

doi:10.3969/j.issn.0253-9608.2017.03.001

翼龙蛋与胚胎化石的发现及研究进展*

张鑫俊^{①②}, 蒋顺兴^①, 汪筱林^{①②†}

①中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044; ②中国科学院大学, 北京 100049

摘要 在翼龙研究的很长一段时间内研究者都推测其为卵生, 直到2004年先后报道的三枚来自早白垩世含有胚胎的翼龙蛋才证实了翼龙的确为卵生。之后, 在晚侏罗世燕辽生物群中发现一件悟空翼龙类的标本, 在其体外腰带附近和体内共发现了两枚大小相当的翼龙蛋, 据此了解到翼龙具有双侧功能性输卵管, 不同于现生的大多数鸟类。在中国新疆哈密首次报道了5枚早白垩世的三维立体保存的翼龙蛋化石, 对其中一枚蛋化石进行扫描电镜观察, 证明其与现生锦蛇蛋的蛋壳结构十分相似, 具有一层薄的钙质外层和一层厚的壳膜层。在今后的考察中, 有望在新疆哈密地区发现三维立体保存的含胚胎的蛋化石, 并在翼龙胚胎发育方面取得重要的研究进展。

关键词 翼龙蛋; 翼龙胚胎; 晚侏罗世; 早白垩世

翼龙是一类已经灭绝的飞行爬行动物, 最早出现在约2.2亿年前的三叠纪晚期, 一直延续到6 500万年前的白垩纪末期, 在地球上生活了将近1.6亿年。翼龙常常被误认为是一种会飞的恐龙, 然而在分类学上, 翼龙并不是恐龙, 但翼龙和恐龙之间有着很近的亲缘关系, 翼龙、恐龙和现生的鳄鱼等都是属于主龙类的爬行动物^[1]。世界上第一件翼龙化石于18世纪后期发现于德国晚侏罗世索伦霍芬石灰岩, 最初被认为是一种海洋生物。1801年, 法国著名的比较解剖学家乔治·居维叶才将其归入爬行动物, 并且确认了其加长的第四手指, 认为这是一种会飞的爬行动物。从那以后, 翼龙类属于爬行动物成为主流观点。中生代是地球历史上爬行动物最繁盛的时期, 也被称为爬行动物时代或恐龙时代。当时不

同类型的爬行动物占据着不同的生存空间: 陆地上主要以形形色色的恐龙为主, 河流湖泊中以龟鳖类、鳄类等为主, 海洋中以鱼龙、沧龙等为主, 而空中则为翼龙类所占据并控制着空中霸主的地位。虽然在白垩纪出现了许多原始及进步的鸟类, 但是它们在翼龙的阴影下并不占据优势。然而由于飞行的需要, 其骨骼纤细中空很难保存化石, 在世界范围内翼龙化石都十分稀少。翼龙研究者们经历了很长时间才对这一神秘的物种有了一定的了解。

比翼龙骨骼化石更加罕见的是翼龙蛋和胚胎化石。翼龙是卵生的还是卵胎生的? 翼龙蛋长什么样, 圆形的还是长形的? 翼龙蛋究竟有多大? 它们是像鸟蛋那样硬壳的还是类似有些爬行动物蛋那样是软壳的? 翼龙与同样可以飞行的

*国家自然科学基金(41572020、41602011、91514302)、国家自然科学基金基础科学中心项目(41688103)、中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB18000000)、国家杰出青年科学基金(40825005)、国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2012CB821900)、中国科学院“百人计划”项目和中科院古脊椎所野外发掘经费资助

†通信作者, 国家杰出青年科学基金获得者, 巴西科学院通讯院士, 研究方向: 翼龙、恐龙、恐龙蛋及其地层学、沉积学、古环境, 中生代陆相生物群综合研究。E-mail: wangxiaolin@ivpp.ac.cn

