

基于形态对比和统计分析的中生代鸟类 栖息行为的识别和判断

张玉光^{1,2)}, 刘迪^{2,3)}, 李志恒⁴⁾, 李岩⁵⁾, 刘庆国^{2,3)}

1) 北京自然博物馆, 中国北京, 100050;

2) 中国科学院脊椎动物进化系统学重点实验室, 中国北京, 100044;

3) 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国北京, 100044;

4) 美国德克萨斯州立大学杰克逊地球科学学院, 美国奥斯丁, 德州, 78712;

5) 甘肃省博物馆, 中国兰州, 730050

内容提要: 鸟类栖息行为是鸟类重要的生活习性,与鸟类后肢骨骼的形态结构之间存在密切的适应演化关系,而中生代鸟类栖息行为的分析推断也是古鸟类学研究的热点。文中通过对大量现生鸟类的后肢骨骼系统进行形态学对比、统计学分析,分别以后肢3块骨骼的长度变化、跗跖骨远端跗骨滑车的特征差异、第Ⅲ趾趾节长度变化规律和第Ⅲ脚爪爪弧的弧度大小为研究对象,并与其对应的栖息行为分别进行分析判断,然后将判断特征和有效变量运用于中生代鸟类栖息行为的推理中。通过系统的分析研究,对中生代鸟类的栖息行为得出如下的推断:大量基于鸟类的栖息习性是以攀援为主,只有少数可以树栖生活,反鸟类的栖息习性十分接近树栖鸟类,今鸟类的栖息行为兼有树栖、地栖的习性。

关键词: 形态特征;统计分析;栖息行为;后肢骨骼;中生代;古鸟类

对中生代鸟类的形态及行为的研究是近十多年来古鸟类学研究的热点,而且化石材料主要集中于以中国辽西地区为主,兼有冀北、内蒙古和甘肃等地产出的热河生物群中的大量鸟类化石(周忠和, 2006)。在研究过程中,多数学者着手于古鸟类的形态分类学的研究,而且已经初步建立起中生代鸟类类群的分类体系,但有关中生代鸟类功能行为(如飞行、栖息等)的研究还没有系统全面地展开。基于此,近几年笔者开展了这方面的尝试性工作,而且摸索出一些有效的研究方法,并取得了一些初步的认识。

中生代鸟类在中国以白垩纪早期的鸟类为多见,目前已经发表的鸟类约有32属39种(You et al., 2005; 周忠和, 2006; Gao et al., 2008; Li et al., 2008; Morschhauser et al., 2009; O'Connor et al., 2009, 2010; Zhang et al., 2008; Provini et al., 2009; Zhou et al., 2005, 2006, 2008, 2009, 2010),虽然在文中也曾涉及到各自鸟类行为的简要探讨,

但没有在方法和理论上对这些中生代鸟类深入研究。而中生代鸟类栖息行为的研究将是进一步复原中生代鸟类多彩的世界必不可少的重要环节,同时也是探讨早期鸟类栖息行为演化的关键要素。所以,研究中生代鸟类栖息等行为对于全面认识中生代鸟类的生态习性显得至关重要。

中生代的鸟类在形态和功能行为表现上明显不同于新生代的古鸟类。由于新生代的鸟类的形态、功能上已完全接近现生鸟类,并且也沿用现生鸟类的分类体系,所以,有关新生代的古鸟类其栖息行为通过对现生鸟类系统分类的认识和生活行为的观察便可得知。而中生代鸟类,一方面保存成为化石的数量和种类十分有限;另一方面,作为化石鸟类多数仅是骨骼的保留。因此,反映鸟类栖息行为和习性的信息也因特殊的保存形式而几尽消失,于是只能借助于仅存的骨骼化石进行深入分析研究,通过间接地了解并获取其栖息等相关行为的特性证据。

中生代鸟类栖息行为的特征最直接地体现在鸟

注:本文为国家自然科学基金资助项目(编号40872005)、北京市自然科学基金资助项目(编号5092010)、北京市科学技术研究院“萌芽后续”人才培养计划项目(编号2009-4)、中国科学院脊椎动物进化系统学重点实验室开放课题研究基金(编号2010LESV008)的成果。

收稿日期:2010-03-12;改回日期:2010-04-29;责任编辑:章雨旭。

作者简介:张玉光,男,1971年生。博士,副研究员。主要从事古脊椎动物学及鸟类学研究。Email: towyu@sohu.com。

类后肢骨骼形态和组成系统中。笔者通过大量观察、对比现生鸟类栖息习性的差异,进一步分析其对应骨骼的多样性特征,认为后肢三块肢骨的长度比例等组合特征、跖跗骨远端滑车(即跖骨远端的关节头呈滑车状,关节窝正中生有矢状方向的嵴,与关节头的沟相对应)的不同形态模式和远端趾骨的长度变化规律以及末端爪弧的弧度变化特点均不同程度地反映出鸟类栖息行为的差别,以此可作为系列较为可行而有效的判断指标。同时依据古生物学“将今论古”的法则,将这些分析判断“元素”对应于中生代鸟类栖息习性的分析中,进而运用于判断早期鸟类栖息习性的演化和不同分类单元鸟类的栖息行为的推理,在理论和方法上都是比较可取的。

1 现生鸟类不同栖息行为的形态学指示特征

现生鸟类按照栖息习性划分通常有典型的树栖鸟类和典型地栖鸟类,以及攀缘性鸟类(郑光美,1995;刘凌云,1997)。用于鸟类后肢骨骼特征与栖息习性研究所观察的现生鸟类样本共400多例,涉及到多数鸟类的科目种类,基本涵盖了主要的鸟类不同生态类型。

1.1 鸟类后肢3块骨骼的长度比例组合特征

在现生鸟类中,与栖息习性密切相关的后肢3块骨骼(分别为股骨—Femur、胫跗骨—Tibiotarsus和跖跗骨—Tarsometatarsus)的长度比例也产生了明显的适应演化(图1)。早在1938年,就有国外学者发现存在此种现象,同时具有一定的规律。专门针对鸮形目中走鸮后肢骨骼的比例来研究鸟类对行走的适应。结论是:树栖的美洲鸮的股骨比跖跗骨长,树栖的犀鸮股骨接近跖跗骨长,但地栖的走鸮股骨明显要比跖跗骨短(Engels,1938)。但之后若干年间该项工作系统的研究一直没有进行。基于此,笔者通过对大量不同门类的现生鸟类观察对比后得出,后肢3块骨骼的不同长度比例的组合将会直接影响到鸟类栖息习性。

根据对18目59科137例现生鸟类的后肢3块骨骼的长度测量分析认为存在如下的普遍规律:现生鸟类中后肢骨骼中胫跗骨的长度占3块骨骼为最长。其次以地栖或地面行走为主要特征的鸟类,后肢中股骨的长度要短于跖跗骨。相适应的功能是胫跗骨起到“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使鸟类更

