

辽西晚侏罗世孔子鸟 (*Confuciusoruis*) 的性二态^①

钱迈平

(南京地质矿产研究所, 南京 210016)

摘要 在辽西上侏罗统义县组下部陆相湖泊沉积火山凝灰质泥页岩中保存的圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*)带羽毛的骨架化石, 展现了鸟类演化早期阶段的性别差异(即, 性二态)特点。研究结果显示, 这种生存于约 140Ma 前如鸡大小的古鸟类已与现代许多鸟类一样, 雌雄个体差异不仅明显反映在羽衣和骨相上, 而且还可能表现在行为上。

关键词 孔子鸟 性二态 晚侏罗世 辽西

中图分类号 Q915.86

1 概述

鸟类因其骨骼的薄壁中空结构和陆栖生活环境, 很难保存为化石。自 1861 年德国巴伐利亚上侏罗统 Solnhofen Limestone 泻湖沉积石印板灰岩地层中发现石印岩始祖鸟(*Archaeopteryx lithographica*) 以来的近 140 年间, 该地先后发掘出 4 枚较完整、2 枚残缺的带羽毛印痕的始祖鸟骨骼化石, 加上 1860 年发现的 1 枚单个羽毛化石, 总共仅 7 枚^[1]。而世界其它地方发现的中生代鸟类化石大多稀少零星且残破不堪, 极少保存带羽毛的骨架化石。因此, 长期以来始祖鸟几乎成为了解晚侏罗世鸟类仅有的较完整标本。

1988 年中国辽西中生代上侏罗统一下白垩统热河群湖泊沉积火山凝灰质泥页岩地层中首次发现鸟类化石以来^[2], 已有数以百计的鸟类化石被发掘出来。它们往往非常集中地埋藏在上下厚度不足 10m, 面积不大的层面上, 而且大多未经远距离搬运。其种类和数量远超过以往报道的任何其他鸟类化石产地, 顿时轰动了国际学术界。这些鸟类化石的形成是因当时火山喷发, 遮天蔽日的毒气烟尘将惊恐飞行的鸟类薰坠湖中, 沉至湖底后被大量沉降的火山凝灰质沉积物快速封埋, 最终保存为相当完好的化石, 甚至有的骨骼及羽毛细微结构都清晰可辨^[4]。迄今已发现基本上没有争议的辽西中生代鸟类化石属种包括: 三塔中国鸟

① 收稿日期: 1999-10-12

作者简介: 钱迈平, 男, 1954 年生。大学, 副研究员, 地层古生物专业。主要论著有: 苏皖北都震旦纪叠层石及其沉积环境学意义(古生物报, 30.5)、下扬子区海相三叠系叠层石及其环境演变(古生物学报, 34.6)、江苏句容早三叠世鱼类化石及其意义(江苏地质, 21.2)等 20 余篇。

(*Sinornis santensis*)^[2]、燕都华夏鸟(*Cathayornis yandica*)^[5]、北山朝阳鸟(*Chaoyangia beishanensis*)^[6]、郑氏波罗赤鸟(*Boluochia Zhengi*)^[7]、长趾辽宁鸟(*Liaonin-gornis longiditris*)^[8]、娇小辽西鸟(*Liaoxiornis delicatus*)^[9]、步氏始反鸟(*Eoenantiornis buhléri*)^[10]、三燕龙城鸟(*Longchengornis san-yanensis*)、侯氏尖嘴鸟(*Cuspirostris houi*)、六齿大嘴鸟(*Largirostris sexdentoris*)和凌河松岭鸟(*Songlingornis linghensis*)^[11]等,新的发现仍在不断接踵而至,使辽西一跃成为世界中生代鸟类化石最丰富的地区^[12],无疑那里将是解开鸟类早期演化之谜的关键地区。

在这些鸟类化石中,以圣贤孔子鸟(*Confuciusornis sanctus*)数量最多^[13,14,15],而且不少是带羽毛的骨架化石,提供的信息也较多。从孔子鸟化石来看,这种鸟已与现代的许多鸟类一样在羽衣(plumage)和骨相(osteology)上有明显的性二态(sexual dimorphism)。更为奇特的是,有的标本上见到雌雄个体双双相依同葬的现象^[16]。1997年以来,笔者研究了产自辽宁省北票市上园乡的5件保存甚佳的孔子鸟化石(标本号:MA12497、N52397、N11298、N12498及N12598),从羽衣和骨相观察和测量,并参考国内外期刊上公布的一些孔子鸟化石照片,归纳分析其性二态在外观和可能的行为特点。

