

中国中生代鸟类后肢骨骼的长度比例特征及栖息习性的分析

张玉光¹ 田晓阳² 李志恒³

(1 北京自然博物馆 北京 100050)

(2 广东省地质科学研究所 广州 510080)

(3 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要:通过对18目59科137例现生不同栖息习性鸟类的后肢3块骨骼(股骨、胫跗骨和跗跖骨)长度比例的观察和特征分析,推断出鸟类的栖息习性与后肢3块骨骼中各骨骼长度所占总长度的比例存在密切的关系。即在所有鸟类的后肢骨骼中,胫跗骨的长度占3块骨骼的比例为最大;地栖鸟类后肢骨骼中股骨的长度要短于跗跖骨;树栖鸟类后肢骨骼中股骨的长度要长于跗跖骨。鸟类后肢3块骨骼的长度比例特征是鸟类长期对栖息等行为适应的结果。在此基础上,对中国中生代14例鸟类的栖息习性进行了分析,利用三元投影的统计方法,并以国内外新生代(古近纪和新近纪)21例鸟类标本作为对比参考,得出辽西中生代不同类型鸟类的栖息行为特征:基干鸟类以树栖为主要习性,其中个别鸟类还具有攀援的习性,而反鸟类则是典型的树栖鸟类,今鸟类兼有树、地栖的习性。研究表明,在现行的鸟类系统发育框架下,树栖适应(及攀援)代表了鸟类演化历史中最原始的生活方式。这一结论也支持鸟类飞行的树栖起源假说。中生代鸟类栖息习性分异的多样性反映了早期鸟类演化过程中自身以及与其他同期生物在生态空间和食物资源的竞争的加剧和对环境的不断适应。

关键词:中国,中生代,鸟类,后肢比例,栖息习性

中图分类号:Q915.865 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2008)04-0317-13

1 前言

对于现生鸟类而言,后肢骨骼系统中股骨、胫跗骨和跗跖骨3块骨骼的长度比例差异与鸟类的栖息行为之间存在着密切的关系,特别是在判断和鉴定鸟类的栖息习性方面该特征具有指示性意义。Engels(1938)利用柱状图分析了鸮形目3种栖息习性不同的鸟类后肢3块骨骼的长度差异;Gatesy(1991)分析了地栖鸟类后肢3块骨骼的长度变化特征;Moreno和Carrascal(1993)探讨了山雀后肢骨骼长度的变化与生态行为的关系;Gatesy和Middleton(1997)对现生不同“目”鸟类后肢3块骨骼比例关系进行了三元投影统计分析。先前的工作仅是初步分析了个别鸟类后肢的3块骨骼及习性,尚未全面系统地探讨鸟类后肢3块骨骼特征与行为的关系。通常情况下,现生鸟类的分类体系中同一个科内不同属种的鸟类的

栖息习性是大体一致的;而个别同一个目中不同科级分类单元的鸟类的栖息习性则有地、树栖之别,反映在后肢3块骨骼的长度比例上也存在明显的差异(张玉光等,2008)。因此,利用鸟类后肢骨骼之间长度的变化特征判断其栖息习性是十分有效的,进而推广运用到中生代古鸟类栖息习性的判断中则更具实际的研究价值。

中国辽西等地发现的中生代古鸟类,以数量、种类多,保存相对完整为特点(Chang et al., 2003;周忠和、张福成, 2006a),为进一步通过宏观形态进行功能行为的探讨创造了条件。但中生代鸟类所采用的分类体系不同于现生鸟类及新生代(古近纪和新近纪)鸟类,不能根据分类位置进行栖息习性的推断。在这方面先前展开的工作分别是针对鸟类的趾骨长度、爪弧大小的变化以及跗跖骨远端的形态特征尝试古鸟类行为习性的研究(Hopson, 2001; Zhou and Farlow, 2001; 张玉光、田晓阳, 2006)。在此基础上对中国中生代后肢3块骨骼完整保存的鸟类进行栖息习性的探讨,将使早期鸟类习性的研究在方法和结论上得到进一步完善。

2 材料和方法

用于观察测量的现生鸟类样本共137例,涉及18目59科,基本涵盖了主要的鸟类不同生态类型,其中有典型的树栖鸟类61例,典型地栖鸟类73例,雀形目中栖息习性不确定鸟类3例。

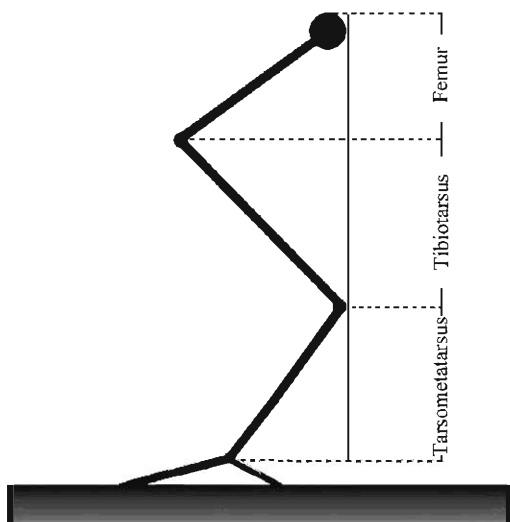


图1 鸟类后肢骨骼系统组成示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the avian hindlimb bones in lateral view

这些现生鸟类主要来自中国科学院古脊椎动物与古人类研究所以及北京自然博物馆的鸟类骨架材料,其中部分地域稀缺鸟类的测量参考Hopson(2001)的数据,分别来自美国芝加哥菲尔德博物馆、哈佛大学比较动物学博物馆、美国纽约自然历史博物馆、耶鲁大学自然博物馆和加利福尼亚大学脊椎动物博物馆(张玉光等,2008)。篇幅所限,文中不再列表。中国中生代白垩纪早期以产于辽西为主,同时具备完整后肢骨骼、便于观察和测量的基干鸟类和反鸟类标本有9例,今鸟类有5例,兼有1例德国巴伐利亚始祖鸟标本做对比(表1、2),标本主要来自中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和北京自然博物馆,以及南京地质古生物研究所、辽宁古生物博物馆和中国地质科学

