

鲁东晚白垩世中-晚期恐龙多样性事件: 恐龙蛋化石提供的证据

赵资奎*, 张蜀康, 王强, 汪筱林

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, 北京 100044

* 联系人, E-mail: zk.zhao@gmail.com

2013-03-22 收稿, 2013-07-02 接受, 2014-01-08 网络版发表

国家自然科学基金(41172018, 41202003)、国家重点基础研究发展计划(2012CB821900)和中国科学院古生物与古人类学科基础研究特别支持费(9118)资助

摘要 山东省东部地区上白垩统王氏群恐龙蛋化石记录表明, 以长形蛋类为代表的恐龙种群从晚白垩世中期一直生存到晚期, 但是以网形蛋类和圆形蛋类为代表的恐龙种群在晚白垩世中期灭绝了, 以椭圆形蛋类为代表的新恐龙种群则在晚白垩世晚期出现. 计算这些类型蛋壳的水蒸气传导率, 发现圆形蛋类和网形蛋类的水蒸气传导率比长形蛋类和椭圆形蛋类的高 4~115 倍, 说明前者必须在更为潮湿环境中进行孵化. 根据蛋壳的 $\delta^{18}\text{O}$ 记录, 从晚白垩世中期到晚期, 气候的变化是由湿润变为较干燥的气候环境. 可以认为, 气候环境的变化是引起这一恐龙多样性事件的原因.

关键词

山东省东部
晚白垩世中-晚期
恐龙蛋壳
气体传导率
恐龙多样性事件

20 世纪 80 年代以来, 有关白垩纪发生的区域性和全球性生物事件的研究有了长足的进展. 从美洲、欧洲、非洲北部和印度等地的海相地层中获得的大量资料表明, 在白垩纪时期, 曾发生过 10 次海相生物事件^[1], 其中在晚白垩世发生的就有赛诺曼期-土伦期交界大灭绝事件、土伦期-康尼亚克期交界生物事件、康尼亚克期-三冬期交界生物事件、三冬期-坎潘期交界生物事件、马斯特里赫特中期生物事件、以及白垩纪-古近纪大灭绝事件等 6 次. 然而, 由于陆相白垩纪化石记录不完整, 除了来自北美西部内陆^[2~7]、欧洲地中海地区^[8,9]以及亚洲的印度西部^[10]和中国广东省南雄盆地^[11~14]的资料, 探讨白垩纪-古近纪交界恐龙灭绝事件外, 有关陆地上白垩纪发生的生物事件一直难以确定.

山东省东部莱阳至诸城一带, 上白垩统王氏群中的恐龙蛋化石非常丰富^[15~18]. 在晚白垩世中-晚期过渡期间, 这一恐龙蛋群组合的主要变化可能代表

重要的生态变化^[17,19,20].

在过去研究工作的基础上, 我们从 1992 年以来, 特别是在 2010~2012 年期间, 曾多次到莱阳、胶州和诸城等地对含恐龙蛋化石的上白垩统王氏群进行核查和采集标本, 并采用生物力学方法研究王氏群中各类恐龙蛋壳的水蒸气传导率, 探讨晚白垩世中-晚期发生的恐龙多样性事件及其原因.

1 地质背景及晚白垩世中-晚期的确定

山东省东部地区上白垩统王氏群是一套以红色砾岩、砂岩和粉砂质泥岩为主的陆相碎屑沉积, 直接覆盖在下白垩统青山群之上, 广泛出露于莱阳、胶州、诸城等地(图 1). 20 世纪 20 年代, 谭锡畴^[21]在莱阳县将军顶、金岗口一带进行调查研究, 并创建了“王氏系”. 20 世纪 50 年代, 首次在莱阳王氏系中、上部地层中发现了恐龙蛋化石^[22,23], 而且还发现了闻名于世的棘鼻青岛龙(*Tsintaosaurus spinorhinus*)等完

引用格式: 赵资奎, 张蜀康, 王强, 等. 鲁东晚白垩世中-晚期恐龙多样性事件: 恐龙蛋化石提供的证据. 科学通报, 2014, 59: 586-592

英文版见: Zhao Z K, Zhang S K, Wang Q, et al. Dinosaur diversity during the transition between the middle and late parts of the Late Cretaceous in eastern Shandong Province, China: Evidence from dinosaur eggshells. Chin Sci Bull, 2013, 58: 4663-4669, doi: 10.1007/s11434-013-6059-9

