

达尔文翼龙的发现及其意义

吕君昌

中国地质科学院地质研究所, 北京 100037

摘 要: 达尔文翼龙为中等大小的翼龙类, 发现于辽宁省建昌县玲珑塔中侏罗世髫髻山组, 是目前已知唯一由原始类群(非翼手龙类)向进步类群(翼手龙类)演化的过渡类型。它既具有原始类群的特征: 比如尾长, 多于 20 节尾椎椎体, 且尾椎椎体由极度加长的、纤细的前后关节突及脉弧所包裹, 构成一僵硬的尾部, 第五脚趾具有两个长的趾节; 又具有进步类群的特征: 比如头骨加长, 鼻孔和眶前孔愈合为一大的鼻眶前孔, 颈椎椎体长, 没有或者颈肋退化; 翼掌骨与肱骨的比率介于原始类群和进步类群之间。达尔文翼龙的发现具有重要意义, 它填补了由原始翼龙类向进步翼龙类演化的空白, 为生物宏观演化(模块演化)机制-即组成生物体的模块在短时间内共同演化提供例证。从达尔文翼龙的骨骼结构变化上看, 空中丰富的食物来源(比如飞行能力差的、带羽毛的恐龙、滑翔的哺乳动物、小的翼龙及昆虫等), 可能为导致翼龙头骨和颈部首先演化的原因之一。达尔文翼龙的发现, 有可能打破对翼龙类传统分为两大类的方法。

关键词: 达尔文翼龙; 过渡类型; 中侏罗世; 辽西

中图分类号: Q915.23; P915.86 文献标志码: A 文章编号: 1006-3021(2010)02-129-08

The Discovery of *Darwinopterus* and Its Significance

LÜ Jun-chang

Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037

Abstract: *Darwinopterus*, a medium-sized pterosaur, was found in the Middle Jurassic Tiaojishan Formation of Linglengta, Jianchang County, western Liaoning Province. It is the only known transitional form from basal pterosaurs to pterodactyloids, and shares both primitive and derived characteristics. The primitive characteristics include long tail with more than 20 caudal vertebrae, which are surrounded by thin rod-like extensions of the zygapophyses and chevrons, and the fifth toe bearing two long digits, whereas the derived characteristics (pterodactyloid characteristics) include an elongated skull with antorbital and nasal openings fused into a large nasoantorbital fenestra, long cervical vertebrae with reduced or absent cervical ribs. The length ratio of the wing metacarpal to the humerus is between the basal pterosaurs and pterodactyloids. The discovery of *Darwinopterus* is highly significant, because it fills the gap between non-pterodactyloids and pterodactyloids and provides evidence of biological macroevolution mechanism (modular evolution theory), i.e., the entire modules, or groups of body features, evolved together within a relatively short period of time. In terms of the fundamental restructuring of the pterosaur bauplan, the high diversity of food sources from the air (such as feathered dinosaurs, gliding mammals, small pterosaurs and insects) might have been one of the causes responsible for the first evolution of the skull and neck. The discovery of *Darwinopterus* may challenge the traditional and simple classification of pterosaurs into two groups.

Key words: *Darwinopterus*; transitional form; middle Jurassic; western Liaoning

翼龙类是一群特殊的飞行爬行动物, 它们不属于恐龙类, 但是与称之为陆地霸王的恐龙类几乎同时产生于晚三叠世末期 (约 2.3 亿年), 并且开始适应于空中生活, 是地球历史上最早克服地球吸引力

本文由 973 项目(编号: 2006CB701405)和中国地质科学院地质研究所所长基金(编号: J0703)联合资助, 获中国地质科学院 2009 年度十大科技进展第八名。

收稿日期: 2010-03-25; 改回日期: 2010-04-10。

第一作者简介: 吕君昌, 男, 1965 年生。副研究员。主要从事中生代爬行动物(尤其是恐龙类和翼龙类)及其地层的研究。通讯地址: 100037, 北京市西城区百万庄大街 26 号。电话: 010-68999707。E-mail: Lujc2008@126.com。

的脊椎动物。它们在地球上生活了将近 1.6 亿年,最后与其同时代的其它爬行动物如陆地的恐龙类、水生爬行动物如沧龙、蛇颈龙类等同时绝灭于 6 千 5 百万年前的白垩纪末期。而后的飞行脊椎动物如鸟类和蝙蝠,它们的出现都比翼龙类晚得多。发现于德国的始祖鸟(*Archaeopteryx*)被普遍承认是最早的鸟类化石,生活在大约 1 亿 4 千万年前的晚侏罗世,而最早的蝙蝠-食指伊神蝠(*Icaronycteris index*)发现于美国科罗拉多始新世(大约 54.8~33.7 百万年)的绿河组(Green River Formation)(Jepson,1966)。翼龙类骨骼构造独特,比如头骨多孔,前肢特化为翼,它们的第四指(飞行指)的各个指节极度加长,而后肢退化,骨壁薄及骨骼高度中空等适应飞翔特征,相对于其同时代的其它脊椎动物化石来说,保存的几率也相对少,这也是翼龙化石发现的相对稀少的原因之一。

