

1.3 亿年前早期鸟类化石揭示尾骨与扇状尾羽独立演化

王敏¹, Jingmai O'Connor¹, 泮燕红², 周忠和¹

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044

2. 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

摘要 在恐龙向鸟类演化的过程中, 尾骨变化最为显著, 由于缺少过渡环节的化石, 这一演化过程并不清楚。现代鸟类的尾骨缩短并愈合成犁状尾综骨, 其上附有扇状尾羽而构成飞行器官的重要组成部分。学术界普遍认为犁状尾综骨和扇状尾羽是同步演化的。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所王敏等报道了在河北白垩纪地层中发现的 1.3 亿年前的反鸟类化石, 显示其具有与现代鸟类相似的犁状尾综骨, 但却并不具有扇状尾羽。本研究组综合形态学、骨组织学和扫描电镜等方法, 提出“犁状尾综骨与扇状尾羽在早期鸟类中相互独立”的假设, 挑战了此前长期占主流的学术观点。相较于犁状尾综骨在今鸟型类的广泛发育, 这一结构在部分反鸟类中的出现则是平行演化的结果, 结合越来越多的其他化石证据, 表明在鸟类演化早期, 平行演化是一个非常普遍的现象, 这也为依据骨骼形态讨论中生代鸟类的系统发育关系提出了挑战。

关键词 鸟类化石; 尾骨演化; 扇状尾羽

1 鸟类的早期演化——来自中生代的化石证据

鸟类是现存脊椎动物里, 除了鱼类之外种类最多和分布最广的类群, 约有 1 万多种。长期以来, 有关鸟类的起源和演化就成为演化生物学讨论的重点。关于鸟类的起源问题, 历史上主要包括“恐龙”“槽齿类”和“鳄类”起源假说, 且都在一定时间里占据主流。在过去近 20 年的时间里, 中国学者在中国东北地区发现了两个举世瞩目的化石宝库, 分别是中—晚侏罗世的燕辽生物群和早白垩世的热河生物群, 其中保存了大量

带羽毛的恐龙和原始鸟类化石^[1]。同位素测年的结果表明燕辽生物群的时代为距今 1.66 亿~1.59 亿年, 而热河生物群则为 1.3 亿~1.2 亿年。基于大量形态学和分支系统学的研究, 详细论证了鸟类是从一类小型的兽脚类恐龙演化而来的, 与之亲缘关系最近的便是恐爪龙类。不仅如此, 这些化石的发现还揭示了长期以来人们所熟知的鸟类特有的形态、生理、行为等特征在其恐龙祖先中就已经育有雏形^[1]。

目前已知最古老的鸟类是发现于德国索伦霍芬地区晚侏罗世的始祖鸟, 始祖鸟具有典型的鸟类特征, 如具有大型的飞羽和 U 型叉骨, 但却同时具有典型的爬行

收稿日期: 2018-05-06; 修回日期: 2018-08-23

作者简介: 王敏(通信作者), 副研究员, 研究方向为鸟类起源和早期演化, 电子信箱: wangmin@ivpp.ac.cn; 周忠和, 研究员, 研究方向为古鸟类, 电子信箱: zhouzhonghe@ivpp.ac.cn

引用格式: 王敏, Jingmai O'Connor, 泮燕红, 等. 1.3 亿年前早期鸟类化石揭示尾骨与扇状尾羽独立演化[J]. 科技导报, 2018, 36(23): 26-29. doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2018.23.004

动物特征,例如上下颌均有牙齿,前肢具爪,特别是具有爬行动物典型的长尾骨,这样一种鸟类——爬行类嵌合体,使得始祖鸟长期以来被演化生物学家视为“缺失的一环”。始祖鸟与现代鸟类的形态差异巨大,那么现代鸟类是如何演化而来的,则需要依赖更多的介于始祖鸟和现代鸟类之间的化石证据,而中国辽西地区发现的早白垩世热河生物群则提供了其中最为重要的化石,揭示了鸟类在白垩纪迎来了第一次大规模的辐射演化,大量现代鸟类的形态和生理特征也开始出现。因此这一时期鸟类化石的发现为讨论鸟类的早期演化非常重要。中生代的鸟类可以分为3个大的类群,包括“基干鸟类”、反鸟类和今鸟型类(图1)^[2]。“基干鸟类”要比今鸟型类和反鸟类原始,但它不是一个自然的分类单元,主要包括始祖鸟类、热河鸟类、孔子鸟类和会鸟类。反鸟类是中生代鸟类最为繁盛的一个类群,它的化石在除南极洲以外的所有大陆都有发现,是鸟类演化史上最早的发生大规模辐射演化的类群。今鸟型类是中生代另一繁盛的鸟类类群,在分类学上与反鸟类构成了姐妹群。近乎全部的中生代鸟类都在白垩纪末期的生物大灭绝中绝灭,只有部分进步的今鸟型类躲过了这次灾难,并在新生代发生了辐射演化,演化出所有现代鸟类。

