

鸟类飞行起源的研究

李志恒^① 张玉光^② 周忠和^③

①硕士, ③研究员, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; ②副研究员, 北京自然博物馆古生物研究室, 北京 100050

关键词 鸟类 飞行起源 树栖说 地栖说 关键结构

鸟类飞行的起源在过去几十年中是进化生物学研究领域的一个热点问题, 先期工作主要集中在关于飞行起源过程中的进化路径(主要包括树栖说和地栖说)的讨论, 之后开始关注与飞行起源过程中相关的骨骼、肌肉等关键结构的演化。本文对飞行起源的研究历史做了简要的回顾, 并从上述两个方面对近年来这一领域研究中取得的进展以及存在的争议做一概要的介绍。

鸟类飞行的起源和鸟类的起源一样, 是个长期争论的难题, 而这两个问题本身既有着一定的联系, 也有显著的区别。鸟类的起源是一个以生物谱系发生为基础的问题, 需要回答的问题是: 鸟类和哪一类生物的亲缘关系最近? 得益于近 20 年的发现和研究, 目前学术界已经普遍认为, 鸟类起源于兽脚类恐龙。飞行起源的研究中更多涉及的是对鸟类飞行起源过程的恢复, 其中包括了对生物运动和生态习性等的诸多分析, 它要回答的问题是: 鸟类的祖先是通过什么方式逐渐获得了鸟类的飞行? 学者们是在是否应该把鸟类飞行起源的研究严格统一在系统演化的框架中去讨论, 还存在着争议^[1], 同时这个争议也反映在目前鸟类飞行起源的两种基本假说的相互对立中^[2-7]。这两种假说(即陆地奔跑起源说和树栖起源说)之间存在的基本分歧在于鸟类较早的祖先化石较为稀少及其表现出的适应性特征有时不是特别明确, 也就是说我们不能确定鸟类的祖先到底是以树栖生活为主, 还是以陆地生活为主。原来人们一直认为兽脚类恐龙都是生活在陆地上, 并且是习惯于两足奔跑的掠食性动物, 因而与盛行的鸟类的兽脚类恐龙起源说相互对应, 在飞行的起源上理应是陆地奔跑起源说, 这样才能使亲缘关系与功能演化得到统一。近年来在我国辽西热河生物群中所发现的一些身披羽毛的小型兽脚类恐龙表现出了和基干鸟类相似的树栖特征^[8-11], 这就使得越来越多的证据所支持的兽脚类起源说和理论上更占优势的树栖起源说之间达成统一, 同时为探讨鸟类飞行的起源和鸟类的起源都提供了新的视角, 而这些问题的最终解决仍然需要到更多的、更早的鸟类祖先中去寻找线索。

有关鸟类飞行起源的研究, 目前涉及到两个主要方

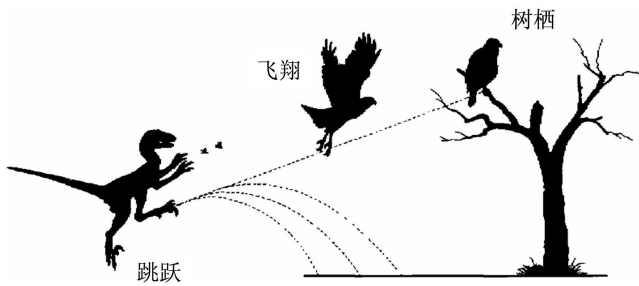
向: 一是飞行起源过程中的进化路径, 也就是鸟类的祖先到底是从什么地方开始了它们的飞行之旅, 是从树上、地上, 还是另有他所; 二是鸟类祖先从不能飞到可以飞的过程中, 和飞行相关的一些关键结构的演化。下面就分别从这两个方面对早期的研究做简要回顾探讨, 并就最近的一些研究进展以及它们对于飞行起源问题研究的指示意义进行阐述。

1 鸟类飞行起源研究中的进化路径

1.1 从地面进化

陆地奔跑起源的原始观点始于 Williston 于 1879 年所做的简单描述, 但在当时以及随后很长一段时期内并没有引起太大的反响。最近几十年主要通过对始祖鸟化石的详细研究, 使得该理论得到了充实与完善, 可以说陆栖说经历了复苏, 这当中不得不提到的是已故的美国恐龙学者 John Ostrom 教授的研究工作^[2, 3, 12]。

