

DOI:10.16788/j.hddz.32-1865/P.2024.02.005

引用格式:马雪,钱迈平,蒋仁,等.辽西早白垩世圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*)飞行能力解析[J].华东地质,2024,45(2):198-205.(MA X, QIAN M P, JIANG R, et al. The analysis on the flight capability of the early Cretaceous *Confuciusornis sanctus* from Western Liaoning, China[J].East China Geology, 2024, 45(2):198-205.)

辽西早白垩世圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*) 飞行能力解析

马雪,钱迈平,蒋仁,刘凯,所颖萍,项红莉

(中国地质调查局南京地质调查中心,江苏 南京 210016)

摘要:发现于辽宁省西部的早白垩世湖相沉积岩地层的圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*)骨架化石及其围绕的羽毛化石,呈现出鸟类飞行的早期演化特征:①圣贤孔子鸟的胸骨不发达,不发育龙骨突,标志着飞行能力弱,而现代善于飞行的鸟类的胸骨和龙骨突发达,附着的大块飞行肌肉可占体重20%以上。②圣贤孔子鸟的前肢具有3个灵活的手指,指爪大,呈镰刀状,更善于爬树,作为对比,现代善于飞行鸟类的前肢具有一组小翼羽,用于调节通过翅膀表面的气流,避免大攻角时发生失速,确保顺利起飞或降落。另一方面,圣贤孔子鸟也展现出某些进步的特征:①圣贤孔子鸟具有轻便而无牙齿的角质喙,用于啄食;仅有8节尾椎,末端有一个尾综骨,用于附着扇状尾羽,可提供关键的控制面,有利于随时控制飞行方向和速度(特别是在起飞和降落时);其明显膨大的肱骨近端具有一个卵形凹陷,推断是一种气囊系统构造,减轻了骨架的结构重量。②圣贤孔子鸟拥有发达的羽毛系统,几乎和现代飞行鸟类相同,十分有利于飞行。圣贤孔子鸟的翼形属于宽短形,与现代雉类相似,反映它们的飞行方式很可能相同。

关键词:圣贤孔子鸟;飞行能力;早白垩世;辽西

中图分类号:P52

文献标识码:A

文章编号:2096-1871(2024)02-198-08

一般认为,19世纪60年代发现于德国巴伐利亚州上侏罗统索伦霍芬印版石地层(Solnhofener Schichten)的印版石始祖鸟(*Archaeopteryx lithographica*)化石代表了一种古老的鸟类(图1)。尽管始祖鸟的骨骼在许多方面依然相似于某些兽脚类恐龙,如长足秀颌龙(*Compsognathus longipes*)和鲍氏腔骨龙(*Coelophysis bauri*)等,但其所具备的良好空气动力学外形和沿前肢排列生长的飞行羽毛说明它们不但能进行滑翔飞行,而且也能实施原始的动力飞行^[1-5]。比较而言,20世纪90年代发现于我国辽宁省西部下白垩统义县组下部的长趾辽宁鸟(*Liaoningornis longiditris*)^[6]、九佛堂组的三塔中国鸟(*Sinornis santensis*)^[7]化石以及发现于西

班牙昆卡省下白垩统拉格古尼亚组(La Huérguina Formation)的罗氏伊比利亚中鸟(*Iberomesornis romerali*)^[8-9]鸟类化石则已分别显示出一些更加适应飞行的演化特征,如骨化的胸骨龙骨突(carina sterni)、发达的尾综骨(pygostyle)和明显的小翼羽(alula)等。由此可见,鸟类飞行演化的几项重大发展在早白垩世就已完成。

迄今为止,对孔子鸟的研究大多数仍侧重于骨骼形态描述、与其他古鸟类和现代鸟类的对比和系统分类等方面。比如,侯连海等^[10]在中国辽西首次发现侏罗纪孔子鸟化石,并对其特征进行分析描述,此次发现填补了始祖鸟与中生代最重要的陆栖鸟类-异鸟次亚纲之间的重要环节,证实了鸟类的分

* 收稿日期:2023-04-03 修订日期:2024-01-23

基金项目:中国地质调查局“重要经济区与新型城镇区域地质调查(编号:DD20240025)”、“长三角经济区区域地质调查(编号:DD20230201)”和“第四纪覆盖区区域地质调查(编号:DD20230002)”项目联合资助。