从传统意义上讲,翼龙类大体可分为两大类群(图 1):一类为头短、颈部短、具有相对短的翼掌骨及长的尾部(蛙嘴龙类除外),较原始的“喙嘴龙类”(也称之为非翼手龙类),它们一般产生于晚三叠世而绝灭于晚侏罗世;另一类为头长、颈部长、具有相对长的翼掌骨及短的尾部而比较进步的翼手龙类,始见于晚侏罗世,而绝灭于 6 千 5 百万年前的白垩纪末期。200 多年以来,古生物学家只发现这两大类群的化石,但却一直没有找到任何中间过渡类型

的化石代表。

大多数翼龙化石发现于海相或者是滨海相的地层中,并且多数可能与海洋环境有着密切的内在联系(Hazlehurst et al.,1992),比如世界上一些著名的化石产地及层位,德国晚侏罗世的索伦霍芬(Solnhofen)、巴西早白垩世的桑它纳组(Santana Formation)、英国晚白垩世早期的剑桥绿砂岩(Cambridge Greensand)(Unwin,2001)及美国坎萨斯的晚白垩世纽奥布拉拉组(Niobrara Formation)等均为海相沉积,而真正在陆相沉积中发现的翼龙类要少得多。其中,俄罗斯、中亚(哈萨克斯坦和乌兹别克斯坦)和蒙古的陆相地层中除了极少数如 *Sordes*、*Batrachognathus* 保存得相当完好外,多数化石都比较破碎(Bakhurina and Unwin, 1995; Unwin and Bakhurina, 2000)。

我国是陆相地层中发现翼龙类化石最丰富的国家之一,自从杨钟健于 1964 年首次记述产自新疆准噶尔盆地早白垩世确凿的翼龙化石——魏氏准噶尔翼龙(*Dsungaripterus weii*)以来,相继在陆相沉积中发现了越来越多的化石(杨钟健, 1973; 何信禄等, 1983; 董枝明, 1982; 蔡正全和魏丰, 1994)。尤其最近十几年来,在辽宁省西部及其周边地区(内蒙及河北)的陆相(湖泊相)地层中发现了大量的翼龙类化石,无论在种类、数量还是在保存状态上,已超过世界