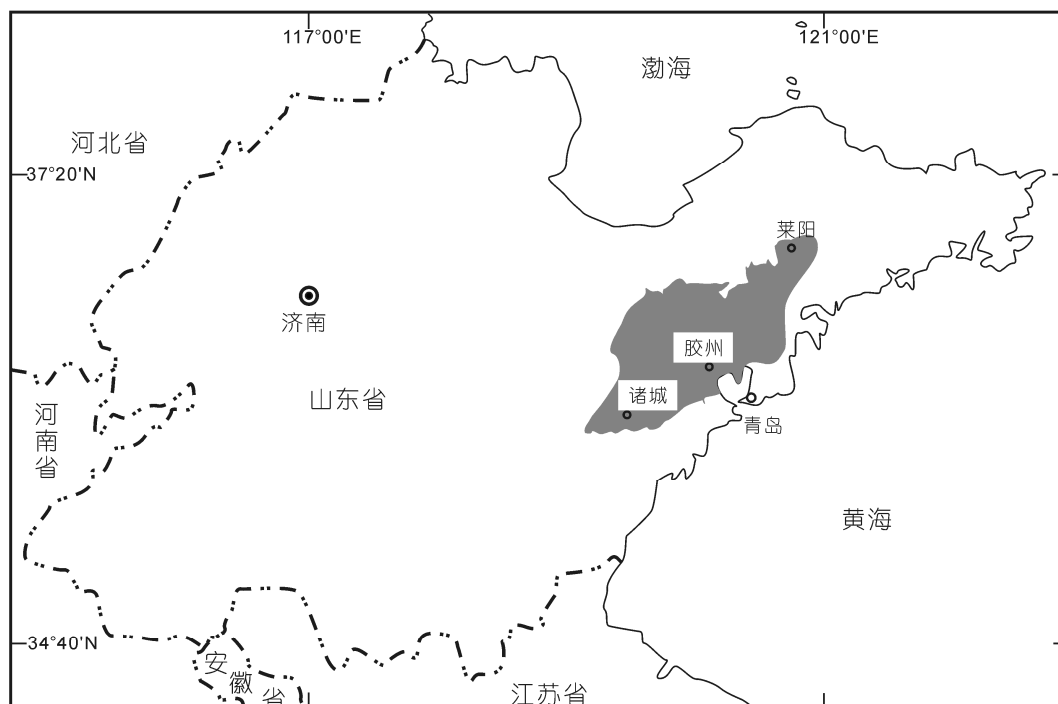


图1 山东省东部王氏群分布示意图

整的恐龙骨架^[24],从而引起有关方面的注意.许多单位先后对山东省东部地区的岩石地层和生物地层作了大量工作,又在诸城发现了巨型山东龙(*Shantungosaurus giganteus*)等恐龙化石^[25].1995年,程政武等人^[26]对前人建立的岩性段进行了修订,将莱阳地区出露的王氏群由下而上划分为辛格庄组、将军顶组和金刚口组.

王氏群含丰富的鸭嘴龙类化石,杨钟健^[24]认为王氏群将军顶组和金刚口组发现的鸭嘴龙类化石都是比较特殊或进步的,其时代应为晚白垩世.胡承志等人^[25]在讨论王氏群发现的以鸭嘴龙类为代表的恐龙动物群及其地层年代时,认为辛格庄组发现的以巨型山东龙为代表的恐龙动物群的地质年代为晚白垩世早期(相当于赛诺曼期-土仑期);将军顶组发现的以中国谭氏龙(*Tanios sinensis*)为代表的恐龙动物群,其地质年代为晚白垩世中期(相当于康尼亚克期-三冬期);金刚口组发现的以棘鼻青岛龙为代表的恐龙动物群为晚白垩世晚期(相当于坎潘期).最近,Wang 等人^[27]对比和讨论了我国几个主要含恐龙蛋化石沉积盆地的恐龙蛋类群组合序列及其对应的地层关系,也认为王氏群将军顶组和金刚口组的时代为晚白垩世中-晚期(相当于康尼亚克期-坎潘期).此

外,根据腹足类和介形类化石的组合特征,金刚口组也被认为是晚白垩世晚期^[28,29].

从现代地层学观点来看,划分地层界线应该基于两个要素:一是具有可以识别的地质事件,二是证明不同地点同一事件的同时性.山东省东部上白垩统王氏群将军顶组和金刚口组发现的恐龙蛋化石组合明显不同^[12],将军顶组以圆形蛋类为主,其上覆的金刚口组则以椭圆形蛋类为主;此外,上、下岩层中恐龙蛋蛋壳的氧同位素组成也明显不同^[20].因此,山东省东部地区晚白垩世中-晚期地层界线应位于将军顶组与金刚口组分界处.

