

OCELLS FÒSSILS

per George Gaylord Simpson

30 (382/Volum 2/juny 1982

ciència 17)

Els ocells provenen dels dinosaures o d'un avantpasat immediat dels ocells i els dinosaures? Pel gran zoòleg nord-americà George G. Simpson aquest detall filogenètic no té pas gran importància des del punt de vista més ampli de la teoria evolutiva. Però no és menys cert que l'estudi del registre fòssil dels ocells ens continua donant moltes evidències relacionades amb els principis de l'evolució.

L'article de George Gaylord Simpson va ser publicat a "Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus." de Los Angeles County, 1980, 330: 3-8. Ha estat traduït i presentat per Josep Antoni Alcover.



PRESENTACIÓ

El setembre de 1980 el Natural History Museum of Los Angeles County va publicar un volum dedicat per complet a la paleontologia dels ocells, com a homenatge a la Dra. Hildegarde Howard, especialista en ocells fòssils. El volum inclou treballs molt interessants, entre d'altres una contribució de la nostra col·lega francesa (única europea que hi participa) Dra. Cécile Mourer-Chauviré, la qual estudia actualment els ocells fòssils de les Balears. Gràcies a la lectura d'aquest volum ens hem pogut assabentar de coses tan curioses i interessants com l'existència d'un gènere àpter de Pelecaniformes, *Tonsala*, que va viure a l'Oligocè-Miocè, i que presentava un alt grau de convergència amb els pingüins (Sphenisciformes) i els àlcids (Charadriiformes), o de l'existència de *Dromornis stirtoni*, una espècie de Dromornithidae (Aves: Ratites?) que igualava o possiblement excedia en pes l'*Aepyornis maximus*, l'ocell-elefant de Madagascar, bé que era superada en altura per les moes de Nova Zelanda, així com de moltes altres notícies d'interès real. Com a pòrtic del volum hi ha un treball del Dr. G.G. Simpson. La personalitat del Dr. Simpson no necessita ser glossada per a cap zoòleg: brillant i prolífic autor

nord-americà, ens ha fet conèixer des de les relacions entre la fauna de mamífers de les dues Amèriques al llarg de la seva història, fins a l'evolució dels pingüins, entre moltes altres coses. Un bon nombre de les seves obres ja es poden considerar clàssics de la zoologia: *The principles of classification and a classification of mammals* (1945), *The meaning of Evolution* (1949), *Principles of Animal Taxonomy* (1961), *Evolution and Geography* (1969), etc. Ens ha semblat d'interès presentar-vos la traducció d'aquest article científic, car el considerem ben interessant i modelic en molts d'aspectes. Reflecteix bé el mètode, la prudència i fins i tot la humanitat d'un gran científic. D'altra banda, és escrit en un llenguatge planer i fàcilment assequible a un cercle més ampli que el dels estrictes especialistes. J.A. Alcover.

PALEORNITOLOGIA

Un dels primers llibres de text de paleontologia de vertebrats, que va ser publicat en 1918 per A. (posteriorment Sir Arthur) Smith Woodward, dedicava 14 pàgines, el 3 per cent de les seves pàgines de text, als ocells. Discutia particularitats de només *Archaeopteryx*, *Hesperornis*, *Ichthyornis*, *Aepyornis* (no il·lustrat) i tres moes. Quan jo estudiava paleontologia de vertebrats a Yale, a mitjan anys 20, la classe rebia fins i tot menys informació d'ocells. Es dedicava tant de temps a "Tetraopteryx", un "ocell" que mai no va existir, com als dos vertaders ocells que hi eren discutits. Generalment semblava que els ocells fòssils eren massa rars per tenir alguna mena de gran interès evolutiu, llevat del gene-

rat per *Archaeopteryx*; en parlarem més endavant, d'*Archaeopteryx*. Encara ara, bé que rarament i sense justificació, ens trobem de vegades amb aquesta visió menyspreuativa.