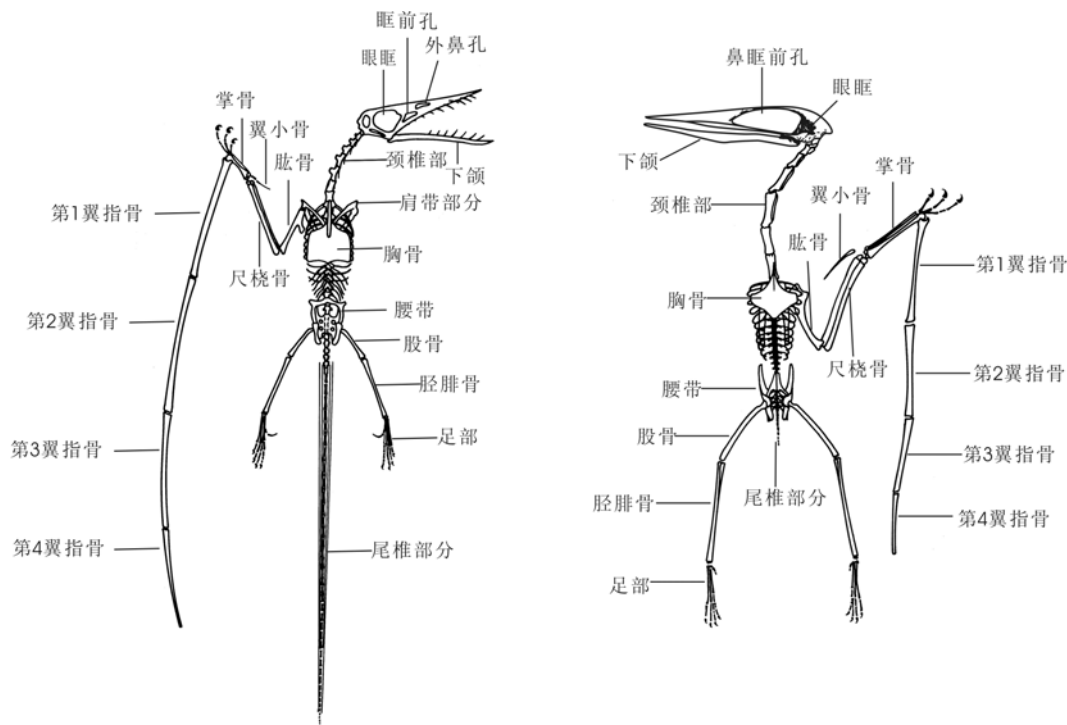


图 1 原始翼龙类(左)和进步翼手龙类(右)的骨架比较

Fig. 1 Skeleton comparison of primitive (left) and derived (right) pterosaurs

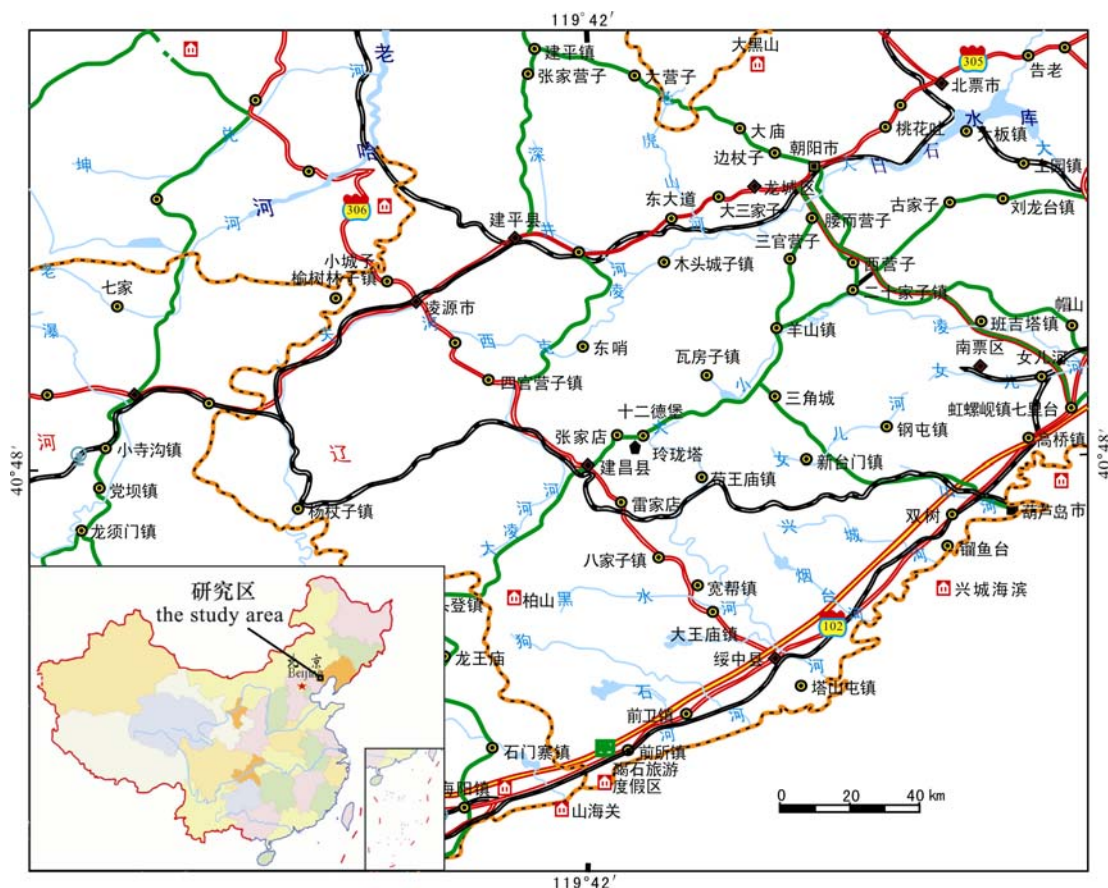


图2 化石产地交通位置图, 实心五角形代表化石产地。

Fig. 2 Map showing the fossil locality (solid pentagon)

上其它任何陆相地层中所发现的(姬书安、季强, 1997a, b, 1998; Ji et al., 1999; Wang and Lü, 2001; Wang et al., 2002; 李建军等, 2003; Lü, 2003; Wang and Zhou, 2003; Lü and Ji, 2005a, b; Lü and Yuan, 2005; Dong and Lü, 2005; 吕君昌、张宝堃, 2005; Wang et al., 2005; 吕君昌等, 2006; Wang et al., 2007; 2008; Lü, 2009a, b, 2010), 并且新的化石标本还在不断地被发现。但是在以上所发现大量的翼龙化石中, 根据其骨骼构造(头部、颈部、足部及尾部), 它们可以明显地归为两大类型之一(不是非翼手龙类就是翼手龙类), 绝无过渡类型的发现。世界著名的翼龙研究权威: 皮特·威冷霍芬博士根据翼手龙和喙嘴龙之间的骨骼构造对比, 认为翼手龙类应该是某种喙嘴龙的后代(Wellnhofer, 1991), 但是一直没有化石记录来证实这一点。而2009年达尔文翼龙的发现打破了这一局面。达尔文翼龙发现于辽宁省建昌县玲珑塔中侏罗世的髫髻山组(图2)。它是原始翼龙和进步翼龙之间的过渡类型, 它的发现证实了威冷霍芬博士的推断, 同时也为研究原始翼龙向进步翼龙演化机制提供了确凿证据。

2009年是英国博物学家、进化论奠基者查尔斯·达尔文(Charles Darwin 1809-1882)诞辰200周年以

及他的《物种起源》发表150周年, 为纪念这两大重要事件, 我们把这一珍贵的翼龙命名为模块达尔文翼龙(*Darwinopterus modularis*)(Lü et al., 2009)(图3)。模块达尔文翼龙的特征为: 吻端的齿列上具有15对间隔合适的细长、钉状的牙齿, 最长的牙齿位于齿列的前半部。并且它具有以下独特特征组合:



图3 模块达尔文翼龙的照片, 标尺长度10厘米

Fig. 3 Photo of *Darwinopterus modularis*, scale bar = 10 cm.

