

中国中生代鸟类的体重估计 及其演化趋势¹⁾

刘迪^{1,2,3} 周忠和¹ 张玉光³

(1 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,脊椎动物进化系统学重点实验室 北京 100044)

(2 中国科学院研究生院 北京 100049)

(3 北京自然博物馆 北京 100050)

摘要:体重是一项重要的生物学指标,生物的体重受到发育、繁殖和进化等诸多因素的影响。对于灭绝生物体重的估计有助于进一步恢复它们的各种生物学信息。本研究采用统计学的方法,对422件现生鸟类(分属于21目229种)的体重和18项骨骼量度指标分别进行一元回归分析,结果显示判定系数的分布范围在0.5~0.91之间,多数指标的判定系数均集中在0.8~0.9之间。采用另外64件测量有体重数据和骨骼量度的鸟样本对回归方程的估算准确率进行检验,发现前肢中肱骨长度和尺骨宽度以及后肢中胫跗骨宽度3项指标的估算准确率高于其他指标。分析结果还表明前肢两项指标对于估算鸣禽、猛禽和攀禽类等树栖鸟类的体重准确率较后肢显著;后肢指标对于估算陆禽类等地栖鸟类体重的准确率高于前肢指标。这一结果反映出与体重相关程度较高的骨骼量度指标在不同习性的鸟类当中存在着一定的差异。对于化石鸟类的体重估计,采用估算准确率较高并且便于测量的肱骨长度和胫跗骨宽度两项回归方程加以计算。通过对中国中生代鸟类的体重进行估算,结果显示中生代鸟类在系统发育过程中,反鸟类经历了体重逐渐减轻的过程,而今鸟类的体重开始不断增大并且出现显著的分异。

关键词:中生代鸟类,体重估计,回归分析,缩放比例

中图法分类号:915.865 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2012)01-0039-14

体重是一项重要的生物学指标,生物的发育、繁殖、生理以及进化等诸多方面均对体重有所影响(Hone and Dyke, 2008)。对于化石生物的体重研究有助于我们进一步了解绝灭生物的多种生物学信息(Calder, 1984)。近年来,中国早白垩世陆相地层中发现了大量几乎保存完整的中生代鸟类化石,目前已经发表的鸟类约有32属39种之多(Clarke et al., 2006; Gao and Chiappe, 2008; Morschhauser, 2009; O'Connor et al., 2009; You et al., 2005; Zhang and Zhou, 2000; Zhang et al., 2008; Zheng et al., 2007; Zhou, 2004; Zhou and Zhang, 2005, 2006; Zhou et al., 2003, 2008, 2009, 2010),这些早期鸟类的发现为认识鸟类的起源、飞行起源以及鸟类的早期演化和辐射提供了丰富的研究材料。但对于这些早期鸟类诸多生理学方面的认识仍然存在诸多空白。因此,准确估计化石鸟类

1) 国家重点基础研究发展计划项目(编号:2006CB806400)和国家自然科学基金创新研究群体项目(编号:401212020)资助。

的体重有助于我们进一步了解早期鸟类的各项生理特征及其在演化中的意义。

1 体重估计简介

近年来,许多学者对古脊椎动物体重与四肢骨骼尺寸之间的关系进行了初步研究(Damuth and MacFadden, 1990)。例如,对生物个体大小和形态之间关系的研究(McMahon, 1973)、对牛科动物四肢骨骼异速生长趋势与运动适应性之间关系的研究(Scott, 1985)、对啮齿类和食虫类哺乳动物腿骨异速生长关系的研究(Bou, 1987)、对恐鸟和其他化石鸟类腿骨异速生长关系的研究(Alexander, 1983)以及对恐龙体重进行的研究(Anderson et al., 1985; Christiansen and Bonde, 2002; Christiansen and Farina, 2004)。利用现生鸟类建立的经验公式来推测化石鸟类体重的工作包括对发现于阿根廷晚中新世阿根廷鸟(*Argentavis magnificens*)的体重推测,计算结果为 71.9 kg; 对渡渡鸟(*Raphus cucullatus*)的体重推测范围为 13.2 ~ 16.4 kg; 对象鸟(*Aepyornis titas*)的体重推测范围为 333 ~ 663 kg; 对恐鸟(*Dinornis*)的体重推测范围为 245 ~ 299 kg (Campbell and Eduardo, 1983; Campbell and Marcus, 1992)。很多学者对始祖鸟(*Archaeopteryx*)的体重进行了推测,范围为 0.22 ~ 0.33 kg (Yalden, 1984)和 0.135 kg (Henderson, 1999),可见不同学者依据不同模型得出的结果也存在的一定差异。

对于化石鸟类体重估计主要采用统计学方法,通过对现生鸟类的体重和骨骼量度数据进行回归分析建立回归方程,采用相关程度较高的方程对化石鸟类的体重进行推测。这种估算方法主要基于缩放比例 Scaling 的原理,即假设鸟类的体重是按照骨骼比例的幂函数关系增长。虽然前人已经提出了一些估计化石鸟类体重的方法和模型,但相关研究开展得不多,实际应用到对化石鸟类的体重推测中还存在许多问题。例如骨骼量度指标主要以后肢骨骼为主,其他指标很少被采用,前人在研究中没有对回归方程的估算准确率进行检验等,因此对于体重估计结果的准确率还有待讨论。

2 材料与方法

本文研究材料主要依据美国洛杉矶自然历史博物馆(LAMC)馆藏 21 目 155 属 229 种共计 422 件记载有体重数据的现生成年鸟类骨骼标本,其类别涵括了鸣禽、涉禽、游禽、陆禽、猛禽和攀禽共 6 大生态类群的鸟类(附录 1)。通过统计学方法对每件鸟类标本的体重数据和 18 项骨骼量度分别进行回归分析,建立回归方程;选用北京自然博物馆(BMN-HC)64 件测量有体重数据和骨骼量度的鸟类标本,对判定系数在 0.7 以上的回归方程在估算中的准确性进行检验。在此基础上,选取估算准确率最高的回归方程对中国早白垩世鸟类的体重进行估算,并探讨体重这一生理指标在早期鸟类演化中的变化规律。

