

鸟类起源研究取得重大进展

◆ 徐星¹ 胡东宇² 莫进尤³ 郑晓廷⁴ 贾程凯⁵ 尤海鲁⁶

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044 2. 沈阳师范大学, 沈阳 110034

3. 广西自然博物馆, 南宁 530012 4. 山东天宇自然博物馆, 平邑 273300

5. 新疆石油公司克拉玛依勘探研究院, 克拉玛依 834000 6. 中国地质科学院地质所, 北京 100037

摘要 鸟类起源于兽脚类恐龙的假说得到了广泛承认, 但鸟类起源研究方向依然存在许多薄弱环节, 主要包括鸟类手指同源问题、兽脚类分异时间框架问题以及羽毛起源和早期演化的一些问题。我们近年来在这些问题上取得了一系列重要进展。化石资料显示, 兽脚类恐龙在向鸟类进化当中, 其外侧两指退化; 而现代发育学证据表明, 鸟类手指是两侧退化, 保留了中间 3 指。我们通过研究新疆侏罗系地层中发现的泥潭龙, 提出了一种外侧和两侧退化模式结合的新假说。该假说可以解释古生物学与发育学资料之间的矛盾。我们报道的一件产自辽宁中上侏罗统髫髻山组的近鸟龙化石, 代表了早于始祖鸟的带羽毛的物种, 我们提出了包括鸟类在内的主要兽脚类恐龙类群出现于中侏罗世的一个快速演化事件, 解决了有关鸟类兽脚类恐龙起源假说的时间悖论问题。我们报道了在北票龙化石中发现的一种新的原始羽毛类型, 给出了发育学解释, 推测羽毛起源的时间可能在中侏罗世中期, 对于羽毛起源和早期演化研究具有重要意义。

关键词: 鸟类起源 恐龙 同源 演化

中图分类号: Q15 **文献标识码:** A

收稿日期: 2010-1-18 修回日期: 2010-8-10

联系作者: 徐星, 研究员, xuxing@ivpp.ac.cn

研究资助: 国家 973 计划 (2006CB806400); 国家自然科学基金重点项目 (40830210)。

该研究入选 2009 年度中国基础研究十大新闻。

文章编号: 1009-2412(2010)04-0025-04

DOI: 10.3969/j.issn.1009-2412.2010.04.009

鸟类起源于兽脚类恐龙的假说得到了广泛的承认, 但这一研究方向依然存在着许多薄弱环节, 主要包括长期以来争论不休的鸟类手指同源问题、涉及鸟类何时出现的兽脚类恐龙分异时间框架问题以及羽毛起源和早期演化的一些问题^[1,2]。我们的近期研究在这些问题上取得了一系列重要进展^[3-6]。

一、鸟类手指同源问题

化石显示, 原始的兽脚类恐龙具有 5 个手指。在向鸟类演化的过程中, 它们的外侧两指 (相当于人类的无名指和小拇指) 首先退化。传统研究认为, 这一退化最终导致两个外侧手指消失, 形成具有三个手指的僵尾龙类的手部。鸟类是由僵尾龙类中的手盗龙类演化而来的, 因此现代鸟类也应该具有内侧的三个手指。但发育生物学研究却显示现代鸟类具有的三指是中间的三指, 也就是说在鸟类演化过程中, 最外侧和最内侧的两个手指 (相当于人类的大拇指和小拇指) 退化消失了。这样, 古生物学资料 and 现代发育学资料在鸟类手指同源问题上产生了冲突, 这一冲突也成为了少数学者反对鸟类恐龙起源假说最有力的证据。

古生物学家和发育生物学家提出了各种假说, 试图消除这一矛盾, 但这些假说都存在着明显的缺陷。其中最具有影响力的假说是由美国耶鲁大学教授 Wagner 和 Gauthier 提出的框架转移假说^[7], 认为鸟类手指在发育过程中基因表达出现了整体性错位表达 (一种特殊的同源异型现象), 因此现代鸟类实际上和僵尾龙类一样具有内侧的三个手指。但这一假说从发育机制上进行解释非常困难, 没有得到广泛承认; 另外这一假说不认为三指形成过程存在过渡

