

热河生物群脊椎动物的辐射及其环境背景

周忠和

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044. E-mail: zhou.zhonghe@pa.ivpp.ac.cn)

近年来, 热河生物群各门类的研究十分活跃. 特别是在鸟类与飞行的起源、早白垩世鸟类、恐龙、哺乳类、昆虫和被子植物的进化研究等方面, 已有若干重要成果问世^[1-5], 并引起国内外学术界及公众的广泛关注. 热河生物群的研究揭示了早白垩世许多重要生物门类进化辐射的型式和过程, 包括被子植物和鸟类演化历史上的第一次显著的辐射, 早期哺乳动物的分化, 以及白垩纪恐龙类群的早期辐射等. 由于相同的环境背景, 热河生物群脊椎动物的辐射具有许多共同的特点. 如出现了大量树栖生活或者植食性的种类, 表明它们的辐射和当时繁茂的植被环境紧密相关. 习性和食性的分化还成为热河生物群翼龙、恐龙、鸟类和哺乳类进化辐射的重要标志.

热河生物群翼龙的辐射主要发生在短尾的翼手龙类^[6-9]. 热河群的义县组和九佛堂组分别代表了翼手龙类两次辐射的过程, 翼龙的种类和组合都与晚侏罗世具有显著的区别. 这些翼龙全部具有树栖的生活习性, 同时又都具有很强的飞行能力. 除了少数食昆虫的种类外, 大多以淡水湖泊中的鱼类和其他水生动物为食. 推测这些翼龙可能主要生活在湖泊周围的森林环境.

热河生物群记载了恐龙演化历史上一次重要的辐射. 已经发表的恐龙的种类, 至少可以归入 14 个不同的科或更高的分类单元^[10,11], 其中的许多类群还是首次出现, 并在晚白垩世获得了更大的发展. 热河生物群的恐龙中, 植食性种类居多. 美颌龙科、驰龙科、伤齿龙科等类群可能以肉食为主, 而其他的种类则多为植食性的恐龙, 其中包括窃蛋龙类、似鸟龙类、鸢嘴龙类、甲龙类、新角龙类、禽龙类和鸟脚类等^[11-14]. 尤其值得提及的是, 属于窃蛋龙类的切齿龙在兽脚类恐龙中最先发育了特化的植食性牙齿^[14]. 另外值得一提的是, 热河生物群的恐龙虽然大多数以地面生活为主, 但小盗龙则代表了恐龙进化史上首次出现的树栖种类^[1,15], 这不仅显示了恐龙生活空间的扩展, 而且也是恐龙向鸟类演化过程中必经的过渡阶段之一. 无论就习性还是食性而言, 热河生物群恐龙的辐射都与植被的繁盛具有不可分割的关系.

热河生物群的鸟类则代表了鸟类进化历史上第一次大的辐射, 已经发表的种类至少包括 13 科 20 属 23 种. 而相比之下, 晚侏罗世的鸟类仅有始祖鸟 1 属 2 种. 早期鸟类的辐射可能和它们已经具备了很强的飞行能力、脚趾的对握和由此获得的树栖能力等具有密切的关系. 这些能力的获得对于鸟类拓展新的适应区域、增加食物资源都至关重要. 热河生物群的鸟类大多数都是树栖的种类. 除了一些基干鸟类(如热河鸟、孔子鸟等), 它们可归入两个主要的类群: 反鸟类和今鸟类. 前者生活的环境和比较原始的基干鸟类相似, 几乎全部属于树栖的类型^[16]. 而比较进步的今鸟类则属于滨岸生活的种类^[17], 因此它们生活的环境是鸟类从祖先生活的环境(森林)向外拓展的结果. 伴随鸟类适应空间的扩大, 还出现了食性的分化. 例如, 出现了特化的吃种子的鸟类(如热河鸟)^[2], 食鱼的鸟类(如燕鸟、长翼鸟等)^[17,18], 而种类和数量更多的反鸟类可能大多数还是食昆虫的种类.

热河生物群已发现的 8 种原始的哺乳动物化石, 全部出自义县组, 代表了几个不同的重要哺乳动物的门类(对齿兽类、三尖齿兽类、多瘤齿兽类、真兽类、后兽类等). 它们适应了不同的生态环境, 在运动方式和身体的大小(体重: 几十克到几千克)等适应特征上出现了显著的分异^[19]. 热河生物群的哺乳动物中, 热河兽、中国俊兽、张和兽类、戈壁兽类显示地栖的习性. 另一方面, 由于植物的繁盛, 攀援哺乳类也得以迅速发展. 例如, 始祖兽和中国袋兽均显示攀援的适应方式^[19]; 前者是已知最古老的真兽类哺乳动物^[20], 而后者则是最古老的后兽类, 因此热河生物群可能还是真兽类和后兽类的发源地^[19]. 显然, 这两个重要哺乳类群的起源都和攀援适应有关.

