

亚洲地区晚侏罗至早白垩世陆地脊椎动物生态功能多样性演化

喻宇宸¹, 黄元耕^{1*}, 冯学谦¹, 王向东², 赵赫³, 郭镇¹, 李子珩¹, 黄鑫月¹, 曹田靖¹, 辛佰仑¹, 陈中强¹

1. 中国地质大学（武汉）地质微生物与环境全国重点实验室，武汉 430078
2. 中国地质大学（武汉）地质过程与矿产预测全国重点实验室，武汉 430078
3. 中国地质大学（武汉）海洋学院，武汉 430074

* 通讯作者, E-mail: yghuang@cug.edu.cn

摘要 在侏罗纪-白垩纪转折期，全球生态系统经历显著重组，约 20% 的海洋生物灭绝，陆地上鳄形目、翼龙及四足动物多样性锐减，体型较大的类群受影响尤甚。然而，该时期陆地生态多样性的演化仍缺乏系统约束。亚洲地区保存连续的晚侏罗世至早白垩世地层，脊椎动物化石丰富，为重建该转折期陆地生态演化提供理想材料。本研究收集亚洲脊椎动物出现记录，结合生活习性、食性与体型信息建立生态分类体系，并通过体型量化与重采样校正采样偏差。结果显示，大型蜥臀目恐龙（下降 50 - 80%）、龟类（40 - 50%）和哺乳动物（60 - 70%）多样性显著下降，而淡水鱼类及部分爬行动物受影响较小。生态空间分析表明，该转折期亚洲陆地生态系统在物种多样性与功能结构上均发生显著调整。此外，相关性分析表明植被更替促进了水生类群多样性上升，而气候变暖与干旱化趋势对陆生类群多样性产生明显抑制作用。

关键词 早白垩世，物种多样性，功能多样性，生态空间，生物群

中图分类号: Q958

收稿日期: 2025-10-03

Evolution of Functional Diversity in Terrestrial Vertebrates from the Late Jurassic to Early Cretaceous in Asia

基金项目: 国家自然科学基金项目 (42377205), 广东省自然科学基金 (2024A1515012584), 湖北省创新群体项目 (2025AFA048), 中国地质大学 (武汉) 中央高校基本科研业务费资助项目 (2025XLA122) 和古生物学与油气地层应用全国重点实验室开放课题 (223111)

作者简介: 喻宇宸 (2002-), 男, 硕士研究生, 主要从事地球生物学相关研究。ORCID: 0009-0006-5878-6829. E-mail: yuyuchen@cug.edu.cn;

通讯作者: 黄元耕, ORCID: 0000-0002-2900-3331. E-mail: yghuang@cug.edu.cn;

Yuchen Yu¹, Yuangeng Huang^{1*}, Xueqian Feng¹, Xiangdong Wang², He Zhao³, Zhen Guo¹, Ziheng Li¹, Xinyue Huang¹, Tianjing Cao¹, Bailun Xin¹, Zhongqiang Chen¹

¹ State Key Laboratory of Geomicrobiology and Environmental Changes, China University of Geosciences (Wuhan),
68 Jincheng Street, Wuhan 430078, China

² State Key Laboratory of Geological Processes and Mineral Resources, China University of Geosciences (Wuhan),
68 Jincheng Street, Wuhan 430078, China

³ College of Marine Science and Technology, China University of Geosciences (Wuhan), 388 Lumo Road, Wuhan
430074, China

Abstract: During the Jurassic–Cretaceous (J–K) transition, global ecosystems underwent profound changes. Studies on biodiversity during this period indicate that approximately 20% of marine species went extinct in shallow-sea environments, while on land, crocodyliform diversity declined by 55%–75%, and tetrapods and pterosaurs experienced a 75%–80% reduction in diversity. Overall, larger-bodied taxa were disproportionately affected. However, the evolutionary trajectory of terrestrial ecological diversity during this pivotal transition remains poorly constrained. In Asia, stratigraphic successions spanning the Late Jurassic to Early Cretaceous are well developed and have yielded abundant vertebrate fossils, making the region a key area for reconstructing the evolutionary history of terrestrial ecological diversity across the J–K transition. In this study, we compiled occurrence data of vertebrate fossils from the Late Jurassic to Early Cretaceous of Asia and integrated species-level ecological traits for analysis. Ecological classification was established based on habitat, diet, and body size, with body size data measured to refine trait differentiation. Resampling methods were applied to correct for sampling bias and uneven sample sizes. The results show that large-bodied saurischian dinosaurs (by approximately 50%–80%), turtles (about 40%–50%), and mammals (about 60%–70%) experienced marked declines in diversity across the J–K boundary, whereas freshwater fishes and some other reptilian groups were less affected. Analyses of ecospace structure reveal substantial adjustments in both species diversity and functional structure within Asian terrestrial ecosystems during the J–K transition. Furthermore, responses to environmental factors varied markedly among clades: overall, vegetation changes appear to have promoted increases in aquatic diversity, whereas climatic warming and increasing aridity exerted strong suppressive effects on the diversity of terrestrial groups.

Key words: Early Cretaceous, taxonomic diversity, functional diversity, ecospace, biota

0 引言

自寒武纪生命大爆发开启显生宙的演化篇章以来，地球生物多样性虽历经数次重大冲击，却总能在漫长地质时间尺度中完成自我修复，最终构筑起当代繁复多元、生机盎然的生态格局。在此演化进程中，生物集群灭绝事件扮演着关键角色：它既是淘汰旧物种的筛选机制，也是为新物种开辟道路的重要推手，深刻重塑着地球的生物面貌与生态格局，因而长期以来

一直是地球科学研究的核心议题(戎嘉余和黄冰, 2014; 沈树忠和张华, 2017)。除学界广泛关注的“五次生物大灭绝”(The Big Five)事件外, 显生宙地层中亦记录了诸多规模次之的灭绝事件, 侏罗纪–白垩纪(J–K)转折期的生物衰退便是典型例证。据地质记录显示, 这一时期浅海环境中约 20% 的海洋生物类群彻底消失(Melott and Bambach, 2014); 陆地生态系统同样遭受重创, 鳄形目生物多样性骤降 55%–75%(Tennant et al., 2016a), 四足动物与翼龙类群更是经历了 75%–80% 的多样性衰退(Tennant et al., 2016b, 2017)。此次 J–K 灭绝事件不仅深刻改变了生物群的构成, 使白垩纪生物面貌与侏罗纪形成鲜明分野, 更为恐龙类群在白垩纪最后的辉煌奠定了演化基础。

然而, 当前关于 J–K 灭绝事件的研究比较有限, 难点之一在于 J–K 地层界线的划分尚有争论, 还未建立全球标准的“金钉子”(GSSP) (Remane, 1991; Renne et al., 1992; Rogov et al., 2010)。此外, 侏罗纪时期陆地地层数量、物种记录及出现点数量均显著多于早白垩世(Tennant et al., 2016b), 这种地层和化石不均匀情况进一步增加了该时期灭绝事件研究的复杂性和不确定性。这一时期的环境背景亦发生剧烈变动, 包括全球性海退(Miller et al., 2005; Haq, 2014; Van Der Meer et al., 2022)、华北克拉通在 155–147 Ma 期间发生大规模真极移 (True Polar Wander, TPW), 向南迁移约 12°, 气候由湿润、温暖向干热转型(Yi et al., 2019; Hou et al., 2024), 以及华北克拉通破坏的开幕(Zhou and Wang, 2017; 朱日祥等, 2020)。