院。新生代国内外鸟类标本共计21例(表3),其中国内的标本来自中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,国外的标本是依据文献获取的。所有的标本产地清楚,分类位置明确。同时利用游标卡尺测量股骨(femur)、胫跖骨(tibiotarsus)和跗跖骨(tarsometatarsus)

的长度(以各骨骼两端部的直线距离为准),精确到 0.1 mm(图 1)。选取鸟类后肢这 3 块骨骼为研究对象,根据测量结果进行制表、计算(表 1-3)。以股骨长度为基准,进行比率计算,得出 3 块骨骼的长度比例,之后利用 DeltaGraph 5 软件对所有的数据进行统计制图(图 2-5)。

表 1 早白垩世基干鸟类、反鸟类的后肢骨骼比较

Table 1 Comparison of hindlimb bone proportions of basal and enantiornithine birds from the Early Cretaceous (mm)

Species	Locality	Femur	Tibiotarsus	Tarsometatarsus	Proportion	Source of specimens
<i>Jeholornis prima</i>	Chaoyang, Liaoning	75	88	47	1.00:1.17:0.63	IVPP V 13274
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	Chaoyang, Liaoning	80	83	44	1.00:1.04:0.55	IVPP V 12698
<i>Archaeopteryx bavarica</i>	Solnhofen, Germany	70	90	48	1.00:1.29:0.69	Solnhofen specimen
<i>Confuciusornis sanctus</i>	Beipiao, Liaoning	47	54	25	1.00:1.15:0.53	IVPP V 11619
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	Chaoyang, Liaoning	29	32	21	1.00:1.10:0.72	IVPP V 12325
<i>Vescornis hebeiensis</i>	Fengning, Hebei	23.3	29.4	12.2	1.00:1.26:0.52	NJGP No 130722
<i>Longirostravis hani</i>	Yixian, Liaoning	20	25.5	14	1.00:1.28:0.70	IVPP V 11309
<i>Dapingfangornis sentisorhinus</i>	Dapingfang, Liaoning	23	29	16	1.00:1.26:0.70	LPM 00039
<i>Sinornis santensis</i>	Chaoyang, Liaoning	17.6	22.4	13.2	1.00:1.27:0.75	BPV 538a
Euenantiornithes gen. et sp. indet.	Changma, Gansu	24	29.2	20.3	1.00:1.22:0.85	CAGS - IG - 04 - CM - 007

表 2 早白垩世今鸟类的后肢骨骼比较

Table 2 Comparison of hindlimb bone proportions of ornithurine birds from the Early Cretaceous (mm)

Species	Locality	Femur	Tibiotarsus	Tarsometatarsus	Proportion	Source of specimens
<i>Liaoningornis longiditris</i>	Beipiao, Liaoning	26.4	32.6	14.2	1.00:1.24:0.54	IVPP V 11303
<i>Yanornis martini</i>	Chaoyang, Liaoning	52.0	78.0	38.0	1.00:1.50:0.73	IVPP V 12558
<i>Yixianornis grabaui</i>	Yixian, Liaoning	42.0	54.0	26.0	1.00:1.27:0.63	IVPP V 12631
<i>Hongshanornis longicresta</i>	Ningcheng, Nei Mongol	22.0	38.0	22.0	1.00:1.73:1.00	IVPP V 14533
<i>Archaeorhynchus spathula</i>	Yixian, Liaoning	37.0	42.0	20.0	1.00:1.14:0.54	IVPP V 14287

表 3 新生代鸟类的后肢骨骼比较

Table 3 Comparison of hindlimb bone proportions of birds from the Cenozoic (mm)

Species	Classification	Locality and horizon	Femur	Tibiotarsus	Tarsometatarsus	Proportion	Source of information
<i>Shandongornis shanwanensis</i>	Phasianidae	Shanwang, Shandong Miocene	45.0	56.0	34.0	1.00:1.24:0.76	Yeh, 1977
<i>Sinanas diatomas</i>	Anatidae	Shanwang, Shandong Miocene	50.0	88.0	40.0	1.00:1.76:0.80	Yeh, 1980
<i>Youngornis gracilis</i>	Rallidae	Shanwang, Shandong Miocene	35.0	47.5	27.0	1.00:1.36:0.77	Yeh, 1981
<i>Songzia heidangkouensis</i>	Gruiformes	Songzi, Hubei Eocene	19.0	34.0	24.0	1.00:1.79:1.26	Hou, 1990
<i>Pumiliornis tessellatus</i>	Gruiformes ?	Hessen, Germany	10.8	18.7	9.9	1.00:1.73:0.92	Mayr, 1999
	Charadriiformes	Middle Eocene	12	17.7	8.9	1.00:1.48:0.74	
<i>Qiluornis taishanensis</i>	Accipitridae	Shanwang, Shandong Miocene	12.3	18.3	12.0	1.00:1.49:0.98	Hou et al., 2000
<i>Eocoracias brachyptera</i>	Coraciiformes	Quercy, France Late Eocene	32.1	41.3	18.2	1.00:1.29:0.57	Mayr and Mourer-Chauvire, 2000
<i>Primobucco mcgrewi</i>	Coraciiformes	Paris Basin, France Eocene	19.0	26.7	13.1	1.00:1.41:0.69	Mayr et al., 2004
<i>P. perneri</i>			18.4	24.0	13.1	1.00:1.30:0.72	
<i>Fluvioviridavis platyrhamphus</i>	Fluvioviridavidae	Messel, Germany Middle Eocene	25.0	29.0 ~ 36.0	15.4	1.00:1.16 ~ 1.44:0.62	Mayr, 2005a
			24.3	34.2	13.5	1.00:1.41:0.56	
<i>Limnofregata azygosternon</i>	Fregatidae	Wyoming, USA Early Eocene	55.0	67.0	26.7	1.00:1.22:0.49	Olson and Matsuoka, 2005
			56.0	67.9	27.3	1.00:1.21:0.49	
			56.8	67.0	26.8	1.00:1.18:0.47	
<i>Parvigrus pohli</i>	Gruidae	Southern France Early Oligocene	62.8	99.2	71.9	1.00:1.58:1.15	Mayr, 2005b
<i>Gallinuloides wyomingensis</i>	Calliformes	Wyoming, USA Early Eocene	39.7	56.0	34.0	1.00:1.41:0.86	Mayr and Weidig, 2004
			41.0	56.4	34.2	1.00:1.38:0.83	
<i>Messelirrisor parvus</i>	Upupidae	Messel, Germany Middle Eocene	11.0	19.0	10.4	1.00:1.73:0.95	Mayr, 2000
<i>Tynskya eoacena</i>	Accipitridae	Messel, Germany Middle Eocene	29.0	45.4	24.6	1.00:1.57:0.85	Mayr, 2005c
<i>Strigogyps sapea</i>	Phorusrhacidae	France Germany Early Tertiary	95.8	155.3	81.9	1.00:1.62:0.86	Mayr, 2005d

