



内蒙古鄂尔多斯发现白垩纪兽脚类恐龙最快奔跑行迹

李阳^{1,2}, 张笠夫³, 蒋顺兴⁴, 吴琪³, 奇牧人³, 汪筱林^{4,5*}

1. 沈阳师范大学古生物学院, 沈阳 110034

2. 自然资源部东北亚古生物演化重点实验室, 沈阳 110034

3. 内蒙古鄂尔多斯国家级自然保护区管理局, 鄂尔多斯 016100

4. 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

5. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049

* 通讯作者, E-mail: wangxiaolin@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2025-02-26; 收修改稿日期: 2025-07-11; 接受日期: 2025-07-29; 网络版发表日期: 2025-09-11

国家自然科学基金项目(42288201)、辽宁省教育厅项目(JYTQN2023424)、辽宁省属本科高校基本科研业务费专项项目(LJ202410166028)和鄂托克地方合作项目资助

摘要 兽脚类恐龙的极限奔跑能力因缺乏现存物种的直接对比而长期备受学界关注. 生物力学模型与行迹分析为破解这一难题提供了重要的理论依据. 本研究基于内蒙古自治区鄂托克旗新发现的一处中型兽脚类恐龙行迹, 采用统一的速度推断方法, 将其与全球范围内的兽脚类恐龙奔跑行迹进行对比, 结果表明造迹者的奔跑速度可达45或(41±4.9)km/h, 这是目前已知的白垩纪时期奔跑最快的兽脚类恐龙行迹. 此外, 通过系统梳理兽脚类恐龙极限奔跑速度的生物力学研究进展, 发现本文推断的中型兽脚类恐龙奔跑速度与生物力学研究结果基本一致, 从而为深入理解中型兽脚类恐龙的极限奔跑能力提供了新的关键实证依据.

关键词 兽脚类恐龙行迹, 奔跑速度, 白垩纪, 内蒙古, 中国

1 引言

非鸟兽脚类恐龙究竟能跑多快, 其极限奔跑速度是多少, 这是学术界一直关注的热门话题, 因为运动能力, 特别是奔跑能力, 对于捕猎和避免成为猎物至关重要(Sellers和Manning, 2007; Dececchi等, 2020; Navarro-Lorbés等, 2021). 不同学者通过不同的方法取得了一系列的成果, 目前兽脚类恐龙极限奔跑速度的

推断主要源于两方面的证据: (1) 生物力学方面的研究; (2) 兽脚类恐龙行迹的证据.

兽脚类恐龙奔跑能力的生物力学研究始于比较解剖学方法. Coombs(1978)通过分析现生脊椎动物的运动能力与解剖特征, 指出小型双足恐龙比大型个体更为敏捷, 但速度可能不及袋鼠、鸵鸟等现代双足动物. Thulborn(1982)基于速度、步态与体型的关系(主要来自哺乳动物数据), 辅以比较解剖学和恐龙足迹相关信

中文引用格式: 李阳, 张笠夫, 蒋顺兴, 吴琪, 奇牧人, 汪筱林. 2025. 内蒙古鄂尔多斯发现白垩纪兽脚类恐龙最快奔跑行迹. 中国科学: 地球科学, 55, doi: 10.1360/N072025-0063

英文引用格式: Li Y, Zhang L, Jiang S, Wu Q, Qi M, Wang X. 2025. The fastest-running theropod trackway in the Cretaceous from Ordos, Inner Mongolia, China. Science China Earth Sciences, <https://doi.org/10.1007/s11430-025-1657-7>

息, 推测小型双足恐龙的奔跑速度可达35~40km/h, 而大型个体则仅限于行走或慢跑, 最大速度约15~20km/h. 后续研究采用了多种方法体系, 包括骨骼强度分析、安全因子和地面反作用力模型、肌肉骨骼模型、交互式B样条模型、反向动力学生物力学分析、多体动力学和骨骼应力分析、通用缩放模型及进化计算方法等, 对兽脚类恐龙的极限奔跑速度进行估算(Coombs, 1978; Thulborn, 1982; Farlow等, 1995; Alexander, 1996; Blanco和Mazzetta, 2001; Hutchinson和Garcia, 2002; Hutchinson, 2004; Hutchinson等, 2007, 2011; Sellers和Manning, 2007; Bates等, 2009; Hirt等, 2017; Sellers等, 2017; Dececchi等, 2020).

基于现生鸟类数据的研究表明, 利用行迹来估算造迹者的运动速度可能存在误差(Prescott等, 2025), 但该估算方法已成为标准研究手段, 主要因为复步长、相对复步长(复步长与臀高的比值)与造迹者的运动速度和行走步态密切相关(Alexander, 1976; Thulborn, 1990; González Riga, 2011). Alexander(1976)通过对马、沙鼠、大象和鸵鸟等多种现代物种的观察, 首次建立了速度、臀高和复步长之间的相关性, 并指出复步长(SL)与臀高(h)的比值可用于推断造迹者的步态. 后续研究发现, Alexander(1976)的原始公式更适用于慢速状态下的速度估算. 为此, Alexander等(1977)和Thulborn(1990)分别提出了修正公式以提高对高速奔跑的适用性. Ruiz和Torices(2013)通过分析人类行走和跑步的数据集验证了Alexander(1976)公式的准确性, 尽管其优化公式的系数较原始公式较小, 但其提供的范围仍包含Alexander(1976)公式的范围. 通过行迹推断造迹恐龙的速度, 虽然无法确定其为最快速度, 但也提供了一种手段. 目前世界范围内快速奔跑的行迹较为罕见, 几乎都为小型或中型兽脚类恐龙行迹(Lapparent和Montenat, 1967; Farlow, 1981; Thulborn和Wade, 1984; Irby, 1996; Kim, 2002; 张永忠等, 2004; Weems, 2006; Kim和Huh, 2010; 李建军等, 2011; Bordy, 2021; Lockley等, 2021; Navarro-Lorbés等, 2021; Xing等, 2021; Dececchi等, 2024). 其中部分行迹所显示的速度可能代表了兽脚类恐龙奔跑速度的上限(Farlow, 1981; Kim, 2002; Kim和Huh, 2010; 李建军等, 2011; Lockley等, 2021; Navarro-Lorbés等, 2021).

近日, 汪筱林团队在内蒙古鄂托克旗地区进行资源调查时, 发现一新的足迹化石点, 位于原查布5号地

点附近, 由4条行迹和2个孤立足迹组成. 值得注意的是, 其中一条兽脚类恐龙行迹保存特殊, 由5个连续足迹组成, 复步长达5.3m, 表明造迹者处于高速运动状态. 研究团队采用最新的研究方法, 对足迹化石的形态特征、造迹者运动速度和步态等进行了详细分析, 为进一步了解造迹者的体型特征、兽脚类恐龙的极限奔跑能力及与生物力学观点的相互佐证提供了重要证据.

