

(6) 研究结果主要是针对地面测定技术开展研究的,对于高空机载或卫星遥感技术而言,由于 1 450 nm 光谱段位于大气窗口之外,为大气水吸收波段,因此利用高空遥感技术获取该波段的高质量数据比较困难.能否将该研究结果应用在高空遥感技术和应用方面,要依赖于高空遥感技术的发展和传感器性能的提高,以及大气订正技术的发展和完善.

**致谢** 本工作为北京市科委重点攻关项目(批准号:9523601001)、国家重点基础研究发展规划项目“地球表面时空多要素的定量遥感理论及应用”及中国科学院资源环境创新工程资助项目.

## 参 考 文 献

- 1 Kramer P J. Water Relations of Plants. New York: New York Press, 1983
- 2 Kriedemam P E, Barrs H D. Photosynthetic Adaptation to Water Stress and Implication for Drought Resistance. Boulder: Westbiew Press, 1983
- 3 Tanner C B. Plant temperature. Agron J, 1963, 50: 210~211
- 4 张仁华. 以红外辐射为基础的估算作物缺水状况的新模式. 中国科学, B 辑, 1987, (7): 776~784
- 5 Idso S B, Jackson R D, Pinter P J, et al. Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. Agric Meteorol, 1981, 24: 45~55
- 6 Curran P J. Remote sensing of foliar chemistry. Remote Sensing of Environment, 1989, 30: 271~278
- 7 Penuelas J, Filella I, Biel C, et al. The reflectance at the 950~970 nm region as an indicator of plant water status. International Journal of Remote Sensing, 1993, 14(10): 1887~1905
- 8 Raymond F K, Roger N C. Spectroscopic determination of leaf biochemistry using band-depth analysis of absorption features and stepwise multiple linear regression. Remote Sensing of Environment, 1999, 67: 267~287
- 9 Gao Bocai, Goetz A F H. Extraction of dry leaf spectral features from reflectance spectra of green vegetation. Remote Sensing of Environment, 1994, 47: 369~374
- 10 Jackson R D. Spectral response of cotton to suddenly induced water stress. International Journal of Remote Sensing, 1985, 6: 177~185
- 11 Michio S, Tsuyoshi A. Seasonal visible, near-infrared and mid-infrared spectra of rice canopies in relation to LAI and above-ground dry phytomass. Remote Sensing of Environment, 1989, 27: 119~127
- 12 Clark R N, Roush T L. Reflectance spectroscopy: quantitative analysis techniques for remote sensing application. J Geophys Res, 1984, 89(B7): 6329~6340

(2000-07-27 收稿, 2000-09-20 收修改稿)

# 反鸟的新发现与早期鸟类的辐射

张福成<sup>①</sup> 周忠和<sup>①</sup> 侯连海<sup>①</sup> 顾昱<sup>②</sup>

(<sup>①</sup>中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; <sup>②</sup>辽宁省文物考古研究所, 沈阳 120003.

Email: fuchengzhang@yeah.net)

**摘要** 报道产于辽宁省朝阳地区早白垩世九佛堂组一新反鸟化石(*Longipteryx chaoyangensis* sp. nov.). 根据该反鸟的肋骨具有钩突、前肢较后肢长、嘴长和第4趾骨长于其余趾骨等不同于其他已知反鸟的特征, 建立一新属种, 推测: (1) 该鸟具有类似于现代鸟类的稳固的胸廓, 供发达的肌肉附着和具有发达的主动呼吸功能; (2) 翼发达, 具有较强的飞行能力; (3) 嘴长, 适应水中捕食; (4) 后肢的4个趾骨滑车几乎在同一平面上, 拇趾与其他3趾对握, 适宜树栖. 该反鸟特有的骨骼特征反映了一种与已知反鸟不同的生态类型, 表明至少在早白垩世这一鸟类类群已出现了较大的生态分化和辐射, 推测最早的反鸟可能在早白垩世之前就已出现, 或者是在早白垩世产生后经历了快速的辐射.

关键词 反鸟 早白垩世 辐射

反鸟是中生代占统治地位的鸟类,我国是发现该类群化石最多的国家.以往发现的早白垩世早期的反鸟尽管遍及欧、亚、澳洲等地,但是形态特征都比较单一,反映了它们在栖息环境、取食方式等方面的相似性<sup>[1]</sup>.新发现的长翼鸟具有一些明显区别于其他反鸟<sup>[1-6]</sup>的特征,以下是对这一重要化石的初步记述.

## 1 分类学描述

鸟纲 Aves Linnaeus, 1758

反鸟亚纲 Enantiornithes Walker, 1981

长翼鸟目 Longipterygiformes ord. nov.

长翼鸟科 Longipterygidae fam. nov.

长翼鸟属 Longipteryx gen. nov.