A la darrerria dels 20 va començar un canvi decidit sobre aquesta matèria, i en les actituds cap a ella, i de llavors ençà ja sempre s'ha anat accelerant. És cert que el difunt Alexander Wetmore va publicar un treball petit ja l'any 1917 (Wetmore 1917) i que va continuar aquest tipus d'estudis durant molt de temps, però ell era primàriament un neontòleg i la seva carrera estava centrada en els ocells recents. Hildegarde Howard va publicar en 1927 un llarg treball sobre un ocell fòssil, inici d'una gran carrera. Certament, va ser una de les primeres, potser la primera de tots, a adoptar la paleornitologia com una especialitat de dedicació exclusiva, i a ocupar un càrrec assalariat explícitament dedicat a aquesta especialitat.

Que devers 1930 es coneixien molts d'ocells fòssils és ben evident observant el massiu *Handbuch der Palaeornithologie* de Lambrecht (1933). Així i tot, la primera frase d'aquest treball comença (en alemany) dient, "Com se sap, el nombre de restes d'ocells fòssils és comparativament molt limitat...". Veritablement, el registre fòssil d'ocells encara és notablement incomplet, en comparació amb grups tan ricament documentats com, per exemple, els equinoderms o els mamífers. No obstant això, ara està ben lluny de ser menyspreuable, com testimoni el *Catalogue of Fossil Birds* de Brodkorb (1963, 1964, 1967, 1971 a 1978) i el capítol de Fisher sobre Aves en el volum del Simposi so-

I EVOLUCIÓ



George C. Simpson

(ciència 17

juny 1982/Volum 2/383) 31

bre *The Fossil Record* (1969).

A hores d'ara el registre fòssil d'ocells no tan sols dona una llum considerable a la història dels ocells, una matèria de gran interès en si mateixa, ans també ens forneix d'evidència relacionada més àmpliament amb els principis de l'evolució. En les línies que segueixen voldria donar exemples d'aquests dos aspectes de la matèria.

L'OCELL DE L'ALBA

Una referència temptadora i potser incorrecta als ocells del Juràssic va ser publicada per Schlotheim ja en 1820. Un esquelet parcial però considerable de l'*Archaeopteryx* juràssic va ser trobat en 1855, però no va ser reconegut com a ocell fins al 1970 (vegeu Ostrom 1972). El primer exemplar d'un ocell juràssic que va ser reconegut va ser un esquelet quasi complet, preservat meravellosament, amb impressions de plomes, que va ser trobat en 1861 i adquirit pel British Museum (Natural History). Va ser batejat i descrit breument per Meyer (1862) i descrit més completament per Owen (1863). Molts d'altres estudis d'aquest i d'un segon exemplar del mateix origen varen aparèixer d'ençà de 1863. L'estudi definitiu de l'exemplar del British Museum, fet després d'una preparació, va ser fet per De Beer (1954a). És interessant constatar que aquesta va ser l'única incursió de Sir Gavin dins la paleornitologia. Un podria dir que va estudiar aquest exemplar només perquè en aquell moment era el director del British Museum (Natural History).

Tot d'una es va reconèixer, i és obvi a primera vista, que l'*Archaeopteryx* presentava semblances amb ocells i rèptils. Primerament es va convenir que l'*Archaeopteryx* havia evolucionat a partir d'algun tronc reptilià, emperò més enllà d'aquest punt les opinions varen diferir molt de temps. Una opinió minoritària ocasional era que l'*Archaeopteryx* va ser un pseudoocell, derivat independentment dels rèptils, sense estretes relacions de

parentiu amb els ocells vertaders. Emperò ara sembla que no hi ha dissensions de l'opinió majoritària que va ser, o va estar a prop de, l'ancestre d'algun, i probablement de tots, els ocells posteriors, i que podia estar classificat ell mateix dins les Aves. Quant a l'ancestre reptilià, ja en 1863 (Weinald) —i encara s'ha mantingut fins i tot en 1950 (Pernievic)— es va suggerir que *Archaeopteryx* havia derivat d'algun tronc lacertinià. Owen (1874) va insinuar, bé que no clarament en termes evolutius, un ancestre pterosaure. A la llum dels estudis posteriors, cap opinió d'aquestes no es pot mantenir. Abel (1918) va suggerir que derivaria d'un pseudosuquia (o d'un altre thecodont primitiu). Heilmann (1926) afirmava més positivament la derivació d'un pseudosuquia. T.H. Huxley (1868), una mica vagament, i Marsh (1877) i altres que els segueixen, més positivament, sostenen que descendeix d'algun dinosaure primitiu.