2.1 数据测量

脊椎动物骨骼主要具有承重和运动功能。动物生长过程中,在具有相似外形但个体大小不同的动物之间,它们的骨骼尺寸大小如长度和宽度与体重之间都存在着一定的缩

放比例关系。对于鸟类而言,当其站立时后肢三块主要长骨构成了独特的反“Z”字形姿态,使得重心能够落在脚上,从而稳定地支撑起身体的重量(图 1)。同时每块骨骼两端分别受到体重向下负载的压力和向上的支撑力,这两种力共同形成弯曲力(Bending force),在骨骼中点(Mid-point)达到最大值(Campbell and Marcus, 1992)。因此骨骼中点可以作为骨骼最薄弱的部分,如同工程力学中“悬臂梁”的危险截面,这一部分尺寸的大小将直接影响到骨骼的断裂强度。

根据以上原理,本项研究中所测量的骨骼主要为鸟类具有承重和运动功能的长骨,如前肢中的肱骨和尺骨,后肢中的股骨、胫跗骨以及跗跖骨。测量指标包括每块骨骼的长度、中点宽度和中点周长。每块骨骼的长度与中点宽度均用数显游标卡尺对其正中矢状面(Sagittal section)进行测量,读数精确到小数点后两位。对于周长的测量首先使用细金属丝围绕骨骼的中点一周,然后在毫米尺上展开进行读数。骨骼量度单位为毫米(mm),体重量单位为克(g)。

本项研究中所测量的现生鸟类标本通过观察腿骨的愈合程度加以判定均为成年个体。研究材料中所用到的 422 件现生鸟类骨骼标本采集于不同的时间、地点和繁殖季节,有些鸟类源于野外捕获,有些源于动物园饲养,体重数据由不同的采集者使用不同的测量工具加以称重。

2.2 二变量回归分析

本文运用统计学中二变量回归分析(Bivariate regression analysis)的方法,选取体重数据 Y 作为因变量(Dependent variable),骨骼量度指标 X 作为自变量(Independent variable)来分析两变量之间的协变关系(Covariance relationship)。此外采用幂函数(Power function) $Y = x^a$ 来描述两变量之间的相互关系,并根据回归方程中自变量 X 的取值来推测体重 Y 的取值范围。

本研究首先通过统计学软件 SAS 8.1 对 422 件鸟类样本的体重数据和 18 项骨骼量度数据进行以 10 为底的对数转换 $Y = \log_{10}(\text{weight})$, $X = \log_{10}(X)$,并通过最小二乘法(Least-squares regression)分别建立回归方程,拟合出不同的回归直线、判定系数(R-square)、回归系数(Slope)和截距(Intercept)。

2.3 模型检验

对 422 件鸟样本的体重和 18 项骨骼量度指标分别进行回归分析,方差分析(表 1)中模型的判定系数(R-square)主要集中在 0.8~0.9 之间,表明体重和多项骨骼量度指标之间均存在着较高的相关性。R-square 最高的指标为肱骨中点宽(humw) 0.907285。

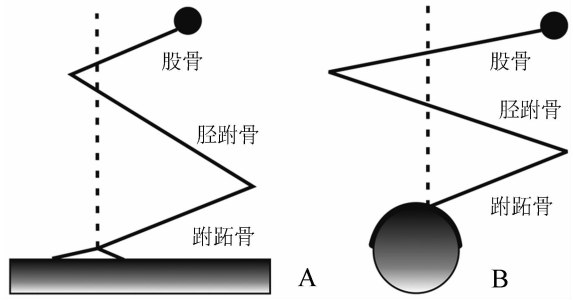


图 1 鸟类后肢骨骼反“Z”字形构造

Fig. 1 Birds' hind limb morphology

A. 地栖型 terrestrial bird; B. 树栖型 arboreal bird

表 1 体重与骨骼量度数据的回归分析结果
Table 1 Regression result for all data (N = 422)

回归模型 Model	判定系数 R-square	截距 Intercept	回归系数 Slope	F 值 F-value	Pr 值 Pr > F
weight-huml	0.851027	-0.762803723	1.733282043	2359.31	<.0001
weight-humw	0.907285	0.870416051	2.265758829	4041.49	<.0001
weight-humc	0.836062	-0.058829473	2.093901607	2106.24	<.0001
weight-ulnal	0.775296	-0.776755710	1.709006424	1421.53	<.0001
weight-ulnaw	0.884599	1.008108199	2.342836239	3165.82	<.0001
weight-ulnac	0.851001	-0.058480355	2.250066554	2358.84	<.0001
weight-feml	0.761476	-1.445902627	2.386074345	1318.48	<.0001
weight-femw	0.846756	1.158186761	2.265119171	2287.58	<.0001
weight-femc	0.880823	-0.056322972	2.283761163	3059.83	<.0001
weight-femd	0.868095	0.284452612	2.356306985	2724.62	<.0001
weight-tibl	0.699206	-1.583604799	2.144592702	957.71	<.0001
weight-tibw	0.864515	1.237045673	2.159219368	2635.31	<.0001
weight-tibc	0.849070	0.131853761	2.171730480	2323.36	<.0001
weight-tarl	0.504242	-0.745646239	1.892430261	420.07	<.0001
weight-tarw	0.822549	1.394620935	2.002266915	1914.41	<.0001
weight-tarc	0.827114	0.147553171	2.165309757	1975.86	<.0001
weight-midtrw	0.816630	1.656268251	1.871247354	1839.28	<.0001
weight-trow	0.863457	0.700550926	2.019676117	2611.70	<.0001

缩写 Abbreviations; huml. humerus length 肱骨长; humw. humerus width 肱骨宽; humc. humerus circumference 肱骨中点周长; ulnal. ulna length 尺骨长; ulnaw. ulna width 尺骨宽; ulnac. ulna circumference 尺骨中点周长; feml. femur length 股骨长; femw. femur width 股骨宽; femc. femur circumference 股骨中点周长; femd. femur distal width 股骨远端宽; tibl. tibiotarsus length 胫跗骨长; tibw. tibiotarsus width 胫跗骨宽; tibc. tibiotarsus circumference 胫跗骨中点周长; tarl. tarsometatarsus length 跗跖骨长; tarw. tarsometatarsus width 跗跖骨宽; tarc. tarsometatarsus circumference 跗跖骨中点周长; midtrw. middle toe trochlea width 中间滑车宽; trow. trochlea width 滑车总宽度。

