

# 长翼鸟科的研究现状及其飞行能力分析

吴佳文

沈阳师范大学古生物学院, 辽宁 沈阳

收稿日期: 2022年10月13日; 录用日期: 2022年11月3日; 发布日期: 2022年11月10日

## 摘要

长翼鸟科(Longipterygidae)是反鸟中的一支, 与现代鸟类中的翠鸟(*Alcedo*)极为相似, 至今为止, 已报道的长翼鸟科有7属7种, 均产自我国辽宁西部早白垩世的义县组和九佛堂组地层。长翼鸟类的研究对于早期鸟类飞行起源, 反鸟类的飞行能力及形态多样性等方面的研究具有重要的推动作用。本文对已发表的长翼鸟科7个属种的骨骼特征进行详细总结和描述, 另对其整体飞行能力进行了预估。

## 关键词

中生代, 反鸟, 长翼鸟, 飞行能力

# Research Status and Flight Ability Analysis of Longipterygidae

Jiawen Wu

College of Palaeontology, Shenyang Normal University, Shenyang Liaoning

Received: Oct. 13<sup>th</sup>, 2022; accepted: Nov. 3<sup>rd</sup>, 2022; published: Nov. 10<sup>th</sup>, 2022

## Abstract

Longipterygidae is one of the enantiornithines, which is very similar to the Alcedo in modern birds. So far, there are seven genera and seven species reported, both produced from the early Cretaceous Yixian Formation and Jiufotang Formation in western Liaoning of China. The study of the Longipterygidae plays an important role in promoting the study of the early bird flight origin, the flight ability and morphological diversity of the enantiornithines. In this paper, the skeletal characteristics of seven published species in the Longipterygidae are summarized and described in detail, and their overall flight capability is also estimated.

## Keywords

Mesozoic, Enantiornithines, Longipterygidae, Flight Ability

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

中国中生代地层中保存的古鸟类化石，数量大、种类繁多。在世界古鸟类研究中占有重要地位，尤其是反鸟的发现揭开了前所未知的中生代鸟类的大规模辐射。这些化石材料的研究成果为鸟类的起源和早期演化等重大古生物学问题提供了重要的依据。由于反鸟是出现在白垩纪早期一支比较特化的鸟类，在白垩纪末期与恐龙一起灭绝，并且在相对短促的时间里，对树栖、水边生活及飞行能力的极度适应，都显示中国反鸟类的研究对于认识鸟类的早期演化有重要的决定意义。

反鸟类几乎全部属于树栖性的种类[1]，但也出现了分化现象。其中有一支向适应水边生境发展，即长翼鸟类，长翼鸟科最早是由张福成在 2000 年发表的《反鸟的新发现和早期鸟类的辐射》一文中提出[2]，这一类群后肢加大、与前肢等长或稍长于前肢，嘴细而长，仅前端长有牙齿，由于其强壮的前肢，胸部发育有龙骨突等特征，证明其拥有比较进步的飞行能力。现已报道的长翼鸟科有 7 属 7 种。包括，朝阳长翼鸟(*Longipteryx chaoyangensis*, 2001) [3]、韩氏长嘴鸟(*Longirostravis hani*, 2004) [4]、库氏扇尾鸟(*Shanweinia cooperorum*, 2009) [5]、潘氏抓握鸟(*Rapaxavis pani*, 2009) [6]、郑氏波罗赤鸟(*Boluochia zhengi*, 2010) [7]、杨氏弯齿鸟(*Camptodontus yangi*, 2010) [8]、杨氏盛京鸟(*Shengjingornis yangi*, 2012) [9]。如表 1。

**Table 1.** The locality and conservation of Longipterygidae

**表 1.** 长翼鸟的产地与保存情况

名称	拉丁文学名	地层	保存情况
朝阳长翼鸟	<i>Longipteryx chaoyangensis</i> (Zhang FC, 等, 2001)	早白垩世九佛堂组	基本完整保存
韩氏长嘴鸟	<i>Longirostravis hani</i> (Hou LH, 等, 2004)	早白垩世义县组	基本完整保存
库氏扇尾鸟	<i>Shanweinia cooperorum</i> (O'Connor JK, 等, 2009)	早白垩世义县组	基本完整保存
潘氏抓握鸟	<i>Rapaxavis pani</i> (Ecic MM, 等, 2009)	早白垩世九佛堂组	基本完整保存
郑氏波罗赤鸟	<i>Boluochia zhengi</i> (O'Connor JK, 等, 2010)	早白垩世九佛堂组	局部保存
杨氏弯齿鸟	<i>Camptodontus yangi</i> (李莉, 等, 2010)	早白垩世九佛堂组	局部保存
杨氏盛京鸟	<i>Shengjingornis yangi</i> (Li L, 等, 2012)	早白垩世九佛堂组	基本完整保存

## 2. 主要地层及其地质年代背景

至今为止,长翼鸟类均发现于中生代地层,以辽西热河生物群及其相对应的生物群为中心的区域及其相邻区域,且主要是在白垩纪湖泊沉积物中发现,义县组及其上面的九佛堂组[1]。利用 U-Pb 同位素测定的方法对该地区义县组下部凝灰岩中的锆石进行测定,测出其地层的年龄大约为 1.252 亿年[10],位于义县组上层的九佛堂组,测定其年龄大约在 1.200 亿年[11]。