目前, 关于 J–K 灭绝事件的驱动机制尚无统一定论, 研究普遍认为其可能与显著的海平面变化(Tennant et al., 2016b, 2016a, 2017)及华北克拉通大规模真极移事件(Van Der Voo et al., 1999; Yi et al., 2019; Hou et al., 2024)密切相关。这些潜在机制与该时期灭绝事件所呈现的选择性模式基本一致: 全球性海退导致浅海环境大幅萎缩和浅海生境严重丧失, 进而对多类海洋生物群体造成显著冲击, 表现为多样性显著下降(Tennant et al., 2016b); 与此同时, 陆生生物中体型较大的类群受灭绝事件影响更为严重, 可能反映出在气候趋向干热条件下, 环境压力对体型结构的明显筛选作用(Meiri, 2011; Tennant et al., 2017)。此外, 在 J–K 过渡期还伴随区域性构造活动增强、气候波动加剧及生态系统结构重组, 这些因素可能协同驱动了生物多样性的剧烈变化, 并导致不同类群在时空分布和生态功能上表现出差异性的响应, 进一步加剧了灭绝事件的复杂性与多样性特征。

亚洲地区在晚侏罗世至早白垩世期间发育了两个著名的特异埋藏生物群: 燕辽生物群和热河生物群(Zhou et al., 2003, 2021; Zhou and Wang, 2010, 2017; Pan et al., 2013; Benton, 2024)。

这两大生物群化石保存完善，其中包括带有软组织、羽毛及胃容物的标本，不仅为揭示古生态系统的组成提供了珍贵材料，也为重建古食物网结构和解析生物间相互作用提供了关键证据(O'Connor et al., 2019)。热河生物群的起源、繁盛与衰亡过程与华北克拉通破坏及其引发的一系列地貌、构造和环境变迁密切相关(Pan et al., 2013; Zhou et al., 2021; 朱日祥等, 2020; 任文秀等, 2025)，反映了区域构造–环境–生物演化之间的紧密耦合关系，这些特异埋藏化石群为研究晚侏罗世至早白垩世生物多样性演化、群落结构变化提供了系统的数据基础。

当前，关于陆地生态系统生态空间结构的研究仍然相对薄弱，现有成果大多集中在海洋生物生态空间划分方面(Bambach et al., 2007; Bush et al., 2007)，这些研究通过生态单元划分揭示了不同生物类群在环境变化背景下的生态格局与演化模式(Chen and Benton, 2012; Huang et al., 2023)。近年来，部分研究尝试将这一基于海洋生物的生态单元划分方案拓展应用于陆地生态系统(Cribb et al., 2023)，这一新的研究思路为深入认识陆生生物的群落结构和功能格局演变提供了重要的方法学参考。在该方法框架下，可以通过将陆地脊椎动物划分为不同的功能类群(functional group)，进一步探讨其在生态空间中的分布与演变特征。同时，借助于 Shareholder quorum subsampling (SQS) 重采样方法(Alroy, 2010, 2020)，能够有效解决因化石记录不完整和生物多样性变化而造成的不均匀抽样问题，从而在数据分析中获得更为可靠的结果。基于这一思路，本文结合已有大量关于亚洲地区陆地脊椎动物的研究成果与化石出现(occurrence)记录数据，研究两个核心问题：(1) 在晚侏罗世至早白垩世期间，亚洲地区陆地生态系统的整体结构随时间如何发生演变；(2) 该地区陆地脊椎动物物种多样性变化与哪些环境因素存在显著关联。

1 材料与方法

1.1 数据收集

本文使用的化石数据来源于古生物学数据库 The Paleobiology Database (PBDB)，于 2025 年 9 月 2 日下载了亚洲地区早白垩世和晚侏罗世 (174.7–100.5 Ma) 的陆地脊椎生物实体化石记录 (1394 条化石出现数据)，并且对于可能包含海洋物种的龟类、鳄形目以及软骨鱼类按照科一级的进一步筛选(Wilberg et al., 2019; Castillo-Visa et al., 2022)，仅保留淡水陆相生物。针对 PBDB 数据库对中国化石数据收集不全的问题，本文又针对性的对于热河生物群数据进行了对比补充(Zhou and Wang, 2010)。得到最终数据包括了翼龙、鸟臀目恐龙、蜥臀目恐龙 (包含鸟类)、哺乳动物、蜥蜴类、鳄形目、两栖纲、龟类、软骨鱼类以及鱼类 (非软骨鱼) 共计

10 个门类的物种，共计 1478 个出现点，754 个属，857 个种。对于物种的定年，选取 PBDB 数据库中依据地层提供的时间跨度(early/late interval)，并根据最新版国际地质年代表(The ICS international chronostratigraphic chart v2024/12)得到每个阶的具体年代。

表 1 陆地生物生态特征划分标准
Table 1 Classification for Ecological Characteristics of Terrestrial Vertebrates

生态特征	描述	例子
生活习性 (tiering)		
1-水生 (aquatic)	在水中繁殖，生活	鱼类
2-两栖 (amphibious)	能短暂离开水体，但依然依靠水体繁殖	肺鱼和两栖类
3-穴居 (troglobitic)	在地下生活 (例如洞穴)	少数哺乳动物
4-地面生活 (ground dwelling)	地面上生活	大部分爬行动物，部分哺乳动物
5-树上生活 (arboreal)	大部分时间在高植被上生活	大部分哺乳动物
6-空中生活 (aerial)	大量时间在空中，且需要利用飞行完成日常活动	鸟类、翼龙
食性 (diet)		
1-滤食性 (filter feeding)	通过滤食水体中的食物颗粒存活	翼龙
2-植食性 (herbivore)	以植物作为主要能量来源	部分哺乳动物，爬行类
3-杂食性 (omnivore)	以动物组织，植物为食	部分哺乳动物，爬行类
4-肉食性 (carnivore)	通过腐食、捕食到的动物组织作为主要能量来源	爬行类，哺乳动物，鱼类
体型 (size of body)		
1-非常小 (tiny)	<50cm	鱼类，哺乳动物，青蛙
2-很小 (very small)	50~100cm	部分爬行类，哺乳动物
3-小 (small)	101~200cm	部分爬行类
4-中 (medium)	201~500cm	部分爬行类
5-大 (large)	501~800cm	爬行类，以恐龙为主
6-很大 (very large)	801~1500cm	爬行类，以恐龙为主
7-非常大 (extremely large)	>1500cm	爬行类，以蜥臀目恐龙为主

同时，本文借鉴古生态研究中广泛采用的生活习性—运动性—食性功能分类方案 (Bambach et al., 2007; Bush et al., 2007)，并参照近期应用于陆地生态结构研究中的方法(Cribb et al., 2023)，在此基础上增加体型数据作为生态功能指标，选取生活习性—食性—体型以更细致划分陆地脊椎物种生态位。针对陆地脊椎动物的特点，对上述四类特征作如下处理 (表 1)：生活型 (tiering) 按生境与行为划分为七类，包括水生 (aquatic)、两栖 (amphibious)、地穴 (troglobitic)、地栖 (ground-dwelling)、树栖 (arboreal) 和空中生活 (aerial)；食性 (diet) 分为植食 (herbivore)、杂食 (omnivore)、肉食 (carnivore) 和滤食 (filter-feeding) 四种。其中，体型数据以头体长 (snout-vent length, SVL) 表示，翼龙类则采用翼展 (wing span)。为减少个体、性别及保存状态所致误差，将体型划分为七个等级(Reeves et al., 2021)。其中对于部分不明确体型的物种主要借助头骨等骨骼要素或亲缘关系最近的已知体型的物种进行估算