朝阳长翼鸟 *Longipteryx chaoyangensis* sp. nov.

**特征** 头长至少是头高的 2.5 倍;具齿,牙齿短圆锥状;颈椎的中间几枚为异凹型椎体;胸骨后部发育有龙骨突起,一直延续到后部的中央突,侧突发育,副突微弱发育;钩突大小不一,没有与椎肋愈合;至少存在 6 行腹膜肋;耻骨脚长,垂直于耻骨纵轴.腕掌骨没有完全愈合,小掌骨远端超过大掌骨的远端,成包绕状,小指第 2 指节退化为三角形;跗蹠骨近端愈合,第 4 趾骨长于其他趾骨;4 趾滑车几乎在同一个平面.拇趾趾节骨和爪节不短于其他趾的对应趾节;前肢明显长于后肢,翼的长度是股骨、胫跗骨、跗蹠骨之和的 1.5 倍强,胫骨明显短于肱骨和尺、桡骨;与其他鸟类相比,胫骨相对股骨也较短(图 1).

**正型标本** 一几乎完整个体,足部部分缺失,具羽毛印痕(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号(下同):V 12325).

**其他材料** 一完整成体,具羽毛印痕(V 12552)、部分零散叉骨、肱骨(V 12553)和桡骨(V 12554).

**地点与层位** 辽宁省朝阳市七道泉子镇;九佛堂组,早白垩世.

**词源** longi, 拉丁词,意为长的;ptery, 希腊词,意为翼;chaoyang, 为化石产地朝阳的汉语拼音.

**目、科及属的特征同种征** 现包括朝阳长翼鸟一种.

**头部骨骼** 包括额突在内的前颌骨较长,约占全部头长的 70%,上颌具 6 齿,牙齿短圆锥状,牙齿尖端略向后钩曲.下颌各骨不愈合;齿骨长,约占头长的 57%,保留 3 枚牙齿,形状类似于前颌骨的牙齿;隅骨较短,约占头长的 20%.额骨和顶骨前部骨壁极薄;顶骨后部、鳞骨及枕骨骨壁较厚.方骨长形,眶突很弱,眶突较发达,下颌突最为发达,耳突也较发达,类似于始祖鸟、孔子鸟和一未命名反鸟(IVPP V 11665),而与华夏鸟有较大的差别.眶内具有不完整的骨片,极薄,似为眶间隔.在肩带附近保存有略呈环状排列的巩膜环,共有 9 枚环片.每个巩膜环骨片为长方形,以相邻的长边相接,环形排列.巩膜环骨片表面极不平整,具有平行于长方形短边的不规则的棱、脊构造.