Ostrom 在对始祖鸟骨骼的解剖特征(主要包括后肢以及爪)进行了详细的研究和对比后, 于 1974 年提出始祖鸟是一种陆地上两足快速奔跑的捕食动物。针对鸟类“扇翅”这一飞行中关键动作的起源, Ostrom 进一步提出了昆虫网捕理论(“insect net” theory)来加以解释。该理论认为, 两足奔跑的运动形式解放了鸟类祖先的前肢, 在猎食一些小型猎物如昆虫、小型蜥蜴, 以及哺乳动物的过程中前肢逐渐演化成翅膀, 捕食过程中前肢的拍打运动就是鸟类“扇翅”运动的前身或预演化, 而与之相随的、原来起保温作用的羽毛在进化中逐渐加长, 进而提高了捕食的效率, 最终演化成飞行的工具(图 1)。

图1 飞行奔跑起源说示意图^[13]

尽管 Ostrom 的“昆虫网捕”的解释在理论上很难让人接受(实际上已经基本被学界否定),但由于大多数兽脚类恐龙的地栖性,以及始祖鸟一定的地面活动能力,使得地栖说近年来在学界还是赢得了较多的支持,因而在后续的研究中该理论进一步得到发展,捕食动作和“扇翅”起源的相关性进一步在恐爪龙类前肢击打猎物的运动分析中得到支持^[14]。

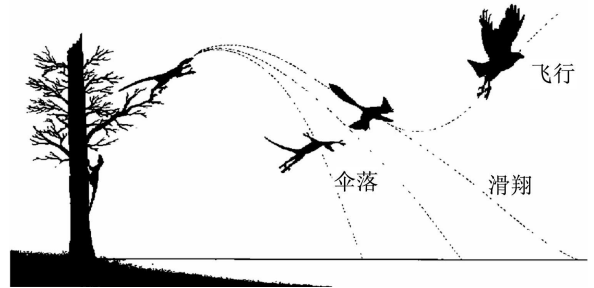
陆地奔跑起源说面临的一个主要问题是鸟类祖先是如何达到理想的奔跑速度进而克服重力的束缚直接从陆地起飞。对于始祖鸟的奔跑速度,开始人们只是根据其而后肢所产生的推力来计算,得出的速度与起飞要求的最低速度之间存在不小的差距。最近, Burgers 等人通过建立数学模型的模拟计算,认为除了考虑后肢的推进作用,如果再加上始祖鸟拍打翅膀时所产生的推进力就可以达到从地面起飞所需的速度^[15]。

脚趾的对握是树栖鸟类的一个独有的特征,始祖鸟大拇趾的方位曾被用来证明其树栖性。近年来,人们对这样一个三维的解剖特征在通常保存为二维的化石证据上的识别问题存在分歧,而化石形成过程中可能产生的对原始姿势的扭曲进一步使问题复杂化。单纯的大拇趾的形态位置可能不足以说明问题。Middleton 把第一跖骨的位置以及在纵轴上的扭曲程度引入大拇趾是否对握的识别中,得出了始祖鸟的大拇趾并没有明显的反转,而初始的反转始于对较进步的鸟类如孔子鸟的新认识^[16, 17]。Mayr 等对最新发现的始祖鸟化石的研究也得出了相同的结论^[18]。

1.2 从树上进化

树栖起源说最早由 Marsh 于 1880 年提出,由于该理论的逻辑性较强,随后得到了许多学者的支持。20 世纪 60 年代, Bock 教授讨论适应机制在更高分类单元的形成中的作用时,以鸟类飞行的演化为例证作了阐述。鸟类祖先进化出飞行特征的过程反映了综合进化的基本原理,即一个复杂的适应特征的获得是由一步步小的

适应特征累积而来。随后, Bock 又继续详细分析了树栖起源理论可能经历的中间过程:从小型的四足或两足行走的爬行动物,经过一系列的阶段性进化到具有强大飞行能力的现代鸟类,这中间经历了两足运动、爬树进而树栖、树与树之间的跳跃、伞落、滑翔等阶段(图 2)。这其中的一个关键点是鸟类的祖先由于隐藏、栖息、繁殖等需要把生态适应域由陆地扩展到树上,而树上较为凉爽的小生境使得内温性以及羽毛具有了自然选择上的优势进而得到遗传和进一步发展^[19, 20]。

图2 飞行树栖起源说示意图^[13]

树栖说所面临的关键问题是对鸟类祖先生活方式的重建,具体涉及到关于树栖生活所应有的适应性特征的识别与判定。近年来,人们在对始祖鸟、孔子鸟以及树栖恐龙详细的解剖特征的研究以及树栖起源演化模型的完善中,该理论不断得到深化与发展。

早期的工作由于受限于稀少的古鸟类化石而主要集中在始祖鸟标本的研究上,起初人们在始祖鸟脚趾爪不同方面如大小、形状、弧度、横截面的分析中得出了相互对立的结论^[21-23],而最近脚趾趾节比例的研究使得问题逐渐明朗^[24, 25]。

