热河生物群发现带“毛”的翼龙化石

汪筱林 周忠和 张福成 徐 星

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044. E-mail: xlinwang@263.net)

摘要 记述了内蒙古宁城义县组底部一件近乎完整的喙嘴龙类化石——宁城热河翼龙(新属、新种) *Jeholopterus ningchengensis* gen. et sp. nov. 该翼龙化石保存有精美的翼膜以及遍布全身的“毛”. 它具有许多喙嘴龙类的典型特征, 如短的颈部、短的掌骨和特别长的第 V 脚趾等, 可归入一类特殊的具有短尾的喙嘴龙类——蛙嘴龙科(*Anurognathidae*). 该科已知的成员包括发现于德国 Solnhofen 的 *Anurognathus*, 哈萨克斯坦 Karatau 的 *Batrachognathus* 和中国辽西的树翼龙(*Dendrorhynchoides*), 但都不如新标本保存完整. 该标本显示其翼膜与下肢相连, 尾膜与第 V 趾连接, 脚趾具蹼. 此外, 热河翼龙的毛状皮肤衍生物与带毛恐龙中华龙鸟的毛状皮肤衍生物形态相似, 但二者是否为同源结构有待进一步研究.

关键词 蛙嘴龙科 热河翼龙 翼膜 “毛” 义县组 内蒙古

辽西及邻区(冀北及内蒙古东南部)义县组湖相沉积以保存精美的带羽毛恐龙、早期鸟类、哺乳动物和被子植物等著称. 翼龙的翼膜和其他软组织一般很难完整保存^[1-3]. 新发现的翼龙化石是所有已知翼龙中翼膜和毛状皮肤衍生物保存最好的标本, 是喙嘴龙亚目(*Rhamphorhynchoidea*)蛙嘴龙科^[4]已知最完整的一件个体. 化石采自内蒙古东南部宁城县组最下部的湖相沉积, 层位大致相当于冀北大北沟组 and 辽西义县组底部陆家屯层, 低于富集孔子鸟和带毛恐龙的义县组尖山沟层^[5].

1 分类学描述

翼龙目 *Pterosauria* Kaup, 1834
喙嘴龙亚目 *Rhamphorhynchoidea*
Plieninger, 1901
蛙嘴龙科 *Anurognathidae* Kuhn, 1937
热河翼龙 *Jeholopterus* gen. nov.
宁城热河翼 *Jeholopterus*
ningchengensis gen. et sp. nov.
(图版 I, II, 附本刊后, 下同; 图 1)

词源 属名源自化石隶属的热河生物群(*JeholBiota*); 种名来自化石产地宁城(Ningcheng).

正型标本 一件近乎完整的化石骨架, 并保存较完整的翼膜和“毛”(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号: IVPP V 12705).

地点与层位 内蒙古宁城山头乡道虎沟, 义县组底部, 早白垩世^[6].

特征 热河翼龙区别于树翼龙等蛙嘴龙科其他成员的主要特征有: 体大(两翼展开长约 90 cm), 第

V 趾第 1 趾节较长且粗壮(长约等于第 I ~ IV 趾骨), 第 2 趾节直. 头骨宽大于长. 翼掌骨短于桡骨长度的 1/4. 与桡骨相比, 4 节翼指骨的第 1 节较长, 第 2 节近等, 第 3, 4 节显著较短. 翼爪长, 长度约为脚爪的 1.5 倍. 第 V 趾长, 长度约为第 III 趾的 1.5 倍.

描述 正型标本为近乎完整保存的化石骨架, 包括头骨、相互关联的头后骨骼以及翼膜和分布全身的“毛”. 属于中小型翼龙, 两翼展开长约 90 cm(图版 I, II; 图 1; 表 1). 肩胛骨与乌喙骨愈合, 表明为成年或亚成年个体.

头骨 头骨特征基本类似于 *Anurognathus*^[7,8]和 *Batrachognathus*^[9], 但较短而宽, 更接近于树翼龙^[10,11], 头长约 28 mm, 宽大于长, 嘴形似蛙. 牙齿一般较短, 前上颌骨的牙齿比上颌骨上的牙齿长且弯曲. 前上颌骨具有一细长的背突, 显示头骨较高. 齿骨具牙.