3 结果与分析

就现生鸟类的栖息行为而言,主要有典型树栖、典型地栖和不确定三类(Hopson, 2001)。针对 137 例 18 目 59 科鸟类的栖息类型和后肢 3 块骨骼长度的比例分析(张玉光等, 2008), 得出如下的结论:

在所列的现生鸟类样本中,无论是个体大小的差异,还是分类位置的不同,鸟类的后肢 3 块骨骼长度特征均存在着一定的规律。所有观察分析的鸟类,后肢骨骼中胫跗骨在 3 块骨骼中为最长。以地栖或地面行走为主要特征的鸟类,股骨的长度要短于跗跖骨;而以树栖或习于树上跳跃、行走的鸟类,股骨长于跗跖骨。此外,众多的攀禽中也多是以树栖为主,只有猛禽类(raptatores)具有部分地栖、部分树栖的习性,且后肢 3 块骨骼的长度变化也分别与对应的栖息习性相一致。

从图 2 中投影点的分布区域可以看出,现生鸟类后肢 3 块骨骼分别占 3 块骨骼全长的百分比区域是:股骨为 16% ~ 36%, 胫跗骨为 38% ~ 55%, 跗跖骨为 16% ~ 42%。从中也可以得出:所有现生鸟类后肢 3 块骨骼的长度组成中,胫跗骨的较其他两块骨骼长,而股骨、跗跖骨的长度百分比组成变化范围相近。跗跖骨的长度百分比组成的变化范围略大些,这个结果可能与统计的样本有关,并不一定适用于所有的鸟类。在图 2 的放大图中,根据图例进一步可以看出树栖和地栖鸟类在 3 块骨骼的长度百分比组成上存在差异,并且有一定的规律。其中,树栖鸟类的股骨长度的百分比组成明显大于地栖鸟类,投影点集中在图的左侧,变化范围主要集中在 25% ~ 36%, 而地栖鸟类股骨长度的百分比组成投影点集中在图的右侧,主要变化范围为 16% ~ 30%。与此现象相对应的是地栖鸟类的跗跖骨长度的百分比组成明显大于树栖鸟类,投影点集中在图的右侧,变化范围主要为 26% ~ 37%, 而树栖鸟类跗跖骨长度的百分比组成投影点集中在图的左侧,主要变化范围为 16% ~ 28%。此外,雀形目中的 3 个栖息习性不确定样本的投影点比较靠近地栖鸟类,似乎说明它们在实际生活中,地栖的机会要多于树栖的机会。从图 2 中还可以直观地发现,用于统计的猛禽类样本的投影点在三元投影图中的分布比较分散。其中,股骨长度所占后肢 3 块骨骼长度最大百分比达到 33%, 投影点落于树栖鸟类投影点集中区域;跗跖骨长度所占后肢 3 块骨骼长度最大百分比达到 42%, 投影点落于地栖鸟类投影点集中区域。依此推断进一步得出猛禽既有树栖的类型,也有地栖的类型。

作为辽西鸟类中最为原始的基干鸟类,其中保存较好的有原始热河鸟(*Jeholornis prima*) (Zhou and Zhang, 2002a, 2003a)、朝阳会鸟(*Sapeornis chaoyangensis*) (Zhou and Zhang, 2002b, 2003b) 和圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*) (Hou et al., 1996, 2003; Martin and Zhou, 1998), 作为对比鸟类选取了德国的巴伐利亚始祖鸟(*Archaeopteryx bavaria*) (Wellnhofer, 1992)。在图 2 中反映出 4 例样本的后肢 3 块骨骼的三元投影集中在所有投影区域的左下侧,相对比较集中,说明这 4 例基干鸟后肢 3 块骨骼的长度组合特征较为相似。股骨的长度百分比变化为 34% ~ 39%, 跗跖骨的长度百分比变化为 20% ~ 24%, 其中朝阳会鸟股骨所占后肢 3 块骨骼的比例最大,巴伐利亚始祖鸟和原始热河鸟跗跖骨比例相近而且较大。4 例基干鸟类的三元投影点位于树栖鸟类的区域,

其栖息类型相比接近树栖,但与树栖鸟类的重叠程度不是很高。一方面反映出基干鸟类相对原始的栖息行为和现生树栖的鸟类还有差异,进而体现在后肢骨骼的长度组合比例上;另一方面也表明起源于兽脚类恐龙的早期鸟类在很多习性上近似于恐龙类,而这些恐龙总体上与鸟类在栖息行为上还存在本质的区别。从放大图显示,基干鸟类的投影点更加接近于树栖的猛禽类,有些攀援的特点,特别是始祖鸟更为接近。这与早期鸟类在树上攀援滑翔的习性接近(Zhou, 2006),从而也进一步支持了鸟类飞行的树栖起源假说。