Fa temps que hi ha un fort consens, ara virtualment unànime, que els ocells, incloent-hi l'*Archaeopteryx*, varen evolucionar bé d'un tronc dinosaurià (theropod) o bé d'un ancestre comú amb un tronc com aquest però dins els thecodonts anteriors. Ostrom (p.e.1975), el que ha estudiat més recentment aquesta qüestió a fons, insisteix en un origen dinosaurià. Considera l'esquelet de l'*Archaeopteryx* més dinosauri-forme que aucelli-forme, però continua classificant el gènere com un ocell ancestral o quasi ancestral.

Que els ocells provinquin dels dinosaures o de l'ancestre comú immediat dels ocells i dinosaures és un detall filogenètic de no gran importància des d'un punt de vista més ampli de teoria evolutiva. En qualsevol cas és clar que l'*Archaeopteryx* es col·loca en una posició intermèdia entre les classes Reptilia i Aves. Durant la transició d'una classe a l'altra l'evolució pot haver estat, i bastant probablement ho ha estat, accelerada, però no cap salt com de tant en tant s'ha arguït per explicar l'origen dels taxa dels nivells jeràrquics superiors. No coneixem exemples

d'origens tals que no hagin pogut ser transicionals; hi ha molts de casos, i aquest n'és tan sols un, en els quals l'origen va ser quasi certament transicional, i no n'hi ha en què l'evidència faci la saltació més probable. L'antic dit que el primer ocell va néixer d'un ou de rèptil no és cert.

Aquesta és la consideració teòrica més important de l'ocell més primitiu, però n'hi ha una altra que també té importància. Quan hi ha una transició d'una categoria taxonòmica alta a una altra, hi ha dues possibilitats teòriques extremes, bé que és també possible una cosa entre els dos extremes. En un extrem, totes les característiques de la forma ancestral poden evolucionar uniformement cap a les característiques diferents de la categoria descendent, de forma tal que un animal similar a l'*Archaeopteryx* seria en tots els aspectes intermediari entre un tàxon alt, en aquest cas la Classe Reptilia, i un altre, aquí la Classe Aves. El cas és que *Archaeopteryx* no és intermèdia en aquest sentit. Molts dels seus caràcters no han canviat gaire de l'estadi reptilià, encara que penso que Ostrom, prèviament citat, de vegades ha exagerat aquest cas. Per una altra banda, alguns caràcters del gènere ja eren completament avians, notablement la fúrcula, la presència de plomes i la seva disposició sobre les ales.

De Beer (1954a) justament no discuteix aquest punt en la seva monografia sobre l'exemplar de London, però ho fa en un treball enviat a la British Association for the Advancement of Science (De Beer, 1954b). Proposa el terme "evolució en mosaic" per a la mena de transició aparentment disharmònica exemplificada en l'*Archaeopteryx*. També en mostra altres exemples, i molts d'altres s'han assenyalat de llavors ençà. De fet, feia molt de temps que s'havia reconegut, encara que no sempre tan clarament, que les diferents característiques dels organismes sovint, realment normalment, evolucionen a taxes bastant diferents fins i tot dins una única línia. (Bé que jo no vaig ser el primer a notar això ho vaig establir clarament en 1944, 10 anys abans del seu



Archaeopteryx Lithographica. A les fotografies, el primer exemplar d'aquest ocell jurassic, amb impressions de plomes, que va ser trobat el 1861 i adquirit pel British Museum, així com dos aspectes de la seva reconstrucció

restabliment per De Beer). El terme de De Beer és apte, i és una designació encertada per a aquest fenomen. El mateix De Beer mai no va declarar que la seva observació del fenomen era original, però alguns utilitzadors subsegüents del terme erròniament li han adscrit el principi i no tan sols el terme.