R-square 在 0.85 以上的指标达到 8 个, 分别为肱骨长 (huml) 0.851027, 肱骨中点宽 (humw) 0.907285, 尺骨中点宽 (ulanw) 0.884599, 尺骨中点周长 (ulanc) 0.851001, 股骨中点周长 (femc) 0.880823, 股骨远端宽 (femd) 0.868095, 胫跗骨宽 (tibw) 0.864515, 滑车总宽度 (trow) 0.863457。R-square 在 0.7 以下的只有两个指标, 分别为胫跗骨长 (tibl) 0.699206 和跗跖骨长 (tarl) 0.504242。

通过比较不同模型之间判定系数的大小, 鸟类骨骼长度指标的 R-square 从前肢中的肱骨长 0.851027, 尺骨长 0.775296, 到后肢中股骨长 0.761476, 胫跗骨长 0.699206, 跗跖骨长 0.504242, 相关程度依次降低。

鸟类骨骼宽度指标的 R-square 从前肢中的肱骨中点宽 0.907285, 尺骨宽 0.884599, 到后肢中股骨宽 0.846756, 胫跗骨宽 0.864515, 跗跖骨宽 0.822549, 中间滑车宽 0.816630, 总体上也呈现下降趋势。

以上结果表明, 鸟类体重与骨骼长度和宽度指标的相关程度从前肢到后肢都依次下降, 体重与骨骼长度指标之间的相关程度比其他指标相对较低。对于所有模型的回归关系显著性检验, 方差分析表中的 F 检验显示出所有模型的 Pr 值都小于万分之一, 所以可以否定零假设 H_0 , 即所有模型都有显著意义。

3 回归方程的检验与分析

为检验回归方程在推测体重时的准确度,采用北京自然博物馆 11 目 20 科 39 种共计 64 件记录有体重数据并且测量有多项骨骼量度的鸟类作为检验样本对回归方程的计算结果进行检验。检验用到的样本包括鸣禽类 1 目 9 科 16 种 29 件,攀禽类 4 目 4 科 8 种 14 件,猛禽类 2 目 3 科 4 种 5 件,陆禽和游禽类共 4 目 4 科 11 种 16 件。64 件鸟样本的实测体重作为实际值,采用方程计算出的体重作为估计值,计算出每一个指标的估计值后对其进行 $\pm 10\%$ 的区间缩放并与实际值比较,从而判断回归方程在实际估算中正确率的大小。

3.1 回归方程检验

本检验选用 12 项判定系数在 0.7 以上的骨骼量度指标对回归方程的估算准确率进行检验。骨骼量度指标包括肱骨长(huml)、肱骨中点宽(humw)、肱骨中点周长(humc)、尺骨长(ulnal)、尺骨中点宽(ulnaw)、股骨长(feml)、股骨中点宽(femw)、股骨中点周长(femc)、股骨远端宽(femd)、胫跗骨中点宽(tibw)、跗跖骨中点宽(tarw)和滑车总宽(trow)。表 2 为 12 项回归方程以及对数转换后的体重计算公式;骨骼量度为 X, 体重为 Y, 均进行以 10 为底的对数转换 $Y = \log_{10}(\text{weight})$, $X = \log_{10}(X)$ 。

表 2 体重与骨骼量度指标的回归方程

Table 2 Regression equation of weight against bone measurement

Regression equation	R-square
$\log_{10} \text{weight} = -0.762804 + 1.733282 \log_{10} \text{huml}$ $Y = 0.17270X^{1.7333}$	0.851027
$\log_{10} \text{weight} = 0.870416 + 2.265759 \log_{10} \text{humw}$ $Y = 7.4199X^{2.2658}$	0.907285
$\log_{10} \text{weight} = -0.058829 + 2.093902 \log_{10} \text{humc}$ $Y = 0.8743X^{2.0939}$	0.836062
$\log_{10} \text{weight} = -0.776756 + 1.709006 \log_{10} \text{ulnal}$ $Y = 0.1672X^{1.709}$	0.775296
$\log_{10} \text{weight} = 1.008108 + 2.342836 \log_{10} \text{ulnaw}$ $Y = 10.1883X^{2.3428}$	0.884599
$\log_{10} \text{weight} = -1.445903 + 2.386074 \log_{10} \text{feml}$ $Y = 0.0358X^{2.3861}$	0.761476
$\log_{10} \text{weight} = 1.158186761 + 2.265119 \log_{10} \text{femw}$ $Y = 14.3946X^{2.2651}$	0.846756
$\log_{10} \text{weight} = 0.284453 + 2.356307 \log_{10} \text{femd}$ $Y = 1.9253X^{2.3563}$	0.868095
$\log_{10} \text{weight} = -0.056323 + 2.283761 \log_{10} \text{femc}$ $Y = 0.8784X^{2.2838}$	0.880823
$\log_{10} \text{weight} = 1.237046 + 2.159219 \log_{10} \text{tibw}$ $Y = 17.2584X^{2.1592}$	0.864515
$\log_{10} \text{weight} = 1.394621 + 2.002267 \log_{10} \text{tarw}$ $Y = 24.81X^{2.002}$	0.822549
$\log_{10} \text{weight} = 0.700551 + 2.019676 \log_{10} \text{trow}$ $Y = 5.02X^{2.0197}$	0.863457

3.2 估算结果分析

采用鸣禽类雀形目 16 种 29 件鸟样本的 12 项骨骼量度指标对回归方程进行检验,估算值准确率最高的指标为尺骨中点宽(*ulnaw*),估算结果中有 15 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 的估计值以内,估算准确率达到 51%。其次是胫跗骨中点宽(*tibw*),12 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 的估计值以内,估算准确率达到 41%。第三为肱骨长(*huml*)指标,11 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 的估计值以内,估算准确率为 38%。肱骨中点宽(*humw*)与尺骨长(*ulnal*)各有 8 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 的估计值以内。对于雀形目而言,采用前肢骨骼指标估算体重的准确度高于后肢骨骼指标,后肢中除胫跗骨宽度指标外其他指标的估算结果普遍偏大。