现生的地栖鸟类和树栖鸟类趾节比例存在着明显的区别,树栖鸟类的脚爪主要用于抓握,因而倒数第二趾节的长度明显长于近端的趾节,这样可以保证较大的抓握弧度;与之相对的是地栖鸟类的脚爪主要适应于奔跑,趾节长度从近端到远端依次递减,从而有利于提高奔跑的速度和效率。而在绝对的树栖和地栖两个极端情况之间还存在着一系列的过渡类型,也就是兼具树栖、地栖两种生活方式,这种类型的鸟类在趾节的比例上处于中间状态。

Hopson 根据这一原理,对始祖鸟以及孔子鸟第三趾的三个趾节在三角图上的投影分析,再加以与已知生活习性的现生鸟类的趾节投影进行对比,发现始祖鸟和孔子鸟兼具地面觅食以及树上的活动能力,另外孔子鸟的树栖能力强于始祖鸟;对手部骨骼趾节比例的分析后,认为它们同样由于抓握的需要而出现特化;在后肢

的比例分析中,得出的结论是跗跖骨在后肢中所占的比例对于地面的运动能力有所指示^[24]。

周忠和等利用主成分分析法对中生代鸟类的脚趾趾节比例进行了更为细致的研究,得出了与 Hopson 相似的结论^[25]。始祖鸟的生活方式较不确定,最可能的是介于树栖与地栖的中间类型,而孔子鸟的生活方式则是树栖或地栖为主。他们也认为,手指趾节远端长于近端的特征,可能暗示了辅助的攀爬或抓握的功能,这样的手指可以弥补鸟类祖先在进化初期还没有完全适应树栖生活的脚趾爪栖息功能的不足。而随着后期鸟类的脚趾爪树栖能力的改善,手指爪的辅助攀爬和抓握的作用逐渐退化。

支持树栖假说的进一步证据是树栖恐龙的发现,这里的代表主要是赵氏小盗龙,宁城树栖龙以及顾氏小盗龙^[8-10]。它们不同于一般兽脚类恐龙的特征使我们有理由相信,处于基部的兽脚类恐龙在生活习性上已经存在一定的分化,除地栖恐龙外,应该还有一类具有攀爬习性或树栖习性的小型恐龙。这些恐龙所涉及到的明显的树栖特征包括:相对较低的第一趾的位置、较大的脚爪弧度、加长的倒数第二趾节、相对长的前肢等。由此对于飞行而言,鸟类的祖先首先获得的可能是树栖的本领,而生存的压力,如觅食、避祸应该是迫使它们寻找新的生态位的主要原因,飞行功能的进化可能是随着生存环境的改变,运动方式所作出的进一步演化。

与鸟类祖先近源的恐爪龙似乎也具有爬树的倾向。Manning 等人在利用实物模拟的手段再现恐爪龙第二脚趾上硕大且弯曲的爪的功能时,发现相对于以前所理解的作为尖锐武器的功效,其起到的可能是扑食的辅助作用,即在争斗中用后肢的爪以及前肢内弯的爪一起来抓紧猎物的皮肤,进而用锋利且略带锯齿的牙齿给猎物以致命的伤害,爪的这一功效很可能指示了恐爪龙的攀爬能力^[26]。这一分析和周忠和等对鸟类祖先指爪的推测比较一致。

关于树栖说的理论模型的重建,Chatterjee 在 1997 年完善鸟类飞行进化假想的过程中就推测了树栖恐龙存在的可能性^[13],他首先对小型兽脚类恐龙到始祖鸟这一演化序列中代表性化石进行特征分析(主要是根据骨组织学来推测质量,以及对翼展和体长的测量和计算),然后通过动物飞行模拟软件来再现这些生物可能的飞行轨迹,进而把鸟类获得真正飞行能力之前的演化分成了 4 个阶段:①树上的跳跃阶段。体型较小的鸟类祖先为了躲避大型猎食者的追赶,爬上了相对安全的树梢,对树栖生活的逐步适应使得它们可以在树枝之间作灵活的跳跃。②伞落阶段。随着前肢和尾巴的伸长,使得

它们从树上降落时可以产生足够的空气阻力以减小落地时的速度以及由此带来的伤害。③滑行阶段。随着飞羽和尾羽的不断演化,形成了最初的滑行面,因而鸟类的祖先可以从较高的树枝上滑行而降落在稍低的树枝上,滑行的路线呈大幅度的波状。④拍打飞行阶段。随着羽毛的进一步完善,获得了足够大的飞行面积以及升力,在不依靠肌肉力量的同时可以轻松地完成从一个树枝到另一个树枝的飞行。