**脊柱** 保存有 7 枚颈椎,形态构造基本相似,推测包括寰椎和枢椎在内至少应具有 9 枚颈椎.颈椎长短变异较大,前部颈椎明显长于后部颈椎,最大与最小颈椎之比达 1.5.前部颈椎

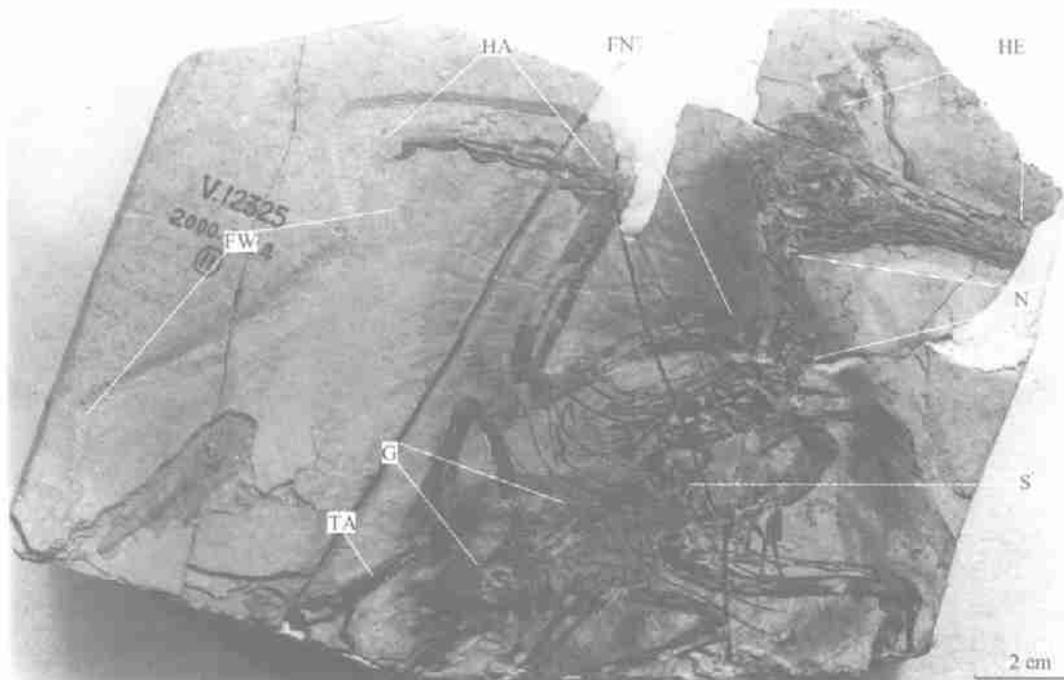


图1 朝阳长翼鸟, 正型标本

V 12325. FN, 颈部的羽毛印痕; FW, 前肢的羽毛印痕; G, 腰带; HA, 手部骨骼; HE, 头; N, 颈椎; S, 胸骨; TA, 跗跖骨

纵轴与横轴比值为 1.4, 后部颈椎比值为 0.7. 椎棘不发育, 从前至后椎棘的高度逐渐降低, 但最后一枚的椎棘明显高于前两枚. 至少从第 4 枚颈椎开始出现肋突, 其长度是椎体长度的一半左右. 椎体的前后关节突较发育, 一方面形成较大的关节突间隙, 另一方面也使颈椎最宽处与最窄处比值达 1.8. 中间几枚颈椎的前关节面为背视的圆弧形凹陷, 但弧度小于现生的鸟类, 推测长翼鸟具有类似于现代鸟类的异凹型椎体. 异凹型椎体的前关节面为背视向后凹陷, 侧视向前突起. 胸椎保存不全, 只有后 3 枚相互关节, 并与后部的愈合荐椎相连接. 推测至少有 10 或 11 枚胸椎. 荐椎愈合得非常完全, 难于鉴别出各椎骨间的界限, 但是从横突和印痕推测愈合荐椎至少由 8 枚椎体合成. 后 3 枚椎体的横突长于前面的, 其中倒数第 2 枚的横突端部明显宽于其他的. 至少有 4 枚没有愈合的尾椎, 其中前 3 枚尾椎的横突也较发育, 但是短于愈合荐椎后 3 枚椎体的横突. 尾综骨各椎体愈合完全, 椎体数目不详, 但总长度超过愈合荐椎的长度.

**肩带** 叉骨“Y”形, 两锁骨间夹角  $50^\circ$ ; 叉骨的上升支和下降支长的比值为 1.75. 两锁骨近交叉部前后扁平, 锁骨的内边缘向上逐渐折曲, 至近上端部, 锁骨的矢状面和横向面几乎等宽, 同时横向面的外边缘也略向后卷曲. 叉骨下突前侧具有较弱的纵向突起(图 2(c)). 肩胛骨骨体直, 总体上呈背、肋面扁平, 颈部细, 截面近圆形, 远端部略宽, 远端边缘钝圆. 肩臼呈椭圆形, 其长轴直径走向基本与肩胛骨长轴走向一致, 关节面前边缘到肩峰的距离是关节面长轴的 1.25 倍. 鸟喙骨略短于肩胛骨, 其近肩胛骨的  $3/5$  处为圆柱状, 从近胸骨  $2/5$  处急剧向两侧扩展成三角形; 近肩胛骨端部具显著的背后向突起, 与骨体等宽, 突起的峰部在近胸骨侧.

