

中国古鸟类研究进展

侯连海^① 周忠和^{①②}

(^①中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,北京 100044; ^②Natural History Museum and Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas, Lawrence, KS 6045, USA)

摘要 近年来中国发现的大量中生代鸟类及研究成果填补了鸟类进化研究的许多空白。孔子鸟类群的出现,将鸟类起源的历史向前大大推移,辽宁鸟的研究证明鸟类从爬行动物分出不久即分为两大支系向前演化。中国中生代鸟类的形态特征支持鸟类飞行树栖起源理论。中华龙鸟系小型兽脚类恐龙,尾羽鸟与原始祖鸟,如确为带羽毛的恐龙,将为鸟类的恐龙起源假说提供最直接、重要的证据。

关键词 中生代鸟类 鸟类起源 飞行起源

我国近年来大量发现的、产自陆相中生代地层的鸟类化石^[1],在国际上引起了很大的反响,被一些学者誉为本世纪脊椎动物化石研究最重大的发现之一。中国发现的早期鸟类化石,不仅为探索鸟类及其飞行起源提供了极珍贵的证据,而且填补了鸟类演化历史研究中的若干空白。本文旨在简要回顾近年来,古鸟类学领域发生的重要变化,并侧重介绍我国早期鸟类研究的现状、成果及意义。

1 历史的回顾

我国鸟类化石的研究,虽然自上个世纪末就已开始,但至本世纪30年代以前全为外国人考察和研究,如East man(1895)发表‘中国北部巨鸵鸟化石’、Anderson(1923)、Schlosser(1924)、Boule(1928)和Lowe(1931)分别到我国北方新生代地层进行考察并报道了鸟类化石。其中记述鸟化石最多者当推Schlosser,他记述了内蒙古二登图和乌兰霍列地区上新世(距今约5 Ma)的10种鸟类。Boule记述了内蒙古萨拉乌苏河流域晚更新世(距今约50 ka)的9种鸟类化石。Lowe所著《中国鸵鸟化石》一文中,除鸵鸟外,尚记述有7种其他鸟类化石。美国鸟类学家Wet more(1934)也记述了内蒙古始新世(距今约50 Ma)的原始鹤类化石。

自30年代以后才有我国科学家自己的古鸟类研究。如已故中国科学院院士、中国古脊椎动物学奠基人杨钟健,1932年报道北京周口店猿人产出地区的一白肩雕(*Aquila heliaca*)化石,其后又多次报道其他鸟类尤其是鸵鸟蛋化石的研究。

70年代以来我国鸟类化石研究取得长足进展,首先是对周口店更新世鸟类的研究,其次是对山东山旺、江苏泗洪和云南禄丰3个中新世鸟类群的研究,接着又报道了河南、湖北、新疆等地区的始新世的鸟类,特别是安徽潜山、陕西洛南古新世鸟类的研究引起了世界的关注。

1984年,侯连海和刘智成记述了发现于我国甘肃玉门的早白垩世中的甘肃鸟。尽管已知的材料仅包括一不完整的后肢,甘肃鸟的发现结束了我国中生代鸟类研究的空白局面,并很快引起了国外同行们的注意。事实上,甘肃鸟在当时也称得上是世界上最完整的早白垩世的鸟类化石之一。

中国鸟、华夏鸟、朝阳鸟(侯连海、张江永,1993)、鄂托克鸟及波罗赤鸟等早白垩世鸟类化石的相继发现,标志着中生代鸟类化石研究步入了一个新的纪元。以上化石皆产自湖相早白

白垩世地层,除鄂托克鸟产自内蒙古外,其余均出自辽宁朝阳县的九佛堂组。已发现的化石总数,远远超过世界其他地区同期鸟化石之总和,使我国成为发现早白垩世鸟类化石最多的国家。

1995年,作者等首次报道了辽宁北票市,晚侏罗世地层中发现的孔子鸟化石,这一化石不仅为已知最早有喙的鸟类,而且在时代及原始性方面仅次于始祖鸟。这一发现,1995年在《自然》(Nature)发表后,当年被美国的《发现》(Discover)杂志评为该年度100条重大科技新闻之一。

