哺乳類秘史

文／謝秉璋、謝甫宜
圖／謝秉璋

前言

哺乳動物具有恆溫、乳腺、毛髮等三大特徵，在新生代時期開枝散葉，佔據各個生態棲位、飛天遁地、上山下海，無處不是哺乳類的領地。這場盛況來自於白堊紀生物大滅絕，清除了那可憎又可敬的對手—恐龍、翼龍以及海生爬蟲類，才讓哺乳類有機可乘，成為新時代的霸主。我們若循著老祖宗的足跡，向幽冥久遠的年代望去，你會看到體型小如老鼠的哺乳類仍屈服於恐龍的淫威下鑽營度日。如果再向前追溯呢？哺乳類的前身是什麼？我們何時與爬蟲類分家的呢？為何兩者的體型結構會大相逕庭呢？我們將娓娓道來這段曲折跌宕的故事。

腦洞大開—爬蟲類的分化

三億六百萬年前，時值朦朧昏灰的石炭紀，我們的遠祖「始祖單弓獸」(*Archaeothyris*)正在蓊鬱的森林中奔竄，如圖 1 所示。牠長得像隻蜥蜴，或許你會認為他根本就是隻蜥蜴！

圖 1. 始祖單弓獸復原圖

但是，古生物學家關注的部分，總是比一般人更細膩，他們以爬蟲類頭骨上的開孔作為分類依據，如圖 2 所示。現今爬蟲類的頭顱若只看側面，除了眼窩和鼻孔兩個孔之外，頭的後方還開了兩個竅，科學家以此特徵將之命名為雙弓類，雙弓類成員包括鱷魚、恐龍、翼龍、龜、蜥蜴和蛇。頭骨側邊只開一竅的，屬於單弓類，也就是這隻不起眼的始祖單弓獸所開創的偉大家族，其後代正是哺乳類。

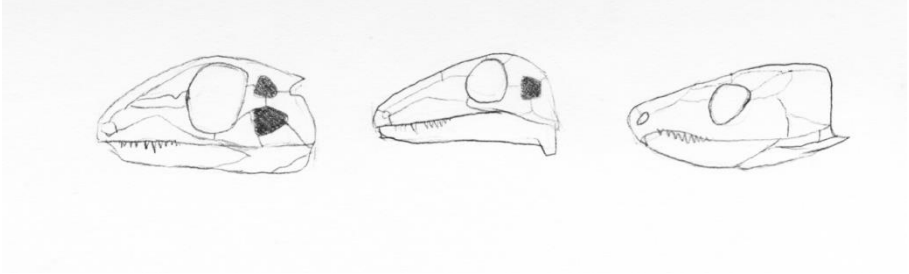

圖 2. 爬蟲類顳顬孔示意圖

說明：由左至右分別為雙弓類、單弓類與無弓類、黑色部分代表顳顬孔。

無弓類爬蟲，可謂「一竅不通」，則沒有任何後代流傳至今。話說頭上這些開孔的用處可不小，它的正式名稱為顳顬孔(temporal openings)，能使下顎肌肉穿過、附著，深深影響著咬合及咀嚼能力，在接下來的漫長歲月裡，不同物種的顳顬孔也幾經變化：移位、擴大、縮小甚或消失。以顳顬孔的差異，生物學家推斷我們的老祖宗此時和雙孔類、無弓類分家，隨後各奔東西、朝向截然不同的演化道路發展。

叱吒風雲—輝煌的單弓王朝

約過了兩千萬年以後，我們來到了二疊紀早期，眼前稀奇古怪的巨獸竟是單弓類盤龍目的成員，如圖 3 所示。肥胖而遲緩、頭部小得不成比例的杯鼻龍(*Cotylorhynchus*)正忙著啃食蕨葉；背上豎著標誌性帆背，並以此帆背來吸收陽光熱能的是植食性的基龍(*Edaphosaurus*)；在旁邊虎視眈眈、磨刀霍霍望向前方者則是同有帆背的異齒龍(*Dimetrodon*)；隱於枝葉之間，仍保留著祖先蜥蜴形外表的是矮攀龍(*Ascendonanus*)。由上述的物種可得知，盤龍目有著很高的多樣性，盛極一時；然而青出於藍更勝於藍，二疊紀中晚期，盤龍目的後代獸孔目異軍突起，將盤龍目趕下演化的舞臺。

