

JEHOL BIOTA

热河生物群

主 编：张弥曼

副主编：陈丕基 王元青 王 原



上海科学技术出版社

书名题词：
中国科学院院长
路甬祥院士

热河生物群

主 编：张弥曼
副主编：陈丕基
王元青
王 原

上海科学技术出版社

内容提要

旧称“热河”的我国辽西、冀北等地区的中生代地层以盛产数量丰富、保存精美、种类独特的化石类群——热河生物群而闻名于世。其中古鸟类、带羽毛的恐龙、原始兽类、滑体两栖动物以及被子植物等珍贵化石的发现，一次次震惊了世界古生物学界。本书介绍了热河生物群的研究简史，汇集了地层与时代、古无脊椎动物、古脊椎动物和古植物学等各领域最新的研究进展和成果，首次以图文并茂的形式将热河生物群展现在读者面前。

本书可供古生物学、进化生物学、地质学工作者，大专院校师生，以及对化石和生命演化感兴趣的人士参考、鉴赏。

图书在版编目(CIP)数据

热河生物群 / 张弥曼主编. — 上海:

上海科学技术出版社, 2001.11

ISBN 7-5323-6144-6

I. 热... II. ... III. 生物群 - 古生物学

- 东北地区 - 古生化 IV. Q911.64

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2001) 第 066659 号

地图批准号: (2001) 544 号

责任编辑 叶 剑 濮紫兰

装帧设计 戚永昌

上海科学技术出版社出版发行

(上海瑞金二路 450 号 邮政编码 200020)

深圳中华商务联合印刷有限公司印刷

新华书店上海发行所经销

2001 年 11 月第 1 版 2001 年 11 月第 1 次印刷

开本 889 × 1194 1/16

印张 10 插页 4 字数 200 千

印数 1-2 000

定价: 200.00 元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题,
请向本社出版科联系调换

作者名单

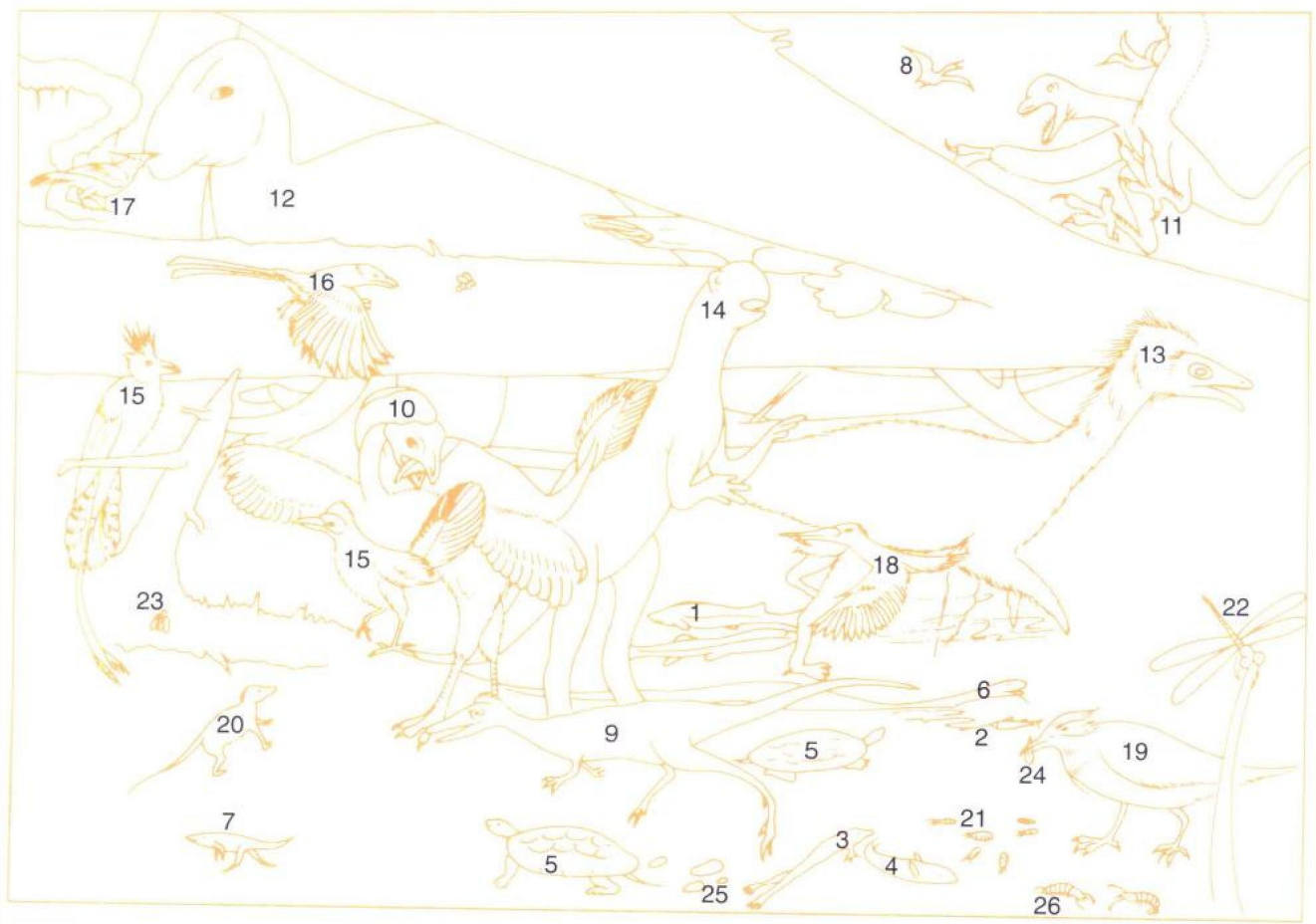
- 王元青 研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 王启飞 副研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 王 原 副研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 卢辉楠 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 刘 俊 助理研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 朱祥根 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 吴舜卿 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 张江永 研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 张弥曼 研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
中国科学院院士
- 张俊峰 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 张海春 副研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 张福成 副研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 李传夔 研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 杨景林 博士研究生，中国科学院南京地质古生物研究所
- 汪筱林 副研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 沈炎彬 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 陈丕基 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 陈金华 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 周忠和 研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 侯连海 研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 胡耀明 副研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 徐 星 副研究员，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
- 曹美珍 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 潘华璋 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所
- 黎文本 研究员，中国科学院南京地质古生物研究所