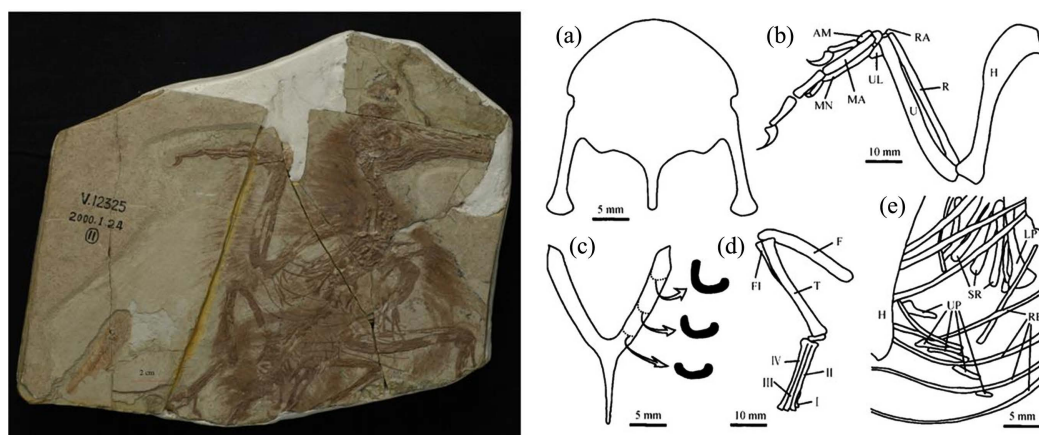
## 3. 长翼鸟科各个属种的骨骼特征

### 3.1. 长翼鸟科研究简史

长翼鸟与现生鸟类中的翠鸟类似,具有强大的前肢,较长的颌骨,相对较短的后肢,同时也具有很强的栖握能力[12]。在辽西热河生物群里发现的反鸟类群中,将拥有以下特征的反鸟划入长翼鸟科:前颌骨长度接近头骨的 60%,牙齿仅分布在前颌骨或齿骨前端,发育有龙骨突,第 II 趾骨至第 IV 趾骨几乎在同一水平面上[13]。长翼鸟各个属种的具体骨骼特征见下文所述,部分骨骼特征因化石保存情况无法判定。

### 3.2. 朝阳长翼鸟

该标本产自我国辽西地区早白垩世的九佛堂组地层,骨骼保存基本完整,骨骼周围还带有羽毛印痕,见图 1。其骨骼特征主要有以下几点:头长至少是头高的 2.5 倍;具有短圆锥状的牙齿;下颌骨突与始祖鸟(*Archaeopteryx*)、孔子鸟(*Confuciusornis*)和原羽鸟(*Protopteryx*)一样发育[13];保留了 7 枚相对完整的颈椎,但实际颈椎总数估计有 9 枚,至少保留有 10 枚胸椎,且愈合荐椎由 8 枚椎骨组成,至少拥有 4 枚自由尾椎,且尾综骨长度长于自由尾椎的总和;胸骨后部发育有龙骨突起,中央突及侧突发育,副突微弱发育;具有大小不同的钩状突;腕掌骨没有完全愈合;小掌骨远端超过大掌骨的远端,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;第 I 趾的趾节和爪节不短于其他趾的趾节和爪节;前肢明显长于后肢,胫跗骨明显短于肱骨、尺骨、桡骨;保留的翼的长度是股骨+胫跗骨+跗蹠骨长度之和的 1.5 倍;与其他鸟类相比,胫跗骨明显短于股骨[2] [12]。



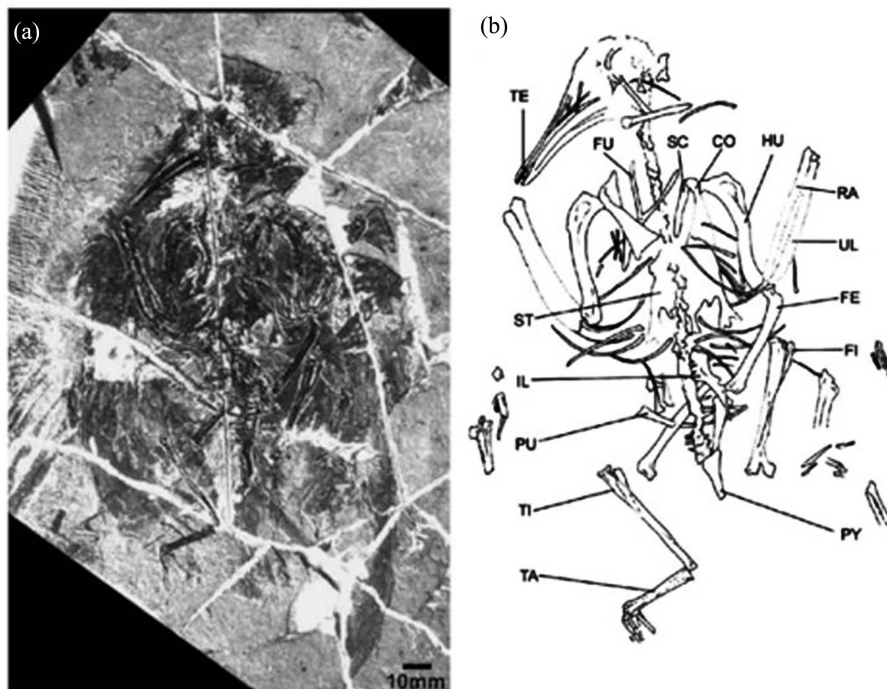
FN: 颈部羽毛印痕 FW: 前肢羽毛印痕; G: 腰带部分骨骼; HA: 头部骨骼; N: 颈椎; S: 胸骨; TA: 跗蹠骨; (a) 胸骨; (b) 翼, 小指第二指节小呈三角形; (c) 叉骨; (d) 后肢; (e) 钩状突和肋骨。AM: 小翼掌骨; F: 股骨; FI: 腓骨; H: 肱骨; I~IV: 第1~4跗蹠骨; LP: 胸骨侧突; MA: 大掌骨; MN: 小掌骨; R: 桡骨; RA: 桡腕骨; RB: 肋骨; SR: 胸肋骨; T: 胫跗骨; U: 尺骨; UL: 尺腕骨; UP: 钩突