眼眶前孔愈合成一大孔(图 4a, b); 方骨倾斜; 颈椎椎体长, 具有低矮的神经棘和缺少或者退化的颈肋; 尾部长, 多于 20 节尾椎椎体, 且尾的局部被前-后加长的细棒状关节突及前后伸长的脉弧所包裹(图 4c); 相对短的翼掌骨, 小于肱骨长度的 66%; 以及第五脚趾具有两节加长的趾节等(图 4d)。

达尔文翼龙的发现, 可能会改变对翼龙类传统的分类方法。因为根据传统的二分方法, 达尔文翼龙既不属于原始的喙嘴龙类(非翼手龙类), 也不属于进步的翼手龙类。目前达尔文翼龙的材料丰富, 随着对这些材料的详细对比研究, 相信会对翼龙的传统系统分类方案有所突破。

达尔文翼龙的发现确认了两个明显的演化过程: 第一阶段为头骨和颈部的变化, 表现为头骨加长及鼻孔和眶前孔愈合成一大的眼眶前孔, 头骨重新组合因而导致脑的大小和容量增大并伴随着牙齿简单

化及颈椎的加长和颈肋的退化缺失; 第二阶段为颈部之后的脊柱及肢带(肩带和腰带)及肢骨的变化, 表现为尾部的缩短、翼掌骨的加长及足部第 5 趾的退化等(图 5)。

达尔文翼龙的发现同时也支持模块进化理论。模块进化理论表明动物的不同部分能够按照不同的速度进化, 即有些结构(模块)会进化得特别快。模块性使得生物体各部分之间的联系可能不那么紧密, 即模块具可分离的特征(Schlosser, 2005), 体现为在基干翼龙中有长尾和短尾翼龙同时存在(Lü et al., 2009)。模块进化理论可以解释达尔文翼龙具有进步和原始的组合特征。与身体的其他部分相比, 头部具有更大的优势, 它的进化加速加快, 表现为头骨加长, 鼻孔和眶前孔愈合成一大的眼眶前孔, 颈部的进化与头部同时, 表现为颈椎肋骨退化, 单个椎体加长, 从而增加其灵活性; 而身体其他部分的进

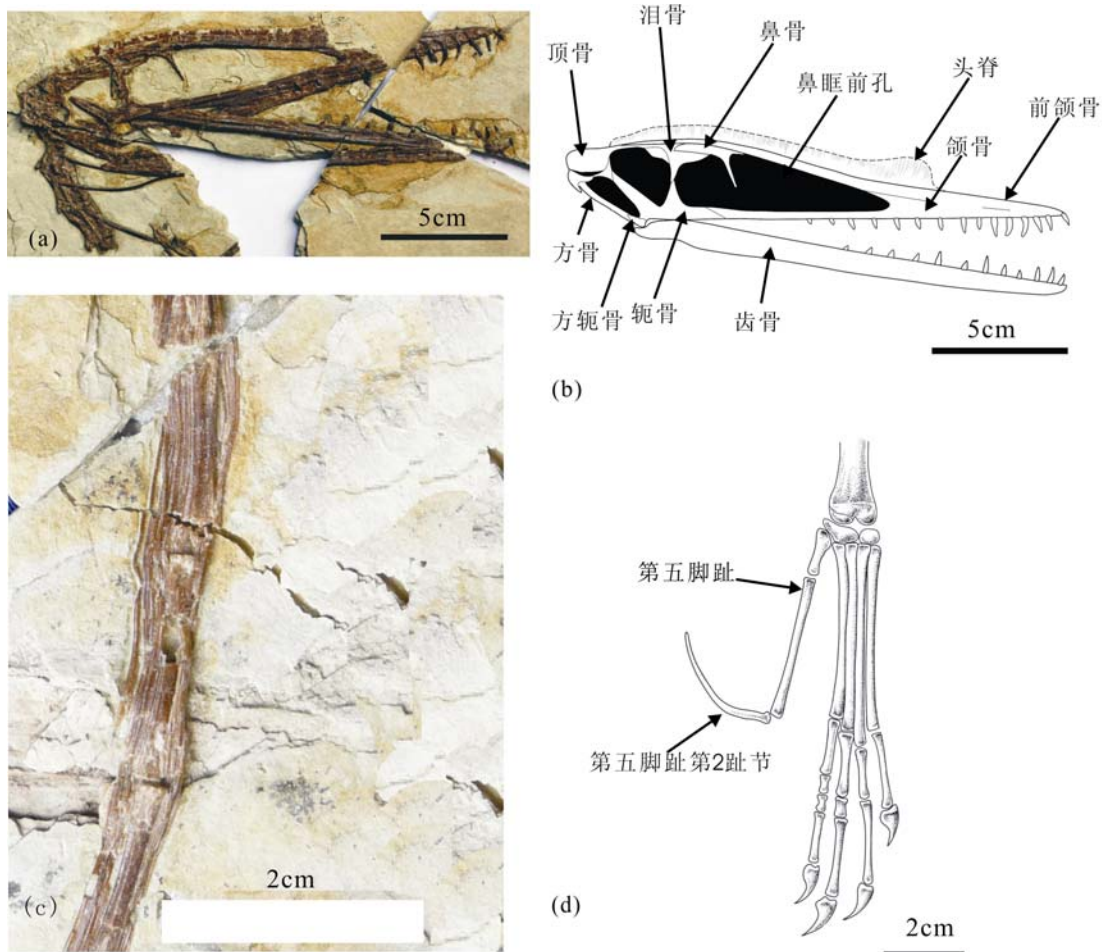


图 4 模块达尔文翼龙正型标本(ZMNH M8782): (a) 头骨和下颌右侧视, 1-4 颈椎背视; (b) 头骨复原图; (c) 尾椎体的详细构造; (d) 右足复原图(改自 Lü et al., 2009)