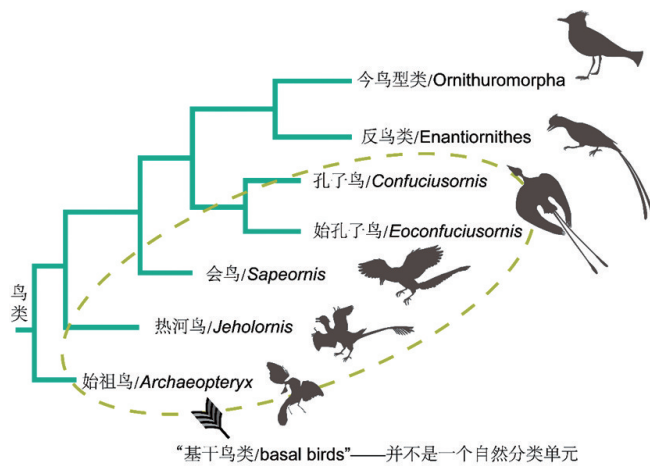


图1 中生代鸟类谱系简图

Fig. 1 Simplified tree of Mesozoic birds

2 鸟类尾骨和尾羽的演化

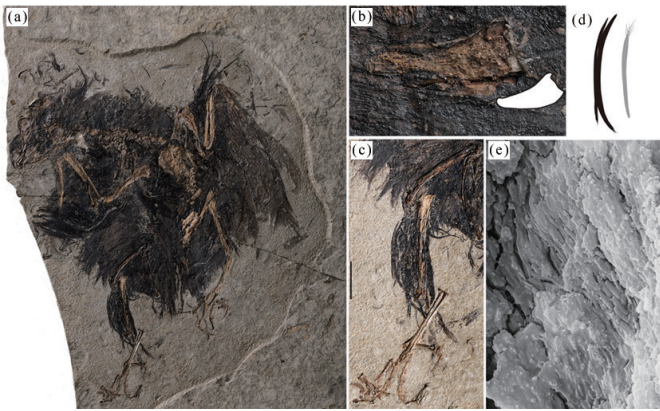
在恐龙向鸟类演化的过程中,尾骨的变化最为显著。不同于恐龙所具有的长尾骨,现生鸟类的尾骨显著缩短,尾骨是由多达10块的尾椎愈合而成的一块骨

骼,称之为尾综骨^[3]。尾综骨的末端向背侧弯曲,从而形似“犁状”,其表面附有肌肉和纤维脂肪。多数现生鸟类具有扇状的尾羽,这些尾羽的羽根附着于尾综骨上。尾综骨的运动,能够改变尾羽的方向,使得整个尾羽向舵一样在飞行和降落时发挥重要作用,因此犁状的尾综骨是鸟类特有的^[4]。与现生鸟类犁状尾综骨相似的尾骨目前仅发现于今鸟型类中,而一些早白垩世今鸟型类还保存了尾羽的痕迹,显示出扇状尾羽的存在。相反地,在其他鸟类中,如反鸟类、孔子鸟类和会鸟类,尾骨虽然也缩短而成为尾综骨,但是其形态却完全不同于犁状。这些鸟类的尾综骨相对较长,并且呈笔直的杆状,末端没有向背侧弯曲。所以这些尾综骨仅仅是尾骨愈合和缩短的结果。于此同时,这些鸟类不具有扇状尾羽。这些现象,使得研究者长期以来认为犁状尾综骨和扇状尾羽是同步演化的^[4-6]。