Figure 1. The skeletal line diagram of *Longipteryx chaoyangensis* (from Zhang FC, et al., 2001)

图 1. 朝阳长翼鸟化石及其骨骼线条图(引自 Zhang FC 等, 2001)

### 3.3. 韩氏长嘴鸟

该标本骨骼保存基本完整，骨骼周围还保留有大部分的羽毛，是一种小型的反鸟，产自我国辽宁早白垩世义县组地层。该属种之前被单独建立为长嘴鸟科，由于其拥有与长翼鸟科相似的特征，近几年才将长嘴鸟归入长翼鸟科[4]，见图 2。其骨骼特征主要有以下几点：吻部的长度等于或超过头骨长度的 60%，且其颌骨部分轻轻向下弯曲；牙齿仅分布于前颌骨和齿骨前端；胸骨侧突具有三分叉的驼鹿角状末端延展，胸骨内侧突起较短且中部略弯曲；愈合荐椎至少由 7 枚椎体组成，且拥有 5 枚自由尾椎；跗蹠骨只有在近端相互愈合且在所有蹠骨中，第 III 蹠骨最宽，第 IV 蹠骨最窄[4]。



CO: 乌喙骨; FI: 股骨; FE: 腓骨; FU: 叉骨; HU: 肱骨; PU: 耻骨; PY: 尾综骨; IL: 髌骨; RA: 桡骨; SC: 肩胛骨; ST: 胸骨; TI: 胫跗骨; TA: 跗蹠骨; TE: 牙齿; UL: 尺骨

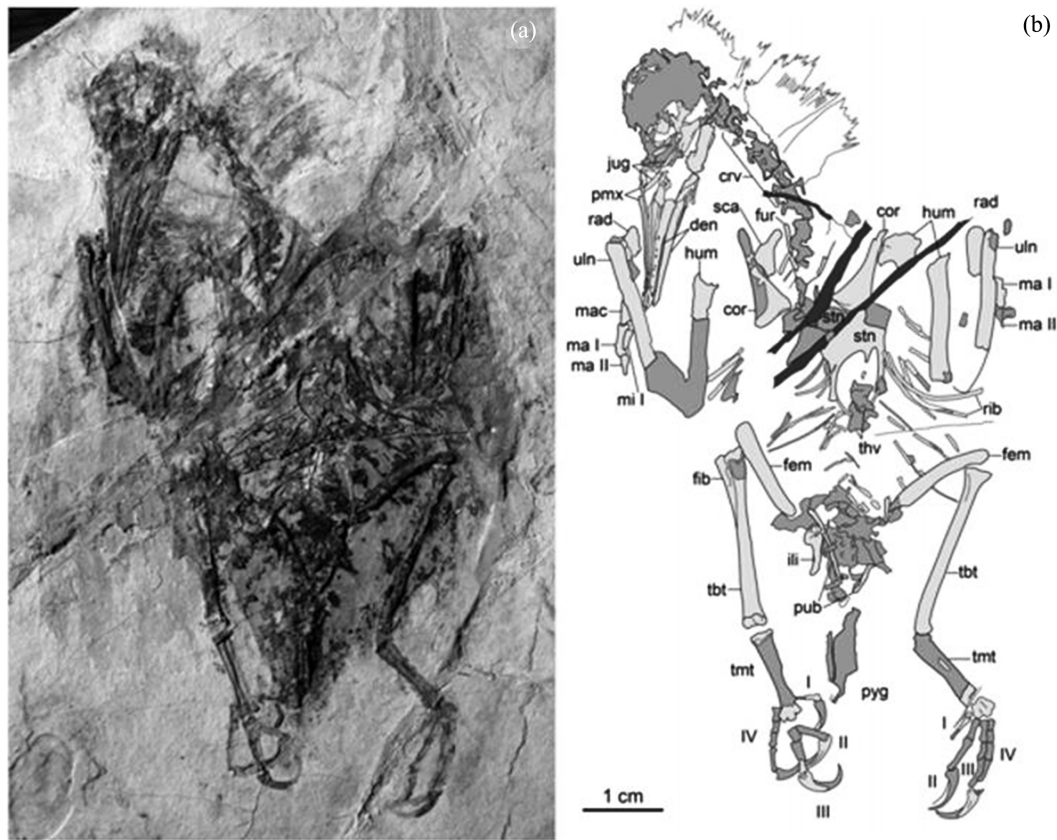
Figure 2. The skeletal line diagram of *Longirostravis hani* (from Hou LH, *et al.*, 2006)