热河生物群综合复原图 (杨恩生绘)



杨恩全 2001 热河生物群



鱼 类

- 1. 鲟形鱼类 潘氏北票鲟 *Peipiaosteus pani*
- 2. 骨舌鱼类 室井氏狼鳍鱼 *Lycoptera muroii*

两栖类

- 3. 蛙 类 三燕丽蟾 *Callobatrachus sanyanensis*
- 4. 蝾螈类 奇异热河螈 *Jeholotriton paradoxus*

爬行类

- 5. 龟 类 辽西满洲龟 *Manchurochelys liaoxiensis*
- 6. 离龙类 凌源潜龙 *Hyphalosaurus lingyuanensis*
- 7. 蜥蜴类 细小矢部龙 *Yabeinosaurus tenuis*
- 8. 翼龙类 秀丽郝氏翼龙 *Haopterus gracilis*
- 9. 美颌龙类恐龙 原始中华龙鸟 *Sinosauropteryx prima*
- 10. 窃蛋龙类恐龙 董氏尾羽龙 *Caudipteryx dongi*
- 11. 驰龙类恐龙 千禧中国鸟龙 *Sinornithosaurus millenii*
- 12. 禽龙类恐龙 杨氏锦州龙 *Jinzhouosaurus yangi*
- 13. 镰刀龙类恐龙 意外北票龙 *Beipiaosaurus inexpectus*
- 14. 角龙类恐龙 梅勒营鹦鹉嘴龙 *Psittacosaurus meileyingensis*

鸟 类

- 15. 古鸟亚纲 圣贤孔子鸟 *Confuciusornis sanctus*

- 16. 反鸟亚纲 丰宁原羽鸟 *Protopteryx fengningensis*
- 17. 反鸟亚纲 燕都华夏鸟 *Cathayornis yandica*
- 18. 反鸟亚纲 朝阳长翼鸟 *Longipteryx chaoyangensis*
- 19. 今鸟亚纲 马氏燕鸟 *Yanornis martini*