2 研究材料和方法

本文研究所涉及的标本均为原层位保存的下凹足迹, 新发现足迹点命名为查布5⑦, 位于原查布5⑤足迹点东北方向约400m处(图1). 足迹化石赋存于灰白色砂岩层面上, 层位为下白垩统涇川组. 涇川组是下白垩统志丹群中的细粒沉积层, 下部以砂岩为主, 上部主要为青灰色泥岩、泥灰岩夹薄层砾岩、砂岩和灰岩. 在查布地区的页岩中, 发现了包括狼鳍鱼和介形类在内的大量热河生物群典型化石(郭庆银等, 2006). 涇川组的沉积环境主要由浅湖相沉积构成, 地层倾角较缓, 较坚硬的砂岩因差异风化作用广泛出露, 在这些砂岩层中保存了大量非鸟类恐龙、鸟类及龟类足迹(李建军等, 2011; Lockley等, 2012, 2018).

本研究通过高精度摄影法收集足迹化石形态学特征数据, 利用佳能EOS 5D Mark III相机从多角度拍摄数字照片, 并利用Agisoft Photoscan Professional软件处理生成比例精确的高精度三维纹理网格模型(Falkingham等, 2018), 最后使用CloudCompare软件渲染生成伪彩色深度图.

根据Marty(2008)的分类方法, 足迹化石依据足迹长度(FL)被划分为不同尺寸等级: 微型(<10cm), 小型(10cm<FL<20cm), 中型(20cm<FL<30cm)和大型(>30cm). 按照标准测量方法(Olsen, 1980; Thulborn, 1990), 对足迹化石的长度、宽度, 以及外侧趾间夹角进行了测量. 此外, 依据Lockley(2009)提出的方法对趾尖三角形的长度和宽度进行测量. 兽脚类恐龙足迹造迹者的臀高估算采用Alexander(1976)提出的臀高为足迹长度的4倍. 尽管Thulborn(1990)针对不同体型和类群的恐龙建立了差异化的臀高换算系数, 但考虑到学界普遍采用4倍比值的现状(Navarro-Lorbés等, 2021), 本研究未采用前者的细分方案. 造迹者体长的估算则

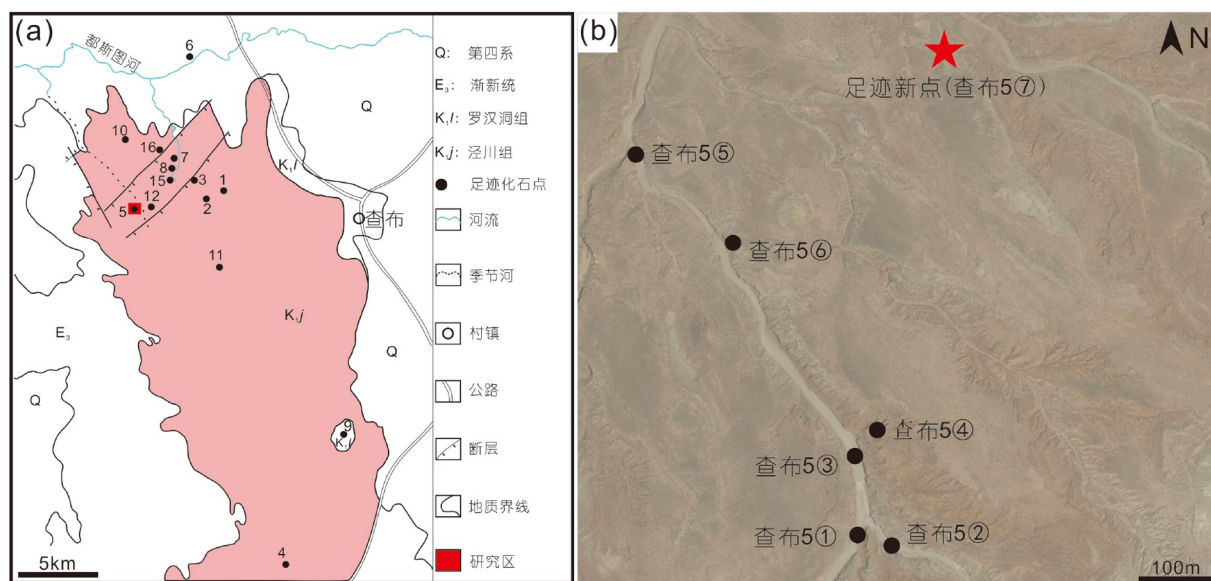


图1 内蒙古鄂托克旗查布地区足迹化石地点分布图

(a) 研究区域及查布地区已报道足迹点位置图(据Lockley等, 2018修改); (b) 研究区域详细位置图(红色五角星代表新发现足迹点的位置)

依据Henderson(2003)和Xing等(2009)的方法进行计算。

本研究采用Weems(2006)提出的方法对造迹者体重进行估算, 即体重约等于 $4.73h$ (臀高)的立方。在运动速度重建方面, 综合运用了两种计算方法: 其一是Thulborn(1990)建立的适用于快速奔跑步态的经验公式; 其二是基于Alexander(1976)原始公式, 经Ruiz和Torices(2013)以及Navarro-Lorbés等(2021)改进的算法。这两种方法涵盖了当前学术界对快速奔跑行迹速度重建的主要技术方案。速度推断公式中, 足迹的长度取行迹中足迹的平均值。

3 足迹和行迹特征分析

行迹T1由5个连续的足迹组成, 所有足迹趾部远端的印痕最深, 而近端未保留或保存较浅的印痕。部分足迹保存趾部远端爪迹, 较尖锐, 其印痕浅于趾部远端的印痕(图2、图3、图4)。5个足迹中仅有2个足迹保存很浅的跟部印痕, 分别为T1-2R和T1-4R(图4)。T1-2R足迹长25.5cm, 宽22.5cm, 长宽比为1.13, 中趾略长于两侧趾, 趾尖三角形长宽比为0.60, 外侧趾间夹角为 52.29° 。第II趾和第IV趾远端保存较尖锐的爪迹, 其中第II趾和第III趾远端印痕最深, 向近端逐渐变浅, 第IV趾仅保存较浅的爪迹和趾远端较深的印痕。T1-

4R足迹长25.0cm, 宽22.8cm, 长宽比为1.10, 中趾略长于两侧趾, 趾尖三角形比值为0.58, 外侧趾间夹角为 72.57° 。第IV趾远端保存较尖锐的爪迹, 其中第II趾和第IV趾远端印痕较深, 第III趾遭受部分风化, 仅一个趾垫保存较深的印痕。依据三趾型, 足迹长度大于25cm, 爪迹尖锐, 趾迹较宽, 中趾较短(趾尖三角形长宽比较小)等特征与实雷龙足迹科的特征一致。