鸟类一样具有单侧功能性输卵管，还是类似同类的爬行动物具有双侧功能性输卵管？它们的胚胎发育模式是类似鸡、鸭、鹅那样早成的，还是像燕子、麻雀、鸽子那样晚成的？在2004年我国和阿根廷有关翼龙蛋与胚胎化石的重要发现^[2-4]之前，研究者对翼龙的生殖行为等还只能停留在各种各样的猜测阶段。现生的所有鸟类都是卵生；现生的非鸟爬行动物绝大多数都是卵生，部分为卵胎生；现生的绝大多数哺乳动物都是胎生。基于这样的认识，Wellnhofer^[5]推测翼龙的生殖方式最有可能是卵生。于是，他提出了一些可能属于翼龙蛋化石的发现：1860年Buckman在英国中侏罗统地层中发现的一窝蛋化石，至少8枚，长约44 mm，宽约28 mm，蛋壳厚度约0.3 mm，蛋壳内被方解石充填，Buckman认为其可能属于一种真蜥鳄类；1871年Curruther在英国中侏罗统的地层中发现了球形的蛋化石，直径19 mm，被认为是龟蛋，但是同一地点发现了不少喙嘴龙属的

化石。由于没有确切的翼龙蛋化石的报道，虽然研究者都推测其为卵生，但是对翼龙蛋的大小、形态、蛋壳结构等方面都不清楚。

近年来才开始有少量关于翼龙蛋和胚胎的报道。迄今为止，全世界一共报道了11枚翼龙蛋化石(表1, 图1)——有些蛋中保存胚胎，有的与产蛋母体共生——包括在我国辽西热河生物群中发现2枚^[2,4]，燕辽生物群中发现2枚(悟空翼龙类)^[6-7]，新疆哈密翼龙动物群报道5枚(哈密翼龙)^[8-9]，以及在阿根廷发现2枚(南方翼龙)^[3,10]，其中以哈密翼龙动物群中保存的翼龙蛋化石最为富集。在已经报道的翼龙蛋中，大部分为二维压扁保存，仅有哈密翼龙的5枚和阿根廷的1枚是三维立体保存的。目前发现的翼龙胚胎也都以二维形式保存在翼龙蛋中，三维保存的翼龙蛋中还没有翼龙胚胎的报道。这些翼龙蛋与胚胎的发现为古生物学家全面了解翼龙的产蛋生殖行为等提供了重要的化石材料。

表1 全世界已报道的翼龙蛋与胚胎化石

产地	层位	时代	保存方式	蛋或胚胎	文献	
第1枚	中国辽宁义县	义县组	早白垩世	二维保存	蛋与胚胎	[2]
第2枚	阿根廷巴塔哥尼亚	Lagarcito组	早白垩世	二维保存	蛋与胚胎	[3]
第3枚	中国辽宁义县	义县组	早白垩世	二维保存	蛋与胚胎	[4]
第4枚	中国辽宁建昌	髫髻山组	晚侏罗世	二维保存	蛋	[6]
第5~9枚	中国新疆哈密	吐谷鲁群	早白垩世	三维保存	蛋	[8]
第10枚	阿根廷巴塔哥尼亚	Lagarcito组	早白垩世	三维保存	蛋	[10]
第11枚	中国辽宁建昌	髫髻山组	晚侏罗世	二维保存	蛋	[7]