Fig. 4 Holotype ZMNH M8782 of *D. modularis*: (a) cranium and mandibles in the right lateral view, cervicals 1-4 in the dorsal view; (b) restoration of the skull; (c) details of the caudal vertebrae and bony rods that enclose them; (d) restoration of the right pes in the anterior view (modified after Lü et al., 2009)

化则是迟缓的。身体不同部分的微小变化随着时间流逝而逐渐积累, 自然选择机制可能对全部的模块产生了作用。

达尔文翼龙发现于大约 1.6 亿年前的中侏罗世髫髻山组, 比著名的、最早的鸟类-始祖鸟还要早大约 1 千万年。在这一时期发现的具有进步和原始特征的独特组合的达尔文翼龙展示了许多关于进步翼龙类从它们原始祖先类群演化方面的信息: 首先, 这一变化非常迅速, 且集中在短期之内。其次, 组成重要结构整个群体特征(也就是说模块)不是同时变化。首先是头部和颈部变化, 表现为头骨加长、鼻孔和眶前孔愈合一起形成大的鼻眶前孔, 颈椎具有不发育(退化)的颈肋等, 增加其颈部的灵活性, 这对于其在飞行过程中摄食是很重要的, 而在原始类群中, 头骨较短、鼻孔和眶前孔由骨骼所分开。颈部具有长而发育的颈肋, 使其颈部僵硬, 这样限制了其灵活性; 其次是身体的其它部分, 表现为翼掌骨加长, 翼掌骨与肱骨的长度之比率(约 66%)比原始类群的要大, 在原始类群中, 翼掌骨相对较短, 而在进步类群中这一比率相对大; 在尾部, 表现在尾椎体数目变少, 最后的演化才是足部(图 5)。这似乎看起来自然选择作用于整个模块并使其变化, 而不是通常所希望的只是对单个特征比如吻部的形状, 或者牙齿的形态等起作用。中侏罗世时期, 全球的地磁极性转换频繁(Gradstein et al., 2005), 火山活动剧烈, 气候也随之变化, 所有这些事件可能影响

生物体的正常活动, 因而加速生物变化, 是引起生物变异的重要原因之一。在这样的背景下, 生物的多样性发生了变化, 空中的食物来源丰富, 这可能是导致原始翼龙类向进步翼龙类演化的原因之一。

达尔文翼龙的尖锐而长的牙齿显示它是肉食性动物, 而其骨骼结构又显示它几乎肯定地在空中掠食。由于它具有长的尾部和脚上第 5 趾有两节长的趾节, 与其身体构成尾膜, 很明显, 这样会限制它们在陆地上活动的灵活性, 其动作会很缓慢以及笨拙, 但是其头骨和牙齿构造虽然不像其它典型吃鱼或者昆虫的那样, 但是也不能排除它们吃昆虫的可能性。与它们同时代的会飞行脊椎动物, 包括不同种类的翼龙(Lü, 2009b; Wang et al., 2009), 小的、会滑翔的哺乳动物——翔兽(Meng et al., 2006)以及鸽子大小食肉恐龙, 比如近鸟龙(Xu et al., 2009)(图 6), 与达尔文翼龙发现于同一层位, 很可能成为达尔文翼龙的食物。虽然我们对带羽毛恐龙的真正飞行能力仍然不清楚, 但是它们可能仅限于滑翔或者简单

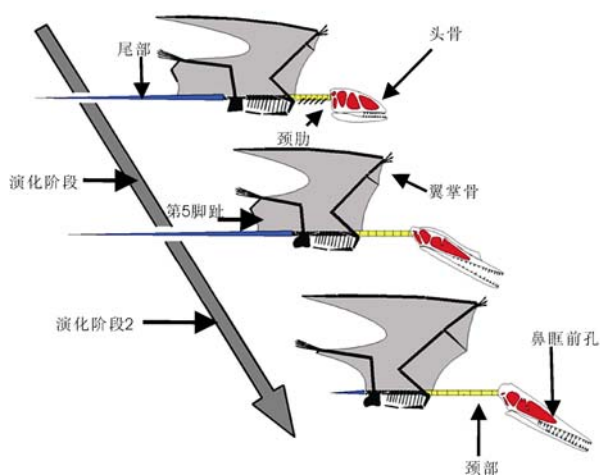


图 5 基干翼龙(上), 达尔文翼龙(中部)及翼手龙类(下)与背椎+荐椎长度关系的示意图。

箭头指演化方向(改自 Lü et al., 2009)

Fig. 5 Schematic restorations of a basal pterosaur (above), *Darwinopterus* (middle) and a pterodactyloid (below) standardized to the length of the DSV, with the arrow indicating direction of evolutionary transformations (modified after Lü et al., 2009)