另外,Chatterjee 在利用模拟飞行的方法对始祖鸟从地面起飞和从树上起飞两种模式的对比分析中发现,从一定高度的树枝上起飞在有效性和能量利用上都要优于从地面直接起飞的假设^[27]。

1.3 从斜坡进化

在陆地奔跑起源说和树栖起源说相互争论的同时,另外一种介于两者之间的 Wire (wing-assisted incline running) 理论由 Dial 提出^[28]。该理论的依据是实验室中观察到的一类现象,即一些还不具有飞行能力的幼鸟,利用拍打翅膀所产生的推力可以爬上接近垂直的斜坡。这一理论对于解释飞行的起源有着潜在的意义,因为很可能具有早成性特征的鸟类祖先最初也是经过这种爬坡的过渡行为模式逐步进化出飞行的能力(图 3)^[29]。事实上,国外有学者已经提出,或许飞行的起源本身不应当被简单地分成“树栖说”和“地栖说”两种。飞行起源的过程本来就比较复杂,可能包括了地面和树上的不同适应阶段。



图 3 飞行斜坡起源说示意图^[29]

2 鸟类飞行起源研究中一些关键结构的演化

2.1 肩带、前肢的演变

不管是从树上还是从地面飞上蓝天,都需要鸟类演化出强有力的翅膀,以及能够既灵活又稳定地连接翅膀的肩带结构。要适应飞行,在前肢的运动方式上必须做出的改变十分明显。不论是初级的滑翔,还是高级的主动飞行都需要前肢的侧向运动,而伴随着运动方式的改变,骨骼、肌肉、韧带以及软骨等都会发生一系列的变化。

鸟类为了飞行最直观的体现是从它祖先较短的前肢逐步进化出了较长的翅膀,而仅仅有翅膀还不够,它还需要能够在肩带的两侧,上下有力的扇动翅膀。四足爬行类明显只能够在纵向上移动四肢,而到了两足行走的恐龙,它们的前肢可能能够进行有限的侧向外展,这种运动功能究竟是如何演化而来目前还不很清楚,可能是由于捕捉猎物,如昆虫,或哺育后代,如孵卵等一些活动所带来的改变(图4)^[30]。这些改变对应应在肩带结构上是肩胛骨和乌喙骨所组成的关节窝方向的变化。从鳄类以及兽脚类恐龙关节窝的后斜下方,到基干鸟类的侧向,再到现代鸟类的前斜上方,这些改变暗示了它们的前肢在侧向的运动幅度可能不断增强。另外肩胛骨、乌喙骨之间的夹角也从钝角逐渐过渡为锐角,在形态上同时经历了巨大的改变,初始带状的肩胛骨和宽板状的乌喙骨,到基干鸟类时乌喙骨仍然很宽大(图5)^[31]。在

现代鸟类中,乌喙骨显著加长呈柱状,而肩胛骨则呈刀刃状。骨骼结构上的变化为实现鸟类的飞翔提供了一个基础,在这个基础上要实现飞翔,还需要伴随功能的进一步调整,这要靠骨骼与其上附着的肌肉以及韧带的相互作用才能实现。鸟类的上下扇翅所涉及到的肌肉主要有上乌喙肌和胸大肌这对抗拮肌,它们分别起到了抬升和下拉肱骨的作用,而飞行时肱骨承受着巨大的作用力,在垂向上则要求有肌肉或韧带发挥起重要的固定作用^[32]。

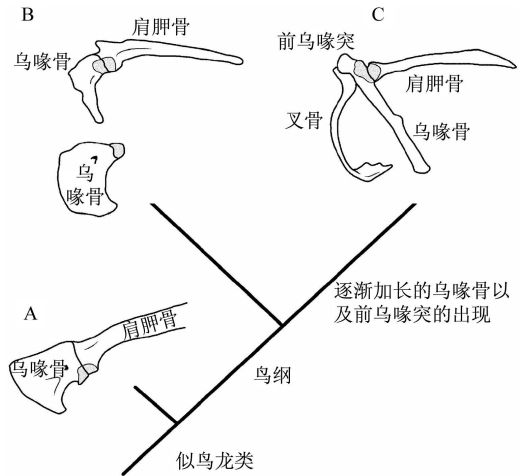


图5 从兽脚类恐龙到现代鸟肩带的变化^[31]。A 兽脚类恐龙(如恐爪龙属)的肩带; B 始祖鸟的肩带; C 现代鸟的肩带(棕鸟属)