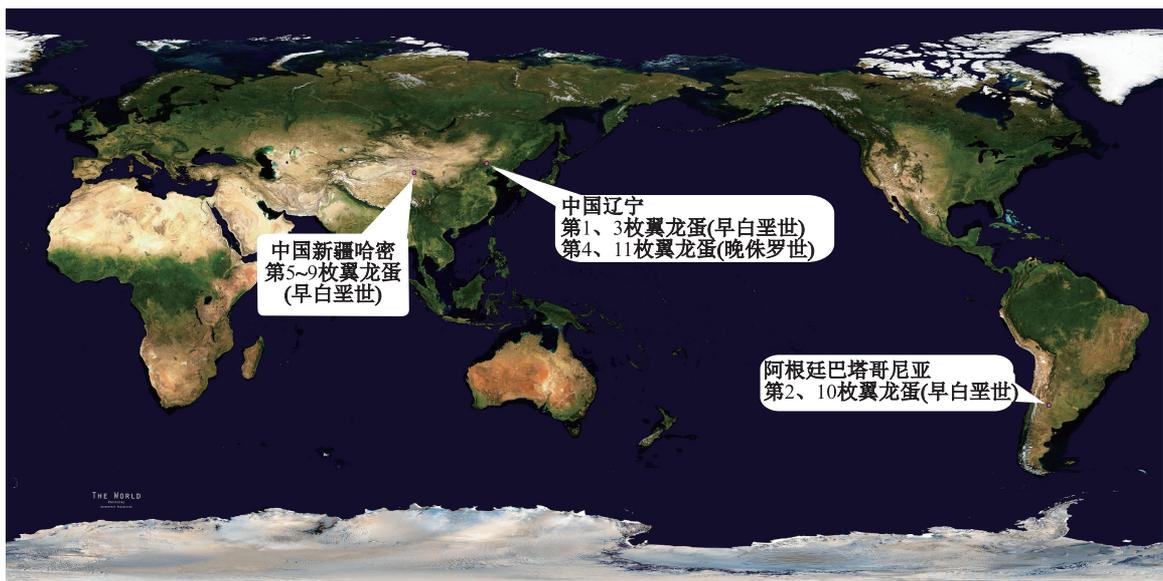


图1 已报道的翼龙蛋与胚胎化石全球分布图

1 世界上首枚翼龙蛋与胚胎化石：翼龙卵生和早熟的胚胎发育模式

对于古生物学家来说，确凿无疑的翼龙蛋化石让他们等待了200多年，有趣的是在这一年一下子就报道了三枚翼龙蛋与胚胎化石^[2-4]。2004年6月10日，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所汪筱林和周忠和在英国《自然》(Nature)杂志报道了世界上首枚翼龙蛋及胚胎化石。这件标本发现于辽西义县组上部距今约1.21亿年前的湖相页岩中^[2]，属于早白垩世热河生物群，标本保存了正、负模，是一件几乎完整保存的翼龙蛋与胚胎化石(图2)。毫无疑问，胚胎属于翼龙，因为保存的骨架显示它具有相当加长的第4指和具有发达三角肌脊的肱骨，以及加长的翼掌骨等。胚胎骨架全部

保存在椭圆型的蛋中，蛋的最大长度53 mm，最大宽度41 mm。蛋的边界光滑清晰，蛋内呈褐色，颜色较深，与灰色围岩区别明显。翼龙胚胎骨骼保存完整，有部分头骨和几乎完整的头后骨骼，下颌发达具牙齿。头骨向后弯曲与脊柱形成倒“U”型，前肢紧紧地交叉合拢在一起。下颌和四肢骨骼两端显示出未成熟的粗糙结构，肩胛骨和乌喙骨尚未愈合，脊椎、腕骨和脚趾没有完全骨化，这些都是胚胎发育特征。蛋壳及其乳突状结构也有很好的保存，预示着这枚蛋可能是硬壳的。如此完整精美的化石保存在灰色页岩中，证明这枚发育了胚胎的翼龙蛋被迅速埋藏在深湖静水还原环境中。依据胚胎骨骼特征，可以初步将其归于鸟掌翼龙类，但由于翼龙发育过程中存在明显的异速生长现象，因此还不能确认其属于鸟掌翼龙科的任何已知属种。这枚



图2 世界上第一枚翼龙蛋与胚胎化石及其生态复原图(张宗达绘)

翼龙胚胎翼展达28 cm，翼展甚至大于某些成年翼龙，而且保存翼膜纤维、毛状皮肤衍生物等软组织，暗示这类翼龙幼体可能类似鸟类的早成雏，出生后不久即具备了飞行能力。

同年年底，《自然》杂志又先后报道了来自于阿根廷和我国的两枚翼龙蛋与其胚胎化石^[3-4]。我国发现的第二枚翼龙蛋与第一枚产自于同一地点，这一翼龙蛋化石同样保存了近乎完整的胚胎(图3)，其加长的掌骨、指骨和翼龙特有的翅骨都证明了这是一件确凿的翼龙胚胎化石^[4]。这枚蛋化石长约63.7 mm，宽约36.4 mm，大部分头骨

骨化程度比较差，髌骨和胫骨保存完整，但是耻骨、翅骨和脊椎只有部分骨化。肱骨强壮且保存完整，三角肌脊仅微弱骨化，说明发育不完全，三角肌脊还没有完全形成。该标本比发现的第一枚翼龙蛋化石更加细长。依据其骨骼形态认为产自中国的这两枚蛋化石可能属于不同的翼龙类型。在对其蛋壳进行仔细观察后，研究者发现这一翼龙蛋具有很薄的一层蛋壳(厚约0.25 mm)，但没有发现任何乳突层或者碳酸钙晶体，从而认为这是一类具有软的革质壳的蛋，这种“软壳蛋”在现生爬行动物中是比较常见的一种类型。

