



国家出版基金项目
NATIONAL PUBLICATION FOUNDATION

中国古生物研究丛书
Selected Studies of Palaeontology in China

道虎沟生物群

THE DAOHUGOU BIOTA

黄迪颖 主编



上海科学技术出版社



国家出版基金项目
NATIONAL PUBLICATION FOUNDATION

道虎沟生物群

The Daohugou Biota



黄迪颖 主编

图书在版编目(CIP)数据

道虎沟生物群/黄迪颖.—上海：上海科学技术出版社，
2016.12
(中国古生物研究丛书)
ISBN 978-7-5478-3277-6

I. ①道… II. ①黄… III. ①生物群—古生物学—研究—宁城县
IV. ①Q911.722.64

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第236181号

丛书策划 季英明

责任编辑 季英明

装帧设计 戚永昌

道虎沟生物群

黄迪颖 主编

上海世纪出版股份有限公司
上海 科 学 技 术 出 版 社 出 版
(上海钦州南路71号 邮政编码200235)
上海世纪出版股份有限公司发行中心发行
200001 上海福建中路193号 www.ewen.co
南京展望文化发展有限公司排版
上海中华商务联合印刷有限公司印刷
开本 889×1194 1/16 印张 21.75 插页4
字数 610千字
2016年12月第1版 2016年12月第1次印刷
ISBN 978-7-5478-3277-6/Q · 46
定价：398.00元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题，请向工厂联系调换

8911.72
HDY

内 容 提 要

道虎沟生物群大约生存于中晚侏罗世界线上下，是燕辽生物群最重要的早期组合代表，比著名的热河生物群约早4 000万年。道虎沟化石层主要分布在内蒙古、辽宁、河北交界处，化石门类和数量极其丰富，保存精美。其中，昆虫化石有24目，是世界上昆虫化石多样性最丰富的生物群之一；脊椎动物化石对揭示带羽毛恐龙向鸟类的演化，中生代哺乳动物、翼龙、蝾螈的早期多样性及演化皆起到关键作用；还有丰富的植物化石、孢粉及真菌化石等，从而成为古生物学家关注的热点。

本书介绍了道虎沟生物群的研究历史、形成背景、地层和化石地点、同位素年代学，以及节肢动物化石、软体动物化石、脊椎动物化石、植物化石、孢粉化石、真菌化石等。以收藏的数万件道虎沟化石为基础，将十多年来的重要研究成果做了系统阐述。

Brief Introduction

The Daohugou biota, about 40 million years earlier than the famous Jehol biota, flourished in the Middle/Late Jurassic boundary, representing one of the most significant early assemblages of the Yanliao biota. The Daohugou beds, yielding extremely abundant, diverse, and exceptionally well-preserved fossils, are mainly distributed at the junction of Inner Mongolia, Liaoning, and Hebei provinces. A total of 24 insect orders have been known, and it represents the most insect-rich faunas in the world. Fossil vertebrates from this biota play a key role in revealing the evolution of feathered dinosaurs into birds, the palaeodiversity of Mesozoic salamanders, pterosaurs, and mammals. In addition, it also harbors a wealth of plant fossils, spores and fungi, making it a research hotspot for palaeontologists.

This book included a research history, formation background, introduction to stratigraphy and fossil localities, isotopic chronology, fossil arthropods, fossil molluscs, fossil vertebrates, fossil plants, pollen and spores, and fossil fungi, of the Daohugou biota. Based on the authors' huge collection of tens of thousands of Daohugou fossils, important achievements in the recent decade were systematically expounded.