2 晚白垩世中-晚期发生的恐龙多样性事件

山东省东部王氏群恐龙蛋化石群主要分布在莱阳、胶州和诸城一带的将军顶组和金刚口组中,其中以莱阳王氏群的恐龙蛋化石最为丰富.到目前为止,已发现完整或近于完整的恐龙蛋化石就有120余枚,以及大量的蛋壳碎片.对于这批材料的研究,已经记述和订正的类型^[18,19,30,31]共计有5蛋属,11蛋种,分属于长形蛋科(*Elongatoolithidae*)、圆形蛋科(*Spheroolithidae*)、椭圆形蛋科(*Ovaloolithidae*)和网形蛋科(*Dictyoolithidae*)等4个蛋科.其余地,特别是最近20

年来采集的标本, 根据初步整理和观察, 还发现可归于长形蛋类、椭圆形蛋类、棱柱形蛋类的新类型. 由于正式研究报告的发表尚需一段时间, 因此本文的讨论将不把它们包括在内, 以后再为补充.

(1) 晚白垩世中期将军顶组发现的恐龙蛋化石计有 4 蛋属、6 蛋种:

长形蛋科(*Elongatoolithidae*)

长形长形蛋(*Elongatoolithus elongatus*)

网形蛋科(*Dictyoolithidae*)

蒋氏原网形蛋(*Protodictyoolithus jiangi*)

圆形蛋科(*Spheroolithidae*)

圆形圆形蛋(*Spheroolithus spheroides*)

将军顶圆形蛋(*S. chiangchiungtingensis*)

厚皮圆形蛋(*S. megadermus*)

二连副圆形蛋(*Paraspheroolithus irenensis*).

(2) 晚白垩世晚期金刚口组发现的恐龙蛋化石计有 3 蛋属、7 蛋种:

长形蛋科(*Elongatoolithidae*)

长形长形蛋(*Elongatoolithus elongatus*)

圆形蛋科(*Spheroolithidae*)

二连副圆形蛋(*Paraspheroolithus irenensis*)

椭圆形蛋科(*Ovaloolithidae*)

金刚口椭圆形蛋(*Ovaloolithus chinkangkouensis*)

单纹椭圆形蛋(*O. monostriatus*)

三条纹椭圆形蛋(*O. tristriatus*)

混杂纹椭圆形蛋(*O. mixtistriatus*)

薄皮椭圆形蛋(*O. laminadermus*)

仔细观察上述这些蛋种的蛋壳组织结构(图 2), 就可以发现, 蒋氏原网形蛋、圆形圆形蛋和将军顶圆形蛋的最大特征是壳单元排列比较松散, 有一个很发达的气孔道系统. 它们只发现于晚白垩世中期的将军顶组, 在其上覆的金刚口组和迄今已知的中国其他地区的晚白垩世晚期的地层中从未见到^[11,19,32], 说明由这些蛋类所代表的恐龙种群在晚白垩世中期就灭绝了. 二连副圆形蛋的特征是壳单元排列相对地较为紧密, 气孔道的形状与圆形蛋类的比较相似, 但单位面积内的气孔数则比较少. 这类蛋也只延续到金刚口组底部就绝迹了. 长形蛋类和椭圆形蛋类蛋壳结构基本上和鸟类的相似, 壳单元排列紧密, 气孔密度很少(表 1). 长形蛋类的化石在将军顶组和金刚口组都有发现, 而椭圆形蛋类只见于金刚口组中. 根据现有的记录, 椭圆形蛋类的化石都是在晚白垩世晚期的地层中发现的^[11,19,32,33]. 这就充分表明到晚白垩世晚期又出现了由椭圆形蛋类为代表的新的恐龙种群.

