
* 书 评 *

评《鸟类的起源与演化》

(The Origin and Evolution of Birds, by Alan Feduccia, 1996. Yale University Press.
New Haven and London. 432 pp. 534 illus. ¥ 55.)

一部新书问世,读者的反应可能褒贬不一,而当书中又恰好涉及众多争论不休的问题时,情况便注定如此。最近,耶鲁大学出版的《鸟类的起源与演化》一书,涉及到或许是目前古脊椎动物学中最具争议的一个问题,即鸟类究竟是直接起源于地面奔跑的恐龙还是来自与恐龙共同的祖先——小型的槽齿类爬行动物?就飞行起源而论,是由地面升腾向上还是由树上滑翔而下?一方面,本书刚一问世便已赢得一片赞誉,有位鸟类学家竟声称此书在许多方面完全可以和 G.G. Simpson 及 A.S. Romer 的最重要著作相提并论;另一方面,持相反看法的人则立刻对该书提出尖锐的批评。

本书作者费多希尔(Alan Feduccia)是美国北卡罗来纳大学讲座教授(S.K. Heninger Professor),已发表的一百余篇著作(包括十本专著和五本专刊)涉及鸟类及其它脊椎动物的演化、胚胎学、比较形态学及进化系统生物学等广泛领域。其中,1980年哈佛大学出版的《鸟类时代》(The Age of Birds)不仅是获奖之书,而且一直受到国际鸟类同行的广泛赞扬和引用。新书继承了《鸟类时代》的基本框架,然而在篇幅、内容及深度上都有了很大提高。可以说,该书概括了近十五年来古鸟类及进化领域所取得的所有重要成果。既有前一本书的成功经验,又具最新的论述,书一问世便能倍受青睐,也就不足为奇了。然而本书作者的观点又与新潮

分支系统学派存在本质区别,因此,此书又必将引发一场新的论战。不同于以往的也许只能是“火药味”更加浓烈。

费多希尔不仅在鸟类进化领域享有盛誉,而且在同行中还以勤奋多产、笔力雄健著称。加之广博的知识背景和敏锐的洞察力,他非常善于将本是深奥的理论,用普通、生动的语言娓娓道来,从而使得一部高水准的学术著作,能同时赢得专家和普通读者的欣赏。笔者认识的一位德国学生就曾告诉我,他在十三、四岁的时候就已读过《鸟类时代》一书,而且基本能够看懂。新书与之相比,在文字上不仅毫不逊色,而且配有更丰富的插图和更多鲜明的实例。因此,读者即便不具备很多鸟类或古生物学的知识,也能够充分领略到作者在书中所精心描绘的鸟类进化的图景。

本书布局也不同于常规作法。作者将全书分为八章,几乎每一章都阐述一个主要进化类型,因此使得全书始终围绕起源和演化这两大主题。每一章内,生物体的演化史和人类对鸟类的研究历史有机地揉合在一起,通篇不离进化这一主线。本书最后附有参考文献和索引。

第一章“身披羽毛的爬行动物”又可大致分为两个部分。第一部分着重介绍鸟类的基本知识。值得提出的是,这些知识又偏重于与飞行紧密相关的骨骼结构、羽毛附着以及肌肉作用等方面的内容。此外,对于进化学家们经常关心的鸟喙和脚的适应类型,本书也作了概括。第二部分马上

转到了始祖鸟化石, 似乎有些突兀。然而若细作推敲, 又觉不无道理, 这岂不正体现了“将今论古”这一古生物学家首要遵循的原则吗? 对始祖鸟的介绍, 作者不惜笔墨, 这对于想了解始祖鸟的发现经过或其它一般知识的读者来说, 这一部分读来应当比较轻松有趣。本章最后试图回答这样一个问题: 始祖鸟的地位有没有被动摇? 中国辽宁发现的孔子鸟化石无疑成为一个热门话题。此外, 对于前几年轰动一时的晚三叠世的“原始鸟”(Protoavis), 作者也作了较客观的评论, 认为争论可能还会继续下去。