采用陆禽和游禽类总共 16 件鸟类样本对回归方程进行检验,估算准确率最高的指标是股骨中点周长(*femc*),估算结果中有 8 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 的估计值以内,估算准确率达到 50%。其次为股骨远端宽(*femd*),有 6 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 的估计值以内,估算准确率达到 38%。前肢各指标计算出的区间值与实际值相比推测的体重结果均偏小。

采用攀禽和猛禽类共 19 件鸟类样本对回归方程进行检验,估算准确率最高的是肱骨长(*huml*)指标,共有 8 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 估计值与测值以内,估算准确率为 42%。其次为尺骨宽(*ulnaw*)指标,7 件鸟样本的实际值包含在 $\pm 10\%$ 估计值范围以内,估算准确率为 37%。其他测量指标在估算中准确度均不高。因此,攀禽和猛禽的前肢骨骼指标在推测中准确度高于后肢。

总体而言,采用 64 件鸟样本对 12 项回归公式进行检验,前肢中尺骨中点宽(*ulnaw*)计算出的估计值准确度最高为 24 件,其次为肱骨长(*huml*) 20 件和尺骨长(*ulnal*) 14 件。后肢中胫跗骨宽(*tibw*)计算出的准确度最高达到 19 件,其次为股骨远端宽(*femd*) 14 件和股骨宽(*femw*) 13 件。比较 64 件不同类型鸟类体重的推测结果,有三个量度指标代表的回归方程的估计正确率最为显著,分别为肱骨长(*huml*)、尺骨宽(*ulnlw*)和胫跗骨宽(*tibw*) (图 2~4)。

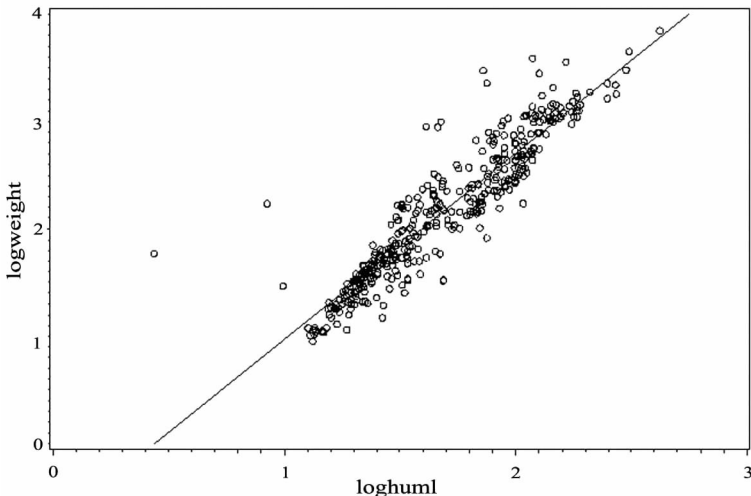


图 2 肱骨长度指标回归方程

Fig. 2 Regression equation of humerus length

$$Y = -0.762804 + 1.733282X, r^2 = 0.851027$$

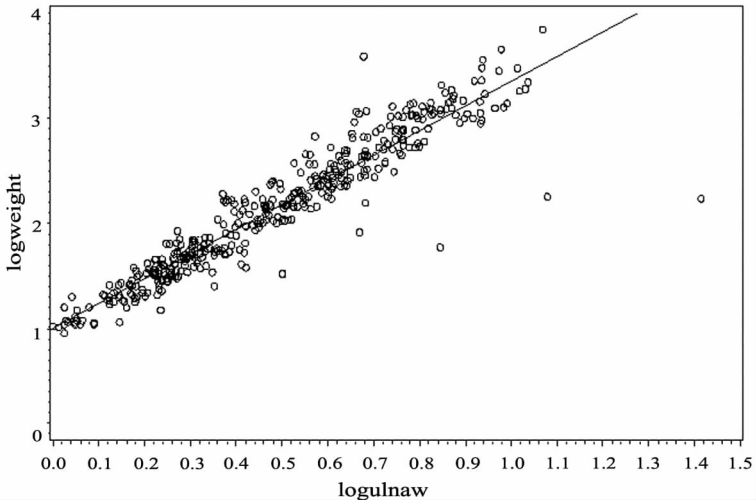


图 3 尺骨宽度指标回归方程

Fig. 3 Regression equation of ulna width

$$Y = 1.008108 + 2.342836X, r^2 = 0.884599$$

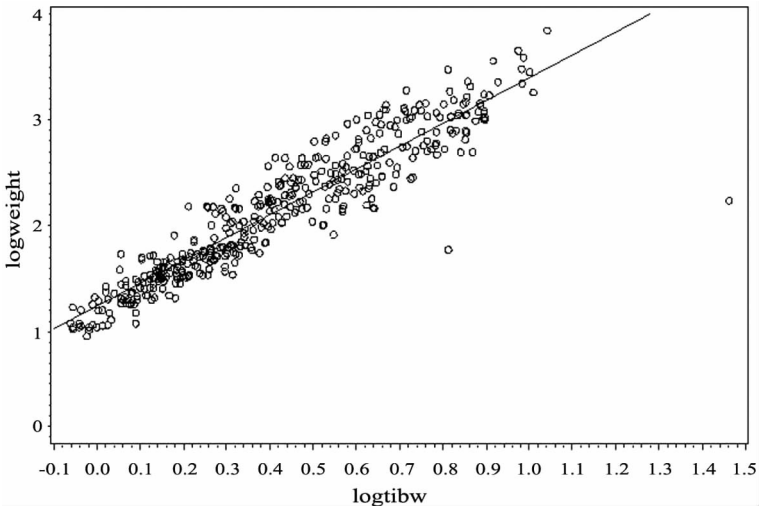


图 4 胫跗骨宽度指标回归方程

Fig. 4 Regression equation of tibiotarsus width

$$Y = 1.237046 + 2.159219X, r^2 = 0.864515$$

按照鸟类的的生活习性来加以分类,适应树栖息生活、善于飞行的鸣禽类以及攀禽类和猛禽类前肢肱骨长度和尺骨宽度指标估算出的体重结果正确率高于后肢。对于适应地栖生活、善于行走的陆禽类,采用前肢指标计算出来的估计值与实际值相比普遍偏小,而采用后肢胫跗骨中点宽度指标计算出的估计值结果正确率较高。这一结果反映出与体重相关程度较高的骨骼量度指标在不同习性的鸟类当中存在着一定的差异。

