

哈密翼龙及其 3D 胚胎化石研究

汪筱林^{1,2,3}, 蒋顺兴^{1,2}, 程心^{1,4}

1. 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

2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044

3. 中国科学院大学, 北京 100049

4. 卡里里地区大学, 克拉图 63100-000

摘要 翼龙是地球上第一类飞向天空也是唯一绝灭的飞行脊椎动物, 人类对其产卵繁殖、生长发育和生活习性等方面的了解还十分有限。本文介绍了一件超过 200 枚哈密翼龙蛋、胚胎和骨骼化石三位一体保存的重要标本, 包括 16 枚翼龙蛋含有三维立体的胚胎化石。针对这件全世界首次发现的 3D 翼龙胚胎, 研究提出哈密翼龙具有相对早熟的胚胎发育模式, 其后肢发育速度较前肢快, 孵化之后只能走不能飞; 胚胎发育期间牙齿尚未萌出, 出生后还需要父母照料; 从胚胎到亚成年都具有快速生长的骨骼结构; 显示哈密翼龙具有群居的生活习性, 白垩纪的湖泊风暴导致其集群死亡并快速埋藏。

关键词 哈密翼龙; 3D 胚胎; 胚胎发育; 风暴事件

翼龙是一种已经灭绝的飞行爬行动物, 最早出现在约 2 亿 2 千万年前的三叠纪晚期, 一直延续到 6600 万年前的白垩纪末期^[1]。翼龙常常被误认为是一种会飞的恐龙, 然而在分类学上, 翼龙并不是恐龙, 翼龙和恐龙之间有着很近的亲缘关系, 翼龙、恐龙和现存的鳄鱼等都是属于主龙类的爬行动物^[2]。翼龙是三类飞行脊椎动物(翼龙、鸟类、蝙蝠)中最早飞向天空的, 比鸟类早约 7000 万年。翼龙的骨骼类似于现生的鸟类, 骨壁薄而中空, 为了减轻体重利于飞行, 但却很难保存成为化石, 所以在全世界范围内翼龙化石被发现的数量十分稀少^[3-4], 而翼龙蛋和胚胎化石更是罕见^[5-12]。

中国是全世界翼龙种类最多、化石数量最为丰富的国家之一^[4,13]。目前有过翼龙化石报道的就有新疆、

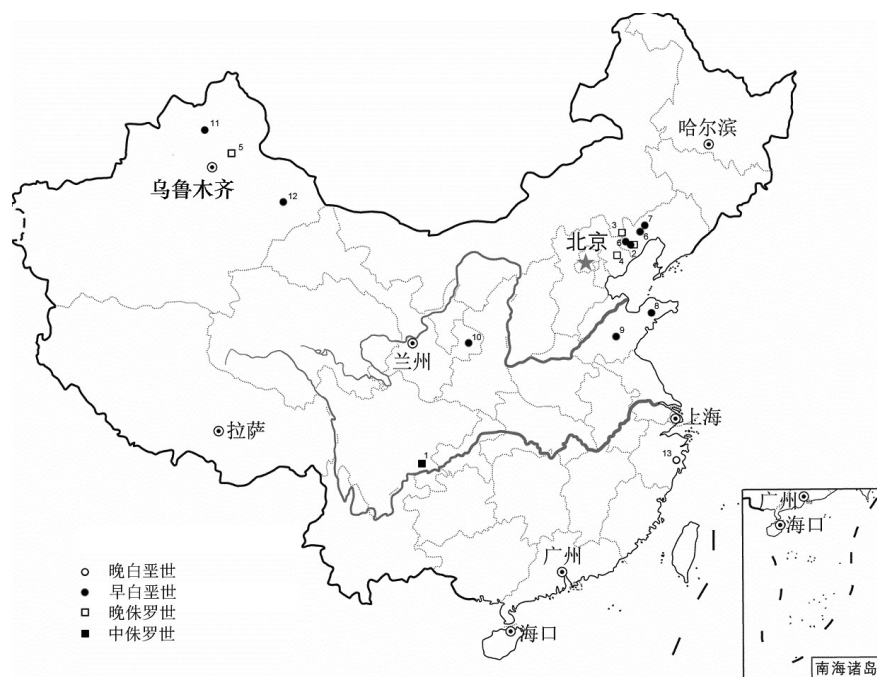
内蒙古、辽宁、河北、甘肃、四川、山东、浙江等八个省及自治区, 时代从中侏罗世一直延续到晚白垩世(图 1^[13]), 其中尤以辽西及其周边地区和新疆的翼龙化石最为丰富。辽西等地区发现的早白垩世热河生物群和晚侏罗世燕辽生物群^[4], 大部分是二维保存的完整翼龙化石骨架, 近 10 多年来在翼龙的研究领域取得了许多重要成果。新疆主要发现有准噶尔盆地早白垩世的乌尔禾翼龙动物群^[14-15]和吐哈盆地早白垩世的哈密翼龙动物群^[9,11], 这两个动物群的翼龙化石都呈三维立体保存, 其中哈密翼龙动物群保存的翼龙化石在数量和密度上都是世所罕见的^[9,11,16]。经过对哈密翼龙化石分布区十余年的野外考察和研究, 使得人们对于翼龙的生活习性, 尤其在翼龙的繁殖行为等方面取得了重要的进展。