随后,作者等(1996),又在《科学》(Science)^[3]发表了另一件产自辽宁北票,晚侏罗世地层中的鸟类化石——辽宁鸟。辽宁鸟的进步特征,表明鸟类的祖先首次分异至少早于晚侏罗世。

值得一提的是,最近在与孔子鸟、辽宁鸟相同层位的地层中,还发现了中华龙鸟、原始祖鸟、尾羽鸟等罕见的脊椎动物化石标本。尽管它们都被初步报道为原始的鸟类化石,中华龙鸟已被学术界公认为小型的兽脚类恐龙,而后2种也被普遍认为带羽毛的恐龙。

以下,将分四部分,扼要介绍以上发现的意义和存在的争论。

2 填补早白垩世鸟类演化的空白

中生代依时间的先后分为三叠纪、侏罗纪和白垩纪。世界上已知最古老的鸟类化石,为1861年发现于德国巴伐利亚索伦霍芬地区,晚侏罗世地层中的始祖鸟化石,距今约有150 Ma。自H.V. Meyer报道首块始祖鸟羽毛印痕化石至今,历经一个多世纪,已经报道的骨骼化石只发现了7件。作为最早的鸟化石——始祖鸟一直是古生物学家和鸟类学家探讨鸟类起源的主要依据,尽管始祖鸟具备了现生鸟类羽毛的主要特征,但在骨骼形态上却与爬行动物相差不大。另一方面,晚白垩世已发现的鸟类化石,距今约80 Ma,形态上和现生鸟类已非常接近。这一时期的主要鸟类包括黄昏鸟和鱼鸟,主要发现于美国堪萨斯州的海相地层中。其中,鱼鸟已具有发达的翼和突出的龙骨突,表明已具有很强的飞翔能力,而黄昏鸟则已特化为潜水的类型。以上两类化石,发现时间较早,保存相对也好,因此,尽管它们较始祖鸟晚近70 Ma,仍然一直是研究始祖鸟以外、早期鸟类演化的主要材料。自80年代初以来,一类新的重要门类:反鸟类化石(Enantiornithes)在阿根廷被发现,化石产自陆相晚白垩世地层。

长期以来,人们期望能够了解始祖鸟和现生鸟类类型之间的过渡环节。这一方面的证据应理想地出自稍晚于始祖鸟的早白垩世地层。然而,由于种种原因,这一时期的鸟类化石,自始祖鸟发现100多年来,一直鲜为人知,从而成为几代研究者们长久的遗憾。本世纪70年代末以前,除少量零星破碎的材料,如*Enantiornis*, *Gallornis*,早白垩世的鸟类化石很少受到重视。80年代初,蒙古发现的*Anbiortus*及我国发现的甘肃鸟,逐步引起古鸟类学者对这一时期鸟类化石研究的兴趣,但化石材料仍然很不完整。

90年代以来,我国大量发现的早白垩世鸟类化石,不仅真正填补了这一时期鸟化石研究的长期空白,而且在数量及保存完整性等许多方面,皆超过了晚侏罗世和晚白垩世的鸟类^[3]。概括起来,我国早白垩世鸟类化石的发现意义在于:(i)揭示了反鸟类,这一中生代最重要的陆生鸟类,不仅起源于欧亚大陆,而且其真正的祖先至少早于早白垩世。反鸟类最初仅发现于阿根廷的晚白垩世地层,且只为零散的骨片,特征与现生鸟类存在很大区别,为一类十分特化的鸟类。近些年的发现表明,反鸟在早、晚白垩世几呈全球分布,并占据主导地位,种类和数量均超过同期的今鸟亚纲所有成员的总和。中国早白垩世的鸟类化石,多数属于这一类鸟类类群,不仅保存完整,而且具有其他地区无法相比的、丰富的种类和数量,从而极大地丰富了对反