**胸骨、肋骨、腹膜肋** 胸骨中后部隆起, 后部发育有龙骨突起, 一直延续到后部的中央突; 侧突发育, 末端膨大; 侧突与中央突间有微弱的副突发育. 胸骨纵轴长大于横轴长(图 2(a)).

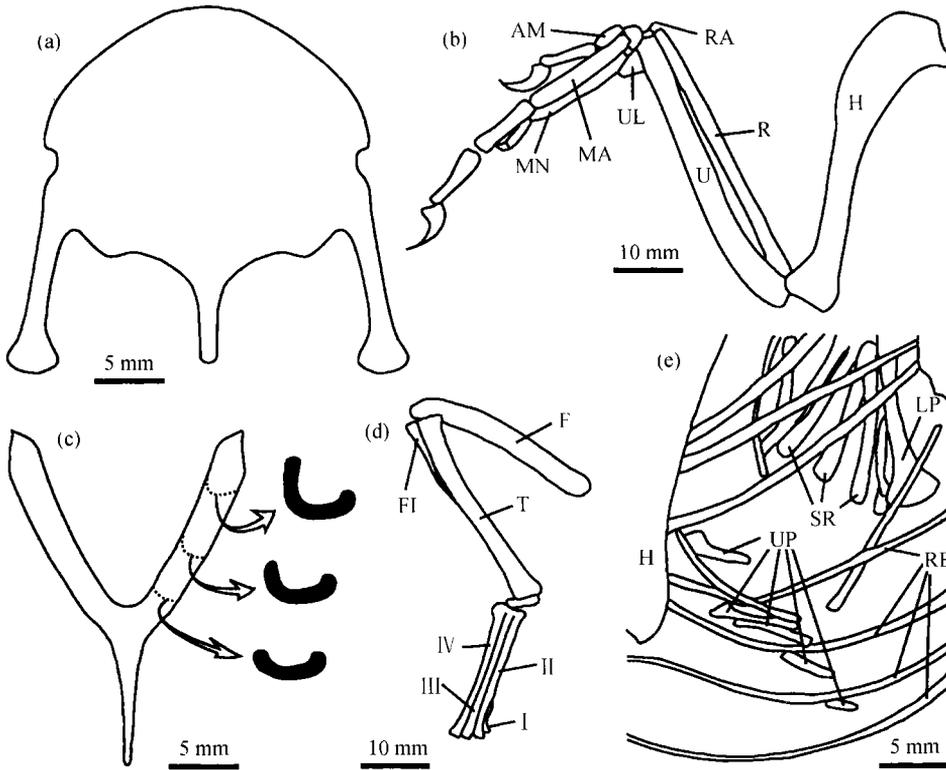


图 2 朝阳长翼鸟

(a) 胸骨复原; (b) 翼, 小指的远端指节退化成三角形; (c) 叉骨, 上升支近交叉部的横截面几乎前后扁平, 内边缘向上逐渐折曲, 至近上端部, 锁骨上升支的矢状面和横断面几乎等宽, 同时横向面的外边缘也略向后卷曲; (d) 股骨、胫跗骨和跗蹠骨, 第 4 趾骨最长, 第 1~4 趾骨远端几乎在同一平面上; (e) 钩突和肋骨. AM, 拇指掌骨; F, 股骨; FI, 腓骨; H, 肱骨; I~IV, 第 1~4 跗蹠骨; LP, 胸骨的侧突; MA, 大掌骨; MN, 小掌骨; R, 桡骨; RA, 桡腕骨; RB, 肋骨; SR, 胸肋; T, 胫跗骨; U, 尺骨; UL, 尺腕骨; UP, 钩突

椎肋至少有 9 对, 长度是胸肋的 4~5 倍, 骨体也较细弱(图 2(e), RB). 每侧至少有 4 枚钩突(图 2(e), UP) 没有和椎肋愈合, 宽度略窄于椎肋, 但近椎肋端略有膨大, 长度具有较大的变异, 最长的是最短的 3 倍左右. 胸肋至少有 4 对, 近椎肋端略膨大, 从前至后胸肋依次渐短, 最后一对胸肋略短于胸骨侧突(图 2(e), SR). 至少存在 6 行腹膜肋, 分左右两列. 前部的腹膜肋达胸骨, 后部的达到愈合荐椎的水平. 每列的腹膜肋分成两部分: 中间部和两侧部. 中间部的腹膜肋和另一列的两枚腹膜肋略呈 80° 相互交叉成编织状: 前部深入到另一列前一个腹膜肋的下方, 中部压在最后一腹膜肋的上方.

**腰带** 髌骨总体细长, 髌臼前部粗大, 呈背腹扁, 头部钝圆, 外边缘略突; 髌臼后部急剧收缩, 后部几乎呈柱状. 坐骨较长, 髌突细小, 仅为坐骨体横径的 50%. 闭突宽度约为坐骨体宽的 1.5 倍; 背突横径几乎与坐骨体横径等宽; 坐骨颈部略为柱状, 后部为扁平状. 耻骨细长, 后向弯曲. 前部为耻骨髌突, 略宽于耻骨骨体. 耻骨末端的耻骨脚垂直于耻骨的纵轴, 宽度约为耻骨的 2 倍, 长是宽的 2 倍多.