脊柱 颈部具 7~8 枚颈椎, 远短于最后一枚颈椎与第 1 枚尾椎之间的脊柱长度. 颈椎短而粗壮, 颈肋细小. 有 12~13 枚背椎和 3 枚荐椎. 尾椎未保存, 但根据尾端毛状物的分布特征推测, 其尾较短(图版 I, II-3, 图 1(b)). 保存 5 排腹膜肋, 每一排由一根“V”字形的中片和两根细薄而弯曲的侧片组成. 腹膜肋向后依次变短.

肩带 肩胛骨与乌喙骨愈合. 两肩胛骨以 60° 角相交成“V”字形. 肩胛骨较长, 约为乌喙骨的 2 倍.

前肢 前肢长, 其中肱骨+尺骨+翼掌骨的长度约为股骨+胫骨+第 II 趾骨长度的 1.5 倍, 翼指骨长度大致为股骨长度的 6.3 倍.

图 1 宁城热河翼龙(新属、新种)*Jeholopterus ningchengensis* gen. et sp. nov.(IVPP V 12705)正型标本
(a) 正、副模综合线条图; (b) 翼膜和毛的分布示意图. CP: 胸膜; CR: 乌喙骨; CV: 颈椎; DC: 远侧腕骨; DV: 背椎; FE: 股骨; FI: 腓骨; GA: 腹膜肋; H: 肱骨; HA: “毛”; IL: 肠骨; IP: 坐耻骨; MC I: 第 I 掌骨; MX: 上颌骨; MU: 翼爪; PB: 前耻骨; PC: 近侧腕骨; PM: 前上颌骨; PP: 前膜; PT: 翅骨; R: 桡骨; RB: 肋骨; SC: 肩胛骨; TI: 胫骨; U: 尺骨; UP: 尾膜; W: 脚蹼; WD 1~4: 第 I~IV 翼指骨; WMC: 翼掌骨; I~V: 第 I~V 趾骨; 1~5: 第 1~5 趾骨

表 1 宁城热河翼龙(IVPP V 12705)主要骨骼长度测量(mm)

	左	右
肩胛骨	49 ^{a)}	49
乌喙骨	25 ^{a)}	24 ^{a)}
肱骨	57 ^{b)}	62
尺骨	82 ^{b)}	89
桡骨	81	82
翼掌骨		19 ^{a)}
第 I ~ III 掌骨		18 ^{a)}
第 1 翼指骨	83 ^{b)}	93
第 2 翼指骨	79	82
第 3 翼指骨	61	60
第 4 翼指骨	18	16
股骨	38 ^{a)}	40
胫骨	50	50
第 I ~ IV 趾骨		22 ^{a)}
第 V 趾骨	10	10
第 I 趾		14
第 II 趾		22
第 III 趾		26
第 IV 趾		26
第 V 趾第 1 趾节	23	20 ^{b)}
第 V 趾第 2 趾节	16	

a) 近似或估计值; b) 保存长度

肱骨粗壮, 三角嵴短而宽, 近端较尖; 骨干略为弯曲. 尺骨和桡骨较直, 长度明显超过肱骨.

2 枚近侧腕骨似愈合为 1 块, 有 2 枚远侧腕骨. 翅骨细短, 向身体内侧伸展.

掌骨特别短, 长度不及桡骨的 1/4. 翼掌骨较其他掌骨明显粗壮. 翼爪特别长, 尖而弯曲, 长度约为趾爪的 1.5 倍. 翼指骨分别为肱骨和翼掌骨长的 4 倍和 11.4 倍. 翼指骨与桡骨相比, 第 1 节较长, 第 2 节近等, 第 3 节较短, 第 4 节显著变短, 长度仅为桡骨长的 1/5.

腰带 腰带与后肢关联, 背腹保存. 肠骨狭长, 向前变尖而向后略为扩展. 坐骨与耻骨愈合形成带状坐耻骨. 前耻骨仅左侧保存, 没有与耻骨关联, 呈细长棒状, 是典型的喙嘴龙类的特征.