(Huang et al., 2021; 黄元耕等, 2025)。

1.2 分析方法

数据分析与可视化主要基于 R 语言 v4.4.3 以及 PAST 软件(Hammer et al., 2001)完成。其中稀疏化分析以及多维度非度量分析 (NMDS) 利用 PAST 软件完成, 并将得到的数据通过 R 完成可视化。重采样分析 (SQS, Shareholder Quorum Subsampling) 计算通过 R 代码以及 divDyn 包 (v0.8.2) 的 subsample 函数(Kocsis et al., 2019)完成, 同时还利用 divDyn 包计算了原始数据以及重采样后的数据的物种多样性变化以及新生率和灭绝率变化 (图 2; 附图 7), 对于功能群相对含量的分析参考了(Cribb et al., 2023)的分析。

同时, 为探讨物种多样性变化与环境因素之间的耦合关系, 本研究采用 AICc 模型选择及 Spearman 与 Pearson 相关系数拟合分析对多元数据进行量化检验, 其中 Pearson 与 Spearman 相关系数仅反映变量关联程度与方向, 不暗示因果。Pearson (r) 为参数统计量, 由协方差与标准差乘积比值计算, 刻画原始数据线性关联; Spearman (ρ / r_s) 为非参数统计量, 经秩次转换推导, 捕捉变量单调关联 (无需严格线性)。选取了被子植物和裸子植物物种多样性变化 (Lehtonen et al., 2017)、海平面变化 (Van Der Meer et al., 2022)、全球温度变化 (Judd et al., 2024)、大气二氧化碳浓度变化 (Foster et al., 2017) 以及亚洲华北克拉通极移变化 (Hou et al., 2024) 共 2 个生物相关环境因子以及 4 个非生物相关环境因子 (附图 6)。分析中还额外引入各阶总地层数随时间变化作为拟合因子, 以校正采样强度差异对多样性估计的潜在干扰。Spearman 与 Pearson 相关系数分析基于 R 自带的 cor.test 函数完成, 而 AICc 拟合与模型选择则通过 AICcmodavg 包 (v2.3-4) 实现。

本文在研究过程中充分考虑了燕辽、热河生物群的潜在影响。这类具有特殊保存条件的埋藏生物群往往富集大量仅出现一次的物种 (singleton), 此类 singleton 的高比例可能会对整体多样性评估、群落结构判定及后续统计分析结果产生显著干扰。因此, 为了降低这一偏差, 本研究在数据处理中引入了 SQS 重采样方法 (Alroy, 2010, 2020), 通过标准化采样强度来削弱异常样本对结果的影响。同时, 为检验这种特异埋藏生物群对分析的敏感性, 研究分别设定了包含与排除燕辽、热河生物群两种极端情境, 对稀疏化分析、NMDS 分析以及物种多样性分析均进行了平行处理与对比。在不同情境下获得的多样性格局、群落结构以及统计关系若保持一致, 则可进一步验证结果的稳健性与可靠性, 并将该一致性结果作为最终的解释基础。

2 结果与讨论

2.1 物种多样性演化

亚洲地区在侏罗纪晚期钦莫利阶至白垩纪早期瓦兰今阶期间，陆地脊椎动物经 SQS 重采样后的物种多样性呈现显著下降，直至早白垩世中期阿普特阶才出现明显恢复（图 1A，2；附图 7），这与欧洲地区的变化趋势相符(Tennant et al., 2016b, 2017)。同时陆地脊椎动物各物种也出现了相似的趋势：具有飞行能力，在侏罗纪占据空中生态位的翼龙相比于侏罗纪，白垩纪早期物种多样性明显下降（图 1B），其可能与早白垩世鸟类的崛起有关(Yu et al., 2023)，翼龙的生态位逐渐被鸟类占据从而向沿海地区，以及向大体型的趋势发展(Benson et al., 2014)；占据陆地生态位主导地位的恐龙也出现类似现象——鸟臀目恐龙在侏罗纪晚期的物种多样性明显高于早白垩世的物种多样性，蜥臀目恐龙也在晚侏罗世晚期出现明显的物种多样性下降（图 1C），这也侧面反映了此次灭绝的选择性，趋向于大体型的蜥臀目恐龙(Tennant et al., 2016b, 2017)；哺乳动物、鳄形目、两栖纲以及龟类也在侏罗纪 - 白垩纪界限前后出现了不同程度的物种多样性下降，特别是陆地龟类物种多样性下降最为明显（图 1D, E），与全球的变化趋势相符(Tennant et al., 2016b, 2016a)；水生的鱼类和软骨鱼类也出现了类似的现象（图 1F）。