图 6 达尔文翼龙空中掠食近鸟龙的复原图(由 Mark Witton 博士提供)

Fig. 6 Restoration of *Darwinopterus* hunting *Anchiornis* in the air (courtesy of Dr. Mark Witton)

的振翅飞翔和滑翔组合。因而,它们在空中的灵活性要比达尔文翼龙差的多。达尔文翼龙可能用它的长有具有尖锐牙齿的上下颌,不是在空中,就是当它快速掠过树枝或树叶时抓住它的食物,非常类似于现在的蝙蝠从树和灌木丛间掠食昆虫。

从达尔文翼龙头骨的形态上看,它可能为准噶尔翼龙类的原始类型(图7)。从达尔文翼龙-德国翼手龙-湖翼龙的头骨形态变化上看,有以下演化趋势:牙齿由多到少,吻端的牙齿逐渐退化,达尔文翼龙的吻端还具有牙齿,从德国翼手龙开始,最前端的牙齿退化缺失,上下颌的吻端形成尖锐的矛状,但前上颌脊前边缘以前的吻部仍有多枚牙齿;到了湖翼龙(=Phobetor, Lü et al., 2009),其前部的牙齿多数缺失,形成长矛状。眼眶的位置逐渐上移并变小,前上颌骨脊向后逐渐延伸到了湖翼龙向后延伸构成顶骨棒。

总之,达尔文翼龙发现的意义在于以下几个方面:1.填补了由原始翼龙(非翼手龙类)向进步翼龙(翼手龙类)演化的空白。2.为生物宏观演化机制提供例证。达尔文翼龙证明,头部和颈部首先演化,然后

为身体的其它部分,足部是最后演化的。3.从达尔文翼龙的骨骼结构变化上看,空中食物来源的丰富,可能为导致头骨和颈部首先演化的原因之一。4.达尔文翼龙的发现,有可能打破对翼龙传统的二分方法。

因此,达尔文翼龙的发现不论从翼龙的演化还是分类上都具有非常重要的意义。可以说是近百年来古脊椎动物化石的重大发现之一,它的发表引起了古生物学界的广泛关注。

参考文献:

- 蔡正全,魏丰. 1994. 浙江临海晚白垩世一翼龙新属种[J]. 古脊椎动物学报, 32(3): 181-194.
- 董枝明. 1982. 鄂尔多斯盆地一翼龙化石[J]. 古脊椎动物与古人类, 20(2): 115-121.
- 董枝明,孙跃武,伍少远. 2003. 辽西朝阳盆地早白垩世一新的无齿翼龙化石[J]. 世界地质, 22(1): 1-7.
- 何信禄,杨代环,舒纯康. 1983. 四川自贡大山铺中侏罗世一新翼龙化石[J]. 成都地质学院学报, 增刊 1: 27-33.
- 李建军,吕君昌,张宝堃. 2003. 记中国辽宁西部九佛堂组发现的中国翼龙一新种[J]. 古生物学报, 42(3): 442-447.
- 姬书安,季强. 1997. 辽宁西部翼手龙类化石的首次发现[J]. 地质学报, 71(1): 1-6.
- 姬书安,季强. 1998. 记辽宁一新翼龙化石(喙嘴龙亚目)[J]. 江苏地质, 22(4): 199-206.
- 吕君昌,张宝堃. 2005. 辽西义县组发现一新的翼手龙类化石[J]. 地质评论, 51(4): 458-46.
- 吕君昌,姬书安,袁崇禧,季强. 2006. 中国的翼龙类化石[M]. 北京: 地质出版社, 147.
- 杨钟健. 1973. 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, 11: 18-35.

References:

- BAKHURINA N N., UNWIN D M. 1995. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia[J]. Historical Biology, 10: 197-245.
- CAI Zheng-quan., WEI Feng. 1994. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China[J]. Vertebrata Palasiatica, 32(3): 181-194(in Chinese with English abstract).
- DONG Zhi-ming. 1982. On a new Pterosaur (*Huanhepterus quingyangensis* gen.et.sp.nov.) from Ordos, China[J]. Vertebrata Palasiatica, 20(2): 115-121 Beijing(in Chinese with English abstract).
- DONG Zhi-ming, SUN Yue-wu, WU Shao-yuan. 2003. On a new pterosaur from the Lower Cretaceous of Chaoyang Basin, Western Liaoning, China[J]. Global Geology, 22(1): 1-7(in Chinese with English abstract).
- DONG Zhi-ming, LÜ Jun-chang. 2005. A new ctenochasmatid pterosaur from the Early Cretaceous of Liaoning Province[J]. Acta Geologica Sinica, 79(2): 164-167.
- GRADSTEIN F. M., OGG J. G., SMITH A. G. 2005. A Geological