哺乳类

- 20. 对齿兽类 五尖张和兽 *Zhangheotherium quinquecuspidens*

昆虫类

- 21. 蜉蝣目 三尾类蜉蝣 *Ephemeropsis trisetalis*
- 22. 蜻蜓目 黑山沟衍蜓 *Aeschnidium heishankowense*
- 23. 蛾 类

腹足类

- 24. 维其姆前贝加尔螺 *Probaicalia vitimensis*

双壳类

- 25. 凌源额尔古纳蚌 *Arguniella lingyuanensis*

虾 类

- 26. 奇异环足虾 *Cricoidoscelosus aethus*

序

在过去的十几年里，我国古生物学研究取得了一系列重要成果。中国学者对新化石的不断发现和研究，不仅极大地丰富了人类对不同地质历史时期的生物界总体面貌的认识，而且也进一步完善和发展了生物进化理论。我国古生物学工作者在为祖国赢得荣誉的同时，也为世界古生物学家共同铸造的古生物学王冠增添了光彩。热河生物群的研究成果，无疑是这项王冠上一颗璀璨的明珠。

热河生物群的研究已经历了一个多世纪的历史，一代又一代科学家对其进行了孜孜不倦的探索。近10年来，在国家科学技术部、国家自然科学基金委员会、中国科学院，以及辽宁省、河北省、内蒙古自治区各级政府和主管部门的大力支持和协助下，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和南京地质古生物研究所于原有工作的基础上，投入了大量人力、物力和财力，对这一独特的东亚中生代晚期的生物群进行了综合研究，所取得的成果多次轰动世界。辽宁西部重要的热河生物群化石产地，也因此成为各国古生物学工作者向往的圣地。

热河生物群研究先后得到了中国科学院资源与生态环境研究九五重大项目(KZ951-B1-410)、中国科学院创新工程重大项目(KZCX3-J-03)、国家自然科学基金重点项目(49832020)以及973国家重点基础研究发展规划项目(G2000077700)的资助，部分研究内容还得到了973国家重点基础研究发展规划项目(G1999043304)和一些国家自然科学基金面上项目的资助。在热

图1 1998年8月，国家科学技术部部长徐冠华院士（前排左八）与中国科学院院士杨遵仪（前排左六）、郝诒纯（前排左五）、刘东生（前排左七）、张弥曼（前排左九）、叶大年（前排左四）等，在当地领导和古脊椎动物与古人类研究所领导的陪同下，到辽西发掘现场视察时的合影。





图2 1999年5月，中国科学院副院长陈宜瑜院士（后排左九）等中科院领导，在张弥曼院士（后排左七）和古脊椎动物与古人类研究所邱铸鼎所长（后排右四）等人的陪同下，到辽宁北票的尖山沟化石点发掘现场视察指导工作，并与野外队全体成员合影留念。后排右二是台中自然科学博物馆程延年博士，后排左五是我国著名古鸟类学家侯连海研究员。

河生物群的研究过程中，社会各界给予了极大的关心和支持。国家科学技术部部长徐冠华院士、中国科学院副院长陈宜瑜院士，以及中国科学院院士杨遵仪、郝诒纯、刘东生、叶大年等，都曾亲临现场视察、指导工作（图1，2）。中国科学院院长路甬祥院士和国家自然科学基金委员会历届领导，对热河生物群的研究工作也极为关心和支持。这些都极大地鼓舞了全体研究人员的热情，并成为努力创造世界一流成果的动力。项目执行期间，一批优秀的青年科研人才也脱颖而出，成为热河生物群研究的新一代中坚力量。毋庸置疑，热河生物群研究将会有有一个更加灿烂的未来。

我们编撰此书的目的，是为了全面及时地向读者介绍热河生物群研究的最新成果，报答社会各界的关心和支持。本书作者全部是中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和南京地质古生物研究所直接参与研究工作的学者，其中导言由张弥曼院士撰写，其余各章节的撰稿人分别是：地层与时代，汪筱林；腹足类，潘华璋、朱祥根；双壳类，陈金华；叶肢介，陈丕基；介形类，曹美珍；虾类，沈炎彬；昆虫与蜘蛛，张俊峰、张海春；鱼类，张江永；两栖类，王原；龟和有鳞类，刘俊；离龙类，刘俊、汪筱林；翼龙，汪筱林；恐龙，徐星；鸟类，张福成、周忠和、侯连海；哺乳类，王元青、胡耀明、李传夔；轮藻，王启飞、卢辉楠、杨景林；高等植物，吴舜卿；孢子与花粉，黎文本。全书由张弥曼、王元青、王原、张江永和张福成统稿，所用图片除注明外，均由中国科学院古脊椎动物与古人类研究所辽西队拍摄或提供。