2 孔子鸟性二态特点

化石鸟类的性二态研究,过去由于缺乏素材而极少有人涉足,有时还将种内雌雄个体错误地识别为不同的属种,甚至不同的科。随着辽西大量孔子鸟化石陆续被发现,有可能深入这一领域予以探讨。现在已知孔子鸟是最早出现的具有角质喙及无牙齿颌的鸟类。它特有的肱骨近端气囊孔和缩短的尾骨都体现了其在鸟类早期飞行演化上的进步特征。同时,它们保留着发达的前肢指爪、钝角状叉骨、较长的背椎脊柱及不发育龙骨突的胸骨等与始祖鸟和某些爬行类相似的原始特征。尽管如此,孔子鸟相对丰富的化石数量足以说明其在晚侏罗世辽西的内陆湖沼丛林是一个演化上相当成功的树栖群居优势属种。

万方数据

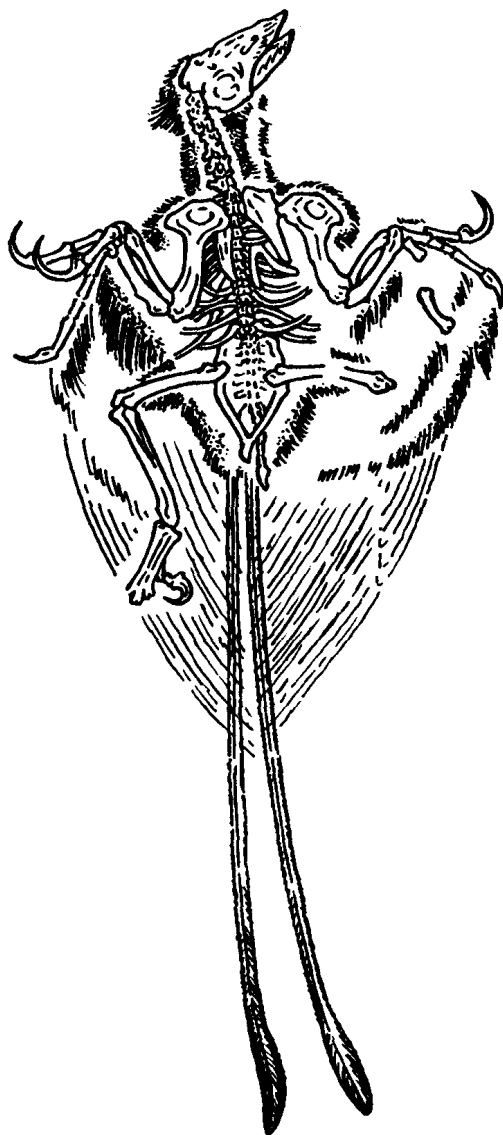


图1 雄性圣贤孔子鸟具有较强健的前肢指爪、窄长的骨盆及两条长尾翎(标本号 N12598)

Fig.1 A male *Confuciusornis sanctus* has strong digit claws of forelimbs, a narrow pelvis and a pair of long tail feathers (specimen N12598)

从已有的带羽毛骨架化石标本看,有的孔子鸟尾部有二枚极度延长的尾羽形成特有的长尾翎,成年个体的尾翎长度可超过自身体长(图 1);而有的标本却未见这种长尾翎(图 2)。此外,有长尾翎个体的前肢指爪强健,其第 I 指爪弯度(claw curvature)很大,丫角近 180° ,似乎更利于攀树和打斗;而无长尾翎个体的前肢指爪则纤秀得多,第 I 指爪弯度较小,丫角仅约 80° (图 3)。通过测量标本还发现,前肢指爪较发达并具长尾翎的个体骨盆较窄长,长宽比约 2.85;而前肢指爪较纤秀且无长尾翎的个体骨盆则较宽短,长宽比仅 1.60 左右。根据现代鸟类生理特点,雌性个体骨盆由于孕育胚胎及产卵的需要而明显比雄性个体骨盆要宽短得多。由此可以断定,孔子鸟中具较大丫角的前肢指爪和两条长尾翎的个体属雄性,反之则是雌性。在现代鸟类中普遍存在的性二态特征至少在晚侏罗世的孔子鸟中就业已出现。当然,孔子鸟也与现代鸟类一样,性二态只在成年个体上才明显表现出来。雄鸟发育长尾翎而雌鸟则不发育,这在现代鸟类并不鲜见,如红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*)、白寿带鸟(*Terpsiphone paradisi*)、蓝孔雀(*Pavo muticus*)及原鸡(*Gallus gallus jabouillei*)等^[17]不胜枚举。