第一作者简介:马雪,1984年生,女,高级工程师,硕士,主要从事沉积学研究。Email:njmaxue@163.com。

通信作者简介:钱迈平,1954年生,男,研究员,博士,主要从事古生物学和地层学研究。Email:qianmaiping@163.com。

异在晚侏罗世已经开始;周忠和等^[11]对孔子鸟的形态特征进行分析,认为个体大小的变化在早期鸟类飞行能力演化中的作用十分显著;汪筱林等^[12]对辽西四合屯及周边地区义县组下部地层中的脊椎动物化石层位进行了研究,认为赋存该地层湖相页岩中的鸟类和爬行类动物群真实的记录了侏罗纪—白垩纪界线附近重大脊椎动物集群死亡事件。但孔子鸟究竟怎样飞行? 与现代鸟类对比,飞行能力究竟处于什么水平? 研究相对较少。实际上,辽西地区下白垩统义县组下部发现的数以百计的圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*)化石,已经为鸟类早期飞行演化提供了丰富而有价值的证据。基于辽宁省北票市上园乡 2 件保存良好的圣贤孔子鸟化石(图 2)的研究,本文尝试从骨骼学、羽衣及翼形特征解析其飞行能力。



产地:德国巴伐利亚州索伦霍芬上侏罗统

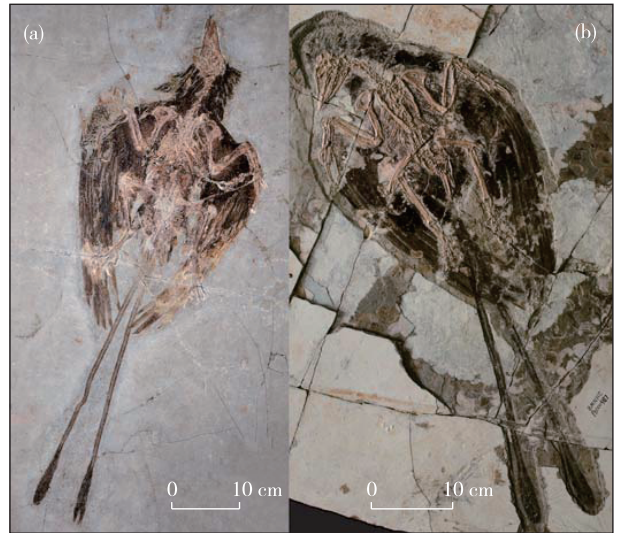
图 1 印版石始祖鸟化石照片^[13]

Fig. 1 The photo of *Archaeopteryx lithographica* fossil^[13]

1 圣贤孔子鸟骨骼学特征

1.1 颌部

圣贤孔子鸟颌骨与现代鸟类的相似,结构较轻且无牙齿,前端具有角质喙,鼻孔靠后,进食方式显然是啄食。相反,印版石始祖鸟及绝大多数中生代



产地:中国辽宁省西部北票市上园乡下白垩统义县组
(a). 保存于维也纳自然历史博物馆^[13]; (b). 保存于国家自然博物馆^[14]

图 2 不同的成年雄性圣贤孔子鸟化石照片

Fig. 2 Different fossil photos of adult male *Confuciusornis sanctus*

鸟类仍像许多兽足类恐龙那样,使用结构较重且生有一系列锋利牙齿的颌,鼻孔靠前,以撕咬方式进食,仍保留其祖先陆上生活的习惯(图 3)。从这一点看,圣贤孔子鸟更接近现代鸟类。

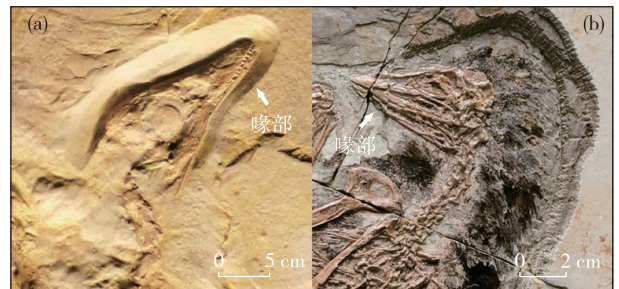


图 3 印版石始祖鸟^[13](a)与圣贤孔子鸟^[14](b)的喙部特征

Fig. 3 The beak characteristics of *Archaeopteryx lithographica*^[13] (a) and *Confuciusornis sanctus*^[14] (b)

1.2 前肢

圣贤孔子鸟前肢腕骨和掌骨是分离的,尚未像现代鸟类那样合并成一个完整的腕掌骨(carpometacarpus)。其手骨由可活动的指掌骨组成,第 II、III、IV 指发育成可灵活抓握的指骨及强烈钩曲