由于本书反映的是阶段性成果，书中难免有错误或不当之处，真诚地欢迎广大读者提出宝贵意见，以便我们改进。

编者

2001年5月27日于北京

热河生物群

一亿多年前生命的辉煌

The Jehol Biota:
Splendid lives
from more than
100 million years ago

目录

作者名单	
序	
<hr/>	
总论	1
导言	2
地层与时代	8
无脊椎动物	23
腹足类	24
双壳类	26
叶肢介	28
介形类	32
虾类	35
昆虫与蜘蛛	39
脊椎动物	45
鱼类	46
两栖类	54
龟	61
离龙类	64
有鳞类	68
翼龙	69
恐龙	71
鸟类	87
哺乳类	111
植物	115
轮藻	116
高等植物	118
孢子与花粉	128
<hr/>	
热河生物群化石分类清单	132
主要参考文献	145

总论

INTRODUCTION



导言

读者看到这本书的书名或许会问,为什么在我国辽宁省西部发现的动植物化石要称作热河生物群呢?

20世纪早期,辽西地区根据当时的行政区划属于热河省(图3)。所以,美国地质学家葛利普(A. W. Grabau, 图4)1923年在撰写《中国地质学》时,将当时热河省凌源县附近含化石的地层定名为“热河系(Jehol Series)”。1928年他又提出了“热河动物群(Jehol Fauna)”的名称,用来表示热河系地层中所含的动物化石。1962年,我国古生物学家顾知微(图5)将辽西含狼鳍鱼(*Lycoptera*)化石的岩系称为“热河群(Jehol Group)”,并将热河群中以东方叶肢介-三尾类蜉蝣-狼鳍鱼(*Eosestheria - Ephemeroptera - Lycoptera*)为代表的化石群(图6)称为“热河生物群(Jehol Biota)”。于是这个化石生物群被正式命名了。

在中国大陆正式采用汉语拼音以前,汉语名称英译多用韦氏音标(Wade-Giles romanization system),“热河”译作“Jehol”。根据现行国际地层命名法规,我们仍采用原有的热河群和热河生物群的英译名称:Jehol Group和Jehol Biota。如今,无论在目前通用的地图上或是在当地,都很难找到“热河”这个名称了,承德避暑山庄热河泉的一块石碑上的“热河”两字,可能是唯一有关热河省的文字遗迹(图7)。

大约距今1.3亿年前,现在中国北部、蒙古和西伯利亚的外贝



图4 美国地质学家葛利普(A. W. Grabau)。(北京大学孙元林教授提供照片)