收稿日期: 2018-06-23; 修回日期: 2018-09-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(41572020, 41688103, 41602011, 40825005); 中国科学院战略性先导科技专项(B类, XDB18000000); 中国科学院百人计划、中国科学院野外发掘经费和重点部署项目

作者简介: 汪筱林, 研究员, 研究方向为中生代翼龙、恐龙、蛋化石及中生代地层学, 电子信箱: wangxiaolin@ivpp.ac.cn

引用格式: 汪筱林, 蒋顺兴, 程心. 哈密翼龙及其 3D 胚胎化石研究[J]. 科技导报, 2018, 36(23): 11-19; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2018.23.002



1—四川大山铺;2—辽宁建昌;3—内蒙古宁城;4—河北青龙;5—新疆五彩湾;6—辽宁朝阳;7—辽宁锦州;8—山东莱阳;
9—山东蒙阴;10—甘肃庆阳;11—新疆乌尔禾;12—新疆哈密;13—浙江临海

图1 中国的翼龙化石分布^[13]

Fig. 1 Distribution of pterosaur fossils in China

1 哈密翼龙的发现和研究

一直以来,哈密戈壁上有“鸟类”骨骼被发现的传说。2005年,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邱占祥和王伴月研究员前往新疆吐鲁番和哈密地区考察巨犀化石,与时任哈密文物局局长亚合甫江·排都拉等在野外考察时发现了几小块非常破碎的骨骼,这些经戈壁风沙风化破碎的细小骨骼既不属于巨犀也不属于恐龙,初步认为可能属于翼龙化石,后经汪筱林鉴定为翼龙,从此揭开了哈密翼龙重大发现和研究的序幕,发现了极其丰富的包含翼龙和恐龙等脊椎动物在内的哈密翼龙动物群。

在戈壁大漠中的野外工作是十分艰苦的,又要大范围考察,了解化石的时空分布规律,又要对发现的出露地表的化石进行有效保护和抢救性采集。虽然保存化石的岩石特别坚硬,但地表风化后形成近10~20 cm的土状风化层,化石几乎都埋藏在这些松软的风化层中,采集化石时上部酥软而下部坚硬,这给抢救性采集工作带来了很大的难度。不仅如此,也给修理和保护工作增加了相当大的难度,为了有效的保护这一重要的化石地点,到第一批抢救性采集的标本经研究发表

出现在公众面前时,离最初化石发现已经过去了将近10年的时间。2014年,《Current Biology》以封面文章发表了汪筱林团队在中国新疆哈密发现的三维立体保存的大量雌雄哈密翼龙个体及它们的5枚蛋化石,这也是世界上首次发现的三维立体保存的翼龙蛋,虽然这次的翼龙蛋化石中没有保存胚胎,但却让研究者对翼龙蛋的蛋壳结构有了清晰的认识(图2)^[9]。哈密翼龙这一新的翼龙类群及其蛋化石的发现和研究的,在翼龙的性双型、个体发育、翼龙蛋及其蛋壳显微结构、生殖和生

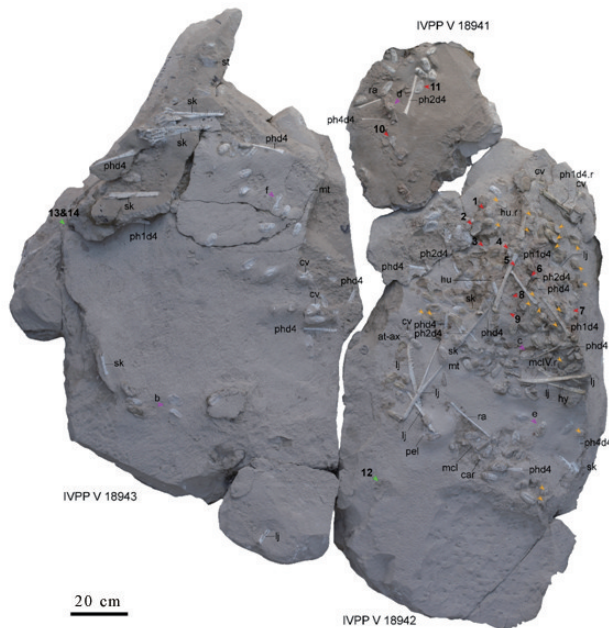


图2 《Current Biology》封面文章,哈密翼龙生态复原图(绘图/赵闻)

Fig. 2 The ecological restoration of *Hamipterus*, the cover article of *Current Biology*

态习性等方面都取得了一些重要进展,被称为是“翼龙研究200年来最令人激动的发现之一”。英国古生物学家 Martill 还以“先有翼龙还是先有翼龙蛋”为题在《Current Biology》上撰写了评论文章,认为哈密翼龙的发现是“一个独一无二的机会去了解翼龙的生长、发育、繁殖行为以及翼龙生态学”^[16],具有巨大的研究潜力。

