

## 大學指考人人談—恐龍、鳥群與支序分類學

文·圖／程延年

### 摘要

卓越的演化遺傳學家一道博忍斯基 (Theodosius Dobzhansky) 的名言：唯有在演化的光照下，生物學才有了真義！97 年大學指考，生物學試題及大考中心的解答，在聯合報 97 年 7 月 2 日 (C4 版) 登出。

在「閱讀題一」及 36-38 選擇試題中，涉及到支序分類學、爬行動物、始祖鳥與恐龍的最新知識，令人激賞。仔細讀完，又令我困惑不已。待冷靜分析、反覆思索，又讓人悵然有所失！簡單地說，閱讀文字中，精簡地提到了威利·赫尼格 (Willi Hennig) 的支序分類學 (文中稱支序系統學)、自然分類的「單系群」與人為分類的「並系群／複系群」，以及所稱「鳥類和爬蟲類的親緣關係圖七」。出題的大學某教授，要學子們「根據上文內容和習得的知識，以及圖 7 回答 36-38 題」(一為多選題，二為單選題)。

學生們要試著選對標準答案，我先提出三個預設的假想 (*ad hoc* assumptions)。一是，假設全然依循閱讀文字與誤謬的附圖所呈現的論述 (不論其為真或偽)；二是，全然依循現行校園教科書中所習得的知識 (不論其為過時的或者主流的知識體系)；三是，全然參酌當今最精準、嶄新的知識內涵，去考量。這三項源頭若是匯流一統，是其極至；否則分道揚鑣 (似乎如此!)，則將無所適從。

本文解析閱讀文字的可議之點，再判別「標準答案」的標準性。那麼，然後呢？一或許，然後我們需要嚴正思考科學本質、聯考 (指考) 命題、是非對錯、以及選擇一個標準答案，所面臨傳授知識體系的嚴酷挑戰！

關鍵詞：恐龍 鳥類群 支序分類學 單系群 並系群 演化生物學

### 唯有在演化的光照下，生物學才有了真義

所有生物的現象，都源自於演化的關係，以及牠們過往的互動。就如卓越的演化遺傳學家一道博忍斯基 (Theodosius Dobzhansky) 的名言：唯有在演化的光照下，生物學才有了真義！演化生物學家，包括古生物學家在內，他們經常是彼此意見相左、爭論不休，主要有兩個原因：(1) 在詮釋大自然的嶄新發現時，

科學家在「可自由取捨的一份清單」中，選取了不同的概念、假說，用以光照其彼此迥異之核心信仰（哲學）；或者（2）他們單純的只是問了不同的問題，而不自知。這就涉及到了認識論（epistemological）的鴻溝。

## 大學指考的謎與迷

九十七年大學指考，生物學試題及大考中心的解答，在聯合報 97 年 7 月 2 日（C4 版）登出。我待莘莘學子都已經收拾好心情，進入命運冥冥中掌控的高牆之內的學府中「由你玩四年」，才提筆試著寫這一篇短文，略抒己見，爲了不要無端攪亂了一池春水。心情上誠然是一則以喜、一則以憂、感慨萬千！

在「閱讀題一」及 36-38 選擇試題中（圖 1），涉及到支序分類學、爬行動物、

**閱讀一**

演化與分類學理論於二十世紀有了革命性的發展，此發展源自德國昆蟲學者威利·赫尼格的主張。認為分類必須反映親緣關係，而親緣關係只能藉由共祖關係的確認獲致。他認為當我們分析生物間的親緣關係時，可以將有變異的同源特徵分為較為原始的「祖先特徵」以及較為進化的「衍生特徵」，而共同擁有相同的衍生特徵才能當作生物親緣關係接近來自同一祖先的證據。赫尼格還進一步將生物分為「單系群」、「並系群」與「複系群」等三類，分別定義為「單系群」：成員演化自同一共同祖先，並包含由此一祖先演化出來的所有成員；「並系群」：成員演化自同一共同祖先，但是沒有包含由此一祖先演化出來的所有成員；「複系群」：成員演化自不同祖先。赫尼格指出只有「單系群」才是合理的分類群，「並系群」與「複系群」則否。赫尼格的理論被稱為支序系統學。圖7便是某學者根據赫尼格理論所作鳥類和爬蟲類的親緣關係圖。