行迹T1近似一条直线, 其单步长和复步长均较大, 单步长平均值为2.65m, 是平均足迹长的10.50倍。复步长为5.3m, 是平均足迹长的20.99倍。步幅角为 $176^\circ \sim 178^\circ$, 平均值为 177° , 接近 180° (图3)。

同一层面还保存59个大型兽脚类恐龙足迹, 包括3条行迹和2个孤立足迹(图2)。这些足迹在形态学特征上具有一致性, 均为大型三趾型足迹, 未见前足和尾迹, 长大于宽, 平均长约44.92cm, 宽约34.85cm, 长宽比较小为1.29。中趾略长于两侧趾并偏向第IV趾, 爪迹较钝尤其是中趾爪迹明显, 趾尖三角形长宽比值较小约为0.44。依据大型尺寸, 较小的长宽比, 较低的趾尖三角形长宽比值, 中趾略长于两侧趾并偏向第IV趾, 中趾爪迹较钝等特征与洛克里查布足迹的特征一致, 因此将其归入洛克里查布足迹(*Chapus lockleyi*)。

行迹T2全长约60m, 由50个足迹组成, 足迹的起始位置后面被土壤覆盖, 若进行清理, 会有新的足迹发

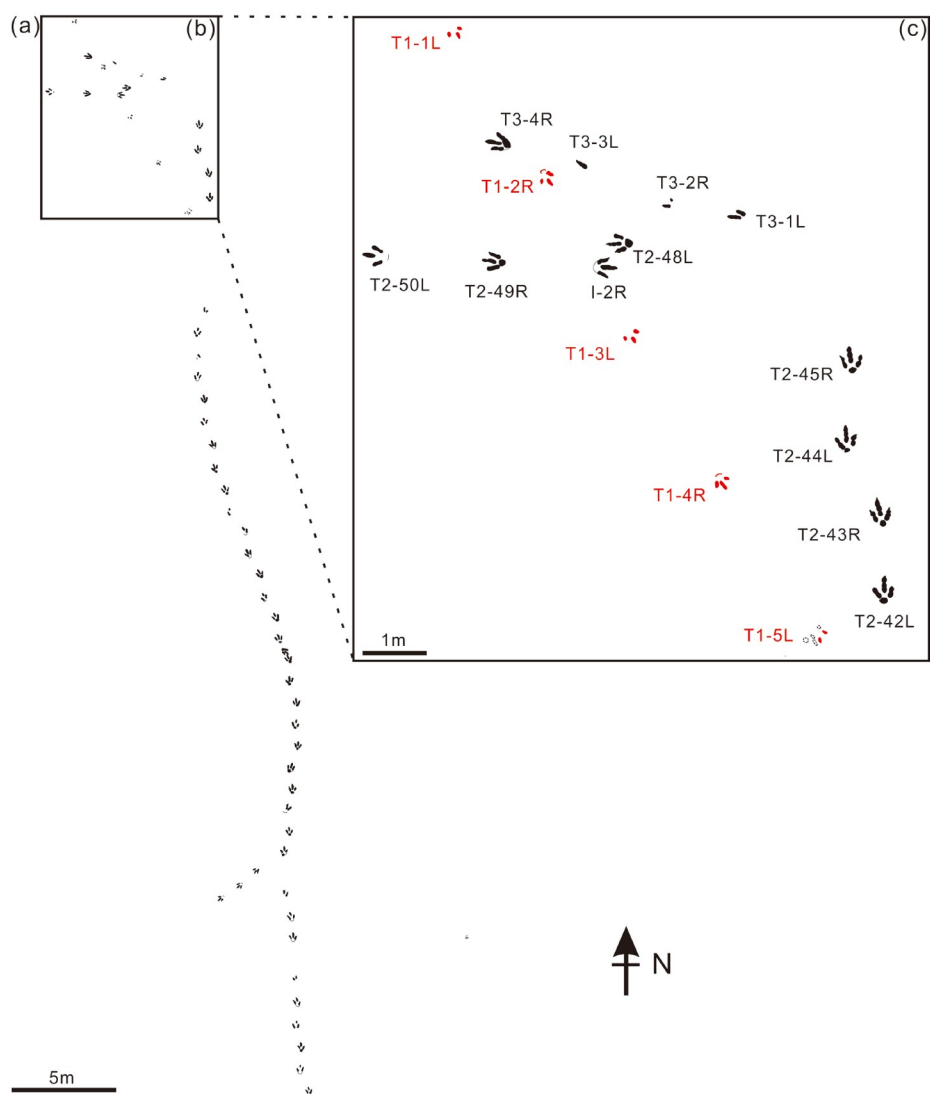


图2 查布5⑦足迹点足迹化石分布图及奔跑行迹细节图

(a) 足迹化石平面分布图; (b) 行迹T1及周边足迹分布图; (c) 区域(b)局部放大图, 红色为快速奔跑的行迹T1

现. 足迹平均长约45.6cm, 单步长较短约为125cm, 约为足迹长度的2.74倍, 复步长为245cm. 行迹T3为短行迹, 由4个足迹组成, 其中前三个足迹保存较差, 第四个足迹长40.5cm, 宽30.0cm, 行迹单步长约128cm, 约为足迹长的3.16倍, 复步长约246cm. 行迹T4同为短行迹, 由3个足迹组成, 其中T4-2R保存较好, 足迹长36.5cm, 宽29.5cm, 单步长为130cm, 复步长为260cm.

4 速度与造迹者体型特征分析

行迹T1中仅有T1-2R和T1-4R保存较浅的跟部印

痕, 两个足迹的平均长为25.25cm. 依据Alexander (1976)的研究, 认为臀高为足迹全长的4倍, 因此推算出造迹者的臀高为101cm. 依据Henderson(2003)和Xing等(2009)提出的兽脚类恐龙的体长为臀高的2.63倍, 进一步推算出造迹者的体长为265.63cm(表1). 体重的估算采用Weems(2006)提出的体重估算方法, 得出造迹恐龙的体重约为109kg. 依据Hutchinson(2004)的观点, 这一体重范围符合中型兽脚类恐龙.