好地栖息停留(图1)。而以树栖或习于树上跳跃、行走的鸟类,后肢中股骨的长度要长于跖跗骨。与之相适应的功能是较长的股骨可以将来自鸟类身体部位的力量向下传导,再通过调节以脚趾为支点形成的后肢三段骨骼的力臂,能够使鸟类身体在栖息地保持平衡,从而使树栖鸟类在栖息地更加灵活和随意地停留,也使得栖树鸟类对停留地有更大的选择性(图1)。攀禽类因生活习性介于前两类鸟类之间,故股骨与跖跗骨长度比较也是在二者之间变化的。其中除了有些种类可以实现在树上的抓握外,有些种类则能够在地面奔跑,快速捕获猎物(张玉光,2004)。此外,根据后肢3块骨骼长度测量的变量数据,利用统计分析所得出的三元投影图也反映出同样的行为规律和习性特征(张玉光等,2008a)。

1.2 鸟类跖跗骨远端的形态学特征

在鸟类后肢骨骼系统中,接近下端趾骨的跖跗骨为1块完全愈合的骨骼,这亦成为鸟类特有的唯一骨骼结构,并以此与其他四足动物(跖骨、跖骨由多块分离的骨骼组成)区别开来,这种特有的骨骼与鸟类的飞行和栖息是分不开的(郑光美,1995;刘凌云等,1997)。

周忠和(1995)曾对美国国家自然博物馆中的103个现生鸟类标本的跖跗骨进行过比较观察,结果发现:3个跖骨滑车高度比较接近的鸟类通常为树栖性鸟类,而地栖性鸟类3个跖骨滑车的高度存在一定的差异。笔者通过对150余例现生鸟类跖跗骨的形态观察,发现跖跗骨远端跖骨滑车的形态和位置特征同栖息习性的差别有着对应关系,即地栖

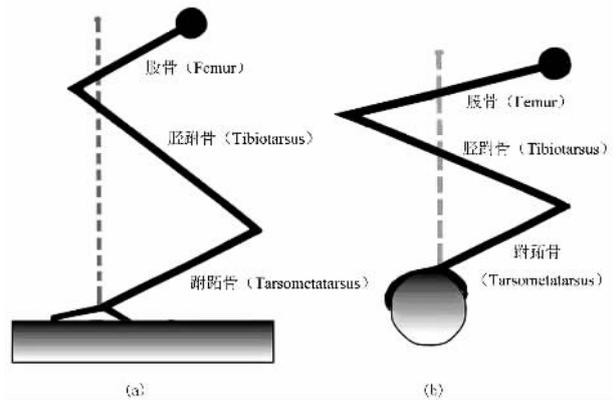


图1 鸟类后肢骨骼的组合特征

Fig. 1 The combination characteristics of Avian hindlimb bones

(a) 地栖鸟类; (b) 树栖鸟类

(a) terrestrial birds; (b) arboreal birds

性鸟类的跗跖骨远端由第Ⅱ、第Ⅲ、第Ⅳ跖骨滑车组成典型的“三角”模式;而树栖性鸟类的跗跖骨远端则是由位于同一平面位置的第Ⅱ、第Ⅲ、第Ⅳ跖骨滑车组成典型的“滚轴”模式(图 2);攀援性鸟类的跗跖骨远端滑车组合更为接近树栖性鸟类。鸟类跗跖骨远端的特征可以作为判断鸟类栖息习性的、具有指示意义的依据(张玉光,2006a)。

此外,还对跗跖骨的形态变化采用了统计学分析,结合有效的形态变量进行测量的数据,利用因子分析中主成分提取,进一步核定了跗跖骨远端影响栖息习性的重要“元素”,即第 1 主成分中以第Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ三个滑车宽度贡献为主;第 2 主成分中第Ⅱ跖骨滑车位置前后、上下和第Ⅳ跖骨滑车位置前后贡献最大(张玉光等,2006b)。结合跗跖骨形态分析后说明第 1 主成分主要反映的是鸟类跗跖骨远端滑车的形态结构宽度的大小变化,而第 2 主成分更多的是反映鸟类跗跖骨远端三个滑车相互间组合的形态变化。

影响鸟类栖息行为的跗跖骨远端的形态特征同依据对跗跖骨形态变量测量结果的统计学分析所得结果是一致吻合的。

1.3 鸟类趾骨的长度变化特征

鸟类一般有第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ四个趾骨,以前端第

Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ趾为例,通常第Ⅲ趾最长,但少数个别鸟类第Ⅳ趾最长。每个趾骨是由不同的趾节组成,因适应不同的功能,特别是由于栖息类型的差别,而使鸟类趾节的变化具有一定的规律。

Hopson(2001)曾对 191 例现生鸟类的第Ⅲ趾不同趾节进行测量比较,对比发现:现生鸟类中的猛禽类、树栖鸟类和攀爬树干和岩石的鸟类,第 2、3、4 趾节要比最近端的趾节长;而典型的地栖或地面行走鸟类,向远端是不断缩短的。笔者也对大量现生鸟类针对第Ⅲ趾不同趾节长度进行测量比较,得出:树栖或攀援性鸟类的趾节变化是从第 1 趾节始越靠近远端,趾节逐渐变长,直至末端的第 4 脚爪,即“渐长型趾节”。与形态相适应的功能发挥会使前端的趾节更好地抓握树枝干,有利于调整改变鸟类的重心。个别猛禽类还因前端趾节长而有力便于擒获猎物。而地栖性鸟类,从第 1 趾节始逐渐靠近远端,趾节不断变短,直至末端的第 4 脚爪,即“渐短型趾节”(图 3)。这样可以便于地栖性鸟类身体的重心集中在跗跖骨与趾骨关节处的基垫部,亦可增加鸟类在地面活动的稳定性和灵活性。