第二章“鸟类的祖先”介绍的是鸟的起源问题。对于那些想知道蜂鸟究竟是不是最小恐龙的读者来说, 笔者诚以为这一章不可不读。鸟类的起源问题争论了一百多年, 真可称得上几多曲折。近二十年来的争论几乎可以说是由一个人引起的, 这就是刚刚退休的耶鲁大学教授 J. Ostrom。自八十年代中期 K. Padian 和他的学生 J. A. Gauthier 用分支系统学的方法给 Ostrom 的鸟类恐龙起源学说予以支持以来, 这一学说便逐渐盛行于古脊椎动物学界, 尤其是恐龙学界。颇为耐人寻味的是, 鸟类学家, 包括大多数研究化石鸟类的权威自始至终都对此持怀疑的态度; 本书作者则是其中最坚定的一员。最能反映这一争论的激烈程度的, 也许莫过于 Gauthier 最近针对本书出版所发表的评论。他宣称今年(1996)秋天准备在一家鸟类的刊物上写篇书评, 以提醒鸟类学家不要再受费多希尔的“毒害”。

在本章中, 作者在对初龙类作了简要介绍以后, 并不急于直入主题, 而是先介绍翼龙和恐龙的大类, 然后是对鸟类起源研究历史的回顾。紧接着, 作者用很大篇幅探讨系统生物学的方法论(侧重分析的

是分支系统学)。首先需指出的是, 作者承认: “尽管很多人夸大了分支系统学的实际意义, 这一理论仍不失为形态分析中最严密的一种。” 作者同时也同意: “由于 Hennig 的影响, 现在几乎所有的系统生物学家都同意, 系统关系的建立只能依靠共近裔特征, 而不是共祖裔特征。” 然而费多希尔所严厉批评的是有些人对这一方法的盲目推崇夸大和对存在问题的回避(如简约性原则的有效性等问题)。他直言不讳地指出, 许多现代分支系统学的方法(如 PAUP)与六十年代末至七十年代初流行的表型分类学的方法已非常相似。本书采用了三个实际的例子, 其中之一便是援引了 R. Carroll 和董枝明在研究湖北鳄的文章中所提出的, 分支系统学方法中存在的问题。涉及到鸟类起源问题, 方法论的问题仍然是争论的焦点, 也是问题的根本所在。费多希尔重点从两方面对鸟类恐龙起源假说提出质疑: 一是关于特征本身, 如恐龙胫骨远端具有距骨突, 而鸟类中类似形态的结构应叫胫前骨, 不是起源于骨骼突起, 而是一块独立的骨片, 在个体发育后期才和跟骨愈合, 因而这二者没有同源关系; 二是如何看待恐龙和鸟类共有的其它相似特征, 是因为适应两足奔跑而趋同, 还是共近裔特征? 除此之外, 鸟类恐龙起源假说还面临另一主要难题, 即时代不相适。与鸟类最相似的恐龙或特征都见于晚白垩世; 而另一方面, 新的化石证据和研究都表明, 鸟类的最早祖先肯定要早于晚侏罗世。分支系统学派认为建立系统关系不应该考虑时代。这一点应当没有问题。但是讨论祖先问题, 似乎情况就不完全一样了。一个最简单的例子是, 现生生物中鳄类和鸟关系最近, 但能否就因此断言鸟类必然起源于鳄类, 或者甚至说鸟便是鳄鱼呢?

第三章“鸟类飞行的起源”涉及的是全书中最有争议的另一话题：鸟类祖先是先从地面奔跑起飞的呢，还是从树上往下滑翔学会飞行的？前者通常被称为地栖起源说；后者则为树栖起源说。近二十年来，飞行的地栖起源假说的始作俑者还是 J. Ostrom。鸟类飞行起源的争论离不开鸟类起源之争。费多希尔捍卫的仍是与之对立的树栖起源假说。尽管两大学派观点明显对立，但都认为始祖鸟是解决问题的关键。

费多希尔客观地回顾了历史之后，着重又从多方面对地栖起源假说提出了新的质疑。其中主要的几点都结合了几年来的最新研究结果。如对始祖鸟更多鸟类特征的认识清楚表明，始祖鸟并不能被简单概括为“身披羽毛的恐龙”。另一方面的主要证据来自对其羽毛结构不断深入的研究。费多希尔经常提出的一个问题是：Why feather? 始祖鸟具有几乎和现代鸟类一样的羽毛和翼的结构，如果只是为了拍打昆虫，岂不是杀鸡却用宰牛刀吗？本章最后，费多希尔总结了新的资料，否定了恐龙温血假说，并概括地分析了羽毛起源和演化的可能模式。