后肢 后肢粗壮. 股骨直, 与脊柱呈近直角相交. 胫骨也较粗壮, 腓骨缩短, 长度不及胫骨的一半. 第 I ~ IV 趾骨直, 且相互平行, 长度近等, 不及胫骨的一半. 第 V 趾骨显著缩短, 长度短于第 I ~ IV 趾骨的 1/2.

趾式为“2-3-4-5-2”. 第 V 趾长, 长度约为第 III

趾的 1.5 倍。第 V 趾向内侧反转，由 2 节长的趾节组成。与其他喙嘴龙类似，2 趾节形成一个夹角。第 1 趾节粗壮，长度与第 II 趾骨相当。第 2 趾节平直细长，向远端变尖，长度略短于第 1 趾节。第 V 趾缺少爪(图版 I -1)，其他 4 趾发育长而弯曲的爪。第 II 趾的第 1 趾节短于第 2 趾节；第 III 趾的第 1 趾节短于第 3 趾节，第 2 趾节更短；第 IV 趾的第 4 趾节最长，第 1 趾节次之，第 2, 3 趾节明显短于其他两节。总的来说，第 II ~ IV 趾的远端趾节比近端趾节长。

翼膜 翼膜保存相当完好，可以区分出前膜(propatagium)、胸膜(cheiropatagium)和尾膜(uropatagium)几个部分(图版 I，图 1(b))。胸膜与后肢相连，其纤维一般长而直(图版 I，II -1)。尾膜分布于两腿之间，其纤维较短。

此外，脚趾之间也分布短小的纤维和脚蹼的印痕(图版 II -4)。

毛状皮肤衍生物 在保存的软组织结构中，除了翼膜纤维外，还有另外一类纤维状的毛状物，遍布全身(图版 I，II)。与翼膜纤维相比，一般短而粗，柔软弯曲，向远端变尖，并经常呈簇状分布。

2 比较与讨论

热河翼龙采自距著名的北票四合屯化石地点约 130 km 的内蒙古宁城，与辽西凌源地区的一些重要化石地点相邻^[5]。与其共生的无脊椎动物包括丰富的叶肢介和各类昆虫化石，脊椎动物主要为富集的头尾两栖类热河螈^[12]。植物化石也非常丰富。

近乎保存完整的骨架为讨论该翼龙的系统位置提供了重要信息。热河翼龙颈椎短而粗壮，颈部长度明显短于最后一枚颈椎与第 1 枚尾椎之间的脊柱长度，这些都是喙嘴龙类的重要特征。此外，诸如短的掌骨，长的第 V 趾(包含 2 趾节)和细长棒状的前耻骨等许多形态特征也是喙嘴龙类的典型特征。而翼手龙类通常具有已经退化了的、非常短小的第 V 脚趾，其趾节一般不超过 1 个。热河翼龙虽然没有保存尾椎，但根据其尾部“毛”的分布位置和外围轮廓，推测它和其他蛙嘴龙类一样，具有短尾。

热河翼龙的头骨虽然保存不完整，但仍然可以清楚地观察到短而宽的头骨形态，与树翼龙、*Anurognathus* 和 *Batrachognathus* 非常相似，这 3 种翼龙均被归入喙嘴龙亚目中一类奇特的、惟独具有短尾的蛙嘴龙科^[13]。与 *Anurognathus* 一样，热河翼龙的第 1 翼指骨远比桡骨长，而同属于喙嘴龙类的 *Sordes*^[14]

正好相反。但在喙嘴龙类的 *Rhamphorhynchus* 和翼手龙类的 *Pterodactylus* 中，第 1 和 2 翼指骨的长度均远远超过桡骨。此外，热河翼龙的第 V 趾非常长。与 *Anurognathus* 类似，第 V 趾第 1 趾节的长度大致相当于第 II 趾骨。而 *Rhamphorhynchus* 第 V 趾第 1 趾节的长度明显较第 II 趾骨短。热河翼龙与 *Anurognathus* 和 *Batrachognathus* 一样，也具有相当发达的翼爪。根据以上分析，热河翼龙显然可归入蛙嘴龙科。

