



鸟类起源研究的进展与现状

周忠和

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

近些年来,由于在世界上许多国家相继发现了很多早期鸟类以及与之关系接近的恐龙化石,鸟类起源的研究一时成为国际学术界关注的热点之一。特别是最近几年,我国许多带羽毛恐龙化石的发现,更为这一热点增添了很多色彩。本文旨在简要介绍最近几年国际上关于鸟类起源研究已取得的进展以及尚存在的问题。

1 带毛的恐龙

自70年代Ostrom(1973, 1976)率先复兴了鸟类起源于恐龙的学说以来,鸟类的起源问题便一直成为人们争执的焦点。尽管越来越多的证据表明,鸟类和恐龙的关系最为接近,但持不同观点的学者仍提出了许多疑问。在恐龙的身体上找到羽毛,曾经是Ostrom多年的梦想,他最先把希望寄托于德国的Solenhofen,但中国辽西却最终使他如愿以偿。中华龙鸟(*Sinosauropteryx*)的发现(季强, 姬书安, 1996; Chen *et al.*, 1998),使得人们第一次看到了带羽毛恐龙的希望。中华龙鸟所具有的毛状物,和真正的羽毛还相差很远,尚不具有现代羽毛所特有的中轴和分叉结构。尽管目前多数学者认为,中华龙鸟所具有的毛状物可能和鸟类的羽毛为同源结构,但就此认为中华龙鸟已具有了羽毛的说法显然还值得商榷。此外,目前还有一些学者怀疑,中华龙鸟的毛状物是皮下胶原结缔组织纤维,因而与羽毛没有同源关系。当然,这一看法还缺少有力的根据。至于中华龙鸟的系统位置,学术界公认的看法是,它和欧洲晚侏罗世的美髯龙(*Compsognathus*)关系最近,因而它和鸟类的关系尚不如霸王龙和鸟类的关系接近(Sereno, 1999)。

原始祖鸟(*Protarchaeopteryx*)和尾羽龙(*Caudipteryx*)的发现,在鸟类起源研究上的意义超过了中华龙鸟。其主要原因是,它们已具备了真正的羽毛,即包括羽轴和羽枝,因此,它们的出现证明,真正意义上带羽毛的恐龙确实存在;但另一方面,它们的飞羽羽片还保留对称的结构,因而显然不具有飞翔的能力(Ji *et al.*, 1998)。原始祖鸟和尾羽龙最初被认为在已知的恐龙中,和鸟类的关系最为接近,但这一看法很快便得到学术界的纠正。在1999年2月于美国耶鲁大学召开的鸟类起源和早期演化国际研讨会上,多数有关学者,包括原始祖鸟和尾羽龙的研究者之一, P. Currie, 都认为尾羽龙和窃蛋龙(*Oviraptor*)的关系最为接近,因此,它和鸟类的关系远不如驰龙(dromaeosaurids)和鸟类的关系接近。这一研究结果不但没有减低这两种带羽毛恐龙的意义,相反,它说明羽毛这一特征在恐龙中的分布可能比人们以往所想象的更加普遍。换句话说,我们有理由相信,今后可能会在更多的恐龙化石中发现羽毛的痕迹。

需顺便指出的是,关于*Caudipteryx*,国内不少人将其翻译为尾羽鸟,很值得商榷。首先,从属名的拉丁文构成来看,并无“鸟”的意思,其次,*Caudipteryx*也被绝大多数学者,包

括该属名的命名者,认为是带羽毛的恐龙,而不是原始的鸟类(Ji *et al.*, 1998),因此,将它翻译成“尾羽龙”似乎比较贴切。尽管 *Sinosauropteryx* 和 *Protarchaeopteryx* 也都是恐龙,但却被分别译为“中华龙鸟”和“原始祖鸟”,然而由于这两种动物在首次发表时,已用这两个名称,反映了原作者当时对它们分类的意见,因此沿用这两个名称,虽有误导之嫌,但也符合动物命名的原则。但 *Caudipteryx* 在首次发表时,并无中文对应的名称,因此建议今后译为“尾羽龙”。