4 中生代化石鸟类的体重估计

本文涉及的古鸟类材料主要产自辽西热河生物群。这些早期鸟类生存时代属于早白垩世的中晚期(131 ~ 120 Ma), 延续了至少 11 Ma, 主要的辐射发生在 125 ~ 120 Ma 间。这一时期出现的鸟类包括原始基干鸟类(Basal bird)、反鸟类(enantiornithines)和今鸟类(ornithurines), 标志着鸟类出现以来第一次大的辐射事件, 具体表现在鸟类的形态、飞行能力、个体大小、食性和生态习性等方面均出现了显著的分异(Zhou and Zhang, 2006)。从骨骼结构判断, 基干鸟类和反鸟类多数具有树栖习性, 今鸟类多以地栖为主(张玉光等, 2008a; Zhang et al., 2009)。本文在对现生鸟类体重和骨骼量度关系的研究中发现, 与体重相关程度较高的骨骼量度指标在不同习性的鸟类当中存在着一定的差异, 不同习性的鸟类前肢与后肢对于承重具有不同的作用, 如果只用一个量度指标对所有的早期鸟类进行体重推测, 结果将会导致比较大的误差。此外, 大多数中生代鸟类骨骼均被压缩成二维结构, 进行体重推测时分别采用易于测量的长度和宽度指标进行计算。基于以上因素, 对基干鸟类和反鸟类的体重推测采用估算树栖鸟类准确率较高的肱骨长度回归方程 $\log_{10}\text{weight} = -0.762804 + 1.733282\log_{10}\text{huml}$ 计算的体重作为估算结果。对于今鸟类的体重推测采用回归方程中估算地栖鸟类准确率较高的胫跗骨宽度方程 $\log_{10}\text{weight} = 1.237046 + 2.159219\log_{10}\text{tibw}$ 计算的体重作为估算结果。其他方程可以作为在骨骼缺失情况下的补充计算公式。

4.1 体重估计结果

本文测量的化石材料共计 24 种, 包括基干鸟类、反鸟类和今鸟类。因中生代发现的多数化石鸟类样本十分稀少, 部分化石骨骼保存不完整, 数据无法测量, 部分化石借出等, 对于缺失或无法测量的骨骼数据为避免测量中的主观性, 本文采用了部分文献资料中的数据和附有比例尺的骨骼图片作为对体重推测材料的数据补充(表 3)。

以上计算结果展示了中国早白垩世三种不同类群鸟类的体重范围。基干鸟类的体重范围为 136.1 ~ 717.5 g, 反鸟类为 37.9 ~ 235.2 g, 今鸟类为 77 ~ 739 g。三种不同早白垩世鸟类的体重范围(37.9 ~ 739 g)与现生飞行鸟类(2 ~ 16000 g)相比, 化石鸟类体重的分异并没有现生鸟类显著。基干鸟类的平均体重在三类中最大为 353 g, 反鸟类的平均体重最小为 78 g, 今鸟类的平均体重介于二者之间为 313 g。早白垩世鸟类的平均体重(248 g)显著大于现生鸟类(37 g)(Maurer, 1998)。将估算出的中国早白垩世鸟类的体重分布结果与其系统发育树相结合可以看出, 根据系统发育关系, 早期鸟类从基干鸟类演化出反鸟类和今鸟类; 反鸟类经历了个体尺寸不断减小的过程(平均体重 78 g), 而在今鸟类中个别鸟类的体重延续了基干鸟类的体重趋势, 其他鸟类的个体尺寸开始不断增大并且出现了显著分异(图 5)。

表 3 化石鸟类的体重推测结果

Table 3 The result of estimated body weight of fossil birds

名称 Species	肱骨长 huml (mm)	胫跗骨宽 tibw (mm)	体重推测 estimated weight (g)
基干鸟类 Basal bird			
<i>Jeholornis prima</i>			
(IVPP V 13274)	110.5	6.9	601.2/1117
(IVPP V 13353)	71.9	6.1	285.4/856.4
(IVPP V 14978)	90.5	4.7	425.3/487.7
mean weight			579.0/820.3
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>			
(IVPP V 13275)	118.7	7.2	680.6/1225
(IVPP V 12698)	126.4	6.1	759.0/856.4
(IVPP V 13276)	121.9	5.6	712.9/712
mean weight			717.5/931.1
<i>Confuciusornis sanctus</i>			
(IVPP V 13338)	46.9	3.0	136.1/185
(IVPP V 14373)	44	2.8	121.8/159.4
(IVPP V 13168)	51.3	3.8	150.0/308.2
(IVPP V 11372)	52.2	3.7	163.8/290.9
(IVPP V 11370)	68.1	5.1	259.8/581.8
(IVPP V 16062)	56.6	4.3	188.5/402.5
(IVPP V 11553)	41.1	2.4	108.2/114.2
mean weight			162.4/291.7
<i>Jinzhourornis yixianensis</i> (IVPP V 14412)	46.9	2.3	136.1/104.2
<i>Zhongjianornis yangi</i> (IVPP V 15900)	71.0	4.1	279.3/363.1
反鸟类 enantiornithines			
<i>Longipteryx chaoyangensis</i> (IVPP V 12325)	45.0	4.8	126.7/510
<i>Vescornis hebeiensis</i> (IVPP V 130722)	24	2.4	42.6/114.2
<i>Eocathayornis walkeri</i> (IVPP V 10916)	23.8	?	42.0/?
<i>Eoenantiornis buhleri</i> (IVPP V 10533)	29.5	?	60.9/?
<i>Cathayornis yandica</i> (IVPP V 10896)	29.9	2.2	62.3/94.7
<i>Longirostravis hani</i> (IVPP V 11309)	24	1.7	42.6/54.2
<i>Otogornis genghisi</i> (IVPP V 9607)	35.7	?	84.8/?
<i>Shanweinia cooperorum</i> (D 1878)	22.43	?	37.9/?
<i>Rapaxavis pani</i> (D 2552)	30	?	62.7/?
<i>Pengornis houi</i> (IVPP V 15336)	64.3	5	235.2/557.4
<i>Paraprotopteryx gracilis</i> (STMV 001)	22.6	?	38.4/?
<i>Gansus yumenensis</i> (CAGS 02-0919)	47.7	?	140/?