的利爪(图4),这一点和印版石始祖鸟及兽足类恐龙的一样。其第Ⅱ、Ⅲ手指爪甚至比足趾爪还要发

达,更适合在树上攀爬。



图4 圣贤孔子鸟的第Ⅲ指骨、尺骨、第Ⅱ指骨、桡骨以及肱骨近端的卵形凹陷特征^[14]

Fig. 4 The characteristics of *Confuciusornis sanctus*' phalange III, ulna, phalange II, radius and the very expanded proximal end with an oval depression^[14]

1.3 腰带

圣贤孔子鸟与印版石始祖鸟一样,腰带的坐骨、肠骨及耻骨不合并,显然还没有演化出重量轻而刚度好的、更适于飞行的紧凑骨骼构造。应该指出的是,圣贤孔子鸟骨骼合并程度低反映了该鸟的原始性,并不意味着这些化石标本是未成年个体,因为其骨表层已完全长成,其荐椎骨和尾综骨各自也已合并。此外,圣贤孔子鸟的羽衣印痕化石也呈现明显的成年特征,如成年雄性个体的大羽冠(图5)和长尾翎(图6)。

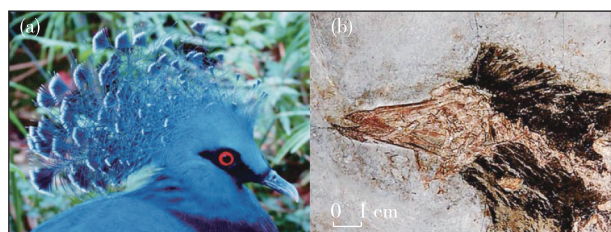


图5 现代维多利亚凤冠鸠^[15](a)与圣贤孔子鸟化石^[13](b)成年雄性个体羽冠特征

Fig. 5 The crest characteristics of adult male individuals of *Goura victoria*^[15] (a) and *Confuciusornis sanctus*^[13] (b)

圣贤孔子鸟与三塔中国鸟等后来的飞行鸟类一样,其分别支撑初级飞羽(primarys)和次级飞羽(secondaries)的第Ⅲ指(中指)骨和尺骨各自比相邻

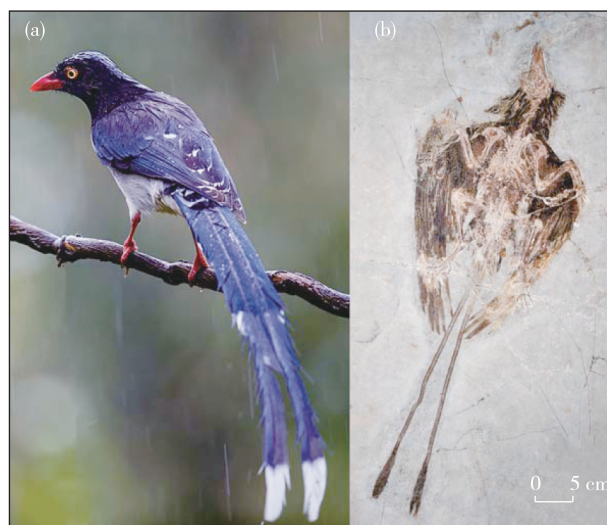


图6 现代红嘴蓝鹊^[16](a)与圣贤孔子鸟化石^[13](b)成年雄性个体的长尾翎特征

Fig. 6 The long tail feathers characteristics of adult male individuals of *Urocissa erythrorhyncha*^[16] (a) and *Confuciusornis sanctus*^[13] (b)

的第Ⅱ指骨和桡骨粗壮一倍以上(图4),不像印版石始祖鸟和兽足类恐龙那样几乎相等,可见圣贤孔子鸟骨骼的动力飞行功能已有不小的提高。同时,圣贤孔子鸟与印版石始祖鸟和某些兽足类恐龙类似,其手骨和肱骨很长,保留着前肢的抓握和攀爬功能;而三塔中国鸟等后来的飞行鸟类肱骨趋向缩