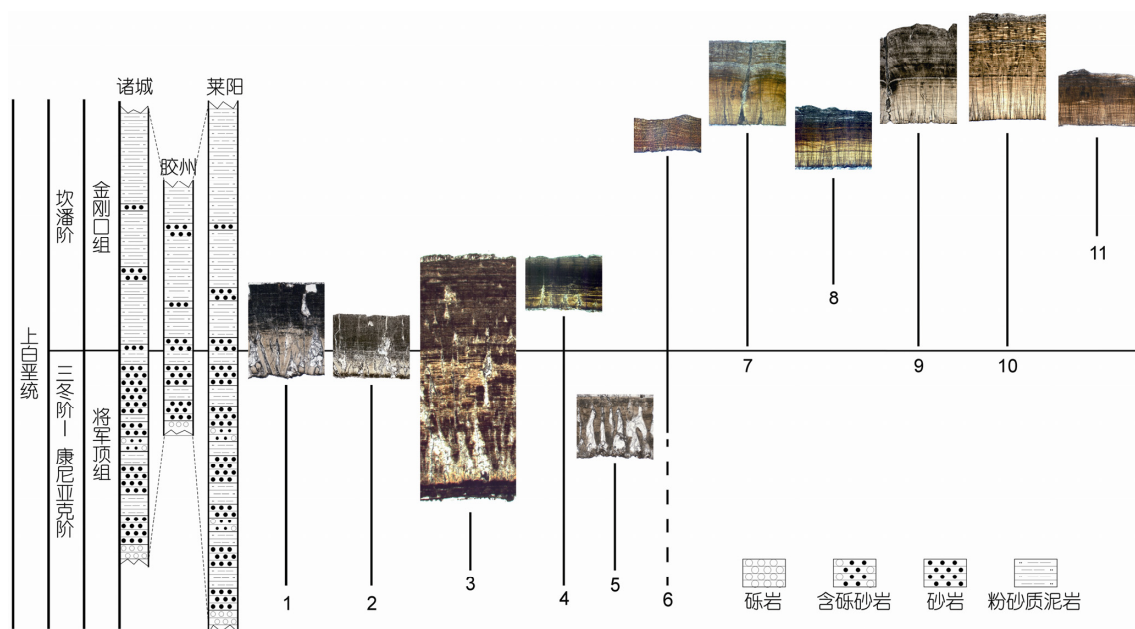


图 2 山东省东部恐龙蛋化石序列

1, 圆形圆形蛋; 2, 将军顶圆形蛋; 3, 厚片圆形蛋; 4, 二连副圆形蛋; 5, 蒋氏原网形蛋; 6, 长形长形蛋; 7, 金刚口椭圆形蛋; 8, 单纹椭圆形蛋; 9, 混杂纹椭圆形蛋; 10, 三条纹椭圆形蛋; 11, 薄皮椭圆形蛋

表 1 山东省东部晚白垩世中-晚期 6 个蛋种的宏观和微观形态结构的物理参数和水蒸气传导率

	长形长形蛋	金刚口椭圆形蛋	二连副圆形蛋	圆形圆形蛋 (V 730)	将军顶圆形蛋 (G5547)	蒋氏原网形蛋
长径(L , cm)	15.0	8.8	8.5	8.1	8.1	13.7
最大横径(B , cm)	5.6	6.7	7.0	7.1	7.7	12.3
体积(V , cm ³)	248.030	199.818	213.478	207.108	243.486	1045.157
表面积(S , cm ²)	215.16	167.89	174.10	169.46	187.46	497.75
重量(g)	268	216	230	224	263	1129
单一气孔面积(mm ²)	0.0024±0.0017 $n=27$	0.0112±0.0136 $n=38$	0.0216±0.0303 $n=207$	0.0180±0.026 $n=110$	0.0169±0.018 $n=56$	0.0037±0.0055 $n=537$
气孔密度(个 mm ⁻²)	0.831	0.780	1.470	3.113	2.524	45.740
总气孔数(个)	17880	13091	25596	52751	47308	2276706
总气孔面积(A_p , cm ²)	0.44	1.46	5.53	9.28	7.99	83.97
有效气孔道长度 (L , mm)	0.83	2.0	1.8	1.6	1.5	1.4
水蒸气传导率 (G_{H_2O} , mg d ⁻¹ mmHg ⁻¹)	126	176	741	1430	1283	14450
同等重量鸟蛋的水蒸气传导率 (G_{H_2O} , mg d ⁻¹ mmHg ⁻¹)	42	35	37	36	42	142
恐龙蛋与同重鸟蛋水蒸气传导 率之比	3	5	20	40	30	102

3 恐龙蛋壳水蒸气传导率及蛋窝中的微环境

恐龙蛋的孵化是恐龙繁衍后代, 保证物种延续的重要环节. 恐龙蛋在孵化时, 胚胎通过蛋壳上密布的气孔同外界进行气体交换, 不断散发新陈代谢的水分和 CO₂, 并吸收 O₂. 在整个孵化期间, 这些气体通过蛋壳气孔的流量同蛋壳的结构和蛋窝中的温度、湿度及 O₂ 和 CO₂ 含量密切相关. 从生理学角度看, 胚胎能够进行正常的新陈代谢, 最主要的是蛋壳的组织结构同孵化期周围环境相适应. Seymour^[34]认为, 根据恐龙蛋壳形态结构特征的各种参量来计算水蒸气传导率 G_{H_2O} [mg (d mmHg)⁻¹](1 mmHg=133.3 Pa, 下同), 可以为研究恐龙蛋孵化期间蛋窝微环境状况提供可靠依据.

为了进一步了解晚白垩世中-晚期发生的恐龙多样性事件的机理和原因, 我们研究了在王氏群发现的蛋化石保存完整的长形长形蛋(*Elongatoolithus elongatus*)、金刚口椭圆形蛋(*Ovaloolithus chinkangkouensis*)、二连副圆形蛋(*Paraspheroolithus irenensis*)、圆形圆形蛋(*Spheroolithus spheroides*)、将军顶圆形蛋(*Spheroolithus Chiangchiungtingensis*)和蒋氏原网形蛋(*Protodictyoolithus jiangi*)等 6 个蛋种的蛋壳对水蒸气的传导率.