哈密翼龙的发现和研究确实具有很大的潜力,又经历了连续数年的野外考察和室内研究,2017年12月《Science》报道了一件超过200枚翼龙蛋、胚胎和骨骼化石三位一体保存的重要标本(图3),其中16枚翼龙蛋含有三维立体的胚胎化石,这是全世界首次发现3D翼龙胚胎^[11]。中国与巴西两国科学家组成的国际合作团队对哈密翼龙的多枚胚胎进行了深入研究,首次提出了翼龙具有相对早熟型的胚胎发育模式,在研究翼龙生殖和胚胎发育方面迈出了重要的一步^[11]。英国生物学家 Deeming 在2017年12月出版的《Science》上以“翼龙如何繁殖”为题发表评论文章,认为该工作是“认识翼龙繁殖的关键进展”^[17]。如今这里已经成为世界上分布面积最大和最富集的翼龙化石产地,首次发现大量不同发育阶段的雌雄哈密翼龙,数百枚3D哈密翼龙蛋和胚胎等,被称为翼龙伊甸园,对了解和揭示翼龙生命史和深入了解白垩纪古环境、古气候和古地理等都有重要的意义。



红色箭头表示含有胚胎的翼龙蛋;绿色箭头表示通过CT扫描的翼龙蛋;橘黄色箭头表示不含有胚胎的翼龙蛋

图3 含有大量翼龙蛋、胚胎和骨骼的哈密翼龙标本

Fig. 3 A large specimen containing plenty of eggs, embryos, and bones of *Hamipterus*

2 哈密翼龙的研究进展

2.1 哈密翼龙的命名和分类

2014年,中国和巴西两国科学家详细研究了哈密下白垩统地层中发现的约40个同一属种的雌雄翼龙个体和它们的5枚三维立体保存的蛋化石,并把这一翼龙命名为天山哈密翼龙(*Hamipterus tianshanensis*)^[9],其属种名是为了纪念化石产地和天山入选世界文化遗产名录。

翼龙是包括了原始的“喙嘴龙类”(非翼手龙类)和进步的翼手龙类在内的一类飞行爬行动物^[13]。哈密翼龙的鼻孔和眶前孔愈合成一体,脖子加长,手掌也加长,这些都与翼手龙类相似,所以也是一类较为进步的翼龙^[9]。对哈密翼龙的形态学和系统学的进一步研究表明,哈密翼龙属于无齿翼龙超科。目前来说,哈密翼龙与发现于中国辽西的鬼龙、努尔哈赤翼龙,发现于巴西的玩具翼龙、古魔翼龙等属种关系较近,它们可能具有一个最近的共同祖先,但是这几个类型之间的演化关系还有待于进一步的研究^[9]。

2.2 哈密翼龙的性双型

在古脊椎动物的研究中,辨别一个化石类群的雌雄两性是一件很困难的工作^[18]。翼龙为了适应飞行,演化出了中空并且骨壁很薄的骨骼,因而很难保存成为化石,许多翼龙属种甚至仅有一件不完整的骨架,而讨论翼龙的性别,需要大量可靠的化石资料,这就显得更加困难了^[19]。在北美发现的无齿翼龙化石材料中,同时具有顶骨脊较大和顶骨脊较小两种类型,结合发现的两种大小不同的骨盆,研究者推测头脊较大,且骨盆较小的为雄性,而头脊较小,骨盆较大的为雌性^[20]。这是之前的翼龙研究中区分其性双型较好的一个例子,但是由于化石较为分散,同一层位的无齿翼龙的种类还存有争议^[21-23],所以对于性双型观点也可能有多种的解释。哈密翼龙相对而言最大的优势就是其单一性,目前发现的翼龙化石除了头部之外都没有明显的差异,很可能都代表了同一个类型,也就是——天山哈密翼龙,所以在同一个类型中所表现出的两种不同的头饰形态差异才有可能被认为是性双型^[9]。世界上也有一些产地仅发现同一种类型的翼龙,但是这一种翼龙却没有表现出明显的性双型,如在巴西南部发现的凯瓦翼龙(*Caiuajara*),也是大量大小不一的翼龙头骨化石保存在一起,显示凯瓦翼龙从小就具有前上颌骨脊,不过因为缺少明显的形态差异,不能区分出雌性和雄性^[24];

还有就是发现于阿根廷的南方翼龙,虽然从胚胎、幼年、亚成年和成年个体都有发现,同时很多标本还关联保存,但是却没有发现明显的性双型^[6,10,25-28]。

哈密翼龙动物群中发现了大量的翼龙头骨,这些独特的形态特征中,最大的特征是它们头骨上发育明显的头饰——前上颌骨脊,脊的表面具有向前向上弯曲或向上伸展的凹凸相间的纹饰。哈密翼龙头骨发育的不同大小、不同形状和不同厚薄的头饰是鉴别雌、雄个体的标志。这些头饰从头骨的前部开始向后延伸形成一个头骨脊,有两类明显的形态特征:一类头骨脊较大,出现的位置相对靠前,始于第5或第6枚牙齿处并一直延伸到头骨后部,脊的前缘强烈向前向上弯曲(图4);另一类头骨脊较小,出现的位置也相对靠后,始于第6或第7枚牙齿处并一直向后延伸,脊的前缘后倾而没有明显的向前弯曲现象(图5)^[9]。这两种头饰的形态代表了翼龙的性双型,即脊较大的可能为雄性,较小的可能为雌性,头饰具有性展示的功能。之前还有一种关于翼龙性双型的观点,认为在所有的翼龙中,雄性具有头骨脊而雌性没有^[29]。通过哈密翼龙大量头骨的发现和研究,很显然这一观点是不成立的^[9]。