**前肢** 长翼鸟的前肢显著长于后肢, 肱骨几乎等长于尺骨, 略短于手部骨骼, 略呈“S”形.

近端背腹宽是骨干最细处的2.4倍,是远端的1.3倍. 肱骨头发育,后视后向突起;近端头侧与腹缘相交处非常发育,具有显著的后向突起;头侧与背缘相交处略有后向突起. 肱骨头与腹侧结节之间有一凹陷向后延伸,宽度约为肱骨近端宽的1/4. 肱骨的近端和远端部的中轴线与骨干均约成 $157^\circ$ 角. 肱骨远端的腹髁几乎为头尾向,但背髁为头尾偏外侧向,腹、背髁均较发育,腹上髁也较发育. 尺骨远端3/5骨体较直,近端2/5部略呈弧形弯曲,该段纵轴线两端连线与远端段的夹角约为 $165^\circ$ . 尺骨近端鹰嘴突较发育. 桡骨骨体较细,横径是尺骨的63.2%;其近端的关节部略膨大,远端关节部无明显膨大. 桡腕骨较小,尺腕骨较大,二者均略呈三角形. 远端腕骨略呈半月形但在小掌骨侧有一远向突起,虽然该半月形腕骨非常靠近大、小掌骨,但它们之间并没有完全愈合. 拇掌骨短,为大掌骨的26%,其横径与小掌骨相同. 大、小掌骨非常靠近,但没有愈合;大掌骨骨体直,横径约为小掌骨的2倍;小掌骨略呈弧形,其远端对大掌骨的远端成包绕状. 拇指指节两枚,第2指骨近端通过一略凹陷的关节面与掌骨相关节,远端侧面有一明显的韧带窝;第2枚指节为一爪节,近端有关节凹,两侧有明显的沟状凹陷,远端延成角质鞘. 大指具3指节,第1指节较宽大,其长度是第2指节的109%. 第2指节从近端到远端渐细;第3指节为一爪节,连鞘略大于拇指的爪,前者也较后者粗壮. 小指具2指节,第1指节的近端靠近大指的第1指节,但没有愈合,前者的横径仅为后者的2/3,长度是后者的54%;第2指节极短小,略呈三角形,仅为第1指节的35.2%(图2(b)).

**后肢** 股骨短,仅是肱骨的64.3%,骨体略呈前后向弯曲,远端关节不发育. 胫骨远端3/5部略向内侧弯曲,近端关节面凸成半圆形,骨体近端部外侧具有较发育的腓骨脊. 腓骨是胫骨长的38.9%,近端侧扁,与股骨的关节面略平,由近端向远端逐渐变细. 近端跗骨呈扁平状,与胫骨没有完全愈合,远端跗骨与第2,3,4趾骨近端愈合形成跗蹠骨. 跗蹠骨长是胫骨的65%;第4趾骨最长,依次为第3和第2趾骨,第1趾骨附在第2趾骨远端部,近端大部呈扁平状,与第2趾骨关节,远端以滑车与拇趾关节(图2(d)). 共4趾,拇趾与其他3趾成对握,4趾滑车几乎在同一个平面;拇趾第1趾节不短于其他对应趾节,拇趾爪节及鞘也不短于其他爪节. 各趾节具较发育的副韧带窝及侧沟. 趾式为2-3-4-5-0.

**羽毛** 长翼鸟的正型标本保存有羽毛印痕. 头后部的羽毛很短,只有0.2 cm左右,至颈部逐渐加长,近肩带处的颈部羽毛至少长达3 cm. 翼部飞羽长于躯干,但印痕颜色较淡.

## 2 分析与讨论

长翼鸟具有反鸟类的共近裔特征,如“Y”形的叉骨,胸骨类似于其他反鸟,特别是华夏鸟和西班牙的 *Eoalulavis*<sup>[7]</sup>;小掌骨远端长于大掌骨的远端,并向后者勾曲. 同时,长翼鸟的一些其他特征未见于其他反鸟类,如叉骨的上升支由前后扁平向左右扁平化的趋势、跗蹠骨的第4趾骨长于其他趾骨、钩突的出现等. 在第4趾骨长于其他趾骨这一特征上,它和鄂托克鸟相似,而不同于其他的反鸟;波罗赤鸟的3个主要趾骨长度接近,而中国鸟的第3趾骨最长. 此外,长翼鸟和所有已知反鸟的区别还表现在,具有较短的后肢和相对较长的前肢(图3). 鉴于以上重要骨骼的区别,因此本文建立鸟类的一个新目长翼鸟目 *Longipterygiformes* ord. nov., 现仅包括朝阳长翼鸟一种.

在现生动物中,肋骨具钩突是鸟类特有的特征之一,尽管许多爬行动物如扬子鳄也有该结构,但为软骨. 在化石中,喙头蜥、尾羽龙<sup>[8]</sup>、孔子鸟<sup>[9]</sup>和朝阳鸟<sup>[10]</sup>也具有钩突,但未见于最原始的鸟类——始祖鸟. 长翼鸟的钩突是在反鸟中的首次发现. 钩突一方面可以增加胸廓的