滑翔需要肩部受力的平衡,分析起来相对容易,Barer等人把研究重点集中在肩关节的构造如何使鸟类滑翔时可以保持稳定的姿势。他们通过三维扫描做出了鸽子的3D虚拟骨骼模型,并通过力学分析计算出的结论是:乌喙骨-肱骨韧带(AHL)对于飞行时翅膀的稳定十分关键,同时这一韧带还具有把作用力从肱骨头通过乌喙骨传递到了胸部的作用。进一步对早期鸟类的研究表明这一构造在化石中并不明显,而早期鸟类对于翅膀的平衡还是主要通过肌肉组织来完成的。许多中生代基干鸟类如热河鸟和会鸟可能具备了介于兽脚类恐龙、始祖鸟与现代鸟类之间的过渡结构类型^[33]。

2.2 后肢及尾部的变化

在鸟类飞向天空的过程中,除了前肢的显著变化外,后肢以及尾部的结构同样经历了重要的变化。后肢柔性增加,同时股骨变短。另外股骨的方向由兽脚类恐龙的较为直立的姿态变得近水平,跖骨的变化趋势恰好相反,即加长及竖直。因而对于兽脚类的运动方式,

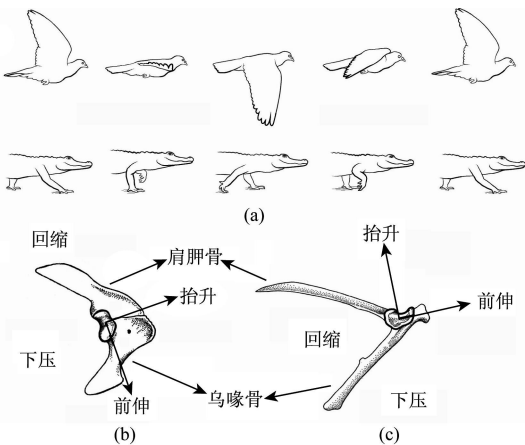


图4 鸟类与鳄鱼肩带运动的同源性^[30]。(a)扇翅和步幅周期的同源假设;(b)鳄鱼肩胛骨乌喙骨的侧视图;(c)鸟类肩胛骨乌喙骨的侧视图

股骨以及髌关节作用较大;对于鸟类而言,跖骨和膝关节更为重要^[34]。

尾部的演化则经历了大小上的缩减,灵活性的增加以及解剖结构上与后肢分离的过程。在兽脚类恐龙中,尾巴在运动中起着重要的平衡作用,运动方式的改变使得尾巴失去了它最初的作用,在经历了尾椎数量、长度以及尾股肌的缩减后,在现生鸟类中骨质的尾巴愈合成长短小而坚固的尾综骨^[35]。

2.3 腿羽及尾羽的演化

早期有学者预言鸟类飞行演化中曾经出现过四个翼的阶段,也就是后肢作为另一对翼在初期的滑翔中起到了重要作用^[36]。而近年来发现的后肢带有羽毛的恐龙——顾氏小盗龙,不仅验证了这个预言,同时进一步证实了树栖起源说中滑翔是鸟类主动飞行前的一个必要阶段^[9, 37]。

顾氏小盗龙体型较小,正型标本体长 77 cm,肩胛骨、鸟喙骨愈合,肩臼的关节面为侧向,它的最显著特征是整个跖骨上附着具有空气动力学特征的羽毛,这些羽毛较长而且有些羽片还不对称,类似于飞羽。同时小盗龙的胫骨、股骨以及尾巴上也有两侧对称的羽毛。这些腿部羽毛的排列方式可能指示了后翼的存在,并预见若是两个翼面协同发挥作用,则会带给顾氏小盗龙较强的滑翔能力。较长的跖骨羽毛很显然与地面行走相互抵触,如此小型的恐龙拖着后肢长长的羽毛以及尾巴,很难想像它在地面上如何迅速移动,这也为一部分小型驰龙具有树栖的生活习性提供了进一步的证据。

那小盗龙究竟是如何使用后翼的呢?徐星等对顾氏小盗龙飞行姿态的恢复中认为它的后肢轻微向后伸展,后翼和尾巴构成的浮力面在飞行演化的初期和前翼面一样重要,而在后期则后翼面经历了退化消失的演化过程^[37]。

针对徐星等的推测,Padia 提出的质疑主要是后肢羽毛的排列方式是否能够形成具有飞行功能的后翼以及徐星等重建的这种后肢姿势在功能分析上的可行性^[38, 39]。一般认为,恐龙的后肢处于竖直状态,运动平面始终处在纵向上,而个别种类的恐龙后肢可能具有小角度的外展性。因此若是像前肢的羽毛附着一样,则对后翼的利用效果上不是十分理想。于是,Chatterjee 等提出了一上一下,一前一后的双翼滑翔机的模式重建了顾氏小盗龙的飞行姿势,这个模式可能与实际情况较为符合^[40]。