另一方面,有的孔子鸟头骨化石周围保存有羽冠痕迹(图 4、5),与长尾翎一样是纯装饰性羽毛构造,这在平时的飞行和树栖中也许是多余的累赘。但它既然存在就必定有其道理,或许它的功能及用途与红翅凤头鹀

(*Clamator coromadus*)、戴胜(*Upapa epops*)、冕雀(*Melanochlora sultanea*)及凤头鹛鹀(*Podiceps cristatus*)等^[17]现代鸟类的羽冠一样,可能是一种相互识别或提醒对方注意的标志。从化石标本看,似乎孔子鸟雌雄个体均有羽冠存在的迹象。

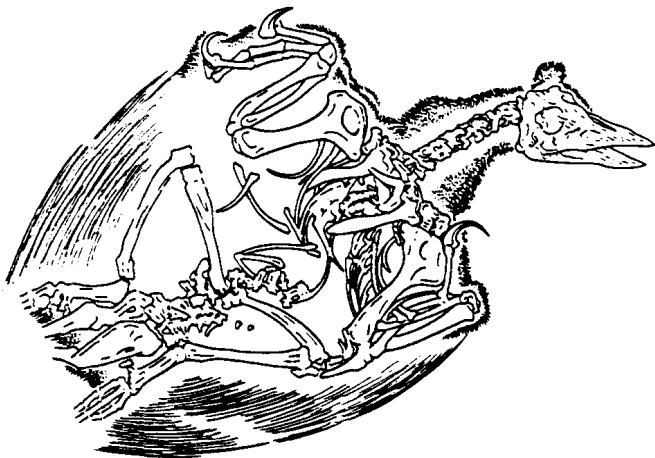


图 2 雌性圣贤孔子鸟具有较纤秀的前肢指爪及宽短的骨盆,没有长尾翎(标本号 N12498)

Fig. 2 A female *Confuciusornis sanctus* possessed slender digit claws of forelimbs and a wide pelvis without any long tail feather (specimen N12498)

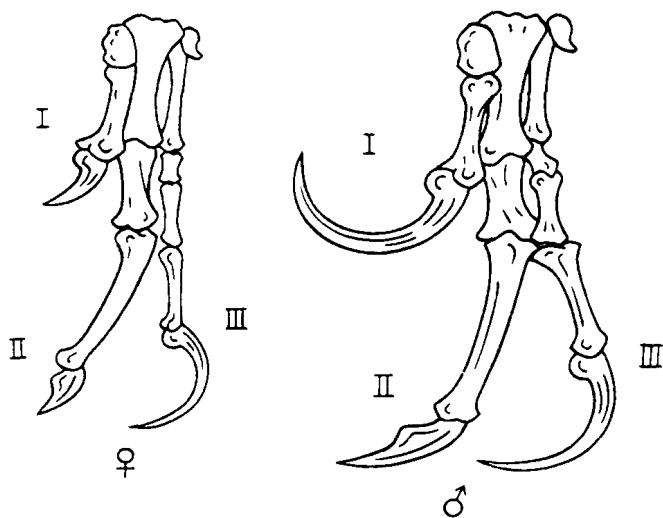


图 3 圣贤孔子鸟雌(左)雄(右)个体右前肢指爪比较(据 1998 年 7 月 *National Geographic* 发表的标本照片绘制)

Fig. 3 Comparison of the digit claws of right fore limbs of a female (left) and a male (right), *Confuciusornis sanctus* (from photo on *National Geographic*, July 1998)