短,手骨比肱骨更短,第 II 指明显缩小,指爪退化。

1.4 肱骨近端凹陷

圣贤孔子鸟肱骨近端膨大并具有一个卵形凹陷(图 4),虽然其功能至今尚未确定,但可能与现代飞行鸟类特有的肺-气囊系统的早期演化有关^[17-19]。现代飞行鸟类因体表无汗腺且覆盖羽毛,在大运动量的动力飞行中,为避免体温上升过高,主要通过一套与肺相通的气囊系统呼吸散热,同时该系统还具有提供浮力和贮存、供应氧气的功能,在动力飞行中让心肺持续补充氧气,保证血液有足够的含氧量,以满足动力飞行的消耗,因而骨骼上往往存在各种气囊孔或凹陷^[17-19]。相较而言,印版石始祖鸟骨骼化石上未见有这种凹陷,它们的肺可能仍属于爬行动物式的。

1.5 叉骨

圣贤孔子鸟的叉骨支粗壮,夹角较大,呈钝角状,较宽短^[20](图 7),与印版石始祖鸟和某些兽足类恐龙的相似^[21],与现代飞行鸟类有较明显区别。现代飞行鸟类的叉骨支较窄长,夹角较小,呈锐角状,已特化为在扇动翅膀动力飞行时,作为协调肩带动作和驱动锁骨气囊充气-排气及呼吸循环的助力弹簧^[22]。

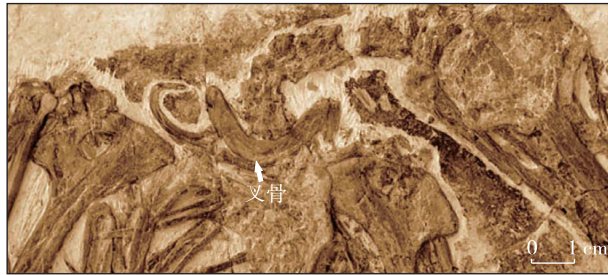


图 7 圣贤孔子鸟的叉骨特征^[20]

Fig. 7 The characteristics of *Confuciusornis sanctus*' furcula^[20]

1.6 脊椎

圣贤孔子鸟骨骼特征的原始性类似于印版石始祖鸟及许多爬行类:胸肋不发育骨化的钩状突(ossified uncinat processes),存在一系列游离腹肋(gastralia)(图 8),其背椎竟多达 13 节,与印版石始祖鸟及大多数兽足类恐龙的 14 节背椎数量相近,不像三塔中国鸟等后来的鸟类那样不超过 11 节背椎^[7]。另一方面,圣贤孔子鸟的尾椎却演化得更适

应飞行,和三塔中国鸟的一样,矢量活动尾椎(vectorized caudal vertebrae)约 8 节,与现代飞行鸟类的 6~8 节差不多,而比印版石始祖鸟及大多数兽足类恐龙多达 20 节以上的矢量活动尾椎要少得多。此外,尾椎的末端出现了一个明显的尾综骨(图 9),虽不及三塔中国鸟的发达^[7],但却意味着圣贤孔子鸟已拥有与现代飞行鸟类相似的扇状舵羽,能灵活控制飞行方向和速度。背椎和尾椎数量的减少,缩短了身体长度,使重心前移向两翅之间,更便于飞行中的姿态控制。这些特征对于在茂密的树林中飞行,是至关重要的。相反,印版石始祖鸟和兽足类恐龙背椎骨和尾椎骨较多,身体较长,导致重心偏后到两腿之间,靠一条骨质的长尾平衡身体,更适应陆上行走或奔跑。尽管印版石始祖鸟不对称的初级飞羽及可对握的足趾表明其已向飞行和树栖演化,但其祖先地栖生活的痕迹仍未完全退化。



图 8 圣贤孔子鸟的一系列游离腹肋和胸肋不发育骨化的钩状突(方框内)特征^[14]

Fig. 8 The characteristics of *Confuciusornis sanctus*' gastralia and its sternal ribs without ossified uncinat processes^[14]



图 9 圣贤孔子鸟尾椎末端发育的尾综骨^[14]

Fig. 9 *Confuciusornis sanctus* abbreviated caudal vertebrae ending in a pygostyle^[14]

1.7 龙骨突

圣贤孔子鸟骨骼特征的另一个原始性,表现在缺乏骨化的胸骨龙骨突,故而难以附着发达的飞行胸肌,势必大大限制其动力飞行能力,这与印版石始祖鸟很相似。相反,现代飞行鸟类胸骨都有骨化并发育高耸的龙骨突,可附着大块的飞行胸肌。一些特别善于飞行的现代鸟类肌肉可占体重的40%以上,其中飞行胸肌可占体重的20%以上^[23]。