行迹T1的造迹者处于快速奔跑状态, 且接近最大奔跑速度, 具体依据如下: (1) 依据行迹的相对复步长可以对造迹者的行走步态进行科学推断, 一般认为, 当

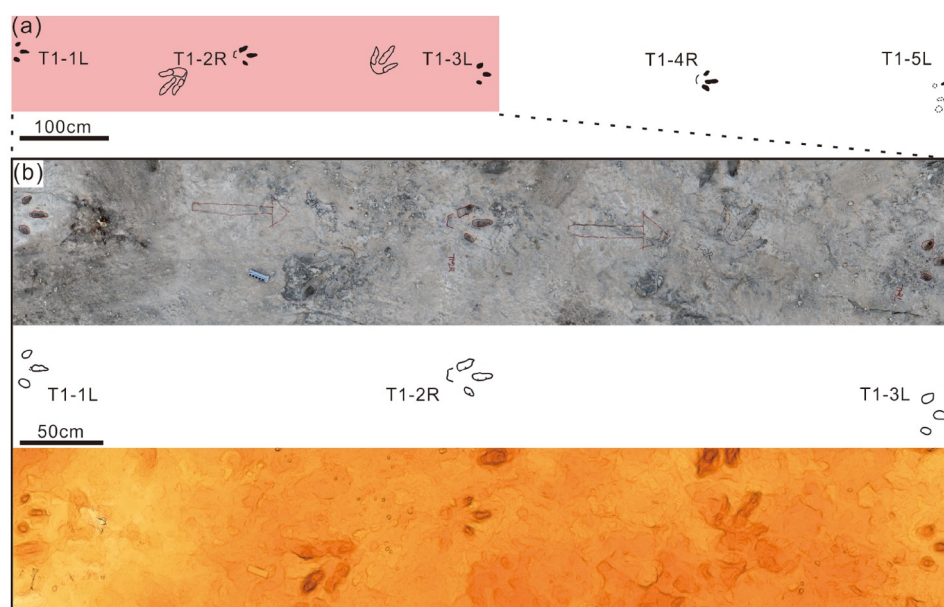


图3 快速奔跑兽脚类恐龙行迹分布图

(a) 行迹T1及周边足迹分布图; (b) 行迹T1前三个足迹的照片、线描图和伪彩色深度图(颜色由黄至棕表示足迹深度递增)

$SL/h \leq 2$ 时, 造迹者处于正常行走步态; 当 $2 < SL/h \leq 2.9$ 时, 造迹者处于小跑步态; 当 $2.9 < SL/h$ 时, 造迹者处于跑步步态(Alexander, 1976; Thulborn, 1990). 行迹T1的复步长为5.3m, 臀高为1.01m, 相对复步长为5.25, 表明其处于快速奔跑状态. (2) 行迹T1近似呈直线, 步幅角接近 180° . 有研究表明, 兽脚类恐龙在快速奔跑时, 步幅角会调整至接近 180° (Day等, 2002; Kim和Huh, 2010), 这样造迹者的后足靠近或放置在身体中线附近, 从而减少因重心侧向位移而造成的能量浪费, 从而优化运动效率(Day等, 2002). (3) 造迹者处于快速奔跑状态时, 重心会向前偏移, 造成趾部远端印痕较深, 保留或不保留较浅的跟部印痕, 这相当于造迹者“踮着脚尖”快速奔跑, 这种情况下, 造迹者能够延长步幅, 实现“完全伸展”奔跑(Thulborn和Wade, 1979; Thulborn, 1982; Lockley等, 2021; Navarro-Lorbés等, 2021). (4) 有学者指出, 相对复步长超过5.0是非常困难的, 因此复步长在5.0左右已接近恐龙奔跑的极限速度(Thulborn, 1981, 1990; Thulborn和Wade, 1984; Kim和Huh, 2010).

为计算行迹T1造迹者的奔跑速度, 本研究分别采用Thulborn(1990)、Ruiz和Torices(2013)提出的公式, 计算中取加速度为 9.8m/s^2 . 根据Thulborn(1990)公式的计算, 造迹者的奔跑速度为 12.38m/s (45km/h). Ruiz和

Torices(2013)的公式给出了一个范围, 计算得出造迹者的奔跑速度为 $(11.33 \pm 1.36)\text{m/s}$ ($(41 \pm 4.9)\text{km/h}$)(表1).

此外, 本研究还使用Ruiz和Torices(2013)的公式计算了另外三条行迹(T2~T4)的相对复步长和行走速度. T2~T4行迹的相对复步长分别为1.32、1.52和1.78, 均明显小于2, 表明造迹者处于正常行走步态, 其对应的运动速度分别为 (6 ± 0.7) 、 (7 ± 0.8) 和 $(8 \pm 1.0)\text{km/h}$ (表1).

5 佐证生物力学研究成果

非鸟兽脚类恐龙的极限奔跑速度无法直接从骨骼化石研究中获取, 但生物力学研究及其持续进展为估算其极限奔跑速度提供了理论依据(Coombs, 1978; Farlow等, 1995; Alexander, 1996; Blanco和Mazzetta, 2001; Hutchinson和Garcia, 2002; Hutchinson, 2004; Hutchinson等, 2007, 2011; Sellers和Manning, 2007; Bates等, 2009; Hirt等, 2017; Sellers等, 2017; Dececchi等, 2020). 少数生物力学研究表明, 大型兽脚类恐龙具备一定的快速奔跑能力. Coombs(1978)通过观察现生脊椎动物的奔跑能力与其解剖特征, 将奔跑能力划分为四个等级, 并将该分类方法应用于恐龙研究, 认为双足恐龙普遍具有较高奔跑潜力, 其中小型双足恐龙较大型个体更具速度优势, 大型兽脚类恐龙的奔跑能

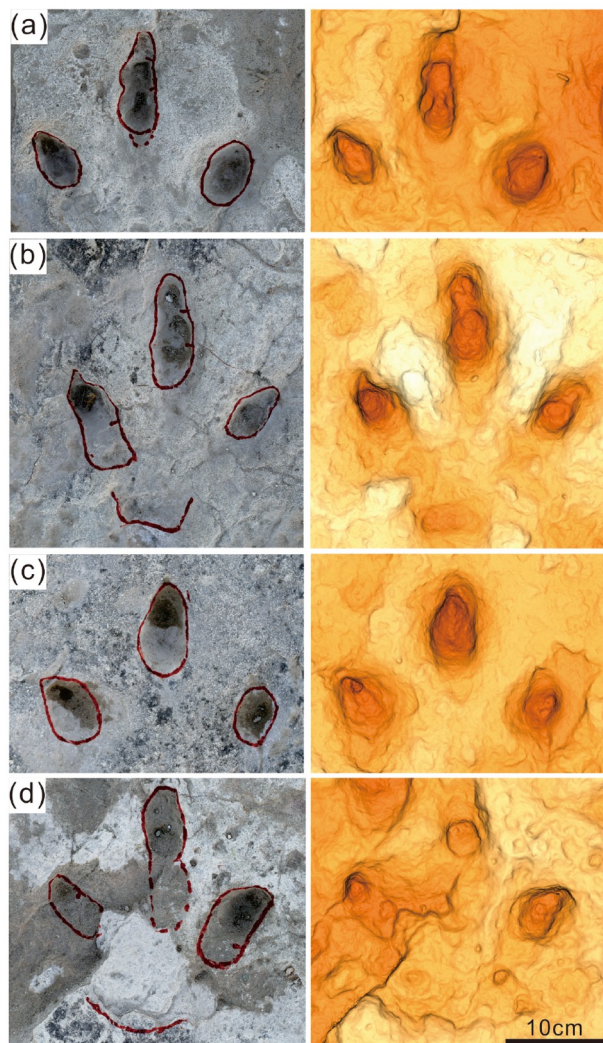


图4 行迹T1中保存完好的足迹照片及伪彩色深度图(颜色由黄至棕表示足迹深度递增)
(a) T1-1L; (b) T1-2R; (c) T1-3L; (d) T1-4R

力处于中等水平, 暴龙的最大速度可达64km/h. Blanco和Mazzetta(2001)通过分析股骨的强度并建立稳定性指标, 估算南方巨兽龙(*Giganotosaurus carolinii*)的最

大速度约为50.4km/h. Hutchinson等(2011)采用进化计算方法研究大型双足恐龙暴龙的奔跑能力, 结果表明其奔跑速度最高可达56.52km/h.