第四章“白垩纪——潜水鸟与海洋鸟类，古往今来”或许是本书包含化石新的资料最多的一章。本章先介绍了反鸟(Enantiornithes)和蜥鸟亚纲(Sauriurae)。反鸟一词首创于1981年，现已被公认为中生代分布最广、也最常见的陆生鸟类。中国发现的早白垩世的鸟类化石，大多数都属于这一绝灭了得鸟类类群。蜥鸟亚纲则包括了始祖鸟、孔子鸟和反鸟。对属于新鸟亚纲(Ornithurae)的化石代表，书中介绍了朝阳鸟和甘肃鸟等主要成员。总之，本章也比较充分而恰如其分地评价了近年来中国境内所发现的早期鸟类化石。

本章的第二个主题是中生代另两类研究很早，并广为人知的鸟类：鱼鸟和黄昏鸟。尽管书中增补了一些新的资料，但有关这些鸟类的知识大部分都没有超出本书作者《鸟类时代》中所介绍的内容。费多希尔在文章中强调的另一观点是白垩纪末期，鸟类也经历了大的灭绝。第三纪鸟类爆发性的辐射与哺乳动物的演化十分相似。

本章最后，作者介绍了潜鸟和鸬鹚这两类以足潜水鸟类的适应趋同现象。此外，还介绍了企鹅等以翼潜水鸟类的主要类型和结构特征。

第五章“火烈鸟，鸭和长腿涉禽”围绕的是滤食适应这一进化特征。由于本章不仅涉及到火烈鸟和雁形目的起源，而且也包括了本书作者早期研究所取得的主要成果，因此读来饶有趣味。此外，值得提出的是，作者广博的脊椎动物知识背景使得他能够不断地跨出鸟类的领域，旁征博引其它门类相同适应所产生的趋同现象。

本章重点提及的化石 *Presbyornis*，对于只想了解一般进化知识的读者，笔者认为也很值得一读。这是一类头骨象鸭，而颅后骨骼却与长腿涉禽(如火烈鸟)非常相似的始新世鸟类化石。本书作者认为这一鸟类和雁形目的起源关系十分密切，却和火烈鸟没有什么很近的亲缘关系。这一化石提醒人们的另外一点也许是：没有对化石完整材料的掌握，对化石的复原和其生活习性的恢复，有时会很容易导致错误的结论。

本章最后，作者简要总结了滨岸鸟类的辐射，认为许多现代鸟类类群的祖先，可能都可以追溯到白垩纪—第三纪交替时期的“过渡型”滨岸鸟类(主要是鸨形目)。鸨形目便被认为是和鸨形目关系很近的古老的一目。鸨形目则被认为是主要

的水鸟类群中，为数不多的可能与滨岸起源没有直接关系的一类。

第六章“飞行能力的退化”与第三章“飞行的起源”讨论的是两个截然相反的进化方向。相对于后者，前者似乎缺少引人注目的场面和争论。即便如此，这一章仍然是笔者最偏爱的章节之一。本章涉及的进化现象，并非鸟类特有。事实上，一般的生物学家或古生物学家可能都会对其中的某一个问题或现象产生兴趣。作者对具体鸟类类群历史的介绍，或许更适合于专门的研究或爱好者；而对于如“幼态持续”(Paedomorphosis)等生物概念和形成机理的讨论似乎更具普遍意义。

鹤形目不仅拥有较丰富的化石成员，而且也是飞行退化最为常见的一目。习居岛屿的鸟类又更容易失去飞翔的能力。作者认为原因之一，可能是缺少掠食性动物；另外一个原因或许和强劲的海风有关。因为失去飞行通常和身体增大有关，太轻的身体则有被风吹走的危险。昆虫在这方面和鸟类有着相同的遭遇。有趣的是，作者指出植物也倾向失去“飞行”——果实增大，从而失去空中传播的能力。进化的趋同性，其普遍程度，由此可见一斑。

作者在本章讨论的另一个有趣的问题是进化的时间性。作者认为，飞行的退化速度可能远比我们许多人想象的要快。本章最后介绍的是现生的平胸鸟类，包括鸵鸟、鸸鹋和几维鸟等大型不会飞翔的鸟类。围绕这些鸟类的的一个主要争论是：它们组成一个单系类群吗？费多希尔倾向于认为不是，从而进一步强调相同的适应对不同地区、不同类型鸟类的相似影响。

