

大型陸生哺乳動物的形態與演化

Morphology and Evolution of Large Land Mammals

蔡政修 國立臺灣大學生命科學系

Tsai, Cheng-Hsiu Department of Life Science, National Taiwan University

「大」的事物對於人們似乎有著不可避免的吸引力，尤其是比人類「大」上許多的生物，總是讓我們不由自主的想要去瞭解他們是如何演變成這樣的大塊頭，配合國立臺灣博物館「小心！象出沒」象群特展，讓我們從古生物學的角度來談談一些大型陸生哺乳動物的演化歷程。

古生物學：一門生命的歷史學

現生的生物類群五花八門，光是在我們眼前的生物多樣性就可以讓我們看得眼花撩亂，但這些生物並不是憑空出現的，而是在生命漫長的歷史中一路經歷了大大小小的演變後，在我們生存的這個當下

所呈現出的組成及形態，而「古生物學」就是在試著研究這樣的生命歷史，探索在過往的生命史中曾經出現過的生命形式，而彼此之間又是經歷過怎樣的互動及演變。

在聚集了眾多的研究後，雖然對於生命的起源還有許多的爭議和極大的研究空間，但大多數的人大概都可以立刻回答出目前在地球上的生命起源大約可以回溯到三、四十億年前的時光。從這三、四十億年到現今的時光中，不可計數的生命形式曾經出現在地球上，因此也不訝異地可以想像，目前和我們人類一起生存在地球上的生物多樣性中，遠小於整個生命史中生物多樣性的百分之一！

研究過往生物多樣性的古生物學也因此不像「被誤解」一樣，只是離我們八竿子打不著的研究，而是與我們理解現存的世界息息相關，因為只有全面的理解漫長的生命演化歷史，才能真的解析我們目前所觀察到的生物多樣性起源與其後續的演化，並更深一層認識人類（生物分類上的學名為 *Homo sapiens*）自身的起源與演變歷程。

骨骼拼圖：這到底是誰？

古生物學研究中，像是在演講時或是課堂上很常會被問的其中一個問題就是：我們要如何知道這是誰？這或許算是古生物學中最有爭議，但也是最有趣的地方了！

如果各放一隻活蹦亂跳的狗和貓在我們面前，大概沒有人會認不出來哪一隻是貓、哪一隻是狗，因為我們對於貓或狗的外觀都很清楚，幾乎可以毫無障礙的分辨出來。

可能有點可怕，但想像貓和狗的皮毛和血肉等都不見了，只剩下骨頭（就好像我們每天吃的魚或雞肉所留下的骨頭），可以分辨出狗或貓的人可能就所剩不多，但是如果拿著狗和貓的骨頭互相比較的話，許多在骨骼上的差異就會一一的冒了出來。而這些骨骼形態上的差異，是我們古生物學家（尤其是研究脊椎動物化石的研究人員），在標本保存狀況通常極度有限的條件下，用來辨識出我們發現的化石是隸屬於哪一種生物所主要憑藉的依據。

這樣的形態鑑定與分析，其實是透過觀察許多的標本後所形成的「假設」：當我們可以在特定的標本內觀察到特定的形態特徵，而這特定的形態特徵如果經推論是所謂的「同源結構（Homology）」的話，

就可以利用這樣的形態特徵來判定該標本是隸屬於特定的類群或物種（形成假設）。

舉例來說，從骨骼形態來看，哺乳動物中的偶蹄類（像是牛、豬、河馬等）很主要的形態特徵是在腳上：腳跟附近的一塊骨頭－距骨（astragalus, talus bone, 或是 ankle bone）有著獨特的形態，那是連接著上下骨頭的位置像是「滑車」的形狀，所以被稱為「雙滑車（double-pulley）」的距骨，這讓偶蹄類可以擅於奔跑的骨骼形態是在其他哺乳動物中觀察不到的，即使是其他的「有蹄類」，像是馬、犀牛等奇蹄類的哺乳動物也是一樣沒有的，也因此，如果我們可以在一個「未知」的動物遺留下的骨骼觀察到這樣的形態特徵，就可以推斷這謎樣的生物會是偶蹄類中的一員。