在求出每个蛋种蛋壳的 G_{H_2O} 之前, 需要计算以

下几个有关恐龙蛋的宏观和微观结构的物理量:

(1) 蛋的体积(V)和表面积(S). 利用 Hoyt^[35]对鸟蛋进行统计所得的经验公式:

$$V = K_v \times L \times B^2, \quad (1)$$

其中 L 为蛋化石的长径(cm), B 为蛋化石的赤道直径(cm), K_v 为体积系数. 对于形态比较接近鸟蛋的二连副圆形蛋、圆形圆形蛋、将军顶圆形蛋、金刚口椭圆形蛋和蒋氏原网形蛋, K_v 可以直接取 Hoyt^[35]统计出的平均值 0.507; 对于长形长形蛋, 则需要对 K_v 进行校正:

$$K_v = 0.5228 - 0.1033 \times A_s + 0.0740 \times B_i, \quad (2)$$

其中 A_s 为非对称率, B_i 为双锥率, 可由下列 2 个公式^[36] 分别求出:

$$A_s = (Rb - Rp) \times (L/B^2), \quad (3)$$

$$B_i = (Rb + Rp) \times (L/B^2) - 1, \quad (4)$$

其中 Rb 和 Rp 分别为蛋化石钝端和尖端的曲率半径.

二连副圆形蛋、圆形圆形蛋、将军顶圆形蛋、金刚口椭圆形蛋和蒋氏原网形蛋的长径和赤道直径的数据全部来自文献[15,16,18]. 长形长形蛋的数据由实际测量得到: 在 V 734 的蛋窝中挑选保存比较好的几个蛋化石进行测量, 最后将这些蛋化石的长径和赤道直径分别取平均值.

对于长形长形蛋钝端和尖端的曲率半径, 则是

将 V 734 的照片导入 CAXA 2007 软件, 标注出保存较好的蛋化石两端的曲率半径值.

已知蛋的体积后, 蛋的表面积可以通过以下几个公式^[37]求出:

$$S = Ki \times V^{2/3}, \quad (5)$$

$$Ki = 4.393 + 0.394El, \quad (6)$$

$$El = L/B, \quad (7)$$

式中 Ki 为表面积-体积系数, El 为蛋的延长率.

(2) 总气孔面积(A_p). 制作二连副圆形蛋和圆形蛋的蛋壳柱状层的弦切面、长形长形蛋的蛋壳柱状层近外表面处的弦切面、金刚口椭圆形蛋的蛋壳柱状层上部弦切面、蒋氏原网形蛋的蛋壳近外表面处的弦切面, 在显微镜下拍照, 数出每种蛋化石所有弦切面上的总气孔数, 除以弦切面的总面积而得出每种蛋化石的气孔密度. 在 AutoCAD 2008 中测出各个弦切面上每个完整气孔的面积, 再求出每种蛋壳的单个气孔的平均面积. 假设气孔在蛋化石表面均匀分布, 则 A_p 等于单个气孔的平均面积, 气孔密度和蛋化石表面积的乘积.

(3) 有效气孔道长度(L_p). 对于圆形圆形蛋和将军顶圆形蛋, 由于蛋壳锥体排列松散, 很少围成完整的气孔, 所以有效气孔道长度仅为蛋壳柱状层的厚度. 二连副圆形蛋、金刚口椭圆形蛋和长形长形蛋由于锥体排列得比较紧密, 气孔道一直延伸到蛋壳内表面, 所以有效气孔道长度为整个蛋壳的厚度. 蒋氏原网形蛋的壳单元排列得十分松散, 仅在蛋壳近外表面处存在一个很薄的融合层. 其他部位的壳单元都呈孤岛状分布, 不围成完整的气孔道. 考虑到壳单元之间的不规则腔隙内原本存在的有机物也应当对水蒸气的扩散起到一定的阻碍作用, 所以有效气孔道长度仍取整个蛋壳的厚度.

除了二连副圆形蛋和长形长形蛋的蛋壳厚度来自文献[16,30]外, 其余的为实测.

在求出上面几个物理量后, 根据下面计算公式^[38]就可计算出在一定的温度下蛋壳的水蒸气传导率 G_{H_2O} [mg (d mmHg)^{-1}].

$$G_{H_2O} = (C/RT) \times D_{H_2O} \times (A_p/L_p), \quad (8)$$

这里 C 是转换常数, 取 $1.56 \times 10^9 \text{ (s mg) (d mol)}^{-1}$, R 是气体常数, 取 $6.24 \times 10^4 \text{ (cm}^3 \text{ mmHg) (mol K)}^{-1}$, T 是蛋窝的绝对温度(K), D_{H_2O} 是水蒸气对空气的互渗透率, 30℃下为 $0.292 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ^[34], A_p 是蛋壳的总气孔面积(cm^2), L_p 是有效气孔道长度(mm).