1999年,徐星等人在“Nature”上发表了属于镰刀龙类的北票龙(*Peipiaosaurus*)。这一发现和研究的意义,不仅在于重新肯定了镰刀龙类(*Therizinosauridae*)属于兽脚类的观点,而且为带毛恐龙家族增添了新成员。北票龙具有的毛状皮肤衍生物,在形态上和中华龙鸟的毛状构造十分相似,但值得注意的是,北票龙保存的毛状物分布范围已明显扩大到身体的许多不同的部位,包括前肢、后肢和肩带等。尤其是在前肢上,与尺骨的附着关系和鸟类中次级飞羽的附着形式十分相似,从而进一步说明,在中华龙鸟和北票龙中发现的毛状物,可能确为皮肤衍生物,它们和鸟类的羽毛属于同源的构造,很可能代表了羽毛演化的一个初期阶段。

最近,徐星等(1999)命名的中国乌龙(*Sinornithosaurus*),不仅是世界上已知保存最完整的驰龙,而且还保存了更为精美的毛状皮肤衍生物。它们的形态和中华龙鸟以及北票龙都比较相似,尚未分化出现生鸟类羽毛所具有的羽轴和羽枝结构。由于目前多数学者认为,在已知的恐龙中,驰龙类和鸟类的关系最为接近(Padian and Chiappe, 1998),因此,毛状皮肤衍生物在中国乌龙中的发现,便具备了另一特殊的意义:由于在和鸟类关系较远的原始祖鸟和尾羽龙中,分别发现了进步得多的、真正的羽毛,因此,羽毛这一特征,不仅不再是鸟类特有的特征之一,而且还可能在由恐龙向鸟类演化的过程中不止一次出现过。

带羽毛恐龙的发现,不仅为鸟类起源于恐龙的假说提供了迄今为止最重要的证据之一,而且也对传统的羽毛起源假说,即羽毛的起源和飞行直接有关的学说,提出了强有力的挑战。由于已知带有毛状物或真正羽毛的恐龙很明显都不具备飞翔的能力,显然,它们和鸟类的飞行尚未产生任何直接的联系。目前比较流行的假说是,羽毛的出现可能是为了调节体温,或者是为了吸引异性而形成的装饰性器官。

2 恐龙和鸟相差多远?

近年来,许多化石新材料的出现,在为鸟类起源于恐龙的假说不断提供新的证据的同时,还逐步填补了鸟类和小型兽脚类恐龙之间许多过去被认为缺失的环节。例如,Heilmann(1926)在他的经典著作“The origin of birds”一书中,指出鸟类和恐龙共有许多特有的相似特征,但否认恐龙是鸟类的祖先。其主要原因是,所有恐龙的锁骨都已退化,而鸟类的锁骨不但没有退化,而且还愈合成叉骨。他认为既然锁骨已经退化,就不大可能在后裔中重新出现,因此鸟类不可能从恐龙直接演化而来,而应当从比恐龙更原始的爬行类祖先进化而来。幸运的是,近年来的发现表明,锁骨不仅在很多恐龙中存在,而且还在不少的恐龙中愈合为和鸟类相似的叉骨。这些恐龙包括窃蛋龙(*Oviraptor*) (Barsbold, 1983),疾走龙(*Velociraptor*) (Norell *et al.*, 1997),中国乌龙(Xu *et al.*, 1999),以及美国

新发现的一种新的驰龙化石(Burnham and Zhou, 1999)。Feduccia和Martin(1998)对鸟类与*Velociraptor*的叉骨是否为同源结构提出了质疑,并列举了它们的区别,如*Velociraptor*的叉骨呈“V”字形,横切面为圆形,而早期鸟类,如始祖鸟和孔子鸟的叉骨略呈“U”字形,横切面为窄长椭圆形,并且发育后沟。然而,最近发现的中国乌龙,以及美国新发现的驰龙化石,所具有的叉骨都和始祖鸟及孔子鸟十分接近,略呈“U”字形,并且前后显著压扁。很显然,在叉骨这一特征上,早期鸟类和一些与鸟类关系比较接近的小型兽脚类恐龙已几乎没有什么差异。因此,以往人们认为的始祖鸟具有的羽毛和叉骨两点鸟类特征,现在看来都不再为鸟类所特有。