鸟类起源和演化的认识. 最近,从孔子鸟类的相同层位中发现了一件最原始的反鸟化石,从而表明,反鸟类可能起源于亚洲,白垩纪晚期扩散到南美;(ii) 今鸟亚纲的研究. 朝阳鸟,作为早白垩世最完整的今鸟亚纲的代表,在形态上与现生鸟类已十分接近,而与同期的华夏鸟、中国鸟等所代表的反鸟类化石形成鲜明的对比. 朝阳鸟也是唯一已知具有肋骨钩突的早白垩世鸟类,这一重要特征一般见于现生鸟类. 这表明,朝阳鸟不仅已经具备鸟类特有的单向高效的呼吸系统,而且显然能够进行持续有力的飞行. 晚侏罗世的鸟类及白垩纪的反鸟都不具备这一特征. 另一方面,朝阳鸟仍具有牙齿、耻骨远端的脚状突起等鸟类祖先具有的原始特征,表明进步与原始特征的镶嵌分布,在早期鸟类进化过程中,也是屡见不鲜的;(iii) 早期鸟类系统关系的研究. 大量早白垩世鸟类化石的发现,为探讨包括始祖鸟在内的,早期鸟类的系统关系,提供了许多重要的线索. 如在我国发现的所有反鸟化石中,坐骨都具有一个伸向髂骨的突起,跗跖骨只在近端愈合. 这些特征同样见于始祖鸟和孔子鸟,而未见于鸟类的祖先或今鸟亚纲的分子,似乎证实蜥鸟亚纲(Martin, 1983) 确为单系类群,始祖鸟只代表早期鸟类演化的一根旁支. 鸟类演化从一开始便可能分化为2支:一为蜥鸟亚纲,包括始祖鸟、孔子鸟和反鸟的成员,无论在种类还是数量上,在中生代都占据统治地位,并和恐龙一起,在中生代末绝灭;另一支为今鸟亚纲,虽然在中生代具有相对较少的代表,但其中的一支最终进化为所有现生的鸟类.

3 孔子鸟与辽宁鸟的发现

孔子鸟与辽宁鸟都发现于我国辽宁北票的义县组地层中,其时代归属是晚侏罗世晚期还是早白垩世目前仍是学术界争论的焦点. 不论争论的最终结果如何,孔子鸟已基本被公认为是始祖鸟以外已知最原始的鸟类. 孔子鸟不仅在个体大小上与始祖鸟接近,而且在前肢上仍保留了原始的“2, 3, 4”的指式^[3];指爪大而锋利;后肢保留第5跖骨;头骨具有大的眶后骨,并与鳞骨等组成完整的双弓式颞区;腹膜肋保留;胸骨短平,不具龙骨突;肩胛骨与鸟喙骨愈合. 以上特征皆较早白垩世的鸟类原始,而肩胛骨与鸟喙骨的愈合比始祖鸟还要原始. 另一方面,孔子鸟另一显著特征,是具有了发育的角质喙,牙齿相应退化,这一点不同于绝大多数其他中生代鸟类,它们仍保留牙齿这一爬行类祖先的特征. 孔子鸟是已知最早具有角质喙的鸟类,更为重要的是孔子鸟的头后部分保留了已知鸟类最原始的颞区构造,如此鲜明的进步与原始特征,在头骨上的共存,进一步表明镶嵌进化在脊椎动物演化中的普遍性. 孔子鸟发现的另一重要意义在于,它有大量保存完美的标本和不同类型的鸟类. 已知数百件个体被发现,这一数量远远超过其他任何一种鸟类化石. 初步的研究还表明,孔子鸟为群居性鸟类,并具鲜明的雌雄区别. 雄性具有一对长的尾羽,而雌性尾羽较短.