Altres dos punts que concerneixen l'*Archaeopteryx* són esmentats aquí només breument. És del tot obvi que *Archaeopteryx* no podia haver estat capaç de vols llargs, sostinguts, a la manera de la majoria dels ocells moderns. Hi havia, emperò, un clar consens que era capaç de planejaments breus o vols a bots i que els seus membres anteriors, fortament emplomats, eren un estadi en l'evolució del vol sostingut. Emperò recentment Ostrom (1976) ha mantingut que l'origen d'aquests membres anteriors emplomats no tenia res a veure amb el vol, sinó que eren adaptacions d'un animal corredor per a guarnir-se d'insectes. Si això fos cert, aquests membres anteriors estarien només adventiciament pre-adaptats per al vol. No pretenc ser cap autoritat sobre aquest punt, però considero la hipòtesi d'Ostrom increïblement estranya (vegeu Feduccia 1979 —nota addicionada després d'aquest text).

L'altre punt és que més d'una vegada s'ha suggerit que diversos ocells sense vol aeri (bé que molts d'ells amb ales) eren primàriament àpters, bé perquè varen evolucionar dels rèptils independentment de les Aves vertaderes o perquè les Aves ancestrals eren àpteres (per exemple Lowe 1944, i referències anteriors allà citades). Pel que fa especialment als pingüins, però incidentalment a altres ocells suposadament àpters m'he oposat (Simpson 1946) fortament a aquesta opinió, i no conec cap adhesió més recent a ella.



BOCINS D'UN ESBÓS D'HISTÒRIA

Hi ha algunes revisions recents completes de la història total dels ocells, i la més notable és la de Brodkorb (1971b). Sóc incapaç d'escriure una revisió de profunditat igual o major i no tinc la pretensió d'intentar-ho. Hi ha, emperò, alguns punts que concerneixen els principis evolutius i sobre la interpretació del registre fòssil que suggereixen un breu comentari aquí.

A la taula 1 es mostren algunes dades de l'aparició primera de famílies d'ocells. Estan basades en Fisher (1967), primàriament perquè el catàleg de Brodkorb encara no era complet quan s'estava escrivint aquest treball. Ara fins i tot les primeres parts (almenys Brodkorb 1963, 1964, 1967) són exhaurides. Les dades de Fisher, més completes que les de Brodkorb quan aquest treball es va escriure, semblen suficients per a les indicacions generals que faig aquí.

No és sorprenent que el percentatge d'extincions pre-holocèniques minvi, i que el de supervivència fins a l'Holocè augmenti quasi regularment des del Juràssic fins a l'Holocè. (S'han computat com a supervivents holocènics unes poques famílies conegudes només de l'Holocè, però ara extintes. L'única irregulari-

tat una mica evident és a l'Oligocè, i és probable que es tracti d'un error de mostatge. Per una banda, l'Oligocè va ser més curt que l'Eocè el Miocè, i per això no hi hauria hagut tantes primeres aparicions fins i tot si la taxa per any hagués estat constant.

Els nombres molt alts d'aparicions primeres en el Plistocè i l'Holocè mostren que el registre és incomplet. És altament improbable que aquestes famílies s'hagin originat realment a qualsevol d'aquestes èpoques. Per això, en exposar el tema amb optimisme, amb poques excepcions possibles i gens de probables, els seus membres pre-pleistocènics encara no haurien estat trobats. En exposar-ho amb pessimisme, en molts de casos els representants pre-pleistocènics poden no existir com a fòssils accessibles (fins i tot per a vertebrats és cert que no totes les espècies o gèneres, probablement no totes les famílies, i possiblement no tots els ordres, varen fossilitzar i siguin ara presents en roques accessibles per exploració).

Una conclusió raonable d'aquestes xifres i de les dades més detallades sobre les quals recolzen, és que la majoria o potser totes les famílies d'ocells que han existit, i per això naturalment les que ara sobreviuen, havien sorgit ja cap a final del Miocè. Això concorda amb l'opinió ben informada de Brodkorb (1971b: 43) que



va escriure que "cap a final del Miocè totes les famílies no passerines estaven probablement establertes, igual com la majoria, si no totes, les de passerins". Estima que aleshores hi havia devers 155 famílies en el Miocè i que aquesta xifra es va reduir moderadament fins a 148 a l'Holocè.