作者名单

1	概述	黃迪颖
Chapter 1	Introduction	Huang Diying
2	燕辽生物群和燕山运动	黃迪颖
Chapter 2	Yanliao biota and Yanshan movement	Huang Diying
3	道虎沟化石层和道虎沟生物群	黃迪颖 蔡晨阳 徐 星 汪筱林 苏袆桐 廖煥宇 蒋佳倩 沙金庚
Chapter 3	Daohugou fossil beds and Daohugou biota	Huang Diying, Cai Chenyang, Xu Xing, Wang Xiaolin, Su Yitong, Liao Huanyu, Jiang Jiaqian, Sha Jingeng
4	同位素年代学	黃迪颖 吴 琼 苏袆桐 沙金庚
Chapter 4	Isotope chronology	Huang Diying, Wu Qiong, Su Yitong, Sha Jingeng
5	节肢动物化石	黃迪颖 蔡晨阳
Chapter 5	The arthropods	Huang Diying, Cai Chenyang
6	软体动物化石	泮燕红 黃迪颖
Chapter 6	The molluscans	Pan Yanhong, Huang Diying
7	脊椎动物化石	韩凤禄 王 原 Corwin Sullivan 王元青 秦子川 徐 星
Chapter 7	The vertebrates	Han Fenglu, Wang Yuan, Sullivan C., Wang Yuanqing, Qin Zichuan, Xu Xing
8	植物化石	董 重 杨小菊 周志炎
Chapter 8	The plants	Dong Chong, Yang Xiaoju, Zhou Zhiyan
9	孢粉化石	李建国 张前旗
Chapter 9	The Pollen and spores	Li Jianguo, Zhang Qianqi
10	真菌化石	孙春林 Thomas N. Taylor 那玉玲 李 涛 Michael Krings
Chapter 10	The Fungus	Sun Chunlin, Taylor T. N., Na Yuling, Li Tao, Krings M.

黃迪颖,沙金庚,周志炎: 中国科学院南京地质古生物研究所,现代古生物学和地层学国家重点实验室

蔡晨阳,泮燕红: 中国科学院南京地质古生物研究所,中国科学院资源地层学与古地理学重点实验室

董重,杨晓菊,李建国: 中国科学院南京地质古生物研究所

苏袆桐,廖煥宇,蒋佳倩,吴琼,张前旗: 中国科学院南京地质古生物研究所; 中国科学技术大学

徐星,汪筱林,王原, Sullivan C., 王元青: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,中国科学院脊椎动物演化与人类起源
重点实验室

韩凤禄,秦子川: 中国地质大学(武汉),地球科学学院

孙春林,那玉玲,李涛: 吉林大学古生物学与地层学研究中心,吉林大学东北亚生物演化与环境教育部重点实验室

Thomas N. Taylor: Department of Ecology and Evolutionary Biology, and Natural History Museum and Biodiversity

Research Institute, University of Kansas, Lawrence, KS 66045, USA

Michael Krings: Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Paläontologie und Geobiologie, Ludwig-Maximilians
Universität, and Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich 80333, Germany

序



《中国古生物研究丛书》由上海科学技术出版社编辑出版，今明两年内将陆续与读者见面。这套丛书有选择地登载中国古生物学家近20年来，根据中国得天独厚的化石材料做出的研究成果，不仅记录了一些震惊世界的发现，还涵盖了对一些古生物学和演化生物学关键问题的探讨和思考。出版社盛邀在某些领域里取得突出成绩的多位中青年学者，以多年工作积累和研究方向为主线，进行一次阶段性的学术总结。尽管部分内容在国际高端学术刊物上发表过，但在整理和综合的基础上，首次全面、系统地编撰成中文学术丛书，旨在积累专门知识、方便学习研讨。这对中国学者和能阅读中文的外国读者而言，不失为一套难得的、专业性较强的古生物学研究丛书。

化石是镌刻在石头上的史前生命。形态各异、栩栩如生的化石告诉我们许多隐含无数地质和生命演化的奥秘。中国不愧为世界上研究古生物的最佳地域之一，因为这片广袤土地拥有重要而丰富的化石材料。它们揭示史前中国曾由很多板块、地体和岛屿组成；这些大大小小的块体原先分散在不同气候带的各个海域，经历很长时期的分隔，才逐渐拼合成现在的地理位置；这些块体表面，无论是海洋还是陆地，都滋养了各时代不同的生物群。结合其生成的地质年代和环境背景，可以揭示一幕幕悲（生物大灭绝）喜（生物大辐射）交加、波澜壮阔的生命过程。自元古代以来，大批化石群在中国被发现和采集，尤其是距今5.2亿年的澄江动物群和1.2亿年的热河生物群最为醒目。中国的古生物学家之所以能做出令世人赞叹的成果，首先就是得益于这些弥足珍贵的化石材料。

其次，这些成果的取得也得益于中国古生物研究的悠久历史和浓厚学术氛围。著名地质学家李四光、黄汲清先生等，早年都是古生物学家出身，后来成为地质学界领衔人物。正是中国的化石材