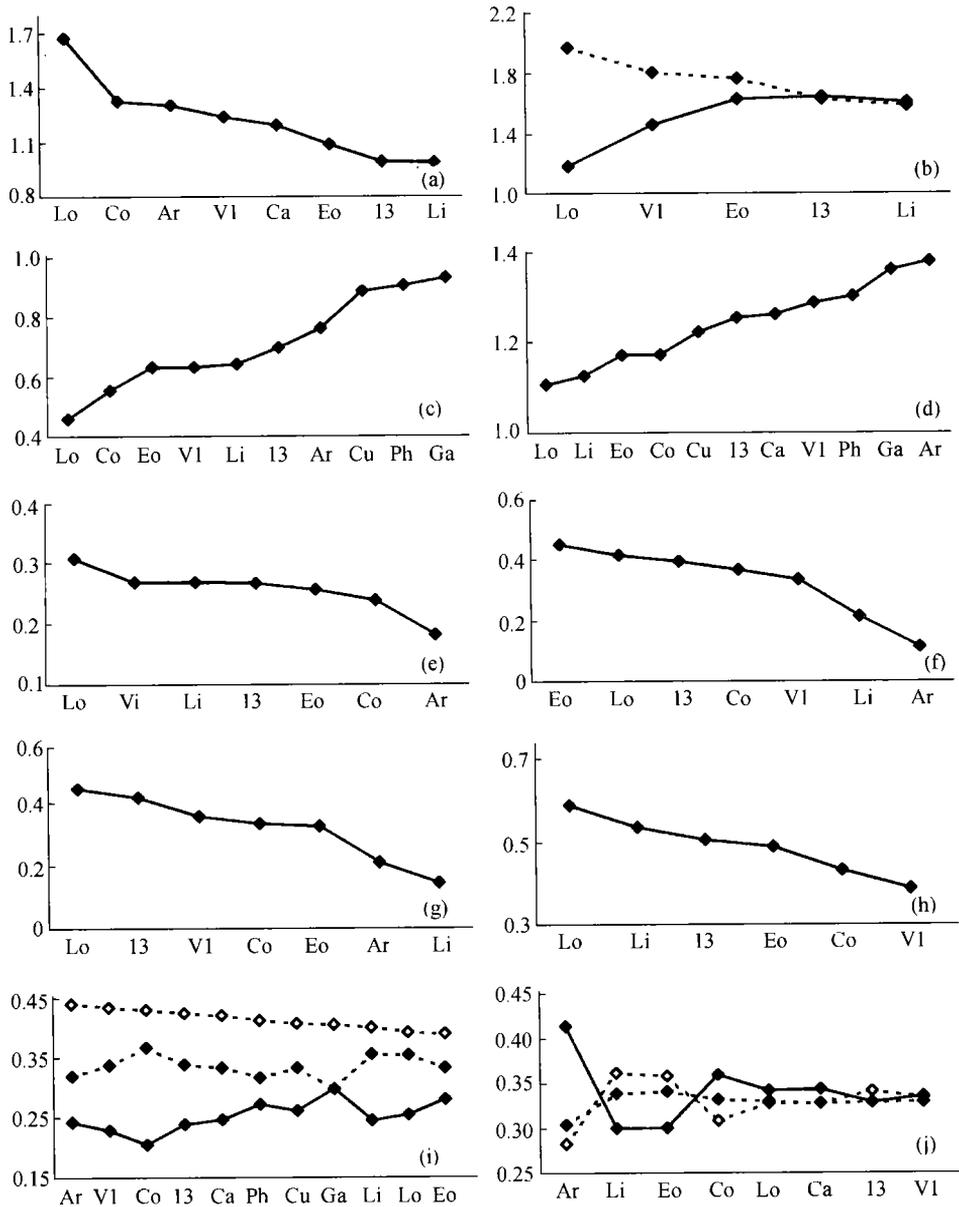


图 3 朝阳长翼鸟肢骨等一些骨块的比率及与其他鸟类的比较

(a) 翼长与后肢长(本文指股骨、胫跗骨、跗蹠骨长度之和)的比率; (b) 翼长(虚线)、后肢长(实线)与躯干长的比率; (c) 胫跗骨长与躯干长的比率; (d) 胫跗骨长与肱骨长的比率; (e) 鸟喙骨长与躯干长的比率; (f) 胸骨长与躯干长的比率; (g) 胸骨宽与躯干长的比率; (h) 颈部长与躯干长的比率; (i) 肱骨(实心方块 + 虚线)长、尺骨(空心方块 + 虚线)长、手(实心方块 + 实线)长在翼长中所占的比率; (j) 股骨(实心方块 + 虚线)、胫跗骨(空心方块 + 虚线)、跗蹠骨(实心方块 + 实线)在后肢长中所占的比率. 简字说明: 13, 一新的反鸟, 中国科学院南京地质古生物研究所标本编号 130722; Ar, *Archaeopteryx*, 始祖鸟(数据来自文献[14]); Ca, *Cathornis*, 华夏鸟; Cu, *Caudipteryx*, 尾羽龙(数据来自文献[14]); Co, *Confuciusornis*, 孔子鸟; Eo, *Eoenantiornis*, 始反鸟; Ga, *Gallus*, 鸡(数据来自文献[14]); Li, *Liaoxiornis*, 辽西鸟; Ph, *Phasianus*, 雉(数据来自文献[14]); V1, 另一一新的反鸟, V 11665