状态,因此,这一假说从化石证据的角度实际上是不可检验的。

在2009年6月18日出版的《自然》(Nature)杂志上,我们提出了解决这一问题的新假说^[4]。我们在研究被命名为泥潭龙的一种出现于侏罗纪晚期的小型兽脚类恐龙的时候,注意到这种恐龙具有一种不同寻常的手部结构。一般而言,大多数四足动物的手指或者足趾退化都是从第一手指或者足趾开始,然后是第五手指或者足趾,这样的模式被称为两侧退化模式,这一模式一般认为是受保守的发育机制控制的。但兽脚类恐龙则是先退化第五手指和第四手指而保留内侧三个手指,这种模式被称为外侧退化模式,这一模式被认为是由兽脚类恐龙猎食行为需要的抓握功能造成的。像很多其它早期兽脚类恐龙一样,泥潭龙具有四个手指,但是其第一指却严重退化了,显示了一种与其它早期兽脚类恐龙完全不同的手指退化模式。这表明兽脚类的手指退化模式要远远比过去认为的复杂。通过重新观察和分析其它兽脚类恐龙的手部结构,我们发现许多兽脚类恐龙的手部特征其实也暗示着兽脚类恐龙的手指退化模式可能非常复杂。综合新的古生物学资料 and 现代发育学资料,我们提出了一种外侧转移假说来解释恐龙手指的演化:最早期的兽脚类恐龙由于受到猎食行为的功能性抑制,退化了最外侧的手指(第五指);随后由于某些兽脚类恐龙丧失了猎食能力,手指退化不再受抓握功能的抑制,而回到由保守的发育机制来控制,因此开始退化第一指(最内侧的手指);在具有三个手指的僵尾龙类演化早期,由于猎食功能的需要,已经退化的第四指重新演化成功能性手指。这样,僵尾龙类的三指应该是中间三指。

通过观察分析僵尾龙类,尤其是早期僵尾龙类的手部,我们发现了一个有趣的现象:具有三指的僵尾龙类的三个掌骨形态更接近原始兽脚类恐龙的中间三个掌骨,但相关联的指节形态却更接近内侧的三个手指。我们提出在兽脚类恐龙的手部演化过程中确实出现了同源异型的转化,正如框架转移假说认为的那样,控制手指发育的基因表达出现了错位。因此,僵尾龙类的中间三指出现了内侧三指的特征。但是,我们认为这种同源异型的变化不是一次性完成的,也是不彻底的,因此造成了僵尾龙类的掌骨形态接近中间三个手指,但指节形态接近内侧三个手指的现象,这和现代鸟类手部基因表达由近端转向远端以及指节确定处于个体发育晚期的现象是一致

的。实际上,某些针对现代鸟类手部后部 HoxD 基因表达模式的研究和我们的推测是一致的。

简而言之,兽脚类恐龙的手部演化是保守的发育机制和猎食行为需要的抓握功能抑制相互作用的结果,其中又受到同源异型转化的影响,最终导致了包括鸟类在内的僵尾龙类保留了中间三指,这不同于传统上认为的僵尾龙类具有内侧三指的观念。这样,存在于古生物学和发育学资料之间的矛盾就消除了。

为了进一步证实这一新假说,我们首次在中古生物学研究当中运用了近年来在分子生物学系统发育分析当中流行的动态同源的方法。我们把系统发育分析依据的特征列表划分为静态特征和动态特征两个部分,用分子生物学当中对位排列的方法确定手指的同源性,然后对形成的不同矩阵进行简约性分析,最终得出树长数据来判断何种同源假说最简约。最终的结论支持了外侧转移假说。

二、兽脚类恐龙分异时间框架问题

鸟类恐龙起源假说的最薄弱环节之一就是涉及最早鸟类何时出现的兽脚类恐龙分异时间框架问题。目前已知的最早的鸟类是发现于德国索伦霍芬地区晚侏罗世晚期地层的始祖鸟。如果鸟类恐龙起源假说是正确的,与鸟类亲缘关系密切的兽脚类恐龙化石应该能够在侏罗纪地层中大量存在,尤其是与鸟类亲缘关系最近的恐爪龙类化石。遗憾的是,在世界范围内,这个时期的似鸟类恐龙化石记录一直非常匮乏,这也就成为了一些学者反对鸟类起源于恐龙假说的有力证据。