1.4 鸟类爪弧的弧度变化

除上述 3 种情形外,决定鸟类栖息习性的“元素”还有重要一点是趾骨末端外缚起保护作用爪鞘

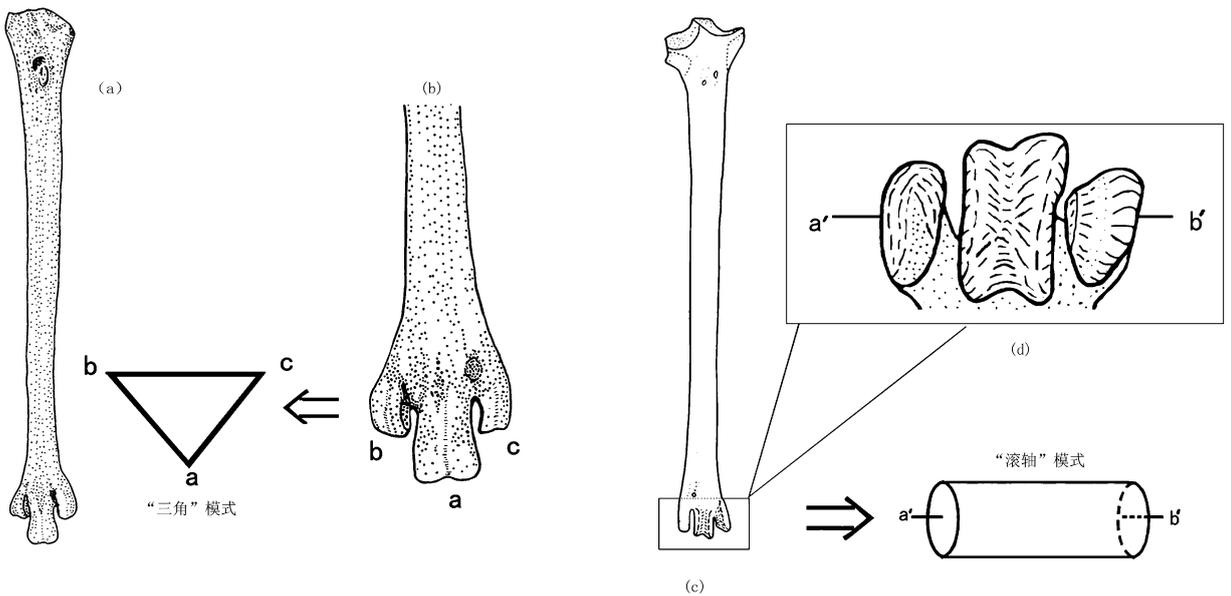


图 2 鸟类跗跖骨远端的形态模式

Fig. 2 The morphological patterns of distal tarsometatarsus of living birds

(a)、(b) 地栖(美洲鸵鸟)跗跖骨的“三角”模式:(a)前视,(b)远端前视;(c)、(d)树栖鸟类(红嘴蓝鹊)跗跖骨的“滚轴”模式:(c)前视,(d)远端顶视

(a), (b) The “triangle” pattern of the tarsometatarsus of terrestrial birds: (a) anterior view, (b) distal anterior view; (c), (d) the “roller” pattern of the tarsometatarsus of arboreal birds: (c) anterior view, (d) distal apical view

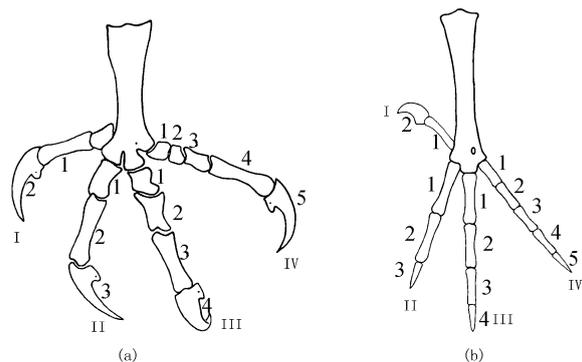


图3 鸟类的趾骨及脚爪形态

Fig. 3 The Avian morphology of phalanges and claws

(a) 树栖或攀援性(左足);(b) 地栖性鸟类(左足)

(a) arboreal or climbing birds (left foot);(b) terrestrial birds (left foot)

的脚爪的形态(周忠和,1995)。Feduccia(1993)曾对500多种现生鸟类第Ⅲ脚爪爪弧弧度的测量和分析,得出树栖性鸟类(如杜鹃)的脚爪弯曲程度大,脚爪爪弧弧度平均值是 116.3° ,爪尖也比较锋利;而地栖性鸟类(如鸡)第Ⅲ脚爪的爪弧弧度平均值是 64.3° ,弯曲程度小,爪尖的锋利程度弱。特别对于具有攀援树干功能的攀禽类,第Ⅲ脚爪爪弧弧度就更大。以啄木鸟为例,其平均值为 148.7° ,脚爪的弯曲程度更大。

笔者根据现生鸟类的不同栖息习性,对图4中的4种有代表性的鸟类的第Ⅲ脚爪爪弧弧度进行观察并测量,得出的结果是:原鸡的爪弧弧度值是 55.7° ,苍鹰的爪弧弧度值是 145° ,灰头啄木鸟爪弧弧度值是 136.5° ,灰背鸫的爪弧弧度值是 87.5° 。可以明显比较出地栖鸟类的爪弧弧度值小,而且屈肌突不很明显;树栖鸟类的爪弧弧度值较大,而攀禽类的爪弧弧度值最大,猛禽类的爪弧弧度值比较接近攀禽类,同时弯曲强烈、锐利,屈肌突明显。上述现象特征表明了鸟类脚爪的弯曲、锐利程度也能够反映其栖息习性及能力的强弱。

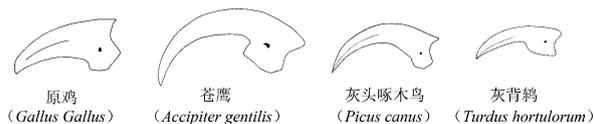


图4 四种鸟类第Ⅲ脚爪的形态对比

Fig. 4 The morphological comparison of 3rd digital claws in 4 kinds of birds

2 中生代不同类型鸟类栖息行为的识别和判断

中国中生代的鸟类是以白垩纪早期鸟类化石为主,化石标本至少有数百件之多,尤以基干鸟类为多,如圣贤孔子鸟标本数量最多。用于研究的标本除了具备保存完整的后肢骨骼外,还应有便于观察和进行数值测量的特点。标本来源于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所(标本编号为IVPP字样)和北京自然博物馆(标本编号为BPV或BMNHC字样),以及大连自然博物馆(标本编号为DMNH字样)和北京大学(标本编号为PKUP字样)。其中,笔者对多数标本进行了实测,仅有部分标本因测量不便而引用已发表资料中的数据(见各表中数据来源)。因此,下表中所列的早白垩世鸟类(除巴伐利亚始祖鸟外)标本仅是其中部分有利于本研究进行测量获取数据的类型。

2.1 以中生代鸟类后肢3块骨骼长度比例为依据

对17类中生代鸟类标本的后肢3块骨骼的长度进行了实际测量(表1),其中基干鸟类标本有7件,分别为巴伐利亚始祖鸟(*Archaeopteryx bavaria*) (Wellnhofer, 1992)、原始热河鸟(*Jeholornis prima*) (Zhou et al., 2002a, 2003a)、朝阳会鸟(*Sapeornis chaoyangensis*) (Zhou et al., 2002b, 2003b)、圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*) (侯连海等, 2003)、郑氏始孔子鸟(*Eoconfuciusornis zhengi*) (Zhang et al., 2008)、窄脊会鸟(*Sapeornis angustis*) (Provini et al., 2009)和杨氏钟健鸟(*Zhongjianornis yangi*) (Zhou et al., 2010);反鸟类有4类,分别为朝阳长翼鸟(*Longipteryx chaoyangensis*) (Zhang, 2000b)、韩氏长嘴鸟(*Longirostravis hani*) (Hou et al., 2004)、三塔中国鸟(*Sinornis santensis*) (Serenio et al., 1992; 侯连海等, 2003;)和侯氏鹏鸟(*Pengornis houi*) (Zhou et al., 2008);今鸟类标本有6件,分别为长趾辽宁鸟(*Liaoningornis longiditris*) (侯连海等, 2003)、马氏燕鸟(*Yanornis martini*) (Zhou et al., 2001)、葛氏义县鸟(*Yixianornis grabau*) (Zhou et al., 2001)、高冠红山鸟(*Hongshanornis longicresta*) (Zhou et al., 2005)、匙吻古喙鸟(*Archaeorhynchus spathula*) (Zhou et al., 2006)和小齿建昌鸟(*Jianchangornis microdonta*) (Zhou et al., 2009)。