辽宁鸟与孔子鸟相比,具有两点显著区别:一是较小的个体;二是明显进步的特征,包括胸骨具有发达的龙骨突. 辽宁鸟是已知最早的,具有这一进步特征的鸟类,代表了今鸟亚纲最古老的成员^[4]. 辽宁鸟与孔子鸟共存,从另一方面表明,今鸟亚纲已经发生,鸟类真正的祖先在形态上与始祖鸟或孔子鸟的区别,可能要比我们以前想象的要大. 此外,辽宁鸟的跗跖骨近端和远端开始愈合,而几乎所有蜥鸟亚纲的成员,跗跖骨都只在近端愈合,这一原始特征从晚侏罗世至早白垩世的成员中,几乎没有变化. 已知今鸟亚纲的化石,如朝阳鸟等都具有远端愈合这一进步的特征,这可能还表明,今鸟亚纲的成员所具有的粗壮的后肢与发达的飞翔能力,尤

其是直接从地面起飞的能力,有密切的关系。

4 中国的鸟化石支持鸟类的树栖起源学说

关于鸟类飞行的起源,学术界一直存在两种不同的观点:一种可简称为地栖起源说,另一为树栖起源说。前者由S.W. Williston 于1879年首先提出。他认为恐龙的前肢逐渐发展为鸟类的翼,这一转变由奔跑、跳跃、飞翔和最终发展成为翱翔等几个步骤组成。Marsh 于1880年首先提出鸟类飞行的树栖起源假说。他认为,属于鸟类祖先的爬行类动物,主要营树居生活,它们就像松鼠和飞蜥等一样,开始仅能从一树枝跳向另一树枝。原始的羽状结构,在这一过程中逐步演变成羽毛。1907年,匈牙利学者Nopsca 提出了类似Williston 的假说。他认为近鸟祖先应是快速善跑的二足类动物,原始的翼仅能增强活动和减轻奔跑时的负担,同时最初的翼也是滑翔的推进器,久而久之胸肌和飞羽得到了充分的发育而能飞行。随后,近半个世纪,这一假说基本被放弃,直到70年代,才由Ostrom^[3]重新提出而复兴。Ostrom 的新见解包括,认为鸟类翅膀的功能,最初不是为了飞行,而是首先开始仅能扑捉昆虫等动物,或者抓住地面或空中的小动物。这是很有趣的设想,如现代家养的鸡等,为了抗御敌人而用翅膀作武器,许多鸟类能在它最危机的时候使用翅膀的潜力迅急一击。他的这一假说,成为目前地栖起源假说的主要代表。

另一方面,赞成鸟类飞行树栖起源学说的学者,包括Bock 和Feduccia 等人^[9],主要强调重力作用,这是在鸟类早期飞行中,不可忽视的作用,认为地栖起源说与自然选择与进化的一般规律不相吻合。尽管目前两大学派的争论涉及到许多方面的证据,但化石证据始终为双方争执的焦点。如始祖鸟的生活习性,便一直倍受关注,所引发的争论也最多。中国中生代大量鸟化石的发现,无疑提供了鸟类飞行起源的新证据。尤其是孔子鸟、辽宁鸟等仅稍晚于始祖鸟,而孔子鸟在形态上又十分原始,因此对其生活习性的研究,必然有助于揭示更多鸟类祖先的特征。

孔子鸟和始祖鸟一样,具有大而弯曲的趾爪,跗跖骨相对较短,约为胫跗骨的一半。这些特征与树栖生活的鸟类更加接近。孔子鸟在前肢上尚保留3个指爪,大而弯曲。早白垩世的鸟类,如华夏鸟和中国鸟只保留2个指爪,分布于第1,2指节上。一些现生鸟类,如南美的何爱青鸟,幼年时前肢也保留2个指爪,且也分布于第1,2指节上。我们认为早期鸟类保留的指爪,可能和爱青鸟一样,是为了适应攀缘树木的需要。

现生鸟类趾节的比例可以区分树栖与陆生生活的鸟类。陆生鸟类近端趾节相对较长,而树栖鸟类则具相对较长的远端趾节。在这一特征,始祖鸟和孔子鸟都更接近于树栖鸟类,而与陆生鸟类存在较大区别。此外,孔子鸟具有一根长的尾综骨,这一特征可能也与这一鸟类借助尾羽攀缘树干有关。