1.8 后肢

圣贤孔子鸟与大多数树栖鸟类一样,第I跖骨(第1脚趾第3节)连接在第II跖骨末端,第I趾骨(第1脚趾第2节)经第IV趾骨直接相对于第II趾骨,第V趾骨退化为一个缩小的跖骨,表现为第II、III、IV趾向前,而第I趾向后,因而可牢牢抓握树枝的树栖足,能方便地在树冠高处自由来往或飞行,既扩展了活动空间又避开了许多地栖敌害。

2 圣贤孔子鸟的羽衣特征

保存羽毛化石的标本是极其罕见的,而羽毛呈原样排列方式保存下来就更难得了。中国国家自然博物馆的BMNHC Ph000987号标本(图10)^[14]就是这样的珍品。从该标本看,圣贤孔子鸟的羽衣已相当完善,羽毛结构和功能与现代飞行鸟类几乎没什么区别,其羽翼系统也与现代飞行鸟类相似。圣贤孔子鸟每只翅膀外侧至少可见9枚初级飞羽,着生于指骨和掌骨位置;内侧至少可见14枚次级飞羽,着生于尺骨位置。二者基部分别覆盖初级覆羽(primary coverts)和大覆羽(wing coverts),近翅膀根背部生有肩羽(scapulars),构成整体的流线外形。该标本的第II指骨位置上见有一簇羽毛印痕,尚难确定是否是小翼羽存在的证据。小翼羽在起飞、着陆及空中机动时,可用于低速大迎角飞行姿态控制,通过调节翼面气流防止失速。但考虑到圣贤孔子鸟发达的手指爪,即使存在小翼羽也可能因手指爪的干扰而降低功效。

根据X-射线高速摄影风洞实验记录的现代鸟类飞行过程,其翼羽布局及功能在扑翼动力飞行中起着重要作用:翼外段(指骨、掌骨部位的初级飞羽)运动幅度较大,并在韧带和肌肉驱动下,以半月形腕骨(ulnare)为枢纽,实施复杂的翻转动作产生推力;而翼内段(尺骨、桡骨部位的次级飞羽)运动幅度较小,且动作较简单,主要维持升力^[13,15-17]。它

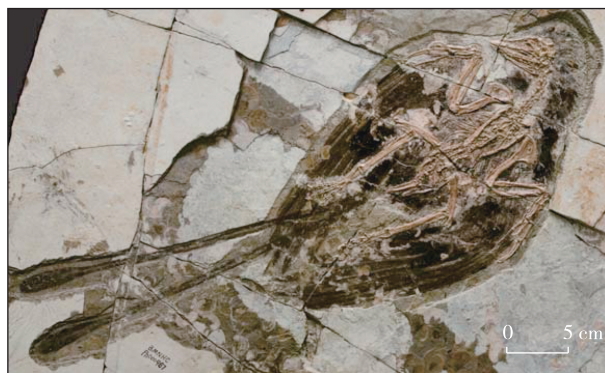


图10 圣贤孔子鸟羽衣印痕化石照片^[14]

Fig. 10 The photo of *Confuciusornis sanctus*' plumage-fossil^[14]

们的每一枚初级飞羽都呈明显的不对称形,外羽瓣窄而内羽瓣宽,在展翅飞翔时外羽瓣朝向前方,呈上羽面偏前部拱曲、向后缓倾,而下羽面略平凹,使流经羽面的气流速度在上羽面大于下羽面,产生伯努利效应(Bernoulli effect),即流速大压强小,从而在上、下羽面形成压差,获得向上的升力。同时,整个翅膀在覆羽和飞羽保形作用下,构成更大的升力翼形,通过控制相应羽片的攻角自如飞行^[23-28]。类似地,圣贤孔子鸟和印版石始祖鸟的初级飞羽也同样都是不对称的,说明至少在晚侏罗世一早白垩世鸟类演化早期,已出现与现代飞行鸟类几乎完全相同的飞行羽毛。

鸟类羽毛除了绝缘护体的功能外,还有一项重要的用途,即体现性别特征。鸟类是一种活动范围很广的飞行动物,飞行需要拥有非常优秀的视觉,以便远距离发现并识别食物、敌害及同类等。许多现代成年鸟类(大多数情况下是雄鸟)为了在远距离吸引异性的目光,演化出绚丽多彩的装饰性羽毛,以及各种炫耀这些灿烂羽毛的独特动作或舞蹈。从化石标本(图11)看,圣贤孔子鸟具有明显的性二态^[29-30]:表现为成年雄性已发育出求偶用的装饰性羽毛,头部有明显的羽冠(图6),身后还曳有长度超过自身体长的一对尾翎(图4),这至少说明它们已拥有适应飞行的发达视觉和用于远距离向异性展示的美丽羽饰;而成年雌性则为了孵卵和育雏,需要隐蔽以躲避敌害,不发育炫耀的羽饰。