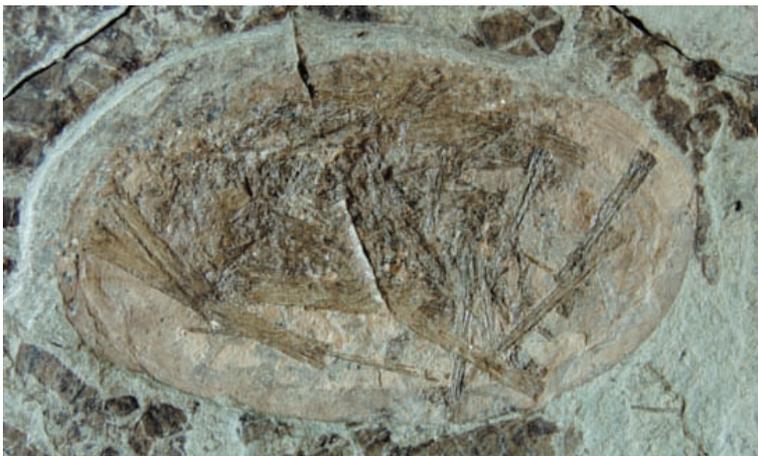


图3 我国发现的第2枚翼龙蛋与胚胎化石^[4]

另一枚翼龙蛋化石产自于阿根廷中部的上白垩统Lagarcito组地层中，椭圆形，长约60 mm，宽约22 mm，标本分成正负面，胚胎骨骼关联保存，头骨较大，前肢较长，胚胎中保存的诸多骨骼都明确地显示这一蛋化石属于翼龙(图4(b)、4(d))^[3]。骨头表面多孔，四肢骨骼末端微弱骨化，荐椎未愈合，肩胛骨和乌喙骨也未愈合。根据身体较小的特点，推测该标本处于发育早期阶段。骨骼呈蜷曲姿态，典型的胚胎姿势——前肢折叠，后肢弯曲，头朝后，喙收在翅膀下，不同于包括幼年个体在内的翼龙的伸展姿态。在这一地点发现的翼龙化石仅有南方翼龙这一十分特化的滤食性翼龙，而这枚翼龙蛋很可能就是属于南方翼龙。这枚翼龙蛋化石保存了约30 μm厚的蛋壳，通过扫描电镜观察，发现蛋壳由一单层的钙质层构成，同时具有类似于鸟和恐龙等主龙类的壳单元。翼龙蛋与胚胎化石的发

现，为翼龙蛋壳结构形态、早期生长和筑巢环境等提供了新信息。

2 侏罗纪最古老的翼龙蛋化石：具有双侧功能性输卵管

2011年，在美国《科学》(Science)杂志上报道了一件产自我国辽宁建昌玲珑塔距今1.6~1.5亿年前的晚侏罗世燕辽生物群的翼龙标本(图5)。这件标本上保存了一具近完整的悟空翼龙类的化石，同时在其体外的腰带附近(尾巴根部)保存了一枚蛋化石^[6]。这枚蛋化石长约28 mm，宽约20 mm，比之前描述的蛋化石要小得多，也比以前发现的蛋化石标本年代要早。该蛋化石没有保存任何胚胎的痕迹，但是依据其保存的位置及其与母体共生等特点还是可以确认其属于翼龙蛋无疑，并且产蛋母体就是与其共同保存的这一悟

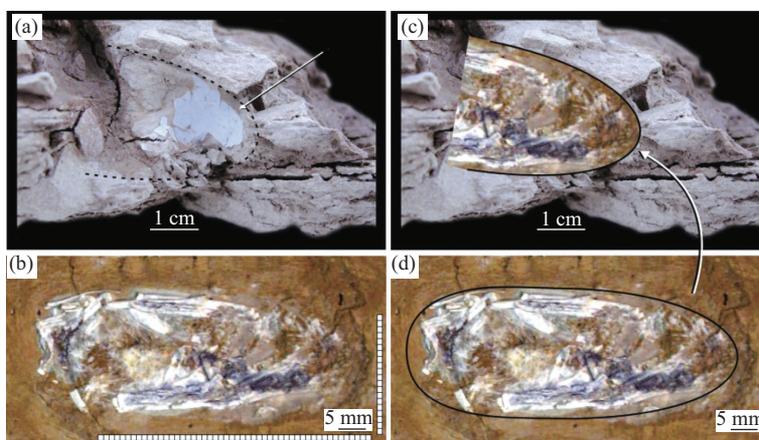


图4 分别于2014年[(a)、(c)]和2004年[(b)、(d)]在阿根廷发现的两枚翼龙蛋化石^[10]