在2009年10月1日出版的英国《自然》(Nature)杂志上,我们报道了一件产于辽宁西部晚侏罗世早期髫髻山组的保存有羽毛的赫氏近鸟龙标本,代表了目前世界上最早的长有羽毛的物种,进一步支持了四翼恐龙的假说,我们提出了兽脚类恐龙分异的时间框架新假说,反驳了有关鸟类起源的“时间倒置”论^[3],这一研究代表着鸟类起源研究的一个重大突破。

赫氏近鸟龙这一物种是2009年年初我们根据一个不完整的头后骨骼标本命名的,并鉴定为与鸟类亲缘关系最近的一种小型兽脚类恐龙。由于此次研究依据的标本比该物种的正型标本更完整,根据其所提供的更多信息,我们将其进一步定位于恐爪

龙类的两个枝系之一——原始的伤齿龙类。赫氏近鸟龙的发现进一步缩短了初鸟类、伤齿龙类和驰龙类(恐爪龙类的另一个枝系)之间的形态差距。赫氏近鸟龙最为奇特的地方在于前、后肢和尾部分布的飞羽。与驰龙类的小盗龙和初鸟类的始祖鸟相比,近鸟龙的飞羽相对小,羽轴纤细,羽片对称,尖端钝圆。与小盗龙相似,着生于后肢的飞羽形成后翼。更奇特的是,其趾爪以外的趾骨上都被有羽毛,这种完全被羽的特征在灭绝物种中尚无报道。

除小盗龙和近鸟龙以外,后翼也发现于非常接近鸟类的足羽龙后肢上,表明四翼形态是鸟类起源的一个必经阶段。为适应复杂飞行的需要,后翼逐渐退化、消失,而前肢形成的前翼则更加发达。结合现代羽毛发育学资料,足羽被认为代表着鸟类演化过程中的一种原始状态,而现生鸟类的足部鳞片很可能是一种次生演化物。

赫氏近鸟龙的前肢比其它伤齿龙类的前肢要长得多,接近始祖鸟和驰龙类。前肢长通常被视为飞行能力的一个指标。然而,近鸟龙的飞羽与小盗龙和原始鸟类的相比显然不适于飞行。此外,近鸟龙极长的小腿通常被视为适于奔跑,但其长满羽毛的后肢又在奔跑型动物中很少见。这些表明恐龙鸟类的转化过程是极其复杂的。

通过综合分析包括近鸟龙在内的兽脚类恐龙的化石记录,我们提出,兽脚类恐龙的所有主要类群在晚侏罗世最早期之前可能都已出现,并且迅速分化,包括鸟类在内的许多重要类群就是在这次快速演化事件中出现的。这次快速演化事件与同一时期发生的、可证实的古地理和古环境变化是一致的。

三、羽毛起源和早期演化

从20世纪中期开始,我国辽西早白垩世热河群中产出了大量的带羽毛恐龙化石,这些化石保存了各种形态的原始羽毛以及具有现代羽毛形态的羽毛。通过研究着生这些羽毛的各种恐龙的系统发育关系,古生物学家们推测出了这些不同形态羽毛由简单到复杂的演化序列。化石证据显示的羽毛演化序列支持了基于分子生物学资料和胚胎发育资料建立的羽毛演化模型。尽管古生物学家们在恐龙化石当中发现了发育学模型预测的大多数形态,但一直没有发现该模型预测的最原始形态——单根丝状羽。

在2009年1月20日出版的《美国国家科学院刊》(PNAS)上,我们发表了在这一研究方向的重要成果^[5]。我们在一种叫做北票龙的兽脚类恐龙身上发现了一种扁平的单根丝状羽毛,尽管这种羽毛与发育学模型推测的最原始羽毛——柱状的单根丝状羽毛,形态有所差异,我们还是把北票龙的这种扁平的单根丝状羽毛鉴定为最原始羽毛的一种变异形态,从而在化石记录当中建立了一个能够与发育学模型完全对应起来的羽毛演化序列。

我们推测,北票龙的这种扁平的单根丝状羽毛之所以与发育学模型推测的最原始羽毛——柱状的单根丝状羽毛形态有所差异,是由于两者发育于形态上稍有差异的羽胚:前者发育自扁平的管状结构,而后者源自圆柱形管状结构。我们进一步推测,发育过程中这种管状结构内壁的羽枝脊如果没有发生分化,就会形成单根丝状羽毛,而如果管状结构的羽枝脊发生了分化,就可能形成由多根细丝形成的复合体,对应于羽毛演化的相对高级阶段。