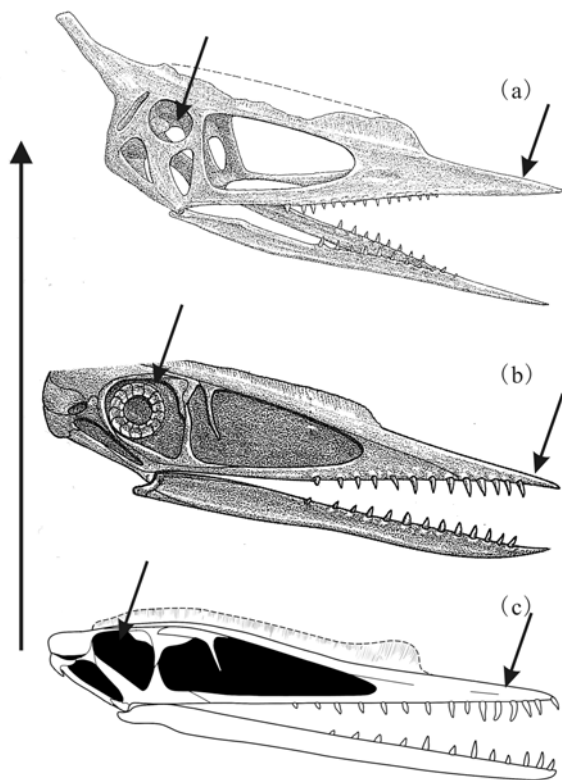


图7 达尔文翼龙(a)、德国翼手龙(b)及湖翼龙(c)头骨比较。箭头指主要演化位置及演化趋势。b, c 引自 Wellnhofer, 1991.

Fig. 7 Skull comparisons of *Darwinopterus* (a), *Germanodactylus* (b) and *Noripterus* (c). Arrows point to the main evolutionary positions and tendency. b, c after Wellnhofer, 1991.

- Timescale 2004[M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- HE Xin-lu, YANG DAI-huan, SHU Chun-kang. 1983. A new pterosaur from the middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan[J]. Journal of Chengdu College, Geology Supplement, 1: 27-33(in Chinese with English abstract).
- HAZLEHURST G A, RAYNER J M V. 1992: Flight characteristics of Triassic and Jurassic Pterosauria: an appraisal based on wing shape[J]. Paleobiology, 18(4): 447-463.
- JEPSEN G L. 1966. Early Eocene bat from Wyoming[J]. Science, 154(3754): 1333-1339.
- JI Shu-an, JI Qiang. 1997a. Discovery of a new pterosaur in western Liaoning, China[J]. Acta Geologica Sinica (Chinese edition), 71(1): 1-4.
- JI Shu-an, JI Qiang. 1997b. Discovery of a new pterosaur in western Liaoning, China[J]. Acta Geologica Sinica (English edition), 71(2): 115-121.
- JI Shu-an, JI Qiang. 1998. A new fossil pterosaur (Rhamphorhynchoidea) from Liaoning[J]. Jiangsu Geology, 22(4): 199-206(in Chinese with English abstract).
- JI Shu-an, JI Qiang, PADIAN K. 1999. Biostratigraphy of new pterosaurs from China[J]. Nature, 398: 573-574.
- LI Jian-jun, LÜ Jun-chang, ZHANG Bao-kun. 2003. A new Lower Cretaceous sinopterid pterosaur from the western Liaoning, China[J]. Acta Palaeontologica Sinica, 42(3): 442-447(in Chinese with English abstract).
- LÜ Jun-chang, AZUMA Y, Dong Zhi-ming, BARSBOLD R, KOBAYASHI Y, LEE YUONG-NAM. 2009. New material of dsungaripterid pterosaurs (Reptilia: Pterosauria) from western Mongolia and its paleoecological implications. Geological Magazine, 146(5), 690-700.
- LÜ Jun-chang. 2003. A new pterosaur: *Beipiaopterus chenianus*, gen. et sp. nov. (Reptilia: Pterosauria) from Western Liaoning Province of China[J]. Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum, 2: 153-160.
- LÜ Jun-chang. 2009a. A new non-pterodactyloid pterosaur from Qinglong County, Hebei Province of China[J]. Acta Geologica Sinica, 83(2): 189-199.
- LÜ Jun-chang. 2009b. A baby pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of Ningcheng, Inner Mongolia, China[J]. Acta Geologica Sinica, 83(1): 1-8.
- LÜ Jun-chang. 2010. A new boreopterid pterodactyloid pterosaur from the Early Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, northeastern China[J]. Acta Geologica Sinica, 84 (2): 241-246.
- LÜ Jun-chang, DU Xiang-ke, ZHU Qi-zhi, CHENG Xi-kan, LUO De-xin. 1997. Computed tomography (CT) of braincase of *Dsungaripterus weii* (Pterosauria)[J]. Chinese Science Bulletin, 42(13): 1125-1130.
- LÜ Jun-chang, WANG Xiao-lin. 2001. Soft tissue in an Early Cretaceous pterosaur from Liaoning Province, China[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 21(3: sl): 74A.
- LÜ Jun-chang, JI Qiang. 2005a. A new ornithocheirid from the Early Cretaceous of Liaoning Province, China[J]. Acta Geologica Sinica, 79(2): 157-163.
- LÜ Jun-chang, JI Qiang. 2005b. New azhdarchid pterosaur the Early Cretaceous of western Liaoning[J]. Acta Geologica Sinica, 79(3): 301-307.
- LÜ Jun-chang, ZHANG Bao-kun. 2005. New pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of Western Liaoning[J]. Geological Review, 51(4): 458-462.
- LÜ Jun-chang, KOBAYASHI Y, YUAN Chong-xi, JI Shu'an, JI Qiang. 2005. SEM observation of the wing membrane of *Beipiaopterus Chenianus* (Pterosauria)[J]. Acta Geologica Sinica, 79(6): 766-769.
- LÜ Jun-chang, YUAN Chong-xi. 2005. New tapejarid pterosaur from western Liaoning, China[J]. Acta Geologica Sinica, 79(4): 453-458.
- LÜ Jun-chang, GAO Chun-ling, LIU Jin-yuan, MENG Qing-jin, JI Qiang. 2006. New material of the pterosaur *Eopteranodon* from the Early Cretaceous Yixian Formation, western Liaoning, China[J]. Geological Bulletin of China, 25(5): 565-571.
- LÜ Jun-chang, GAO Chun-ling, MENG Qing-jin, LIU Jin-yuan, JI Qiang. 2006. On the systematic position of *Eosipterus yangi* Ji et Ji, 1997 among pterodactyloids[J]. Acta Geologica Sinica, 80 (5): 643-646.
- LÜ Jun-chang, JI Shu'an, YUAN Chong-xi, GAO Yu-bao, SUN Zhen-yuan, JI Qiang. 2006. New pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning[C]//In Lü J C, Kobayshi Y, Huang D & LEE Y-N. (eds.) Papers from the 2005 Heyuan International Dinosaur Symposium. Beijing: Geological Publishing House, 197-205.
- LÜ Jun-chang, JI Shu'an, YUAN Chong-xi, JI Qiang. 2006. *Pterosaurs from China*[M]. Beijing: Geological Publishing House.
- LÜ Jun-chang, JIN Xing-sheng, UNWIN D M, ZHAO Li-jun, AZUMA Y, JI Qiang. 2006. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China with comments on the systematics of tapejarid pterosaurs[J]. Acta Geologica Sinica, 80(3): 315-326.
- LÜ Jun-chang, UNWIN D M, JIN Xingsheng, LIU Ying-qing, JI Qiang. 2009. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull[J]. Proceedings of the Royal Society B: doi:10.1098/rspb.2009.1603.
- MENG Jin, HU Yao-ming, WANG Yuan-qing, WANG Xiaolin, LI Chuan-kui. 2006. A Mesozoic gliding mammal from north-eastern China[J]. Nature, 444: 889-893.
- SCHLOSSER G. 2005. Amphibian variations: the role of modules in mosaic evolution[M]. In Modularity (eds. W. Callebaut and D. Rasskin-Gutman), Cambridge, MA: MIT Press, pp. 143-179.
- UNWIN D M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England[J]. Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftlichen Reihe, 4: 189-221.
- UNWIN D M, BAKHURINA N N. 1994. *Sordes pilosus* and the nature of pterosaur flight apparatus[J]. Nature, 371: 62-64.
- UNWIN D M., BAKHURINA N N. 2000. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia in The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia (eds. Benton, M J, Shishkin M A, Unwin D M and Kurochkin E.N)[M]. Cambridge University Press, pp. 420-433.
- WANG Xiao-lin, LÜ Jun-chang. 2001. The discovery of a ptero-