图5 一具悟空翼龙类产蛋母体化石的体外腰带附近保存了一枚翼龙蛋化石^[6]

空翼龙类的成员。这枚翼龙蛋化石保存了完整的印痕，有一小部分覆盖在尾椎之上。在蛋的外围有后期挤压形成的相互平行的褶皱，中间也不平整，可见疑似气孔的结构，蛋壳表面光滑并带有点状的小坑，类似于羊皮纸般的外壳。据此推测这一翼龙蛋很可能为相对较软的革质外壳。

有意思的是，几年以后我们发现了这件标本的另一侧(即负模)。2015年《巴西科学院院刊》报道了对这件负模标本进行研究的成果。标本不仅在腰带附近保存了之前报道的那枚蛋化石

的痕迹，通过显微镜下的仔细观察，在体内腹腔的位置还找到了另一枚蛋化石(图6和7)^[7]。第二枚蛋化石同样只保存了印痕，两枚蛋化石大小相近，可以肯定是处于同一发育阶段。这一发现不仅证明了翼龙类，至少是悟空翼龙类具有双侧功能性输卵管，还说明了这一翼龙类型一次可以生产两枚卵。考虑到其腰带尺寸的大小，产卵时两枚卵可能不是同时，而是先后排出体外。现生非鸟爬行类一般具有两条功能性的输卵管，而大多数鸟类一侧输卵管退化只具有单侧输卵管，所

以有学者认为这一现象与脊椎动物主动飞行相适应，很可能是鸟类对于飞行生活一种适应——生产较少的蛋从而减轻重量，甚至可能是其飞行的先决条件。但是通过悟空翼龙类及其共生的蛋化石的研究，发现它们仍然保持原始的两条功能性输卵管的特征，所以我们认为输卵管的退化很可能并不是脊椎动物主动飞行的先决条件。结合翼龙的蛋壳形态特征，翼龙的生殖行为总体上应更

接近爬行动物而不是鸟类。由于这一翼龙在体内和体外各保存了一枚大小相等的蛋，很显然已经达到性成熟，并具有了生育能力。在现生的一些鸟类中，母体生育前或生育过程中，股骨等长骨的骨髓腔中会出现一种称为髓质骨的结构。我们对这一翼龙股骨中段进行了骨组织学切片，在切片中并没有发现髓质骨，所以对于产蛋翼龙母体是否具有类似现生鸟类积累髓质骨的现象还需要

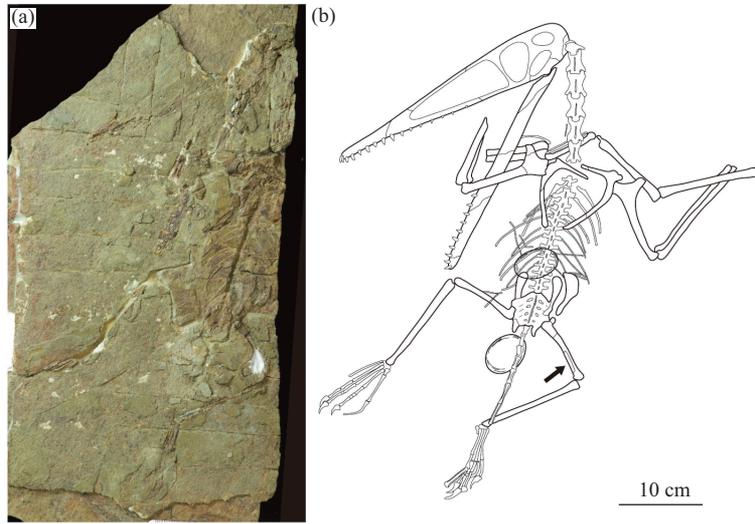


图6 悟空翼龙类的两枚蛋化石标本(a)和线条图(b)，箭头所示为股骨组织学切片位置^[7]