料，造就了以他们为代表的一大批优秀古生物学家群体。这个群体中许多前辈的野外工作能力强、室内研究水平高，在严密、严格、严谨的学风中沁润成优良的学术氛围，并代代相传，在科学界赢得了良好声誉。现今中青年古生物学家继承老一辈的好学风，视野更宽，有些已成长为国际权威学者；他们为寻找掩埋在地下的化石，奉献了青春。我们知道，在社会大转型的过程中，有来自方方面面的诱惑。但凭借着对古生物学的热爱和兴趣，他们不在乎生活有多奢华、条件有多优越，而在乎能否找到更好、更多的化石，能否更深入、精准地研究化石。他们在工作中充满激情，愿意为此奉献一生。我们深为中国能拥有这一群体感到骄傲和自豪。

同时，中国古生物学还得益于改革开放带来的大好时光。我们很幸运地得到了国家（如科技部、中国科学院、自然科学基金委、教育部等）的大力支持和资助，这不仅使科研条件和仪器设备有了全新的提高，也使中国学者凭借智慧和勤奋，在更便利和频繁的国际合作交流中创造出优秀的成果。

将要与读者见面的这套丛书，全彩印刷、装帧精美、图文并茂，其中不乏化石及其复原的精美图片。这套丛书以从事古生物学及相关研究和学习的本科生、研究生为主要对象。读者可以从作者团队多年工作积累中，阅读到由系列成果作为铺垫的多种学术思路，了解到国内外相关专业的研究近况，寻找到与生命演化相关的概念、理论和假说。凡此种种，不仅对有志于古生物研究的年轻学子，对于已经入门的古生物学者也不无裨益。

戎嘉余 周忠和
《中国古生物研究丛书》主编

2015年11月

前言



中国中生代陆相特异埋藏生物群中有两颗璀璨的明珠——中晚侏罗世燕辽生物群和早白垩世热河生物群，而道虎沟地区古生物化石的发现与研究则是燕辽生物群最精彩的部分。至今，道虎沟生物群是燕辽生物群中了解得最深入的一个地方性生物组合，它以昆虫化石为代表，其中保存的脊椎动物、植物化石，或无脊椎动物化石令人叹为观止。

内蒙古宁城道虎沟地区的化石发现和研究至今已有20余年，其间重要的研究突破不断震惊国际古生物学界，但相关的科学争论从第一篇论文起就从未停止过。科研工作者对一些关键问题至今仍各执其词，但可喜的是，随着研究程度不断加深，研究范围不断扩大，各方的分歧日渐缩小并趋一致。

本书邀请国内外各领域研究道虎沟生物群的二十多位专家学者，首次将道虎沟生物群的研究历史、地质背景、化石产地、同位素年代学和各门类古生物化石进行系统梳理和展示。特别在化石门类方面，尽可能地收集道虎沟生物群的全部门类及已发表的重要化石，包括节肢动物（昆虫、蛛形类、甲壳类）、软体动物（双壳类）、脊椎动物（蝶螈、蜥蜴、恐龙、翼龙、哺乳动物）、植物（藻类、苔藓、蕨类、裸子植物）、孢粉、真菌。化石材料皆出自宁城盆地道虎沟化石层，包括道虎沟、热水汤、五化西沟、陈台子、姜杖子、朱家沟等化石点。化石标本主要收藏于中国科学院南京地质古生物研究所和中国科学院古脊椎动物和古人类研究所，还有一些重要的脊椎动物化石标本来自国内多家科研机构或博物馆。此外，本书还介绍了与道虎沟生物群同时代的周边地区特异埋藏化石库及燕辽生物群的晚期组合——以辽宁建昌髫髻山组沉积岩夹层所产化石为代表的玲珑塔生物群。给读者提供了一个全面了解燕辽生物群，特别是其早期组合——道虎沟生物群的科学范本。

本书不仅是对道虎沟生物群相关研究工作的总结，也有很多对化石层和生物群的新理解、新认识，可供地质学和地层古生物学等领域的研究人员和相关学生、古生物学爱好者在科研和学习中参考。