图5 古生物学家顾知微。

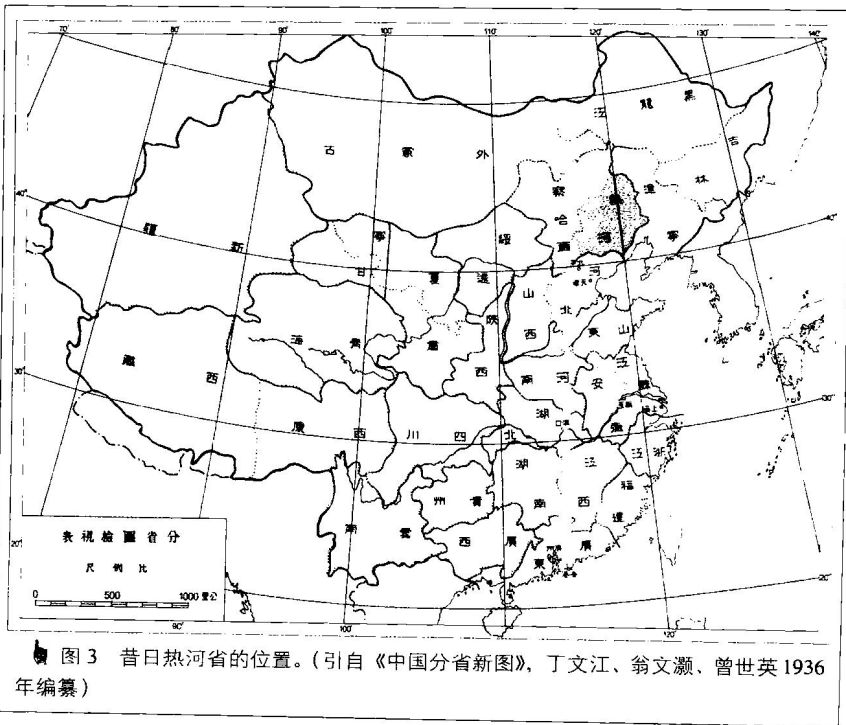


图3 昔日热河省的位置。(引自《中国分省新图》,丁文江、翁文灏、曾世英1936年编纂)

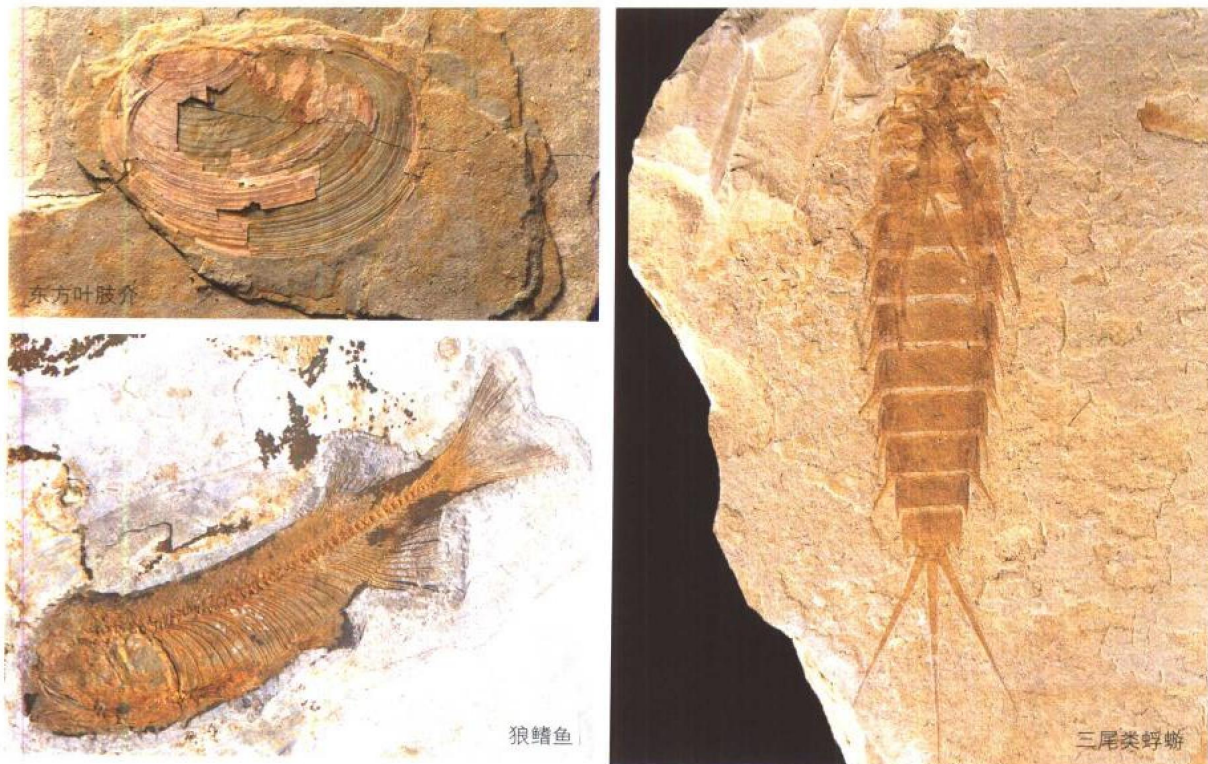


图6 东方叶肢介、三尾类蜉蝣和狼鳍鱼是热河生物群早期研究中的三个代表性成员。

加尔（Забайкалье）地区，包括朝鲜和日本的一部分（图8），是一方山清水秀的乐土，成群的鸟、兽、虫、鱼和茂盛的树木、花草，曾在此繁衍生息。这些动物和植物中的一小部分在地层中保存下来，成为我们今天看到的化石。特别引起世人瞩目的是近年来在辽宁西部朝阳和北票附近的发现。这里的化石保存得尤其精美，不仅是骨骼，甚至通常在化石中十分罕见的羽毛和其他皮肤衍生物、胃石和胃中的食物亦时有报道。可能由于频繁的火山活动，动植物周期性地被火山喷出物与河流、湖泊的沉积物覆盖，为化石的保存提供了优越的条件。