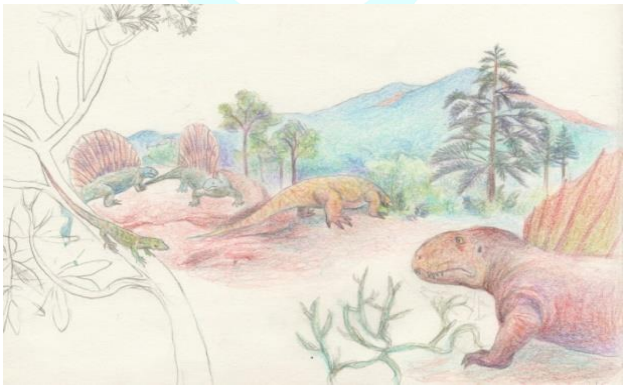

圖 3. 二疊紀生態復原圖

說明：由左至右分別為矮攀龍、基龍、杯鼻龍與異齒龍

獸孔目動物是何德何能超越他們的前輩呢？第一、他們的顳顬孔比盤龍目更大，這代表顎部肌肉的增多以及咬合力的增強；第二、獸孔目的下顎由多塊骨頭組裝而成，隨時間推移，下顎漸漸簡化，待哺乳類出現時，已濃縮成一體成型的齒骨；第三、獸孔目

的趾骨縮短、四肢由向外伸展換成向下伸展，以獲得更快捷靈活的行動力，而非像鱷魚般搖晃著匍匐爬行。

獸孔目家族十分龐雜，成員外貌五花八門，或厚碩如犀，或兇猛如狼，或穴居如地鼠，或善泳如水獺。一些最進階、接近溫血動物的獸孔目成員都是食肉的，牠們的牙齒漸漸由同樣形狀的同型齒(homodont)轉變為形狀、功能特化的異型齒(heterodont)，例如：門齒、犬齒、臼齒；某些物種口鼻部存有一些凹坑，故推測已經有鬍鬚，甚至體表已經有最早的毛髮。

世事難料，好景不常。二疊紀末期，約略在兩億六千萬年前，由全球性火山活動造成了兩階段的大滅絕事件，岩漿湧現有如海嘯洪水，火山灰鋪天蓋地，然而，更可怕的是他引發的連鎖效應：大量的二氧化碳和甲烷被釋放，造成全球暖化以及乾旱，並形成惡性循環，生態系統被嚴重摧毀，全世界籠罩在死亡的陰影下。這段歷史，絕對是沒有生命願意憶起的夢魘，估計有 83%的屬從此消逝。

欲振乏力—獸孔帝國的傾頹

我們來到大滅絕事件五百萬年以後，望著三疊紀早期乾燥、荒涼、沙漠似的景色，只有幾根肋木零星的點綴著這片令人絕望的大地，偶爾能發現一群小豬般身型、短腿、擁有嘴喙的水龍獸(*Lystrosaurus*)正信步漫遊。等等，那邊好像有隻小動物從地表鑽出頭！他正是大難不死的三叉齒獸(*Thrinaxodon*)。牠們的體型如貂，憑著能在地底穴居的本領，熬過最黑暗的時刻。

水龍獸以及三叉齒獸分別屬於獸孔目家族殘存的兩大類群：二齒獸類群以及犬齒獸類群。二齒獸類群是群笨重的植食動物；犬齒獸類則分支成許多種類，包括食植的橫齒獸、食肉的三稜齒獸、巴西齒獸、三瘤齒獸以及哺乳類的前身—哺乳形類。三疊紀的氣候十分惡劣，大氣含氧量僅 15%，平均溫度比現在高 3 度，顯然最會呼吸的高手，才能在高溫低氧環境安然無恙。犬齒獸類就擁有完整的橫膈膜—一層貼在肺部下端的肌肉，將胸、腹腔隔開，以便有效呼吸。牠們也發展出最早的次生顎(secondary palate)，一塊隔開鼻腔和口腔的板子，讓動物進食可以同時呼吸、細嚼慢嚥。儘管有許多革新，獸孔家族面臨的是更適應極端氣候的新星—主龍。

主龍類屬於雙弓動物，於三疊紀早期橫空出世，擁有高效率的呼吸系統—氣囊系統，使得空氣能單向通過肺部，含氧的空氣和缺氧的空氣不會混雜成一團；另外，主龍類的排泄物是尿酸，可以保存更多水分（想想糊狀的鳥糞就知道了），不像哺乳類排泄的是尿素，需要用大量的水來溶解，此特性在乾燥的三疊紀相當不利。主龍類的這些