- dactylid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China[J]. Chinese Science Bulletin 46(13): 1112-1117.
- WANG Xiao-lin, ZHOU Zhong-he. 2003. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China[J]. Vertebrata Palasiatica 41(1): 34-41.
- WANG Xiao-lin, ZHOU Zhong-he, ZHANG Fu-cheng, XU Xing. 2002. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and "hairs" from Inner Mongolia, northeast China[J]. Chinese Science Bulletin 47(3): 226-230.
- WANG Xiao-lin, KELLNER A W A, ZHOU Zhong-he, CAMPOS D A. 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China[J]. Nature, 437: 875-879.
- WANG Xiao-lin, KELLNER A W A., ZHOU Zhong-he, CAMPOS D A. 2007. A new pterosaur (Ctenochasmatidae, Archaeopterygiformes) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China[J]. Cretaceous Research 28: 245-260.
- WANG Xiao-lin, CAMPOS D A., ZHOU Zhong-he, KELLNER A W A. 2008. A primitive istiodactylid pterosaur (Pterodactyloidea) from the Jiufotang Formation (Early Cretaceous), northeast China[J]. Zootaxa 1813: 1-18.
- WANG Xiao-lin, KELLNER A W A, JIANG Shun-xing, MENG Xi. 2009. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências 81(4): 793-812.
- WELNHOFER P. 1991. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs[M]. London: Salamander Books.
- XU Xing, ZHAO Qi, NORELL M, SULLIVAN C, HONE D, ERICKSON G, WANG Xiao-lin, HAN Feng-lu, GUO Yu. 2009. A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin[J]. Chinese Science Bulletin, 54: 430-435.
- YOUNG C C. 1964. On a new pterosaur from Sinkiang, China[J]. Vertebrata Palasiatica, 8(3): 221-255(in Chinese with English summary).
- YOUNG C C. 1973. Pterosaurs from Wuerho[J]. Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology. Academia Sinica, 11: 18-35(in Chinese).