第七章“猛禽”是本书中篇幅最小的一章。相对而言，本章以资料介绍为主，而少见讨论。但需说明的是，这并不意味着

我们对猛禽的认识也比较深刻。传统上，猛禽类又可分为隼形目(Falconiformes)和鸮形目(Strigiformes)，但二者及每一目内部各科的关系并不十分清楚。作者指出，隼形目各科间的系统关系或许比之其它鸟目更成问题。问题的症结也许在于，许多鸟类之所以被归入该目，很大程度上是由于喙和脚的结构相似的适应。

第八章“陆生鸟类的兴起”是本书的最后一章。本章中，作者介绍的是多少具备树栖能力的陆生鸟类。本章包括的种类超过前面任何一章。作者从比较原始的类型开始，对每一类群又分别结合化石介绍其发展历史。雀形目是现生鸟类中最成功的一支。大约五分之三的现生鸟类种类归雀形目。作者讨论了雀形目成功的奥秘及起源，认为雀形目作为一个主要门类的出现始于新第三纪。一系列形态、行为及生理功能的提高使之在中新世出现了飞跃性的发展。其中，较小的身体、复杂的筑巢技术以及高出同等大小的非雀形目鸟类百分之五十至六十的基础新陈代谢率都保证了这一类群的成功。对雀形目内部的各主要类型，作者也作了概括和分析。

总之，本书集中而全面地总结了进化鸟类领域所取得的新的研究成果，比较全面地介绍了目前这一领域所存在的争论和主要问题。由于本书作者多年来一直活跃于古鸟类学及进化学等多个领域，并且在形态及理论方面都有很高的造诣，因此可以毫不夸张地认为，本书是继 G. Heilmann 1926 年所著《鸟类的起源》以来这一领域最重要的著作。

过去，由于化石材料的限制等原因，研究古鸟类及其进化的人数，较之其它脊椎动物门类，显得微不足道。然而近年来，无论是化石的发现还是研究人员数量都较从前大大提高。古鸟类方面的专著

或文集也不断涌现。但是,真正从理论入手并系统加以总结的专著却几乎没有。本书的问世正好填补了这一大的空缺,可谓应运而生。

本书与《鸟类时代》相比,不仅篇幅增加超过两倍,而且内容及理论深度方面也有很大提高。除此之外,本书另一值得称道之处是每章都配有若干醒目标题。它们或为短小问题,或为关键内容、分类单元,不仅起到画龙点睛作用,而且也十分方便浏览或查阅。

尽善尽美之事亘古难求,本书也不例外。首先,个别章节标题和内容并不十分吻合。如第四章“白垩纪——潜水鸟与海洋鸟类,古往今来”事实上包括了中生代大多数树栖鸟类。如将这部分内容独立一章,单独论述,或许会避免这一不必要的现象;第二,文中一些插图布局未能和文字合理搭配,如第37页全部介绍的是孔子鸟,而在本页右下角出现的却是晚三叠世的“原始鸟”的照片。这类问题或许是由于编辑一时疏忽,而怪不得本书作者;此外,本书配有很多鸟类化石的生活复原图。这些复原大多数是由作者的多年搭档 J. P. O'Neill 所作,总的说来,艺术性和

科学性都属上乘,然而少数复原仍然添加太多想象成分。如第138页,西班牙早白垩世鸟类的复原就显过于进步。根据骨骼结构,这种鸟类即使具备了振翅飞翔的能力,其两翼也不会达到几乎垂直的高度。再者,书中引用不少他人所作的骨骼复原,其中有些也显得比较陈旧,且欠准确。当然,以上两点不足或许和本书作者较少从事早期鸟类化石的具体形态工作有关。考虑到近几年化石(尤其是早期鸟类)发现和研究的增加速度,提出以上问题难免有些苛求或吹毛求疵之嫌。

不管怎样,由于作者的观点和许多学者的意见存在根本的区别,从更深层次来看是方法论上的差异,因此本书的出版无疑会引发更激烈的争论。从总的方面来看,笔者认为这种争论有益于推动更加深入和细致的研究。至于书中存在的问题或不足,笔者以为没有比“瑕不掩玉”这句成语所更能贴切表达笔者对本书的评价了。

承蒙苗德岁博士耐心指出本评初稿中若干错误,笔者深表感谢。

周忠和(写于堪萨斯)