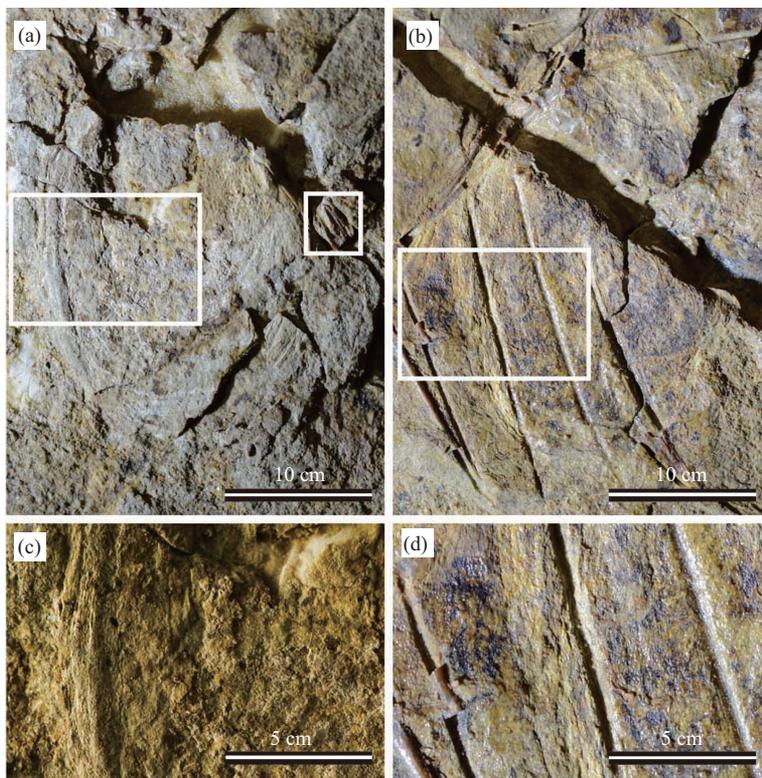


图7 悟空翼龙类体内[(a)、(c)]和体外[(b)、(d)]的蛋化石^[7]

进一步研究。该翼龙蛋的另一个有意思的特征是两枚蛋都没有发现钙质层的存在。这一现象的形成原因尚不清楚，可能是该翼龙蛋尚未进入钙化阶段，也可能是钙质层在化石化过程中丢失，或是在胚胎形成中被再吸收，甚至可能是因为该类翼龙蛋根本不存在钙质层。可能性最大的是在翼龙死亡时两枚蛋尚未进入钙化阶段，其依据是这两枚蛋都很小，并且一枚仍然保存在体内，另一枚很像是被从体内挤压出来的。

3 世界上首次发现三维立体保存的翼龙蛋：确认翼龙“软壳蛋”及蛋壳结构

2014年，美国《现代生物学》(Current

Biology)杂志以封面文章报道了我们于我国新疆哈密地区上白垩统地层中发现的三维立体保存的雌雄哈密翼龙个体及它们的五枚蛋化石，这也是世界上首次报道的三维立体保存的蛋化石^[8]。这一研究不仅在哈密翼龙性双型、个体发育等方面取得重要进展，同时在翼龙蛋的研究上也获得突破。通过对这些翼龙蛋化石的肉眼观察，可以发现翼龙蛋为两端近对称的长椭球形，与现生的爬行动物和鸟蛋类似。表面不仅具有塑性变形的凹陷，同时还具有脆性破裂的裂纹，这两种现象同时出现在同一枚蛋上(图8)，让研究人员对于翼龙蛋壳结构感到困惑。通过扫描电镜观察和同位素质谱对翼龙蛋的微观结构分析，发