图4 雄性哈密翼龙头部复原图(绘图/赵闯)

Fig. 4 Restoration of a male head of *Hamipterus*



图5 雌性哈密翼龙头部复原图(绘图/赵闯)

Fig. 5 Restoration of a female head of *Hamipterus*

2.3 哈密翼龙的蛋及胚胎

2014年6月,在哈密翼龙动物群中报道了5枚立体保存的翼龙蛋化石,这是全世界首次报道的立体保存的翼龙蛋化石^[9],就在几天之后,在阿根廷也报道了一枚立体保存的翼龙蛋^[10]。虽然这5枚哈密翼龙蛋没有保存胚胎,但是让研究者对翼龙的蛋壳结构有了深入的了解,之前发现的仅仅数枚翼龙蛋化石因为都是二维保存的,很难提供更多这方面的信息,有的显示是硬壳的^[5-6],有的显示是软壳的^[7,29]。宏观上,哈密翼龙蛋为两端近对称的长椭球体,长60~65 mm。不过有一个较为奇怪的现象:一方面,蛋壳表面具有明显的塑性变形的凹陷,说明翼龙蛋壳可能是软的;另一方面,蛋壳表面具有脆性破裂的裂纹,说明蛋壳又可能是硬的。这两种现象同时出现在同一枚蛋上,到底蛋壳是软的还是硬的呢?研究者通过对其中一枚保存在围岩中的蛋化石进行扫描电镜和同位素质谱分析,发现翼龙蛋具有类似于现生爬行类的双层蛋壳结构,其外层是一层薄(约60 μm)的钙质层,这与现生爬行动物中一种名为锦蛇的蛇类的蛋具有较为相似的蛋壳结构(图6),虽然翼龙蛋的内层软质壳膜只保存了10 μm,但是通过与锦蛇的对比推测翼龙蛋应当也具有一层较厚的壳膜层(约200 μm)^[9]。薄的钙质层破裂,就形成了表面的裂纹,而厚的软的壳膜层,则使蛋壳即使受到外力作用也只是整体发生变形,不会完全破碎。这样的双层结构很好的解释了肉眼观察到的塑性变形和脆性破裂共存的现象。所以,翼龙蛋既不是硬壳,也不是软壳,而是一种介于这两者之间的革质外壳^[9]。



图6 哈密翼龙蛋(左)和现生锦蛇蛋(右)对比

Fig. 6 Egg comparison between *Hamipterus* (left) and a modern snake, *Elaphe* (right)

2017年12月,超过200枚的哈密翼龙蛋被研究报道,在对其中42枚翼龙蛋化石进行显微修理或者CT扫描之后,发现其中16枚具有胚胎,这也是全世界仅有的3D立体的翼龙胚胎^[11]。这16枚胚胎化石都是不完整的,骨骼从一根到几根均有。由于大量聚集在一起的翼龙蛋化石都经过风暴引起的短距离搬运,以及翼龙蛋具有“革质”的特征,所有翼龙蛋中的胚胎化石存在不同程度的缺失是正常的,所以要判断每一个蛋中胚胎的发育阶段也是比较困难的。

因为都属于哈密翼龙同一种类的胚胎,研究者认为相同发育阶段的胚胎个体大小一致,这样可以通过骨骼的长度对比,确认翼龙胚胎的发育程度。其中有3枚胚胎(第11、12、13号)具有长度相当的肱骨,应处于相近或相同的胚胎发育阶段,而另外一枚胚胎(7号)肱骨比前三者长约20%,可能处于更晚的发育阶段。目前发现的最小的幼年哈密翼龙的肱骨,比7号和13号胚胎的分别长约18%和40%,再加上之前已经采集到的哈密翼龙亚成年个体的肱骨,研究人员获得了一系列

从不同胚胎发育阶段到亚成年的哈密翼龙肱骨序列。在这一系列肱骨中,哈密翼龙从胚胎到接近孵化,肱骨的三角肌脊占整个肱骨的长度比例25.5%~27.8%,在亚成年个体中为31.5%~37.1%。这种研究方法曾经在产自阿根廷的南方翼龙的研究中采用过,用来推测翼龙的发育阶段,哈密翼龙与目前唯一已知的南方翼龙接近孵化出壳的胚胎和亚成年个体肱骨三角肌脊的变化一致^[6,25],从而推测11~13号胚胎均处于晚期发育阶段,但发育程度不如南方翼龙的胚胎。

12号胚胎是唯一保存头部骨骼的标本,经过显微镜下修理,几乎完整的下颌腹面暴露出来,齿骨联合没有愈合,同时没有发现任何牙齿的痕迹(图7)。由于牙齿通常比较坚固,容易保存为化石,这里的牙齿缺失很难用保存的原因解释。目前仅在辽西热河生物群发现的世界第一枚翼龙胚胎中保存了牙齿,与哈密翼龙的胚胎发育有所不同。推测哈密翼龙的胚胎可能处于牙齿发育之前的卵内发育阶段,或与蜥蜴和鳄鱼中的胚胎发育情况相反^[30],其牙齿延迟萌发,后一种的可能性较大。