笔者在两年多的撰稿过程中离不开多位前辈及同行的指导和帮助，如中国科学院南京地质古生物研究所戎嘉余、沙金庚、沈树忠、周志炎、沈炎彬、曹美珍、潘华璋、王鑫、袁训来、孙晓燕等；特别感谢两位古昆虫学前辈中国科学院南京古生物研究所林启彬和北京自然博物馆洪友崇多年来的关怀；在锆石定年方面，感谢中国科学院地质与地球物理研究所李献华研究团队和中国地质大学（武汉）胡兆初实验室，以及中国科学院广州地球化学研究所孙卫东的帮助，特别感谢南京大学汪相的指导；中国地质科学院地质研究所季强，中国地质博物馆卢立武、张志军，北京化石收藏家王向东提供了珍贵的化石图片；感谢中国地质大学（北京）刘少峰、中国科学院地质与地球物理研究所孟庆任、中国地质科学院地质研究所柳永清、北京大学高克勤、香港大学张素菁，以及中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的多位同仁，如张弥曼、张福成、徐光辉、毕顺东、金帆、朱敏、张江永等，特别是周忠和的指导；此外，美国哥伦比亚大学P. Olsen，美国芝加哥大学罗哲西等给予很多帮助；国内外诸多专家学者，如中国科学院动物研究所刘晔等提供了精美的现代昆虫照片，南京大学姜宝玉等提供野外照片；孙捷为本书绘制了大量复原图和插图；中国科学院南京地质古生物研究所多位技术支撑管理人员为本书提供技术支持，如吕苗、王春朝、冯立梅、朱荣京、张薇薇、张允白、王志勤、袁

道俊、徐宾等；感谢内蒙古宁城县国土资源局、辽宁凌源市国土资源局、辽宁建平县国土资源局棺材山化石保护站、沈阳地质矿产所张立君、辽宁省化石管理处张立军、国家化石办公室专家委员会王丽霞等的野外协助；感谢中国科学院南京地质古生物研究所张华、程金辉、袁文伟，以及董发兵、吴灏、刘宇明、付衍哲等给予野外帮助。感谢中国科学院(XDB18000000)、国家科技部(2016YFC0600406, 2012CB821903)、国家自然科学基金委员会(41688103, 91514302, 41222013, 40672013)对本书相关研究工作的资助。

本书为国际地球科学计划IGCP 632项目的研究成果。汪筱林感谢国家自然科学基金委员会(41572020, 40825005)，国家科技部(2012CB821900)和中国科学院百人计划项目的资助。沙金庚感谢国家科技部(2012CB82321906)和国家自然科学基金委员会(91114201)的资助。泮燕红感谢国家自然科学基金委员会(41472009)的资助。第7章作者感谢北京自然博物馆孟庆金、美国自然历史博物馆孟津、美国芝加哥大学罗哲西、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所程心、中国地质科学院地质研究所季强提供珍贵照片；感谢中国地质科学院地质研究所吕君昌、北京大学高克勤、沈阳师范大学胡东宇、周长付为研究标本提供便利；感谢中国地质大学（武汉）崔心东、武瑞、刘宇明、刘璠、王冰希对相关文献的整理工作；感谢国家自然科学基金委员会(41120124002, 41502011)，中国科学院(XDB18030500)的资助。第8章作者感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所汪筱林；感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本馆郑芳及其同事的帮助，中国科学院南京地质古生物研究所王永栋对部分标本鉴定给予意见和建议，王鑫、郑少林提供珍贵化石照片；感谢国家自然科学基金委员会(41472011, 41272010)、现代古生物学与地层学国家重点实验室(20162104)、国家科技部(2012CB822003)以及中国科学院创新交叉合作团队项目的资助。第10章作者感谢美国科学院院士、印第安纳大学David L. Dilcher提出宝贵意见；感谢国家自然科学基金委员会(41172009)，中国地质调查局(1212011120149)，国家教育部、国家外专局“111”引智项目，吉林大学基本科研业务费(2015)和美国自然科学基金(EAR-0542170)的资助。本书不同章节的作者紧密合作、互相协助，为他人提供了无私的帮助。

本书所涉化石标本保存在以下科研机构或博物馆：中国科学院南京地质古生物研究所(NIGP)，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所(IVPP)，中国地质科学院地质研究所(CAGSIG)，北京自然历史博物馆(BMNH)，沈阳师范大学古生物博物馆(PMOL)，山东天宇自然博物馆(STM)，中国地质博物馆(GMV)，北京大学地球与空间科学学院史前生命与环境科学研究所(PKUP)，锦州古生物博物馆(JZMP)，吉林大学古生物学与地层学研究中心(BGB)。

