

甘肃鸟的新材料及其解剖和行为习性的补充研究¹⁾

李岩¹ 张玉光^{2,4} 周忠和^{3,4} 李志恒⁵ 刘迪^{3,4} 汪筱林^{3,4}

(1 甘肃省博物馆 兰州 730050)

(2 北京自然博物馆 北京 100050)

(3 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

(4 中国科学院脊椎动物进化系统学重点实验室 北京 100044)

(5 美国得克萨斯州立大学杰克逊地球科学学院 奥斯汀 TX 78712)

摘要:继1984年首次报道甘肃玉门昌马发现的早白垩世甘肃鸟及2006年记述多件甘肃鸟标本以来,再次对发现于2004~2006年间的9件甘肃鸟标本进行形态的详细观察,补充描述甘肃鸟新的骨骼特征,包括侧面保存的胸骨、有较完整的镰刀形龙骨突及胸骨背侧特征等;部分前肢骨骼上有位于关节位置、呈短长方形的尺腕骨和桡腕骨;指式“2-3-1”,小指骨的爪节完全退化消失;后肢各趾中第1趾节最长,趾爪短小且弯曲度小;第I趾相对较短、细弱,与其他趾相对握;第III趾粗壮,略短于第IV趾。在胫跗骨和跗跖骨关节处保存有鳞片状的皮肤印痕,趾骨间有蹼的印痕。通过指示性骨骼测量的三元分析,得出甘肃鸟是一类善飞的潜水鸟,其习性接近于部分现生的鸭科成员,与之前有关甘肃鸟生活习性的推测较为接近。

关键词:早白垩世,甘肃鸟,新材料,习性

中图法分类号:Q915.865 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2011)04-0435-11

玉门甘肃鸟(*Gansus yumenensis* Hou & Liu, 1984)是中国境内发现的第一件中生代鸟类化石,正型标本(IVPP V 68621)产于甘肃玉门市昌马乡沈家湾村西北,仅保存一不完整左后肢骨骼。2006年,尤海鲁等又报道了在昌马发现的数件归入甘肃鸟的新化石(You et al., 2006),描述了5件不同保存状态的甘肃鸟标本(CAGS-IG-04-CM-001~004, 008)。同年11月,姬书安等又描述了一件具印痕的甘肃鸟不完整后肢(CAGS-IG-04-CM-008)(Ji et al., 2006)。

目前已经记述的甘肃鸟化石均产自甘肃昌马下白垩统下沟组,时代较辽西热河生物群最高层位九佛堂组略晚(You et al., 2006)。已知的化石标本大致产自同一地点,除正型标本保存在灰黑色泥岩中外,其余新近发现的甘肃鸟标本,包括与其共生的两件反鸟标本(CAGS-IG-04-CM-007, 023)基本上都在黄褐色泥岩中产出(Hou and Liu, 1984; You et

1) 北京市自然科学基金(编号:5092010)、北京市科学技术研究院“萌芽后续”人才培养计划(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)和2010年北京市新世纪百万人才工程培养经费资助。

收稿日期:2010-12-02

al., 2005, 2006; Ji et al., 2006; Lamanna et al., 2006; Harris et al., 2006)。此外,目前该地点的甘肃鸟材料除了头骨、下颌骨及前部颈椎尚未发现外,其他部位的骨骼均有保存(You et al., 2006)。

本文描述的甘肃鸟标本是第一作者于 2002 ~ 2004 年间,先后数次前往昌马地区进行野外发掘所获得的,包括完整的前肢、胸骨、后肢骨骼以及保存较好的腰带部分,这些材料保存了一些新的骨骼特征。本文基于对这些标本的观察和分析,补充了甘肃鸟的骨骼特征,并且通过和现生鸟类的对比研究,对甘肃鸟生活习性的恢复等进行了探讨。

1 基于新材料的特征描述和比较

新采集的甘肃鸟标本均保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,标本编号为 IVPP V 15074 ~ 15077, V 15079 ~ 15081, V 15083, V 15084。测量数据见表 1。

表 1 甘肃鸟标本的测量
Table 1 Measurements of *Gansus yumenensis* (mm)

IVPP V 15074		Pedal digit II -2 length	12.3
Tarsometatarsus	28.0	IVPP V 15081	
Pedal digit I -1 length	9.8?	Metacarpal I length	5.3
Pedal digit II -1 length	12.1	Metacarpal II length	28.6
Pedal digit II -2 length	8.2	Metacarpal III length	26.9
Pedal digit III -1 length	9.5	Major manual digit I -1 length	12.0
Pedal digit III -2 length	7.7	Major manual digit II -1 length	12.7
Pedal digit III -3 length	7.0	Major manual digit II -2 length	11.1
IVPP V 15076		IVPP V 15083	
Sternum maximum width	15.0?	Tarsometatarsus	29.1
Sternum length	39.1	Pedal digit I -1 length	6.6
Keel height	7.7	Pedal digit II -1 length	11.5
IVPP V 15077		Pedal digit II -2 length	10.0
Tarsometatarsus	38.9	Pedal digit III -1 length	12.2
Pedal digit I -1 length	7.4	Pedal digit III -2 length	8.0
Pedal digit II -1 length	14.3	Pedal digit III -3 length	6.2
Pedal digit II -2 length	13.3	Pedal digit IV -1 length	10.2
IVPP V 15079		Pedal digit IV -2 length	7.9
Ulna length	51.7	Pedal digit IV -3 length	6.9
Radius length	50.4	Pedal digit IV -4 length	7.1
Metacarpals II length	24.3	IVPP V 15084	
Metacarpals III length	23.5	Femur	31.6?
Major manual digit I -1 length	8.3?	Tibiotarsus	42.2
Major manual digit II -1 length	10.3	Tarsometatarsus	36.7
Major manual digit II -2 length	9.9	Pedal digit I -1 length	7.9
Major manual digit III -1 length	6.1	Pedal digit II -1 length	9.7
IVPP V 15080		Pedal digit II -2 length	9.8
Femur	31.6	Pedal digit III -1 length	11.7
Tibiotarsus	56.2	Pedal digit III -2 length	8.5
Tarsometatarsus	30.1	Pedal digit III -3 length	6.8
Metatarsal II width	2.6	Pedal digit IV -1 length	9.0
Metatarsal III width	2.1	Pedal digit IV -2 length	5.6
Metatarsal IV width	2.1	Pedal digit IV -3 length	5.2
Pedal digit II -1 length	13.8	Pedal digit IV -4 length	4.7