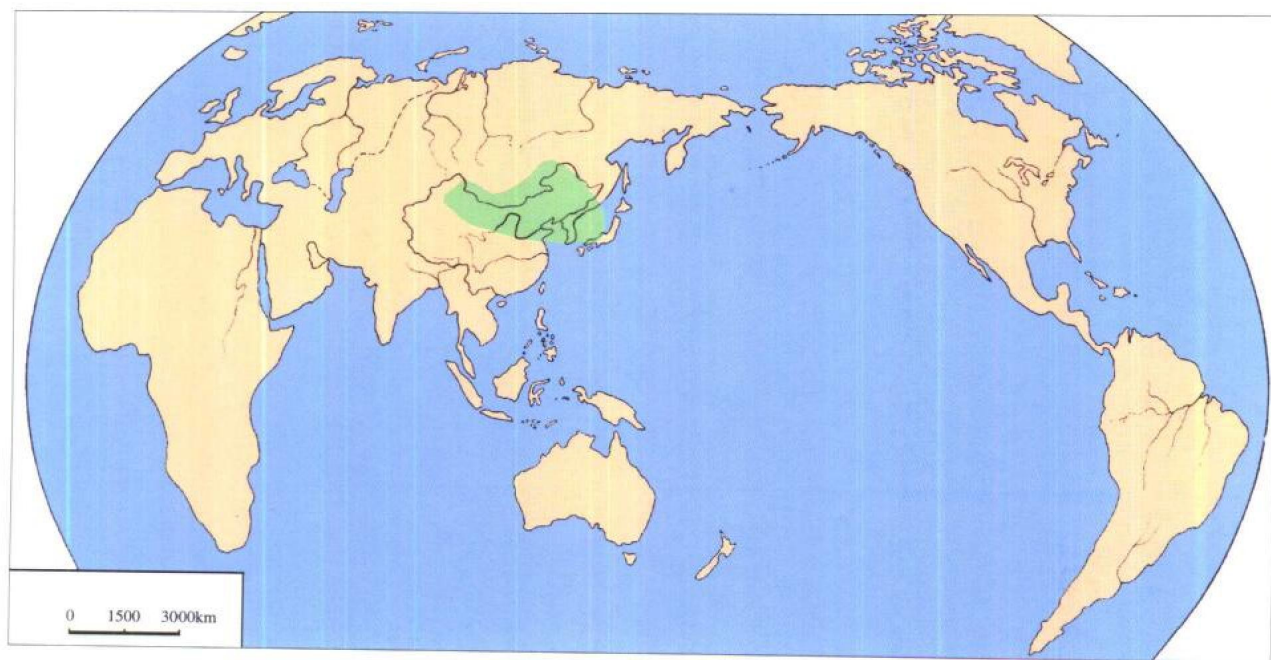


图7 承德避暑山庄热河泉。

热河生物群中发现并研究得最早的生物,是现今辽宁省西部凌源县大新房子附近的岩石中的一种小鱼。这种鱼类化石数量极多,通常在一尺见方的石板上就有几十条(见后文“鱼类”部分)。它们被一位名叫戴维(L'Abbé David)的法国神父采集,然后由法国的鱼类学家索瓦士(H. E. Sauvage)研究,于1880年定为鲮科*Prolebias*属的一个新种,以戴维的姓氏命名。直到1901年,才由英国著名的鱼类学家伍德华(A. S. Woodward)归入狼鳍鱼属,就是大家熟悉的戴氏狼鳍鱼(*Lycoptera davidi*)。到目前为止,这一地区已记述的植物化石计有60多种,无脊椎动物上千种,脊椎动物近70种。随着新的发现和研究,这个数目仍在迅速递增。