表 1 中生代鸟类后肢 3 块骨骼长度比较

Table 1 Comparison of hindlimb bones proportions of Mesozoic birds

名称 (Species)	股骨 (Femur) (mm)	胫跗骨 (Tibiotarsus) (mm)	跗跖骨 (Tarsometatarsus) (mm)	比例 (Proportion)	数据来源 (Source of data)
巴伐利亚始祖鸟	70.0	90.0	48.0	1.00 : 1.29 : 0.69	Solnhofen specimen cast 实测
原始热河鸟	75.0	88.0	47.0	1.00 : 1.17 : 0.63	IVPP V13274 实测
朝阳会鸟	80.0	83.0	44.0	1.00 : 1.04 : 0.55	IVPP V12698 实测
圣贤孔子鸟	47.0	54.0	25.0	1.00 : 1.15 : 0.53	IVPP V11619 实测
郑氏始孔子鸟	36.3	43.1	23.0	1.00 : 1.18 : 0.63	IVPP V11977 实测
窄脊会鸟	55.8	70.1	33.2	1.00 : 1.26 : 0.60	IVPP V13396 实测
杨氏钟健鸟	45.7	63.5	27.1	1.00 : 1.39 : 0.59	IVPP V15900 实测
朝阳长翼鸟	29.0	32.0	21.0	1.00 : 1.10 : 0.72	IVPP V 12325 实测
韩式长嘴鸟	20.0	25.5	14.0	1.00 : 1.28 : 0.70	IVPP V 11309 实测
三塔中国鸟	17.6	22.4	13.2	1.00 : 1.27 : 0.75	BPV 538a 实测
侯氏鹏鸟	48.0	50.4	26.5	1.00 : 1.05 : 0.55	IVPP V15336 实测
长趾辽宁鸟	26.4	32.6	14.2	1.00 : 1.24 : 0.54	IVPP V 11303 实测
马氏燕鸟	52.0	78.0	38.0	1.00 : 1.50 : 0.73	IVPP V 12558 实测
葛氏义县鸟	42.0	54.0	26.0	1.00 : 1.27 : 0.63	IVPP V 12631 实测
高冠红山鸟	22.0	38.0	22.0	1.00 : 1.73 : 1.00	IVPP V 14533 实测
匙吻古喙鸟	37.4	41.9	19.4	1.00 : 1.12 : 0.52	IVPP V 14287 实测
小齿建昌鸟	61.8	75.1	32.3	1.00 : 1.22 : 0.52	IVPP V 16708 实测

最长的部分,而股骨和跗跖骨的长度数值发生了变化,个别鸟类属于股骨长度大于跗跖骨长度,而个别鸟类的股骨长度小于跗跖骨长度。但具有一个明显的特征是:基干鸟类股骨与跗跖骨所占长度相比,跗跖骨的长度比例要小;而反鸟类、今鸟类中跗跖骨所占长度的比例不断增大,说明跗

从表 1 中后肢 3 块骨骼的长度变化均反映出类似现生鸟类的特点,如胫跗骨的长度是 3 块骨骼中

跗跖骨长度相对于股骨而言发生了增大(张玉光等, 2008b)。

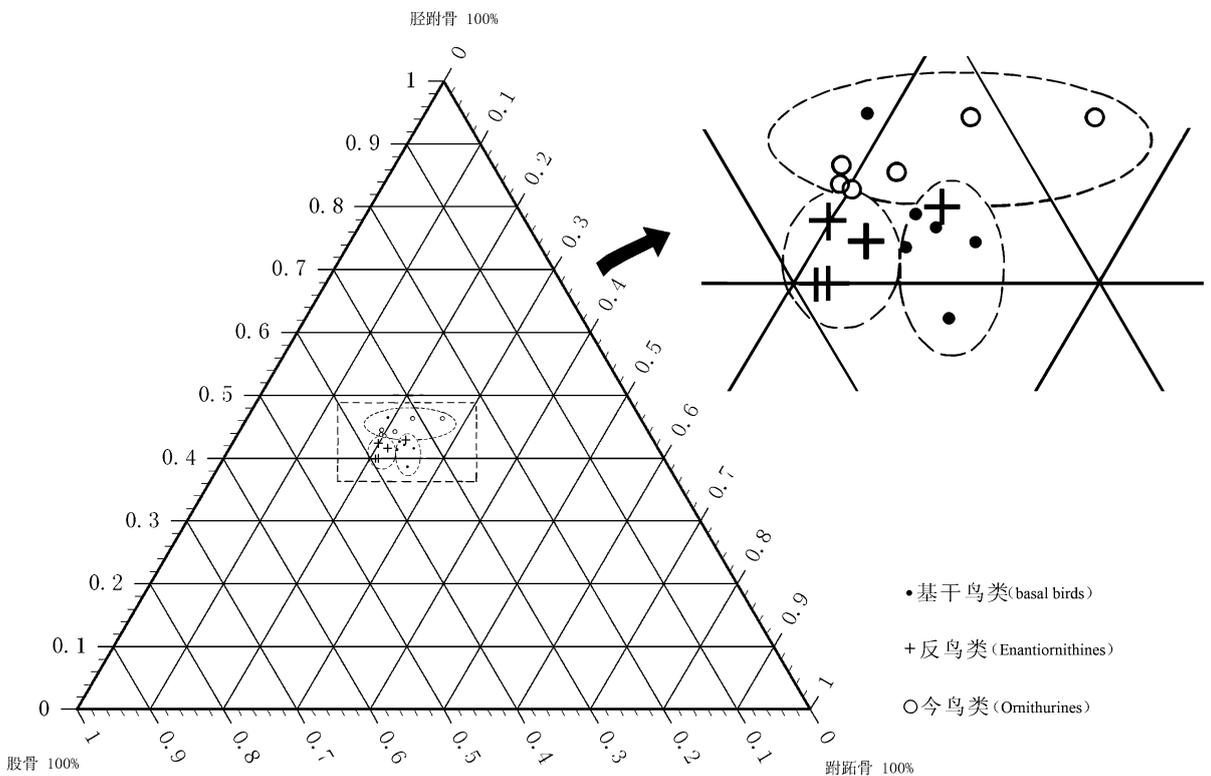


图 5 基干鸟类、反鸟类和今鸟类后肢骨骼比例的三元投影

Fig. 5 Proportions of hindlimb bones of basal birds, enantiornithines and ornithurines in ternary morphospace

利用表 1 中的统计数据经软件分析自动生成三元投影图 5, 对图 5 进行直观分析便可得出(图 5): 基干鸟类和反鸟类的投影点比较靠近, 并偶有重叠, 仅是基干鸟类跗跖骨所占比例较之反鸟类增大; 今鸟类的投影点所在位置明显体现出跗跖骨比例加大, 股骨所占比例减小的特点(相比基干鸟类和反鸟类), 尤其如高冠红山鸟。综合数据和三元图的特征, 结合现生鸟类后肢骨骼的特征初步判断: 由基干鸟类到反鸟类, 随着后肢骨骼组合特征的变化树栖能力不断加强, 而到今鸟类其栖息习性逐渐向地栖鸟类转变。