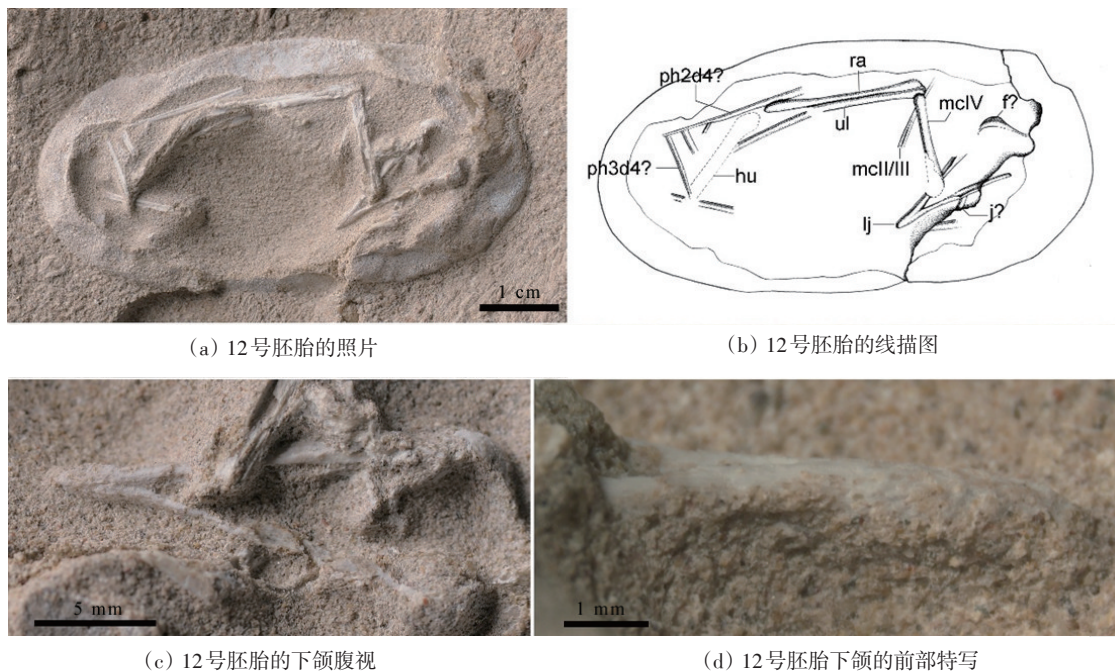


图7 12号哈密翼龙胚胎化石

Fig. 7 Embryo 12 of *Hamipterus*

13号胚胎是所有胚胎中保存骨骼最完整的一件,在中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室进行了CT扫描和三维重建(图8)。发现了一个十分有趣的现象,虽然哈密翼龙胚胎的股骨已经完全发育,具有了与亚成年或成年个体一致的股骨头和明显收缩的股

骨颈,这意味着很可能哈密翼龙孵化后就具备了在陆地上行走的能力;同时,其左右两侧的肱骨却还没有发育完全,还不具有弯曲的三角肌脊,这一结构是翼龙附着与飞行相关的胸肌的位置,意味着翼龙孵化后很可能还不具备飞行能力,只有行走能力。

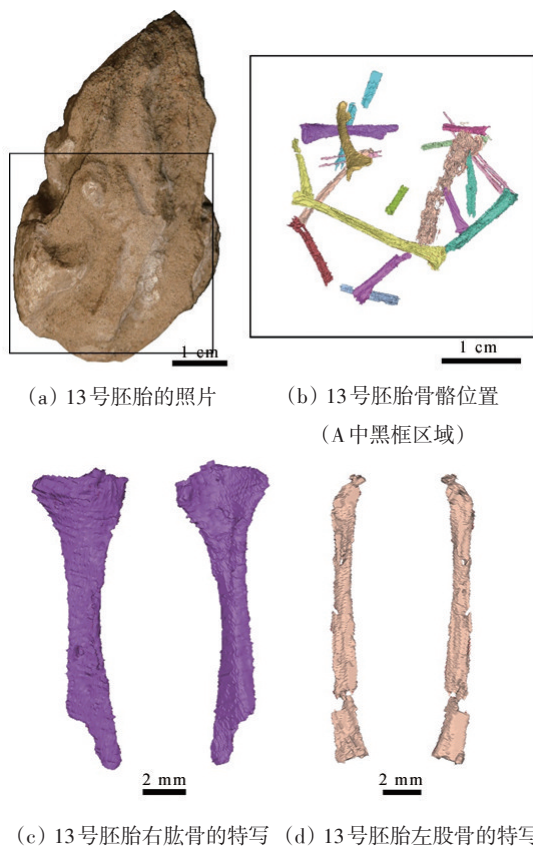


图8 CT扫描和三维重建下的13号哈密翼龙胚胎化石

Fig. 8 Embryo of Egg 13 of hamipterus with CT scan and 3D reconstruction

在11号胚胎中,也观察到了这种前肢没有完全发育的现象。这次是肩胛骨,在翼龙的亚成年或者成年个体中肩胛骨都会发育有明显的肩胛骨突,即使是在最小的一件幼年个体上也有这一结构,这是附着大圆肌的位置,这一肌肉对在飞行中抬升翅膀具有重要的作用。然而在11号胚胎中的肩胛骨上这一结构却还没有发育,也意味着哈密翼龙在孵化后可能不具有飞行能力。