有趣的是，從這腳上看來不起眼的骨骼形態，透過生物學上同源結構的推定，可以讓我們將目前完全生活在海中的鯨豚和在陸地上奔跑的哺乳動物串連起一個更加完整的演化歷程。

長期以來，因為化石紀錄的不完整，我們對於鯨豚類是如何演變成完全不需要上岸的海洋哺乳動物感到困惑，尤其是由哪一大類的陸生哺乳動物演化成鯨豚也是一點線索也沒有。但隨著化石漸漸的被發掘，在1960年代的時候，有研究人員觀察到當時已知較古老的鯨豚化石和另一類完全滅絕的哺乳動物－中爪獸類（Mesonychia）在頭骨及牙齒形態上有著相當類似的結構，自此中爪獸廣泛地被認為是演變成現生鯨豚的祖先。

但是，古生物學有趣的地方就是我們永遠無法精準地預測在下一次的挖掘中，會發現什麼有趣的化石，並且可以讓我們述說著更加完整及迷人的演化



人類（*Homo sapiens*）與蘇門達臘猩猩（*Pongo abelii*）的骨骼複製標本（作者攝於日本國立自然科學博物館）

故事。兩個研究團隊在剛進到第21世紀的2001年，分別在僅相隔一天的9月20日及21日獨自發表了新發現早期的鯨豚化石，這些化石都保存了早期還在陸地上奔跑的鯨豚的「腳」，而這腳的骨頭呈現了和偶蹄類一樣的「雙滑車」距骨，因為到目前為止，我們都沒有在其他的哺乳動物中發現這種距骨的形態，再配合上其他的證據（像是分子也指出河馬為現生鯨豚中，關係最接近的動物），可以合理的推斷，有著這樣雙滑車距骨的鯨豚，其實也是偶蹄類的一員！

大型動物：多大叫「大」？

有了對於古生物學研究的一些基礎概念後，我們就可以來談談很多人會感興趣的「大型」哺乳動物的演化。

對於多大才叫「大」，其實沒有一定的標準，會取決於我們所討論的對象。想像，如果面前站了一個三公尺左右高的人，不意外的，大概許多人都會眼睛瞪大、嘴巴不自覺地張開，因為是前所未見的巨人。

三公尺對於最大的哺乳動物：鯨魚來說，還只是剛出生不久，或甚至是還在母鯨的肚子裡（不同的鯨魚物種，體型大小也是差異很大）！像是最大的藍鯨（隸屬於鬚鯨亞目 Mysticeti），成體可以超過三十公尺，而剛從母鯨肚子出生的小藍鯨寶寶就有大約六、七公尺左右，尺度很明顯是完全不一樣的。

而這也就是化石能帶給我們許多驚奇的時候了。像是從化石紀錄來看，如果我們回到三千多萬年前，是鬚鯨類群才剛從「古鯨類群(archaeocetes)」演化而來的起始點，我們可以看到最早的其中一類

鬚鯨（像是「起始鯨科 Aetiocetidae」的「布爾福卡鯨 *Fucaia buelli*」）有著相當嬌小的體型－身長還不到兩公尺！

像是布爾福卡鯨這類目前所知最古老也是體型最小的鬚鯨之一，也僅僅是在三年前（2015年）才被發現及命名，充分地顯示出化石研究即使在進入到二十一世紀仍是會有許多有趣的新發現。

有了化石資料，再加上時間軸的歷史尺度，我們就可以清楚並進一步地探討各個特定類群的體型演化。

一反常理？好「大」的老鼠

另一個常會被詢問的問題就是：去尋找及挖掘化石會（或可以）挖到什麼？

但因為我們對於消逝的生物多樣性充滿了未知，像是許多人窮盡一生要尋找生存於中生代的恐龍們（即使到現在還是有著許多的謎團等著我們去發現更多的化石來解開），所以才讓化石研究有著各種的可能性，因為還沒有從地底下的世界將他們挖掘出來，並從事相關研究後呈現在世人的面前，我們永遠無法確切的知道我們腳下消逝的世界曾經生存過怎樣的生命形式。

就好像我們想要探討大型哺乳動物的時候，隸屬於啮齒類（Rodentia）的老鼠們大概都不會在許多人的腦海中浮現，但這就是化石挖掘及研究可能顛覆我們對於這世界認知的時候了。