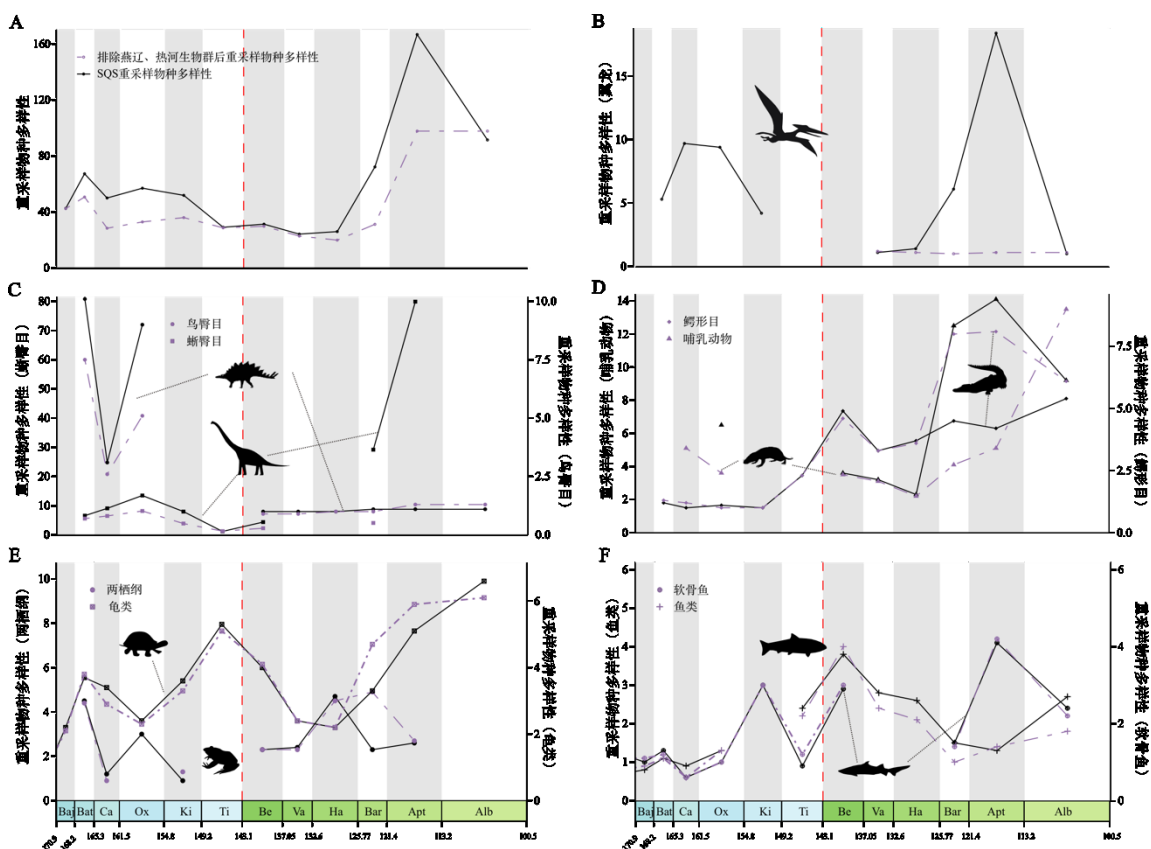


图 1 晚侏罗世至早白垩世亚洲地区陆地脊椎动物重采样物种多样性变化

A. 亚洲地区所有陆地脊椎动物出现点数据重采样物种多样性 ($q = 0.3$); B. 翼龙重采样物种多样性; C. 蜥臀目 (方形) 和鸟臀目 (圆形) 重采样物种多样性; D. 鳄形目 (菱形) 和哺乳动物 (三角形) 重采样物种多样性; E. 两栖类 (圆形) 和龟类 (方形) 重采样物种多样性; F. 软骨鱼类 (圆形) 和其它鱼类 (十字形) 重采样物种多样性; 黑色实线代表所有出现点数据重采样结果, 紫色虚线代表排除热河、燕辽生物群后重采样结果。Baj, 巴柔阶; Bat, 巴通阶; Ca, 卡洛夫阶; Ox, 牛津阶; Ki, 钦莫利阶; Ti, 提塘阶; Be, 贝里阿斯阶; Va, 瓦兰今阶; Ha, 欧特里夫阶; Bar, 巴雷姆阶; Apt, 阿普特阶; Alb, 阿尔布阶。

Fig. 1 Subsampled diversity of terrestrial vertebrates in Asia from the Late Jurassic to the Early Cretaceous

A. SQS diversity of all terrestrial vertebrates in Asia based on occurrence data ($q = 0.3$); B. SQS diversity of Pterosaurs; C. SQS diversity of Saurischia (squares) and Ornithischia (circles); D. SQS diversity of Crocodyliformes (diamonds) and Mammals (triangles); E. SQS diversity of Amphibians (circles) and Testudines (squares); F. SQS diversity of Chondrichthyes (circles) and other fishes (crosses). The black solid line represents the subsampled diversity based on all occurrence data, while the purple dashed line represents the subsampled diversity excluding the Jehol and Yanliao biotas. Baj, Bajocian; Bat, Bathonian; Ca, Callovian; Ox, Oxfordian; Ki, Kimmeridgian; Ti, Tithonian; Be, Berriasian; Va, Valanginian; Ha, Hauterivian; Bar, Barremian; Apt, Aptian; Alb, Albian.

而且, 亚洲地区早白垩世的陆地脊椎动物功能群各阶丰富度几乎均高于晚侏罗世 (附图 1), 这一现象与其原本的物种数量和地层数量所呈现的下降趋势明显相反, 反映出在物种总量减少的背景下生态功能结构却趋于多样化与复杂化。此外, 该地区侏罗纪与白垩纪在生态系统组成和群落结构上表现出显著差异。基于 NMDS 分析结果显示, 早白垩世各阶之间的样方在多维空间上的距离相比于晚侏罗世更加接近 (附图 2), 指示出早白垩世陆地脊椎动物群落内部在功能与结构方面更为相似, 群落结构趋向均质化。在恐龙群落上也能明显观察到类似的物种组成转变 (Kirkland et al., 2025)。

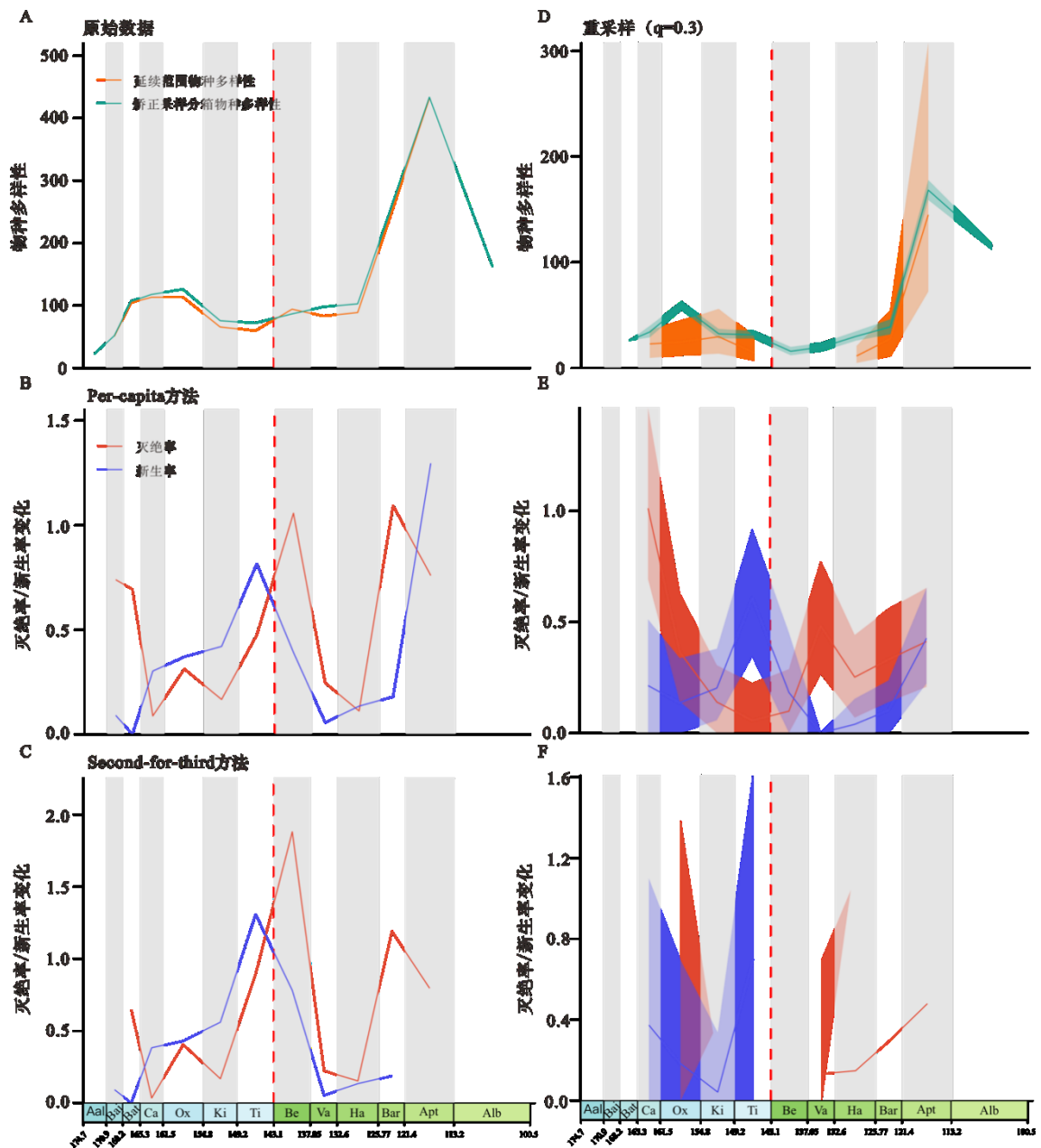


图 2 晚侏罗世至早白垩世亚洲地区陆地脊椎动物原始数据与重采样后物种多样性与新生率、灭绝率变化

A-C.使用原始数据所得物种多样性与新生率、灭绝率变化；D-F.重采样($q = 0.3$)后所得物种多样性与新生率、灭绝率变化，淡色区域为 95%置信区间；A,D. 基于延续范围（橙色实线；假设物种在其首次和末次出现之间连续存在，即使中间阶段没有采样到，也被视为仍存在）与矫正采样分箱（绿色实线；仅统计在特定时间箱中实际采集到的化石种类，但通过统计方法对采样量差异进行校正）的物种多样性曲线；B, E. 使用 per-capita 方法计算的灭绝率与新生率。红色为灭绝率，蓝色为新生率；C, F. 使用 second-for-third 方法计算的灭绝率与新生率。红色为灭绝率，蓝色为新生率。Aal, 阿林阶；Baj, 巴柔阶；Bat, 巴通阶；Ca, 卡洛夫阶；Ox, 牛