3 圣贤孔子鸟的翼形特征

鸟翼的几何形状直接反映飞行方式。就现代



图 11 圣贤孔子鸟具有明显的性二态^[30]

Fig. 11 Distinct sex dimorphism of *Confuciusornis sanctus*^[30]

飞行鸟类而言,漂泊信天翁(*Diomedea exulans*)和小军舰鸟(*Fregata minor*)等大展弦比的狭长翼,善于利用洋面上的海风进行长时间翱翔,而僧秃鸢(*Aegypius monachus*)和红隼(*Falco tinnunculus*)等翼端开缝的宽大翼则善于凭借山间上升气流及上坡偏转风进行长时间盘旋;灰雁(*Anser anser*)和岩鸽(*Columbia livia*)等中等展弦比的折角翼,有利于持续中速扑翼进行长时间远程动力飞行,而欧洲雨燕(*Apus apus*)和蓝尾翠蜂鸟(*Chlorostilbon mellisugus*)等后掠弯曲翼则擅长快速扑翼进行长时间机动灵活动力飞行;红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*)、雉鸡(*Phasianus colchicus*)和岩雷鸟(*Lagopus muta*)等小展弦比的短宽翼,只能快速扑翼进行短时间飞行。

圣贤孔子鸟的翼形属于小展弦比短宽翼,与现代雉科鸟类(Phasianidae)的相似,它们的动力飞行时扑翼频率和方式很可能也相同。考虑到其不够发达的胸肌,用这种飞行方式,持续时间不会长久,再加上可能缺乏有效的小翼羽,因此圣贤孔子鸟的动力飞行很可能是在树间或林间短距离进行,并利用翅膀上发达灵活的手指爪攀树越枝。

4 圣贤孔子鸟的飞行演化特点分析

圣贤孔子鸟虽然演化出一系列适应飞行的特征:具有角质喙而无牙齿的轻结构颌、便于控制飞行速度和方向的短尾椎、强化的飞羽和舵羽支持骨——第三指骨、尺骨和尾综骨、独特的肱骨近端凹陷、较完善的羽翼系统以及能牢牢抓握并站立在树枝上的足趾,但仍保留许多爬行动物的特征:可抓握的手指爪、无骨化的胸骨龙骨突、钝角状叉骨、肋骨无骨化钩状突、存在游离腹肋和不合并的指

掌骨。

这种飞行进化与原始地栖特征并存的演化不平衡,说明物种在演化过程中,总是优先演化与迫切需要相关的功能器官。圣贤孔子鸟遵循这一规律优先完成以下演化:简化进食方式,方便飞行控制,加强飞行动力,减轻结构重量,改善呼吸系统,优化空气动力学外形及适应树栖生活。

圣贤孔子鸟飞行能力的提升,明显超过了印版石始祖鸟,但由于飞行肌附着骨骼发育不如后来的三塔中国鸟等飞行鸟类,不可能附着发达的飞行肌,说明它们的动力飞行能力尚处于较低水平。

5 结论

(1)圣贤孔子鸟具有与现代鸟类相似的颌,结构较轻且无牙齿,前端发育角质喙,鼻孔靠后,进食方式采用啄食。前肢第Ⅱ、Ⅲ手指爪比足趾爪还要发达,更适合在树上攀爬,以树栖生活为主。

(2)圣贤孔子鸟肱骨近端膨大并具有一个卵形凹陷,可能是飞行鸟类肺-气囊系统的早期演化现象。发育出与现代飞行鸟类几乎完全相同的飞行羽毛、更适应飞行的矢量活动尾椎和末端发达的尾综骨,说明其能灵活改变飞行方向,并能随时起飞或降落。

