

· 成果简介 ·

鸟类手指同源问题的研究进展

徐 星

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

[编者按] 鸟类手指同源问题是鸟类起源研究方向一直困扰着古生物学家们的一个问题,也是进化生物学研究领域长期以来最具争议性的问题之一。由国家杰出青年科学基金获得者,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所徐星研究员领导的一个国际研究小组在6月18日出版的英国《自然》杂志上提出了解决这一问题的新假说。同时,美国国家科学基金会网站新闻头条介绍了该研究成果,该会地球科学部的项目主任 H. Richard Lane 接受记者采访时说:“这项关于恐龙的研究提供了关于鸟类手指进化的全新观点”。这一研究将有望消除古生物学资料 and 现代发育学资料有关鸟类手指同源问题产生的矛盾。

[关键词] 鸟类起源, 恐龙, 手指, 同源

鸟类起源研究一直是古生物学家们感兴趣的研究方向,也是进化生物学研究领域争论最为激烈的方向之一。自从上个世纪60年代末—70年代初美国耶鲁大学教授 Ostrom 复兴了鸟类兽脚类恐龙起源假说后,这一假说得到了来自世界各地的恐龙和早期鸟类化石证据的支持。1986年美国耶鲁大学教授 Gauthier 首次用分支系统学的方法系统地分析了鸟类与其他初龙类(一个包括恐龙、翼龙、鳄形动物以及一些绝灭支系的爬行动物类群)的关系,明确提出鸟类在分类上依次属于兽脚类恐龙、僵尾龙类和手盗龙类,很可能起源于一类与手盗龙类当中的恐爪龙类相像的小型兽脚类恐龙。随后的系统学分析和新的化石证据进一步支持了这一假说。

1996年后,在中国辽宁西部及其临近地区的早白垩世热河群中发现了大量的保藏精美的兽脚类恐龙化石,不仅为鸟类起源于恐龙的假说提供了更有力的证据,而且为羽毛和飞行起源的研究提供重要信息,进一步完善了我们对于恐龙向鸟类演化这一过程的理解。在过去的近40年中,鸟类恐龙起源假说不仅得到了化石宏观形态学资料的支持,还得到了微观的骨组织学(包括恐龙蛋化石的微观结构信息)、恐龙的生理学和行为学,甚至分子生物学研究的支持。需要指出的是,尽管鸟类恐龙起源说获得

了巨大的成功,我们对于恐龙-鸟类演化过程的理解还存在着许多薄弱环节,其中手指同源问题是一直困扰着古生物学家们的一个问题,也是进化生物学研究领域长期以来最具争议性的问题之一。

化石显示,原始的兽脚类恐龙具有五个手指。在向鸟类的演化过程中,它们的外侧两指(相当于人类的无名指和小拇指)首先退化。传统研究认为,这一退化最终导致两个外侧手指消失,形成具有三个手指的僵尾龙类的手部。鸟类是由僵尾龙类中的手盗龙类演化而来的,因此现代鸟类也应该具有内侧的三个手指。但发育生物学研究却显示现代鸟类具有的三指是中间的三指,也就是说在鸟类演化过程中,最外侧和最内侧的两个手指(相当于人类的大拇指和小拇指)退化消失了。这样,古生物学资料 and 现代发育学资料在鸟类手指同源问题上产生了冲突,这一冲突也成为了少数学者反对鸟类恐龙起源假说最有力的证据。古生物学家和发育生物学家提出了各种假说,试图消除这一矛盾,但这些假说都存在着明显的缺陷。其中最具影响力的假说是由美国耶鲁大学教授 Wagner 和 Gauthier 提出的框架转移假说,认为鸟类手指在发育过程中基因表达出现了整体性错位表达(一种特殊的同源异型现象),因此现代鸟类实际上和僵尾龙类一样具有内侧的三个手

指。但这一假说从发育机制上非常困难，没有得到广泛承认；另外这一假说不认为三指形成过程存在过渡状态，因此这一假说从化石证据的角度实际上是不可检验的。

在包括中国国家自然科学基金委员会、美国国家地理协会、美国国家科学基金会和中国科学院等多方面的支持下，徐星和美国乔治华盛顿大学的科拉克教授领导的一个来自中国、美国、加拿大、英国和墨西哥等多个国家研究人员组成的国际研究小组从 2000 年开始对新疆准噶尔盆地出露的侏罗纪中晚期地层进行了细致的地质古生物学调查，取得了大量地质资料和采集了一批重要的化石标本，使得这一地区成为了世界上最重要的侏罗纪中晚期陆生动物群产地之一。该项目的重要目标之一就是研究更早期的兽脚类恐龙来复原恐龙向鸟类演化这一过程。自 2002 年以来，课题组在包括英国 *Nature*《自然》杂志在内的国内外学术刊物上发表了一些成果。课题组的最新成果是在 2009 年 6 月 18 日出版的 *Nature*《自然》杂志上以 Article 的形式发表的有关鸟类手指同源问题研究的重要进展。