津阶；Ki，钦莫利阶；Ti，提塘阶；Be，贝里阿斯阶；Va，瓦兰今阶；Ha，欧特里夫阶；Bar，巴雷姆阶；Apt，阿普特阶；Alb，阿尔布阶。

Fig. 2 Changes in species diversity, speciation and extinction rate of Asian terrestrial vertebrates from the Late Jurassic to the Early Cretaceous based on raw and subsampled data

A–C. Species diversity, speciation and extinction rate based on raw data; D–F. Species diversity, speciation and extinction rate based on subsampled data ($q = 0.3$), with shaded areas indicating 95% confidence intervals. A, D. Species diversity curves based on range-through data (orange solid line; assuming continuous existence of a species between its first and last appearances even if it is not sampled in intermediate intervals) and corrected sampled-in-bin data (green solid line; counting only species actually sampled within each time bin, but correcting for sampling intensity differences through statistical methods). B, E. Extinction and speciation rates calculated using the per-capita method (red = extinction rate; blue = speciation rate). C, F. Extinction and speciation rates calculated using the second-for-third method (red = extinction rate; blue = speciation rate). Aal, Aalenian; Baj, Bajocian; Bat, Bathonian; Ca, Callovian; Ox, Oxfordian; Ki, Kimmeridgian; Ti, Tithonian; Be, Berriasian; Va, Valanginian; Ha, Hauterivian; Bar, Barremian; Apt, Aptian; Alb, Albion.

同时，可以观察到，在整体趋势上，亚洲地区在排除燕辽、热河生物群后得到的物种多样性分析结果与未排除的情况基本一致（图 1），显示燕辽、热河生物群并未显著改变总体多样性格局。然而，某些类群在阿普特期，即热河生物群繁盛时期，呈现出与总体趋势不同的多样性变化模式。例如，翼龙在排除燕辽、热河生物群后其物种多样性曲线表现相对平稳（图 1B）；而哺乳类在排除燕辽、热河生物群后物种多样性上升的时间明显滞后于未排除的结果（图 1D），显示其在群落更新和扩张过程中可能存在一定延迟。尽管不同类群在具体时间段的表现存在差异，但仍可清晰观察到这些类群在晚侏罗世与早白垩世之间显著不同的多样性特征和生态响应，进一步印证了这一转折期不同类群在多样性动态上的复杂性与阶段性变化。

2.2 生态空间演化

在 J–K 界线处可观察到水生物种（蓝色）相对含量明显增加，而两栖物种（紫色）、陆地生活物种（黄色、橙色）及树栖物种（绿色）的相对含量则有所下降（图 3A, B），这与排除燕辽、热河生物群后的分析结果一致（附图 5）以及全球变化趋势相似(Tennant et al., 2016b, 2017)。同时，燕辽生物群与热河生物群的所在时期的功能群相对含量分布相似，均以具飞行能力物种（青色）与陆地生活物种（黄色、橙色）为主，而在侏罗纪-白垩纪界限处，具飞行

能力物种（青色）几乎缺失，这可能代表具有飞行能力的生态位在该时期逐渐由翼龙向鸟类转移(Benson et al., 2014; Yu et al., 2023)。此外，阿尔布阶的功能群分布与热河生物群相似，进一步表明热河生物群在消亡后仍对后续生态结构产生持续影响。

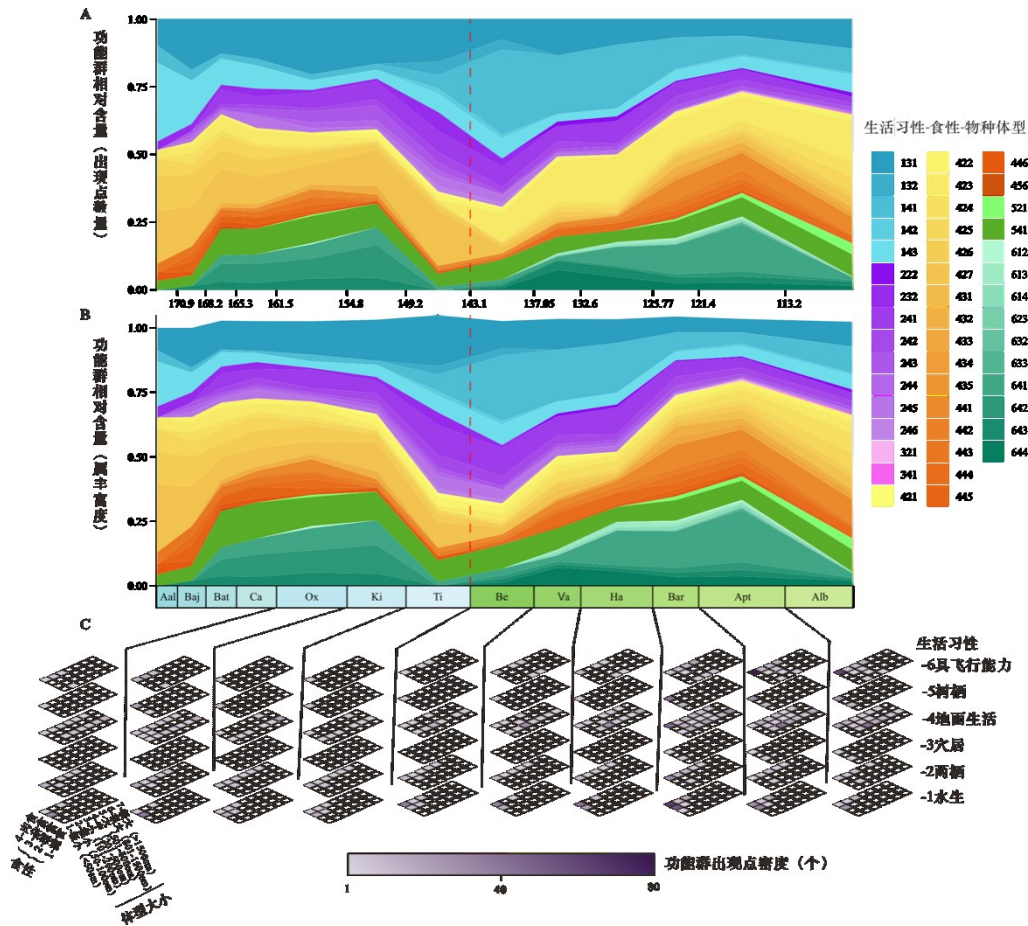


图 3 晚侏罗世至早白垩世亚洲地区陆地生物空间格子与各功能群相对含量

A. 功能群相对含量，以出现点数量为计数；B. 功能群相对含量，以属数量为计数；C. 空间格子分布随时间变化，以出现点数量为计数。Aal, 阿林阶；Baj, 巴柔阶；Bat, 巴通阶；Ca, 卡洛夫阶；Ox, 牛津阶；Ki, 钦莫利阶；Ti, 提塘阶；Be, 贝里阿斯阶；Va, 瓦兰今阶；Ha, 欧特里夫阶；Bar, 巴雷姆阶；Apt, 阿普特阶；Alb, 阿尔布阶。

Fig. 3 Relative abundance and ecospace cubes of functional groups of Asian terrestrial species from the Late Jurassic to the Early Cretaceous

A. Relative abundance of functional groups based on the number of occurrences; B. Relative abundance of functional groups based on the number of genera; C. Temporal changes in ecospace cubes based on the number of occurrences. Aal, Aalenian; Baj, Bajocian; Bat, Bathonian; Ca, Callovian; Ox, Oxfordian; Ki, Kimmeridgian; Ti, Tithonian; Be, Berriasian; Va, Valanginian; Ha, Hauterivian; Bar, Barremian; Apt, Albian; Alb, Albian.