在另外一些形态特征上,早期鸟类和恐龙的差异也可能比我们过去所认为的要小。如肩胛骨上的肱骨关节窝,在始祖鸟和孔子鸟中面向外侧,尽管多数恐龙的这一关节窝主要面向后侧方向,但在一些和鸟类关系接近的小型兽脚类,如*Unenlagia* (Novas and Puerta, 1997)、中国乌龙(Xu *et al.*, 1999)和美国新发现的驰龙中,肱骨关节窝的位置已和早期鸟类十分类似,都以面向外侧为主。而只有到了早白垩世较进步的鸟类,如华夏鸟,肱骨关节窝的位置才开始进一步向背面伸展。

肩胛骨和鸟喙骨的夹角接近或小于 90° ,是所有飞行鸟类的特征之一。在多数恐龙中,这一夹角都远大于 90° ,但在最近发现的中国乌龙和美国的驰龙新标本中,这一夹角已很接近 90° ,和始祖鸟非常相似。在腰带的结构上,所有鸟类的耻骨都明显向后伸展。多数蜥臀类恐龙的耻骨向前伸展,但在驰龙类和*Unenlagia*等恐龙中,耻骨已显著后伸,它与肠骨的夹角和早期鸟类相差无几。

鸟类和恐龙之间距离的缩小,并不表明早期鸟类和恐龙便再也无法区分。事实上,就羽毛这一特征而言,虽然羽毛本身已不为鸟类所特有,但飞羽羽片的不对称结构,仍然是鸟类区别于所有恐龙的重要特征。换句话说,鸟类和恐龙祖先的根本性区别,无不与其所特有的飞行功能密切相关。而且,从骨骼形态特征上来看,包括始祖鸟和孔子鸟在内的已知最原始的鸟类,和跟鸟类关系最近的驰龙,仍存在不少区别。例如,由于第二掌骨和第二指为鸟类初级飞羽的支撑结构,因此,鸟类半月形腕骨主要和第二掌骨相关节或愈合;而在驰龙和疾走龙等恐龙中,半月形腕骨和第一及第二掌骨的关节差不多一样重要。

3 新的争论和假说

随着新化石的涌现和研究的不断深入,目前,鸟类起源于恐龙的假说已得到国际上绝大多数学者的认同,但与此同时,还有不少古鸟类学家及生理学家仍然持相反的意见。其中主要的代表性人物包括美国的A. Feduccia, L. D. Martin和J. Ruben等人。我国古鸟类学者侯连海也不同意鸟类起源于恐龙的假说。Feduccia(1999)认为,中华龙鸟的“毛状物”为皮下结缔组织纤维,而并非皮肤衍生物;原始祖鸟和尾羽龙不仅带有真正的羽毛,而且是中生代的“几维鸟”,已属于真正的鸟类,只不过次生失去了飞行的能力,而并非什么带羽毛的恐龙。Feduccia对带羽毛恐龙的分析,并非一点道理没有,因为鸟类在失去飞行的同时,许多鸟类骨骼特征出现了“退化”的现象。例如,现生的平胸鸟类,飞羽的羽片失去了不对称性,肩胛骨和鸟喙骨的夹角明显大于 90° ,这些特征和鸟类的恐龙祖先反而更加相似。但是,要证明原始祖鸟和尾羽龙是次生失去飞行的鸟类,也并非易事。笔者认为,目

前还缺少有力的证据来支持这一看法。Feduccia 的这一观点在鸟类学家或古鸟类学家中, 还具有相当的代表性, 但古生物学家已比较普遍地接受了鸟类的恐龙起源学说。

目前, 对鸟类起源于恐龙假说的最大挑战, 可能来自关于鸟类和恐龙前肢手指同源关系的争论。由于古生物学家普遍认为, 在兽脚类恐龙的演化过程中, 手指的退化是从外侧开始, 逐渐向内侧进行的。换句话说, 在最原始的兽脚类, 如 *Herrerasaurus* 中, 前肢仍保持五个手指, 其中第四和第五指已明显减小; 到了 *Coelophysis*, 前肢剩下四个手指, 第五指已经完全消失; 而在许多其他小型的兽脚类恐龙, 包括 *Allosaurus*、*Oviraptor*、*Troodontids*、*Deinonychus*、*Velociraptor*、原始祖鸟、尾羽龙、北票龙和中国乌龙等, 第四指也已消失, 因此, 前肢只剩下三个手指, 即相当于原始的兽脚类恐龙的第一、二、三指。由于鸟类来自恐龙, 因而鸟类所具有的三个手指, 也应当相当于恐龙祖先类型的第一、二、三指。然而, 胚胎学的研究却表明, 现代鸟类前肢的三个手指, 应该是第二、三、四指。换言之, 胚胎学家认为, 在鸟类的演化过程中, 完全退化的部分应当是第一和第五指。如果古生物学家的结论和胚胎学家的结果都成立的话, 那么, 恐龙还可能是鸟类的直接祖先吗?