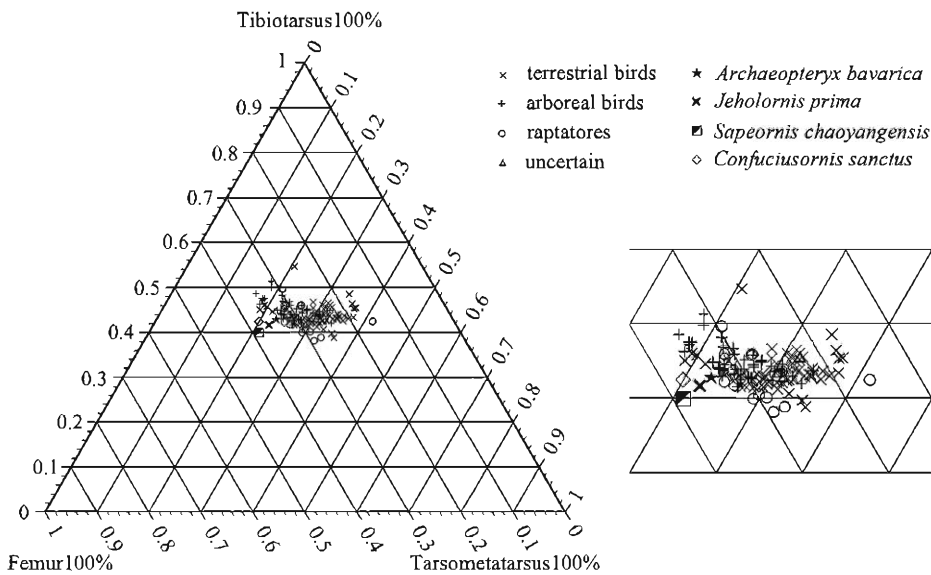


图2 基干鸟类与现生鸟类后肢骨骼比例的三元投影(左)及放大(右)

Fig. 2 Proportions of hindlimb bones of living birds and basal birds in ternary morphospace (left) and the close-up view (right)

反鸟类用于观测的共6例样本,包括朝阳长翼鸟(*Longipteryx chaoyangensis*) (Zhang et al., 2001)、河北细指鸟(*Vescornis hebeiensis*) (Zhang et al., 2004)、韩氏长嘴鸟(*Longirostravis hani*) (Hou et al., 2004)、棘鼻大平房鸟(*Dapingfangornis sentisorhinus*) (Li et al., 2006)、三塔中国鸟(*Sinornis santensis*) (Sereno and Rao, 1992)和Euenantiornithes gen. et sp. indet (Lamanna et al., 2006)。在图3的三元投影中,6例反鸟的投影点落在现生鸟类投影区域的左下侧。其中股骨的长度百分比变化为34%~36%,跗跖骨的长度百分比变化为19%~26%。图中经放大后显示出河北细指鸟股骨所占后肢3块骨骼的比例最大,Euenantiornithes gen. et sp. indet 跗跖骨所占后肢3块骨骼的比例最大。朝阳长翼鸟和Euenantiornithes gen. et sp. indet 虽然较为独立,但也分布在树栖鸟类的范围之中,其余3例鸟类主要与典型树栖鸟类和猛禽类重叠,韩氏长嘴鸟与棘鼻大平房鸟的投影点叠置,表明反鸟类具有树栖的习性,仅有河北细指鸟与地栖鸟类的投影点重合,但又十分靠近树栖鸟类的投影点,有关其栖息习性的确立尚需要辅助以其他证据来说明。

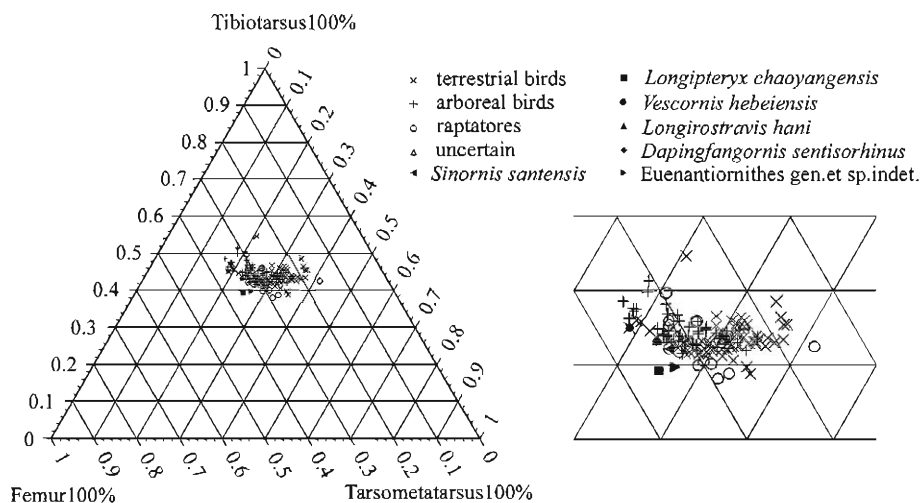


图3 反鸟类与现生鸟类后肢骨骼比例的三元投影(左)及放大(右)

Fig. 3 Proportions of hindlimb bones of living birds and enantiornithines in ternary morphospace (left) and the close-up view (right)

白垩纪早期鸟类中用于观测的今鸟类样本有 5 例,分别是长趾辽宁鸟 (*Liaoningornis longiditris*) (Hou, 1997; 侯连海等, 2003)、马氏燕鸟 (*Yanornis martini*) (Zhou and Zhang, 2001)、葛氏义县鸟 (*Yixianornis grabaui*) (Zhou and Zhang, 2001)、高冠红山鸟 (*Hongshanornis longicresta*) (Zhou and Zhang, 2005) 和匙吻古喙鸟 (*Archaeorhynchus spathula*) (Zhou and Zhang, 2006b)。在图 4 的三元投影中,5 例今鸟的投影点落在现生鸟类左侧的树栖区域和右侧的地栖投影区域,说明今鸟类后肢 3 块骨骼的长度比例发生了变化,从而使投影点变得不再集中,进而表明今鸟类的栖息习性在白垩纪早期已经出现分异。其中股骨的长度百分比变化为 26% ~ 38%,跗跖骨的长度百分比变化为 19% ~ 27%。图中放大后显示出匙吻古喙鸟股骨所占后肢 3 块骨骼的比例最大,高冠红山鸟跗跖骨所占后肢 3 块骨骼的比例最大。其中长趾辽宁鸟后肢骨骼的长度百分比投影点落在树栖鸟类的位置,而葛氏义县鸟完美地与地栖鸟类的投影点重合,马氏燕鸟则位于猛禽投影点之中。高冠红山鸟跗跖骨的比例明显加长,显然具有地栖鸟类跗跖骨长度比例的特点,同时在放大图中所示非常接近地栖鸟类的投影点;只有匙吻古喙鸟的投影点比较独立,类似于部分基于鸟类的三元投影位置。