图 4 雌性圣贤孔子鸟头部具有羽冠(标本号 N11298)

Fig.4 The skull with crest of a female *Confuciusornis sanctus* (specimen N11298)

蹈和雄性蓝孔雀等对入侵者或异性同类的示威性或显美性开屏^[17,18]。相反,大部分种类的雌鸟往往因产卵育雏的需要而表现为谦逊和不声张的内向型行为,不到迫不得已,尽量不暴露自己及其巢穴或卵雏,因而羽衣多呈灰暗斑驳的迷彩。当然也有例外的情况,如红颈瓣蹼鹈(*Phalaropus lobatus*)^[17,18]就恰恰相反,其雌鸟羽衣鲜艳而行为张扬,雄鸟羽衣则灰暗并主要承担孵卵育雏职责。因此,鸟类的羽衣直接反映它们的行为特征。雄性孔子鸟明显的装饰性羽衣和强壮的前肢指爪,说明其行为上

众所周知,现代鸟类羽衣除了在飞行中保形、减阻、操纵及增升等空气动力用途和防寒、防晒、防水及防磕碰等护体绝缘用途外,还有对敌害的伪装和对入侵者的示威及向异性同类展现美丽的功能,这都是鸟类在相关环境中经长期生存竞争演化的结果。鸟类是高机动性大范围活动的飞行脊椎动物。为了飞行的需要,它们除了在骨骼和体形上发生演化外,还进化出非凡的远距离视觉和辨色能力,这将利于觅食、避害及择偶。同时,作为对发达视觉和辨色能力的一种匹配,它们也演化出相应的彩色羽衣,以便在空中运动时进行远距离互相识别。从化石情况看,孔子鸟已经拥有了一套漂亮的羽衣。也就是说,它们的视觉和辨色能力已进化到相当高的水平。

许多现代鸟类两性个体在行为习惯上的差异也反映在其羽衣演化的结果上。大部分种类雄鸟为争夺领地和吸引配偶的需要,表现出好斗和好炫耀的外向型行为,在羽衣上相应发育绚丽多彩的装饰性羽毛并发展出一整套炫耀这些羽毛的独特动作。如雄性大极乐鸟(*Paradisaea apoda*)、非洲鸵鸟(*Struthio camelus camelus*)及红腹锦鸡等在繁殖期的各种求偶舞



图 5 雄性圣贤孔子鸟带羽冠的头骨及前肢骨(标本号 V60918,据 1995 年 8 期“科学通报”照片)

Fig.5 A crested skull and a forelimb of a male *Confuciusornis sanctus* (specimen V60918, from *Chinese Science Bulletin* 1995,8.)

的主动性,而雌性孔子鸟则正好相反。从雌雄孔子鸟双双同葬的化石标本可见雄鸟在前而雌鸟在后(图 6),这一方面说明这种鸟可能象现代大天鹅(*Cygnus cygnus*)和火尾太阳鸟(*Aethopyga ignicauda*)等那样在繁殖期成双结对地活动^[17,18];另一方面也似乎告诉我们,至少就标本上这对孔子鸟而言,在火山喷发的灾难突然降临时,雌鸟跟随着雄鸟正企图逃离险境,其行为上也表现为一种从属的被动性。

3 结语

现有的孔子鸟化石至少证明在晚侏罗世鸟类演化早期阶段其羽衣、骨相及行为上已经存在显著的性二态。对成年孔子鸟而言,最主要也最容易保存完好的性别鉴别特征是其前肢第 I 指爪。弯度丫角约 180° 的为雄性, 80° 左右的为雌性。长尾翎和骨盆虽有时不一定完整保存,但也是重要的鉴别依据。有长尾翎的无疑是雄性,否则就可能是雌性;骨盆如未受挤压破坏可测量其长宽比,雄性的约 2.85 而雌性的仅为 1.60 左右。

4 致谢

承蒙中国科学院南京地质古生物研究所陈丕基教授、中国地质博物馆馆长季强博士、江苏省地质调查院詹庚申、毕癸森高级工程师和李卉工程师热情提供资料,南京地质矿产研究所应中锸研究员出借部分标本,在此谨表诚谢。