长期以来, 古生物学家和胚胎学家对对方的证据基本上是采取了要么彻底否定, 要么是视而不见的态度。近两年来, 由于化石的证据越来越支持鸟类起源于恐龙的假说, 许多古鸟类学家不得不把反击对方的重点转移到了这一长期争议的问题上。例如, 1997 年, Feduccia 和他的同事 Burke 在“Science”上发表了他们对现生爬行类、鸟类及哺乳类胚胎研究的最新结果。他们的主要贡献是, 在这些动物的胚胎发育的初期, 观察到了一个“Y”形的长轴或原轴(primary axis), 这一长轴自肱骨开始, 通过尺骨和桡骨, 一直延伸到第四掌骨和第四指骨。他们发现, 在所观察的鳄类、龟类和鸟类中, 这一长轴分布特征完全一样。更为重要的是, 在后肢上也存在同样的现象。Burke 和 Feduccia 依据这一观察坐标再次证明, 鸟类前肢保留的三个手指确实是相当于爬行动物的第二、三、四指, 从而对鸟类起源于恐龙的假说重新提出了批评。

1998 年, S. Chatterjee 在“Science”上分析了鸟类和恐龙的手指在同源问题上的“矛盾”, 提出了一些有意义的看法。他认为, Burke 和 Feduccia 可能过分强调了发育早期存在的原轴在分辨不同手指中的作用。他提出, 由于存在手指的退化, 鸟类的原轴和第四指之间可能并无可靠的对应关系。在同一文章中, 他还对其他的胚胎学方法进行了分析, 重点是对其方法本身的可靠性和适用范围提出质疑, 从而否定了已有胚胎学研究得出的鸟类具有第二、三、四指的结论。Chatterjee 认为, 鸟类和恐龙一样, 前肢保留的都是第一、二、三指。

如果说 Chatterjee 对鸟类和恐龙手指同源关系的辩护, 还没有超越“公说公有理”的地步, 那么, G.P. Wagner 和 J.A. Gauthier (1999) 在美国科学院院刊上发表的“1, 2, 3 = 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand”一文中所提出的大胆的假说, 则具有了普遍的理论意义, 预计会在今后引发更多的争论和研究。Wagner 和 Gauthier 的主要假设是, 古生物学与胚胎学的方法在鸟类和恐龙手指同源关系问题上的分歧, 可能集中反映了形态学上一个重要的现象: 即, 某一特征发育的初级单元与发育完全后产生的具有特定功能的特征之间, 可能存在某种不连贯性。以鸟的手指问题为例, 他们认为, 尽管胚胎学的方法正确地辨认出鸟类手指的胚胎原基 (primordial

condensation)处于“二、三、四”的位置,但在随后的个体发育过程中,由于存在“结构转移”(frame shift),而导致这些胚胎原基最终发育为第“一、二、三”指。

Wagner 和 Gauthier 所例举的一个“结构转移”的现象来自现生的几维鸟(*Apteryx*)。几维鸟由于失去了飞行的能力,因而前肢出现退化,只剩下两个手指(第一、二指,或者是胚胎原基阶段的二和三指)。在第一指退失或几乎退失的情况下,第二指有时会呈现第一指通常才有的指节的形态和数量特点,或者综合了第一、二指的特点。而且同样有趣的是,几维鸟处于原基阶段的第三指,从来不会最后发育成为第三指。他们认为,这些变化充分证明,在手指原基和手指这一特征之间,不存在一对一的固定关系。也就是说,兽脚类的拇指这一形态特征,可能会由三种不同的手指原基(一、二、三)中的任何一种发展而来。例如,*Herrerasaurus*的拇指是由第一指原基发展而来;在始祖鸟中它是由第二指原基发展而来;而在某些几维鸟中,则由第三指原基发展而成。