热河生物群之所以引起人们特别的兴趣,一方面是由于化石种类的极其丰富和超常的保存状况;另一个原因则是,其中许多种类,特别是近年来野外工作中的新发现,涉及到生物演化的一些重大问题。例如,羽毛过去从未在任何鸟类以外的动物身上发现过,而在辽西则发现了一系列身被羽毛或类似羽毛的皮肤衍生生物的恐龙,如中华龙鸟(*Sinosauropteryx*)、尾羽龙(*Caudipteryx*)、北票龙(*Beipiaosaurus*)、原始祖鸟(*Protarchaeopteryx*)、中国鸟龙(*Sinornithosaurus*)、小盗龙(*Microraptor*)等等。如果只看它们的骨骼,恐龙专家会毫不犹豫地说,它们是恐龙。但它们身上的羽毛和类似羽毛的结构,起初确使科学界震惊,同时也使人们找到一个显而易见的鸟类起源于恐龙的有力证据。其实,远在125年前就有人提出,鸟类的直接祖先是恐龙,而且一些大胆的科学家的预言,人们早晚会发现带羽毛的恐龙,但这种观点并未被人们广泛接受。直到1973年,耶鲁大学的奥斯特洛姆(J. Ostrom)在研究一种小型的肉食恐龙——恐爪龙(*Deinonychus*)时,发现