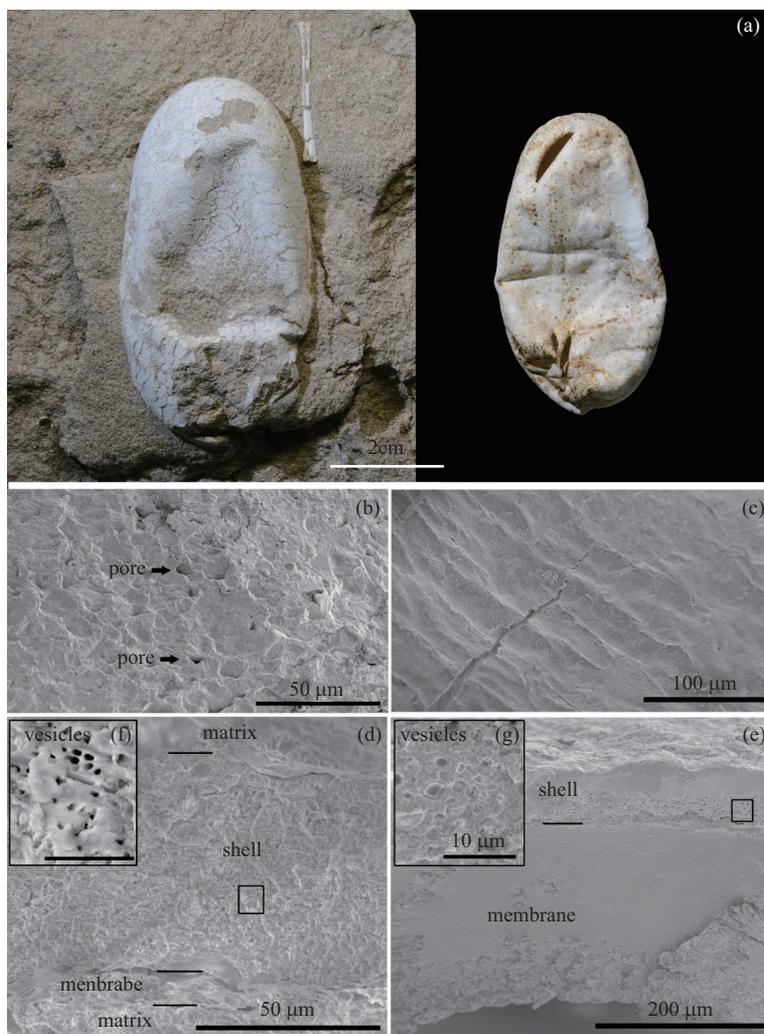


图8 首枚三维立体保存的翼龙蛋化石(蛋壳同时出现的塑性变形和脆性破裂)和现生锦蛇蛋的对比^[8]：(a)哈密翼龙蛋与锦蛇蛋；翼龙蛋(b)与锦蛇蛋(c)的外壳表层结构；翼龙蛋壳(d)与锦蛇蛋壳(e)径切片显微结构，显示为双层结构；(f)和(g)显示钙质层中的气孔

现蛋壳具有双层结构，哈密翼龙的蛋壳具有一层约60 μm 厚的钙质外层以及10 μm 厚的壳膜层。大家熟知的“硬壳蛋”鸡蛋的外壳钙质层的厚度为300~400 μm ，显然与哈密翼龙蛋钙质外壳不同。通过对比研究，发现哈密翼龙蛋壳与现生锦蛇的“软壳蛋”在外层的钙质层方面具有相似性，但是锦蛇的内层壳膜层厚约200 μm ，其厚度可达钙质硬壳厚度的三倍，推测哈密翼龙的壳膜层可能也较厚，只是在化石形成过程中没有完全保留(图8)。通过对比，认为哈密翼龙的蛋壳结构其外部是一层较薄的硬的钙质层，内部则是一层较厚的软的壳膜层，这样的双层结构可以很好地解释肉眼观察到的塑性变形和脆性破裂共存的现象。

虽然在已经报道的哈密翼龙蛋化石中没有发现任何翼龙胚胎，但是在这一动物群找到含有三维立体保存胚胎的翼龙蛋可能性最大，因为已经发现

大量与蛋化石保存在一起的从幼年到成年处于不同发育阶段的哈密翼龙化石。胚胎化石的发现，对于研究翼龙的生殖行为及其胚胎发育都将提供更多重要的信息。哈密翼龙蛋的宏观形态特征及其蛋壳显微结构的研究，为羊膜卵壳的演化提供了更多的化石证据，填补了翼龙繁殖行为和生态习性研究上的若干空白。英国朴茨茅斯大学的古生物学家David Matrill在评论文章中认为，哈密翼龙动物群是研究翼龙生长、发育、繁殖等生态习性的最佳材料，具有极大的研究潜力^[9](图9)。

哈密翼龙的研究成果在线发表后，阿根廷也发现了首枚三维保存的翼龙蛋化石^[10]。研究者们认为该翼龙蛋与2004年报道的那枚含胚胎的蛋化石都属于南方翼龙属。这一三维保存的翼龙蛋具有约50 μm 的钙质蛋壳(图4(a)、4(c))。研究者将蛋壳由内向外分为三层：最外层是一层极薄的



图9 哈密翼龙(雌雄)产蛋孵化生态复原图(赵闯绘)