圖 7

依據上文內容和習得的知識以及圖7，回答第36-38題：

**AC 36.** 根據赫尼格的理論，下列哪些選項中的兩群分類群可合為一單系群？（多選）

(A) 蛇與蜥蜴 (B) 鱈魚與蜥蜴 (C) 鳥與始祖鳥  
(D) 鱈魚與翼龍 (E) 肉食恐龍與草食恐龍

**A 37.** 根據赫尼格的理論，下列關於鳥類和爬蟲類的敘述，何者正確？（單選）

(A) 爬蟲類是一並系群  
(B) 恐龍是合理的分類群  
(C) 鱈魚和鳥龜的親緣關係要比鱈魚和鳥類的親緣關係來得近  
(D) 鳥類和爬蟲類分為獨立的兩個分類群是合理的

**B 38.** 下列關於鳥、始祖鳥和翼龍的敘述，何者正確？（單選）

(A) 翼龍和始祖鳥均有翅，而有翅是兩者的共有衍生特徵  
(B) 始祖鳥和鳥翅上均有羽，而有羽是兩者的共有衍生特徵  
(C) 翼龍和始祖鳥翅上均有爪，而有爪是兩者的共有衍生特徵  
(D) 始祖鳥口中有齒，鳥口中無齒，而有齒相對於無齒是較為進化的衍生特徵

圖 1. 指考題目與標準答案

始祖鳥與恐龍的最新知識，令人激賞。仔細讀完，又令我困惑不已。待冷靜分析、反覆思索，又讓人悵然有所失！簡單地說，閱讀文字中，精簡地提到了威利·赫尼格 (Willi Hennig) 的支序分類學（文中稱支序系統學）、自然分類的「單系群」與人爲分類的「並系群／複系群」，以及所稱「鳥類和爬蟲類的親緣關係圖 7」。出題的大學某教授，要學子們「根據上文內容和習得的知識，以及圖 7 回答 36-38 題」（一爲多選題，二爲單選題）。

這裡有著好消息，也有壞消息，先講背景知識。鳥與恐龍的親緣關係、同宗子嗣、姊妹情深，牠們都是一家龍的主流議題，或多或少都牽涉到支序分類學的革命性思維。尤其是最近十餘年來，在中國遼西所稱「熱河生物群」的石破天驚

大發現過程中，造就了新一代的中國古生物學者，他們在國際舞台中嶄露頭角。好消息是，在我們長期訓練「考試機器」的題庫中，出現了嶄新的知識訊息；壞消息是題目本身與 A、B、C、D、E 選擇題的方式，依然與培養「思考機制」的模式背道而馳。更有甚者，出題的「學者專家」，可能本身就處在一知半解、知其然而不知其所以然的境地，而不自知。

學生們要試著選對標準答案，我先提出三個預設的假想 (*ad hoc* assumptions)。一是，假設全然依循閱讀文字與誤謬的附圖所呈現的論述（不論其為真或偽）；二是，全然依循現行校園教科書中所習得的知識（不論其為過時的或者主流的知識體系）；三是，全然參酌當今最精準、嶄新的知識內涵，去考量。這三項源頭若是匯流一統，是其極至；否則分道揚鑣（似乎如此！），則將無所適從。我們必需要記到，科學是演化的，尤其是歷史屬性 (historical) 的演化生物學與古生物學。所有今天呈現的科學結論，充其量都是一種暫存的假說，都存在著另類可能的定調 (alternative hypothesis)。

## 支序分類的大革命

首先解析閱讀文字的可議之點，再判別「標準答案」的標準性。演化論與分類學系統，於廿世紀各自都有了革命性的發展，然而卻非都源自於德國昆蟲學家威利·赫尼格的主張。演化論的第一次達爾文式革命，在 19 世紀中葉，遭逢並且抗衡於歐陸主流的創生論（或稱神創論）的思維。達爾文於 1859 年發表「物種源始」，與華萊士並稱「演化論體系的創建者」，很迅速地就贏得三大理論的勝利，即：演化理論本體、共同後裔理論，以及物種趨異、加乘、多樣性理論。經過一個世紀的試鍊，演化論體系的第二次革命，經由遺傳學者協同博物學者達到整合、共識，形成了一統的思維體系，稱為演化整合理論，或者新達爾文主義。在 1937~1950 年代，諸多大師與傳世經典問世。像是：道博任斯基 (R. Dobzhansky, 1937) 的「遺傳學與物種源始」；赫胥利 (J. Huxley, 1942) 的「演化：當代整合理論」；梅耳 (Ernst Mayr, 1942) 的「分類系統與物種源始」；辛浦森 (George G. Simpson, 1944) 的「演化的步調與模式」；以及史特芬 (G. L. Stebbins, 1950) 的「植物的變異與演化」。