新生代(古近纪和新近纪)鸟类的样本不仅数量多、保存完整,而且在个体的形态特征上与现生鸟类十分接近,同时也和中生代今鸟类在演化上存在密切关系。用于观测的 21 例样本分类体系也是按照现生鸟类分类的原则进行划分的,分别属于雉科、鸭科、秧鸡科、鹰科、佛法僧目、军舰鸟科、鹤科、戴胜科等,组成类型比较多样,其中有 5 例来自国内,其余的 16 例均来自国外(叶祥奎, 1977, 1980, 1981; 侯连海, 1990; 侯连海等, 2000; Mayr, 1999, 2000, 2005a, b, c, d; Mayr and Mourer-Chauvire, 2000; Mayr and Weidig, 2004; Mayr et al., 2004; Olson and Matsuoka, 2005)。图 5 中 21 个投影点的分布规律基本

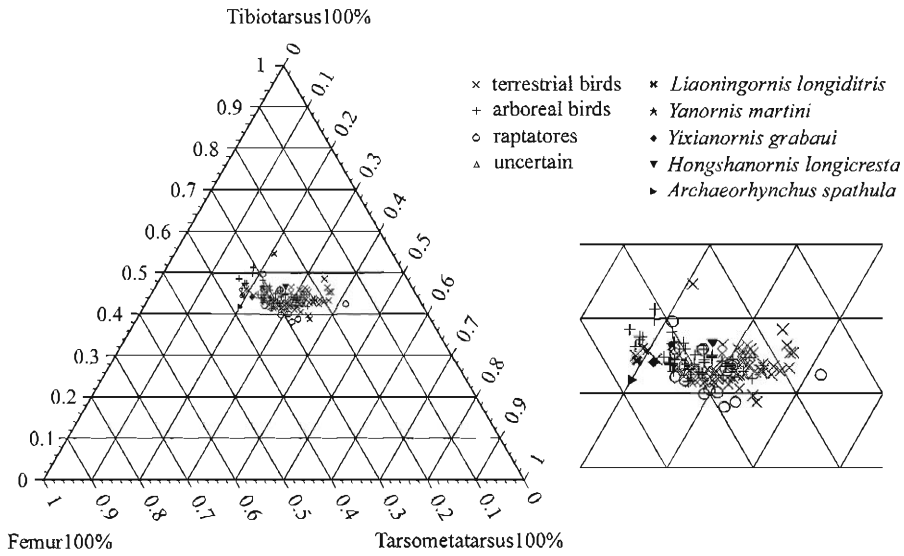


图4 今鸟类与现生鸟类后肢骨骼比例的三元投影(左)及放大(右)

Fig. 4 Proportions of hindlimb bones of living birds and ornithurines in ternary morphospace (left) and the close-up view (right)

上与现生鸟类一致,没有明显的偏离,而且集中程度也不是很高,说明栖息习性发生明显的多样性分异。其中股骨的长度百分比变化为 24% ~ 38%,跗跖骨的长度百分比变化为 18% ~ 32%。这些化石样本所反映的新生代鸟类的栖息行为既有典型树栖类型,也有典型地栖类型,还有猛禽类的攀援习性。通过图 5 与图 2、3、4 不同鸟类后肢 3 块骨骼长度百分点投影对比表明,中国中生代古鸟类栖息习性从今鸟类开始逐步分化,特别是到了新生代之后,鸟类的栖息习性分化明显,而且从白垩纪早期今鸟类在后肢长度比例的分布规律上与新生代鸟类较为一致,也进一步说明中生代今鸟类与现生鸟类具有较近的亲缘关系。

从上述 4 类鸟化石与现生鸟类进行的后肢 3 块骨骼长度比例变化的对比中可以看出(图 5、6):基干鸟类、反鸟类股骨长度占后肢骨骼的比例较大,分别为 34% ~ 39% 和 34% ~ 36%,而且变化范围较为集中;今鸟类和新生代鸟类股骨长度占后肢骨骼的比例逐渐变小,分别为 26% ~ 38% 和 24% ~ 38%,但变化范围在不断扩大。与之对应的是今鸟类和新生代鸟类跗跖骨长度占后肢骨骼的比例逐渐加大,分别为 19% ~ 27% 和 18% ~ 32%;而基干鸟类、反鸟类跗跖骨长度占后肢骨骼的比例分别为 20% ~ 24% 和 19% ~ 26%,较之股骨所占比例在逐渐减小,说明基干鸟类和反鸟类后肢骨骼的组合特征相似,而且类似于现生树栖鸟类,基干鸟类中有些类似现生猛禽类攀援的习性,而反鸟类则是接近于典型树栖鸟类;今鸟类、新生代鸟类的栖息习性十分近似现生鸟类,既有树栖类型,也有地栖类型,部分还有攀援的习性。根据后肢骨骼长度比例来判断鸟类的栖息行为与依据鸟类跗跖骨远端滑车的特征所得结论比较统一(张玉光、田晓阳,2006)。作为鉴定鸟类栖息习性的特征而言,后肢 3 块骨骼的比例特点同样具有指示意义。