更多学者的多项生物力学分析表明, 大型兽脚类恐龙并非快速奔跑者, 主要依赖行走或慢跑步态, 而中小型兽脚类则能实现更高的奔跑速度. Thulborn(1982)通过分析速度、步态与体型之间的关系(主要基于哺乳动物数据), 结合比较解剖学和恐龙足迹的相关信息, 估算了62种恐龙(51属)的奔跑速度. 研究结果指出, 小型双足恐龙奔跑速度可达35~40km/h, 而被称为“似鸵鸟恐龙”的最大速度低于60km/h, 可能在35~40km/h; 较大的双足恐龙(体重超过800kg)仅能行走或慢跑, 最大速度约15~20km/h. Farlow等(1995)对蒙大拿州立大学保存的霸王龙标本(MOR 555)进行了研究, 重建其体重并测量右股骨的长度、前后径及周长, 采用Alexander(1989)提出的强度指数(反映骨骼抵抗剧烈活动中弯曲应力的能力), 发现霸王龙在高速奔跑(72km/h)时摔倒所产生的冲击力可能导致致命伤害, 表明该物种运动缓慢, 成年个体最大速度约36km/h. 随后, Alexander(1996)在*Nature*上发表评论, 认同基于腿骨强度推断霸王龙无法快速奔跑的结论是正确的. Hutchinson和Garcia(2002)通过估算快速奔跑所需伸肌(支撑肌)最小质量来评估奔跑能力, 结论显示小型恐龙是高效奔跑者, 而成年霸王龙仍需异常大量的伸肌才能进行奔跑. Hutchinson(2004)采用基于现生双足动物验证的反向动力学生物力学分析, 计算了数种灭绝恐龙群体在快速奔跑时所需的最小活性后肢伸肌量. 研究结果支持了大型兽脚类(如暴龙)无法快速奔跑, 而中小型兽脚类擅长奔跑的结论. Hutchinson等(2007)提出一种基于交互式B样条曲线的模拟分析方法, 用于估算和可视化动物的生物力学参数, 模型强烈支持霸王龙并不是一只快速的奔跑者. Sellers和Manning(2007)通过构建动物的肌骨模型, 对不同体型的兽脚

表1 查布5⑦足迹点各行迹的足迹长、臀高与速度数据^{a)}

行迹编号	足迹长(m)	臀高(m)	复步长(m)	速度1(km/h)	速度2(km/h)
T1	0.2525	1.01	5.30	45	41±4.9
T2	0.456	1.82	2.45		6±0.7
T3	0.405	1.62	2.46		7±0.8
T4	0.365	1.46	2.60		8±1.0

a) 速度1基于Thulborn(1990)公式计算, 速度2则采用Ruiz和Torices(2013)提出的公式计算

类恐龙极限速度进行估算. 研究表明, 随着体重的增大, 尤其是超过约1000kg, 极限速度逐渐降低, 霸王龙的最快速度仅为28.8km/h. [Bates等\(2009\)](#)利用激光扫描(LiDAR)和计算机建模方法, 创建了五个非鸟类恐龙标本的三维体重模型, 认为霸王龙无法快速奔跑. [Hirt等\(2017\)](#)重建一个关于最大速度与体重之间关系的通用缩放模型, 认为体重大约在100~1000kg范围内的非鸟类恐龙仍然能够达到较高的最高速度, 而大体型的霸王龙则可能是一个慢速奔跑者. [Sellers等\(2017\)](#)结合了两种独立的生物力学技术(多体动力学分析和骨骼应力分析), 证明了霸王龙的奔跑步态可能会导致骨骼承受不可接受的高负荷, 从而在力学上限制了该物种只能以步态行走. [Dececchi等\(2020\)](#)认为在奔跑能力方面小型和中型兽脚类恐龙与大型兽脚类恐龙之间存在显著的分歧, 表明不同体型的恐龙在肢体延长方面采取了两种不同的策略. 对于小型和中型兽脚类恐龙, 增加肢体长度似乎与提高最高速度有关, 而对于大型物种(体重大于1000kg), 肢体延长更倾向于与能量效率和降低觅食成本相关. 因此, 研究认为大型兽脚类恐龙主要以步态行走为主, 而小型和中型兽脚类恐龙则能够达到较快的速度.

综合各类生物力学模型分析结果, 绝大多数模型支持以下结论: 大型兽脚类恐龙(尤其是体重超过1000kg)主要以行走或慢速奔跑移动, 而中小型兽脚类恐龙则能够达到更高的最大奔跑速度([Hutchinson, 2004](#); [Sellers和Manning, 2007](#); [Hirt等, 2017](#); [Dececchi等, 2020](#)). 在内蒙古鄂托克地区发现的快速奔跑行迹是由中型兽脚类恐龙所留, 其奔跑速度达45或(41±4.9)km/h. 这一速度与生物力学研究所推断的中型兽脚类恐龙的极限奔跑速度高度吻合([Thulborn \(1982\)](#)估算为35~40km/h, [Hutchinson\(2004\)](#)推算为39.6~50.4km/h, [Sellers和Manning\(2007\)](#)模拟结果约40km/h, [Hirt等\(2017\)](#)计算值为40.752~54.54km/h), 为生物力学的研究提供了相互佐证的证据([表2](#)). 值得注意的是, 本文新发现的快速奔跑行迹与大型兽脚类恐龙的活动行迹共存. 因此, 推测造迹恐龙会快速奔跑的原因, 一方面可能是为了猎捕食物, 另一方面也不排除为了躲避大型兽脚类恐龙的捕食. 这些恐龙面临强烈的选择压力, 必须获得较高的奔跑速度, 特别是短时间内加速能力, 以便逃脱捕食者的威胁([Dececchi等, 2020](#)).