图 2. 韩氏长嘴鸟化石及其骨骼线条图(引自 Hou LH 等, 2006)

### 3.4. 库氏扇尾鸟

该标本产自于我国辽西早白垩世义县组地层的热河生物群中，是一中型的反鸟，骨骼特征保存基本完整，是一个成年个体，主要是腹面保存，羽毛大量保存，但是无法确定其具体数量，根据外层轮廓确定其特征，由于羽毛末端未保存，无法确定是否存在分叉，且羽毛在头部、翅膀和尾部都留有碳化印痕。见图 3。其骨骼特征主要有以下几点：头部延长，吻部占整个头骨的 60%；前颌骨拥有小齿；乌喙骨呈支柱状，与胸骨关节相连，在背侧表面有一个轻微的凹陷；长而直的肩胛骨，长度超过了乌喙骨；大手指第二指节退化；叉骨支近端三分之一背侧弯曲，叉骨上升支之间的夹角为 40°；胸骨保存情况不佳，前后肢比例约为 1.2；跗蹠骨近端愈合，在远端可见缝合线，整体较短，第 III 蹠骨最长，第 II 蹠骨和第 IV 蹠骨长度与第 III 蹠骨接近，几乎处于同一水平面；尾部至少具有四根长尾羽，且尾端具有较原始的倾斜和锥形的祖先状态，与始祖鸟相类似[5] [14]。





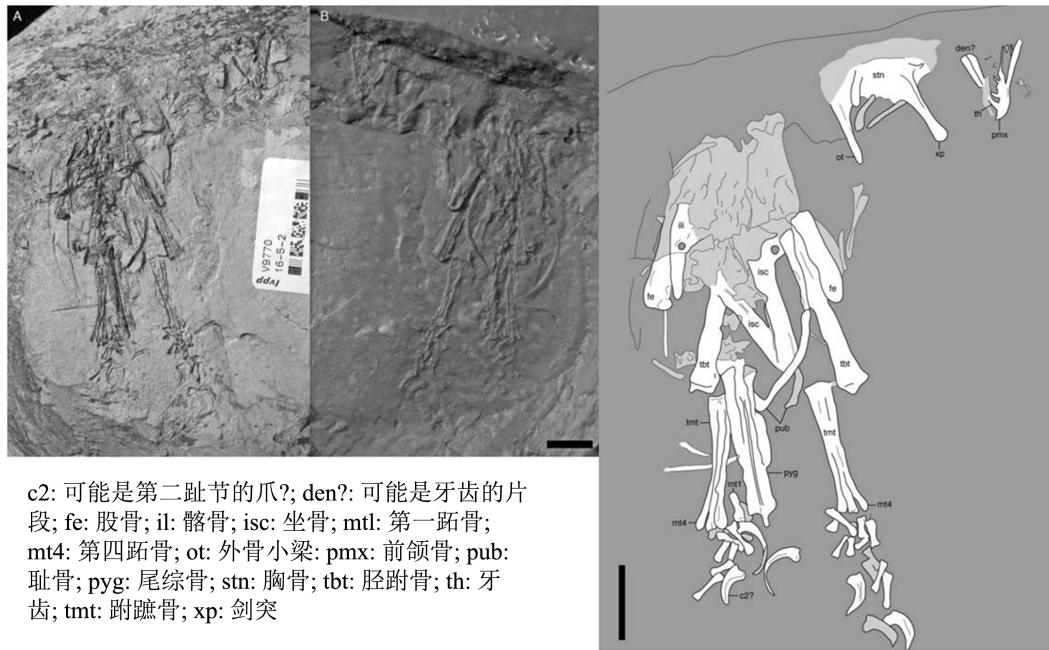
al: 小翼掌骨; alI-II: 小翼指第一、第二指节; cau: 尾椎; cmc: 腕掌骨; cor: 鸟喙骨; crv: 颈椎; den: 齿骨; fem: 股骨; fur: 叉骨; hum: 肱骨; ili: 髌骨; jug: 颞骨; mac: 大掌骨; mal-I-II: 大掌骨第一、第二指节; max: 上颌骨; mi-I: 小手指第一指节; pmx: 前颌骨; pub: 耻骨; pyg: 尾综骨; rad: 桡骨; rib: 肋骨; sca: 肩胛骨; stn: 胸骨; tbt: 胫跗骨; tmt: 跗蹠骨; uln: 尺骨; I-IV: 脚趾第一~第四趾节

**Figure 3.** The skeletal line diagram of *Shanweinia cooperorum* (from O'Connor JK, et al., 2009)  
**图 3.** 库氏扇尾鸟化石及其骨骼特征图(引自 O'Connor JK 等, 2009)