? indicates estimate measurement.

已发表的甘肃鸟胸骨(CAGS-IG-04-CM-003)仅为腹面保存,未作详细描述(You et al., 2006)。IVPP V 15076 保存了一个分离的胸骨,为右侧向保存,还保存了较完整的镰刀形龙骨突。龙骨突从胸骨前端伸展至后端,高度逐渐减小,最高点约有 8 mm 高。龙骨突近端前伸,超出了胸骨前缘。右侧的胸骨-乌喙骨关节面呈长槽状,左侧的胸骨-乌喙骨关节面未见,两者中间有明显的间隔。外侧的胸骨-乌喙突较为显著,呈三角状。胸骨侧面至少有 5 个小的肋窝,其侧面可见 6 根较为细弱的胸肋;胸骨后侧有一大而略呈椭圆形的闭孔,胸骨龙骨突略超柄状突的前缘,后端未过胸骨中线。胸骨的侧梁呈长条状,较直,远端没有扩大,略偏向外侧。

在已经描述的甘肃鸟标本中,叉骨保存较为完整。在 V 15076 标本(图 1)上,胸骨的上方也保存了一枚不完整的叉骨,叉骨支较细,截面呈不规则半圆形,两叉骨支之间没有明显的愈痕,同时也缺少叉骨突起。这些特征和 CAGS-IG-04-CM-003 基本一致。

在已记述的甘肃鸟中,前肢骨骼有较好的保存,但缺少对一些关键解剖特征如尺腕骨和桡腕骨以及指爪的描述等。

本文的新材料中,有 3 件保存了部分前肢的骨骼(IVPP V 15075, V 15079, V 15081),其中以 V 15079(图 2A)保存最为完整(只缺失近端肱骨以及第 1 指爪),其他两件虽然关节不好,但腕骨、掌骨、指骨和指爪等特征保存较已知的标本更好,因此对甘肃的前肢解剖特征能够提供不少重要的补充。

V 15079(图 2A)为腹向保存的左侧前肢。其肱骨远端保存较好,尽管背髌和腹髌大小接近,但腹髌更加突出,略呈球形,而背髌略呈椭球形,主要沿背腹延伸,在背髌的近端附近保存了一个明显的圆形臂窝(brachial fossa),此外还可见一明显发育的背上髌突起(dorsal supracondylar process)。桡腕骨小,近方形。腕掌骨完全愈合,大小掌骨均较直,小掌骨细,近端侧向扁平,大掌骨的宽度约为小掌骨 2 倍之多,两掌骨远端伸展距离相当,未见其中之一有明显的加长,掌间空隙窄长。小翼掌骨较短,与大掌骨完全愈合,伸肌突不发育,远端延伸不及掌间空隙近端的位置。大指骨保存完整,第 1 指节宽大,中部明显向后伸展,前侧略凹,第 2 指节棒状,明显较第 1 指节要细,并较短,这些特征和 You et al.



图 1 甘肃鸟的叉骨和胸骨(IVPP V 15076)
Fig. 1 Furcula and sternum of *Gansus yumenensis*
(IVPP V 15076)

a. aperture 闭孔; fu. furcula 叉骨; lt. lateral trabeculum
of the sternum 胸骨侧梁; sk. sternal keel 龙骨突;
st. sternum 胸骨; tr. thoracic rib 胸肋

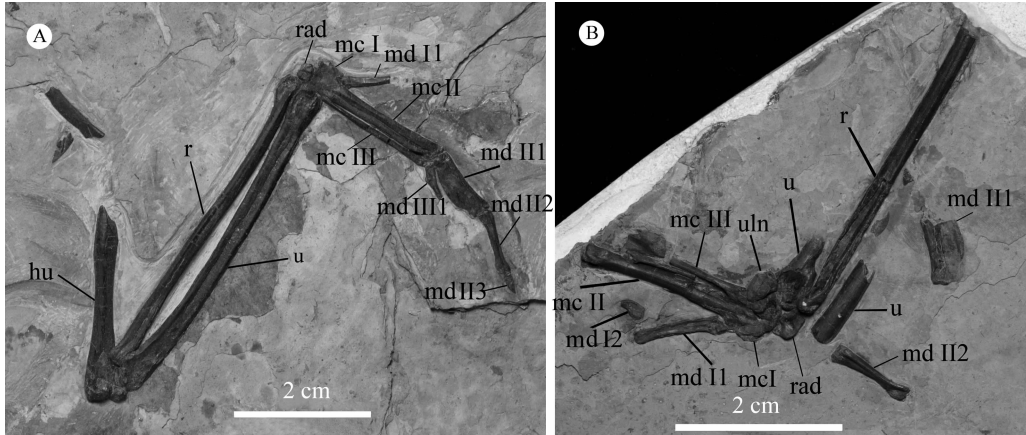


图2 甘肃鸟的前肢对比

Fig. 2 Forelimbs of *Gansus yumenensis*

A. IVPP V 15079; B. V 15075

hu. humerus 肱骨; mc I-III. Metacarpals I-III 第 I ~ III 掌骨; md I 1-2. first, second phalanx of alular digit 第 I 指的第 1, 2 指节; md II 1-3. first, second and third phalanx of major digit 第 II 指的第 1 ~ 3 指节; md III 1. first phalanx of minor digit 第 III 指的第 1 指节; r. radius 桡骨; rad. radiale 桡腕骨; u. ulna 尺骨; uln. ulnare 尺腕骨