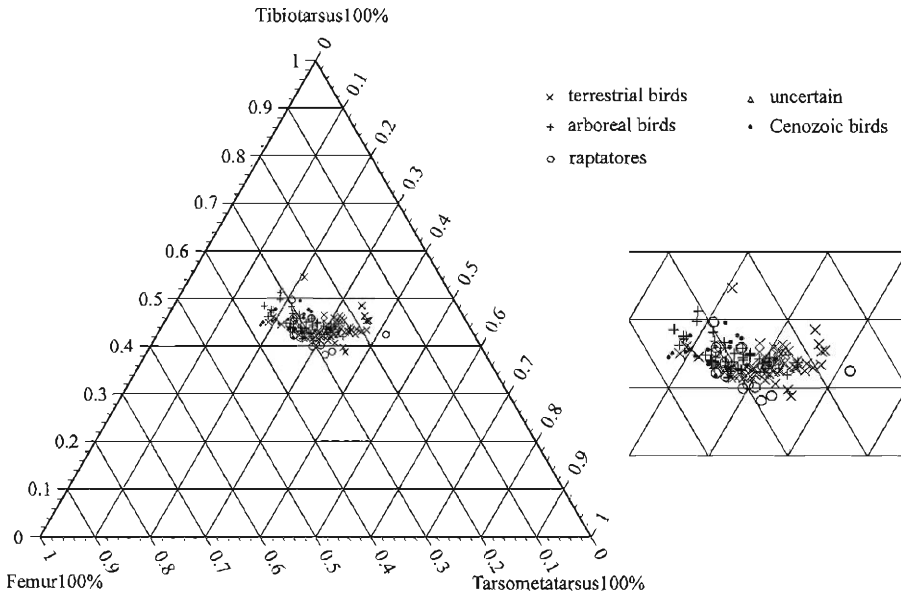


图 5 新生代鸟类与现生鸟类后肢骨骼比例的三元投影(左)及放大(右)

Fig. 5 Proportions of hindlimb bones of living birds and Cenozoic birds in ternary morphospace (left) and the close-up view (right)

4 中国中生代鸟类栖息习性的分析

根据鸟类后肢骨骼的长度比例判断中生代鸟类栖息习性和演化是建立在大量新生代(古近纪和新近纪)和现生不同门类鸟类的观察和测量统计的基础上,具有一定的可比性,同时还具有成熟的实验基础和理论依据。

以树栖或攀援为主的基干鸟类和树栖的反鸟类,以及部分树栖的今鸟类,后肢骨骼的长度比例特征所反映的较长的股骨可以将来自身体部位的力量充分向下传导,再通过调节以脚趾为支点形成的后肢3块骨骼的力臂,能够使鸟类身体保持平衡,从而使树栖鸟类在栖息地更加灵活和适意地停留,也使得栖树鸟类对停留地有更大的选择性。这些现生栖树鸟类所具有的特征在中生代的树栖鸟类中有突出的表现,因此说明早期鸟类的骨骼形态发育特征决定这些鸟类是以栖树(或攀援)为主要的栖息方式。

中生代树栖鸟类的上述结论与通过其他形态特征(如第1趾骨的位置、不同趾节长度变化、翼部特征及跗跖骨等)进行鉴定判断得出的树栖鸟类的结论是一致的,如早期原始的始祖鸟、热河鸟、会鸟和孔子鸟等基干鸟类的栖息行为可能经历了由攀援逐渐向树栖习性转化的过程。而之后个体相比较小的反鸟类如长翼鸟、细指鸟、长嘴鸟则是典型的树栖鸟类。与基干鸟类相比而言,它们翼翅长度缩短、第1趾骨位置靠下、出现形态结构完美的树栖趾(周忠和、张福成, 2006a)。由大量基干鸟类、反鸟类反映出在鸟类演化的早期

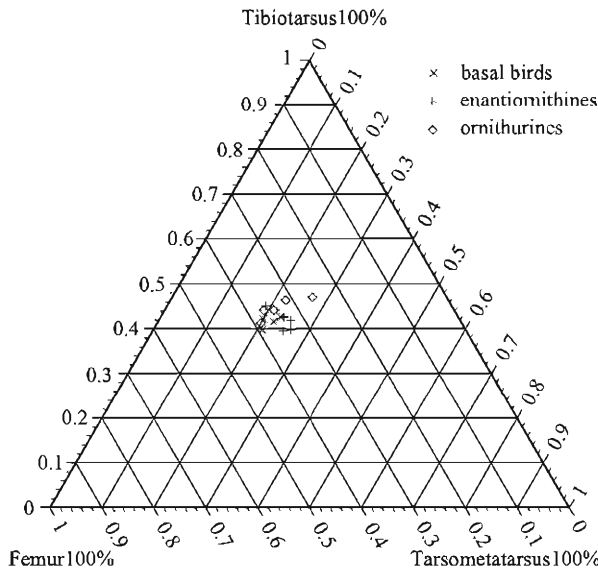


图6 基干鸟类、反鸟类和今鸟类后肢骨骼比例的三元投影
 Fig. 6 Proportions of hindlimb bones of basal birds, enantiornithines and ornithurines in ternary morphospace

它们普遍具有较强的树栖能力,同时也间接表明早期的原始鸟类生活在比较开阔的森林中或茂密的森林环境。只有如此,它们才能够完成攀援或实现栖树的行为。所以,早期基干鸟类和反鸟类对树栖的适应代表了鸟类演化中的原始生活方式,也支持了鸟类飞行的树栖起源假说。

今鸟类中适于地栖的类型,后肢骨骼长度特征所表现的与其栖息行为相适应的特征是:股骨短于跗跖骨,表明地栖鸟类在生活过程中要借助长的跗跖骨在地面产生较快的行走速度,同时跗跖骨的加长也可缓冲地栖鸟类在快速行走中因突然减速而产生的惯性,从而可以在快速行走或奔跑时起到保护身体的作用,也有利于鸟类调整姿势,实现

平稳停留,而后肢骨骼中股骨和胫跖骨是不直接来完成这一行为的。此外,鸟类对于地面行走或地栖的长期适应,导致后肢骨骼发生较大程度的延长,一般延长部分出现在远端的跗跖骨上(Engels, 1938),也进一步促成地栖鸟类的跗跖骨要长于股骨。