表 2 兽脚类恐龙极限奔跑速度的生物力学分析结果

分类	速度(km/h)	数据来源
<i>Tyrannosaurus</i>	64	Coombs, 1978
<i>Antrodemus</i>	67	Coombs, 1978
<i>Dromiceiomimus</i>	97	Coombs, 1978
<i>Deinonychus</i>	74	Coombs, 1978
<i>Compsognathus</i>	12~16	Thulborn, 1982
<i>Podokesaurus</i>	15~20	Thulborn, 1982
<i>Compsognathus</i>	19~26	Thulborn, 1982
<i>Coelophysis</i>	20~26	Thulborn, 1982
<i>Ornitholestes</i>	26~34	Thulborn, 1982
<i>Coelophysis</i>	27~36	Thulborn, 1982
<i>Gallimimus</i>	27~36	Thulborn, 1982
<i>Deinonychus</i>	32~42	Thulborn, 1982
<i>Dromiceiomimus</i>	35~47	Thulborn, 1982
<i>Struthiomimus</i>	38~50	Thulborn, 1982
<i>Dromiceiomimus</i>	38~51	Thulborn, 1982
<i>Gallimimus</i>	42~56	Thulborn, 1982
<i>Teratosaurus</i>	10~14	Thulborn, 1982
<i>Megalosaurus</i>	10~15	Thulborn, 1982
<i>Ceratosaurus</i>	11~16	Thulborn, 1982
<i>Antrodemus</i>	13~18	Thulborn, 1982
<i>Albertosaurus</i>	14~20	Thulborn, 1982
<i>Tyrannosaurus</i>	16~23	Thulborn, 1982
<i>Tyrannosaurus</i>	36	Farlow等, 1995
<i>Giganotosaurus carolinii</i>	50.4	Blanco和Mazzetta, 2001
<i>Tyrannosaurus</i> (Young)	39.6~50.4	Hutchinson, 2004
<i>Coelophysis</i>	32.4	Hutchinson, 2004
<i>Compsognathus</i>	64.08	Sellers和Manning, 2007
<i>Velociraptor</i>	38.88	Sellers和Manning, 2007
<i>Dilophosaurus</i>	37.8	Sellers和Manning, 2007
<i>Allosaurus</i>	33.84	Sellers和Manning, 2007
<i>Tyrannosaurus</i>	28.8	Sellers和Manning, 2007
<i>Tyrannosaurus</i>	56.52	Hutchinson等, 2011
<i>Velociraptor</i>	54.54	Hirt等, 2017
<i>Allosaurus</i>	40.752	Hirt等, 2017
<i>Tyrannosaurus</i>	27.036	Hirt等, 2017

6 白垩纪时期奔跑最快的兽脚类恐龙行迹

全球范围内关于非鸟兽脚类恐龙奔跑行迹的记录相对稀少, 目前在中国、韩国、美国、法国、澳大利

亚、南非和西班牙发现了此类行迹, 其中以中国和美国发现数量最为集中(表3). 这些足迹的造迹者几乎均为中小型个体, 且行迹长度普遍较短(Lapparent和Montenat, 1967; Farlow, 1981; Thulborn和Wade, 1984; Irby, 1996; Kim, 2002; 张永忠等, 2004; Weems, 2006; Kim和Huh, 2010; 李建军等, 2011; Bordy, 2021; Lockley等, 2021; Navarro-Lorbés等, 2021; Xing等, 2021; Dececchi等, 2024), 这表明小型或中型兽脚类恐龙可能仅能在较短时间内维持高速奔跑(Weems, 2006; Kim和Huh, 2010). 本研究对所有奔跑行迹的足长、臀高和复步长数据进行了系统分析(表3, 图5), 采用Thulborn (1990)与Ruiz和Torices(2013)的公式进行计算. 在相同计算方法与误差范围条件下, 根据计算的速度值分析发现, Lockley等(2021)在美国发现的T18行迹是目前

全球速度最快的兽脚类恐龙行迹, 时代为早侏罗世, 速度可达49或(45±5.4)km/h. 而本研究发现的兽脚类恐龙行迹(45或(41±4.9)km/h)位列第二, 略高于李建军等(2011)报道的行迹(44或(40±4.8)km/h), 但两者数据相差不大, 均代表了白垩纪时期最快奔跑行迹的记录, 这为认识中型兽脚类恐龙的极限奔跑能力提供了重要的实证依据.

7 结论

内蒙古鄂托克旗下白垩统涇川组新发现的兽脚类恐龙奔跑行迹由5个连续足迹组成, 经详细的形态学分析, 将其归入实雷龙足迹科(Eubrontidae)中. 经推断, 造迹者的臀高为101cm, 体长为265.63cm, 体重约109kg,

表 3 全球兽脚类奔跑行迹的速度分析^{a)}

奔跑行迹	足迹长(m)	臀高(m)	复步长(m)	速度 1(km/h)	速度 2(km/h)	位置	时代	数据来源
Track#1-5	0.075	0.30	0.97	13	10±1.2	South Africa	Jurassic	Bordy, 2021
T5	0.15	0.60	1.85	17	13±1.6	China	Jurassic	张永忠等, 2004
T6	0.17	0.68	2.06	18	13±1.6	China	Jurassic	张永忠等, 2004
T3	0.13	0.52	1.76	18	14±1.7	China	Jurassic	张永忠等, 2004
T7	0.14	0.56	2.35	25	21±2.5	China	Jurassic	张永忠等, 2004
T8	0.39	1.56	5.38	32	25±3.0	America	Jurassic	Lockley等, 2021
C1	0.28	1.12	4.92	37	32±3.8	America	Jurassic	Irby, 1996
<i>Saltopoides igalensis</i>					34±4.1	France	Jurassic	Lapparent和Montenat, 1967 Navarro-Lorbés等, 2021
T7	0.36	1.44	6.33	42	36±4.3	America	Jurassic	Lockley等, 2021
T18	0.30	1.20	6.31	49	45±5.4	America	Jurassic	Lockley等, 2021
<i>Skartopus</i>					10±1.2	Australia	Cretaceous	Thulborn和Wade, 1984 Navarro-Lorbés等, 2021
LS-T7	0.14	0.56	1.98	20	16±1.9	China	Cretaceous	Xing等, 2021
BLV→A3	0.37	1.48	5.385	34	27±3.2	America	Cretaceous	Farlow, 1981
Trackway A	0.33	1.32	5.00	34	27±3.2	China	Cretaceous	李建军等, 2011
La Torre 6A	0.33	1.32	5.23	36	29±3.5	Spain	Cretaceous	Navarro-Lorbés等, 2021
Trackway B	0.21	0.84	3.93	35	31±3.7	Republic of Korea	Cretaceous	Kim和Huh, 2010
86→0-82	0.38	1.52	6.589	43	36±4.3	America	Cretaceous	Farlow, 1981
La Torre 6B	0.29	1.16	5.57	43	38±4.6	Spain	Cretaceous	Navarro-Lorbés等, 2021
Q94→Q48	0.29	1.16	5.656	43	39±4.7	America	Cretaceous	Farlow, 1981
5-3	0.28	1.12	5.60	44	40±4.8	China	Cretaceous	李建军等, 2011
T1	0.2525	1.01	5.30	45	41±4.9	China	Cretaceous	本文