(2006) 记述的一致。大指骨的第 3 指节为爪节, 长度不及第 2 指节的一半; V 15081 (图 3) 还显示, 该爪节略有弯曲。小指骨在 V 15079 和 V 15081 均仅保存一个指节, 十分细窄, 前侧略呈凹形, 和大指骨第 1 指节相接, 但长度约为后者的一半。在 V 15079 上, 该指节近端后侧具有一个小的突起。根据其形态以及已有标本的保存状况, 推测小指骨的爪节已经完全退化消失。

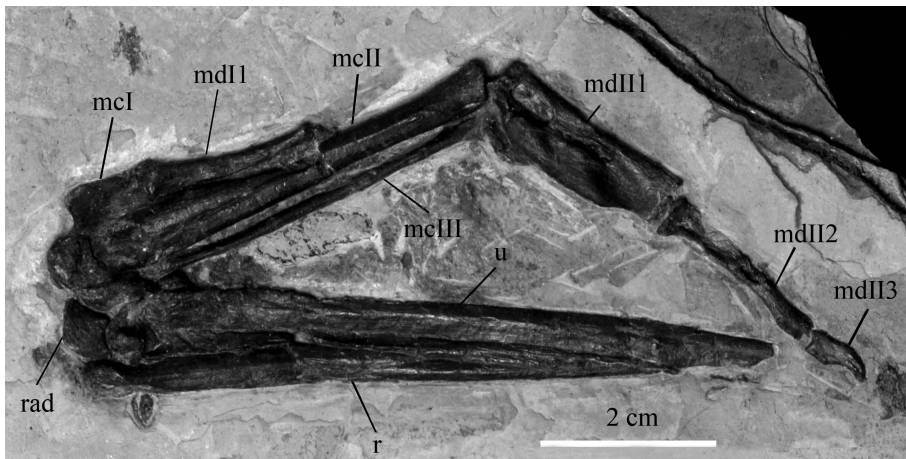


图3 甘肃鸟的前肢(IVPP V 15081)

Fig. 3 Forelimbs of *Gansus yumenensis* (IVPP V 15081)

For abbreviations see Fig. 2

V 15075(图 2B) 也为腹向保存的前肢,有完整的小翼指,包括两个指节,第 1 节细长,较直,第 2 节(爪节)很小,较小弯曲,长度不及第 1 指节的 1/3。根据以上描述,甘肃鸟的指式应当为“2-3-1”。V 15075(图 2B)上还保存了处于关节位置的桡腕骨和尺腕骨,两者大小相当,均略呈短长方形,尺腕骨仅有一较小的掌骨切迹,桡腕骨远端有一深的凹陷和小的开孔。此外,尺骨远端可见一显著的桡凹陷(radial depression)。腕掌骨近端保存了一宽大的下滑车凹陷(fossa infratrochlearis)。这一特征同样见于 V 15081 上(图 3),凹陷略呈圆形。

后肢骨骼在 You et al. (2006) 记述的标本中有较完整的保存,但记述比较简单。

新采集的甘肃鸟中,后肢标本计有 5 件(IVPPV 15074, V 15077, V 15080, V 15083, V 15084)(图 4, 5), 由于不同的关节方式,能够提供更多细节的特征。

股骨在 V 15080(图 4A)上保存完整,在 V 15077(图 4C)和 V 15084(图 5B)上也有保存,远端和胫跗骨呈相关节状态。股骨略有弯曲,股骨头不太突出;近端滑车脊显著,远端内外髁均很发育,髁间窝较深,外髁上可见突出的胫跗脊和腓脊。