首先在后肢的定向上 Chatterjee 采取了一种“Z”字型,这主要是参考了现代猛禽偷袭猎物时的一种姿势

(图 6, 7)。股骨向前近水平于身体,股骨上的羽毛方向朝后与体羽联合构成一个连续的面,以减小阻力;胫骨羽毛向后延伸,在垂面上流线化的排列,保持空气在通过胫骨时平滑的流动;前肢在前部上方组成了一个翼面,而跖骨的飞羽则构成了另一个后面的腹侧翼面,在上述的“Z”字型后肢定向中,跖骨处于水平稍微上倾的状态,羽毛的主侧面向前。每个单独的羽毛均形成一个小翼面,进而合起来就形成了整个下侧翼面。进一步的飞行能力软件的模拟证实了此种双翼结构适合于树与树之间周期性的波状滑翔。

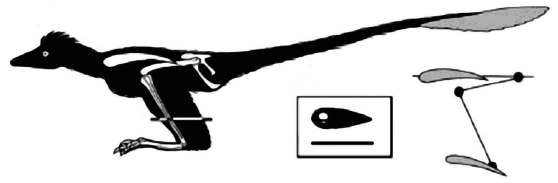


图 6 顾氏小盗龙后肢的“Z”字型定位以及流线型的胫骨羽毛附着方式

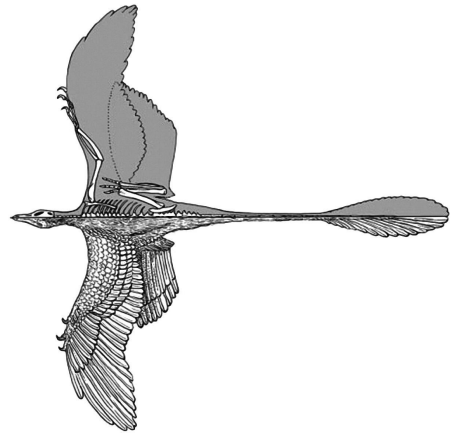


图 7 顾氏小盗龙的复原图。上半部指示骨骼定位;下半部指示羽毛的排列^[40]

双翼飞行是一种特化,还是一种中间的演化阶段目前很难确定。不过腿部羽毛在驰龙、始祖鸟、孔子鸟、反鸟等类群的广泛出现说明了其在初期飞行中所起到的重要作用,而伴随着飞行能力的改善,腿部羽毛总体上呈现出一种退化趋势^[41-43]。

相对于进步的鸟类而言,大部分中生代古鸟类在尾羽上要短许多^[41],这可能是由于它们尾基部没有像现代鸟类那样发育膨大的尾羽球茎来支持尾扇。尾羽球茎是现生鸟类尾部的一个十分特别的组织,它位于尾综骨的两侧,外部被肌肉所包围,内部包裹着尾羽的基部,正是它控制了尾羽从收合平行到展开辐射状态之间的变

化。尾羽球茎和尾综骨在演化上的关联性目前还不是很明显了, 基于鸟类的尾综骨呈棒状, 所暗示的意义可能是鸟类祖先较长的尾巴在演化过程中的一种退化, 因而不可能拥有现代意义上的尾扇^[35]。尾扇可能最早出现在今鸟亚纲的鸟类中, 如义县鸟^[44]。主要的证据是它所具有的犁型的尾综骨以及保存着的 8 个尾羽的形态。对比现生鸟类尾巴在飞行中的重要作用, 古鸟的尾巴可能对飞行的辅助功能要弱一些, 而腿羽在当时可能在某种意义上起到了尾羽的替代作用, 如飞行中的平衡、减速等功能^[43, 45]。

距离第一件始祖鸟标本的发现已经过去了一百多年, 尽管这期间学术界关于始祖鸟的生活方式有着很多的讨论, 但在一些关键的问题上仍然存在争议。关于鸟类飞行的起源, 由于从固态的化石证据中很难确定的提取出其运动方式的动态信息, 而现有的理论多半是推测与科学的成分并存。另外一些数学模型的应用与实际情况的相似程度也较难估计, 因而可以说对于各个已有理论的检验还没有做到十分充分且令人信服的地步。相对于飞行起源路径似乎出现的僵局, 飞行演化过程中关键结构以及功能的研究取得了较大的进展, 以至于一些学者认为应该停止对树栖说和地栖说的讨论, 而集中研究飞行的中心问题“扇翅”的起源^[5]; 但也有学者对问题的解决持悲观的态度。我们期待的是在鸟类的进化线系中有更早更多的化石证据出现, 并且进行准确的系统分析, 在鸟类起源的研究中取得进展, 进而能够在—个比较可靠的谱系的框架以及更为确切的功能分析的支持下, 对鸟类飞行的起源及其演化做出更深入的探讨。