Wagner 和 Gauthier(1999)不仅提出了“结构转移”这一新颖的假说,而且还试图从进化的角度来解释恐龙和鸟类产生“结构转移”的背景。他们认为,在由恐龙向鸟类演化的过程中,存在两种不同进化制约因素之间的矛盾。一方面,从功能角度着想,鸟类的祖先需要保持靠内的三个手指,尤其是拇指,兽脚类恐龙保持靠内三个手指的目的是为了增强其捕食的功能;另一方面,发育的制约因素则有利于保留中间的三指而退化第一和第五指。因为在蜥蜴和哺乳类中,指(趾)的退化总是从第一指(趾)开始,其次是第五指。鸟类脚趾的退化,也大体上遵循这一顺序。在兽脚类恐龙中,随着手指的退化,后来只有3~4个手指的原基实际在起作用。由于手指原基的保守性,第四和第五指的原基不易先退失,而只好将第一指原基退化。在此基础上,这两种不同制约因素的相互作用,才产生了在鸟类和保留三个手指的兽脚类恐龙(如 *Allosaurus* 等)中,第一、二、三指分别来自第二、三、四指原基的“结构转移”。

Wagner 和 Gauthier 的假设目前才刚刚提出不久,能否经受时间的考验,现在还不能妄下结论。可贵的是,它至少向人们提供了一种崭新的思考模式,表现了积极面对相反意见的勇气和态度。这里需要顺便指出的是,在人们不停地争论鸟类和恐龙手指同源关系的时候,往往忽略了这样一个事实:即,如果承认恐龙的三个手指是一、二、三指,那么,始祖鸟、孔子鸟的手指也应当是如此。原因很简单:由于我们并不具有化石鸟类的胚胎证据,因此,如果从现生鸟类往前推测始祖鸟和孔子鸟的手指是二、三、四指,那么,基于同样的道理,保留三个手指的兽脚类恐龙也应当是二、三、四。所以,从这一意义上说,以上同源问题的争论,与鸟类的起源学说并无直接的关系。

4 鸟类起源研究的方向

最近 20 年的发现和研究,特别是最近几年的工作,将鸟类起源的研究推向了前所未有的高度。鸟类的恐龙起源假说在学术界和公众中都得到了广泛的接受。然而,我们并不能因此而认为鸟类起源的问题已一劳永逸地解决了。事实上,由于化石保存的局限性,我们对鸟类祖先的了解,和我们期望的目标还有相当的距离。例如,已知和鸟类关系最接近的恐龙都比最早的鸟类出现得更晚(Swisher *et al.*, 1999)。虽然时代本身并不能被用作反对或支持鸟类起源于恐龙学说的证据,但是,从比晚侏罗世更老的地层中寻找鸟类的祖

先,依然是古生物学家追求的理想的目标。

已知小型兽脚类恐龙及早期鸟类系统关系的研究也还具有很大的潜力。分支系统学的方法虽然克服了传统的系统学和分类学方法的一些弊端,但仍然存在许多自身的问题,而且客观地讲,这些问题并不大可能在短时间里取得实质性的突破。盲目地过分依赖方法本身,而忽视对形态特征和功能的深入分析,常常把人们引入误区。在过去的几年中,就有多种不同的恐龙被认为和鸟类的关系最为接近,而另有不少的动物被认为是原始性仅次于始祖鸟的古鸟,其中有些仅仅依据极为有限的材料和特征,因而引起很大的争论(Forster *et al.*, 1998; Gibbons, 1998);另外,还有一些有争议的动物,如美国晚三叠世的原鸟(*Protoavis*)、蒙古晚白垩世的单爪龙(*Mononykus*)等,究竟是鸟还是龙的问题,学术界都还没有一致的看法(Zhou, 1995; Chatterjee, 1998; Chiappe *et al.*, 1998; Sereno, 1999)。如果在早白垩世这样古老的地层中,确实发现了次生失去飞行的鸟类,我们又将怎样才能把它们和带羽毛的恐龙区分? 这些问题,相信都会在今后引起更多的注意。