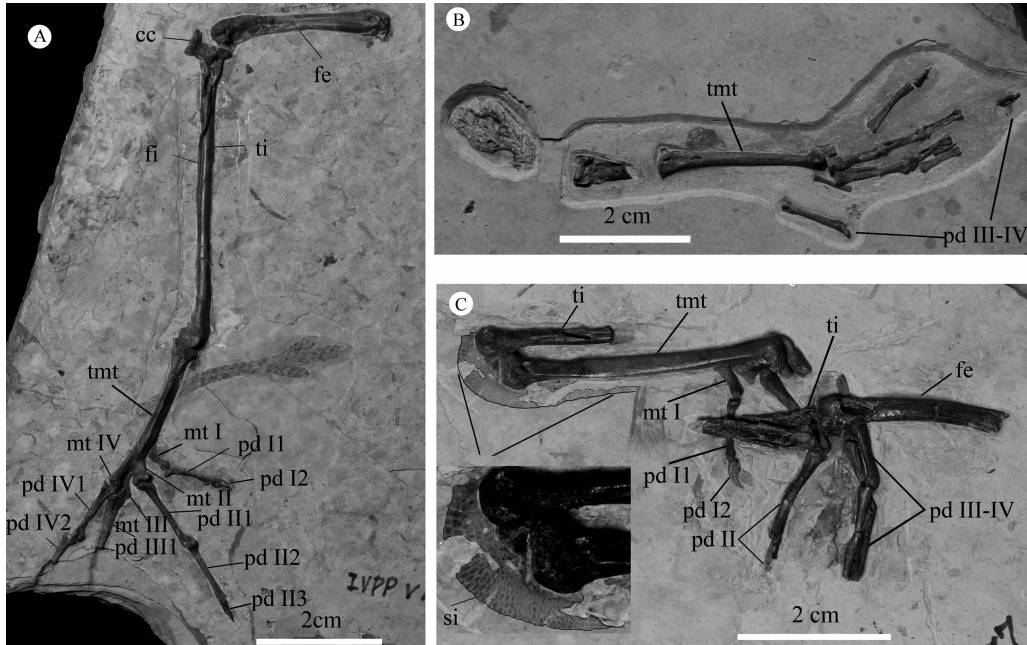


图 4 甘肃鸟的后肢骨骼和皮肤印痕

Fig. 4 Hindlimbs and skin impression of *Gansus yumenensis*

A. IVPP V 15080; B. V 15074; C. V 15077

cc. enemial crest 胫脊; fe. femur 股骨; fi. fibula 腓骨; mt I-IV. Metatarsal I-IV 第 I ~ IV 跖骨; pd I-IV. pedal digit I-IV 第 I ~ IV 趾; pd I 1-2. 1-2 pedal phalanx of pedal digit I; pd II 1-3. 1-3 pedal phalanx of pedal digit II; pd III 1. 1 pedal phalanx of pedal digit III; pd IV 1-2. 1-2 pedal phalanx of pedal digit IV; si. skin impression 皮肤印痕; ti. tibiotarsus 胫跗骨; tmt. tarsometatarsus 跖跗骨

胫跗骨细长,近端外侧的内侧胫脊和外侧胫脊愈合形成一个单个非常发育的、远端呈圆形的突起,显著向前和近端伸出(You et al., 2006),并具有明显收缩的颈部。在

V 15080(图 4A)(左侧后肢)上保存最为完整。胫跗骨外侧发育一细长的腓骨脊。腓骨十分细长,向远端延伸至远端约 1/5 处,从近端向远端逐渐尖细。

V 15084(图 5B)胫跗骨的远端保存较好,呈侧前向保存。未见骨质腱桥发育。外髌表面可见一深的圆形侧上髌凹陷(depressio epicondylaris lateralis)。

跗跖骨在新采集的 5 件后肢标本上均有较好的保存,并多为内侧或外侧向保存。跗跖骨完全愈合,其长度与股骨相近。与 You et al. (2006)描述的一致,近端未见下跗突发育,也没有保存凹槽。V 15080(图 4A)的跗跖骨主要为后向保存,近端保留有一小的外血管孔,同时第 III 和第 IV 跖骨远端还有一个远端血管孔。第 III 跖骨滑车位置最低,与第 IV 跖骨滑车位置较靠近,第 II 跖骨滑车位置较高,并明显向后侧扭转。V 15084(图 5B)显示,第 I 跖骨附于跗跖骨内侧的第 I 跖骨窝中。所有趾节均较长,各趾中第 I 趾节最长;趾爪短小且弯曲度小,屈肌结节尖突。第 I 趾骨与其他趾骨相对握,并相对较短、细弱。第 III 趾骨最为粗壮,全长略短于第 IV 趾。

V 15083(图 5A)为完整关节的跗跖骨及趾骨,趾骨(包括趾节)间还保存了蹼的印痕。V 15077 在胫跗骨和跗跖骨关节处保存有鳞片状的清晰皮肤印痕(图 4C)。这也是在甘肃鸟中的首次报道。

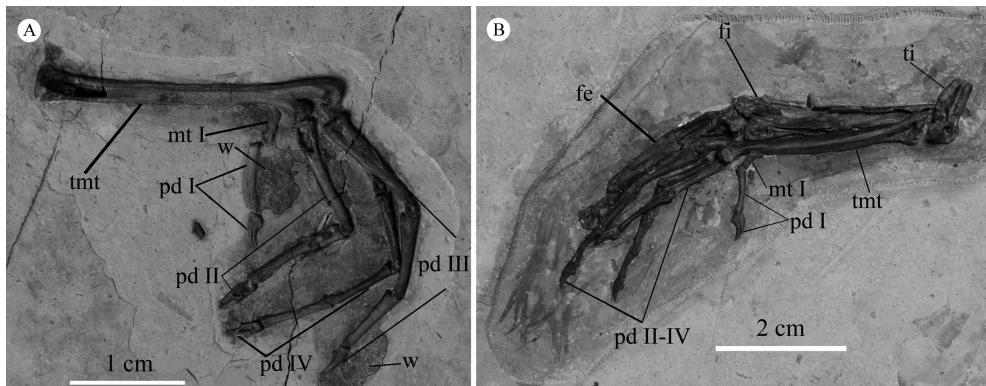


图 5 甘肃鸟的脚部骨骼和蹼足印痕

Fig. 5 Feet and web impression of *Gansus yumenensis*

A. IVPP V 15083; B. V 15084

For abbreviations see Fig. 4 plus w. web impression 蹼足印痕

2 对比与分析

甘肃鸟作为中国最早发现的今鸟类,具有一些独特的鉴定特征,包括突出的圆形胫骨嵴,细长的趾节,尤其是第 IV 趾骨最长,而第 III 和 IV 趾骨均超过跗跖骨的长度,完全愈合的跗跖骨远端具向后扭转的第 II 滑车,短小的趾爪以及其基部发达的屈肌结节等。除了这些特征外,本文所涉及的新材料让我们对其前肢以及胸骨特征有了进一步的认识。