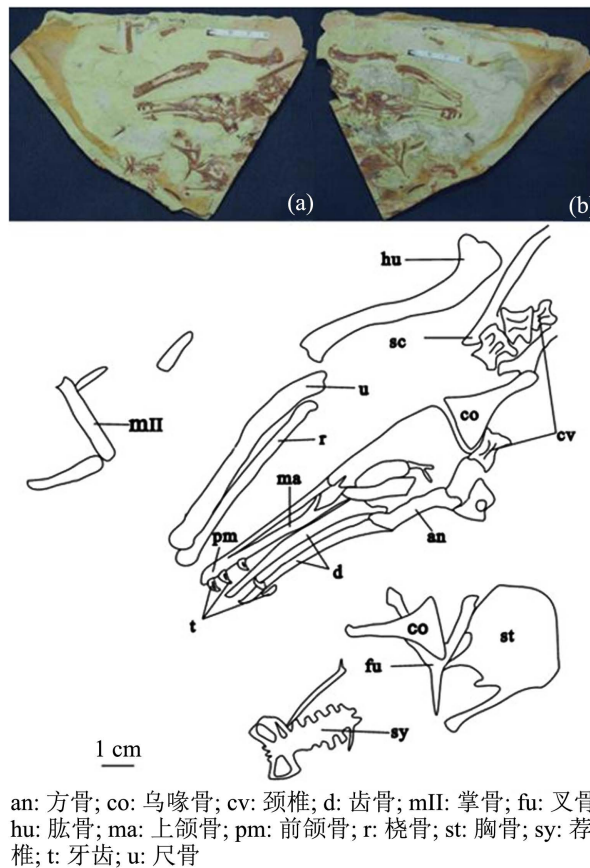
### 3.5. 潘氏抓握鸟

该标本保存基本完整的骨骼结构，产自我国辽西早白垩世九佛堂组地层，是一小型反鸟，椎体大部分缺失或保存在胸骨之下无法观察，胸肋骨分布在腰带部分，没有紧密关节，且该标本没有明确的羽毛保存下来，见图 4。其骨骼特征主要有以下几点：吻部接近头骨长度的 60%，与韩氏长嘴鸟相似；牙齿局限于吻端，且上颌骨似乎缺少牙齿；上颌骨的前颌骨突接近轭骨突的三倍；鼻骨缺乏上颌骨突，外鼻孔裂鼻型；拥有一个略微弯曲且棒状的舌骨；保留了 8 或 9 枚颈椎，颈椎椎体与河北细弱鸟(*Vescornis hebeiensis*) [15]相似，仅暴露一枚胸椎，虽然曾有人研究指出大部分反鸟类愈合荐椎是由 8 枚椎体组成[16]，但韩氏长嘴鸟与潘氏抓握鸟与之相矛盾，其愈合荐椎由 6 枚完全愈合的椎体组成，自由尾椎保存有 6 枚，尾综骨长度超过自由尾椎整体长度；叉骨具有短的叉骨联合，叉骨上升支之间的夹角为 50°；鸟喙骨呈支柱状且侧缘和胸骨缘平直；胸骨与鸟喙骨关节面形成一个钝角，且具有副鸟喙骨突，胸骨外侧突分叉，胸肋骨不发育钩状突，保存了大量的腹膜肋；反鸟共同特征的尺骨神经沟[17]未被发现；翼指的第一指节以及大手指的第二指节退化[6]。





**Figure 5.** The skeletal line diagram of *Boluochia zhengi* (from O'Connor JK, et al., 2011)  
**图 5.** 郑氏波罗赤乌化石及其骨骼特征图(引自 O'Connor JK 等, 2011)

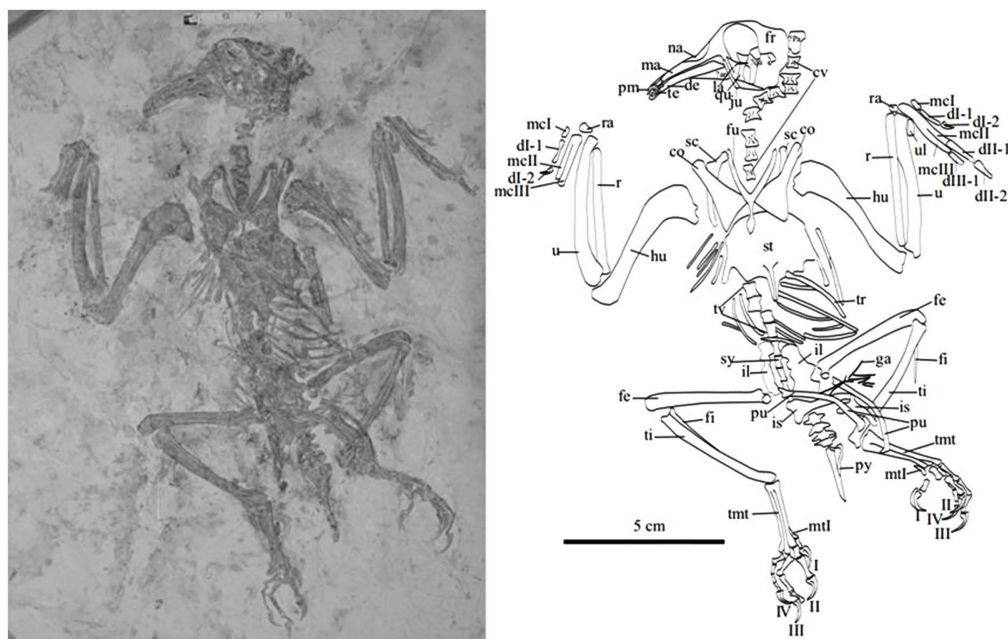


**Figure 6.** The skeletal line diagram of *Camptodontus yangi* (from Li L, et al., 2010)  
**图 6.** 杨氏弯齿乌化石及其骨骼线条图(引自李莉等, 2010)



