007, 94: 431–439.
- [33] Evans S E, Wang Y. A long-limbed lizard from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Ningcheng, Nei Mongol, China[J]. Vertebrata Palasiatica, 2009, 47(1): 21–34.
- [34] 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.
- [35] Czerkas S A, Ji Q. A new rhamphorhynchoid with a head crest and complex integumentary structures[J]. The Dinosaur Museum Journal, 2002, 1: 15–41.
- [36] Kellner A W A, Wang X L, Tischlinger H, et al. The soft tissue of *Jeholopterus* (Pterosauria, Anurognathidae, Batrachognathinae) and the structure of the pterosaur wing membrane[J]. Proceedings of the Royal Society B, 2010, 277: 321–329.
- [37] Lü J C, Unwin D M, Jin X S, et al. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull[J]. Proceedings of the Royal Society B, 2010, 277: 383–389.
- [38] Wang X L, Kellner A W A, Jiang S X, et al. New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2010, 82(4): 1045–1062.
- [39] Lü J C, Xu L, Chang H L, et al. A new darwinopterid pterosaur from the Middle Jurassic of western Liaoning, northeastern China and its ecological implications[J]. Acta Geologica Sinica(English Edition), 2011, 85(3): 507–514.
- [40] Wang X L, Kellner A W A, Jiang S X, et al. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2009, 81(4): 793–812.
- [41] Lü J C, Fucha X H, Chen J M. A new scaphognathine pterosaur from the Middle Jurassic of western Liaoning, China[J]. Acta Geoscientica Sinica, 2010, 31(2): 263–266.
- [42] Lü J C, Fucha X H. A new pterosaur (Pterosauria) from Middle Jurassic Tiaojishan Formation of western Liaoning, China[J]. Global Geology, 2010, 13(3/4): 113–118.
- [43] Lü J C, Bo X. A new rhamphorhynchid pterosaur (Pterosauria) from the Middle Jurassic Tiaojishan Formation of western Liaoning, China[J]. Acta Geologica Sinica(English Edition), 2011, 85(5): 977–

- 983.
- [44]Cheng X, Wang X L, Jiang S X, et al. A new scaphognathid pterosaur from western Liaoning, China[J]. *Historical Biology*, 2012, 24(1): 101–111.
- [45]吕君昌. 达尔文翼龙的发现及其意义[J]. *地球学报*, 2010, 31(2): 129–136.
- [46]Lü J C, Unwin D M, Deeming D C, et al. An egg–adult association, gender, and reproduction in pterosaurs[J]. *Science*, 2011, 331: 321–324.
- [47]Lü J C. A new non–ptero dactyloid pterosaur from Qinglong County, Hebei Province of China[J]. *Acta Geologica Sinica* (English edition), 2009, 83(2): 189–199.
- [48]Zhang F C, Zhou Z H, Xu X, et al. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits[J]. *Naturwissenschaften*, 2002, 89: 394–398.
- [49]Zhang F C, Zhou Z H, Xu X, et al. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon–like feathers[J]. *Nature*, 2008, 455: 1105–1108.
- [50]Xu X, Zhang F C. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus[J]. *Naturwissenschaften*, 2005, 92: 173–177.
- [51]Czerkas S A, Yuan C X. An arboreal maniraptoran from northeast China[J]. *The Dinosaur Museum Journal*, 2002, 1: 63–95.
- [52]徐星, 马繁宇, 胡东宇. 早于始祖鸟的虚骨龙类及其对于鸟类起源研究的意义[J]. *科学通报*, 2010, 55(32): 3081–3088.
- [53]Xu X, Zhao Q, Norell M, et al. A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(3): 430–435.
- [54]Hu D Y, Hou L H, Zhang L J, et al. A pre–Archaeopteryx troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus[J]. *Nature*, 2009, 461: 640–643.
- [55]Li Q G, Gao K Q, Vinther J, et al. Plumage color patterns of an extinct dinosaur[J]. *Science*, 2010, 327: 1369–1372.
- [56]Xu X, You H L, Du K, et al. An Archaeopteryx–like theropod from China and the origin of Avialae[J]. *Nature*, 2011, 475: 465–470.
- [57]周明镇, 程政武, 王元青. 记辽西一侏罗纪哺乳动物下颌骨[J]. *古脊椎动物学报*, 1991, 29(3): 165–175.
- [58]季强, 袁崇喜. 中国中侏罗世哺乳动物研究新进展[J]. *地球学报*, 2008, 29(3): 377–384.
- [59]Ji Q, Luo Z X, Yuan C X, et al. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals[J]. *Science*, 2006, 311: 1123–1127.
- [60]Meng J, Hu Y M, Wang Y Q, et al. A Mesozoic gliding mammal from northeastern China[J]. *Nature*, 2006, 444: 889–893.
- [61]Luo Z X, Ji Q, Yuan C X. Convergent dental adaptations in pseudo–tribosphenic and tribosphenic mammals[J]. *Nature*, 2007, 450: 93–97.
- [62]Luo Z X, Yuan C X, Meng Q J, et al. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals[J]. *Nature*, 2011, 476: 442–445.
- [63]Zhou Z H, Wang Y. Vertebrate diversity of the Jehol Biota as compared with other lagerst tten[J]. *Science China*, 2010, 53: 1894–1907.
- [64]Zhou Z H, Jin F, Wang Y. Vertebrate assemblages from the Middle–Late Jurassic Yanliao Biota in northeast China[J]. *Earth Science Frontiers*, 2010, 17(Special issue): 252–254.