和辽西早白垩世的原始基干今鸟类相比,甘肃鸟在一些特征上显得更为接近现代鸟类。在胸骨特征上甘肃鸟和燕鸟也较为相似,如其胸骨后缘的一对椭圆形闭孔以及侧突;

而义县鸟的胸骨同样已具有与乌喙骨较长的关节面。在前肢方面,无论是甘肃鸟还是燕鸟和义县鸟,其肱骨的三角肌脊均较发育,而义县鸟显著的球状肱骨头则最为突出;第 I 掌骨与腕掌骨在燕鸟与义县鸟中都没有完全愈合,而甘肃鸟在这一特征上有了进一步的加强,相对于腕掌骨的长度,甘肃鸟小翼指的长度也较为缩减。甘肃鸟的耻骨联合较燕鸟与义县鸟要短,其耻骨可能仅在末端有所接触,而义县鸟胫跗骨近端的外侧胫脊类似于甘肃鸟,但后者更为突出,并和内胫脊联合为一个圆形的突起(Zhou and Zhang, 2001)。

和辽西地区其他更加原始的今鸟类相比,甘肃鸟在整体特征上则显得更为进步,如红山鸟和古喙鸟,它们胸骨尚不前后加长,而乌喙骨的前突和顶突也不及甘肃鸟明显。在组成愈合荐椎的荐椎数量上,古喙鸟有 7 个,燕鸟有 9 个,而甘肃鸟达到 10 个。相对于甘肃鸟,红山鸟与古喙鸟的跗跖骨均没有完全愈合(Zhou and Zhang, 2005, 2006)。

另一方面,甘肃鸟的一些特征和现代鸟类仍然存在差异:如尺腕骨尚不具有显著的掌骨切迹,第 I 掌骨也没有发育明显的伸突,腓骨还很长,胫跗骨的远端未发育骨质腱桥,跗跖骨近端的下跗突也不发育。这表明,甘肃鸟只是代表了原始的基于今鸟类,尚不能归入现代鸟类的新鸟类中。

在白垩纪晚期出现了两类主要的水鸟类,分别是与潜鸟习性相似的黄昏鸟类以及和燕鸥大小相似的鱼鸟类。由于对水中或水面环境的适应,它们和甘肃鸟在特征演化上存在着一定的趋同性。作为以后肢为主提供驱动力、潜水生活的黄昏鸟,前肢基本退化同时失去了飞行能力;而后肢短而有力的股骨和较长的胫跗骨相比于甘肃鸟更为特化。胫脊作为后肢划水的肌肉附着点同样比甘肃鸟大许多(Chiappe and Dyke, 2002; Dyke et al., 2002; Galton and Martin, 2002)。两者髁孔后侧的髁骨部分都较长,且第 IV 趾骨均最长。白垩纪晚期鱼鸟类在北美分布很广,其许多特征要比甘肃鸟进步,如肱骨近端的肱骨头和腹结节较甘肃鸟要突出,而远端的背腹髁大小与定向有别于甘肃鸟而类似于现代鸟类。

3 甘肃鸟行为习性及其演化的探讨

Hou and Liu (1984) 根据甘肃鸟跗跖骨前端形态以及趾骨长度的变化判断其具有水生鸟类的特点,接近于滨岸鸟类。You et al. (2006) 运用分支系统学方法,对包括甘肃鸟在内的 20 余种主要中生代鸟类的 200 余个性状进行分析,结果发现甘肃鸟较我国早白垩世发现的所有其他鸟类以及北美晚白垩世的黄昏鸟(*Hesperornis*) 进步,而较鱼鸟(*Ichthyornis*) 和更进步的突胸鸟类原始。他们还通过对比发现,甘肃鸟的后肢特征显示了两栖的习性。如胫跗骨近端发达的胫脊,第 II 跖骨滑车靠上的位置,加长的脚趾(III 和 IV 趾均长于跗跖骨),近端的趾骨长,趾爪不弯曲,但发育屈肌结节等。除了屈肌结节这一特征外,其他特征普遍发现于潜水鸟类中。类似的屈肌结节见于一些现生的滨岸鸟类(*Charadriiformes*)、苍鹭(*Ardea cinerea*) 和潜鸭(*Aythya*) 中。You et al. (2006) 还进一步根据脚蹼延伸至趾爪近端等特征,推测甘肃鸟的习性与用脚潜水的鸟类(如鸕鹚、潜鸟和潜鸭)有些相似,只是不够特化。

通过甘肃鸟的前肢形态及羽毛特征分析它具有很强的飞行能力,但根据保存的足蹼印痕,并结合其他后肢骨骼学特征的比较推断,甘肃鸟也应当非常适应水中生活,因此推

断甘肃鸟可以适应水陆两栖生活,并且认为现生鸟类在白垩纪的共同祖先很可能具有水栖生活的特点。Ji et al. (2006) 依据甘肃鸟后肢远端足蹼的构造直接证实了甘肃鸟是古老的适于水生生活的鸟类。上述有关甘肃鸟行为习性的分析,仅是根据骨骼和蹼的形态特征所提供的信息进行推断的。