在另一方面，分類學體系的進展與革命，標示著另一條軸線。溯源自亞里斯多德、16 世紀的文藝復興，到 18 世紀初林奈二名法、階層性的重大衝擊，以至

於 19 世紀拉馬克與達爾文的深層影響。種系發育分析 (Phylogenetic analysis) 即是探究物種之間的關係，長久以來就一直緊密聯繫於分類學 (Classification) 與生物群的命名 (即 taxonomy)。這兩者都是系統分類學 (Systematics) 領域中艱鉅大工程的一個內涵。Taxonomy 一字，源自於希臘文 (*taxis*，意即秩序、排列；*nomos*，意即律法)，首先由瑞士植物學家 Augustin Pyrame de Candolle 所提出。在廿世紀，系統分類學有了革命性發展，那是源自威利·赫尼格 (1950 德文版 /1966 英文版) 的巨作。他提出物種之間的演化關係，藉由著彙集於一個「單系群」(monophyletic group) 的群集之中。意即，一個分支群包含著「共同祖先型以及所有後裔」。這個分類系統嚴謹的拓展，並且追尋著達爾文的核心概念—後裔伴生修飾 (descent with modification)。這個系統就是「種系發育分類系統學」，或者稱為「支序分類學」。其核心思維就是：生物群親緣關係的鑑知，並非基於近祖共性的特徵 (symplesiomorphy)，而是源自於一個獨特的演化事件，基於衍生共享、近裔共性特徵 (synapomorphy)。因而，在傳統分類系統的生物群中，我們可以分辨出自然分類單元的單系群 (monophyletic)，或者非自然的、人為分類單元的並系群 (paraphyletic)，或者複系群 (polyphyletic) (圖 2)。

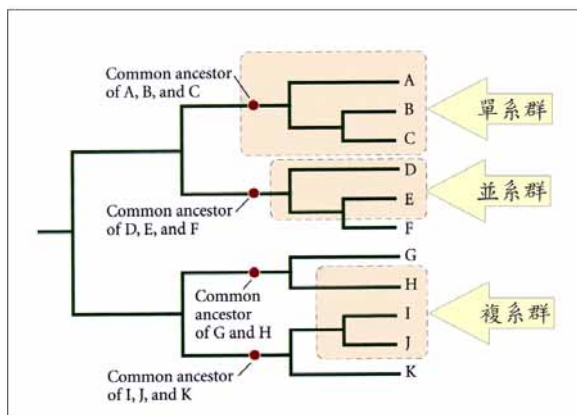


圖 2. 單系群、並系群與複系群示意。

閱讀文中指出，圖 7 是「某學者根據赫尼格理論，所作鳥類和爬蟲類的親緣關係圖」。這裡有幾處誤謬，需要釐清：

(1) 根據最新支序圖，所稱「爬行動物」(已經變成人為分類單元的並系群，而被摒除)與「鳥類」(或者鳥綱)，都有了全新的意涵。傳統的林奈分類系統中，脊椎動物斷然分成為五綱：即，魚、兩生、爬行、哺乳與鳥綱。而嶄新的支序分類中，連環套式的分支群 (即，類群 Clade)，則是從肉鰭魚類群、四足動物、羊膜動物、蜥孔類群 (Sauropsida)、雙孔類群，到初龍類群都有了全新的排比和名稱。

(2) 在蕨新分支群中，不存在所謂「草食恐龍」與「肉食恐龍」的分支群，更不會成為平行的類群。恐龍類群 (Dinosauria) 為一單系群，有兩個分類單元，即鳥臀類群與蜥臀類群（包含鳥類在內），成為姊妹群關係。

(3) 到底甚麼是鳥？近年來有著激辯和爭議。從最精準、複雜的支序圖 (Science, 2006, 圖 3)，到最簡化的支序圖 (Luis M. Chiappe, 2007, 圖 4)，始