续表

名称 Species	肱骨长 huml (mm)	胫跗骨宽 tibw (mm)	体重推测 estimated weight (g)
今鸟类 ornithurines			
<i>Liaoningornis longidigitus</i> (IVPP V 11303)	26	2.3	48.9/104.2
<i>Chaoyangia beishanensis</i> (IVPP V 9934)	?	3.8	? /308.0
<i>Yanornis martini</i>			
(IVPP V 14426)	63.4	4.9	229.5/533.6
(IVPP V 14606)	75.1	3.6	307.3/274.2
(IVPP V 13259)	74.2	4.7	301.4/487.7
(IVPP V 13358)	77.7	5.1	326.5/581.8
(IVPP V 12558)	79	5.0	336.0/557.4
(IVPP V 13278)	64.6	4.4	237.1/423.0
mean weight			289.6/476.2
<i>Yixianornis grabau</i> (IVPP V 12631)	48	3.5	141.7/258.0
<i>Hongshanornis longicresta</i> (IVPP V 14533)	26	2.0	48.9/77.0
<i>Archaeorhynchus spathula</i>			
(IVPP V 14287)	53.5	3.5	171/258.0
(IVPP V 17091)	48	3.2	141.7/212.6
(IVPP V 17075)	52	3.2	162.7/212.6
mean weight			158.4/227.7
<i>Jianchangornis microdonta</i> (IVPP V 16708)	74.6	5.7	304.3/739.0

? represent data absence; estimated weight is calculated by two regression equations, boldface numbers are definitive results.

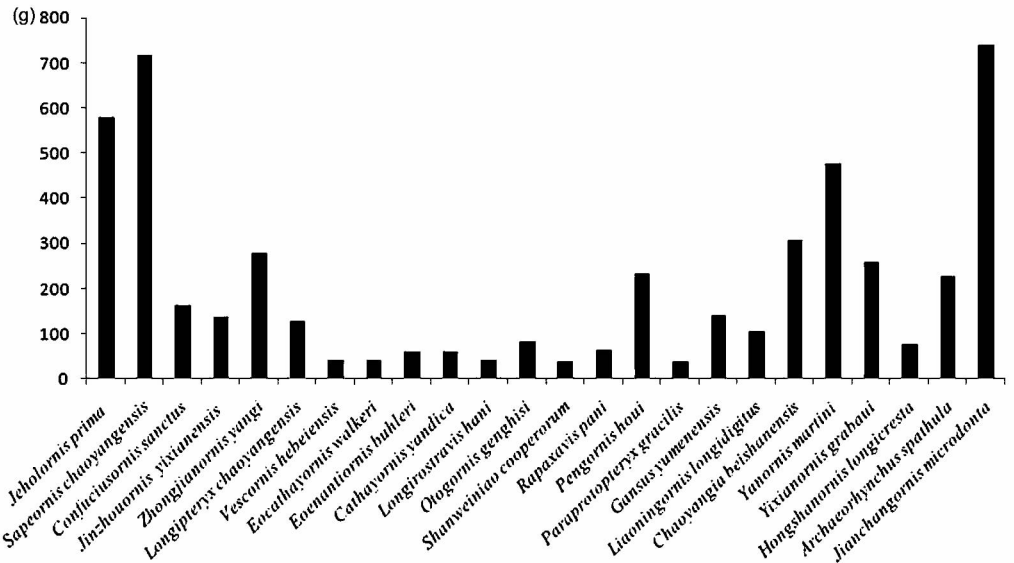


图5 鸟类体重变化趋势与系统发育

Fig. 5 The relationship between trend of body weight and birds' phylogeny phylogenetic relationship modified from Zhou et al., 2008

4.2 古鸟类体重演化趋势

中国早白垩世鸟类在系统发育中展示了一个动态变化的体重演化趋势。这种演化趋势可能受到生态环境、体重与飞行之间的相互适应以及早期鸟类与翼龙之间对生态位的竞争等多种因素的影响。

早白垩世热河生物群的古环境为气候温暖潮湿,淡水湖泊交错纵横的环境背景。早期的大部分基干鸟类和反鸟类具有攀援的树栖习性,反映出生活在森林环境当中。今鸟类逐渐适应地栖生活,其中燕鸟和建昌鸟标本中发现了鱼类残骸,显示出食鱼的习性。这一特征表明今鸟类的栖息环境已经向滨湖拓展,生境的多样性与食性的转变也许促使今鸟类在体重上出现了显著的分异过程。

体重对于飞行鸟类而言是十分重要的。现生飞行鸟类的体重范围从 2 g 的蜂鸟(*wood nymph*)到 16 kg 的大鸨(*Otis tarda*),体重集中在一定的区间以内。如果鸟类的体重超过了翅膀面积所产生的升力,飞行将难以实现。因此对于飞行鸟类而言它们的体重都存在一个上限(Hone and Dyke, 2008)。早期基干鸟类体重较大,骨骼形态结构继承了更多爬行类的特征,它们的飞行方式推测主要以树间滑翔为主,鼓翼飞行能力不强。孔子鸟与其他基干鸟类相比体重呈现显著下降趋势,这一趋势也许代表了早期鸟类在演化过程中通过减轻体重提升飞行能力的一种自然选择。早白垩世的反鸟类除鹏鸟外其他鸟类的体重相对较小,这种尺寸不断减小的趋势也许揭示了早期鸟类在飞行能力上与基干鸟类相比没有显著提高的情况下获得更高机动性能的一种策略。今鸟类在骨骼形态上与现生鸟类比较接近,具备了鼓翼飞行的骨骼学特征,如发育了突起加长的龙骨突,发育完好的上鸟喙突和三角孔,主要骨骼展示出更多的愈合结构特征等(Zhou and Zhang, 2006)。伴随飞行能力的提升今鸟类的生存空间得到了极大的扩展,逐渐转向滨湖生活,同时食性变得更为多样,以上各种因素促使今鸟类在演化过程中体重不断增加,同时出现了显著分异。