優勢，正是稱霸生態系的基石，牠們的後代—恐龍及鱷類，將獸孔目擠到生態系的邊緣。二齒獸類為避免掠食者捕食，體型越長越大，由三疊紀早期的小豬身形，到三疊紀晚期已演化出胖大如象的物種。不過這些巨大化的嘗試不過是滅絕前的迴光返照，二齒獸類在食物鏈的位置終究被植食恐龍所取代，並於三疊紀末期灰飛煙滅。另一方面，一群犬齒獸類身材不斷縮小，行穴居、捕食昆蟲維生，並於三疊紀晚期衍生出哺乳類。而哺乳動物在出生的那一刻，情勢已然萬劫不復，注定孤守著長達一億年的空寂。

臥薪嘗膽—哺乳類的卑微出生

究竟哪個物種能代表最早的哺乳類？至今生物學家仍沒有定案，候選物種包括三尖齒獸(*adelobasileus*)、摩根錐齒獸(*Morganucodon*)、始帶齒獸(*Eozostrodon*)、中華侏羅獸(*Juramaia*)和吳氏巨顱獸(*Hadrocodium*)，但也許，根本沒有最早的哺乳類。演化是連續、漸進的過程，難以從一段剖面去斷定誰是共祖，誰又不是。至少從化石紀錄來看，能確認他們嬌小如鼠，身披毛髮，擁有乳腺，但代謝速率仍不及現代哺乳類，大致生存於三疊紀晚期侏羅紀早期之間(兩億兩千五百萬年前至一億六千萬年前之間)。我們怎麼確定他們會哺乳育幼呢？以生存於三疊紀晚期的摩根錐齒獸為例，雖然化石上沒有軟組織保存下來，從嬰兒期沒有牙齒以及幼年期快速生長的特徵，可推測他們已經有乳腺了。

別看我們的祖先苟且偷生、畏畏縮縮，有許多重要的特徵及創新都是在此時出現：中生代的哺乳類漸漸演化出較大的腦袋，而且大腦形狀顯示他們的觸覺及嗅覺能力較先祖發達，為後來大腦新皮質的發展埋下伏筆。前面提到哺乳類下顎簡化成一塊齒骨，剩下兩塊多餘的顎部骨頭—錘骨和砧骨逐步脫離下頷，協助感知聲音震動，最後加上鐙骨，組合成中耳內的三塊聽小骨，如圖 4 所示。由左至右分別為異齒龍、三叉齒獸、摩根齒獸、以及現今的哺乳類。圖 4 的灰色部分代表顎骨／錘骨、砧骨。

現生哺乳類能察覺高頻率的聲音，就要感謝這三塊聽小骨形成構造精妙的槓桿構造，爬蟲類的聽小骨只有一塊，即鐙骨的前身—耳柱骨，聽覺的範圍就沒有那麼廣。

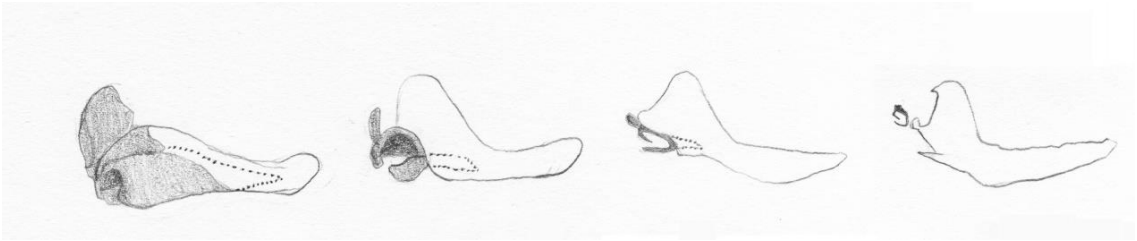

圖 4. 單弓類—哺乳類中耳演化示意圖

說明：本圖改自《History of studies on mammalian middle ear evolution》

不過，此時期也有犧牲，經過千百萬年夜行性的適應，有胎盤哺乳類祖先失去了兩種視錐細胞，只保有綠色、藍色色錐細胞組成的雙色視覺，相當於紅綠色盲，這種特性是因為在黑暗之中，雙色視覺比三色視覺更容易辨識顏色；有袋類則是三色視覺系統，可以辨識深紅色；現存爬蟲類繼承了遠祖的四色視覺，可以看到紫外線。可是，人類屬於胎盤類，為何看得到紅色呢？事實上不僅人類，舊世界猴、猿類以及吼猴，都在新生代重獲紅色視錐細胞，推論其原因是有利於「判斷和揀選成熟的水果」。