稳固性,如有的潜水鸟类的钩突可以覆压两个椎肋以抵抗潜水时的压力,另一方面也可以作为一些肌肉,如外肋间肌的附着点,有人认为钩突的长度与外肋间肌的效能成正比,可以使肋骨产生运动<sup>[11]</sup>,附着在钩突腹内侧面的肌肉有助于使肋骨向前移动,增加胸腔的容积,外肋间肌一般和呼吸运动中的吸气过程相关联<sup>[12]</sup>。另外,钩突也可以作为支持肩胛骨肌肉的附着点<sup>[13]</sup>。推测长翼鸟的钩突在增加胸廓的稳定性和呼吸等方面也具有类似的功能,可能比其他的反鸟类更加完善。

在外部形态结构上,长翼鸟的一个最明显的特征是前肢明显长于后肢(图 3(a));如果选择躯干长度作为对比的标准,那么这种前、后肢的差异的主要原因是长翼鸟的后肢相对较短(图 3(b)),而后肢短的主要原因是胫跗骨相对较短(图 3(c)),与股骨的比例最接近(图 3(d))。由于长翼鸟的胫跗骨相对较短,因而股骨、胫跗骨和跗蹠骨各自在后肢长度所占的比重上比较均匀,不如其他鸟类具有较大的差异(图 3(i))。在前肢各骨骼长度的变化上,长翼鸟的肱骨、尺桡骨和手部骨骼的比例变化与其他原始鸟类类似,并没有大的差别(图 3(j))。

长翼鸟的鸟喙骨较长(图 3(e)),可以向后下方支撑胸骨远离脊柱,在不增加骨骼和肌肉的情况下使胸廓的背腹径加大,并使胸骨及其所附着的肌肉更加靠近身体的重心;较其他鸟类为大的胸骨(图 3(f)和(g))也使胸廓的背腹和左右径得以增大;较长的肋骨也是胸廓增大的结构基础;钩突的出现使各肋骨间的联结得以加强;而相对较短的躯干使胸廓的前后径降低,这种胸廓各方向直径趋近的变化使得胸廓的稳固性增强,这一方面使躯干部可以作为许多肌肉的稳固起点,另一方面也使整个身体的重心移向中下部,增加了飞行的稳定性,这种稳固的躯干同时也是鸟类特有的强大的呼吸功能所必需的,也使主动呼吸具有基本的物质基础。另外长翼鸟的叉骨上升支仅在交叉部为前后扁平,内缘向上逐渐后转,至上端前后面和左右面几乎相等,更加接近现代鸟类的叉骨,功能更加完善<sup>[1]</sup>。

发达的前肢、较大的胸骨及较发育的龙骨突、相对完善的叉骨构造、相对稳固的胸廓、缩短的躯干及其所引发的重心向前下方移动并形成坚实稳固的躯干,使长翼鸟比其他原始反鸟类具有更强的飞行能力,同时也应具有了类似于孔子鸟或者更高的的新陈代谢水平<sup>[15,16]</sup>。与这些变化相适应,长翼鸟的颈部相对较长(图 3(h)),也有异凹型椎体的出现,增强了头、颈部的灵活性,这可能表明前肢主要变成了飞行器官,而头、颈部则在捕食中起更加重要的作用。

与前肢增强的飞行功能相对照,长翼鸟的后肢,特别是胫跗骨的缩短应是后肢由主要的运动功能向支持功能转变的表现,这与现代走禽具有相对较长的胫跗骨有很大的不同(图 3(c))。长翼鸟的4趾滑车几乎在同一平面上,第1趾较长,各趾爪也较发达,说明它具有较强的栖握能力<sup>[17-19]</sup>。

主要基于较强的飞行和栖握能力、相对较短的后肢,推测长翼鸟可能具有与现代佛法僧目鸟类(Coraciiformes),特别是翠鸟非常类似的生活方式,它可以长时间地栖握在树枝上,发现水中的猎物后,靠重力、后肢的弹力和翼的推动力快速向下俯冲用嘴捕捉猎物,其后通过翼的快速有力击打水面,起飞并返回到栖枝。部分依靠重力进行启动也是对后肢较弱的弹跳能力的一种补偿,可能也是鸟类由被动滑翔向主动飞行的一个重要中间阶段。长翼鸟较长的吻部一方面可以捕捉较大的猎物,另一方面较大的上、下颌跨度也提高了捕食的命中率。

总之,基于胸骨、肩带和跗蹠骨的骨骼特征,长翼鸟属于反鸟这一类群;主要基于吻部骨骼、各肢骨的比例及钩突的存在,推测长翼鸟在飞行上比其他反鸟具有更高的能力,相应的呼吸功能也有了较大的进步,翼显著加长,反映了其向飞行方面的发展。在迄今为止已发现的反