早白垩世的鸟类与翼龙在生态位上的竞争也许也影响着古鸟类的体重演化(Unwin, 1987)。翼龙出现于 220 Ma 前的三叠纪晚期,绝灭于 65 Ma 前的白垩纪晚期。多数翼龙生活在滨湖环境,借助上升气流在空中飞行。翼龙的平均翼展超过 1 m,不同种类之间食性差异较大。早白垩世的翼龙与主要生活在森林环境具有树栖习性的基干鸟类和反鸟类在生态位上存在着分离。今鸟类的体重增大也许反映了当其生存空间扩展到滨湖环境以后在与翼龙的竞争过程中存在增大体重的竞争压力。面对相同的食物资源,今鸟类具有更高的捕食鱼类的效率,能够更好地适应这一捕食行为,从而在竞争中比翼龙获得更大的优势(Zhou and Zhang, 2006)。

总之,在鸟类早期演化的过程中,反鸟类经历了体重逐渐减轻的过程,而在今鸟类中,个别鸟类延续了基干鸟类的体重趋势,其他今鸟类的体重开始不断增大并且出现显著分异。这一趋势反映了早白垩世鸟类的飞行能力在演化过程中得到了显著加强。

致谢 美国洛杉矶自然历史博物馆 Kenneth E. Campbell, Jr 博士在本人收集研究材料时给予了大力帮助,张福成、王原研究员和尤海鲁博士对本文提出了宝贵意见,Corwin Sullivan 博士修改英文摘要,新加坡国立大学郑威同学对本文第一作者进行统计学知识的辅导,樊珊珊同学修改插图,谨此致谢。

MASS ESTIMATE AND EVOLUTIONARY TREND IN CHINESE MESOZOIC FOSSIL BIRDS

LIU Di^{1,2,3} ZHOU Zhong-He¹ ZHANG Yu-Guang³

(1 *Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044 luidi0716@qq.com*)

(2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences Beijing 100049*)

(3 *Beijing Museum of Natural History Beijing 100050*)

Abstract

Body mass or weight is a crucial biological parameter for an organism. It is influenced by development, reproduction, physiology and evolution. Therefore, mass estimates for fossil species are important for many kinds of analyses. In this project, eighteen bivariate regression analyses of different measurements of the appendicular skeleton plotted against body weight in a data set of 422 individual birds, representing 229 species in 21 orders, revealed high correlations between several skeletal parameters and body mass. R-squared values of eighteen bivariate equations are ranged from 0.50 for tibiotarsal length, indicating a relative poor fit, to 0.91 for humeral diameter. To test the 18 equations empirically, they were used to predict the body weight of an additional 64 extant bird specimens, and the accuracies of various equations were compared. This predictive test showed that three parameters are generally most accurate as predictors of body mass: humerus length, ulna diameter, and tibiotarsal diameter. However, the humeral length and ulna diameter tended to give accurate results for particularly songbirds, raptors and climbing birds. The tibiotarsal diameter tended to give accurate results for terrestrial birds, such like chicken and doves. It is probable that humerus length and ulna diameters are the more accurate parameter for arboreal taxa, while tibiotarsal diameter is more accurate for terrestrial ones. Closer examination of the results showed that different measurements correlated best with body mass in different avian orders. This variation appeared to result from differences in habitat and functional morphology across the avian orders represented in the data set. The weights of some Chinese Mesozoic fossil birds were estimated using the equations generated for humeral length and tibiotarsal diameter, because ulnar diameter was frequently difficult to measure. Humeral length and tibiotarsal diameter yielded dramatically different mass estimates for some taxa, with estimates based on humerus length generally being lower. The result shows that these Early Cretaceous birds experienced a significant diversification in body weight during evolutionary process.

Key words Mesozoic birds; body mass; bivariate analysis; scaling

References

- Alexander R M, 1983. Allometry of the leg bones of moas and other birds. *J Zool*, **200**: 215–231
- Anderson J F, Hall-Martin A, Russell D A, 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J Zool*, **207**: 53–61
- Bou J A, 1987. Allometry of the limb long bones of insectivores and rodents. *J Morphol*, **192**: 113–123
- Calder W A, 1984. *Size Function and Life History*. Cambridge: Harvard University Press. 1–384
- Campbell K E Jr, Eduardo P T, 1983. Size and locomotion in teratorms (Aves: Teratormithidae). *Auk*, **100**: 390–403
- Campbell K E Jr, Marcus L, 1992. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. *Sci Ser Nat Hist Mus*