本书也献给三位尊敬的前辈——美国科学院院士、堪萨斯大学Thomas N. Taylor教授，前国际地科联主席、地矿部副部长张宏仁教授和中国地质科学院王思恩教授。Taylor是中国古生物学界的老朋友，在植物化石和真菌化石等领域贡献卓著，也是本书作者之一；张宏仁曾在燕山运动研究中做出了重要贡献，并给予笔者诸多启示；王思恩在燕辽地区中生代叶肢介化石研究中做出了重要贡献。三位前辈均于2016年不幸辞世。

黄迪颖



打开一扇神秘的窗，倾听远古的对话

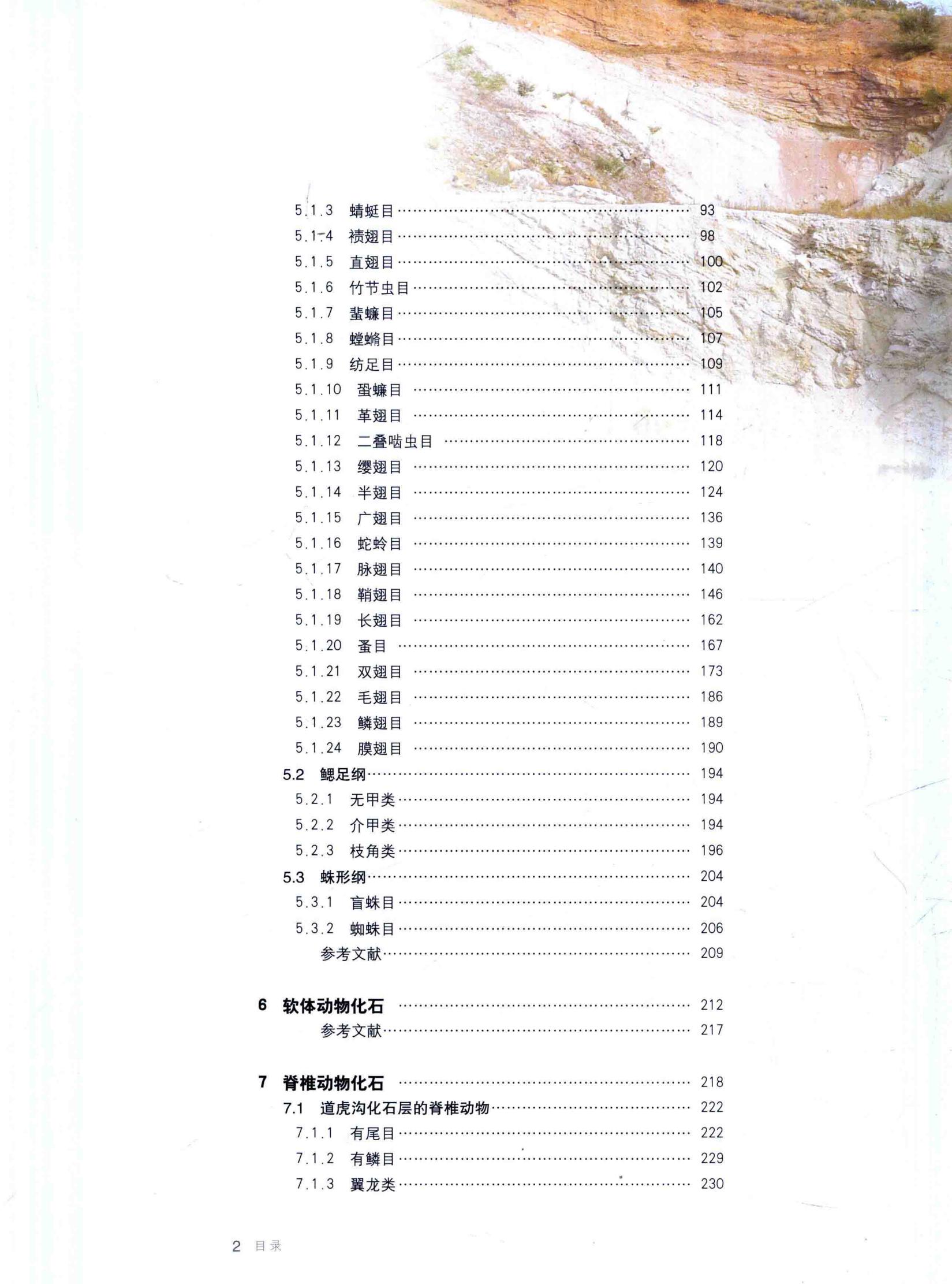
目 录



序

前言

1 概述	1
参考文献	8
2 燕辽生物群和燕山运动	9
2.1 燕山运动	10
2.1.1 叶良辅与《北京西山地质志》	10
2.1.2 翁文灏与燕山运动	10
2.1.3 燕山运动的早期认识	12
2.2 道虎沟化石层的底和顶	12
2.3 道虎沟化石层对燕山运动的启示	29
2.4 燕山运动与燕辽生物群	33
2.5 燕辽生物群的时空展布	34
参考文献	35
3 道虎沟化石层和道虎沟生物群	37
3.1 道虎沟化石层	37
3.2 道虎沟生物群	43
3.3 道虎沟古生物化石主要产地	49
3.3.1 道虎沟	49
3.3.2 五化西沟	49
3.3.3 朱家沟	49
3.3.4 陈台子	49
3.3.5 姜杖子	49
3.3.6 热水汤	49
3.3.7 河北青龙县南石门化石点	60
3.4 玲珑塔生物群	60
3.5 从燕辽生物群到热河生物群	67
参考文献	69
4 同位素年代学	71
参考文献	83
5 节肢动物化石	84
5.1 昆虫纲	86
5.1.1 石蛃目	88
5.1.2 蚼䗛目	89



5.1.3	蜻蜓目	93
5.1.4	𫌀翅目	98
5.1.5	直翅目	100
5.1.6	竹节虫目	102
5.1.7	蜚蠊目	105
5.1.8	螳䗛目	107
5.1.9	纺足目	109
5.1.10	蛩蠊目	111
5.1.11	革翅目	114
5.1.12	二叠啮虫目	118
5.1.13	缨翅目	120
5.1.14	半翅目	124
5.1.15	广翅目	136