义县组已经发现的翼龙绝大多数属于翼手龙亚目(Pterodactyloidea)^[15,16]。惟一报道的喙嘴龙类为辽西四合屯附近发现的树翼龙^[10,11,13]。尽管树翼龙最初被正确地归入喙嘴龙亚目，但所描述的“长尾”后被怀疑是人工拼接的结果^[13,17]。树翼龙两翼展开长约 40 cm，不足热河翼龙的一半(两翼展开长约 90 cm)。然而，二者共有许多相似特征，譬如头骨短而宽，颈椎短粗，掌骨相当短，翼掌骨约为桡骨长的 1/4，第 1 翼指骨长于桡骨，第 2 翼指骨与桡骨约等长，第 II 趾骨约为胫骨长的 44%，第 V 趾长。热河翼龙和树翼龙的这些相似特征进一步支持将树翼龙归入短尾的蛙嘴龙科的建议^[13]。

同属于蛙嘴龙科、发现于中亚哈萨克斯坦 Karatau 的 *Batrachognathus* 有两个个体^[14,18,19]，两翼展开长约 75 cm；而发现于德国 Solnhofen 的 *Anurognathus* 略小(两翼展开长约 50 cm)，此外，在蒙古也曾发现个体较小的可能为该科的成员^[18]。因此，中国热河翼龙代表了蛙嘴龙科已知最大的一类。而树翼龙的个体最小。

在蛙嘴龙科中，热河翼龙与树翼龙的特征最为相近，除了前面提到的相似之处外，它们的头骨宽大于长，前上颌骨上的部分牙齿细长弯曲，而在 *Anurognathus* 和 *Batrachognathus* 中，头长大于头宽，牙齿钉状。

热河翼龙与蛙嘴龙科的其他成员相比，具有以下区别特征：(1) 第 V 趾第 1 趾节粗壮，其长与第 I ~ IV 趾骨近等；在 *Anurognathus* 中，第 V 趾第 1 趾节略短；而在树翼龙中，第 V 趾第 1 趾节明显短于第 I ~ IV 趾骨；(2) 第 V 趾第 2 趾节平直，而在 *Anurognathus* 和树翼龙中都比较弯曲。

蛙嘴龙科不仅是翼龙中最为奇特的一类，而且还保留许多原始特征(与翼手龙类所共有的短尾例外)，一般认为是从翼龙演化的早期阶段衍生出的原始的一支^[12]。热河翼龙的发现，进一步说明蛙嘴龙科

的化石不仅由晚侏罗世延续至早白垩世,而且在形态上产生了较大的分异.

由于辽西和临近地区早白垩世频繁的火山喷发往往导致生物的非正常集群死亡,而且可以提供大量的火山灰,使得生物遗体能够在湖相环境中快速埋藏,因此,许多脊椎动物中软组织结构通常得以很好的保存,例如义县组发现的带毛恐龙中华龙鸟^[20]、中国鸟龙^[21]和尾羽龙^[22]等均保存了很好的原始羽毛.热河翼龙是所有已发现的翼龙中翼膜和“毛”保存最好的化石,因此为探讨翼膜的形态、翼龙的飞行、翼龙的“毛”的形态特征及其与带毛恐龙毛状皮肤衍生物的同源关系和“毛”的功能等提供了重要的化石证据.

翼膜和身体的附着关系,长期以来一直存在争议.不同学者曾分别提出翼膜与躯干、股骨或踝关节相连的假说^[23~28].热河翼龙的翼膜保存特征显示,这类翼龙的翼膜与踝关节相连(图版 I,图 1(b)).

翼龙中是否存在尾膜,也曾经有较大争议.在中亚发现的 *Sordes pilosus* 显示了尾膜结构的存在^[24,29].在热河翼龙中,也很清楚地保存有尾膜(图版 I,II-3).与 *Anurognathus* 类似,热河翼龙的第 V 趾也很长,并向内侧反转,它的两趾节形成一独特的夹角,这些结构都是为了附着尾膜并调控尾膜的活动.