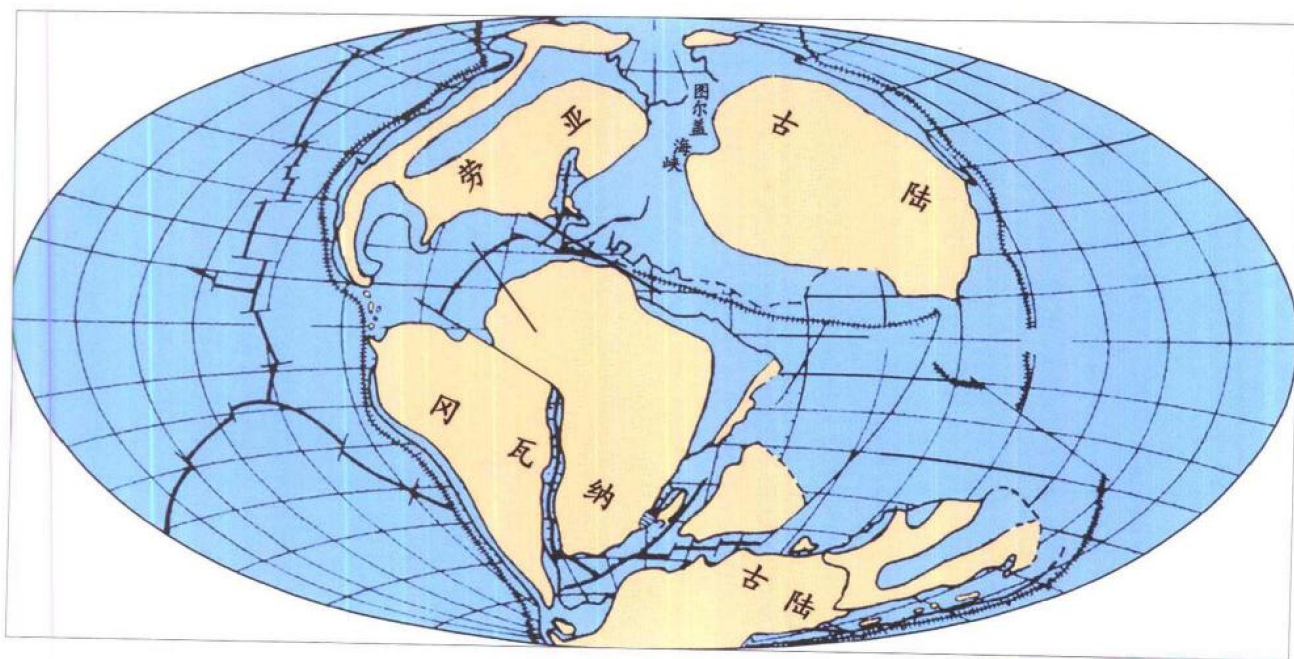
图8 热河生物群分布范围。



它的骨骼与始祖鸟 (*Archaeopteryx*) 惊人地相似, 于是提出小型的肉类恐龙可能是鸟类的祖先。尽管已有许多骨骼特征显示了恐龙和鸟类之间的亲密关系, 但对于普通人来说, 总不如看到恐龙身上长着羽毛更让人信服。然而, 并非所有的人都同意鸟类起源于恐龙的观点。虽然人数不多, 目前仍有一些研究者认为, 鸟类并非起源于恐龙, 而是由比恐龙更为原始的爬行动物槽齿类 (*thecodonts*) 演化而来, 后者是鸟类和恐龙的共同祖先。因此我们还不能说, 鸟类起源的问题已经得到最终的解决。此外, 不会飞的恐龙身上长着羽毛, 显然并非用来飞行, 而可能是用作保暖、伪装、吸引配偶或威吓敌人的。那么, 飞行又是怎样产生的呢? 究竟是原始的鸟类在地面疾走、奔跑而后振翅飞起, 还是从树上滑翔而下学会飞行的呢? 这些问题, 连同鸟类的起源, 都不是只要发现了新的化石便可于一朝一夕间解决的, 其中涉及许多深奥的问题, 需要研究者孜孜不倦地长期努力, 才能求得有比较多的证据支持的新假说。

再如, 辽西的植物化石, 特别是其中的被子植物, 也具有独特的意义。辽西被子植物化石的记载可追溯到上一世纪 30 年代, 当时日本学者矢部长克 (H. Yabe) 和远藤诚道 (S. Endo) 报道了水生的被子植物眼子菜 (*Potamogeton jeholensis*)。由于标本保存较差, 他们的工作没有引起足够的重视。后来, 三木茂 (S. Miki, 1964) 认为这种化石不是眼子菜, 而是毛茛属 (*Ranunculus*) 的成员。近年来曹正尧等人 (1997) 和段淑英 (1997) 分别报道了产自辽西的单子叶植物 (*monocotyledons*) 和具三心皮的被子植物生殖器官。曹等的辽西草 (*Liaoxia*) 后来被认为是裸子植物买麻藤目 (*Gnetales*) 的成员 (郭双兴、吴向午, 1999), 而段的朝阳序 (*Chaoyangia*) 也可能仍属于买麻藤目而不是被子植物。相似的化

图9 白垩纪初期 (距今 1.3 亿年前) 世界古地理图。



石都曾发现于蒙古早白垩世的地层中,由俄国古植物学家克拉西洛夫 (Krassilov, 1982) 归于不同属种之下。孙革和美国的第尔切 (D. L. Dilcher) 等人 1999 年研究的辽宁古果 (*Archaeofructus liaoningensis*), 可能是目前被承认的唯一的原始被子植物。不过, 它的年代可能并不像原先假定的那样早 (晚侏罗世), 而很可能与过去发现在欧洲、西伯利亚、北美洲西部的早期被子植物年代相当, 同属早白垩世。虽然植物化石发现很多, 但除个别种类外, 对于一些属种的名称甚至大类归属都还存在着分歧意见。现在我们有了更多保存较好的标本, 工作前景是很乐观的。

此外, 多种无脊椎动物和脊椎动物都涉及到演化、生物地理及环境方面的有趣问题。在热河生物群生活的时期, 欧亚大陆的东部是一个相对孤立的地区 (图9)。在现今的乌拉尔山以东, 有一个南北向的狭长的图尔盖海峡 (Turgai Strait), 将亚洲的大部分与欧洲分隔开来。亚洲和北美洲之间也有宽阔的海域相隔。上述孤立地区的北部与南部间, 又被古秦岭和大别山阻隔, 使得热河生物群具有相当浓厚的土著色彩, 不仅和世界其他地区的生物群很不相同, 与华南同时代的生物群也有明显的区别。例如前面提到的狼鳍鱼, 是世界上任何其他地区、其他时代地层中都没有发现过的鱼类。再如鲟形目化石北票鲟 (*Beipiaosteus*)、原白鲟 (*Protopsephurus*) 等, 以及弓鳍鱼目化石中华弓鳍鱼 (*Sinamia*), 在世界其他地区同时代的地层中也从无踪迹。只有到了晚白垩世, 西伯利亚和阿拉斯加之

图 10 白垩纪晚期 (距今 9400 万年前) 世界古地理图。