其次,今鸟类中如燕鸟、义县鸟、红山鸟等腿骨纤细而延长,趾骨的弯曲度逐渐减小,这些骨骼形态特征的变化还与今鸟类生态空间的拓宽有直接的关系,它们不仅能够适应森林环境,而且还能够在开阔的湖岸地带生活,使得今鸟类的分布范围和生存空间不断扩大(周忠和、张福成, 2006a)。早白垩世大量适应湖岸生活方式鸟类的发现,说明白垩纪早期今鸟类栖息习性已经发生明显多样的转变。但对于白垩纪早期今鸟中的辽宁鸟而言,仍旧保持着树栖的习性(Hou et al., 1996),似乎也能够说明今鸟类栖息习性的转变发生在白垩纪早期。此外,食性广泛的今鸟类也只有在广阔的生境中才能够获取到更加充足和高营养的食物资源,因为在开放的环境中对食物资源的竞争相对较小,结合上述分析认为中生代只有今鸟类具备这种开拓生活空间的能力(Zhou, 2004, 2006; Zhou et al., 2004; 周忠和、张福成, 2006a)。

除此之外,鸟类后肢3块骨骼中最长的胫跖骨,在所有不同时代和不同类型的鸟类中,长度比例上都具有较相似的特征。胫跖骨在鸟类栖息活动(地栖和树栖)的过程中起着“桥梁杠杆”的作用。它通过关节和肌肉组织连接着上下端的骨骼,不仅便于辅助调整鸟类栖息时身体的姿势,还可以通过传导力量、调整重心使鸟类更好地栖息停留。

致谢 本文得到中国科学院古脊椎动物与古人类研究所周忠和研究员的指导。在收集标

本时,曾得到古脊椎所标本部娄玉山先生的支持和帮助;北京自然博物馆王宇先生协助笔者采集部分鸟类标本,谨此致谢。

HINDLIMB BONE PROPORTIONS OF CHINESE MESOZOIC BIRDS AND THEIR IMPLICATIONS FOR PERCHING HABITS

ZHANG Yu-Guang¹ TIAN Xiao-Yang² LI Zhi-Heng³

(1 *Beijing Natural History Museum Beijing 100050 towyu@sohu.com*)

(2 *Institute of Geological Sciences of Guangdong Province Guangzhou 510080*)

(3 *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044*)

Key words China, Mesozoic, bird, hindlimb proportion, perching habit

Abstract

Statistic analyses of the proportions of the three major bones of the hindlimb (femur, tibiotarsus and tarsometatarsus) from 137 skeletons belonging to 59 families of 18 orders of living birds with different perching habits show that they can be used as a good indicator of their living styles. Measurements of the length of the hindlimb bones indicated that the tibiotarsus is invariably the largest among the three major leg bones. We also found that the femur is shorter than the tarsometatarsus in terrestrial birds while the reverse is true in arboreal birds. We also analyzed the leg bone proportions of 14 species of Mesozoic birds from the Early Cretaceous of China by using ternary diagrams and comparison with 21 specimens of Cenozoic (Paleogene and Neogene) birds, and concluded that the Early Cretaceous enantiornithines are typical arboreal birds, more basal birds from the Mesozoic are mainly arboreal with some adapted for scansorial life, and the ornithurines are characterized by both arboreal and terrestrial adaptations. Our work, combined with the phylogenetical framework of bird evolution, confirms that the arboreal adaptation represents a primitive condition for early birds, which provides further evidence for the arboreal hypothesis of the origin of bird flight. The differentiation of the perching habits of early birds demonstrates that they expanded their ecological niches and food resources during the competitions among themselves and with contemporaneous vertebrates.

References

- Chang M M, Chen P J, Wang Y et al., 2003. The Jehol Biota. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers. 1–208
- Engels W L, 1938. Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of geococcyx. *J Morph*, **63**(2): 207–217
- Gatesy S M, 1991. Hind limb scaling in birds and other theropods: implications for terrestrial locomotion. *J Morpho*, **209**(1): 83–96
- Gatesy S M, Middleton K M, 1997. Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotion diversity. *J Vert Paleont*, **17**(2): 308–329
- Hopson J A, 2001. Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. In: Gauthier J, Gall L F eds. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Yale University Press. 211–235
- Hou L H (侯连海), 1990. An Eocene bird from Songzi, Hubei Province. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **28**(1): 34–42 (in Chinese with English abstract)
- Hou L H, 1997. A carinate bird from the Upper Jurassic of western Liaoning, China. *Chinese Sci Bull*, **42**(5): 413–416
- Hou L H, Chiappe L M, Zhang F C et al., 2004. New Early Cretaceous fossil from China documents a novel trophic specialization for Mesozoic birds. *Naturwissenschaften*, **91**: 22–25