综合以上胚胎化石的研究,研究者认为哈密翼龙后肢发育速度较前肢快,孵化之后的婴儿具有地面行走能力,但还不能飞行,因为牙齿萌发较晚,很可能也不能主动捕食,需要父母进行喂食或者照料(图9)^[11]。这就首次提出一种新的假说或观点,虽然是一种相对早熟型的胚胎发育模式,但翼龙胚胎发育并不像之前认为的那么早熟^[8],还需要成年翼龙父母的照顾^[11]。

2.4 哈密翼龙的个体发育

翼龙的个体发育研究一直是翼龙研究中的重要问题,前人通过研究也提出过很多重要的个体发育特



(绘图/赵闯)

图9 哈密翼龙生态复原图

Fig. 9 The ecological restoration of *Hamipterus*

征^[1, 31-33]。通过哈密翼龙的研究又首次提出了两个个体发育的特征^[9-11],在哈密翼龙中,不论体型大小,其上、下颌的吻端都有向两侧的膨大的特征,而体型较小的幼年个体其吻端膨大较小,而在较大的成年个体中膨大较为明显,而且随着个体的增大,膨大也逐渐明显,这一个体发育特征是首次在翼龙中被观察到(图10)^[9]。通过对胚胎的研究,还发现了另一个个体发育的特征,在胚胎中齿骨联合的长度占下颌的比例约为23%,而随着个体发育这一比例也会逐渐增大,到成年或者接近成年的亚成年个体中可以达到45%左右,这是在哈密翼龙中发现的第二个重要的个体发育特征^[11]。

骨组织学也是古脊椎动物研究中用来判断年龄的最重要手段之一^[34],但是由于翼龙飞行的需要,其身体骨骼的骨壁都非常薄,内部多中空,体现在骨组织上就是翼龙骨骼的骨髓腔的扩张速度很快,骨骼中心的骨松质和接近中心位置的骨密质无法保存,都被快速扩张的骨髓腔所占据^[9]。所以,要想通过骨组织学来了解翼龙的个体发育阶段的生理信息,就需要从幼年到成



图 10 哈密翼龙吻端随个体的增大而逐渐向两侧膨胀

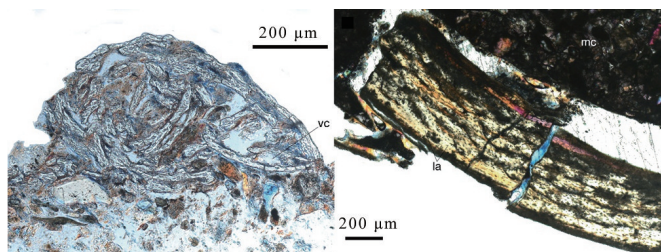
Fig. 10 Lateral expansion of rostral parts of *Hamipterus* during the ontogeny

年一系列完整的个体标本来进行研究,迄今为止很少有哪个翼龙类型能够提供如此完善的化石材料。目前,仅有产自阿根廷的南方翼龙进行了从幼年到成年个体的骨组织学研究^[27-28]。此次选取了哈密翼龙的两枚胚胎和数件幼年到接近成年个体的长骨(主要为尺骨)进行研究,这也是世界上首次对翼龙胚胎进行骨组织学切片和显微结构研究(图 11)^[11]。发现翼龙胚胎主要由编织骨组成,这是一类包含有大量血管道的骨组织类型,代表了最快速的骨骼生长速度,是一种在胚胎期和婴儿期才会出现的骨组织类型。几件幼年到亚成年的大小不同的上肢骨骼则主要以纤层骨为主,这同样是一种生长速度较快的骨组织类型,说明翼龙具有较快的生长发育速度。但是在不同的生长发育阶段也存在不同,即幼年个体只具有纤层骨;亚成年个体已经出现内层环状骨板,这是一种缓慢生长的次级骨组织,代表了骨髓腔已经停止生长,也是性成熟的一个标志;

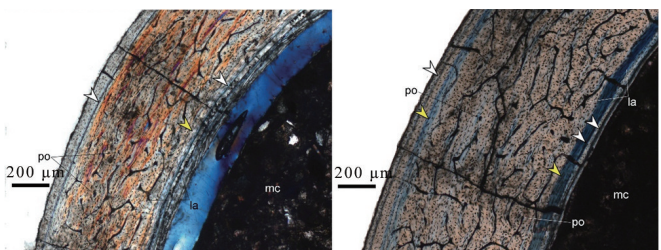
接近成年个体不仅骨髓腔停止生长,在最外层也会出现两层生长停滞线,这是生物体周期性生长留下的标志,每层停滞线代表1年,所以最接近成年的个体在死亡时至少有2岁,但还没有完全达到成年。