2.2 以中生代鸟类跗跖骨远端滑车形态变化为依据

为了更加定量地探讨认识早白垩世鸟类的跗跖骨形态及对应的功能行为, 在形态观察的基础上, 集中借鉴了现生鸟类因子分析(Factor Analysis)中主成分分析(Principal Component Analysis)所提取出的两个贡献最大的主成分, 即三个跗骨滑车的宽度和第 II 跗骨滑车位置前、后、上、下和第 IV 跗骨滑车位置前、后。其中通过对现生鸟类跗骨滑车远端实际形态的观察后认为: 三个跗骨滑车的宽度和第 II 跗骨滑车位置上下是对鸟类栖息习性影响显著的两组变量。

用于观察和统计分析的古鸟类标本除了在 2.1

节中出现的部分外, 还新增了反鸟类中的燕都华夏鸟(*Cathayornis yandica*) (Zhou et al., 1992)、丰宁原羽鸟(*Protopteryx fengningensis*) (Zhang et al., 2000a) 和郑氏波罗赤鸟(*Boluochia zhengi*) (Zhou, 1995), 以及今鸟类新增了玉门甘肃鸟(*Gansus yumenensis*) (Hou et al., 1984)。

利用表 2 中有效变量的统计数据制作散点图直观地表示出来(图 6): 基干鸟类、反鸟类和今鸟类间在滑车宽度和第 II 跗骨滑车位置上、下两组变量变化上均形成特征较为显著的 3 个分区, 其中, 基干鸟类分区与其他两大类鸟类分区略有重叠。基干鸟类跗骨滑车宽度数值较大, 说明早白垩世基干鸟类伴随体形的增大跗跖骨形态也相应变大, 同时, 基干鸟类第 II 跗骨滑车位置上下变化介于反鸟类与今鸟类之间。反鸟类的滑车宽度变量数值最小, 不仅说明反鸟类跗跖骨相对较小, 也表明反鸟类在白垩纪早期体形已经开始变小。此外, 反鸟类第 II 跗骨滑车上下变量变化最小, 反映了滑车位置上下变化幅度比较小。今鸟类跗跖骨宽度的变化范围居于基干鸟类与反鸟类区域之间, 今鸟类在第 II、IV 跗骨滑车位置上下变化上数值变动较大, 说明今鸟类在第 II、IV 跗骨滑车位置上下变量上产生了较大分化。

根据以上统计分析推断的早白垩世鸟类跗跖骨有效变量的变化特征结合现生鸟类对应特征的变化

表 2 古鸟类跗跖骨远端四组变量测量原始数据表

Table 2 The measurements of 4-group variables of distal tarsometatarsus of fossil birds

名称 (Species)	II、III、IV 跗跖骨长度 (mm)	II、III、IV 滑车宽度 (mm)	II、III、IV 滑车上下 (mm)	II、III、IV 滑车间距 (mm)	数据来源
原始热河鸟	35.0 39.9 36.5	3.6 3.35 3.3	3.8 2.75	0.1 0.1	IVPP V13274 实测
朝阳会鸟	35.3 35.8 34.3	3.95 3.45 2.95	2.0 1.2	0.1 0.1	IVPP V12698 实测
圣贤孔子鸟	25.1 28.0 26.2	3.35 3.01 2.4	3.4 1.45	0.2 0.13	IVPP V11619 实测
郑氏始孔子鸟	19.7 22.2 20.8	1.9 2.1 1.2	2.5 0.5	0.1 0.1	IVPP V11977 实测
窄脊会鸟	30.7 31.1 28.4	3.4 3.1 2.6	1.1 0.6	0.15 0.1	IVPP V13396 实测
杨氏钟健鸟	25.5 28.7 25.7	1.4 1.3 1.5	0.4 0.6	0.1 0.13	IVPP V15900 实测
燕都华夏鸟	16.3 18.1 18.2	1.7 1.5 1.1	1.1 0.5	0.1 0.1	IVPP V9769 实测
丰宁原羽鸟	14.6 17.4 15.8	1.5 1.7 0.9	1.7 1.1	0.1 0.1	IVPP V11665 实测
三塔中国鸟	13.7 15.0 14.6	1.2 1.0 0.8	0.9 0.5	0.3 0.3	BPV 538a 实测
朝阳长翼鸟	19.5 19.9 19.9	1.6 1.5 1.3	0.6 0.1	0.1 0.1	IVPP V12325 实测
郑氏波罗赤鸟	16.3 17.3 17.3	1.7 1.6 1.1	0.2 0.1	0.1 0.6	IVPP V9770 实测
韩氏长嘴鸟	13.5 14.1 13.3	1.2 1.1 1.1	0.4 0.6	0.1 0.1	IVPP V11309 实测
侯氏鹏鸟	24.2 23.0 24.6	3.0 1.4 2.2	1.7 1.2	0.12 0.1	IVPP V15336 实测
长趾辽宁鸟	13.8 15.4 14.7	1.0 1.9 1.1	1.3 0.5	0.1 0.1	IVPP V11303 实测
马氏燕鸟	33.5 37.8 35.7	3.5 4.8 1.9	3.9 3.0	0.1 0.1	IVPP V12558 实测
葛氏义县鸟	24.2 27.3 25.0	2.4 2.3 1.6	2.7 2.0	0.8 1.0	IVPP V12631 实测
玉门甘肃鸟	28.2 31.8 31.6	1.6 4.2 3.1	4.9 3.3	0.6 0.3	IVPP V6862 实测
匙吻古喙鸟	17.2 19.5 17.7	1.7 1.9 1.8	1.9 1.6	0.2 0.2	IVPP V14287 实测
小齿建昌鸟	32.7 37.2 34.1	2.5 3.2 2.0	3.9 2.0	0.25 0.2	IVPP V16708 实测

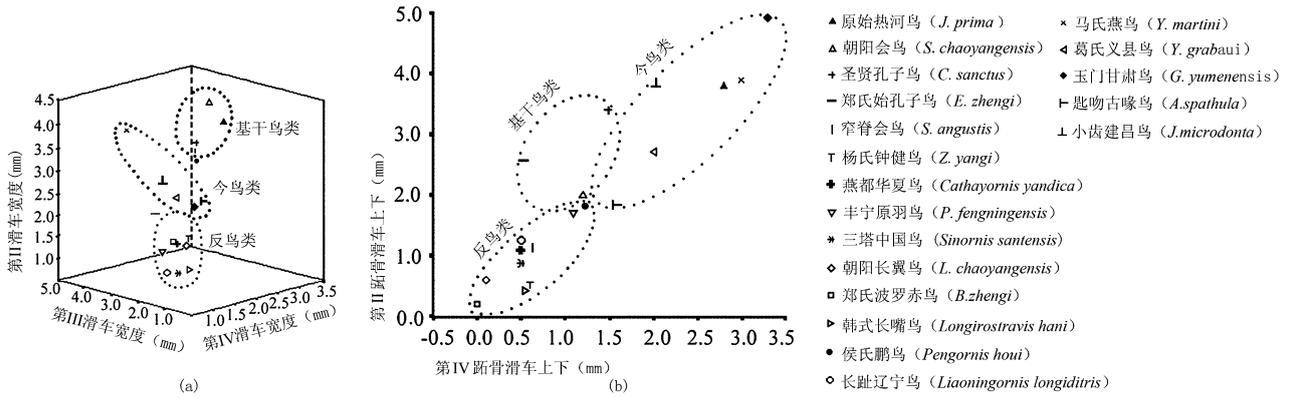


图 6 古鸟类跗跖骨三维散点对比

Fig. 6 The scatter plot of 3D diagram(a) and 1-group(b) of variables of tarsometatarsus of fossil birds