Per comparació, mostra la taula 2 dades similars per als Mammalia, una classe amb un registre fòssil millor, però encara bastant incomplet. Les xifres són només provisionals, perquè no hi ha cap llista recent i fidedigna de totes les famílies de mamífers conegudes i de la seva distribució en el Cenozoic, bé que Lillegraven (1972) ha publicat gràfiques basades en una tabulació completament recent (n'hi ha una de feta per Lillegraven, Lindsay i Simpson, encara no publicada, per al Mesozoic). El meu arranjament és conservador, amb menys famílies de les que són ara de vegades reconegudes en el Terciari, però considero que el model és significatiu. Fins i tot el meu arranjament per a mamífers té moltes més famílies (259) que el de Fisher per a ocells (200). Els models són similars en alguns aspectes, però astoradament diferents en altres. Un nombre considerable de famílies **d'ocells conegudes per primera volta** en el Cretàcic, Paleocè i Eocè —32 famílies o el 57 per cent de les que han aparegut per primera volta durant aquells temps—

varen sobreviure fins a l'Holocè. Per als mamífers les xifres corresponents són 116 famílies i 26,7 per cent. Moltes més famílies de mamífers que d'ocells varen aparèixer primer en el registre en aquelles èpoques, però menys d'elles varen sobreviure fins a l'Holocè, ambdues coses proporcionalment i absolutament. Per a les dues classes la majoria de les famílies holocèniques havien aparegut cap al final del Miocè, però algunes de les famílies de mamífers probablement es varen diferenciar en el Pliocè, mentre que no és clar que cap família d'ocells el fes. En els dos casos, és improbable que cap família hagi emergit després del Pliocè, mentre que no és clar que cap família d'ocells el fes. En els dos casos, és improbable que cap família hagi emergit després del Pliocè. Els percentatges nombrosos molt més baixos d'aparicions primeres en el Plistocè i Recent de mamífers que d'ocells evidencia que el registre fòssil, encara que incomplet, és millor per als mamífers que per als ocells.

Com assenyala Brodkorb (1971b), apareixen més famílies vivents d'ocells en el registre per a l'Eocè que en qualsevol altra època. (Es comprèn que la comparació amb els nombres més alts per al Plistocè i l'Holocè no és vàlida). Per als mamífers hi ha una notable diferència: el major nombre de famílies vivents apareix

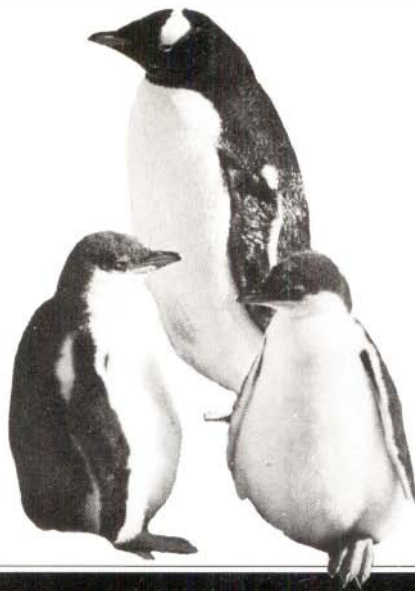


jun 1988 (volum 2/385) 33

en el registre per al Miocè. En efecte, hi ha moltes més aparicions primeres miocèniques que pliocèniques o holocèniques. Com que encara viuen relativament poques famílies de mamífers eocèniques, és clar que des de l'Eocè hi ha hagut una renovació de fauna més notable de mamífers que d'ocells.

El registre d'ocells és fortament biaixat, taxonòmicament i geogràficament. El biaix taxonòmic més sorprenent és que abans del Plistocè es coneixen, amb molt, relativament menys famílies de passeriformes que famílies de no-passeriformes. Sobre les dades de Fisher, només el 22,8 per cent de les famílies reconegudes de passeriformes són conegudes d'abans del Plistocè, però per als no-passeriformes la xifra és del 67 per cent. Això pot ser un biaix del mostratge, causat en part per tenir els no-passeriformes (tals com molts d'ocells de ribera) més probabilitat de ser preservats en els sediments, perquè hi ha una proporció major de no-passeriformes a les regions que s'han mostrejat, o perquè la mida mitjana inferior dels passeriformes els fa més difícils de trobar i identificar. Emperò també és evident que la diferenciació de famílies de passeriformes probablement va tenir lloc, en mitjana total, en dates ulteriors a la dels no-passeriformes.