(2007年10月11日收到)

- 1 WITMER L M. The debate on avian ancestry: phylogeny, function, and fossils[M]//CHIAPE L M, WITMER L M, eds. Mesozoic birds above the heads of dinosaurs. USA: University of California Press, Berkeley, Calif, 2002: 3-30.
- 2 OSTROM J H. Archaeopteryx and the origin of flight[J]. Quarterly Review of Biology, 1974, 49: 27-47.
- 3 OSTROM J H. Bird flight: how did it begin? [J]. American Scientist, 1979, 67: 46-56.
- 4 PADIAN K, CHIAPE L M. The origin of birds and their flight[J]. Scientific American, 1998: 28-37.
- 5 PADIAN K. Cross-testing adaptive hypotheses: phylogenetic analysis and the origin of bird flight[J]. American Zoologist, 2001, 41: 598-607.
- 6 ZHOU Z H. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence[J]. Naturwissenschaften, 2004, 91: 455-471.
- 7 ZHOU Z H, ZHANG F C. Mesozoic birds of China: an introduction and review[J]. Acta Zoologica Sinica, 2004, 50(6): 913-920.
- 8 XU X, ZHOU Z H, WANG X L. The smallest known non-avi-

- an theropod dinosaur[J]. Nature, 2000, 408: 705-708.
- 9 XU X, et al. Four-winged dinosaurs from China[J]. Nature, 2003, 421: 335-340.
- 10 ZHANG F C, ZHOU Z H, XU X, et al. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits[J]. Naturwissenschaften, 2002, 89(9): 394-398.
- 11 XU X. Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters[J]. Integrative Zoology, 2006, 1: 4-11.
- 12 OSTROM J H. Archaeopteryx and the origin of birds[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 1976, 8: 94-182.
- 13 CHATTERJEE S. The rise of birds[M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1997: 1-328.
- 14 GISHLICK A D. The functional morphology of the manus and forelimb of Deinonychus antirrhopus and its importance for the origin of avian flight[M]//GAUTHIER J A, GALL L F, eds. Perspectives on the origin and evolution of birds. New Haven: Yale University Press, 2001: 304-318.
- 15 BURGERS P, CHIAPE L M. The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator[J]. Nature, 1999, 399: 66-62.
- 16 MIDDLETON K M. The morphological basis of hallucal orientation in extant birds[J]. Journal of Morphology, 2001, 250: 51-60.
- 17 MIDDLETON K M. Morphology, evolution, and function of the avian hallux[D]. USA: Brown University, 2003: 88-120.
- 18 MAYR G, POHL B, PETERS D S A. well-preserved Archaeopteryx specimen with theropod features[J]. Science, 2005, 310: 1483-1486.
- 19 BOCK W J. The role of adaptive mechanisms in the origin of the higher levels of organization[J]. Systematic Zoology, 1965, 14: 272-287.
- 20 BOCK W J. The arboreal theory for the origin of birds[M]//HECHT M K, OSTROM J H, VIOHL G, et al, eds. The beginnings of birds: Proceedings of International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Germany: Freunde des Jura-Museums Eichstätt, 1985: 199-207.
- 21 FEDUCCIA A. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of Archaeopteryx[J]. Science, 1993, 259: 790-793.
- 22 YALDEN D W. Climbing Archaeopteryx[J]. Archaeopteryx, 1997, 15: 107-108.
- 23 CHIAPE L M. Climbing Archaeopteryx? A response to Yalden[J]. Archaeopteryx, 1997, 15: 109-112.
- 24 HOPSON J A. Eo-morphology of avian and theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight[M]//GAUTHIER J, GALL L F, eds. New perspectives on the origin and early evolution of birds. New Haven: Yale University Press, 2001: 211-235.
- 25 ZHOU Z H, FARLOW J O. Flight capability and habits of Confuciusornis[M]//GAUTHIER J, GALL L F, eds. New perspectives on the origin and early evolution of birds. New Haven: Yale University Press, 2001: 237-254.
- 26 MANNING P L, et al. Dinosaur killer claws or climbing crampons[J]. Royal Society Biology Letters, 2006, 2(1): 110-112.
- 27 CHATTERJEE S. The flight of Archaeopteryx[J]. Naturwissenschaften, 2003, 90: 27-32.
- 28 DIAL K D. Wing-assisted incline running and the evolution of flight[J]. Science, 2003, 299: 402-404.
- 29 ELIZABETH P. Uphill dash may have led to flight[J]. Science, 2003, 299: 329.
- 30 GATESY S M, BAIER D B. The origin of the avian flight