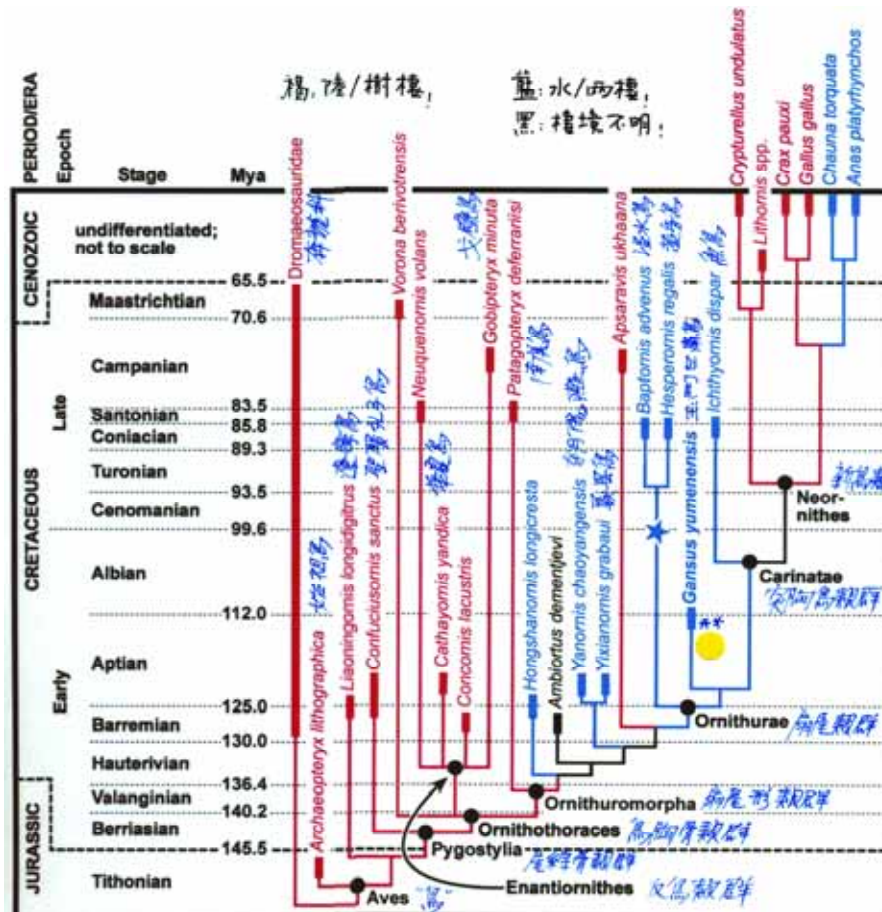


圖 3. 鳥的複雜種系發育樹型圖



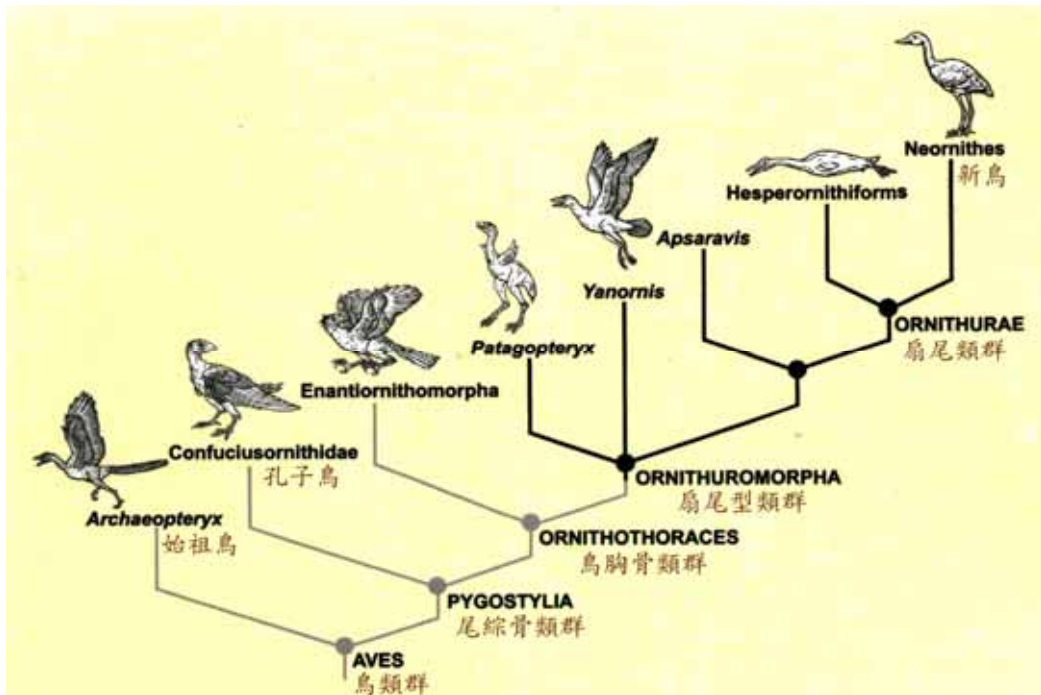


圖 4. 鳥的簡化支序圖

祖鳥和新鳥 (Neornithes) 成爲姊妹群。而泛稱鳥類群 (Aves) 則如圖所示，是涵括始祖鳥以降，逐次分支到新頷鳥類群的所有後裔。

### 標準答案的迷思

在上述分析「閱讀文字」之後，可以開始逐次解析三個選擇題目。第 36 題標準答案爲 A、C。蛇與蜥蜴（成爲蛇蜥型類群，Anguimorpha）爲單系群；始祖鳥與新鳥 (Neornithes)（成爲鳥類群 Aves）爲單系群（註：依然存在著界定與分支上的爭議未決）；同時蜥臀類恐龍（所謂肉食恐龍）與鳥臀類恐龍（所謂草食性恐龍）形成爲姊妹群（即恐龍類群 Dinosauria），是爲單系群。（註：題目本身誤謬）。答案或許應爲 A、C、E。