El biaix geogràfic respon àmpliament, bé que no del tot, a la intensitat del treball de camp paleontològic. Els ocells fòssils són principalment ben coneguts a l'Amèrica del Nord i Europa, però ho són menys a l'Amèrica del Sud, Àfrica, Àsia i Austràlia. Encara fins i tot a Austràlia hi ha un bon mostratge d'ençà del Miocè, com ho ha tabulat recentment Rich (1975). L'evidència suggereix que cap a mitjan Miocè, com a molt tard, la fauna d'Austràlia era principalment moderna i àmpliament endèmica. Virtualment, tots els fòssils coneguts que hi ha són no-passeriformes. De l'Antàrtida es coneixen alguns pingüins fòssils, però encara no s'hi han trobat dipòsits que probablement continguin ocells no marins.



Els pingüins, característics de la fauna antàrtica actual són coneguts des de l'eocè superior

EVIDÈNCIA DE SUCCESSIVES RADIACIONS

Les descripcions de Marsch (1872, 1880) de *Hesperornis* i *Ichthyornis*, ocells suposadament dentats, varen causar sensació, i aquests han estat els ocells fòssils més discutits llevat de l'*Archaeopteryx*. Ja se sabia que l'*Archaeopteryx* tenia dents, però els "Odontornithes", de Marsh eren molt posteriors, i algunes autoritats no consideraven l'*Archaeopteryx* totalment (o en tot) com un ocell. Més recentment Gregory (1952) va suggerir que, bé que l'*Hesperornis* tenia dents, l'*Ichthyornis* probablement no en tenia. Bock (1969) va qüestionar encara posteriorment si l'*Hesperornis* tenia dents. Brodkorb (1971b) ataca "la fauna dels ocells dentats". La fauna era simplement la pretensió que tots els ocells mesozoics tenien dents. De fet, *Hesperornis* i *Ichthyornis*, tots dos, tenien dents (Gingerich 1972, 1973; Martin i Stewart 1977). Bé que possiblement les parts portadores de dents no són conegudes en els improbables gèneres cretàtics *Baptornis* (referit per Brodkorb 1963 als Podicipediformes), *Enaliornis* (referit per Brodkorb als Gaviiformes) o *Neogaeorinis* (referit per Brodkorb als Podicipediformes), Martin i Tate (1976) han establert, per altra banda, que aquests gèneres probablement pertanyien als Hesperornithiformes.

Una indicació addicional de la naturalesa arcaica dels gèneres enllistats en el paràgraf precedent és mostrada per l'evidència que el crani d'*Hesperornis* era, de fet, paleognat (Gingerich 1973, 1976), bé que una reconstrucció imperfecta havia dut a considerar que era meognat. Encara que no es coneix amb detall l'estructura cranial de l'*Archaeopteryx*, Gingerich ha presentat evidència que un crani paleognat va ser probablement ancestral per als ocells en general, i per això probablement era present a l'*Archaeopteryx*. (Estic, emperò, informat que Martin i Whestone, en un estudi no publicat quan

aquest treball anava a la impremta, nega que *Hesperornis* fos paleognat, cosa que també portaria dubtes sobre la possible paleognàtia de l'*Archaeopteryx*).

Així, en el Cretàtic hi havia un grup d'ocells arcaics que aparentment compartien caràcters ancestrals, bé que divergien en l'aspecte ordinal en caràcters derivats. Entre els Hesperornithiformes i els Ichthyornithiformes, coneguts de fa temps, alguns almenys, o possiblement tots, eren paleognats, i alguns o possiblement tots tenien dents. Podem afegir-hi ara *Gobiopteryx*, del Cretàtic superior de Mongòlia (Elżanowski 1977). Aquest, a més, era paleognat, però desdentat. Elżanowski va proposar per a ell un nou ordre, Gobiopterygiformes, però ben bé es podria situar dins l'ordre encara vivent Casuariiformes o els Struthioniformes si, com ha estat defensat per Bock (1963) entre altres, totes les ratites estiguessin col·locades en un ordre. (La definició de tal ordre es fa difícil si se n'excloen alguns ocells paleognats). Brodkorb (1978: 224) ha expressat la seva consideració que el *Gobiopteryx* no és cap ocell, sinó un petit dinosaure.