山东省东部上白垩统王氏群 6 个蛋种的有关物理量测算结果见表 1. 可以看出, 圆形圆形蛋、将军顶圆形蛋和蒋氏原网形蛋在 30℃ 下的水蒸气传导率分别为 1430, 1283 和 14450 mg (d mmHg)^{-1} , 各自相当于同等重量鸟蛋的 40, 30 和 102 倍; 二连副圆形蛋的水蒸气传导率为 741 mg (d mmHg)^{-1} , 是同等重量鸟蛋的 20 倍; 长形长形蛋和金刚口椭圆形蛋的水蒸气传导率分别为 126 和 176 mg (d mmHg)^{-1} , 为同等重量鸟蛋的 3 和 5 倍.

Seymour^[34]研究指出法国 *Hypselosaurus* 蛋化石(即大圆蛋类)、蒙古蜥脚类恐龙的蛋(即蜂窝蛋类)和原角龙蛋(即长形蛋类)等 3 种恐龙蛋壳在 30℃ 下的水蒸气传导率分别是 1203, 17000 和 189 mg (d mmHg)^{-1} , 认为这 3 种恐龙蛋壳水蒸气传导率非常高, 分别比同等重量的鸟蛋要高出 7, 100 和 4 倍. 因此, 推测这些恐龙蛋都是被埋在沙土中进行孵化的, 蛋窝的微环境是湿度大、 O_2 含量低、 CO_2 含量高. 牟耘^[39]研究指出我国广东省南雄盆地发现的属于长形蛋类的 3 种恐龙蛋壳(*Elongatoolithus andrewsi*, *Macroolithus rugustus*, *M. yaotunensis*) 在 30℃ 下的水蒸气传导率分别为 136, 120 和 231 mg (d mmHg)^{-1} , 比同等重量的鸟蛋高出 2~3 倍, 同样证明这 3 种恐龙蛋是埋藏孵化的. 最近, Deeming^[40]汇集了包括圆形蛋类、长形蛋类、大圆蛋类、棱柱形蛋类、树枝蛋类、蜂窝蛋类等在内的 40 多种恐龙蛋壳化石的有关资料, 计算结果也进一步证明它们应当被埋在沙土中进行孵化.

鸟类一般是在树上或其他空气流通的地方筑巢孵蛋, 其蛋壳的水蒸气传导率都较低. 然而现生爬行类的蛋壳水蒸气传导率却比较高, 它们的卵也是产在高湿度的环境中进行孵化的, 密河鳄(*Alligator mississippiensis*)蛋壳水蒸气传导率比同等重量鸟蛋的高 5 倍^[41]. 现生穴居鸟类的蛋壳水蒸气传导率也比较高, 一种在沙堤上穴居的燕子的蛋壳水蒸气传导率比另一种营开放蛋窝的燕子的要高 1.42 倍^[42].

从表 1 可以看出, 圆形圆形蛋、将军顶圆形蛋、蒋氏原网形蛋和二连副圆形蛋的蛋壳水蒸气传导率比长形长形蛋和金刚口椭圆形蛋的高 4~115 倍, 表明前者是在更为潮湿的环境中进行孵化的.

4 晚白垩世中-晚期发生的恐龙多样性事件的原因

现生爬行类和鸟类的蛋在孵化期间都要失掉一

定量的水分。在正常情况下,大多数鸟类蛋的总失水量是它刚产下时重量的 14%~18%^[43,44]。如果爬行类和鸟类的蛋在孵化期间,蛋的失水量达到 25%时,则孵化率大幅度降低^[30]。有证据表明,某些爬行类的蛋在孵化期间还要从潮湿的沙土中吸收水分^[45]。

根据赵资奎等人^[20]的报告,莱阳王氏群将军顶组(以前叫王氏群中部)恐龙蛋壳的 $\delta^{18}\text{O}$ 值在-7.37‰~-8.42‰之间,平均为-7.83‰;金刚口组(以前叫王氏群上部)恐龙蛋壳的 $\delta^{18}\text{O}$ 值在-4.47‰~-5.25‰之间,平均为-4.91‰。这一研究结果显示,将军顶组恐龙蛋壳的 $\delta^{18}\text{O}$ 相对较轻,说明当时的气候环境比较湿润和温热,而金刚口组恐龙蛋壳的 $\delta^{18}\text{O}$ 相对较重,说明在金刚口组形成期间的气候环境比较干燥。