(3)圣贤孔子鸟缺乏骨化的胸骨龙骨突,难以附着发达的飞行胸肌,动力飞行能力不强。小展弦比短宽翼形,与现代雉科鸟类相似,其动力飞行扑翼频率和方式很可能相同。

致谢:蒙中国科学院南京地质古生物研究所陈丕基研究员、江苏省地质调查研究院南京地质博物馆章其华馆长和陈彦瑾副馆长提供宝贵资料,在此谨表谢意。

参考文献

- [1] WELLNHOFER P. Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten[J]. *Archaeopteryx*, 1993, 11: 1-47.
- [2] FEDUCCIA A, TORDOFF H B. Feathers of *Archaeopteryx*: asymmetric vanes indicate aerodynamic function[J]. *Science*, 1979, 203(4384): 1021-1022.
- [3] HINCHLIFFE R. The forward march of the bird-dinosaurs halted? [J]. *Science*, 1997, 278(5338): 596-597.
- [4] GAY R. Evidence related to the cannibalism

- hypothesis in *Coelophysis bauri* from Ghost Ranch, New Mexico [M]//GAY R. *Notes on Early Mesozoic Theropods*. New York: Lulu Press, 2010: 9-18.
- [5] CONRAD J L. A new lizard (Squamata) was the last meal of *Compsognathus* (Theropoda: Dinosauria) and is a holotype in a holotype[J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2018, 183(3):584-634.
- [6] 侯连海. 中国发现侏罗纪龙骨突鸟类[J]. *科学通报*, 1996, 41(20):1861-1864.
- HOU L H. Jurassic keel birds were found in China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 1996, 41(20): 1861-1864.
- [7] SERENO P C, RAO C G. Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the Lower Cretaceous of China [J]. *Science*, 1992, 255 (5046): 845-848.
- [8] SANZ J L, CHIAPPE L M, PÉREZ-MORENO B P, et al. An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight [J]. *Nature*, 1996, 382(6590):442-445.
- [9] SERENO P C. *Iberomesornis romerali* (Aves, Ornithothoraces) reevaluated as an Early Cretaceous enantiornithine [J]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 2000, 215(3):365-395.
- [10] 侯连海, 周忠和, 顾玉才, 等. 侏罗纪鸟类化石在中国的首次发现[J]. *科学通报*, 1995, 40(8):726-729.
- HOU L H, ZHOU Z H, GU Y C, et al. The first discovery of the Jurassic bird fossils in China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 1995, 40(8):726-729.
- [11] 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.
- ZHOU Z H, HOU L H. *Confuciusornis* and the early evolution of birds[J]. *Vertebrata Palasiatica*, 1998, 36(2):136-146.
- [12] 汪筱林, 王元青, 王原, 等. 辽西四合屯及周边地区义县组下部地层层序与脊椎动物化石层位[J]. *古脊椎动物学报*, 1998, 36(2):81-101.
- WANG X L, WANG Y Q, WANG Y, et al. Stratigraphic sequence and vertebrate-bearing beds of the lower part of the yixian formation in Sihetun and neighboring area, western Liaoning, China[J]. *Vertebrata Palasiatica*, 1998, 36(2):81-101.
- [13] ARNAIZ F. *Tiranosaurios y pollitos*[EB/OL]. (2021-05-21) [2023-1-12]. <https://fernandoarnaz.com/tiranosaurios-y-pollitos/>.
- [14] LEIBACH J. From China, a flock of fossils[EB/OL]. (2016-12-20)[2023-01-12]. <https://www.sciencefriday.com/articles/from-china-a-flock-of-fossils/>.
- [15] 《Энимал Ридер》. Венценосный голубь: царская особа [EB/OL]. (2015-03-02)[2023-01-12]. <https://animal-reader.ru/ventsenosnyiy-golub-tsarskaya-osoba.html>
- [16] 龙头老五. [林鸟]红嘴蓝鹊 [EB/OL]. (2017-05-04) [2023-01-12]. <https://www.birdnet.cn/thread-2238285-1-1.html>.
- LONG T L W. [Birds] *Urocissa erythrorhyncha* [EB/OL]. (2017-05-04) [2023-01-12]. <https://www.birdnet.cn/thread-2238285-1-1.html>.
- [17] MAINA J N. Pivotal debates and controversies on the structure and function of the avian respiratory system: setting the record straight [J]. *Biological Reviews*, 2017, 92(3):1475-1504.
- [18] MAINA J N. Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone [J]. *Biological Reviews*, 2006, 81(4):545-579.
- [19] DUNCKER H R. Structure of the avian respiratory tract [J]. *Respiration Physiology*, 1974, 22(1/2): 1-19.
- [20] CHIAPPE L M, JI S A, JI Q, et al. Anatomy and systematics of the *Confuciusornithidae* (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China [J]. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1999(242):3-89.
- [21] NORELL M A, MAKOVICKY P, CLARK J M. A *Velociraptor* wishbone [J]. *Nature*, 1997, 389(6650):447.
- [22] JENKINS F A J R, DIAL K P, GOSLOW G E J R. A cineradiographic analysis of bird flight: the wishbone in starlings is a spring [J]. *Science*, 1988, 241(4872): 1495-1498.
- [23] DIAL K P, KAPLAN S R, GOSLOW G E J R, et al. A functional analysis of the primary upstroke and downstroke muscles in the domestic pigeon (*Columba lima*) during flight [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1988, 134(1):1-16.
- [24] BROWN R E, FEDDE M R. Airflow sensors in the Avian wing[J]. *Journal of Experimental Biology*, 1993, 179(1):13-30.
- [25] OSTROM J H. How bird flight might have come about [C]//WOLBERG D L, STUMP E, ROSENBERG G. *Dinofest International: proceedings of a symposium held at Arizona State University*. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences, 1997: 301-310.
- [26] WANG X, CLARKE J A. The evolution of avian wing