翼龙是否为温血和带毛的脊椎动物也是一个非常有争议的问题.*Sordes pilosus* 被认为是翼龙身体长毛的最好化石证据,其中毛和纤维的主要区别有^[18,25]: (1) 一般分布在远离翼膜的身体其他部位,比如靠近头后的位置; (2) 比翼膜纤维更粗; (3) 向远端逐渐变尖; (4) 通常比较弯曲; (5) 缺少内部结构.在热河翼龙中,“毛”比较短粗、弯曲并向远端逐渐变尖,分布在颈部至尾部的整个身体.值得注意的是,热河翼龙中胸膜纤维也有向远端逐渐变尖的现象,因此,这一特征不足以区分“毛”和纤维.热河翼龙全身分布的毛状皮肤衍生物可能是为了调节体温或者适应其他功能的需要,比如增强飞行能力和在飞翔中捕获猎物时的消音等等;但“毛”和温血的关系可能比较复杂,要提出翼龙温血的结论还需要进一步的证据.

热河翼龙脚趾间清楚地保存纤维和蹼(图版 II-4).正如翼膜纤维的功能是为了增强和支持翼膜一样,脚蹼纤维可能也具有相同的功能.类似的脚蹼也发现于新报道的一件来自于巴西 Crato 灰岩的翼手龙

类^[30].脚蹼的发现说明,这些翼龙生活在水边.中国热河翼龙所具有的特别长的翅膀表明其具有很强的飞行能力.此外,热河翼龙的嘴宽而短,只有少数牙齿长而弯曲,说明其食性类似于同一科的 *Anurognathus* 和 *Batrachognathus*,即以食昆虫为主,但热河翼龙可能还可以捕获其他动物如鱼类等.热河翼龙的发现还证明蛙嘴龙科主要生活于陆相环境^[19].

翼龙的毛状皮肤衍生物一般被称为“毛”(“hair”),然而,多数学者认为它们不同于哺乳动物的毛.因此,有学者建议把翼龙的这种“毛”改称为刚毛(bristle),以区别于哺乳动物的毛^[3].热河翼龙的毛状皮肤衍生物与带毛恐龙中华龙鸟和北票龙的毛状皮肤衍生物结构非常相似,这两种恐龙的毛状皮肤衍生物的形态没有分叉,与典型的羽毛不同,这些“毛”也分布全身.依据系统发育研究的结论和其他证据,目前一般认为这些恐龙的毛状皮肤衍生物代表了原始的羽毛^[21].尽管还没有人把翼龙的“毛”和原始的羽毛联系在一起,但是,由于翼龙和恐龙都属于爬行动物中的双弓类,而且热河翼龙的毛状皮肤衍生物和中华龙鸟等恐龙的毛状皮肤衍生物又非常相似,因此,它们有可能属于同源结构,当然,这一假设还需要更多的证据.

致谢 苗德岁博士审阅初稿并提出有益的修改意见,李玉同修理化石,黄金玲绘制部分插图,作者表示感谢.本工作受国家重点基础研究发展规划(G2000077700)、中国科学院创新工程(KZCX3-J-03)、中国科学院百人计划、国家杰出青年基金(40025208)、国家自然科学基金重点基金(批准号:49832002)和国家基础科学人才培养基金(J9930095)资助.

参 考 文 献

1 Martill D M, Unwin D M. Exceptionally well-preserved pterosaur wing membrane from the Cretaceous of Brazil. *Nature*, 1989, 340: 138~140

2 Wellnhofer P. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. New York: Crescent Books, 1991. 1~191

3 Frey E, Martill D M. Soft tissue preservation in a specimen of *Pterodactylus kochi* (Wagner) from the Upper Jurassic of Germany. *N Jb Geol Palaeont, Abh*, 1998, 210(3): 421~441

4 Wellnhofer P. *Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 19, Pterosauria*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1978. 1~82