Tithonian; Be, Berriasian; Va, Valanginian; Ha, Hauterivian; Bar, Barremian; Apt, Aptian; Alb, Albion.

在晚侏罗世，具飞行能力的鸟类与翼龙种类较少，主要集中于小体型、肉食性类群（图 3C）。在 J-K 界线附近，这些类群逐渐消亡并向较大体型肉食性演化的趋势(Butler et al., 2013; Benson et al., 2014)，直至早白垩世末期仍以中、小体型肉食性类群为主。与此相比，树栖哺乳动物在该时期基本保持小体型特征，变化较小，并在热河生物群时期达到繁盛（图 3C）。地面生活的生物则占据物种多样性的绝大部分，包括部分哺乳动物(Tennant et al., 2016b, 2017)、恐龙(Butler et al., 2011; Upchurch et al., 2011)及其他爬行动物(Mannion et al., 2015; Nicholson et al., 2015)，涵盖植食性、肉食性及杂食性类群，其体型范围从最小到最大均有分布，并在燕辽生物群与热河生物群时期最为繁盛（图 3C）。穴居生物由于划分标准与化石记录有限，仅少数具有掘穴特征的恐龙或哺乳动物被归入该类，因此仅在热河生物群时期有记录。两栖类整体变化不大，普遍以中、小体型肉食性类群为主，但在 J-K 界线处大型两栖类消失（图 3C），这与此次灭绝的选择性相符(Tennant et al., 2016b, 2017)。水生动物（如淡水鱼类）在早白垩世分布广泛，以小体型、肉食性类群为主，并在 J/K 界线处反而更加繁盛（图 3C）。

2.3 环境潜在影响因素

对侏罗纪-白垩纪各主要脊椎动物类群与环境因子之间的相关性分析显示（表 2），不同类群对环境变化的响应存在明显差异。Spearman 与 Pearson 相关系数整体表现出较高的一致性，反映了各类群多样性变化与环境因子之间既存在趋势性的一致，也在部分情况下呈现显著线性关系。鳄形目与裸子植物丰度的正相关最为显著（Spearman $\rho=0.862$, $p=0.003$; Pearson $r=0.944$, $p<0.001$ ），鱼类与裸子植物（ $\rho=0.812$, $p=0.008$; $r=0.895$, $p=0.001$ ）以及软骨鱼与被子植物（ $\rho=0.753$, $p=0.019$ ）同样表现出较强的正相关，提示这一时期水生爬行类及鱼类的多样性可能受到陆地植物群演替和初级生产力变化的间接驱动。相反，鸟臀目与温度（ $\rho=-0.597$, $p=0.090$; $r=-0.781$, $p=0.013$ ）、蜥臀目与温度（ $\rho=-0.717$, $p=0.037$; $r=-0.743$, $p=0.022$ ）及与裸子植物（ $\rho=-0.817$, $p=0.011$; $r=-0.772$, $p=0.015$ ）均呈负相关，表明这些类群在气候升温或植物组成变化时期多样性可能下降。

表 2 各门类生物多样性与环境因子之间的模型拟合关系
Table 2 Correlation Analysis between Biodiversity of Various Functional Groups and Environmental Factors

种群	环境因子	Spearman		Pearson		AICc		
		Rho	P 值	r	P 值	AICc	权重	对数似然

翼龙	海平面变化	0.561	0.116	0.497	0.173	67.589	0.152	-28.395
鸟臀目	温度	-0.597	0.090	-0.781	0.013	52.747	0.716	-20.973
蜥臀目	裸子植物	-0.817	0.011	-0.772	0.015	67.555	0.493	-28.378
	温度	-0.717	0.037	-0.743	0.022	68.469	0.312	-28.834
哺乳类	温度	-0.496	0.175	-0.608	0.082	60.137	0.296	-24.668
鳄形目	裸子植物	0.862	0.003	0.944	0.000	35.387	0.949	-12.293
龟类	二氧化碳浓度	-0.644	0.061	-0.660	0.053	45.781	0.271	-17.490
	亚洲大陆极移	-0.610	0.108	-0.572	0.138	44.404	0.539	-16.202
鱼类	裸子植物	0.812	0.008	0.895	0.001	54.255	0.809	-21.728
	被子植物	0.753	0.019	0.659	0.053	36.874	0.301	-13.037
软骨鱼	地层数	0.596	0.090	0.645	0.061	37.170	0.260	-13.185
	裸子植物	0.596	0.090	0.621	0.074	37.624	0.207	-13.412

其中，鳄形目-裸子植物、鱼类-裸子植物和鸟臀目-温度三组模型为各自类群中拟合效果最优的环境驱动因素组合，Spearman 与 Pearson 相关分析相互印证了这些关系的方向与强度。整体而言，植被组成（尤其是裸子植物和被子植物的相对丰度）以及气候条件（温度、二氧化碳浓度）在侏罗纪-白垩纪时期对不同脊椎动物类群的多样性格局起到了重要作用，但不同类群的敏感性和响应方式存在差异。并且，已有研究也发现了不同类群与不同环境因子之间的关联，例如：鳄形目、恐龙物种多样性与海平面变化关联极强(Butler et al., 2011; Tennant et al., 2016b, 2016a)、鳄形目、龟类物种多样性变化与温度变化之间的关系(Mannion et al., 2015; Nicholson et al., 2015)以及晚侏罗世华北克拉通极移与物种灭绝之间的关系(Hou et al., 2024)。这也侧面说明了该转折期的物种转变、环境变化以及两者关联的复杂性。

2.4 采样偏差与特异埋藏生物群的影响

本文共筛选了 13 个物种数量较为丰富的地层，用于系统分析晚侏罗世与早白垩世之间地层功能群结构的差异（附图 3，4）。在这些地层中，燕辽生物群的代表地层髫髻山组以及热河生物群的代表地层义县组和九佛堂组在 NMDS 分析中所表现出的功能群组成距离明显较近（附图 4），与其它大部分地层相比更加接近，显示出它们在生态结构上的高度相似性。同时，这两个重要的地层单元基本位于同一地理区域(Pan et al., 2013; Zhou and Wang, 2017; 朱日祥

等, 2020), 这表明在晚侏罗世阶段, 早白垩世功能群的基本结构实际上已经初步发育成型, 并且在功能群的相对含量方面二者也表现出高度一致的特征 (图 3)。值得注意的是, 即便在分析过程中排除了燕辽和热河生物群这两类特殊保存生物群, 依然能够清晰观察到在侏罗纪—白垩纪界限附近, 不同功能群的相对含量发生了显著变化。这一现象表明, 在该时间界限处, 亚洲地区的陆地生态系统结构确实发生了明显的转变, 从侧面印证了这一重要生物地质转折期的存在(Tennant et al., 2017; 朱日祥等, 2020)。