5.1.16	蛇蛉目	139
5.1.17	脉翅目	140
5.1.18	鞘翅目	146
5.1.19	长翅目	162
5.1.20	蚤目	167
5.1.21	双翅目	173
5.1.22	毛翅目	186
5.1.23	鱗翅目	189
5.1.24	膜翅目	190
5.2	鳃足纲	194
5.2.1	无甲类	194
5.2.2	介甲类	194
5.2.3	枝角类	196
5.3	蛛形纲	204
5.3.1	盲蛛目	204
5.3.2	蜘蛛目	206
	参考文献	209
6	软体动物化石	212
	参考文献	217
7	脊椎动物化石	218
7.1	道虎沟化石层的脊椎动物	222
7.1.1	有尾目	222
7.1.2	有鳞目	229
7.1.3	翼龙类	230



7.1.4 恐龙类	234
7.1.5 哺乳形类	237
7.2 海房沟组其他地区的脊椎动物化石	246
7.2.1 硬骨鱼类	246
7.2.2 爬行动物	246
7.2.3 哺乳形类	247
7.3 河北青龙县南石门村转山子的脊椎动物化石	248
7.3.1 恐龙类	248
7.3.2 哺乳形类	250
参考文献	250
8 植物化石	252
8.1 藻类	253
8.2 苔藓类	255
8.3 蕨类	260
8.3.1 石松类	261
8.3.2 有节类	261
8.3.3 真蕨类	261
8.4 开通类	265
8.5 本内苏铁类	268
8.6 银杏类	276
8.7 茨康类	279
8.8 松柏类	282
8.9 分类位置不明植物	296
8.9.1 疑似被子植物	296
8.9.2 分类不明的球果类	300
8.9.3 分类不明的种子	300
8.10 木材化石	301
参考文献	302
9 孢粉化石	303
参考文献	308
10 真菌化石	309
参考文献	312
索 引	313
后 记	318

1 概述

20年前,经过我国古生物学家的不懈努力,辽西早白垩世热河生物群的研究开始取得一系列重要突破,逐渐揭示了鸟类起源与早期演化、多样化的带羽毛恐龙和翼龙、早期哺乳动物的分化、被子植物起源等重要科学问题,使热河生物群成为探索中生代晚期陆相生态系统的绝佳窗口。