3 具有犁状尾综骨的反鸟类

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所王敏等报道了在河北四岔口盆地距今约1.3亿年发现的一类奇特反鸟类化石——多齿胫羽鸟(图2)^[7]。同位素测年显示,这些岩石沉积的时间距今大约1.31亿年^[8],使得花吉营组成为除了发现始祖鸟的德国索伦霍芬外地区外最古老的含有鸟类化石的地层。除了多齿胫羽鸟,该地点还发现过始孔子鸟、原羽鸟、始鹏鸟和始今鸟4种鸟类。虽然多齿胫羽鸟属于目前已知最古老的反鸟类之一,但它保存了很多进步的特征,包括胸骨后缘具有两对突起、小翼指退化、腓骨与尾综骨缩短等,明显区别于同层位发现的其他鸟类;其下颌具有多达14枚牙齿,代表目前已知下颌齿数最多的反鸟类,揭示了大量的形态分异在反鸟类演化初期就已经出现了。支序系统学研究发现,多齿胫羽鸟在反鸟类中处于较为进步的系统位置,甚至要比时代更晚的反鸟类还要进步,表明整个反鸟类的起源和分异世间要早于化石的记录。由于多齿胫羽鸟的发现,使得早白垩世主要鸟类支系的起源和分异时间比之前的认识早很多(图3)^[7]。

更为重要的是,多齿胫羽鸟的发现挑战了有关尾骨和尾羽同步演化的假说。多齿胫羽鸟的尾综骨显著缩短,相对长度与今鸟型类相近。其尾综骨的末端向背侧弯曲,从而形成与今鸟型类完全相同的犁状尾综骨。通过判别分析的方法,研究人员构建了中生代鸟



(a) 多齿胫羽鸟化石; (b) 犁状尾综骨; (c) 后肢羽毛照片; (d) 羽毛形态复原; (e) 扫描电镜下的后肢羽毛色素体

图2 具有犁状尾综骨的早白垩世鸟类——多齿胫羽鸟

Fig. 2 Early Cretaceous bird with a plough-shaped tail bone *Cruralispennia multidonta*

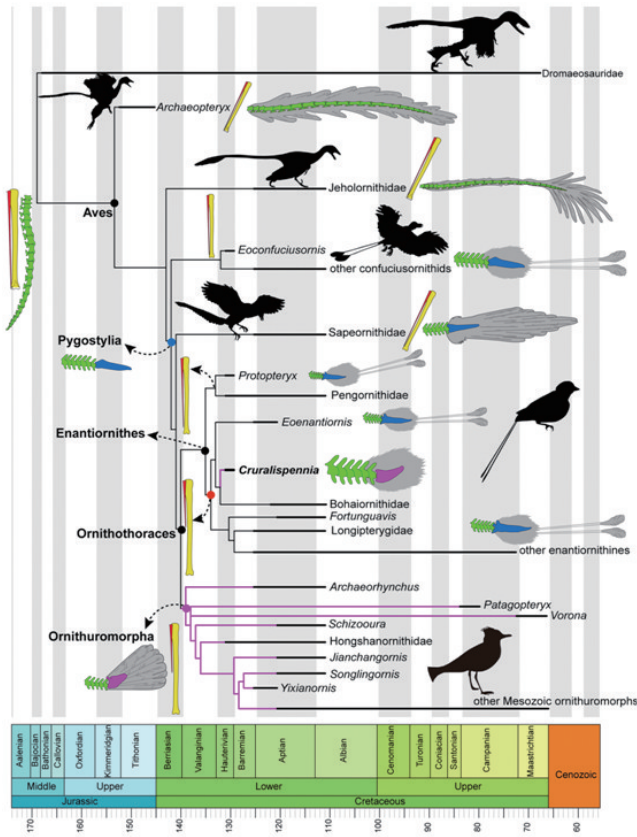


图3 中生代鸟类主要类群的起源和分异时间估算, 以及涉及尾骨、尾羽、后肢部分的重要变化

Fig. 3 Time-scaled phylogeny of Mesozoic birds shows the estimated diverging dates of the major groups, as well as the major changes of the tail and rectrices

类尾综骨的形态空间,也证实了多齿胫羽鸟的尾综骨与今鸟型类尾综骨的形态更为接近(图2)。然而,多齿

胫羽鸟并不具有扇状尾羽,它的尾羽均是非羽片状,表明今鸟型类的尾综骨通过平行演化的方式至少在一类反鸟类中出现,而“犁状尾综骨——扇状尾羽的协同演化”假说需要重新思考。在多齿胫羽鸟的后肢胫跗骨上还附着有一类奇特的羽毛(图2)。这些羽毛长12~16 mm,整体呈线状,但是在其最末端却分散出细小的分支。这些细小的末端分支的长度不到整个羽毛长度的1/10,它们属于羽支,而这些羽支的主要部分则愈合成羽轴。现生鸟类后肢羽毛主要为两种形态:羽片状和绒羽状;而上述多齿胫羽鸟的后肢羽毛不同于所有已知的现生或化石羽毛的形态结构,代表了羽毛演化中一类绝灭的羽毛形态——近端线状而具有丝状的末梢分枝。通过对多齿胫羽鸟羽毛进行扫描电镜观察,发现这一奇特后肢羽毛的色素体形态明显不同于身体其它部位的羽毛,而色素体的几何形态与其颜色是相关的^[9],表明这些后肢羽毛具有不同的颜色。多齿胫羽鸟的后肢羽毛显然不具有空气动力学作用,而其不同于绒羽的结构说明其保温/隔热的作用有限,因此这样的羽毛可能用于吸引异性,这也与色素体所反映的不同颜色相互佐证,表明性选择在鸟类演化早期扮演了重要角色。