5 参考文献

- 1 Wellnhofer P. Das siebte exemplar von *Archaeopteryx* den solnhofener Schichten *Archaeopteryx München*, 1993, 11: 1 ~ 48



图 6 一对圣贤孔子鸟情侣双双遇难(据 1998 年 7 月号 *National Geographic* 照片)

Fig.6 A male, at left, and a female *Confuciusornis sanctus* died together (from a photo on *National Geographic* July 1998)

- 2 Sereno PC, Rao C. Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 1992 255: 845 ~ 848
- 3 钱迈平, 詹庚申, 毕癸森等. 火山灰下的记忆—辽西中生代热河化石库的组成和形成. *火山地质与矿产*, 1998, 19(2): 158 ~ 168
- 4 张福成, 侯连海. 孔子鸟 (*Confuciusornis*) 骨骼微观组织结构初步研究. *古脊椎动物学报*, 1998, 36: 126 ~ 135
- 5 周忠和, 金帆, 张江永. 辽宁中生代早期鸟类化石的初步研究. *科学通报*, 1992, 37: 435 ~ 437
- 6 侯连海, 张江永. 辽宁早白垩世早期—鸟化石. *古脊椎动物学报*, 1993, 31: 217 ~ 224
- 7 周忠和. 辽宁早白垩世—新的反鸟化石. *古脊椎动物学报*, 1995, 33: 99 ~ 113
- 8 侯连海. 中国发现侏罗纪龙骨突鸟类. *科学通报*, 1996, 41: 1861 ~ 1864
- 9 侯连海, 陈丕基. 最小的早期鸟类—娇小辽西鸟. *科学通报*, 1999, 44: 311 ~ 315
- 10 侯连海, 拉里·马丁, 周忠和等. 中国发现从始祖鸟到反鸟的重要缺失环节. *古脊椎动物学报*, 1999, 37: 85 ~ 95
- 11 侯连海, 张福成, 顾玉才. 中国中生代鸟类研究概述. *江苏地质*, 1999, 23: 129 ~ 140
- 12 汪筱林, 王元春, 王原等. 辽西四合屯及周边地区义县组下部地层层序与脊椎动物化石层位. *古脊椎动物学报*, 1998, 36: 81 ~ 101
- 13 侯连海, 周忠和, 顾玉才等. 侏罗纪鸟类化石在中国的首次发现. *科学通报*, 1995, 40: 726 ~ 729
- 14 Hou LH, Zhang JY, Martin LD et al. A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature* 1995, 377: 616 ~ 618.
- 15 周忠和, 侯连海. 孔子鸟与鸟类早期演化. *古脊椎动物学报*, 1998, 36: 136 ~ 146
- 16 Ackerman J. Dinosaurs take wing, *National Geographic*, 1998, 194: 74 ~ 79.
- 17 宋杰. 鸟类的生态生物学. 郑光美主编: 鸟类学, 北京: 北京师范大学出版社, 1995: 201 ~ 469
- 18 钱燕文. 中国鸟类图鉴, 郑州: 河南科学技术出版社, 1995: 1 ~ 592

THE SEXUAL DIMORPHISM OF *CONFUCIUSORNIS* (A LATE JURASSIC BIRD) FROM WESTERN LIAONING, CHINA

Qian Maiping
(IGMR, Nanjin 210016)

Abstract

Fossil bird skeletons surrounded by an aura of feather discovered in Upper Jurassic lake deposits in western Liaoning Province, China, show the sexual dimorphism on the early evolution of avian. The chicken-sized skeletons preserved striking primitive birds, *Confuciusornis sanctus*, lived approximate 140 million years ago. A male *Confuciusornis sanctus*, had strong digit claws (the Y-angles of claw curvature of digit I is near 180°) of forelimbs, a narrow pelvis (about 2.85 at length/width) and a pair of long tail feathers, whereas a female one possessed slender digit claws (the Y-angles of digit I, only 80°) of forelimbs and a wide pelvis (1.6 or so, length/width), without any long tail feather. Their osteologic and plumagic difference exhibited that sexual dimorphism may have existed in birds at least since that time.

Key Words *Confuciusornis* sexual dimorphism Late Jurassic western Liaoning