### 3.8. 杨氏盛京鸟

该标本产自我国辽宁锦州早白垩世九佛堂组地层，是一块保存相对完整的标本，是一中型反鸟，见图 7。其骨骼特征主要有以下几点：拥有长且逐渐变细的喙，在吻端略微弯曲，吻部长度占头骨长度的 54%，前端保存有牙齿，颧骨较细；椎体保存不完整，愈合荐椎由 8 枚椎体组成；“Y”型叉骨末端膨大；胸骨后侧保存有龙骨突；肱骨长度接近尺骨和桡骨，且腕骨和掌骨愈合；股骨头发育，且腓骨长度接近胫骨的一半；第 IV 趾骨较细，趾骨近端愈合[9]。



an?: 方骨?; cv: 颈椎; co: 鸟喙骨; de: 齿骨; dl-1: 小翼指第一指节; dl-2: 小翼指第二指节; dII-1: 大手指第一指节; dII-2: 大手指第二指节; dIII-1: 小手指第一指节; fe: 股骨; f: 腓骨; fr: 额骨; fu: 叉骨; ga: 腹膜肋; hu: 肱骨; il: 髌骨; is: 坐骨; ju: 颧骨; la: 泪骨; ma: 上颌骨; mcl-II: 第1~3掌骨; mtl: 跖骨; pa?: 顶骨?; pm: 前颌骨; pu: 耻骨; py: 尾综骨; r: 桡骨; ra: 桡腕骨; u: 尺骨; ul: 尺腕骨; sc: 肩胛骨; st: 胸骨; te: 牙齿; ti: 胫跗骨; tmt: 跗跖骨; tr: 胸肋; I~III: 脚趾趾节

**Figure 7.** The skeletal line diagram of *Shengjingornis yangi* (from Li L, et al., 2012)

**图 7.** 杨氏盛京鸟化石及其骨骼线条图(引自 Li L 等, 2012)

## 4. 长翼鸟科飞行能力预估

羽毛的出现对鸟类的飞行起到了至关重要的作用，然而羽毛并不是鸟类所特有的，在一些兽脚类恐龙中也有羽毛印痕的发现[20]，但这些羽毛不具备飞行的能力。鸟类的原始类群中，在属于基干鸟的孔子鸟化石中，前肢发现不对称飞羽，但是没有发现小翼羽，证明其具备一定的飞行能力，但是并不强[21] [22] [23]，小翼羽的出现推动了鸟类飞行的演化[24]。已报道的反鸟和今鸟两大类群均有小翼羽，例如在河北丰宁发现一反鸟，保存有大量的羽毛，其中小翼指上有小翼羽，胸骨部分发育有龙骨突，证明其拥有一定的飞行能力[25]；今鸟型鸟中的匙吻古喙鸟(*Archaeohynchus spathula*)化石保存了大量的羽毛，飞羽和小翼羽被保存了下来，还发育有掌骨滑车，证明匙吻古喙鸟的飞行能力很强[26]，已发现的一些长翼鸟化石上，在骨骼周围能明显观察到有羽毛或羽毛的印痕，经过研究和对比其翼相对于其他同时期的鸟类要长，说明中生代三大鸟类群中，除了基干鸟，其他两个类群具有相对较强的飞行能力。



早期鸟类的飞行能力与其自身个体大小的演化也有一定的联系,在中生代鸟类演化并不完善的情况下,想要飞行,拥有飞羽及相对较小的体型才更有利于飞行。孔子鸟等基干鸟类体型相对较大,骨骼粗壮,有些与恐龙类似具有双弓型头骨、头骨各骨块未愈合[27]。始反鸟(*Eoenantiornis*)是一类较为原始的反鸟,体型大于早白垩世其他反鸟,拥有飞行所需要的一些特征,但是并不完善,可见其飞行能力不强[28];华夏鸟(*Cathayornis*)体型较小,拥有较强的飞行能力[29],进一步证实了当时体型小其飞行能力相对较强,但是没有明显的羽毛保留下来;鹏鸟(*Pengornis*)体型比其他反鸟要大得多,与孔子鸟体型接近,胸骨较为原始,虽有飞羽保留,但是其飞行能力不强[30] [31]。而已报道的今鸟型鸟类大多为中小型鸟,如比较原始的马氏燕鸟(*Yanornis mattini*)、匙吻古喙鸟、朝阳副红山鸟[32] (*Parahongshanornis chaoyanensis*)等。长翼鸟是一类中小型反鸟,通过羽毛保存情况判断,其拥有较强的飞行能力。

鸟类的骨骼结构特征也是飞行能力高低的体现,龙骨突对于鸟类飞行起着重要的作用[33]。在基干鸟类中的孔子鸟虽然在胸骨部分也发现了龙骨突,但整体胸骨厚重,关节面不发育,说明其飞行能力并不强[21] [22] [23]。今鸟型鸟类中,龙骨突发育良好,使得它们飞行能力与现生鸟类接近,较为典型的马氏燕鸟胸骨已经具备了非常发育的龙骨突,前肢与后肢的长度比接近 1.1,说明了燕鸟的飞行能力与现代鸟类十分接近[34]。长翼鸟拥有较长的鸟喙骨用来支撑胸骨,且其胸骨大于其他鸟类,拥有比较发育的龙骨突,长翼鸟的叉骨与现代鸟类更加接近,功能也相对完善,同时拥有发达的趾爪,且第 1 趾相对较长,4 蹠滑车几乎在同一个平面上,这一特化结构证明了它是一类拥有较强大栖握能力的鸟类[35] [36] [37],同为反鸟的细弱鸟拥有强壮的脚爪,使其能够长时间栖握在树上,并促进其飞行能力的演化[15]。现生鸟类中与长翼鸟类似的翠鸟,其翼展远超体长,脚短,喙长且直,一般栖息在河边树枝或者岩石上,通过不断调整羽翼和姿态来实现长时间远距离的飞行,在捕食过程中的飞行速度可达到 11~27 m/s [38] [39] [40]。基于不同生态位,展现的飞行能力有所差异,因此对于长翼鸟的飞行能力,还需要更多的化石来证明。