本文基于新发现的甘肃鸟材料,在对其形态特征补充记述的基础上,尝试对标本中具有指示意义的一些骨骼进行统计分析,从而进一步探讨甘肃鸟的行为习性。

甘肃鸟标本 IVPP V 15076 的胸骨宽度(胸骨两侧突之间的距离)与深度(两胸骨突连线的中点到龙骨突最高点之间的距离)比约为 1.95,符合游泳习性鸟类的指标范围(1.56 ~ 1.95) (Düzler et al., 2006), 表明甘肃鸟是适于游泳的鸟类;胸骨长度与龙骨突深度的比值为 5.08, 与一些现生的地栖鸟类相似,宽阔的胸骨以及较高的龙骨突为与飞行相关肌肉的附着提供了充足的空间,显示其与现生鸟类相近的飞行能力(Berger, 1952)。

V 15080 是一比较完整的左后肢。我们将甘肃鸟股骨、胫跗骨和跗跖骨的长度与不同的现生(标本为中科院古脊椎动物与古人类研究所收藏的鸟类骨骼,标本编号 IVPP*) 和化石水生鸟类后肢对应骨骼进行长度对比(表 2)。用于对比的有山东中新世鸭科的硅藻中华河鸭(*Sinanas diatomas*) (Yeh, 1980)、秧鸡科的秀丽杨氏鸟(*Youngornis gracilis*) (Yeh, 1981), 德国始新世中期鹤形目的 *Pumiliornis tessellates* (Mayr, 1999), 美国怀俄明州始新世早期军舰鸟科的 *Limnofregata azygosternon* (Olson and Matsuoka, 2005), 以及现生鸭科的红头潜鸭(*Aythya ferina*)、斑嘴鸭(*Anas poecilorhyncha*)、赤膀鸭(*A. strepera*)、针尾鸭(*A. acuta*) 和绿头鸭(*A. platyrhynchos*), 鹬科的丘鹬(*Scolopax rasticola*),

表 2 甘肃鸟与其他鸟类后肢比例的对比

Table 2 Proportions of the hindlimb elements of *Gansus yumenensis* compared to some other birds

(mm)

	n	Femur	Tibiotarsus	Tarsometatarsus	Proportion	Source
<i>Gansus yumenensis</i>	1	31.6	56.2	30.1	1.00:1.78:0.95	IVPP V 15080
Anatidae <i>Sinanas diatomas</i>	1	50.0	88.0	40.0	1.00:1.76:0.80	Yeh, 1980
Gruiformes						
<i>Pumiliornis tessellates</i>	1	10.8	18.7	9.9	1.00:1.73:0.92	Mayr, 1999
Fregatidae						
<i>Limnofregata azygosternon</i>	1	55.0	67.0	26.7	1.00:1.22:0.49	Olson & Matsuoka, 2005
	1	56.0	67.9	27.3	1.00:1.21:0.49	
Rallidae						
<i>Youngornis gracilis</i>	1	35.0	47.5	27.0	1.00:1.36:0.77	Yeh, 1981
Anatidae						
<i>Aythya ferina</i>	1	46.5	82.0	39.5	1.00:1.76:0.85	IVPP 86081
<i>Anas poecilorhyncha</i>	1	49.9	83.5	43.8	1.00:1.67:0.88	IVPP 86011
<i>A. strepera</i>	1	46.1	79.8	40.8	1.00:1.73:0.89	IVPP 86013
<i>A. acuta</i>	1	46.1	82.5	43.5	1.00:1.79:0.94	IVPP 86017
<i>A. platyrhynchos</i>	1	53.5	95.1	50.1	1.00:1.78:0.94	IVPP 86045
Scoklopacidae						
<i>Scolopax rasticola</i>	1	43.9	62.8	38.3	1.00:1.43:0.87	IVPP 3A-3-9
Pelecanidae						
<i>Pelecanus philippensis</i>	1	119.9	174.1	110.1	1.00:1.45:0.92	IVPP 1031

鹈鹕科的斑嘴鹈鹕(*Pelecanus philippensis*)。表中所列这些不同时期的鸟类具有一个共同特点是均为水生游禽和涉禽类,其中个别鸟类的飞行能力还很强。将鸟类后肢3块骨骼的长度数据利用DeltaGraph 5 软件生成三元投影图(图6)。从图中可以得出:甘肃鸟后肢的股骨、胫跗骨和跗跖骨长度百分比分别为26.8%,47.7%和25.5%,其投影点与新生代和现生鸭科成员以及鹤形目成员的投影点比较集中靠近,三元(股骨、胫跗骨和跗跖骨)百分比的变化范围分别为26.8%~28.2%,47.1%~48.8%和22.5%~25.6%;秧鸡科、鹬科和鹈鹕科成员的对应三元百分投影点集中,另两个军舰鸟科成员比较一致。由此得出甘肃鸟后肢的比例特征接近水生的鸭科(*Anatidae*)成员。