在早白垩世有两次十分显著的碳同位素正异常, 反应了当时二氧化碳浓度的增加以及所引起的相应的气候变化^[21]. 这两次碳同位素的异常都和火山活动的频繁发生密切相关. 二氧化碳的增加, 使得气温升高, 有利于光合作用的增强, 提高植物的生产力和多样性. 被子植物在早白垩世的早期开始出现, 辐射比较缓慢, 而到了早白垩世的晚期, 辐射进程加速^[22],

热河生物群已经出现一些比较进步的被子植物,如可以归入真双子叶植物的十字中华果^[23],这或许和这一时期二氧化碳浓度的增加所产生的温室效应具有一定的联系。

早白垩世强烈的海底扩张、火山活动、古地理隔绝和变迁、二氧化碳浓度的增加和大气温度的升高等,构成了这一时期生物辐射的基本环境特点。辽西地区早白垩世相对封闭、隔绝的淡水湖泊环境,决定了热河生物群主要门类辐射的基本型式。同期黑龙江东部浅水海湾广布,海湾气候可能还与邻区的热河生物群植被的繁盛具有一定的关系^[24]。

早白垩世东亚地区的古地理格局的变迁还为解释热河生物群进一步向外的辐射提供了一些线索。亚洲从中侏罗世开始便和劳亚大陆其余部分存在一定的地理隔绝。例如,东亚和西伯利亚之间是狭长的蒙古-鄂霍次克海;中亚和欧洲之间有图尔盖陆表海;而从三叠纪至早侏罗世一直连接东亚和劳亚大陆其他地区的蒙古-准格尔-塔里木陆桥出现分裂;亚洲和北美之间有古太平洋相隔;而在中国大陆内部的北部与南部还被祁连山-秦岭-大别山分离。东亚地区与外界的隔绝,导致热河生物群出现一些具有明显地方和土著色彩的生物。到了早白垩世的早期,蒙古-鄂霍次克海基本消失,图尔盖陆表海发生海退^[25,26]。需要指出的是,这样的地理隔绝也不是绝对的。即使在晚侏罗世,欧亚的生物交流依然存在。具有较强飞行和扩散能力的鸟类和翼龙,可能受到这一地理阻隔的影响程度就相对较小。例如,热河生物群早期的翼龙与欧洲晚侏罗世的翼龙组合就具有很密切的联系^[6,7]。同样具有很强飞行能力的昆虫,也能够在这两个地区找到十分相似的种类^[27]。因此推测,尽管存在地理的隔绝,这一时期可能还是有许多外来的生物从欧洲扩散到了东亚地区,特别是飞行的动物,如鸟类、翼龙和昆虫的一些种类。

值得提出的是,热河生物群后期的翼龙组合已经和巴西早白垩世晚期的翼龙组合非常接近,其中不少类群还具有全球分布的特点^[8,9]。此外,热河生物群的翼龙和巴西以及其他地区白垩纪地层发现的翼龙相比,一般都比较原始。事实上,热河生物群发现的许多恐龙、鸟类和哺乳类的化石都是相关类群最原始的代表。这些现象可能表明,伴随图尔盖海峡的消退等地理格局的变化,欧亚大陆连接在一起,到了早白垩世的晚期,热河生物群与外界的交流已经十

分广泛。除了具有较强扩散能力的鸟类、翼龙外,更多的生物类群(如恐龙、哺乳类等)得以向外辐射、扩散。一些亚洲起源的生物类群(如恐龙和翼龙的一些类群、反鸟类、真兽类和后兽类等)从此开始全球性的地理扩散和辐射,并导致这些种类的全球性分布^[10,19,28]。与此同时,反向的扩散和交流可能也一样存在。

综上所述,鸟类、恐龙、翼龙和哺乳类在早白垩世的进化辐射和当时繁茂的植被环境密切相关。并由对森林或丛林环境的适应产生许多树栖或植食性种类。树栖适应是早期鸟类的主要生活方式,进步的鸟类成功地将适应空间扩展到森林之外的环境(如滨岸)。树栖恐龙的出现对于恐龙的辐射以及鸟类及其飞行的起源都至关重要。而适应攀援生活的早期哺乳动物则在真兽类和后兽类的起源中同样扮演了重要的角色。早白垩世晚期热河生物群与外界的隔绝消失,从而为热河生物群进一步的扩散和辐射以及与其他生物群的交流提供了条件。

致谢 感谢张弥曼院士、苗德岁博士提供宝贵意见。本工作受国家重点基础研究发展规划项目(TG2000077700)和国家自然科学基金委创新群体基金(批准号:40121202)资助。