干燥气候无疑会对恐龙蛋孵化期间蛋窝的微环境产生一定的影响,尤其是网形蛋类和圆形蛋类。如上所述,由于这两类蛋的最大特征是壳单元排列比

较松散,有一个很发达的气孔道系统,具有很高的水蒸气传导率。在晚白垩世中期,山东省东部地区气候环境比较湿润,在潮湿的环境中进行孵化,蛋的失水比例相对较低,有利于胚胎发育。但是到了晚白垩世晚期,气候环境比较干燥,沙土中含水量相对减少。因此,网形蛋类和圆形蛋类在这样的干燥环境中进行孵化,必然导致水蒸气传导率升高,胚胎就会因过量失水而死亡。然而长形蛋类和椭圆形蛋类蛋壳结构基本上和鸟类的相似,壳单元排列紧密,气孔密度很少,水蒸气传导率相对较低。这就不难看出,在防止蛋内水分过多的蒸发等功能上,长形蛋类和椭圆形蛋类比网形蛋类和圆形蛋类的要更加完善。

上述的研究结果再次证明,采用地球化学、生物力学和蛋壳组织学相结合的研究方法,研究那些发现于详细的地层框架内的恐龙蛋化石,可为探讨陆相白垩纪古气候和古环境的变化,恐龙多样性事件以及恐龙最后灭绝等问题提供可靠依据。

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 2010~2012 年参加莱阳野外科考的全体队员,莱阳市国土资源局、莱阳市博物馆给予的大力支持,1992 年参加野外考察的牟耘和余德伟,以及审稿人提出的建设性的评审意见。

参考文献

- 1 Kauffman E G, Hart M B. Cretaceous bio-events. In: Walliser O H, ed. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin: Springer, 1995. 285-312
- 2 Archibald J D. Dinosaur Extinction and the End of an Era: What the Fossils Say. New York: Columbia University Press, 1996. 1-237
- 3 Archibald J D, Clemens W A. Late Cretaceous extinctions. *Am Sci*, 1982, 70: 377-385
- 4 Sloan R E, Rigby J K Jr, van Valen L M, et al. Gradual dinosaur extinction and simultaneous ungulate radiation in the Hell Creek Formation. *Science*, 1986, 232: 629-633
- 5 Rigby J K Jr, Newman K R, Smit J, et al. Dinosaurs from the Paleocene part of the Hell Creek Formation, McCone County, Montana. *Palaos*, 1987, 2: 296-302
- 6 Smit J, van der Kaars W A, Rigby J K Jr, et al. Stratigraphic aspects of the Cretaceous-Tertiary boundary in the Bug Creek area of eastern Montana, USA. *Mem Soc Geol France N S*, 1987, 150: 53-73
- 7 Sheehan P M, Fastovsky D E, Hoffman R G, et al. Sudden extinction of the dinosaurs: Latest Cretaceous, Upper Great Plains, USA. *Science*, 1991, 254: 835-839
- 8 Erben H K, Hoefs J, Wedepohl K H. Paleobiological and isotopic studies of eggshells from a declining dinosaur species. *Paleobiology*, 1979, 5: 380-414
- 9 Erben H K, Ashraf A R, Krumsiek K, et al. Some dinosaurs survived the Cretaceous "final event". *Terra Cognita, J Europ Union Geosc Paris*, 1983, 3: 211-212
- 10 Mohabey D M. Understanding community structure, nesting and extinction of Upper Cretaceous (Maestrichtian) Indian Dinosaurs: Evidences from eggs and nests. *Gond Geol Magz*, 2000, 15: 1-23
- 11 赵资奎, 叶捷, 李华梅, 等. 广东省南雄盆地白垩系-第三系交界恐龙绝灭问题. *古脊椎动物学报*, 1991, 29: 1-20
- 12 Zhao Z K, Mao X Y, Chai Z F, et al. A possible causal relationship between extinction of dinosaurs and K/T iridium enrichment in the Nanxiong Basin, South China: Evidence from dinosaur eggshells. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2002, 178: 1-17
- 13 赵资奎, 毛雪瑛, 柴之芳, 等. 广东省南雄盆地白垩纪-古近纪(K/T)过渡时期地球化学环境变化和恐龙灭绝: 恐龙蛋化石提供的证据. *科学通报*, 2009, 54: 201-209