a) 速度1基于Thulborn(1990)公式计算, 速度2则采用Ruiz和Torices(2013)提出的公式计算

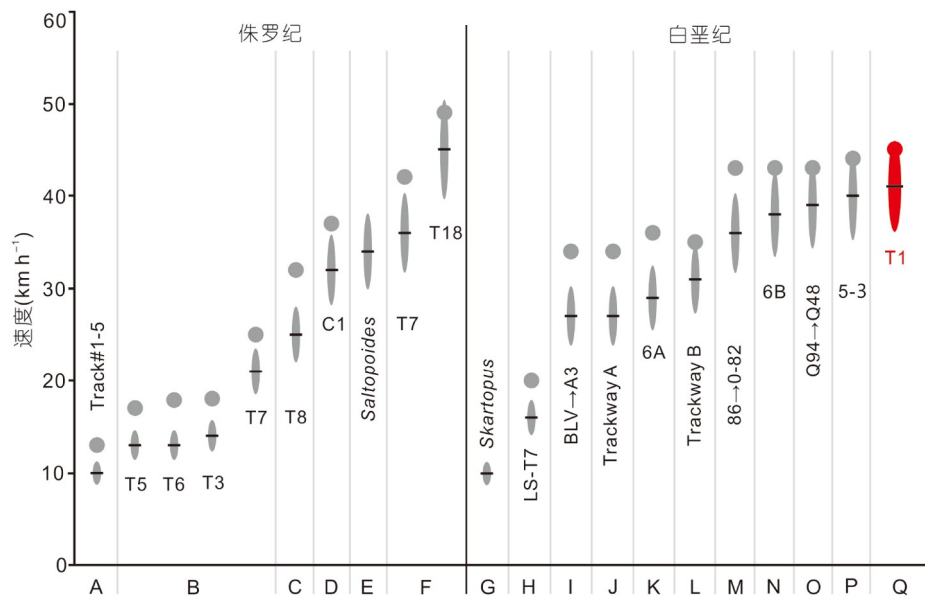


图5 侏罗纪与白垩纪兽脚类恐龙奔跑行迹的速度对比图

其中圆形符号表示基于Thulborn(1990)方法计算的速度, 椭圆形符号表示基于Ruiz和Torices(2013)方法计算的速度. 红色符号标识本研究新发现的奔跑行迹. 数据来源: A, Bordy (2021); B, 张永忠等(2004); C, Lockley等(2021); D, Irby (1996); E, Lapparent和Montenat(1967)、Navarro-Lorbés等(2021); F, Lockley等(2021); G, Thulborn和Wade(1984)、Navarro-Lorbés等(2021); H, Xing等(2021); I, Farlow(1981); J, 李建军等(2011); K, Navarro-Lorbés等(2021); L, Kim和Huh(2010); M, Farlow(1981); N, Navarro-Lorbés等(2021); O, Farlow(1981); P, 李建军等(2011); Q, 本文

属于中型兽脚类恐龙. 根据臀高和复步长推算, 造迹者的奔跑速度可达45或 41 ± 4.9 km/h, 是目前已知的白垩纪时期记录中奔跑速度最快的兽脚类恐龙行迹. 生物力学模型分析表明, 大型兽脚类恐龙通常采用行走或低速奔跑的运动模式, 而小型和中型兽脚类恐龙能够达到较高的奔跑速度. 本研究所发现的中型兽脚类恐龙的奔跑速度与现有生物力学模型对同等体型恐龙的预测结果相符, 不仅为生物力学研究提供了有力实证, 更进一步深化了对兽脚类恐龙运动能力的理解.

致谢 作者谨此感谢课题组全体同仁, 以及向龙、周红娇、毛锦坤、陈宝仓、党占平、宋怀远、唐海峰、王彦程在野外工作中给予的支持. 感谢程心、裘锐、陈鹤、张鑫俊、朱旭峰提出的宝贵意见, 特别感谢Michael PITTMAN和姬书安对文稿的审阅.

参考文献

郭庆银, 李子颖, 杨圣彬, 杨立志. 2006. 鄂尔多斯盆地西北部白垩系沉积特征. 铀矿地质, (3): 143–150
李建军, 白志强, 魏青云. 2011. 内蒙古鄂托克旗下白垩统恐龙足迹.

北京: 地质出版社. 109
张永忠, 张建平, 吴平, 张学斌, 白松. 2004. 辽西北票地区中-晚侏罗世土城子组恐龙足迹化石的发现. 地质论评, (6): 561–566, 667
Alexander R M N. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261: 129–130
Alexander R M. 1989. *Dynamics of Dinosaurs and Other Extinct Giants*. New York: Columbia University Press. 167
Alexander R M N. 1996. *Tyrannosaurus* on the run. *Nature*, 379: 121
Alexander R M N, Langman V A, Jayes A S. 1977. Fast locomotion of some African ungulates. *J Zool*, 183: 291–300
Bates K T, Manning P L, Hodgetts D, Sellers W I, Beckett R. 2009. Estimating mass properties of dinosaurs using laser imaging and 3D computer modelling. *PLoS ONE*, 4: e4532
Blanco R E, Mazzetta G V. 2001. A new approach to evaluate the cursorial ability of the giant theropod *Giganotosaurus carolinii*. *Acta Palaeontol Pol*, 46: 193–202
Bordy E M. 2021. Darting towards storm shelter: A minute dinosaur trackway from southern Africa. *S Afr J Sci*, 117, doi: 10.17159/sajs.2021/9145
Coombs W P. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *Q Rev Biol*, 53: 393–418
Day J J, Norman D B, Upchurch P, Powell H P. 2002. Dinosaur locomotion from a new trackway. *Nature*, 415: 494–495