- stroke: a kinematic and kinetic perspective[J]. *Paleobiology*, 2005, 31(3): 382-399.
- 31 VICKARYOUS M K, HALL B K. Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus[J]. *Journal of Anatomy*, 2006, 208: 263-285.
- 32 郑光美. 鸟类学[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 1995.
- 33 BAIER D B, GATESY S M, JENKINS F A. A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight[J]. *Nature*, 2007, 445: 307-310.
- 34 FARLOW J O, GATESY S M, HOLTZ T R, et al. Theropod locomotion[J]. *American Zoologist*, 2000, 40: 640-663.
- 35 GATESY S M. The evolutionary history of the theropod caudal locomotor module[M]//GAUTHIER J, GALL L F, eds. *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Yale University Press, 2001: 333-350.
- 36 BEEBE C W. A tetrapteryx stage in the ancestry of birds[J]. *Zoologica*, 1915, 2: 39-52.
- 37 XU X, ZHOU Z H, WANG X L, et al. Replying to: K. Padian & K. P. Dial *Nature* 438[J]. *Nature*, 2005, 438: E3-E4.
- 38 PADIAN K. Four-winged dinosaurs, bird precursors, or neither? [J]. *Bio Science*, 2003, 53(5): 450-452.
- 39 PADIAN K, DIAL K P. Origin of flight: could "four-winged" dinosaurs fly? [J]. *Nature*, 2005, 438: E3.
- 40 CHATTERJEE S, TEMPLIN R J. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 104(5): 1576-1580.
- 40 ZHANG F C, ZHOU Z H. Leg feathers in an Early Cretaceous bird[J]. *Nature*, 2004, 431: 925.
- 42 CHRISTIANSEN P, BONDE N. Body plumage in *Archaeopteryx*: a review, and new evidence from the Berlin specimen[J]. *Comptes Rendus Palevol*, 2004, 3: 99-118.
- 43 NICK LONGRICH. Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*[J]. *Paleobiology*, 2006, 32(3): 417-431.
- 44 CLARKE J A, ZHOU Z H, ZHANG F C. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*[J]. *Journal of Anatomy*, 2006, 208: 287-308.
- 45 周忠和, 张福成. 中国中生代鸟类概述[J]. *古脊椎动物学报*, 2006, 44(1): 74-98.

Study on the Origin of Bird Flight

LI Zhiheng^①, ZHANG Yuguang^②, ZHOU Zhonghe^③

①Graduate Student, ③Professor, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China; ②Associate Professor, Department of Paleontology, Beijing Natural History Museum, Beijing 100050, China

Abstract The origin of bird flight is a disputed issue in the field of evolutionary biology over past decades. The initial study mostly focused on the discussion of the evolutionary path (e.g., the cursorial versus arboreal hypothesis) for bird flight, and more recently, more studies have been made concerning the transitions of key flight structure such as skeletons and muscles in the process of the origin of the flight of birds. A brief introduction of the history of the study of bird flight and a summary of some recent studies in this area are provided in this paper. Also, a summary introduction in the recent progress and existing debate from the two aspects mentioned above are given.

Key words birds, origin of flight, cursorial hypothesis, arboreal hypothesis, key structure

(责任编辑: 嘉羽)

(上接第 22 页)

①Professor, ②Associate Professor, ③Engineer, State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming in the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, CAS; Northwest Sci-tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, Shaanxi, China

Abstract Water and Soil loss as the root of many natural disasters has many disadvantages on environment. The total soil loss area of the world is more than 25 million square kilometer and in China is 3.56 million square kilometer. Since the year of 1945, 0.92 million square kilometer soil loss area has been treated and 0.113 million square kilometer basic farmland has been built. Soil loss as an all-around systematic design is the lifeline of mountainous area development, the root of land reclamation and river regulation, the basic

of the development of economy and society, the China's basic national policy that we should long adhere to. From the development of one hundred years, the scientific system of soil and water conservation with Chinese character has been built. In 21 century the science and technology research of soil and water conservation has a chance for advancement and at the same time face some challenges. Under the system analysis of development actuality and questions of soil and water conservations in China, the development stratagem, task, target and key measures of 10~15 years about soil and water conservation in China have been brought forward.

Key words water and soil losses, soil and water conservation with chinese character, environmental protection, control measure

(责任编辑: 温文)