## 5. 总结与展望

长翼鸟拥有较强的抓握能力,强壮的前肢,推测其为水边生活的特化物种,关于长翼鸟的食性和习性的问题目前尚不清楚,胃部缺少关键的保存信息,现生鸟类的鸡(*Gallus domesticus*)胃里常常有胃石,在一些今鸟型鸟类中也有胃石的保存[41],而在长翼鸟化石中,目前还没有发现这一特征;鉴于长翼鸟拥有比较进步的飞行能力,是否跟现生翠鸟一样以鱼类和甲壳类或水生昆虫为食,这是个未解之谜,因此对于长翼鸟的食性和习性还需要有更多的化石证据来进行证明。

长翼鸟目前保留的化石,除了郑氏波罗赤鸟和杨氏弯齿鸟外基本保存完整,骨骼周围还有羽毛的保留,特征保存明显,但是至今仅有 7 个属种已发表,这对于一整个长翼鸟科来说还远远不够,相信还有许多未被揭示的信息,在未来不断的研究下,长翼鸟依然能够在早期鸟类演化和飞行起源的研究中占据一席之地。

## 6. 结论

长翼鸟作为在中生代迅速演化的反鸟类之一,已经拥有了比较进步的特征和较强的飞行能力,至今还仍留有一些问题缺少关键性化石证据,目前已知,长翼鸟为一类中小型反鸟,是一类生活在水边的特化物种,拥有比较长的翼,善于飞行,在中生代鸟类演化的辐射中,占据着比较重要的位置。

## 致 谢

感谢沈阳师范大学古生物学院孙敬文在整理文章资料给予的帮助,感谢所有任课老师和同学给予的帮助和支持,感谢老师们提出的宝贵的修改意见,祝我们能够越来越好。

## 参考文献

- [1] 周忠和, 张福成. 中国中生代的鸟类:介绍及综述[J]. 动物学报, 2004, 50(4): 913-920.
- [2] 张福成, 周忠和, 侯连海, 等. 反鸟的新发现和早期鸟类的辐射[J]. 科学通报, 2000, 45(24): 2650-2657.
- [3] Zhang, F.C., Zhou, Z.H., Hou, L.H., *et al.* (2001) Early Diversification of Birds: Evidence from a New Opposite Bird. *Chinese Science Bulletin*, **46**, 945-949. <https://doi.org/10.1007/BF02900473>
- [4] Hou, L.H., Chiappe, L.M., Zhang, F.C., *et al.* (2004) New Early Cretaceous Fossil from China Documents a Novel Trophic Specialization for Mesozoic Birds. *Naturwissenschaften*, **91**, 22-25. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0489-1>
- [5] O'Connor, J.K., Li, D.Q., Lamanna, M.C., *et al.* (2009) Phylogenetic Support for a Specialized Clade of Cretaceous Enantiornithine Birds with Information from a New Species. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**, 188-204. <https://doi.org/10.1080/02724634.2009.10010371>
- [6] Eci, M.M., David, J.V., Gao, C.L., *et al.* (2009) Anatomy of the Early Cretaceous Bird Rapaxavis Pani, a New Species from Liaoning Province, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**, 545-554. <https://doi.org/10.1671/039.029.0210>
- [7] O'Connor, J.K., Zhou, Z.H. and Zhang, F.C. (2011) A Reappraisal of *Boluochia zhengi* (Aves: Enantiornithes) and a Discussion of Intraclade Diversity in the Jehol Avifauna, China. *Journal of Systematic Palaeontology*, **9**, 51-63. <https://doi.org/10.1080/14772019.2010.512614>
- [8] 李莉, 巩恩普, 张立东, 等. 中国辽宁早白垩世的一新反鸟[J]. 古生物学报, 2010, 49(4): 524-531.
- [9] Li, L., Wang, J.Q., Zhang, X., *et al.* (2012) A New Enantiornithine Bird from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation in Jinzhou Area, Western Liaoning Province, China. *Acta Geologica Sinica*, **86**, 1039-1044. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2012.00729.x>
- [10] 周忠和, 张福成. 中国中生代鸟类概述[J]. 古脊椎动物学报, 2006, 44(1): 74-98.
- [11] Wang, S.S., Wang, Y.Q., Hu, H.G., *et al.* (2001) The Existing Time of Sihetun Vertebrate in Western Liaoning, China—Evidence from U-Pb Dating of Zircon. *Chinese Science Bulletin*, **46**, 779-782. <https://doi.org/10.1007/BF03187222>
- [12] Zhang, F.C. and Zhou, Z.H. (2000) A Primitive Enantiornithine Bird and the Origin of Feathers. *Science*, **290**, 1955-1959. <https://doi.org/10.1126/science.290.5498.1955>
- [13] 周忠和, 王原. 热河生物群脊椎动物生物多样性的分析以及与其他动物群的比较[J]. 中国科学: 地球科学, 2010, 40(9): 1250-1265.
- [14] Zheng, G. (1995) Ornithology. Beijing Normal University Press, Beijing, 1-319. (In Chinese)
- [15] Zhang, F.C., Ericson, P.G.P. and Zhou, Z.H. (2004) Description of a New Enantiornithine Bird from the Early Cretaceous of Hebei, Northern China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **41**, 1097-1107. <https://doi.org/10.1139/e04-055>
- [16] Sereno, P.C. (2000) *Iberomesornis romerali* (Aves, Ornithothoraces) Reevaluated as an Early Cretaceous Enantiornithine. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **215**, 365-395. <https://doi.org/10.1127/njgpa/215/2000/365>
- [17] Sanz, J.L., Chiappe, L.M. and Buscalioni, A.D. (1995) The Osteology of *Concornis lacustris* (Aves, Enantiornithine) from the Lower Cretaceous of Spain and a Reexamination of Its Phylogenetic Relationships. *American Museum Novitates*, **3133**, 1-23.
- [18] Zhou, Z.H. (1995) Discovery of a New Enantiornithine Bird from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Vertebrata Palasiatica*, **33**, 99-113.
- [19] O'Connor, J.K., Zhang, Y., Chiappe, L.M., *et al.* (2013) A New Enantiornithine from the Yixian Formation with the First Recognized Avian Enamel Specialization. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33**, 1-12. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.719176>
- [20] 裘锐, 胡东宇. 小盗龙亚科(恐龙: 兽脚类)与鸟类起源研究[J]. 沈阳师范大学学报, 2016, 34(2): 133-139.
- [21] 高玮. 鸟类分类学[M]. 长春: 东北师范大学出版社, 1992: 1-319.
- [22] Zhou, Z.H. and Zhang, F.C. (2006) Mesozoic Birds of China—A Synoptic Review. *Vertebrata Palasiatica*, **44**, 74-98.
- [23] Zhang, F.C., Zhou, Z.H. and Dyke, G. (2006) Feathers and “Feather-Like” Integumentary Structures in Liaoning Birds and Dinosaurs. *Geological Journal*, **41**, 395-404. <https://doi.org/10.1002/gj.1057>
- [24] 周忠和, 侯连海. 孔子鸟与鸟类的早期演化[J]. 古脊椎动物学报, 1998, 36(2): 136-146.
- [25] 王凌莉. 河北丰宁发鸟类新材料研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国地质大学, 2020.
- [26] Zhou, Z.H. and Zhang, F.C. (2006) A Beaked Basal Ornithurine Bird (Aves, Ornithurae) from the Lower Cretaceous