- 14 Erben H K, Ashraf A R, Böhm H, et al. Die Kreide/Tertiär-Grenze im Nanxiong-Becken (Kontinentalfazies Südostchina). Mainz: Franz Steiner Verlag, Erdwiss Forsch, 1995. 1–245
- 15 杨钟健. 山东莱阳蛋化石. 古生物学报, 1954, 2: 371–388
- 16 赵资奎, 蒋元凯. 山东莱阳恐龙蛋化石的显微结构研究. 中国科学, 1974, 1: 63–77
- 17 Zhao Z K. The dinosaur eggs in China: On the structure and evolution of eggshells. In: Carpenter K, Hirsch K F, Horner J R, eds. Dinosaur Eggs and Babies. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 184–203
- 18 刘金远, 赵资奎. 山东莱阳晚白垩世恐龙蛋化石一新类型. 古脊椎动物学报, 2004, 42: 166–170
- 19 赵资奎. 我国恐龙蛋化石研究的进展. 见: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 南京地质古生物研究所, 编. 华南中-新生代红层——广东南雄“华南白垩纪-早第三纪红层现场会议”论文选集. 北京: 科学出版社, 1979. 330–340
- 20 赵资奎, 严正, 叶莲芳. 山东莱阳恐龙蛋化石的氧、碳稳定同位素组成及其与古环境的关系. 古脊椎动物与古人类, 1983, 21: 204–209
- 21 谭锡畴. 山东中生代及旧第三纪地层. 地质汇报, 1923, 5: 55–79
- 22 Chow M C. Note on the late Cretaceous remains and the fossil eggs from Laiyang Shantung. Bull Geol Sci China, 1951, 31: 89–96
- 23 刘东生. 山东莱阳恐龙及蛋化石发现经过. 科学通报, 1951, 2: 1157–1162
- 24 杨钟健. 中国古生物志(总号第 142 册, 新两种第 16 号)山东莱阳恐龙化石. 北京: 科学出版社, 1958. 1–138
- 25 胡承志, 程政武, 庞其清, 等. 巨型山东龙. 北京: 地质出版社, 2001. 1–136
- 26 Cheng Z W, Hu C Z, Fang X S. Cretaceous stratigraphy and vertebrate faunal sequence in Laiyang-Zhucheng Basin, Shandong, China—as a candidate stratotype of non-marine Cretaceous. In: Sun A L, Wang Y Q, eds. Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota: Short Papers. Beijing: China Ocean Press, 1995. 97–100
- 27 Wang X L, Wang Q, Jiang S X, et al. Dinosaur egg faunas of the Upper Cretaceous terrestrial red beds of China and their stratigraphical significance. J Stratigr, 2012, 36: 400–416
- 28 潘华璋. 山东侏罗-白垩纪非海相腹足类. 古生物学报, 1983, 22: 210–218
- 29 曹美珍. 山东侏罗-白垩纪非海相介形类. 中国科学院南京古生物研究所集刊, 1985, 21: 179–201
- 30 赵资奎. 广东南雄恐龙蛋化石的显微结构(一)——兼论恐龙蛋化石的分类问题. 古脊椎动物学报, 1975, 13: 105–117
- 31 Wang Q, Zhao Z K, Wang X L, et al. New forms of dictyoolithids from the Tiantai Basin, Zhejiang Province of China and a parataxonomic revision of the dictyoolithids. Vert Pal Asia, 2013, 51: 43–54
- 32 赵宏, 赵资奎. 河南淅川盆地的恐龙蛋. 古脊椎动物学报, 1998, 36: 282–296
- 33 张蜀康, 王强. 记新疆吐鲁番盆地椭圆形蛋类一新种. 古脊椎动物学报, 2010, 48: 71–75
- 34 Seymour R S. Dinosaur eggs: Gas conductance through the shell, water loss during incubation and clutch size. Paleobiology, 1979, 5: 1–11
- 35 Hoyt D F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. Auk, 1979, 96: 73–77
- 36 Preston F W. Shapes of birds' eggs: Extant North American Families. Auk, 1969, 86: 246–164
- 37 Hoyt D F. The effect of shape on the surface-volume relationships of birds' eggs. Condor, 1976, 78: 343–349
- 38 Ar A, Paganelli C V, Reeves R B, et al. The avian egg: Water vapor conductance, shell thickness, and functional pore area. Condor, 1974, 76: 153–158
- 39 牟耘. 广东南雄晚白垩世恐龙蛋孵化期的微环境. 古脊椎动物学报, 1992, 30: 120–134
- 40 Deeming D C. Ultrastructural and functional morphology of eggshells supports the idea that dinosaur eggs were incubated buried in a substrate. Palaeontology, 2006, 49: 171–185
- 41 Packard G C, Taigen T L, Packard M J. Water-vapor conductance of testudinian and crocodilian eggs (Class Reptilia). Respir Physiol, 1979, 38: 1–10
- 42 Birchard G F, Kilgore D L. Conductance of water vapor in eggs of burrowing and non-burrowing birds: Implications for embryonic gas exchange. Physiol Zool, 1980, 53: 284–292
- 43 Rahn H, Ar A. The avian egg: Incubation time and water loss. Condor, 1974, 76: 147–152
- 44 Rahn H, Paganelli C V, Nisbet I C T, et al. Regulation of incubation water loss in eggs of seven species of terns. Physiol Zool, 1976, 49: 245–259
- 45 Packard M J, Packard G C, Boarman T J. Structure of eggshell and water relations of reptilian eggs. Herpetologica, 1982, 38: 136–155