La hipòtesi més econòmica és que els ocells paleognats vivents, les ratites (que s'han classificat com un ordre o fins com sis) i el tinamú, són supervivents d'una radiació arcaica. La majoria dels membres mesozoics coneguts d'aquesta radiació eren aquàtics o almenys litorals, i la majoria varen ser trobats en roques marines. Dels membres coneguts més antics de la radiació, *Archaeopteryx* i *Ichthyornis* és més probable que hagin estat ocells terrestres, però tan sols s'han trobat en estrats definitivament marins. Els ocells paleognats posteriors coneguts, eocènics fins a holocènics, són ocells terrestres; tots llevat del tinamú són àpters i els tinamús són uns voladors dolents.

Així, podem retornar, amb Gingerich (1976) a l'essència d'opinions ja expressada per T.H. Huxley (1868) i per Marsh (1880) fa molt de temps. Els ocells paleognats són les relíquies ("nins" de Huxley) d'una radiació arcaica (principalment cretàtica) de les Aves.

Tot i que l'opinió de Brodkorb que quasi tots els ocells cretàtics coneguts són referibles a, o estan a prop de l'ancestre de, ocells neognats cenozoics és una exageració, sembla establert que, prop de la fi del Cretàtic, n'hi havia alguns (Brodkorb 1976). Per raó del biaix de medis mostrejats, els membres cretàtics coneguts de grups probablement neognats són quasi tots ocells aquàtics, marins o litorals. Suggereixen fortament que abans de la fi del Cretàtic estava en camí una gran radiació de no-passeriformes neognats, que va assolir el seu màxim en el Cenozoic més baix. Partint de dins aquesta radiació, una línia bàsica, la dels passeriformes, va emprendre la seva pròpia radiació des de mitjan Cenozoic fins a l'Holocè, i es va convertir en el grup dominant a les avifaunes del Cenozoic superior i Recent.

UNA PARAULA SOBRE ELS PINGÜINS

Els pingüins més vells coneguts són de l'Eocè superior (no de l'Eocè inferior, com va indicar Fisher 1967; Fisher també va errar classificant el *Palaeudyptes marplei* com una neoespècie). En aquell temps ja tenien totes les característiques derivades de la família Spheniscidae com un conjunt. Almenys algunes de les espècies conegudes de l'Eocè superior fins al Miocè tenen uns pocs caràcters que les fan bastant diferents de qualsevol gènere recent. Alguns d'ells, fins i tot a l'Eocè superior, tenen caràcters genèrics bastant especialitzats. És improbable que qualsevol de les formes conegudes d'aquestes edats estigués estretament relacionada amb els pingüins recents genèricament, i aquelles que són conegudes de manera escaient eren probablement no ancestres dels pingüins post-miocènics coneguts. Només en el Pliocè superior de Nova Zelanda concorren dues espècies en el registre conegut que són emparentades amb, i s'han referit a, gèneres vivents: *Pygoscelis* i *Aptenodytes* (sobre

Taula 1. Algunes dades d'aparicions primeres de famílies d'ocells en el registre fòssil, basat principalment en Fisher (1967).

Període o època geològica	Nombre d'aparicions primeres conegudes vivents fins a l'Holocè	Tant per cent extingides	Tant per cent supervivents abans l'Holocè
Juràssic	1	100	0
Cretaci	12	75	25
Paleocè	3	66,7	33,3
Eocè	41	31,7	68,3
Oligocè	18	38,9	61,1
Miocè	24	25	75
Pliocè	9	0	100
Plistocè	38	2,6	97,4
Holocè	54	0	100

Taula 2. Algunes dades d'aparicions primeres de famílies de mamífers en el registre fòssil.

Període o època geològica	Nombre d'aparicions primeres conegudes	Tant per cent extingides abans l'Holocè	Tant per cent supervivents fins a l'Holocè
Rètic-Lias	4	100	0
Juràssic	11	100	0
Cretaci	19	94,7	5,3
Paleocè	33	100	0
Eocè	63	82,5	17,5
Oligocè	44	56,8	43,2
Miocè	38	28,9	71,1
Pliocè	21	9,5	90,5
Plistocè	7	0	100
Holocè	26	0	100

aquests dos gèneres vegeu Simpson 1972, i sobre pingüins fòssils en general Simpson 1975, i publicacions anteriors que hi són citades; per a una discussió menys tècnica vegeu també Simpson 1976). És curiós que aquests dos gèneres viuen ara molt més cap al Sud que on s'han trobat les seves espècies fòssils conegudes, bé que pel Pliocè superior Nova Zelanda ha d'haver estat aproximadament en les mateixes latituds que ara. No es coneixen fòssils pre-pleistocènics dels gèneres que ara viuen a Nova Zelanda: *Megadytes*, *Eudytes* i *Eudytula*.