参 考 文 献

- 1 Xu X, Zhou Z, Wang X, et al. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 2003, 421: 335~340[DOI]
- 2 Zhou Z, Zhang F. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 2002, 418: 405~409
- 3 Wang Y, Hu Y, Meng J, et al. An ossified Meckel's cartilage in two Cretaceous mammals and origin of the mammalian middle ear. *Science*, 2001, 294: 357~361[DOI]
- 4 Ren D. Flower-Associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 1998, 280: 85~88[DOI]
- 5 Sun G, Dilcher D L, Zheng S, et al. Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, 296: 899~904[DOI]
- 6 汪筱林, 吕君昌. 辽宁西部义县组翼手龙科化石的发现. *科学通报*, 2001, 46(3): 230~235[摘要][PDF]
- 7 汪筱林, 周忠和, 张福成, 等. 热河生物群发现带毛的翼龙化石. *科学通报*, 2002, 47(1): 54~58[摘要][PDF]
- 8 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. *科学通报*, 2002, 47(20): 1521~1527[摘要][PDF]
- 9 汪筱林, 周忠和. 辽西早白垩世九佛堂组两种新的翼手龙类化石. *古脊椎动物学报*, 2003, 41(1): 34~41
- 10 Chang M, Chen P, Wang Y, et al, eds. *The Jehol Biota, the Emergence of Feathered Dinosaurs, Beaked Birds and Flowering Plants*. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2003
- 11 Ji Q, Norell M A, Makovicky P J, et al. An early ostrich dinosaur and implications for ornithomimosaur phylogeny. *Amer Mus Novit*, 2003, 3420: 1~19[DOI]

- 12 Xu X, Wang X, You H. A primitive ornithopod from the Early Cretaceous Yixian Formation of Liaoning. *Vert PalAsiat*, 2000, 38: 318~325
- 13 Xu X, Makovicky P J, Wang X, et al. A ceratopsian dinosaur from China and the early evolution of Ceratopsia. *Nature*, 2002, 416: 314~317[DOI]
- 14 Xu X, Cheng Y N, Wang X, et al. An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature*, 2002, 419: 291~293[DOI]
- 15 Xu X, Zhou Z, Wang X. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*. 2000, 408: 705~708[DOI]
- 16 Zhang F, Zhou Z. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science*, 2000, 290: 1955~1959[DOI]
- 17 周忠和, 张福成. 辽西早白垩世今鸟亚纲两新属与现生鸟类的起源. *科学通报*. 2001, 46(5): 371~377[摘要][PDF]
- 18 张福成, 周忠和, 侯连海, 等. 反鸟的新发现与早期鸟类的辐射. *科学通报*, 2000, 45(24): 2650~2657[摘要][PDF]
- 19 Luo Z, Ji Q, Wible J R, et al. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, 2003, 302: 1934~1940[DOI]
- 20 Ji Q, Luo Z, Yuan C, et al. The earliest known eutherian mammal. *Nature*, 2002, 416: 816~822[DOI]
- 21 Weissert H, Wissler L, Hennig S. Early Cretaceous CO₂ Pulses: Trigger of carbon cycle perturbations and of biocalcification crises. *Geophysical Research Abstracts of the European Geophysical Society*, 2003, 5: 03383
- 22 Wing S L, Boucher L D. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plants radiation. *Ann Rev Earth Planet Sci*, 1998, 26: 379~421[DOI]
- 23 Leng Q, Friis E M. *Sinocarpus decussatus* gen. et sp. nov., a new angiosperm with basally syncarpous fruits from the Yixian Formation of Northeast China. *Plant Syst Evol*, 2003, 241 (1-2): 77~88
- 24 Sha J, Cai H, He C, et al. Studies on the Early Cretaceous Longzhaogou and Jixi Groups of eastern Heilongjiang, northeast China, and their bearing on the age of supposedly Jurassic strata in eastern Asia. *J Asian Earth Sci*, 2002, 20: 141~150[DOI]
- 25 Enkin, R J, Yang Z, Chen Y, et al. Paleomagnetic constraints on the geodynamic history of the major blocks of China from the Permian to the Present. *J Geophys Res* 1992, 97(B10): 13953~13989
- 26 Upchurch P, Hunn C A, Norman D B. An analysis of dinosaurian biogeography: Evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proc R Soc Lond Ser B*, 2002, 269: 613~621[DOI]
- 27 张俊峰. 衍蜓(aeschnidiids)昆虫稚虫的发现. *科学通报*, 2000, 45(2): 192~199
- 28 Zhou Z, Barrett P M, Hilton J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, 2003, 421: 807~814[DOI]
- (2004-03-16 收稿, 2004-04-02 收修改稿)