另一方面,孔子鸟和始祖鸟都只发育一个较小的胸骨,胸骨平板状,不具龙骨突,因此现生鸟类中主要附着于龙骨突之上的飞行肌肉之一Supracoracoideus 可能尚未发育。这一肌肉与现生鸟类的起飞密切相关,它在早期鸟类中的缺失表明从地面直接起飞的能力只在进步鸟类(如朝阳鸟、辽宁鸟)中才开始出现。

早白垩世的鸟类,如中国鸟、华夏鸟等不仅发育初步的龙骨突等飞行特征,而且个体较小,并可能具有了进步的小翼羽。小翼羽在鸟类起飞和着地时作用最大,尚未见于始祖鸟和孔子鸟。这进一步表明鸟类的起飞开始于早白垩世较进步的鸟类。

简言之,以上分析结果与鸟类的地栖起源学说不相吻合,相反支持鸟类的树栖起源学说. 主要理由:(i) 已知最古老的鸟类为树栖生活的类型;(ii) 从地面起飞的能力只在进步的鸟类中才开始出现. 此外,早期鸟类中,前肢和肩带,相对于后肢和腰带,一般较为进步,这表明飞行或滑翔在早期鸟类演化中的作用,比奔跑更为重要. 这一观察也支持鸟类的树栖起源学说.

5 围绕中华龙鸟、原始祖鸟和尾羽鸟的争论

中华龙鸟是一类与孔子鸟同一地层中的小型兽脚类恐龙,化石也发现于辽宁省北票市的义县组地层. 陈丕基等人^[7]详细描述了这一恐龙,认为它和德国始祖鸟相同层位中发现的美颌龙关系最为接近. 这一类恐龙,形态已十分特化,与鸟类的关系较远,在其身体的背腹两面保存了一些细长密集的,“毛状”或“纤维状”覆盖物. 这些纤维状结构,一些学者认为可能代表了原始的羽毛. 如果这一假说成立,这将是恐龙具有羽毛的最直接的证据,另外,也将多少支持恐龙温血和鸟类起源于恐龙的假说. 尽管目前多数学者都已承认中华龙鸟并不具有现生鸟类羽毛的结构特征(如羽轴和分枝等),但仍有不少学者认为,中华龙鸟具有的“纤维状”结构,也许代表了原始的羽毛向真正羽毛过渡的一个早期阶段.

虽然鸟类起源的恐龙学说(图1),目前已为多数古生物学家所接受,但学术界仍存在很激烈的争论,在一些关键特征上仍存在很多疑问. 例如,胚胎学的最新研究清楚地表明,鸟类前肢保留的三指,分别来自祖先爬行类的第2,3,4指. 然而古生物学的证据却认为,鸟类及其兽脚类恐龙的祖先所具有的三指,分别来自祖先爬行类的第1,2,3指. 作者认为,如何解决这一矛盾,将是鸟类起源于恐龙学说今后面临的最大挑战. 可以预料,关于鸟类起源的争论也会继续下去. 正因如此,恐龙是否具有羽毛,便更加成为学术界关注的焦点.

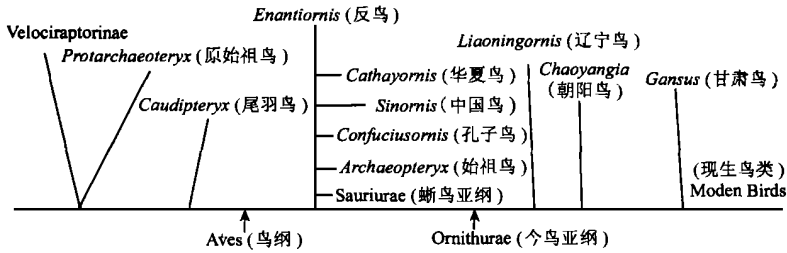


图1 鸟类进化示意图

目前对于中华龙鸟具有原始羽毛假说的最大疑问,来自这样一些学者,他们认为中华龙鸟的纤维状结构,事实上与羽毛根本没有任何同源关系,它们属于皮下的骨胶原质,结缔组织(羽毛属于皮肤衍生物). 他们提出的证据包括:

- (i) 中华龙鸟的纤维状结构与某些海生蜥蜴的皮下纤维极其相似;
- (ii) 中华龙鸟的纤维状结构,都保存于皮肤印痕之下.