- Dececchi T A, Mloszewski A M, Holtz T R, Habib M B, Larsson H C E, Cuff A. 2020. The fast and the frugal: Divergent locomotory strategies drive limb lengthening in theropod dinosaurs. *PLoS ONE*, 15: e0223698
- Dececchi T A, Kim K S, Lockley M G, Larsson H C E, Holtz Jr. T R, Farlow J O, Pittman M. 2024. Theropod trackways as indirect evidence of pre-avian aerial behavior. *Proc Natl Acad Sci USA*, 121: e2413810121
- Farlow J O. 1981. Estimates of dinosaur speeds from a new trackway site in Texas. *Nature*, 294: 747–748
- Farlow J O, Smith M B, Robinson J M. 1995. Body mass, bone “strength indicator,” and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *J Vertebrate Paleontology*, 15: 713–725
- Falkingham P L, Bates K T, Avanzini M, Bennett M, Bordy E M, Breithaupt B H, Castanera D, Citton P, Díaz-Martínez I, Farlow J O, Fiorillo A R, Gatesy S M, Getty P, Hatala K G, Hornung J J, Hyatt J A, Klein H, Lallensack J N, Martin A J, Marty D, Matthews N A, Meyer C A, Milán J, Minter N J, Razzolini N L, Romilio A, Salisbury S W, Sciscio L, Tanaka I, Wiseman A L A, Xing L D, Belvedere M, McIlroy D. 2018. A standard protocol for documenting modern and fossil ichnological data. *Palaeontology*, 61: 469–480
- González Riga B J. 2011. Speeds and stance of titanosaur sauropods: Analysis of *Titanopodus* tracks from the Late Cretaceous of Mendoza, Argentina. *An Acad Bras Ciênc*, 83: 279–290
- Henderson D. 2003. Footprints, trackways, and hip heights of bipedal dinosaurs-testing hip height predictions with computer models. *Ichnos*, 10: 99–114
- Hirt M R, Jetz W, Rall B C, Brose U. 2017. A general scaling law reveals why the largest animals are not the fastest. *Nat Ecol Evol*, 1: 1116–1122
- Hutchinson J R. 2004. Biomechanical modeling and sensitivity analysis of bipedal running ability. II. Extinct taxa. *J Morphology*, 262: 441–461
- Hutchinson J R, Garcia M. 2002. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. *Nature*, 415: 1018–1021
- Hutchinson J R, Ng-Thow-Hing V, Anderson F C. 2007. A 3D interactive method for estimating body segmental parameters in animals: Application to the turning and running performance of *Tyrannosaurus rex*. *J Theor Biol*, 246: 660–680
- Hutchinson J R, Bates K T, Molnar J, Allen V, Makovicky P J, Claessens L. 2011. A computational analysis of limb and body dimensions in *Tyrannosaurus rex* with implications for locomotion, ontogeny, and growth. *PLoS ONE*, 6: e26037
- Irby G V. 1996. Paleoiichnological evidence for running dinosaurs worldwide. In: Morales M, ed. The Continental Jurassic. Flagstaff: Museum of Northern Arizona
- Kim B S. 2002. Speeds and gaits of dinosaurs from the Cretaceous of Korea: With reference to the Hwasun Dinosaur site. Dissertation for Doctoral Degree. Gwangju: Chonnam National University
- Kim B S, Huh M. 2010. Analysis of the acceleration phase of a theropod dinosaur based on a Cretaceous trackway from Korea. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 293: 1–8
- Lapparent A F, Montenat C. 1967. Les empreintes de pas de reptiles de l’Infralias du Veillon (Vendée). Paris: Société géologique de France
- Lockley M G. 2009. New perspectives on morphological variation in tridactyl footprints: Clues to widespread convergence in developmental dynamics. *Geol Q*, 53: 415–432
- Lockley M G, Li J J, Matsukawa M, Li R H. 2012. A new avian ichnotaxon from the Cretaceous of Nei Mongol, China. *Cretac Res*, 34: 84–93
- Lockley M G, Li J J, Xing L D, Guo B, Matsukawa M. 2018. Large theropod and small sauropod trackmakers from the Lower Cretaceous Jingchuan Formation, Inner Mongolia, China. *Cretac Res*, 92: 150–167
- Lockley M G, Breithaupt B H, Matthews N A, Shibata K, Hunt-Foster R. 2021. A preliminary report on an Early Jurassic *Eubrontes*-dominated tracksite in the Navajo Sandstone Formation at the Mail Station Dinosaur tracksite, San Juan County, Utah. *N M Mus Nat Hist Sci Bull*, 82: 195–208
- Marty D. 2008. Sedimentology, taphonomy, and ichnology of Late Jurassic dinosaur tracks from the Jura carbonate platform (Chevenez3-Combe Ronde tracksite, NW Switzerland): Insights into the tidal-flat palaeoenvironment and dinosaur diversity, locomotion, and palaeoecology. *GeoFocus*, 21: 1–278
- Navarro-Lorbés P, Ruiz J, Díaz-Martínez I, Isasmendi E, Sáez-Benito P, Viera L, Pereda-Suberbiola X, Torices A. 2021. Fast-running theropods tracks from the Early Cretaceous of La Rioja, Spain. *Sci Rep*, 11: 23095
- Olsen P E. 1980. Fossil great lakes of the Newark supergroup in New Jersey. In: 52nd Annual Meeting of the New York State Geological Association. Newark
- Prescott T L, Griffin B W, Demuth O E, Gatesy S M, Lallensack J N, Falkingham P L. 2025. Speed from fossil trackways: Calculations not validated by extant birds on compliant substrates. *Biol Lett*, 21: 20250191
- Ruiz J, Torices A. 2013. Humans running at stadiums and beaches and the accuracy of speed estimations from fossil trackways. *Ichnos*, 20: 31–35
- Sellers W I, Manning P L. 2007. Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics. *Proc R Soc B*, 274: 2711–2716
- Sellers W I, Pond S B, Brassey C A, Manning P L, Bates K T. 2017.

- Investigating the running abilities of *Tyrannosaurus rex* using stress-constrained multibody dynamic analysis. [PeerJ](#), 5: e3420
- Thulborn R A. 1981. Estimated speed of a giant bipedal dinosaur. [Nature](#), 292: 273–274
- Thulborn R A. 1982. Speeds and gaits of dinosaurs. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 38: 227–256
- Thulborn T. 1990. Dinosaur Tracks. London: Chapman & Hall
- Thulborn R A, Wade M. 1979. Dinosaur stampede in the Cretaceous of Queensland. [Lethaia](#), 12: 275–279
- Thulborn R A, Wade M. 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid-Cretaceous) of Queensland. *Mem Queensl Mus*, 21: 413–517
- Weems R. 2006. Locomotor speeds and patterns of running behavior in non-maniraptoriform theropod dinosaurs. *N M Mus Nat Hist Sci Bull*, 37: 379–389
- Xing L D, Harris J D, Sun D H, Zhao H Q. 2009. The earliest known deinonychosaur tracks from the Jurassic-Cretaceous boundary in Hebei Province, China. *Acta Palaeontol Sin*, 48: 662–671
- Xing L D, Lockley M G, Mao Z F, Klein H, Gu Z F, Bai C D, Qiu L, Liu Y S, Romilio A, Scott Persons Iv W, Wan X Q. 2021. A new dinosaur track site from the earliest Cretaceous (Berriasian) part of the Tuchengzi Formation, Hebei Province, China: Implications for morphology, ontogeny and paleocommunity structure. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 580: 110619

(责任编辑: 朱敏)