在研究被命名为泥潭龙的小型兽脚类恐龙的时候，我们注意到泥潭龙具有一种不同寻常的手部结构。一般而言，大多数四足动物的手指或者足趾退化都是从第一手指或者足趾开始，然后是第五手指或者足趾，这样的模式被称为两侧退化模式，这一模式一般认为是受保守的发育机制控制的。但兽脚类恐龙则是先退化第五手指和第四手指而保留内侧三个手指，这种模式被称为外侧退化模式，这一模式被认为是由兽脚类恐龙猎食行为需要的抓握功能造成的。像很多其他早期兽脚类恐龙一样，泥潭龙具有四个手指，但是其第一指却严重退化了，显示了一种与其他早期兽脚类恐龙完全不同的手指退化模式。这表明兽脚类的手指退化模式要远远比过去认为的复杂。通过重新观察和分析其他兽脚类恐龙的手部结构，我们发现其他许多兽脚类恐龙的手部特征其实也暗示着兽脚类恐龙的手指退化模式可能非常复杂。综合新的古生物学资料 and 现代发育学资料，我们提出了一种外侧转移假说来解释恐龙手指的演化：最早期的兽脚类恐龙由于受到猎食行为的功能性抑制，退化了最外侧的手指（第五指）；随后由于某些兽脚类恐龙丧失了猎食能力，手指退化不再受抓握功能的抑制，而回到由保守的发育机制来控制，因此开始退化第一指（最内侧的手指）；在具有三个手指的僵尾龙类演化早期，由于猎食功能的需要，已经

退化的第四指重新演化成功能性手指。这样，僵尾龙类的三指应该是中间三指。



图 1 泥潭龙的特异手部



图 2 兽脚类恐龙手部演化示意图

通过观察分析僵尾龙类，尤其是早期僵尾龙类的手部，我们发现了一个有趣的现象：具有三指的僵尾龙类的三个掌骨形态更接近原始兽脚类恐龙的中间三个掌骨，但相关联的指节形态却更接近内侧的

三个手指。我们提出在兽脚类恐龙的手部演化过程中确实出现了同源异型的转化,正如框架转移假说认为的那样,控制手指发育的基因表达出现了错位,因此,僵尾龙类的中间三指出现了内侧三指的特征。但是,我们认为这种同源异型的变化不是一次性完成的,也是不彻底的,因此造成了僵尾龙类的掌骨形态接近中间三个手指,但指节形态接近内侧三个手指的现象,这和现代鸟类手部基因表达由近端转向远端以及指节确定处于个体发育晚期的现象是一致的。实际上,某些针对现代鸟类手部后部 *HoxD* 基因表达模式的研究和我们的推测是一致的。

简而言之,兽脚类恐龙的手部演化是保守的发育机制和猎食行为需要的抓握功能抑制相互作用的结果,其中又受到同源异型转化的影响,最终导致了包括鸟类在内的僵尾龙类保留了中间三指,这不同于传统上认为的僵尾龙类具有内侧三指的观念。这样,存在于古生物学和发育学资料之间的矛盾就消除了。

为了进一步证实我们提出的同源假说,我们首次的古生物学研究当中运用了近年来在分子生物学系统发育分析当中流行的动态同源的方法。我们把系统发育分析依据的特征列表划分为静态特征和动态特征两个部分,用分子生物学当中对位排列的方

法确定手指的同源性,然后对形成的不同矩阵进行简约性分析,最终得出树长数据来判断何种同源假说最简约。最终的结论支持了我们提出的外侧转移假说。

由于僵尾龙类的三指长期以来一直被鉴定为内侧三指,我们提出的新的同源假说可能需要一段时间才能被接受。我们提出的假说预测了兽脚类恐龙从五指向四指转化,由四指向三指转化过程中应该出现的一系列过渡形态,未来的化石发现和研究将能够对外侧转移假说进行检验。从发育生物学的角度看,更多有关同源异型变化机制的研究将有助于全面了解这一演化过程。未来有关鸟类起源研究的许多方面都将依赖于古生物学、今生物学和其他学科的综合研究。

参 考 文 献

- [1] Xu X., Clark J. M., Mo J.-Y., Choiniere J., Forster C. A., Erickson G. M., Hone D. W. E., Sullivan C., Eberth D. A., Nesbitt S., Zhao Q., Hernandez R., Jia C.-K., Han F.-L., Guo Y., 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* 2007, 459: 940—944.

ADVANCES IN AVIAN DIGITAL HOMOLOGY RESEARCH

Xu Xing

(*Institute of Vertebrate Paleontology & Paleanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044*)

Key words avian origin, dinosaurs, manual digits, homologies