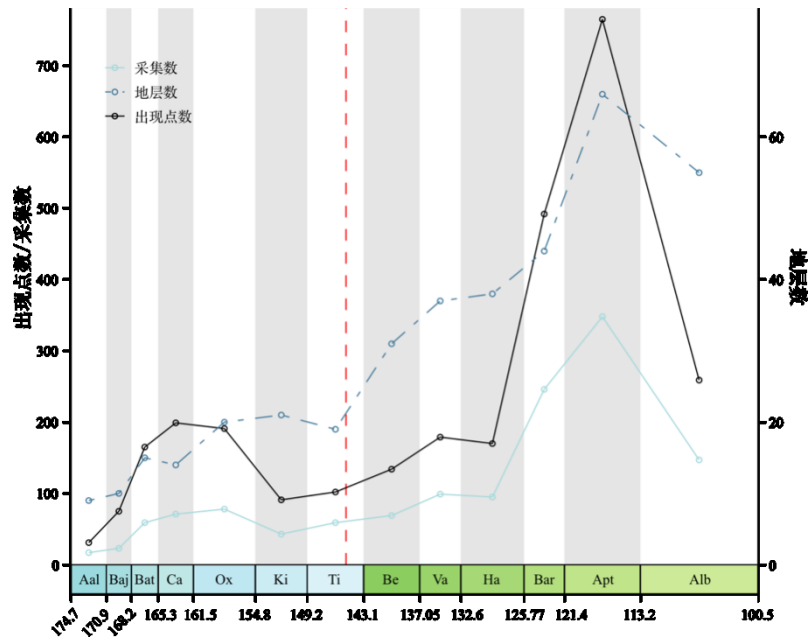


图 4 晚侏罗世至早白垩世亚洲地区地层数以及采集数和出现点数分布

Aal, 阿林阶; Baj, 巴柔阶; Bat, 巴通阶; Ca, 卡洛夫阶; Ox, 牛津阶; Ki, 钦莫利阶; Ti, 提塘阶; Be, 贝里阿斯阶; Va, 瓦兰今阶; Ha, 欧特里夫阶; Bar, 巴雷姆阶; Apt, 阿普特阶; Alb, 阿尔布阶。

Fig. 4 Distribution of the count of formations, collections, and occurrences of Asian terrestrial vertebrates from the Late Jurassic to the Early Cretaceous

Aal, Aalenian; Baj, Bajocian; Bat, Bathonian; Ca, Callovian; Ox, Oxfordian; Ki, Kimmeridgian; Ti, Tithonian; Be, Berriasian; Va, Valanginian; Ha, Hauterivian; Bar, Barremian; Apt, Aptian; Alb, Albian.

由于这些具有特殊保存条件的生物群可能对整体出现点数量及地层数分布产生显著影响, 在地层数量增加有限的情况下, 往往会出现记录点数陡然增加的现象 (图 4)。为减弱燕辽、热河等包含大量单例物种 (singleton) 的生物群对数据造成的突增效应, 本文在分析中排除了上述地层 (图 1; 附图 2、5、7), 结果显示, 燕辽及热河生物群的排除对整体分析结论影响并不显著。在此基础上, 地层出露面积以及地层数也可能会影响整体物种多样性变化(Mannion

et al., 2011; Butler et al., 2013), 因此进一步将地层数变化与该地区整体及各主要类群的物种多样性变化进行拟合分析。结果表明, 与其他环境因子相比, 地层数与物种多样性之间的拟合度并不理想(表 2, 附件 1), 说明该地区物种多样性变化受地层数量变化的影响相对较弱。

3 结论

本文通过重采样方法, 并结合是否排除燕辽、热河生物群的处理策略, 对特殊生物群和采样偏差所导致的分布不均进行了系统分析, 同时收集并整合了各物种的生活习性、食性及体型大小等生态参数以开展生态空间分析。研究表明, 亚洲地区陆地脊椎动物自晚侏罗世至早白垩世转折期在不同群落中均表现出不同程度的物种多样性下降, 显示出在环境变化背景下区域生物多样性受到显著影响。与此同时, 该地区的生态空间格局也发生了明显转变, 群落结构逐渐趋向均质化, 反映出在物种更替与群落重组过程中功能多样性的缩减及生态位利用的收敛。此外, 不同类群对环境因子的响应差异显著: 总体上呈现出植被变化驱动水生类群多样性上升、而气候变暖和干热化趋势对陆生类群多样性形成明显抑制作用的格局。

致谢 本研究受国家自然科学基金项目(42377205), 广东省自然科学基金(2024A1515012584), 湖北省创新群体项目(2025AFA048), 中国地质大学(武汉)中央高校基本科研业务费资助项目(2025XLA122)和古生物学与油气地层应用全国重点实验室开放课题(223111)资助。

参考文献

- 黄元耕, 辛佰仑, 郭镇, 李子珩, 乔慧捷, 黄鑫月, 陈中强. 2025. 计算模拟方法提高深时食物网稳定性演变的时间分辨率: 以煤山剖面二叠纪-三叠纪生态记录为例. 地球科学, 50(3): 951-963
- 任文秀, 胡斌, 唐德亮, 吴靖宇, 孙柏年. 2025. 北山地区中口子盆地下白垩统赤金堡组孢粉组合及其意义. 地球科学, 50(3): 1234
- 戎嘉余, 黄冰. 2014. 生物大灭绝研究三十年. 中国科学: 地球科学, 44(3): 377-404
- 沈树忠, 张华. 2017. 什么引起五次生物大灭绝? 科学通报, 62(11): 1119-1135
- 朱日祥, 周忠和, 孟庆任. 2020. 华北克拉通破坏对地表地质与陆地生物的影响. 科学通报, 65: 2954 - 2965
- Alroy J. 2010. Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification: controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontology*, 53(6): 1211-1235
- Alroy J. 2020. On four measures of taxonomic richness. *Paleobiology*, 46(2): 158-175
- Bambach R K, Bush A M, Erwin D H. 2007. Autecology and the filling of ecospace: Key metazoan