- Hou L H (侯连海), Chuong C M (钟正明), Yang A S (杨恩生) et al., 2003. Fossil Birds of China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 1–234 (in Chinese)
- Hou L H, Martin L D, Zhou Z H et al., 1996. Early adaptation radiation of birds: evidence from fossils from northeastern China. *Science*, **274**: 1164–1167
- Hou L H (侯连海), Zhou Z H (周忠和), Zhang F C (张福成) et al., 2000. A new vulture from the Miocene of Shandong, eastern China. *Vert Palasiat (古脊椎动物学报)*, **38**(2): 104–110 (in Chinese with English abstract)
- Lamanna M C, You H L, Harris J D et al., 2006. A partial skeleton of an enantiornithine bird from the Early Cretaceous of northwestern China. *Acta Palaeontol Pol*, **51**(3): 423–434
- Li L, Duan Y, Hu D Y et al., 2006. New coenantiornithid bird from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. *Acta Geol Sin*, **80**(1): 38–41
- Martin L D, Zhou Z H, 1998. *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. *Naturwissenschaften*, **85**: 286–289
- Mayr G, 1999. *Pumiliornis tessellatus* n. gen. n. sp., a new enigmatic bird from the Middle Eocene of Grube Messel (Hessen, Germany). *Cour Forsch – Inst Senckenberg*, **216**: 75–83
- Mayr G, 2000. Tiny hoopoe-like birds from the Middle Eocene of Messel (Germany). *Auk*, **117**(4): 964–970
- Mayr G, 2005a. A *Fluvioiridavis*-like bird from the Middle Eocene of Messel, Germany. *Can J Earth Sci*, **42**: 2021–2037
- Mayr G, 2005b. A chicken-sized crane precursor from the Early Oligocene of France. *Naturwissenschaften*, **92**: 389–393
- Mayr G, 2005c. The postcranial osteology and phylogenetic position of the Middle Eocene *Messelastur gratulator* Peters, 1994—A morphological link between owls (Strigiformes) and falconiform birds? *J Vert Paleont*, **25**(3): 635–645
- Mayr G, 2005d. “Old world phorusrhacids” (Aves, Phorusrhacidae): a new look at *Strigogyps* (“*Aenigmavis*”) *sapea* (Peters, 1987). *PaleoBios*, **25**(1): 11–16
- Mayr G, Mourer-Chauvire C, 2000. Rollers (Aves: Coraciiformes s. s.) from the Middle Eocene of Messel (Germany) and the Upper Eocene of the Quercy (France). *J Vert Paleont*, **20**(3): 533–546
- Mayr G, Mourer-Chauvire C, Weidig I, 2004. Osteology and systematic position of the Eocene Primobucconidae (Aves, Coraciiformes *sensu stricto*), with first records from Europe. *J Syst Palaeont*, **2**(1): 1–12
- Mayr G, Weidig I, 2004. The Early bird *Gallinuloides wyomingensis*—a stem group representative of Galliformes. *Acta Palaeontol Pol*, **49**(2): 211–217
- Moreno E, Carrascal L M, 1993. Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach. *Ecology*, **74**(7): 2037–2044
- Olson S L, Matsuoka H, 2005. New specimens of the Early Eocene frigatebird *Limnofregata* (Pelecaniformes: Fregatidae), with the description of a new species. *Zootaxa*, **1046**: 1–15
- Sereno P C, Rao C G, 1992. Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, **255**: 845–848
- Wellnhofer P A, 1992. A new specimen of *Archaeopteryx* from the Solnhofen Limestone. In: Campbell K E Jr ed. Papers in Avian Paleontology—Honoring Pierce Brodkorb. *Nat Hist Mus Los Angeles County Sci Ser*, **36**: 3–23
- Yeh H K (叶祥奎), 1977. First discovery of Miocene bird in China. *Vert Palasiat (古脊椎动物学报)*, **15**(4): 244–248 (in Chinese with English abstract)
- Yeh H K (叶祥奎), 1980. Fossil birds from Linqiu, Shandong. *Vert Palasiat (古脊椎动物学报)*, **18**(2): 116–125 (in Chinese with English abstract)
- Yeh H K (叶祥奎), 1981. Third note on fossil bird from Miocene of Linqiu, Shandong. *Vert Palasiat (古脊椎动物学报)*, **19**(2): 149–155 (in Chinese with English abstract)
- Zhang F C, Ericson P G P, Zhou Z H, 2004. Description of a new enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Hebei, northern China. *Can J Earth Sci*, **41**: 1097–1107
- Zhang F C, Zhou Z H, Hou L H et al., 2001. Early diversification of birds—Evidence from a new opposite bird. *Chinese Sci Bull*, **46**(11): 945–949

- Zhang Y G (张玉光), Li Z H (李志恒), Tian X Y (田晓阳), 2008. Hindlimb segment morphology and locomotion in birds: length proportion characteristics and functions. *Sichuan J Zool (四川动物)*, **27**(4): 497–505 (in Chinese with English abstract)
- Zhang Y G (张玉光), Tian X Y (田晓阳), 2006. Statistic analysis of the tarsometatarsus morphology of Mesozoic birds from Western Liaoning, China and its implications. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **44**(4): 297–306 (in Chinese with English abstract)
- Zhou Z H, 2004. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, **91**: 455–471
- Zhou Z H (周忠和), 2006. Adaptive radiation of the Jehol Biota and its evolutionary ecological background. In: Rong J Y, Fang Z J, Zhou Z H et al. eds. *Originations, Radiation and Biodiversity Changes—Evidences from the Chinese Fossil Record*. Beijing: Science Press. 943–945 (in Chinese with English summary)
- Zhou Z H, Clarke J, Zhang F C et al., 2004. Gastroliths in *Yanornis*: an indication of the earliest radical diet-switching and gizzard plasticity in the lineage leading to living birds? *Naturwissenschaften*, **91**: 571–574
- Zhou Z H, Farlow J O, 2001. Flight capability and habits of *Confuciusornis*. In: Gauthier J, Gall L F eds. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Yale University Press. 237–254
- Zhou Z H, Zhang F C, 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chinese Sci Bull*, **46**(15): 1258–1264
- Zhou Z H, Zhang F C, 2002a. A Long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, **418**: 405–409
- Zhou Z H, Zhang F C, 2002b. Largest bird from the Early Cretaceous and its implications for the earliest avian ecological diversification. *Naturwissenschaften*, **89**: 34–38
- Zhou Z H, Zhang F C, 2003a. *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften*, **90**: 220–225
- Zhou Z H, Zhang F C, 2003b. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Can J Earth Sci*, **40**: 731–747
- Zhou Z H, Zhang F C, 2005. Discovery of a new ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proc Natl Acad Sci USA*, **102**(52): 18998–19002
- Zhou Z H (周忠和), Zhang F C (张福成), 2006a. Mesozoic birds of China – a synoptic review. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **44**(1): 74–98
- Zhou Z H, Zhang F C, 2006b. A beaked basal ornithurine bird (Aves, Ornithurae) from the Lower Cretaceous of China. *Zool Scrip*, **35**: 363–373