我们进一步把北票龙的单根丝状羽毛与翼龙类和鸟臀类恐龙身体上着生的丝状皮肤衍生物进行了对比,发现两者可能具有初级同源关系。如果这一推论正确,羽毛将可能起源于三叠纪中期甚至更早,是包括恐龙和翼龙在内的一个更大类群的特征,这将为羽毛的起源和早期演化研究打开一个非常广阔的空间。

参考文献

- [1] Wimer LM. The debate on avian ancestry: phylogeny, function and fossils. In: Chiappe JM, Wimer IM, editors. Mesozoic birds above the heads of dinosaurs. Berkeley: University of California Press; 2002. 3-30.
- [2] Zhou ZH. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*. 2004; 91: 455-471.
- [3] Hu DY, Hou LH, Zhang L, Xu X. A pre-Archaeopteryx troodontid from China with long feathers on the metatarsus. *Nature*. 2009; 461: 640-643.
- [4] Xu X, Clark JM, Mo JY, Choiniere J, Foster CA, et al. A Jurassic coelurosaur from China helps clarify avian digit homologies. *Nature*. 2009; 459: 940-944.
- [5] Xu X, Zheng XT, You HL. A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *PNAS*. 2009; 106: 832-834.
- [6] Xu X, Guo Y. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Pal*

Asiatica 2009, 47: 311–329

- [7] Wagner G P, Gauthier J A. 1, 2, 3 = 2, 3, 4: a solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. PNAS 1999, 96: 5111–5116

Recent Advances in Avian Origin Research

Xu Xing

Institute of Vertebrate Paleontology &

Paleoanthropology, CAS, Beijing 100044

Hu Dongyu

Shenyang Normal University, Shenyang 110034

Mo Jinyou

Guangxi Natural History Museum, Nanning 530012

Zheng Xiaoting

Shandong Tianyu Museum of Nature, Pingyi 273300

Jia Chengkai

Research Institute of Exploration and Development,

Xinjiang Oilfield Company, Karamay 834000

You Haiju

Chinese Academy of Geological Sciences, CAS, Beijing 100037

It has been widely accepted that birds are descended from theropod dinosaurs, but a number of issues remain poorly understood or highly debated, including the homologies of the avian manual digits, the early evolution of the major groups of derived theropods, and the origin and early evolution of feathers. Recently we made significant advances in these research areas. Theropods

have traditionally been assumed to have lost manual digits from the lateral side inward, which contradicts many developmental studies indicating II-III-IV identities for the three manual digits of the birds. Based on new information from a basal ceratopsian from the Late Jurassic of Xinjiang, we proposed a new evolutionary scenario that can solve this problem. The early evolution of the major groups of derived non-avian theropods is still not well understood, mainly because of their poor fossil record in the Jurassic. A well-known result of this problem is the ‘temporal paradox’ argument that is sometimes made against the theropod hypothesis of avian origins. We reported recently a theropod specimen from the Upper Jurassic Tiaojishan Formation of Liaoning, which represents the earliest known feathered species. This new find refutes the ‘temporal paradox’ and provides significant information on the temporal framework of theropod divergence. All described feathers in non-avian theropods are composite structures formed by multiple filaments. We reported recently a feather type which is represented by a single filament and thus corresponds to the earliest known stage predicted by developmental models of the origin of feathers.

Keywords: avian origin, dinosaurs, homologies, evolution

科学人

5位科学家获 2010年度陈嘉庚科学奖

2010年度陈嘉庚科学奖于2010年6月9日在北京揭晓并颁奖,中国科学院力学研究所白以龙研究员、中国科学院大连化学物理研究所杨学明研究员、同济大学裴钢教授、中国石油天然气集团公司北京石油勘探开发研究院李德生教授和清华大学吴良镛教授等5位科学家,分别荣获2010年度陈嘉庚数理科学奖、化学科学奖、生命科学奖、地球科学奖和技术科学奖。

赫氏近鸟龙复原图



泥潭龙复原图及其指骨化石

北票龙及其羽毛复原图



(参见本期 “ 鸟类起源研究取得重大进展 ” 一文)