- of China. *Zoologica Scripta*, **35**, 363-373. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2006.00234.x>
- [27] Hou, L.H. and Zhou, Z.H. (1995) *Confuciusornis sanctus*, a New Later Jurassic Sauriurine Bird from China. *Chinese Science Bulletin*, **40**, 1545-1551.
- [28] 侯连海, 拉里·马丁, 周忠和, 等. 中国发现从始祖鸟到反鸟的重要缺失环节[J]. 古脊椎动物学报, 1999, 37(2): 88-95.
- [29] 周忠和. 热河生物群的辐射及其进化生态学背景[M]. 北京: 科学出版社, 2006: 705-732.
- [30] O'Connor, J.K., Zheng, X.T., Hu, H., *et al.* (2017) The Morphology of *Chiappeavis magnapremaxillo* (Pengornithidae: Enantiornithes) and a Comparison of Aerodynamic Function in Early Cretaceous Avian Tail Fans. *Vertebrata Palasiatica*, **55**, 41-58.
- [31] Zhang, Z.H., Chen, D.F., Zhang, H.T., *et al.* (2014) A Large Enantiornithine Bird from the Lower Cretaceous of China and Its Implication for Lung Ventilation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **113**, 820-827. <https://doi.org/10.1111/bij.12330>
- [32] 李莉, 王晶琦, 侯世林. 辽宁朝阳九佛堂组今鸟类(红山鸟科)一新属种[J]. 古脊椎动物学报, 2011, 49(2): 195-200.
- [33] 王任飞. 孔子鸟类一新标本的形态描述[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2015.
- [34] 周忠和, 张福成. 辽西早白垩世今鸟亚纲两新属与现生鸟类的起源[J]. 科学通报, 2001, 46(5): 371-377.
- [35] 郑光美. 鸟类学[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 1995: 1-585.
- [36] Gill, F.B. (1995) *Ornithology*. 2nd Edition, HW Freeman, New York, 65-92.
- [37] 李志恒, 张玉光, 周忠和. 鸟类飞行起源的研究[J]. 自然杂志, 2008, 30(1): 32-38.
- [38] 康国文, 康健. 翠羽长喙的翠鸟[J]. 大自然, 2014(6): 44-47.
- [39] Al-Zahaby, S.A. and Elsheikh, E.H. (2014) Ultramorphological and Histological Studies on the Tongue of the Common Kingfisher in Relation to Its Feeding Habit. *The Journal of Basic & Applied Zoology*, **67**, 91-99. <https://doi.org/10.1016/j.jobaz.2014.08.002>
- [40] 邱有来. 翠鸟的捕鱼技巧[J]. 旅游纵览, 2015(8): 50-53.
- [41] 叶祥奎. 化石鸟类的“胃石”[J]. 化石, 1981(3): 18.