- shape and previously unrecognized trends in covert feathering [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1816): 20151935.
- [27] BRÜCKER C, SCHLEGEL D, TRIEP M. Feather vibration as a stimulus for sensing incipient separation in falcon diving flight [J]. *Natural Resources*, 2016, 7(7): 411-422.
- [28] 李晓宁,姜勇彪,王盼盼. 武夷山脉西北麓丹霞地貌特征及成因分析[J]. *华东地质*, 2023, 44(2): 228-238.
LI X N, JIANG Y B, WANG P P. Features and genesis analysis of Danxia landscape in the northwest foothills of the Wuyi Mountains [J]. *East China Geology*, 2023, 44(2): 228-238.
- [29] 钱迈平. 辽西晚侏罗世孔子鸟(*Confuciusornis*)的性二态[J]. *火山地质与矿产*, 2000, 21(1): 69-74.
QIAN M P. The sexual dimorphism of *Confuciusornis* (a late Jurassic bird) from western Liaoning, China [J]. *Volcanology & Mineral Resources*, 2000, 21(1): 69-74.
- [30] 朱姝. 南京古生物博物院今起展出“压箱底”宝贝[EB/OL]. (2010-06-28) [2023-01-12]. http://www.nigpas.cas.cn/xwzx/mtsm/201006/t20100628_2889007.html.
ZHU S. The Nanjing Museum of Paleontology is now showcasing “pressed box bottom” treasures [EB/OL]. (2010-06-28) [2023-01-12]. http://www.nigpas.cas.cn/xwzx/mtsm/201006/t20100628_2889007.html.

The analysis on the flight capability of the early Cretaceous *Confuciusornis sanctus* from western Liaoning, China

MA Xue, QIAN Maiping, JIANG Ren, LIU Kai, SUO Yingping, XIANG Hongli
(Nanjing Center, China Geological Survey, Nanjing 210016, Jiangsu, China)

Abstract: The skeletons and surrounded plumages aura fossil of *Confuciusornis sanctus* discovered in early Cretaceous lacustrine sedimentary stata in western Liaoning Province, China shed new light on the early evolution of their avian flight as follows: ① *Confuciusornis sanctus*' sternums were weak and less keeled, a signal its poor flight aptitude, while a modern skillful flying bird's sternum is strong and carinate with bulky pectoral flight muscles accounting for more than 20 percent of the body weight. ② *Confuciusornis sanctus*' forelimbs possess three flexible digits with large and sickle-like claws apt for tree climbing yet decreased flying function. In contrast to the corresponding positions of the modern sophisticated flying birds, it possessed an alula for regulating the flow of air passing the surfaces of the wings to ensure smoothly and avoid the stall at a large angle of incidence during taking off or landing. On the other hand, *Confuciusornis sanctus* exhibited some advanced features: ① *Confuciusornis sanctus*' portable toothless horny beaks suited to pecking; a shorten tail of only 8 caudal vertebrae and a pygostyle for attachment of the fan-like tail feathers, providing critical surfaces, beneficial to controlling flight direction and speed instantly, especially during taking off and landing; an inflated evidently proximal part of the humerus which had an oval depression, perhaps showing an air sac system, lightened the structural weight of the skeleton. ② *Confuciusornis sanctus* had developed feather system, almost same to the modern flying birds and beneficial to flight. The wing-shape of a *Confuciusornis sanctus* was short and broad as that in a chicken-like bird, indicating possible similar flight manner.

Key words: *Confuciusornis sanctus*; flight; early Cretaceous; western Liaoning