多齿胫羽鸟与今鸟型类平行演化出的犁状尾综骨,进一步表明趋同演化在鸟类演化早期是普遍出现的,这也得到了其他化石证据的支持:如对原始鸟类胸骨发育的研究证明,基干尾综骨类、反鸟类和今鸟型类各自独立演化出了类似的胸骨形态^[10];鸟类骨骼系统最显著的特征是愈合程度较高,如手部的3个掌骨与远端腕骨愈合成腕掌故,腰带的3块骨骼(髌骨、耻骨和坐骨)相愈合。然而上述这些骨骼的愈合极少数的出现在一些非鸟类兽脚类恐龙中,在个别鸟类支系中独立出现^[11]。

4 结论

大量源自趋同演化的形态特征,一定会对依赖于骨骼特征来分析原始鸟类的谱系关系带来问题,因为这些特征将会“稀释”其他同源特征在系统发育分析中的权重,甚至被误当作同源特征,造成对不同类群之间亲缘关系的错误判断。因此,今后在研究中生代鸟类的系统发育关系时,对特征矩阵中所包含的每一个特征都需要系统讨论。

参考文献 (References)

- [1] Xu X, Zhou Z, Dudley R, et al. An integrative approach to understanding bird origins[J]. *Science*, 2014, 346(6215): 1253-1259.
- [2] Wang M, Zhou Z H. The evolution of birds with implications from new fossil evidences[M]//Maina J H. *The Biology of the Avian Respiratory System*. Heidelberg: Springer International Publishing AG, 2017: 1-26.
- [3] Gill F B. *Ornithology*[M]. New York: W. H. Freeman, 2007.
- [4] Gatesy S M, Dial K P. From frond to fan: Archaeopteryx and the evolution of short-tailed birds[J]. *Evolution*, 1996, 50(5): 2037-2048.
- [5] Baumel J J. Functional morphology of the tail apparatus of the pigeon (*Columba livia*)[J]. *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*, 1988, 110: 1-115.
- [6] Clarke J A, Zhou Z, Zhang F. 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(3): 287-308.
- [7] Wang M, O'Connor J K, Pan Y et al. A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 14141.
- [8] He H Y, Wang X L, Jin F et al. The $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the early Jehol Biota from Fengning, Hebei Province, northern China [J]. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 2016, 7(4): Q04001.
- [9] Vinther J. A guide to the field of palaeo colour[J]. *Bioessays*, 2015, 37(6): 643-656.
- [10] Zheng X, Wang X L, O'Connor J K et al. Insight into the early evolution of the avian sternum from juvenile enantiornithines[J]. *Nature Communications*, 2012(3): 1116.
- [11] Wang M, Li Z H, Zhou Z H. Insight into the growth pattern and bone fusion of basal birds from an Early Cretaceous enantiornithine bird[J]. *PNAS*, 2017, 114(1): 1470-1475.

A 130 million-year-old fossil bird indicates decoupled evolution of pygostyle and tail fanning

WANG Min¹, JINGMAI O'Connor¹, PAN Yanhong², ZHOU Zhonghe¹

1. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

2. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

Abstract During the dinosaurs-birds transition, the most conspicuous morphological change is the abbreviation of the long bony tail. Due to the lack of transitional fossils, little is known about how that modification took place. In living birds, the tail ends in a compound plough-shaped element termed pygostyle that attaches the fan-shaped tail feathers, forming an indispensable flight apparatus. Based on comparative anatomical, histological and electrical scanning analyses, Wang et. al. suggested that the plough-shaped pygostyle and the tail fanning is evolutionally decoupled in the early avian history, which challenges the long-standing theory that these two features are coevolved. A plough-shaped pygostyle is distributed widely in Ornithuromorpha. Therefore, the rare occurrence of this structure in some enantiornithines is the result of convergence, as confirmed by a few other fossil birds, further highlighting that the early avian evolution is characterized by parallelism.

Keywords bird fossil; evolution pygostyle; fan-like tail feathers ●



(责任编辑 祝叶华)