2.5 哈密翼龙动物群的化石埋藏学

数十平方公里的化石富集范围、每平方米至少一个翼龙个体,如此丰富的翼龙骨骼及其共生的大量蛋与胚胎化石的特异埋藏,在全世界也是独一无二绝无仅有的。那么,是什么样的环境能够提供数以千万计的翼龙生存所需的食物和营养来源?又是什么原因导致翼龙集群死亡和化石的特异埋藏呢?通过地层学、沉积学和埋藏学观察,发现哈密翼龙骨骼和蛋化石主要富集于一套横向不稳定的富含红色泥岩砾屑的灰白色湖相砂岩中,这些泥质砾屑不是盆地外源搬运来的,而是来自盆地内源物质^[9,11]。其中富集翼龙化石的泥质泥屑层厚度约在10~30 cm,最厚的可达2 m左右,具正粒序层理,有的剖面可见类似“鲍马序列”,代表了一种高密度流的事件沉积。在其中一厚度为2.2 m的剖面上,有8层富含翼龙化石的事件沉积层,其中4层含有翼龙蛋化石,所有化石毫无例外富集在具砾屑的高能事件沉积中,而且骨骼化石虽然分散保存,但每一块纤细中空的骨骼几乎都是完整的,细长的头骨牙齿和薄薄的头饰都与头骨或下颌关联且保存完好^[9,11]。因此认为哈密翼龙生活在湖泊环境中,湖泊中的鱼类为翼龙提供了丰富的食物和营养来源。而这些丰富的翼龙和翼龙蛋化石及泥质泥屑层是多次湖泊风暴事件沉积记录,这种高能的湖泊风暴将天空中和湖岸边生活着的不同大小、不同性别的翼龙及其翼龙蛋带入湖中,经过短时间的漂浮聚集后,翼龙蛋与被撕裂带着皮肉的分散的翼龙遗体一起被快速埋藏。所以研究者们认为大型湖泊风暴事件导致翼龙集群死亡并短距离搬运快速埋藏,才形成了今天所见到的哈密翼龙蛋、胚胎和骨骼化石富集保存的这一特异埋藏现象。



(a) 2号胚胎尺骨切片 (b) 编号为IVPP V 18947.7的尺骨切片



(c) 编号为IVPP V 18947.13的尺骨切片 (d) 编号为IVPP V 18947.12的尺骨切片

白色箭头代表生长停滞线;黄色箭头代表内层环状骨板

图 11 尺骨骨干横切面

Fig. 11 Transverse thin-sections of ulnar shafts

3 展望

经过了 10 多年的连续野外考察和研究,哈密已经成为世界上分布面积最大和最富集的翼龙化石产地,哈密翼龙动物群的研究也已经取得了一定的进展。不过哈密翼龙的研究还将继续进行下去,就像 Martill 所说,哈密翼龙将对了解翼龙的生长、发育、繁殖行为以及翼龙生态学的起到重要作用^[6],不仅如此,随着野外工作和室内研究的不断深入,对与哈密翼龙共生的恐龙和其他脊椎动物化石、以及地质背景的研究将取得更多的进展。同时,对这一重要翼龙化石及其遗址的保护工作,包括申报建设哈密翼龙国家地质公园和遗址博物馆等也在进行中。

参考文献 (References)