雖然中生代大多數的哺乳類都維持鼩鼱似的渺小體型，但有些種類往奇異的樣態發展，侏羅獸(*Juramaia*)、始祖獸(*Eomaia*)、中國袋獸(*Sinodelphys*)行樹棲生活；獺形狸尾獸(*Castorocauda*)，顧名思義，擁有河狸一般的尾巴，高度適應水中生活；多瘤齒獸類群(*Multituberculata*)長著長門牙，可說是中生代的嚙齒動物，與今日的老鼠、松鼠趨同演化；遠古翔獸(*Volaticotherium*)、似叉骨祖翼獸(*Maiopatagium*)、阿霍氏樹賊獸(*Arboroharamiya*)及雙缽翔齒獸(*Vilevolodon*)四肢間都長著翼膜，在侏羅紀的樹林間飛躍滑翔；強壯爬獸(*Repenomamus*)體長將近一公尺，體態如獾，化石標本胃中還保存著當年的午餐—幼年恐龍的殘骸！說不定古生物學家之後能找到更千奇多樣的中生代哺乳類，然而，在自然界這個殘酷競技場中，這些驚人的物種不過是曇花一現，各棲地的霸權仍然被爬蟲類緊緊在握。

桃李滿天下—哺乳動物吐氣揚眉

在一億兩千五百萬年前的白堊紀早期，產卵哺乳類、有袋類以及胎盤類(即胎生哺乳類)因繁殖策略的不同而分道揚鑣：胎盤類的懷孕期較長，這段期間母體風險很大，但幼體一出生就能自立；相較之下，有袋類產下為發育完全的幼體在育兒袋裡，就算失去幼獸，很快就可以懷下一胎。有袋類和部分的胎盤類在白堊紀中、後期向南遠征而抵達南美洲，有袋類繼續擴散至因為溫暖氣候而未結冰的南極洲以及澳洲大陸；另一部分的胎盤類留在故鄉，形成包含勞亞獸總目及靈長總目的北方真獸類，而非洲和南美洲的胎盤類分別演化出非洲獸總目和異關節總目這兩大家族。

大江東去浪淘盡，千古優勢物種。每一次大滅絕事件，就像一輪新賭局的開始，主角退去配角崛起，沒有永遠的霸主，也沒有永遠的陪襯。待至白堊紀大滅絕，可謂峰回路轉，否極泰來，倖存的哺乳類旋即各立山頭，展開輻射適應演化，填滿了被霸佔一億五千萬年之久的各個生態棲位，繁盛至今。

藝術史學家貢布里希曾言：「沒有藝術，只有藝術家。」生命演化史何嘗不是如此？沒有家族，只有物種。我們將演化史視為各生物類群的馬拉松競賽，並細細檢視、分析各個家族的盛衰興亡、國祚長短以及物種間的分歧程度。我們剛剛看到的哺乳類－犬齒

獸－獸孔目－單弓類這段起伏跌宕的旅程，終究是虛晃、假想、擬人化的敘事方式，是人類一廂情願、將我們的歷史概念套用在演化史上面罷了。哺乳類在新生代的繁榮盛況，是真的成功嗎？非鳥類恐龍在白堊紀大滅絕全軍覆沒，是真的失敗嗎？事實上，我們也不過身處在演化長河之中的其中一片切面裡，沒有甚麼資格對著先人或後輩評頭論足，家族的繁榮或消亡只是一個模糊的概念。曾經出現的那些物種，就像夜空中的流星轉瞬即逝，偶爾留下一具屍骨、一點耀眼的閃光供後人瞻仰、驚嘆、莞爾。

謝秉璋
國立彰化師範大學生物系
謝甫宜
國立高雄師範大學科學教育研究所博士
現任高雄市立陽明國中教師

參考資料

[1] Gerald H. Jacobs(2014). Evolution of colour vision: The story of lost visual pigmonts. Neuroscience Research Institute and Department of Psychology, University of California, Santa Barbara, CA 93106, USA.

[2] Takechi, M. & Kuratani S.(2010). History of studies on mammalian middle ear evolution. Published fig.2.

[3] Zofia Kielan-Jaworowska, Richard L. Cifelli, Zhe-Xi Luo(2004), Mannmals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure.

[4] 犬塚則久（2008）。退化原來是進化—智齒、盲腸、副乳…留在你身上的演化痕跡。究竟出版社，朱麗真譯。

[5] 唐納．波瑟羅（2016）。25 種關鍵化石看生命的故事：化石獵人與 35 億年的演化奇蹟。臉譜出版社，鍾沛君譯。

[6] 理查．道金斯（2020）。祖先的故事：前往生命出現地的朝聖之旅。馬可孛羅出版社，顧曉哲譯。