与鸟类起源紧密相关的问题,如飞行的起源、羽毛的演化等,近年来也开始逐渐受到更多的重视。与鸟类的恐龙起源假说相比,同样是 Ostrom 所倡导的鸟类飞行的地栖起源假说,远远没有取得同样大的成功(Burger and Chiappe, 1999)。鸟类飞行的树栖起源假说通常和鸟类的槽齿类起源是联系在一起的(Feduccia, 1999)。但目前已有不少的学者(如 Chatterjee, Witmer, Farlow 等),在采纳鸟类起源于恐龙假说的同时,提出或支持飞行的树栖起源假说。笔者目前也比较赞同这一观点,但在这一方面的研究还处于初步的阶段(Chatterjee, 1997)。不少的学者则通过功能形态学的方法,来解释鸟类飞行机理形成的细节过程(Poore *et al.*, 1997)。

总之,鸟类起源的研究已进入了一个新的阶段。人们关注的焦点已从过去寻找鸟类起源于恐龙的证据,逐步转移到探索恐龙向鸟类转化的过程,以及诸多的相关问题的研究。当然,不可否认的是,反对鸟类起源于恐龙学说的学者也会不断对它提出新的挑战,例如提出其他恐龙区别于鸟类的特征等等。笔者认为,这样的争论,不仅是十分正常的,而且对推动鸟类起源更进一步的研究,无疑是十分有利的。

References

- Barsbold R, 1983. Carnivorous dinosaurs from the Late Cretaceous of Mongolia. Joint Soviet-Mongolian Palaeontol Exped Trans, **19**:1~119
- Burger P, Chiappe L M, 1999. The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. Nature, **399**:60~62
- Burke A C, Feduccia A, 1997. Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. Science, **278**:666~668
- Burnham D, Zhou Z, 1999. Comparing the furcula in birds and dinosaurs. J Vert Paleont, **19** (suppl to no.3):34A
- Chatterjee S, 1997. The rise of birds: 225 million years of avian evolution. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 1~300
- Chatterjee S, 1998. The avian status of *Protoavis*. Archaeopteryx, **16**:99~122
- Chen P, Dong Z, Zhen S, 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. Nature, **391**:147~152
- Chiappe L M, Norell M A, Clark J M, 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus*. Nature, **392**:275~278

- Feduccia A, 1999. The origin and evolution of birds (2nd edition). New Haven: Yale University Press. 1~441
- Feduccia A, Martin L D, 1998. Theropod-bird link reconsidered. *Nature*, **391**:754
- Foster C A, Simpson S D, Chiappe L M *et al.*, 1998. The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, **279**:1915~1919
- Gibbons A, 1998. Missing link ties birds, dinosaurs. *Science*, **279**:1851~1852
- Heilmann G, 1926. The origin of birds. New York: Dover Pub. Inc. 1~204
- Ji Q (季强), Ji S A (姬书安), 1996. The discovery of the earliest bird in China and the origin of birds. *Chinese Geology (中国地质)*, **10**:30~33(in Chinese)
- Ji Q, Currie P, Norell M A *et al.*, 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, **393**:753~761
- Norell M A, Makovicky P, Clark J M, 1997. A *Velociraptor* wishbone. *Nature*, **389**:447
- Novas F E, Puerta P F, 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, **387**:390~392
- Ostrom J, 1973. The ancestry of birds. *Nature*, **242**:136
- Ostrom J, 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biol J Linn Soc*, **8**:91~182
- Padian K, Chiappe L M, 1998. The origin and early evolution of birds. *Biol Rev*, **73**:1~42
- Poore S O, Sanchez-Haiman A, Goslow G E Jr, 1997. Wing upstroke and the evolution of flapping flight. *Nature*, **378**:799~802
- Sereno C P, 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, **284**:2137~2147
- Swisher C C III, Wang Y, Wang X *et al.*, 1999. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature*, **400**:58~61
- Wagner G P, Gauthier J A, 1999. 1, 2, 3 = 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**:5111~5116
- Xu X, Tang Z, Wang X, 1999. A therizinosaurid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature*, **399**:350~354
- Xu X, Wang X, Wu X, 1999. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*, **401**:262~266
- Zhou Z, 1995. Is *Mononykus* a bird? *The Auk*, **112**:958~963