第 37 題，單選關於「鳥類」與「爬蟲類」的關係敘述的正確性。標準答案爲 A。困境在於：根據最新支序分類 (2006)，傳統上所稱的兩生類與爬行動物，都成了並系群，而鳥綱的概念已有不同（圖 5）。因而，A 的敘述爬行類因爲不含鳥類，而成爲了並系群，是正確的敘述；B 恐龍是合理的分類群—根據考題圖 7 可能是錯誤的敘述，但是根據最新知識卻是正確的敘述，因爲考題圖 7 是謬誤的支序圖。C，鱷（初龍類群）和龜（是蜥孔類群中的無孔類。近年來科學家卻指出牠們的上、下顛孔是二次喪失，因而可能歸於雙孔類，這依然在爭辯中）

的親緣關係；鱷和鳥（初龍類）的親緣關係誰比較接近？顯然是後者。D，鳥類和爬蟲類是否為獨立的兩個分類群？根據連環套式、支序分類系統，牠們是環中環的

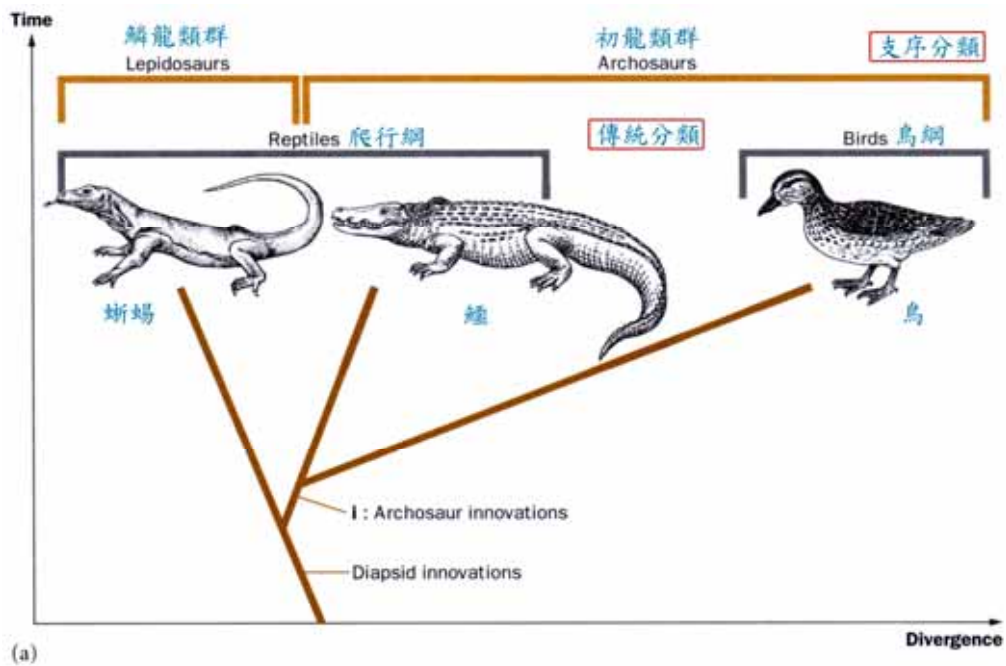


圖 5. 鳥類與爬蟲類的分類單元：傳統與當代思維。

關係（圖 6）—換言之，現生「今鳥」最精準的描繪就是「扇尾類群中的鳥胸骨類群，中的尾綜骨類群，中的手盜龍類群，中的暴盜龍類群，中的腔尾龍類群，中的鳥獸足龍類群，中的合尾龍類群，中的獸足龍類群，中的蜥臀類群的一種恐龍。」簡言之，鳥就是恐龍(All in the family)！