- [1] Wellnhofer P. The illustrated encyclopedia of pterosaurs[M]. London: Salamander Books, 1991: 192.
- [2] Witton M P. Pterosaurs: Natural history, evolution, anatomy[M]. Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2013: 291.
- [3] Barrett P M, Butler R J, Edwards N P, et al. Pterosaur distribution in time and space: an atlas[J]. Zitteliana Reihe B, 2008: 61-107.
- [4] 汪筱林, 程心, 蒋顺兴, 等. 辽西玲珑塔翼龙动物群和浙江翼龙的同位素年代: 兼论中国翼龙化石的地层序列和时代框架[J]. 地学前缘, 2014, 21(2): 157-184.
- [5] Wang X, Zhou Z. Palaeontology: Pterosaur embryo from the Early Cretaceous[J]. Nature, 2004, 429(6992): 621-621.
- [6] Chiappe L M, Codorniu L, Grellet-Tinner G, et al. Argentinian unhatched pterosaur fossil[J]. Nature, 2004, 432(7017): 571-572.
- [7] Ji Q, Ji S A, Cheng Y, et al. Pterosaur egg with a leathery shell [J]. Nature, 2004, 432(7017): 572-572.
- [8] Unwin D M, Deeming D C. Pterosaur eggshell structure and its implications for pterosaur reproductive biology[J]. Zitteliana Reihe B, 2008, 28: 199-207.
- [9] Wang X, Kellner A W, Jiang S, et al. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China[J]. Current Biology, 2014, 24(12): 1323-1330.
- [10] Grellet-Tinner G, Thompson M B, Fiorelli L E, et al. The first pterosaur 3-D egg: Implications for Pterodaustro guinazui nesting strategies, an Albian filter feeder pterosaur from central Argentina[J]. Geoscience Frontiers, 2014, 5(6): 759-765.
- [11] Wang X, Kellner A W A, Jiang S, et al. Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of a pterosaur[J]. Science, 2017, 358(6367): 1197-1201.
- [12] Codorniu L S, Chiappe L M, Rivarola D. Neonate morphology and development in pterosaurs: evidence from a Ctenochasmatic embryo from the Early Cretaceous of Argentina[J]. Geological Society, London, Special Publications, 2018, 455(1): 83-94.
- [13] 吴肖春, 李锦玲, 汪筱林, 等. 基于主龙型类 鳄形类 翼龙类 [M]. 北京: 科学出版社, 2017: 285.
- [14] 杨钟健. 新疆的一新翼龙类[J]. 古脊椎动物学报, 1964, 3: 221-238.
- [15] 杨钟健. 乌尔禾翼龙类[J]. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 1973, 11: 18-35.
- [16] Martill D M. Palaeontology: Which came first, the pterosaur or the egg?[J]. Current Biology, 2014, 24(13): R615-R617.
- [17] Deeming D C. How pterosaurs bred[J]. Science, 2017, 358(6367): 1124-1125.
- [18] Meng Q, Liu J, Varricchio D J, et al. Palaeontology: Parental care in an ornithischian dinosaur[J]. Nature, 2004, 431(7005): 145-146.
- [19] de Ricqlès A J, Padian K, Horner J R, et al. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): Anatomy, ontogeny, and biomechanical implications[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2000, 129(3): 349-385.
- [20] Bennett S C. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 1992, 12(4): 422-434.
- [21] Bennett S C. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* Part I. General description of osteology[J]. Palaeontographica Abteilung A, 2001: 1-112.
- [22] Kellner A W A. Comments on the Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with the description of two new species [J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2010, 82(4): 1063-1084.
- [23] Martin-Silverstone E, Glasier J R N, Acorn J H, et al. Redescription of *Dawndraco kanzai* Kellner, 2010 and reassignment of the type specimen to *Pteranodon sternbergi* Harksen, 1966[J]. Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology, 2017, 3: 47-59.
- [24] Manzig P C, Kellner A W A, Weinschütz L C, et al. Discovery of a rare pterosaur bone bed in a Cretaceous desert with insights on ontogeny and behavior of flying reptiles[J]. PLoS One, 2014, 9(8): e100005.
- [25] Codorniu L S, Chiappe L M. Early juvenile pterosaurs (Pterodactyloidea: Pterodaustro guinazui) from the Lower Cretaceous of central Argentina[J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 2004, 41(1): 9-18.

- [26] Codorniu L S. Morfología caudal de *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Ctenochasmatidae) del Cretácico de Argentina [J]. Ameghiniana, 2005, 42(2): 505–509.
- [27] Chinsamy A, Codorniu L, Chiappe L M. Developmental growth patterns of the filter–feeder pterosaur, *Pterodaustro guinazui*[J]. Biology Letters, 2008, 4(3): 282–285.
- [28] Chinsamy A, Codorniu L, Chiappe L M. Palaeobiological implications of the bone histology of *Pterodaustro guinazui*[J]. Anatomical Record, 2009, 292(9): 1462.
- [29] Lü J, Unwin D M, Deeming D C, et al. An egg–adult association, gender, and reproduction in pterosaurs[J]. Science, 2011, 331(6015): 321–324.
- [30] Westergaard B, Ferguson M W J. Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*. Later development in the lower jaws of embryos, hatchlings and young juveniles[J]. Journal of Zoology, 1987, 212(2): 191–222.
- [31] Bennett S C. The ontogeny of Pteranodon and other pterosaurs [J]. Paleobiology, 1993, 19(1): 92–106.
- [32] Kellner A W A, Tomida Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian–Albian), northeastern Brazil[J]. National Science Museum Monographs, 2000, 17: ix–137.
- [33] Kellner A W A. Comments on Triassic pterosaurs with discussion about ontogeny and description of new taxa[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2015, 87(2): 669–689.
- [34] Chinsamy–Turan A. The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine–Scale Techniques[M]. Baltimore and London: Johns Hopkins University Press, 2005.

Study on *Hamipterus* and their 3D embryos

WANG Xiaolin^{1,2,3}, JIANG Shunxing^{1,2}, CHEN Xin^{1,4}

1. Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China
2. Center for Excellence in Innovation in Biological Evolution and the Environment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China
3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China
4. University of Cagliari, Clatu 63100–000, Brazil

Abstract Pterosaur is the first flying vertebrate and the only extinct group on the earth. The knowledge of its reproduction, development and life history is limited. Here we report on a large block of specimen gathering more than two hundred eggs, embryos and bones of *Hamipterus*. Sixteen eggs contain 3D embryonic remains, which was the first discovery of 3D embryos. This paper led to the hypothesis that *Hamipterus* might have been less precocious than advocated for pterosaurs in general. The hind limbs have developed more rapidly compared to the forelimbs and might have been functional right after the animal hatched, suggesting newborns were likely to move around but were not able to fly. No tooth was found in the embryonic development, indicating newborns probably needed some parental care. The histological thin–sections from embryos to sub–adults all show fast growth bones. This paper also advanced the gregarious behavior of *Hamipterus*, and proposed that the Cretaceous storms might cause the mass mortality and buried fossils very fast.

Keywords *Hamipterus*; 3D embryos; embryonic development; storm eventsa ●



(责任编辑 祝叶华)