20年前,内蒙古自治区东南部赤峰市宁城县山头乡道虎沟村——一个位于内蒙古、辽宁、河北三省区交界处的小村庄,还默默无闻深埋在山谷里,与周围的十村八寨没什么不同。这片土地已经无法见证往昔的辉煌:1 000年前,宁城是大辽国的中京;5 000年前,这里曾活跃着红山文化时期的先民,若在道虎沟捡到石斧、石箭镞、石纺轮,或是粗糙的红陶片,那绝非偶然(图1-1)。这个群山环抱的小山村,已寂寥了千年。

山谷中的道虎沟村由南向北分为三个自然村:下营子、东沟、北沟(图1-2,1-3)。在20世纪70年代末,河北省平泉县榆树林子文化站的翟顺就曾与道虎沟村民提起此地有化石,但未引起人们注意。到90年代中期,辽西的化石已被热炒,化石成为一种商品渐渐被人熟知。1994年道虎沟北沟和凌源的村民开始在大道沟三三两两地试探性挖掘化石。1995年大旱,大量村民开始在小白山(图1-4)规模性地挖掘化石,以补贴家用。这些精美的标本在化石市场上掠起一波涟漪,越传越广,受到各方关注。至20世纪末21世纪初,不同的研究团队开始对道虎沟村及周边地区的地层古生物进行系统考察。

2000年中国科学院古脊椎动物与古人类研究所汪筱林(图1-5)等在《古脊椎动物学报》上发表了关于道虎沟化石地点的第一篇论文,提出了“道虎沟化石层”的名称,并将其归入下白垩统义县组(汪筱林等,2000)。同期论文中,王原描述了道虎沟化石层的第一种生物:奇异热河螈(*Jeholotriton paradoxus*) (王原,2000)(图1-6)。这个发现揭开了一个极其重要的中生代特异埋藏化石宝库研究的序幕。

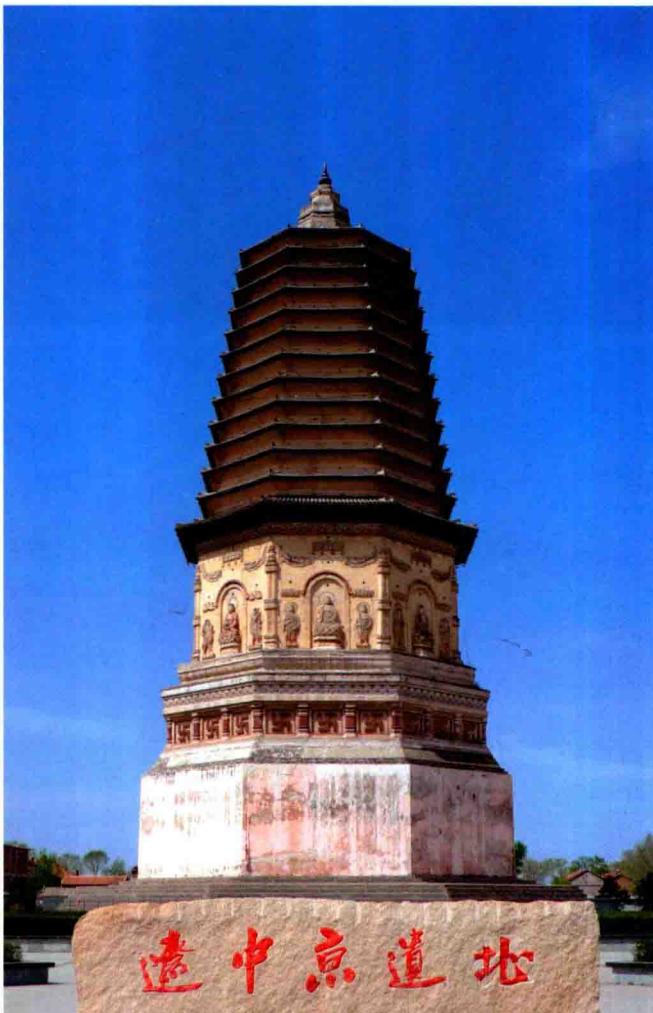


图1-1 辽中京遗址——大明塔和在道虎沟发现的红山石器



图1-2 道虎沟村的三个自然村：下营子、东沟、北沟 每个自然村附近都发育了绝佳的化石产地，道虎沟化石层最精美的化石恰恰就在三个村庄周边。