分析得出:基干鸟类在跗跖骨形态的演化上相似于攀禽类,并且介于树栖和地栖鸟类之间,表明基干鸟类在生态行为习性上处于一种过渡类型。在功能行为上多适宜攀援树干,较接近于攀禽的习性;而反鸟类在跗跖骨形态上十分接近树栖鸟类,飞行能力和树栖的功能有所加强,其行为习性的演化较近似于树栖鸟类。今鸟类跗跖骨的形态上一方面继承早白垩世反鸟类跗跖骨较小的特点,同时在演化发育过程中一些个体开始变大,并且对生存环境的适应范围也在不断拓宽,有些已经开始适应地栖的生活习性。

2.3 以中生代鸟类第 III 趾趾节长度变化特征为依据

对 14 种早白垩世鸟类第 III 趾第 1 至第 4 趾节进行了长度测量(表 3)。根据测量数据的对比,其中用于分析的基干鸟类有原始热河鸟、圣贤孔子鸟和朝阳会鸟、郑氏始孔子鸟、郝氏中鸟、窄脊会鸟和杨氏钟健鸟,反鸟类有三塔中国鸟、查布华夏鸟(*Cathayornis chabuensis*)(Li et al., 2008)和侯氏鹏鸟。它们的趾节变化有以下特点:除第 1 趾节普遍长于第 2 趾节外,从第 2 趾节开始,到第 4 趾节的长度是逐增的,属于树栖或攀援性鸟类的“渐长型趾节”类型。而今鸟类中的马氏燕鸟、葛氏义县鸟、玉门甘肃鸟和小齿建昌鸟则是第 1 趾节普遍长于其他趾节,从第 1 趾节开始,直到

第 4 趾节的长度都是递减的,属于地栖性鸟类的“渐短型趾节”类型。由此可以推断作为原始基干鸟类以及体型较小的反鸟类,它们主要以树栖为主;而进步的今鸟类则是选择地面行走相适应的地栖生活为习性。

2.4 以中生代鸟类第 III 脚爪爪弧弧度变化特征为依据

对于古鸟类第 III 脚爪爪弧弧度的研究,文中选取了保存完整的早白垩世鸟类标本 18 类进行实际测量分析(表 4),其中基干鸟类有原始热河鸟、圣贤孔子鸟、朝阳会鸟、窄脊会鸟和郝氏中鸟(Gao et

表 3 早白垩世鸟类第 III 趾 1—4 趾节长度测量值

Table 3 The length measurements of pedal phalanges III-1—III-4 of Early Cretaceous birds

名称 (Species)	第 1 趾节 (III-1) (mm)	第 2 趾节 (III-2) (mm)	第 3 趾节 (III-3) (mm)	第 4 趾节 (III-4) (mm)	数据来源
原始热河鸟	13.6	10.0	11.1	14.6	IVPP V13350 实测
圣贤孔子鸟	9.9	5.9	6.7	14.7	IVPP V11372 实测
朝阳会鸟	15.0	11.1	13.3	15.9	IVPP V13276 实测
郑氏始孔子鸟	6.1	4.4	3.9	3.8	IVPP V11977 实测
郝氏中鸟	3.2	2.6	3.1	2.4	DMNH D2455/6 实测
窄脊会鸟	11.3	8.3	?	7.7	IVPP V13396 实测
杨氏钟健鸟	6.2	8.0	6.6	10.5	IVPP V15900 实测
三塔中国鸟	5.0	3.8	4.3	8.4	BPV-538 实测
查布华夏鸟	5.4	5.1	5.1	10.8	BMNH-Ph000110 实测
侯氏鹏鸟	8.6	7.9	8.8	11.7	IVPP V15336 实测
马氏燕鸟	14.0	11.0	10.0	6.0	IVPP V12558 实测
葛氏义县鸟	11.0	9.0	8.0	6.0	IVPP V12631 实测
玉门甘肃鸟	13.0	10.8	8.0	5.0	IVPP V6862 实测
小齿建昌鸟	14.5	10.4	9.4	6.6	IVPP V16708 实测

al., 2008), 第Ⅲ脚爪爪弧弧度都在 100° 以上, 特别是窄脊会鸟第Ⅲ脚爪爪弧弧度达到 140° ; 反鸟类有郑氏波罗赤鸟、三塔中国鸟、查布华夏鸟、侯氏鹏鸟、潘氏抓握鸟 (Morschhauser et al., 2009) 和库氏扇尾鸟 (O'Connor et al., 2009), 其第Ⅲ脚爪爪弧弧度接近于基干鸟类的这一数值, 其中郑氏波罗赤鸟第Ⅲ脚爪爪弧弧度高达 130° ; 今鸟类有马氏燕鸟、葛氏义县鸟、高冠红山鸟、甘肃玉门鸟、匙吻古喙鸟、小齿建昌鸟和侯氏长胫鸟 (O'Connor et al., 2010), 第Ⅲ脚爪爪弧弧度相对集中在 60° 左右, 明显小于基干鸟类和反鸟类的第Ⅲ脚爪爪弧弧度。结合现生鸟类第Ⅲ脚爪爪弧弧度分析认为: 基干鸟类和反鸟类的栖息习性类似于树栖鸟类或攀援鸟类, 而今鸟类的栖息习性比较近似于地栖鸟类。

3 中生代鸟类栖息行为的适应演化

中生代是早期鸟类演化的重要时期, 同时也是鸟类发生分异和辐射演化的非常阶段。而白垩纪早期大量鸟类的发现则对古鸟类的栖息行为的研究无疑提供了难得的证据材料。根据与鸟类栖息行为相关的骨骼形态的特征变化, 并结合现生鸟类的生态行为的认识, 使得中生代鸟类形态与栖息行为间的适应演化线索日益清晰。

综合以上的分析和推理, 将中生代鸟类后肢骨骼形态与栖息行为的适应演化作一初步归纳:

表 4 早白垩世鸟类第Ⅲ脚爪爪弧弧度

Table 4 Claw curvature of the 3rd digital claw of Early Cretaceous birds

名称 (Species)	第Ⅲ脚爪爪弧弧度	标本编号及数据来源
原始热河鸟 (<i>Jeholornis prima</i>)	103°	IVPP V13350 实测
圣贤孔子鸟 (<i>Confuciusornis sanctus</i>)	120°	IVPP V11370 实测
朝阳会鸟 (<i>Sapeornis chaoyangensis</i>)	122°	IVPP V13276 实测
窄脊会鸟 (<i>Sapeornis angustis</i>)	140°	IVPP V 13396 实测
郝氏中鸟 (<i>Zhongornis haoae</i>)	122°	DMNH D2455/6 实测
郑氏波罗赤鸟 (<i>Boluochia zhengi</i>)	130°	IVPP V9770 实测
三塔中国鸟 (<i>Sinornis santensis</i>)	120°	BPV-538 实测
查布华夏鸟 (<i>Cathayornis chabuensis</i>)	115°	BMNHC-Ph000110 实测
侯氏鹏鸟 (<i>Pengornis houi</i>)	119°	IVPP V15336 实测
潘氏抓握鸟 (<i>Rapaxavis Pani</i>)	135°	DMNH D2522 实测
库氏扇尾鸟 (<i>Shanweiniaoo cooperorum</i>)	121°	DMNH D1878/1 实测
葛氏义县鸟 (<i>Yixianornis grabaui</i>)	60°	IVPP V 12631 实测
高冠红山鸟 (<i>Hongshanornis longicresta</i>)	68°	IVPP V 14533 实测
马氏燕鸟 (<i>Yanornis martini</i>)	66°	IVPP V12558 实测
玉门甘肃鸟 (<i>Gansu yumenensis</i>)	57°	IVPP V6862 实测
匙吻古喙鸟 (<i>Archaeorhynchus spathula</i>)	55°	IVPP V14287 实测
小齿建昌鸟 (<i>Jianchangornis microdonta</i>)	59°	IVPP V16708 实测
侯氏长胫鸟 (<i>Longicrusavis houi</i>)	56°	PKUP V1069 实测

(1) 原始基干鸟类在中生代的个体普遍较大, 同时跗跖骨的整体愈合程度较弱, 如跗骨滑车上下位置悬殊, 跗骨间分叉明显等, 还有第 I 趾骨位置不很靠下等特征, 决定了早期的基干鸟类飞行能力不会很强, 其栖息行为与攀禽攀援习性和少数树栖鸟类较接近, 可能经历了由攀援逐渐向树栖习性的转变过程。

(2) 反鸟类在白垩纪早期的体型不断减小, 跗跖骨愈合程度加强, 跗跖骨远端三个跗骨滑车的上下位置较接近, 跗骨滑车间分叉不强烈, 趾节由近端至远端也逐渐变长, 脚爪爪弧弯曲锐利, 并且翼翅长度也相应缩短, 第 1 趾骨位置靠下, 出现了形态结构完美的树栖趾, 与此相适应的栖息习性是反鸟类的栖息习性十分接近于树栖鸟类。

(3) 今鸟类在白垩纪早期形态分异明显, 有些个体已开始逐渐变大, 跗跖骨已经完全愈合并且进步特征也已出现, 趾节由近端至远端逐渐变短, 脚爪爪弧变小, 而且爪尖变得钝拙。以上特征表明早白垩世今鸟类除了部分以树栖为主生活外, 多数已能够开始地栖生活。随着生活范围和空间的逐渐扩大, 已经逐步开始由树栖向地栖转变。

4 存在的问题

对于中生代鸟类栖息及其他行为的研究是一个全新的领域, 全面而深入地研究还需要大量的标本采集积累和有效方法的尝试探讨。通过近年来的初步研究认为, 在项目实施过程中还存在一些客观的原因不利于研究进一步深入开展。

(1) 国内用于进行形态学观察对比的现生鸟类标本的数量和种类的极其有限。就目前而言, 国内相关的研究所、大学和博物馆内收藏的完整现生鸟类骨骼标本可供研究的数量初略估计不超过 1000 件, 而种类只能接近 300 多种。即使数量增加, 也很少有新的种类, 致使所涉及的鸟类形态学资料的获取较为有限。此外, 由于野生鸟类多为国家保护对象, 甚至一些珍稀鸟类的保护级别很高, 所以单纯为满足科学研究或博物馆展示而使用的现生鸟类骨骼标本也往往来源于国内各动物园已死亡鸟类或花鸟市场饲养繁殖、售卖的鸟类, 很少有完全野生的鸟类类型。经过人工饲养或繁殖

的鸟类在骨骼的形态参数及指标上常会发生变化,从而也影响到行为的表达。

(2)中生代鸟类标本数量十分有限,埋藏保存状态也较多样化。由于近十多年来在中国以辽西地区发现的热河生物群中有大量鸟类出现,从而在全球范围内对中生代鸟类在数量和类型上极大地补充了过去长期以来的材料不足的局面,使中生代鸟类学研究得到了快速发展。但作为化石类型的鸟类,多数是保存在中生代(白垩纪为主)沉积物形成的板状泥岩、凝灰岩或泥页岩中。为了更好地保存标本,往往不会将骨骼从岩石中完全取出,即便与围岩完全剥离,也常常会因为保存过程中发生挤压而形态产生变形或破碎,此类标本特别不利于用来形态观察和数据测量,不仅使有些数据无法测取,而且对于一些估算的数据其反应出的信息也缺乏完全真实性。因此,在实际的研究过程中,这一现象的发生是不可避免的。

(3)现生鸟类与中生代鸟类形态及对应功能存在演化上的差距。中生代鸟类有些类型已经灭绝,有些在演化上与现生鸟类有些许祖裔关系,但存在较长时段的演化空缺,直接导致鸟类在漫长的演化发育过程中产生的形态与对应功能的差距。依据“将今论古”的法则,对现生鸟类进行形态比较和对应功能的分析,然后有选择地将稳定性状的指示特征参考于古鸟类的研究中,否则,势必在对中生代鸟类功能行为的判断上出现较大的偏差。

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悉心指导。审稿人也提出许多宝贵和中肯的修改建议。在收集标本时,曾得到古脊椎所标本部姜玉山先生的支持和帮助;北京自然博物馆王宇先生也协助笔者采集部分鸟类并制作骨骼标本;福建标本厂也为本项研究制作了大量鸟类骨骼标本。在此一并致谢。

参 考 文 献 / References

侯连海,钟正明,杨恩生,曾孝谦,侯晋封. 2003. 中国古鸟类. 昆明: 云南科学技术出版社,1~206.

刘凌云,郑光美. 普通动物学(第三版). 北京: 高等教育出版社, 1997,1~678.

张玉光. 2004. 猛禽类跗跖骨形态特征与功能的相关研究. 动物学杂志,39(6):27~32.

张玉光. 2006a. 鸟类跗跖骨远端形态的两种模式及其栖息行为. 四川动物,25(1):21~27.

张玉光,田晓阳. 2006b. 辽西中生代鸟类跗跖骨测量数据的统计分析及其意义. 古脊椎动物学报,44(4):297~306.