鸟中,长翼鸟代表了一独特的生态适应类型,后肢的相对缩短反映了其地面生活的减少和后肢运动机能的减弱;喙部的加长可能反映了水中捕食的特点,总的来说,长翼鸟可能具备与现代鸟-翠鸟类似的取食等生活习性.另一方面,长翼鸟的发现还表明至少在早白垩世鸟类已经发生了较大的生态分化,推测反鸟类要么在早白垩世之前就已经出现,要么是在早白垩世产生之后迅速分化,在较短的时期内形成了各种差异很大的适应类型.对新的生态位(niche)的占据为早白垩世的鸟类提供了更多的资源和避难场所,同时也为该时期的鸟类辐射提供了更广阔的空间.

**致谢** 本研究得到张弥曼、金帆、张江永、王元青、吕君昌、胡耀明、尤海鲁的大力支持;寿华铨、张良吉、李岩、汪筱林、霍玉龙、徐星、王原和高伟等更付出辛苦的劳动;李玉同、张杰等提供技术支持.郑光美和高玮教授提出有益建议;张弥曼院士和李锦玲研究员多次审阅文稿并提出诸多中肯建议.本工作为中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX3-J03)、国家重点基础研究发展规划(G2000077700)、国家自然科学基金(批准号:40002002)、中国科学院“九五”重大项目“辽西热河生物群综合研究(KZ951-B1-410)”、中国科学院“百人计划(周忠和)”、国家自然科学基金重点项目(批准号:49832002)、国家基础人才培养基金(J9930095)、中国科学院特别支持费(9910)和美国地理学会基金资助项目.

### 参 考 文 献

- 1 Feduccia A. The Origin and Evolution of Birds. New Haven and London: Yale Univ Press, 1999. 1 ~ 466
- 2 Walker C A. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. Nature, 1981, 292: 51 ~ 53
- 3 Sereno P C, Rao C G. Early evolution of Avian Flight and Perching: New evidence from the Lower Cretaceous of China. Science, 1992, 255: 845 ~ 848
- 4 Martin L D. The Enantiornithines: Terrestrial birds of the Cretaceous. In: Peters D S, ed. Cour Forchungsinst. Senckenb. 1995, 181: 23 ~ 36
- 5 Zhou Z H. Discovery of Early Cretaceous birds in China. In: Peters D S, ed. Cour Forchungsinst. Senckenb. 1995, 181: 9 ~ 22
- 6 Chiappe L M. The first 85 million years of Avian evolution. Nature, 1997, 378: 349 ~ 355
- 7 Sanz J L, Chiappe L M, Perez-Moreno B P, et al. An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. Nature, 1996, 382: 442 ~ 445
- 8 周忠和, 汪筱林. 辽宁北票尾羽龙(*Caudipteryx*)一新种. 古脊椎动物学报, 2000, 38(2): 111 ~ 127
- 9 Chiappe L M, Ji S, Ji Q, et al. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the late Mesozoic of northeastern China. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1999, 242: 1 ~ 89
- 10 侯连海, 张江永. 辽宁早白垩世早期一鸟化石. 古脊椎动物学报, 1993, 31(3): 217 ~ 224
- 11 Fedde M R. Peripheral control of avian respiration. Fed Proc, 1970, 29: 1664 ~ 1673
- 12 Vanden Berge J C, Zweers G A. Myology. In: Baumel J J, King A S, Breazile J E, et al, eds. Hand-book of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2nd ed. Cambridge: Publications of the Nuttall Ornithologica Club No 23, 1996. 189 ~ 250
- 13 Romer A S, Parsons T S. The Vertebrate Body, 5th ed. Chicago: W B Saunders Company, 1977. 146 ~ 215
- 14 Jones T D, Farlow J O, Ruben J A, et al. Cursoriality in bipedal archosaurs. Nature, 2000, 406: 716 ~ 718
- 15 张福成, 徐 星, 吕君昌, 等. 孔子鸟(*Confuciusornis*)、扬子鳄(*Alligator*)及一兽脚类恐龙长骨组织结构和生长方式差异及其意义. Palaeoworld, 1999, 11: 296 ~ 309
- 16 张福成, 侯连海, 欧阳涟. 孔子鸟(*Confuciusornis*)骨骼微观组织结构初步研究. 古脊椎动物学报, 1998, 36(2): 126 ~ 135
- 17 高 玮. 鸟类分类学. 长春: 东北师范大学出版社, 1992. 1 ~ 319
- 18 郑光美. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995. 1 ~ 585
- 19 Gill F B. Ornithology. 2nd ed. New York: W H Freeman, 1995. 65 ~ 92

(2000-09-28 收稿, 2000-10-30 收修改稿)