5 汪筱林, 王元青, 张福成, 等. 辽宁凌源及内蒙古宁城地区下白垩统义县组脊椎动物生物地层. *古脊椎动物学报*, 2000, 38(2): 81~99

6 Swisher C C, Wang Y Q, Wang X L, et al. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature*, 1999, 400: 58~61

- 7 Döderlein L. *Anurognathus ammoni* ein neuer Flugsaurier. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, math-naturwiss Klasse, 1923. 117~164
- 8 Döderlein L. Über *Anurognathus ammoni* Döderlein. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, math-naturwiss Klasse, 1929. 47~63
- 9 Ryabinin A N. Remarks on a flying reptile from the Jurassic of the Karatau. Trans Palaeont Ins, 1948, 15: 86~93
- 10 姬书安, 季强. 记辽宁一新翼龙化石(喙嘴龙亚目). 江苏地质, 1998, 22(4): 199~206
- 11 Ji S A, Ji Q, Padian K. Biostratigraphy of new pterosaurs from China. Nature, 1999, 398: 573~574
- 12 王原. 早白垩世热河生物群一新的有尾两栖类. 古脊椎动物学报, 2000, 38(2): 100~103
- 13 Unwin D M, Lü J C, Bakhurina N N. On the systematic and stratigraphic significance of pterosaurs from the Lower Cretaceous Yixian Formation (Jehol Group) of Liaoning, China. Mitteilungen Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftlichen Reihe, 2000, 3: 181~206
- 14 Sharov A G. New flying reptiles from the Mesozoic of Kazakhstan and Kirghizia. Trans Palaeont Ins, 1971, 130: 104~113
- 15 汪筱林, 吕君昌. 辽宁西部义县组翼手龙科化石的发现. 科学通报, 2001, 46(3): 230~235
- 16 姬书安, 季强. 辽宁西部翼龙类化石的首次发现. 地质学报, 1997, 71(1): 1~6
- 17 汪筱林, 王元青, 金帆, 等. 辽西北票四合屯脊椎动物化石组合及其地质背景. *Palaeoworld*, 1999, (11): 310~327
- 18 Bakhurina N N, Unwin D M. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the Former Soviet Union and Mongolia. Hist Biology, 1995, 10: 197~245
- 19 Unwin D M, Bakhurina N N. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia. In: Benton M J, Shishkin M A, Unwin D M, et al, eds. The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. 420~433
- 20 Chen P J, Dong Z M, Zhen S N. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. Nature, 1998, 391: 147~152
- 21 Xu X, Zhou Z H, Prum R. Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. Nature, 2001, 410: 200~204
- 22 Zhou Z H, Wang X L, Zhang F C, et al. Important features of *Caudipteryx*—Evidence from two nearly complete new specimens. Vert PalAsiat, 2000, 38(4): 241~254
- 23 Padian K, Rayer J M V. The wings of pterosaurs. Amer J Sci, 1993, 293A: 91~266
- 24 Unwin D M, Bakhurina N N. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. Nature, 1994, 371: 62~64
- 25 Bakhurina N N, Unwin D M. Preliminary report on the evidence for 'hair' in *Sordes pilosus*, an Upper Jurassic pterosaur from Middle Asia. In: Sun A L, Wang Y Q, eds. Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers. Beijing: China Ocean Press, 1995. 79~82
- 26 Unwin D M, Bakhurina N N. Wing shape in pterosaurs. Nature, 1995, 374: 316
- 27 Alexander R M. The flight of the pterosaur. Nature, 1994, 371: 12~13
- 28 Peters D. Wing shape in pterosaur. Nature, 1995, 374: 315~316
- 29 Bennett S C. Pterosaur flight: The role of actinofibrils in wing function. Hist Biology, 2000, 14: 255~284
- 30 Frey E, Tischlinger H. Weichteil-anatomie der Flugsaurierfüße und Bau der Scheitelkämme: Neue Pterosaurierfunde aus den Solnhofener Schichten (Bayern) und der Crato-Formation (Brasilien). Archaeopteryx, 2000, 18: 1~16

(2001-08-29 收稿, 2001-11-19 收修改稿)

宁城热河翼龙(新属、新种)*Jeholopterus ningchengensis* gen. et sp. nov.(IVPP V12705)正型标本
1. 正模; 2. 副模

1. 身体右侧的“毛”和翼膜纤维的局部; 2. 身体左侧的“毛”的局部; 3. 尾膜和尾部的“毛”;
4. 右侧脚趾, 显示蹼和趾间纤维

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb2002-47-1-54>