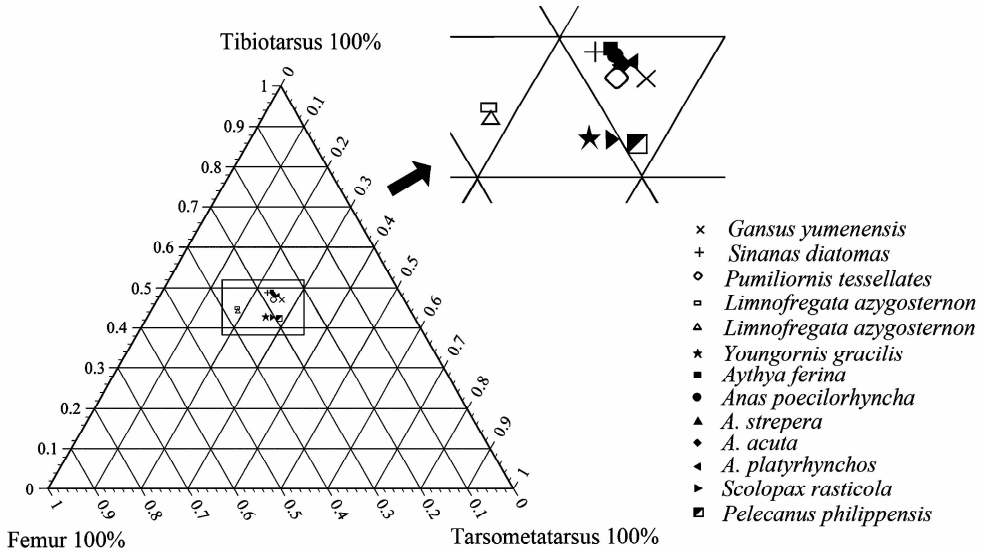


图6 甘肃鸟与新生代和现生鸟类后肢骨骼比例的三元投影

Fig. 6 Proportions of hindlimb bones of *Gansus*, Cenozoic birds and living birds in ternary morphospace

此外,依据跗跖骨远端滑车的组合特征判断,甘肃鸟跗跖骨远端滑车结构为“三角”模式(张玉光,2006),且雁形目鸭科第Ⅱ跖骨滑车显著缩短并后转的特征在甘肃鸟跗跖骨远端均有表现(图7),同时利用主成分分析提取的跖骨滑车宽度及第Ⅱ跖骨滑车位置上下的有效变量散点图显示甘肃鸟(IVPP V 6862)位于地栖类今鸟的变化范围内(张玉光、田晓阳,2006)。此外,甘肃鸟第Ⅰ趾骨相当延长,第Ⅳ趾骨长于第Ⅲ趾骨,而且每个趾骨趾节的变化是越靠近远端长度越变短(表1),类似于现生

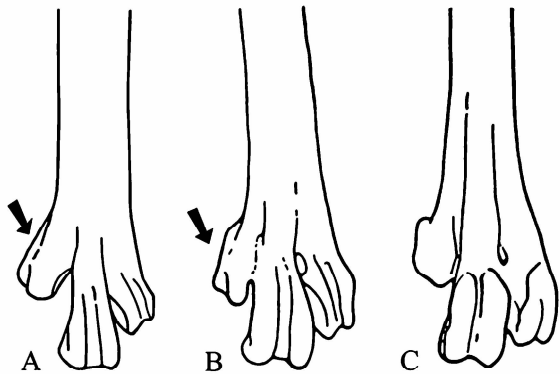


图7 甘肃鸟(A)、雁形目鸭科成员(B)及鹤形目鹤科成员(C)跗跖骨远端形态比较

Fig. 7 Comparison of distal tarsometatarsus of *Gansus* (A), *Anatidae* (B) and *Gruidae* (C)

的一些水生鸟类。趾爪具有尖锐的屈肌结节也说明甘肃鸟是一类适应水生生活的鸟类。综上所述,甘肃鸟是一类具强有力飞行能力的似游禽类。

白垩纪早期是鸟类演化发生显著辐射的时期,不仅表现在多样的形态结构上,而且在行为习性演化上也体现得十分明显。过去一直认为只有到白垩纪晚期才有典型的水生鸟类出现,如最具代表性的有黄昏鸟和鱼鸟,尽管还具有一定的原始特征,如上下颌具齿,但它们已经可以潜水或在水中取食。而作为真正的白垩纪早期今鸟类中的水生或具水生习性的鸟类在热河生物群中也逐渐出现。如燕鸟以鱼为食的证据就说明部分今鸟类能够季节性地适应湖边生活(Zhou et al., 2004);湖泊相保存的早期今鸟类红山鸟已经能明显地适应水生的习性(Zhou and Zhang, 2005),而稍晚的义县鸟已经能够涉水或近滨岸地带生活(Zhou and Zhang, 2001)。上述水生鸟类所表达的行为只是早期鸟类在演化过程中广泛适应的体现,说明鸟类对环境的适应在白垩纪早期的今鸟类就开始由陆地扩展到开阔的湖岸地带(周忠和, 2006),但和甘肃鸟一样,在分类演化关系上还没有与真正的现生鸟类紧密联系在一起。

除此之外,在韩国早白垩世地层中也曾发现过带蹼的鸟类足迹化石,鉴定后属于今鸟类(Lim et al., 2000)。南极晚白垩世海相沉积物中发现的 *Vegavis iaai* 属于雁形目鸭科成员(Clarke et al., 2005)。早白垩世甘肃鸟蹼足化石(CAGS-IG-04-CM-008, IVPP V 15083)的发现和更多与游禽类鸭科成员形态的相似或许进一步说明雁形目代表了现生鸟类中最原始的类群。此外,甘肃鸟群也代表了今鸟类进化初期一个重要阶段。至于现生鸟类水、陆两栖生活习性的溯源,很可能从白垩纪后期才由水栖的今鸟类逐渐适应地栖生活,并且其后裔也一直延续至今。

致谢 感谢甘肃酒泉王化民先生在野外工作中给予的大量帮助。本文在标本观察对比过程中得到中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本馆娄玉山先生的帮助,高伟先生为化石标本进行拍照,谨此致谢。

NEW MATERIAL OF *GANSUS* AND A DISCUSSION ON ITS HABIT

LI Yan¹ ZHANG Yu-Guang^{2,4} ZHOU Zhong-He^{3,4} LI Zhi-Heng⁵ LIU Di^{3,4} WANG Xiao-Lin^{3,4}