Los Angeles County, **36**: 395–412

- Christiansen P, Bonde N, 2002. Limb proportion and avian terrestrial locomotion. *J Ornithol*, **143**: 356–371
- Christiansen P, Farina R A, 2004. Mass prediction in theropod dinosaurs. *Hist Biol*, **16**(2–4): 85–92
- Clarke J A, Zhou Z H, Zhang F C, 2006. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*. *J Anat*, **208**: 287–308
- Damuth J, MacFadden B J, 1990. *Body Size in Mammalian Paleobiology*. Cambridge: Cambridge University Press. 1–363
- Gao C L, Chiappe L M, 2008. A new basal lineage of Early Cretaceous birds from China and its implications on the evolution of avian tail. *Palaeontology*, **51**: 775–791
- Henderson D M, 1999. Estimating the masses and centres of masses of extinct animals by 3D mathematical slicing. *Paleobiology*, **25**: 88–106
- Hone D W E, Dyke G J, 2008. Body size evolution in Mesozoic birds. *J Evol Biol*, **21**: 618–624
- Maurer B A, 1998. The evolution of body size in birds. II. The role of reproductive power. *Evol Ecol*, **12**: 935–944
- McMahon T, 1973. Size and shape in biology. *Science*, **179**: 1201–1204
- Morschhauser E M, 2009. Anatomy of the Early Cretaceous bird *Rapaxavis ani*, a new species from Liaoning Province, China. *J Vert Paleont*, **29**(2): 545–554
- O'Connor J K, Wang X R, Chiappe L M et al., 2009. Phylogenetic support for a specialized clade of Cretaceous enantiornithine birds with information from a new species. *J Vert Paleont*, **29**(1): 188–204
- Scott K M, 1985. Allometric trends and locomotor adaptation in the Bovidae. *Bull Am Mus Nat Hist*, **179**(2): 197–288
- Unwin D M, 1987. Pterosaur extinction: nature and causes. *Mem Soc Geol France*, **150**: 105–111
- Yalden D W, 1984. What size was *Archaeopteryx*. *Zool J Linn Soc*, **82**: 177–188
- You H L, O'Connor J K, Chiappe L S et al., 2005. A new fossil bird from the Early Cretaceous of Gansu Province, northwestern China. *Hist Biol*, **17**: 7–14
- Zhang F C, Zhou Z H, 2000. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science*, **290**: 1955–1959
- Zhang F C, Zhou Z H, Benton M J, 2008. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight. *Sci China Ser D, Earth Sci*, **51**: 625–639
- Zhang Y G(张玉光), Li Z H(李志恒), Tian X Y(田晓阳), 2008a. Hindlimb segment morphology and locomotion in birds: length proportion characteristics and functions. *Sichuan J Zool*, **27**(4): 497–505 (in Chinese with English abstract)
- Zhang Y G(张玉光), Tian X Y(田晓阳), Li Z H(李志恒), 2008b. Hindlimb bone proportions of Chinese Mesozoic birds and their implications for perching habits. *Vert Palasiat(古脊椎动物学报)*, **46**(4): 317–329 (in Chinese with English abstract)
- Zheng X T, Zhang Z H, Hou L H, 2007. A new enantiornithine bird with four long rectrices from the Early Cretaceous of northern Hebei, China. *Acta Geol Sin*, **81**: 703–708
- 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, Barrett P M, Hilton J, 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, **421**: 807–814
- Zhou Z H, Clarke J, Zhang F C, 2008. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine birds. *J Anat*, **212**: 565–577
- Zhou Z H, Zhang F C, 2005. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proc Nat Acad Sci*, **102**: 18998–19002
- Zhou Z H(周忠和), Zhang F C(张福成), 2006. Mesozoic bird of China: a synoptic review. *Vert Palasiat(古脊椎动物学报)*, **44**(1): 74–98
- 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 Z H, Zhang F C, Li Z H. 2010. A new Low Cretaceous bird from China and tooth reduction in early avian evolution. *Proc R Soc B*, **277**: 219–227

附录 1 回归分析中采用到的 422 件鸟类标本名录

(1) 鸣禽类包括雀形目鸟类, 共 41 属 63 种 128 件个体。主要有西丛鸦, 白尾蓝鸦, 纹头裂雀, 小安德牛雀, 灰雀, 北美红眼雀, 黄腹比蓝雀, 白领舞雀, 黄喉舞雀, 美洲家朱雀, 紫红朱雀, 橙腹拟黄鹀, 灰蓝裸鼻雀, 紫辉牛鹂, 辉拟八哥, 西美草地鸚, 黄头黑鹀, 呆头伯劳, 灰猫嘲鸫, 小嘲鸫, 美洲嘲鸫, 褐色美洲嘲鸫, 隐夜鸫等。

(2) 游禽类包括潜鸟目 8, 鸕鹚目 12, 鸕形目 55, 企鹅目 5, 鹈形目 22, 雁形目 12 件, 共 28 属 61 种 114 件个体。主要有针尾鸭, 绿眉鸭, 琵嘴鸭, 桂红鸭, 蓝翅鸭, 美洲潜鸭, 黑雁, 加拿大黑雁, 北美鸕鹚, 大鸕鹚, 黑颈鸕鹚, 白顶信天翁, 皇信天翁, 黑背信天翁, 加州信天翁, 小企鹅, 阿德利企鹅, 华丽军舰鸟, 黑腹军舰鸟, 褐鸕鹚, 角鸕鹚, 美洲鸕鹚, 加州鸕鹚, 蓝脸鳀鸟, 褐鳀鸟, 红脚鳀鸟。

(3) 涉禽类包括鹤形目 6, 鹤形目 6, 鸻形目 54 件, 共 28 属 54 种 66 件个体。主要有大蓝鸕, 美洲绿鹭, 雪鹭, 夜鹭, 黑水鸡, 紫水鸡, 黑脸田鸡, 弗吉尼亚秧鸡, 小海雀, 簇羽海鸻, 海雀, 扁嘴海雀, 崖海鸻, 秘鲁石鸻, 环颈鸻, 白顶玄燕鸥, 黑浮鸥, 燕尾鸥, 银鸥, 加州鸥, 灰头鸥, 环嘴鸥, 黑背鸥, 灰翅鸥, 红嘴灰鸥, 黄脚鸥, 大黑背鸥, 澳洲银鸥, 西美鸥, 弗氏鸥, 红嘴鸥, 红腿三趾鸥, 三趾鸥, 乌燕鸥, 西滨鹬, 美洲小滨鹬, 半蹼滨鹬, 斑翅鹬, 扇尾沙雉, 中杓鹬, 灰瓣蹼鹬, 红颈瓣蹼鹬, 细嘴瓣蹼鹬, 长尾贼鸥。

(4) 陆禽类包括鸽形目 9, 鸡形目 14 件, 共 13 属 16 种 23 件个体。主要有原鸽, 珠颈斑鸠, 白翅哀鸽, 斑颊哀鸽, 哀鸽, 环颈斑鸠, 华丽翎鸽, 黑腹翎鸽, 石鸡, 山齿鹑, 火鸡, 山鹑。

(5) 猛禽类包括隼形目 31, 鸮形目 19 件, 共 28 属 18 种 50 件个体。主要有库珀鹰, 苍鹰, 纹腹鹰, 红尾鵟, 赤肩鵟, 王鵟, 草原鸡鵟, 斯氏鵟, 白尾鵟, 草原隼, 美洲隼, 鸮, 小鸮, 美洲雕鸮, 棕鵟, 苍鸮。

(6) 攀禽类包括鹃形目 7, 夜鹰目 3, 雨燕目 1, 鸺形目 3, 咬鹃目 3, 佛法僧目 5, 鸺形目 19 件, 共 17 属 17 种 41 件个体。主要有沟嘴犀鹃, 走鹃, 卡氏夜鹰, 小灰眉夜鹰, 北美小夜鹰, 白喉雨燕, 白额绿鸺鹠, 太平洋鸺哥, 紫头美洲咬鹃, 白腹狗鱼, 黑斑须鸺, 巨嘴拟鸺, 强健啄木鸟, 北扑翅鸺。