目前,对于中华龙鸟的纤维状结构两种截然不同的解释,相互对立.

作者认为,将来解决这一问题的关键可能在于:一是对化学结构的分析. 羽毛的蛋白质结构与骨胶原蛋白具有明显的区别,但化石是否保存了这一区别,现在还不得而知;二是依据更

多的材料,分析纤维状结构和皮肤的真正关系.相信,这一问题最终会得到解决.

原始祖鸟也发现于辽宁北票义县组,因曾被认为是比始祖鸟更加原始的鸟类,而故此得名.不久,原始祖鸟和尾羽鸟一起被认为是带羽毛的恐龙^[7],在学术界引起很大震动.

原始祖鸟和尾羽鸟都具有真正的羽毛,而且个体比孔子鸟和始祖鸟都大^[8].在许多形态特征方面,它们确实比已知最古老的鸟类原始.如原始祖鸟的牙齿尚保留锯齿状边缘,跖骨也不愈合,前肢也比较原始;尾羽鸟的跖骨也不愈合,胫跗骨远端也未愈合,前肢很短.原始祖鸟与尾羽鸟如果被确认为带羽毛的恐龙,将成为鸟类起源于恐龙学说的最有力证据,多年来关于鸟类起源的争论可以就此平息.尽管多数学者已经开始庆祝这一胜利,但仍有一些学者对此提出了质疑,如Martin及Ruben等人认为,原始祖鸟和尾羽鸟可能已经是鸟,而非恐龙,尽管它们不会飞行,但这只是次生演化的结果.他们认为,尾羽鸟的尾椎只有22节,而且比始祖鸟缩短,并已开始愈合,牙齿也为典型的鸟类牙齿的特征,原始祖鸟可能也具有较短的尾椎,而缩短的前肢在许多次生失去飞行的鸟类中十分常见.

目前围绕原始祖鸟和尾羽鸟的争论,可以说才刚刚开始.许多形态特征保存尚很不理想,而且进一步的研究还在继续.它们可能为真正带羽毛的恐龙,或者是一类比始祖鸟更原始的鸟类的后裔.不论怎样,它们都已非常特化,不可能为鸟类真正的祖先.可以肯定的是,早期鸟类的演化,远比我们所曾经想象的更加复杂.中国的化石材料可能最终能够解决困惑人们多年的鸟类及其飞行起源的问题.早期鸟类演化的历史也将变得更加清晰,为生物的演化研究提供重要的化石证据.

致谢 苗德岁博士、张弥曼院士给本文提供宝贵意见,杨明婉女士绘图,特此一并感谢.本工作为国家自然科学基金(批准号:49672088,49832020)、美国国家地理学会及中国科学院资源与生态环境(编号:K2951-B1-410)资助项目.

参 考 文 献

- 1 侯连海. 中国中生代鸟类. 台湾凤凰谷鸟园. 1997. 1~208
- 2 Lian hai Hou, Zhonghe Zhou, Larry D, et al. A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature*, 1995, 377: 616~618
- 3 Zhou Z. The discovery of early cretaceous birds in China. *Coarier For Chungsinstitut Senkerberg*, 1995, 18: 9~22
- 4 Lian hai Hou, Larry D, Martin L D, et al. Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from northeastern China. *Science*, 1996, 274: 1164~1167
- 5 Ostrom J. Archaeopteryx are the origin of flight. *Quarterly Review of Biology*, 1974, 49: 27~47
- 6 Feduccia A. *The Origin and Evolution of Brds*. Yale University Press, 1996. 18~43
- 7 Pei ji Chen, Zhi ming Dong, Shuo nan Zhen. An exceptionally well preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, 1998, 391: 147~152
- 8 Ji Qiang, Philip J, Currie P J, et al. Two feathered dinosaurs from Northeastern China. *Nature*, 1998, 393: 753~761

(1998-11-30 收稿, 1999-01-28 收修改稿)