张玉光,李志恒,田晓阳. 2008a. 鸟类后肢骨骼组合的长度比例及其机理初步分析. 四川动物,27(4):497~505.

张玉光,田晓阳,李志恒. 2008b. 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. 古脊椎动物学报,46(4):317~329.

郑光美. 鸟类学. 北京:北京师范大学出版社,1995,25~401.

周忠和. 1995. 辽宁早白垩世一新的反鸟化石. 古脊椎动物学报,33(2):99~113.

周忠和. 2006. 热河生物群的辐射及其进化生态学背景. 见:戎嘉余,方宗杰,周忠和,等. 生物的起源、辐射与多样性演变—华夏化石记录的启示. 北京:科学出版社,705~732.

Engels W L. 1938. Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *geococcyx*. Journal of Morphology, 63(2): 207~217.

Feduccia A. 1993. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. Science, 259:90~793.

Gao Chunling, Chiappe L M, Meng Qingjin, O'Connor J K, Wang Xuri, Cheng Xiaodong, Liu Jinyuan. 2008. A new basal lineage of Early Cretaceous birds from China and its implications on the evolution of the avian tail. Palaeontology, 51(4): 775~791.

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 Univ Press, 211~235.

Hou Lianhai, Liu Zhicheng. 1984. A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds. Sci. Sin. (Ser. B), 27(12): 1296~1302.

Hou Lianhai, Chiappe L M, Zhang Fucheng, Chuong Chengming. 2004. New Early Cretaceous fossil from China documents a novel trophic specialization for Mesozoic birds. Naturwissenschaften,91: 22~25.

Li Jianjun, Li Zhiheng, Zhang Yuguang, Zhou Zhonghe, Bai Zhiqiang, Zhang Lifu, Ba Tuya. 2008. A new species of *Cathayornis* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia, China and its stratigraphic significance. Acta Geologica Sinica, 82(6): 1115~1123.

Morschhauser E M, Varricchio D J, Gao Chunling, Liu Jinyuan, Wang Xuri, Cheng Xiaodong, Meng Qingjin. 2009. Anatomy of the Early Cretaceous bird *Rapaxavis pani*, a new species from Liaoning province, China. Journal of Vertebrate Paleontology, 29(2):545~554.

O'Connor J K, Wang Xuri, Chiappe L M, Gao Chunling, Meng Qingjin, Cheng Xiaodong, Liu Jinyuan. 2009. Phylogenetic support for a specialized clade of Cretaceous enantiornithine birds with information from a new species. Journal of Vertebrate Paleontology, 29(1):188~204.

O'Connor J K., Gao Keqin, Chiappe L M. 2010. A new ornithomorph (aves: ornithothoraces) bird from the Jehol group indicative of higher-level diversity. Journal of Vertebrate Paleontology, 30(2):311~321.

Provini P, Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2009. A new species of the basal bird sapeornis from the Early Cretaceous of Liaoning, China. Vert. Palasiat(古脊椎动物学报),47(3): 194~207 (in Chinese with English summary).

Sereno P C, Rao Chenggang. 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.
- You Hailu, O'Connor J K, Chiappe L S, Ji Qiang. 2005. A new fossil bird from the Early Cretaceous of Gansu Province, northwestern China. *Historical Biology*, 17: 7~14.
- Zhang Fucheng, Zhou Zhonghe. 2000a. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science*, 290:1955~1959.
- Zhang Fucheng, Zhou Zhonghe, Hou Lianhai, Gu Gang. 2000b. Early diversification of birds—Evidence from a new opposite bird. *Chinese Sci. Bull.*, 46(11): 945~949.
- Zhang Fucheng, Zhou Zhonghe, Benton M J. 2008. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avianflight. *Sci. China (Ser D)*, 51(5):625~639.
- Zhou Z H(周忠和). 1995. Discovery of a new enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Vert. PalAsiat(古脊椎动物学报)*, 33(2): 99~113 (in Chinese with English summary).
- Zhou Zhonghe, Jin Fan, Zhang Jiangyong. 1992. Preliminary report on a Mesozoic bird from Liaoning, China. *Chinese Sci. Bull.*, 37(16): 1365~1368.
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chinese Sci. Bull.*, 46(15): 1258~1264.
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2002a. A Long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 418: 405~409.
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2002b. Largest bird from the Early Cretaceous and its implications for the earliest avian ecological diversification. *Naturwissenschaften*, 89:34~38.
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2003a. *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften*, 90:220~225.
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2003b. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Can. J. Earth Sci.*, 40:731~747.
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng. 2005. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *PNAS*, 102(52):18998~19002.
- Zhou Z H(周忠和), Zhang F C(张福成). 2006. Mesozoic birds of China — a synoptic review. *Vert. PalAsiat(古脊椎动物学报)*, 44(1):74~98 (in Chinese with English summary).
- Zhou Zhonghe, Clarke J, Zhang Fucheng. 2008. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird. *Journal of Anatomy*, 212:565~577.
- Zhou Z H(周忠和), Zhang F C(张福成), Li Z H(李志恒). 2009. A new basal ornithurine bird (*jianchangornis microdonta* gen. et sp. nov.) from the Lower Cretaceous of China. *Vert. PalAsiat(古脊椎动物学报)*, 47(4):299~310 (in Chinese with English summary).
- Zhou Zhonghe, Zhang Fucheng, Li Zhiheng. 2010. A new Lower Cretaceous bird from China and tooth reduction in early avian evolution. *Proc. R. Soc. B*, 277:219~227.

The Perching Habit of Mesozoic Birds Based on Morphological Comparison and Statistical Analysis: Characteristics and Patterns

ZHANG Yuguang^{1,2)}, LIU Di^{2,3)}, LI Zhiheng⁴⁾, LI Yan⁵⁾, LIU Qingguo^{2,3)}

1) *Beijing Museum of Natural History, Beijing, China, 100050;*

2) *Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China, 100044;*

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

4) *Jackson School of Geosciences, University of Texas at Austin, TX 78712, USA;*

5) *Gansu Museum, Lanzhou, China, 730050*

Abstract: The avian perching behavior is crucial for birds. There are close evolutionary relationship in adaptation between the shape and structure of avian hind limb bones. In addition, the analysis and deduction for perching behavior in Mesozoic birds is a hot research field of fossil birds. In this paper, by contrasting the morphological variations and statistic analysis of the hind limb bones in abundant living birds, we focus on the length variation of hindlimbs, the characteristic diversity of metatarsal trochlea in distal tarsometatarsus, the phalangeal length variation in pedal middle digit and the claw curvature of middle digital claw and compare them with corresponded perching behavior. Then, we apply discriminative characteristic and valid variable to infer Mesozoic birds' perching behavior. By systematically analyzing the perching behavior of Mesozoic birds, We reach the conclusion that large numbers of basal birds with perching behavior mainly belong to climbing group, and only minority species belong to arboreal life group. The perching behavior of enantiornithines is close to that of arboreal birds. The perching behavior of ornithurines could be arboreal or terrestrial.

Key words: morphological characteristics; statistic analysis; perching behavior; hindlimb bones; Mesozoic; fossil birds