(1 *Gansu Museum Lanzhou 730050*)

(2 *Beijing Museum of Natural History Beijing 100050 towyu@sohu.com*)

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

(4 *Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044*)

(5 *Jackson School of Geosciences, University of Texas at Austin Austin, TX 78712 USA*)

Abstract

Some newly discovered postcranial material of *Gansus yumenensis* are described, adding to our understanding of the skeletal anatomy of this basal ornithurine. Such anatomical features include a laterally exposed sternum with a sickle-shaped keel, the ulnare with small metacarpal incision, complete loss of ungual of the minor digit, and manual phalangeal formula of "2-3-1", as well as some more detailed features of the leg bones. The new material not only provided additional evidence of interdigital web but also preserved some scale-like skin impressions near the joint between the tibiotarsus and tarsometatarsus. A statistic analysis of the measurements of the sternum and major elements of the leg of *Gansus* further supports the hypothesis that this bird was a volant

and diving bird, similar to that of extant ducks.

Key words Early Cretaceous, *Gansus*, new material, habit

References

- Berger A J, 1952. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae. *Am Midl Nat*, **47**(3): 513–605
- Chiappe L M, Dyke G J, 2002. Mesozoic radiation of birds. *Annu Rev Ecol Syst*, **33**: 91–124
- Clarke J A, Tambussi C P, Noriega J I et al., 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, **433**: 305–308
- Düzler A, Özgel Ö, Dursun N, 2006. Morphometric analysis of the sternum in avian species. *Turk J Vet Anim Sci*, **30**: 311–314
- Dyke G J, Dortangs R W, Jagt J W M et al., 2002. Europe's last Mesozoic bird. *Naturwissenschaften*, **89**: 408–411
- Galton P M, Martin L D, 2002. *Enaliornis*, an Early Cretaceous Hesperornithiform bird from England, with comments on other hesperornithiformes. In: Chiappe L M, Witmer L M eds. *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. Berkeley: University of California Press. 121–125
- Harris J D, Lamanna M C, You H L et al., 2006. A second enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) wing from the Early Cretaceous Xiagou Formation near Changma, Gansu Province, People's Republic of China. *Can J Earth Sci*, **43**: 547–554
- Hou L H, Liu Z C, 1984. A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds. *Sci Sin, Ser B*, **27**: 1296–1302
- Ji S A, Ji Q, You H L et al., 2006. Webbed foot of an Early Cretaceous ornithurine bird *Gansus* from China. *Geol Bull China*, **25**(11): 1295–1298
- Lamanna M C, You H L, Harris J D et al., 2006. A partial skeleton of an enantiornithine bird from the Early Cretaceous of northwestern China. *Acta Palaeont Pol*, **51**: 423–434
- Lim J, Zhou Z H, Martin L D et al., 2000. The oldest known tracks of web-footed birds from the Lower Cretaceous of South Korea. *Naturwissenschaften*, **87**(6): 256–259
- Mayr G, 1999. *Pumiliornis tessellatus* n. gen. n. sp., a new enigmatic bird from the Middle Eocene of Grube Messel (Hessen, Germany). *Cour Forsch-Inst Senckenberg*, **216**: 75–83
- Olson S L, Matsuoka H, 2005. New specimens of the early Eocene frigatebird *Limnofregata* (Pelecaniformes: Fregatidae), with the description of a new species. *Zootaxa*, (1046): 1–15
- Yeh H K(叶祥奎), 1980. Fossil birds from Linqu, Shandong. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **18**(2): 116–125(in Chinese with English abstract)
- Yeh H K(叶祥奎), 1981. Third note on fossil bird from Miocene of Linqu, Shandong. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **19**(2): 149–155(in Chinese with English abstract)
- You H L, Lamanna M C, Harris J D et al., 2006. A nearly modern amphibious bird from the Early Cretaceous of northwestern China. *Science*, **312**: 1640–1643
- You H L, O'Connor J K, Chiappe L M et al., 2005. A new fossil bird from the Early Cretaceous of Gansu Province, northwestern China. *Hist Biol*, **17**: 7–14
- Zhang Y G(张玉光), 2006. The morphology of the distal tarsometatarsus in perching and terrestrial birds. *Sichuan J Zool(四川动物)*, **25**(1): 27–32(in Chinese with English abstract)
- Zhang Y G(张玉光), Tian X Y(田晓阳), 2006. Statistic analysis of the tarsometatarsus morphology of Mesozoic birds from western Liaoning, China and its implications. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **44**(4): 297–306(in Chinese with English abstract)
- Zhou Z H(周忠和), 2006. Adaptive radiation of the Jehol Biota and its evolutionary ecological background. In: Rong J Y, Fang Z J, Zhou Z H et al. eds. *Originations, Radiation and Biodiversity Changes—Evidences from the Chinese Fossil Record*. Beijing: Science Press. 943–945(in Chinese with English summary)
- Zhou Z H, Clarke J, Zhang F C et al., 2004. Gastroliths in *Yanornis*: an indication of the earliest radical diet-switching and gizzard plasticity in the lineage leading to living birds? *Naturwissenschaften*, **91**: 571–574
- Zhou Z H, Zhang F C, 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chinese Sci Bull*, **46**: 1258–1264
- Zhou Z H, Zhang F C, 2005. Discovery of a new ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proc Nat Acad Sci, USA*, **102**: 18998–19002
- Zhou Z H, Zhang F C, 2006. A beaked basal ornithurine bird (Aves, Ornithurae) from the Lower Cretaceous of China. *Zool Scr*, **35**: 363–373