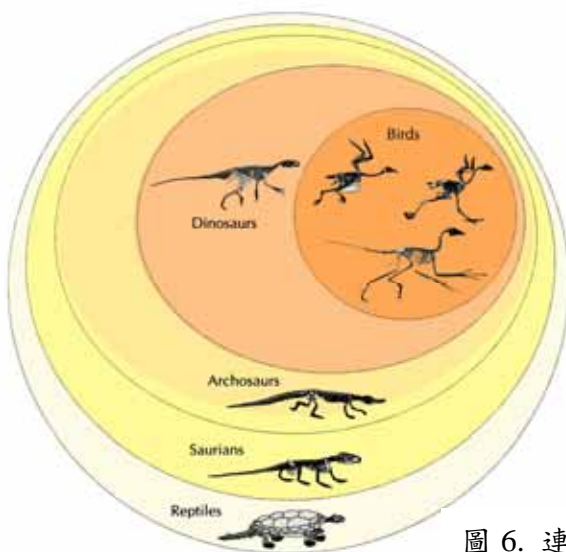


圖 6. 連環套式的分類關係示意圖

第 38 題，單選關於鳥、始祖鳥和翼龍的描述，標準答案為 B。最新知識顯

示，在鳥頸類群 (Orithodirans) 中，包含翼龍、始祖鳥、恐龍和今鳥在內。於諸多特徵中，前肢的指爪、指的不同型式，都是近祖共性；「翼」是趨同演化的非同源特徵；而羽毛則是近裔共性、為共享的衍生特徵。而題目 D 中的「齒」，存在於翼龍、始祖鳥、反鳥與恐龍群中；上、下頷中無齒、具堅硬的「嘴喙」也存在於翼龍、恐龍、孔子鳥與今鳥中（圖 7）。齒的存在與否，涉及到個別、多

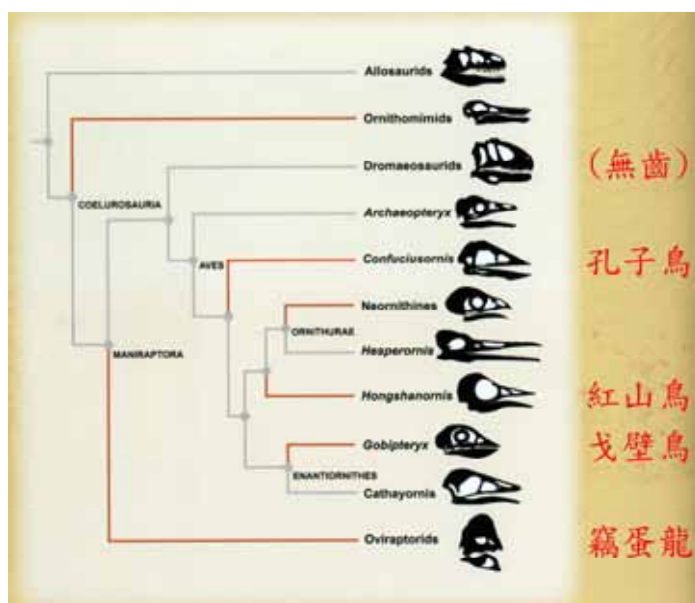


圖 7. 恐龍／鳥齒式的多次獨立演化

次獨立演化出現，無關乎題中所述「較為進化的衍生特徵」，因而也就不存在對錯。關鍵在於這個提問本身是錯的—其中隱含「進化」一詞，意指進步 (progress)，這在演化思維中，是一個迷思概念！

### 挑戰與應戰

那麼，然後呢？—或許，然後我們需要嚴正思考科學本質、聯考（指考）命題、是非對錯，以及選擇一個標準答案，所面臨傳授知識體系的嚴酷挑戰！

### 參考文獻

Chiappe, L. M., 2007. *Glorified Dinosaurs: The Origin and Early Evolution of Birds*. UNSW Press, 263 pp.  
 Dingus, L. & Rowe, T., 1998. *The Mistaken Extinction: Dinosaur Evolution and the Origin of Birds*. W.H. Freeman & Company, 332 pp.  
 Huxley, J., 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. London: Allen & Unwin.



MAYR, E., 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Simpson, G. G., 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia Univ. Press.

Stebbins, G. L., 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia Univ. Press.