- radiations. *Palaeontology*, 50(1): 1-22
- Benson R B J, Frigot R A, Goswami A, Andres B, Butler R J. 2014. Competition and constraint drove Cope's rule in the evolution of giant flying reptiles. *Nat Commun*, 5(1): 3567
- Benton M J. 2024. The dinosaur boom in the Cretaceous. *Geol Soc Lond Spec Publ*, 544(1): SP544-2023-2070
- Bush A M, Bambach R K, Daley G M. 2007. Changes in theoretical ecospace utilization in marine fossil assemblages between the mid-Paleozoic and late Cenozoic. *Paleobiology*, 33(1): 76-97
- Butler R J, Benson R B J, Barrett P M. 2013. Pterosaur diversity: Untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 372: 78-87
- Butler R J, Benson R B J, Carrano M T, Mannion P D, Upchurch P. 2011. Sea level, dinosaur diversity and sampling biases: investigating the 'common cause' hypothesis in the terrestrial realm. *Proc R Soc B Biol Sci*, 278(1709): 1165-1170
- Castillo-Visa O, Luján À H, Galobart À, Sellés A. 2022. A gigantic bizarre marine turtle (Testudines: Chelonioidea) from the Middle Campanian (Late Cretaceous) of South-western Europe. *Sci Rep*, 12(1): 18322
- Chen Z-Q, Benton M J. 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-permian mass extinction. *Nat Geosci*, 5(6): 375-383
- Cribb A T, Formoso K K, Woolley C H, Beech J, Brophy S, Byrne P, Cassady V C, Godbold A L, Larina E, Maxeiner P, Wu Y-H, Corsetti F A, Bottjer D J. 2023. Contrasting terrestrial and marine ecospace dynamics after the end-Triassic mass extinction event. *Proc R Soc B Biol Sci*, 290(2012): 20232232
- Foster G L, Royer D L, Lunt D J. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nat Commun*, 8(1): 14845
- Hammer O, Harper D A T, Ryan P D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electron*, 4(1): 1-9
- Haq B U. 2014. Cretaceous eustasy revisited. *Glob Planet Change*, 113: 44-58
- Hou Y, Zhao P, Qin H, Mitchell R N, Li Q, Hao W, Zhang M, Ward P D, Yuan J, Deng C, Zhu R. 2024. Completing the loop of the Late Jurassic–Early Cretaceous true polar wander event. *Nat Commun*, 15(1): 2183
- Huang Y, Chen Z-Q, Roopnarine P D, Benton M J, Yang W, Liu J, Zhao L, Li Z, Guo Z. 2021. Ecological dynamics of terrestrial and freshwater ecosystems across three mid-Phanerozoic mass extinctions from northwest China. *Proc R Soc B Biol Sci*, 288(1947): rspb.2021.0148, 20210148
- Huang Y, Chen Z-Q, Roopnarine P D, Benton M J, Zhao L, Feng X, Li Z. 2023. The stability and collapse of marine ecosystems during the Permian-Triassic mass extinction. *Curr Biol*, 33(6): 1059-1070.e4
- Judd E J, Tierney J E, Lunt D J, Montañez I P, Huber B T, Wing S L, Valdes P J. 2024. A 485-million-year history of Earth's surface temperature. *Science*, 385(6715): eadk3705
- Kirkland J I, Sertich J J W, Titus A L. 2025. Dinosaur biostratigraphy of the non-marine cretaceous of utah. *Geol Soc Lond Spec Publ*, 545(1): 65-90
- Kocsis Á T, Reddin C J, Alroy J, Kiessling W. 2019. The R package divDyn for quantifying diversity

- dynamics using fossil sampling data. *Methods Ecol Evol*, 10(5): 735-743
- Lehtonen S, Silvestro D, Karger D N, Scotese C, Tuomisto H, Kessler M, Peña C, Wahlberg N, Antonelli A. 2017. Environmentally driven extinction and opportunistic origination explain fern diversification patterns. *Sci Rep*, 7(1): 4831
- Mannion P D, Benson R B J, Carrano M T, Tennant J P, Judd J, Butler R J. 2015. Climate constrains the evolutionary history and biodiversity of crocodylians. *Nat Commun*, 6(1): 8438
- Mannion P D, Upchurch P, Carrano M T, Barrett P M. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biol Rev*, 86(1): 157-181
- Meiri S. 2011. Bergmann's Rule – what's in a name? *Glob Ecol Biogeogr*, 20(1): 203-207
- Melott A L, Bambach R K. 2014. Analysis of periodicity of extinction using the 2012 geological timescale. *Paleobiology*, 40(2): 177-196
- Miller K G, Kominz M A, Browning J V, Wright J D, Mountain G S, Katz M E, Sugarman P J, Cramer B S, Christie-Blick N, Pekar S F. 2005. The Phanerozoic Record of Global Sea-Level Change. *Science*, 310(5752): 1293-1298
- Nicholson D B, Holroyd P A, Benson R B J, Barrett P M. 2015. Climate-mediated diversification of turtles in the Cretaceous. *Nat Commun*, 6(1): 7848
- O'Connor J, Zheng X, Dong L, Wang X, Wang Y, Zhang X, Zhou Z. 2019. Microraptor with Ingested Lizard Suggests Non-specialized Digestive Function. *Curr Biol*, 29(14): 2423-2429.e2
- Pan Y, Sha J, Zhou Z, Fürsich F T. 2013. The Jehol Biota: Definition and distribution of exceptionally preserved relicts of a continental Early Cretaceous ecosystem. *Cretac Res*, 44: 30-38
- Reeves J C, Moon B C, Benton M J, Stubbs T L. 2021. Evolution of ecospace occupancy by Mesozoic marine tetrapods. *Palaeontology*, 64(1): 31-49
- Remane J. 1991. The Jurassic-Cretaceous boundary: problems of definition and procedure. *Cretac Res*, 12(5): 447-453
- Renne P R, Ernesto M, Pacca I G, Coe R S, Glen J M, Prévot M, Perrin M. 1992. The Age of Paraná Flood Volcanism, Rifting of Gondwanaland, and the Jurassic-Cretaceous Boundary. *Science*, 258(5084): 975-979
- Rogov M A, Zakharov V A, Nikitenko B L. 2010. The Jurassic-Cretaceous Boundary Problem and the Myth on J/K Boundary Extinction. *Earth Sci Front*, 17
- Tennant J P, Mannion P D, Upchurch P. 2016a. Environmental drivers of crocodyliform extinction across the Jurassic/Cretaceous transition. *Proc R Soc B Biol Sci*, 283(1826): 20152840
- Tennant J P, Mannion P D, Upchurch P. 2016b. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nat Commun*, 7(1): 12737
- Tennant J P, Mannion P D, Upchurch P, Sutton M D, Price G D. 2017. Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic–Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biol Rev*, 92(2): 776-814
- Upchurch P, Mannion P D, Benson R B J, Butler R J, Carrano M T. 2011. Geological and anthropogenic controls on the sampling of the terrestrial fossil record: a case study from the Dinosauria. *Geol Soc Lond Spec Publ*, 358(1): 209-240
- Van Der Meer D G, Scotese C R, Mills B J W, Sluijs A, Van Den Berg Van Saparoea A-P, Van De

- Weg R M B. 2022. Long-term Phanerozoic global mean sea level: Insights from strontium isotope variations and estimates of continental glaciation. *Gondwana Res*, 111: 103-121
- Van Der Voo R, Spakman W, Bijwaard H. 1999. Mesozoic subducted slabs under Siberia. *Nature*, 397(6716): 246-249
- Wilberg E W, Turner A H, Brochu C A. 2019. Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. *Sci Rep*, 9(1): 514
- Yi Z, Liu Y, Meert J G. 2019. A true polar wander trigger for the Great Jurassic East Asian Aridification. *Geology*, 47(12): 1112-1116
- Yu Y, Zhang C, Xu X. 2023. Complex macroevolution of pterosaurs. *Curr Biol*, 33(4): 770-779.e4
- Zhou Z, Barrett P M, Hilton J. 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, 421(6925): 807-814
- Zhou Z, Meng Q, Zhu R, Wang M. 2021. Spatiotemporal evolution of the Jehol Biota: Responses to the North China craton destruction in the Early Cretaceous. *Proc Natl Acad Sci*, 118(34): e2107859118
- Zhou Z, Wang Y. 2010. Vertebrate diversity of the Jehol Biota as compared with other lagerstätten. *Sci China Earth Sci*, 53(12): 1894-1907
- Zhou Z, Wang Y. 2017. Vertebrate assemblages of the Jurassic Yanliao Biota and the Early Cretaceous Jehol Biota: Comparisons and implications. *Palaeoworld*, 26(2): 241-252