La família Spheniscidae i l'ordre Sphenisciformes ha d'haver evolucionat abans de l'Eocè superior, quan primer apareixen en el registre, i alguns, sinó tots, els gèneres holocènics han d'haver tingut ancestres distingibles abans del Pliocè superior. Com que els pingüins són marins i litorals, semblaria que són escassos per a la preservació com a fòssils. No obstant això, dues circumstàncies especials fan explicable la manca quasi completa de seqüències ancestrals o transicionals. Primer, els pingüins són predominantment **insulars**. Un gènere concorre a les costes de cadascun de tres continents: Àfrica i l'Amèrica del Sud (*Spheniscus*) i Austràlia (*Eudytula*). Només dos gèneres (*Apteno-*

dytes i *Pygoscelis*) concorren a l'Antàrtida continental, on a més, no es coneixen roques post-eocèniques portadores de fòssils apropiades. Tots els sis gèneres vivents són ara molt més comuns sobre les illes que sobre els continents i dotze de les (nominalment) setze a divuit espècies vivents són també quasi confinades a les illes, encara que desembarquen per tot arreu. La politípia prolífica actual del grup, i encara més la seva especialització en el passat, són evidentment el resultat de l'aïllament de poblacions illenques, amb alguna dispersió subseqüent. Les illes sobre les quals té lloc l'especiació ancestral que duu a gèneres ulteriors probablement no existeixen molt de temps per a la part més antiga del registre, almenys, i per a la part posterior no se sap que tinguin roques fòssilíferes d'edats apropiades. Un segon punt és que tots els pingüins fòssils coneguts estan dins els límits geogràfics dels pingüins recents, i l'ordre total probablement sempre ha estat restringit a àrees ara a l'Hemisferi Sud. Però el registre fòssil conegut d'ocells és en general excepcionalment pobre en aquest hemisferi. És sorprenent que es coneguin tants, en lloc de pocs, pingüins fòssils. Fins fa molt poc els pingüins eren nor-

malment considerats ocells particularment primitius. Aquesta opinió és evident fins i tot en el resum-compendi totalment recent de Fisher prèviament esmentat. Els pingüins hi són classificats en el cap dels ordres que pertanyien a la radiació més primitiva, entre els Ichthyornitiformes i els Struthioniformes. Aquest arranjamnt i altres de similars poden ser una ressaca no totalment intencionada de l'especulació que els pingüins són primitivament (ancestralment) àpters. De fet, són carenats i neognats, i volen amb gran potència, però en l'aigua en lloc de en l'aire. Es bastant segur que tenien ancestres que volaven en l'aire. La imatge de l'evolució aviana aquí adoptada és una successió de tres radiacions de diferent caràcter i envergadura: antiga i àmpliament o totalment paleognats, neognats no-passeriformes i neognats passeriformes. En aquest esquema és clar on cal situar els pingüins: en la radiació neognata no-passeriforme. Dins aquest grup els seus caràcters derivats són únics en detall i associació. Situen els pingüins entre els ocells més especialitzats. Només en alguns dels Alcidae (incloent-hi Manacallinae), una altra branca de la radiació neognata no-passeriforme, varen evolucionar alguns caràcters derivats similars (però vegeu Olson i Hasegawa 1979; Olson 1980). Aquest desenvolupament era clarament independent i convergent sobre la part d'ocells marins que eren, a l'Hemisferi Nord, vicariants dels pingüins de l'Hemisferi Sud.

(George Gaylor Simpson)

Bibliografia

El lector que estigui interessat a conèixer les referències aparegudes en aquest treball ha d'acudir a la versió original anglesa:
G.G. Simpson; *Fossil Birds and Evolution*. Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County, 330; 3-8.