碳酸钙外层, 厚度约为 $0.2\ \mu\text{m}$; 中间层与外层之间有一条很窄的沟槽分隔开, 中间层由短而窄的板状晶体排列而成; 最内层有一系列平行排列并加长的碳酸钙晶体组成, 没有明显的成核中心和椎体层, 厚度约为 $30\ \mu\text{m}$ 。这样的蛋壳结构与现生及早白垩世的壁虎蛋十分相似。与哈密翼龙蛋相比较, 南方翼龙蛋的研究中没有提及壳膜层, 是否为保存原因不得而知。南方翼龙蛋虽然在外层钙质蛋壳厚度上与哈密翼龙蛋相差不大, 但是却具有分层结构, 这在哈密翼龙蛋是没有发现的, 可能代表了两种不同类型的翼龙蛋, 也可能存在化石保存造成的差异。由于发现的化石材料的制约, 目前对翼龙蛋壳显微结构的研究还十分有限。近年来我们发现的大量三维立体保存的哈密翼龙蛋及共生保存的不同发育阶段的雌雄哈密翼龙个体, 以及可能发现的胚胎化石, 必将对翼龙这类神秘的飞行爬行动物的生殖行为和生态习性等提供重要的化石证据。

综上所述, 近些年在翼龙蛋与胚胎化石的发现和研究方面取得了若干突破, 大大丰富了我们对于翼龙生殖方式、蛋体形态、蛋壳结构和胚胎发育等方面的认识。但还存在很多尚不清楚的问题, 比如翼龙蛋蛋壳结构的多样性、翼龙繁殖期髓质骨存在与否、翼龙的胚胎发育等。这些问题

的解答, 一方面要在野外寻找保存更好的化石, 另一方面要借助于最新的研究技术手段, 如高精度CT和同步辐射等, 对现有的化石材料做更深入细致的研究工作。

(2017年4月1日收稿) ■



参考文献

- [1] WITTON M P. Pterosaurs: natural history, evolution, anatomy [M]. Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2013: 291.
- [2] WANG X, ZHOU Z. Palaeontology: Pterosaur embryo from the Early Cretaceous [J]. Nature, 2004, 429(6992): 621.
- [3] CHIAPPE L M, CODORNIU L, GRELLET-TINNER G, et al. Argentinian unhatched pterosaur fossil [J]. Nature, 2004, 432(7017): 571-572.
- [4] JI Q, JI S, CHENG Y, et al. Pterosaur egg with a leathery shell [J]. Nature, 2004, 432(7017): 572.
- [5] WELLNHOFER P. The illustrated encyclopedia of pterosaurs [M]. London: Salamander Books, 1991: 192.
- [6] LÜ J, UNWIN D M, DEEMING D C, et al. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs [J]. Science, 2011, 331(6015): 321-324.
- [7] WANG X, KELLNER A W A, CHENG X, et al. Eggshell and histology provide insight on the life history of a pterosaur with two functional ovaries [J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2015, 87(3): 1599-1609.
- [8] WANG X, KELLNER A W, JIANG S, et al. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China [J]. Current Biology, 2014, 24(12): 1323-1330.
- [9] MARTILL D M. Palaeontology: Which came first, the pterosaur or the egg? [J]. Current Biology, 2014, 24(13): R615-R617.
- [10] GRELLET-TINNER G, THOMPSON M B, FIORELLI L E, et al. The first pterosaur 3-D egg: Implications for *Pterodaustro guinazui* nesting strategies, an Albian filter feeder pterosaur from central Argentina [J]. Geoscience Frontiers, 2014, 5(6): 759-765.

Recent discoveries and research progress on pterosaur eggs and embryos

ZHANG Xinjun^{①②}, JIANG Shunxing^①, WANG Xiaolin^{①②}

①Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China; ② University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Pterosaur researchers speculated that pterosaurs were oviparous for a long time, and they confirmed it based on the three pterosaur eggs and embryos from the Early Cretaceous reported in 2004. Then, a wukongopterid pterosaur associated with two similar-sized eggs, one outside body near the pelvis and the other inside, was discovered in the Yanliao Biota from the Late Jurassic. It indicated that the pterosaur had two functional oviducts, which differed from mostly modern birds. Five three-dimensionally-preserved pterosaur eggs were first reported from the Early Cretaceous in Hami, Xinjiang, China. The eggshell of one egg, observed under scanning electron microscopy, comprises a thin calcareous external hard shell followed by a thick membrane, which is similar to that of the snake *Elaphe*. It is hopeful to discover some three-dimensional pterosaur eggs with embryos in Hami, which will make a great progress in pterosaur embryology in the future.

Key words pterosaur egg, pterosaur embryo, Late Jurassic, Early Cretaceous

(编辑: 段艳芳)