剛好距離現今才不過十年前的2008年，從南美洲的烏拉圭（Uruguay）發現並命名的一個新的大型哺乳動物－摩內阿蒂加斯豚鼠（*Josephoartigasia monesi*）－光是頭骨就長達53公分，從留存下來的化石經過



可能是有史以來體型最大的陸生哺乳動物：長頸巨犀（*Paraceratherium transouralicum*）（作者攝於日本國立自然科學博物館）

推估，摩內阿蒂加斯豚鼠可以重達一噸（一千公斤以上）！

或許很多人對於一千公斤到底有多重不是很有概念，但我們如果拿臺灣黑熊來比較，或許可以感受到摩內阿蒂加斯豚鼠到底有多大，因為臺灣黑熊最大也只有兩百公斤左右，所以光是以重量來看，摩內阿蒂加斯豚鼠就會是臺灣黑熊的五倍重。

從名稱上可以知道摩內阿蒂加斯豚鼠是屬於啮齒類的鼠輩，也因此這十年前的新發現就讓摩內阿蒂加斯豚鼠躍居目前所知最大的啮齒動物，這可以是臺灣黑熊五倍大的啮齒動物，更能讓我們體會到對於過往生物多樣性的了解是多麼的侷限。再加上摩內阿蒂加斯豚鼠的生存年代其實並沒有離我們很遙遠，是在約兩百多萬到四百萬年前這段屬於上新世（Pliocene）的期間，這提醒了我們，並不是只有從遙不可及的遠古歷史中才能找到讓人們感到不可思議的生物。

誰才是最大的陸生哺乳動物？

雖然在化石紀錄裡有發現可以達到一公噸的大型啮齒動物，但如果我們是要尋找最大的陸生哺乳動

物（更大的海洋哺乳動物－鯨魚的體型演變歷程就等之後有機會再詳談了），大象似乎常常都會是第一個在大多數人腦海中出現的選項。

同樣的，在世界各地古生物學家的努力挖掘下並轉化成紮實的研究成果後，化石紀錄仍然可以跟我們述說著其他的可能性。

但是當要競爭誰才能擁有「最大」陸生哺乳動物的這個頭銜時，如果差異沒有很顯著的話，不少的爭議就會隨之而來，尤其是在很多的化石標本都不是很完整的情況下，要去回推並復原生活時的樣貌和體型大小時，總是會帶有幾分的不確定性。

出現在地質年代漸新世（Oligocene，約三千三百萬年到兩千三百萬年前）的一類犀牛：巨犀屬（*Paraceratherium*），很有可能佔據了有史以來最大的陸生哺乳動物的位置－身高（肩高）可能高達五公尺，身長也能長達十公尺，而體重可能會逼近或超過二十公噸！

圖中長頸巨犀的標本為複製標本，原始的標本並不是如此完整，也因此復原其體型大小的時候，會有一些爭議。尤其是復原時所用的方法，因為常

用的方式是利用其化石標本和親緣關係相近物種來作等比例的放大或縮小，但問題是化石物種和現生物種在不同的部分，可能比例又會不一樣，再加上化石物種的保存完整度也有限，因此其計算出來的體型大小常常會有一定的偏差，所以會留有不少修正及後續研究的空間。

兩年前(2016年)的一篇新研究就跳出來要替很多人心中最大陸生哺乳動物的大象平反，重新仔細考量保存的化石形態、建立新的體型計算模式等，最後的結果認為隸屬於古菱齒象(*Palaeoloxodon*)的納瑪象(*Palaeoloxodon namadicus*)的肩高也能達五公尺，體重超過二十公噸，可能會大於長頸巨犀或其他巨犀物種。

這樣看來，要決定哪一個哺乳動物類群－是奇蹄類的巨犀還是長鼻類的古菱齒象，才是真的佔據了最大哺乳動物的地位，還需要更多的研究及化石才能有更進一步的定論。雖然這樣聽來像是古生物學研究的陳腔濫調，但世界各地的古生物學家是真的如此鍥而不捨繼續挖掘新的、未知的化石。像是在去年(2017年)就有一種新的巨犀屬的物種－黃河巨犀(*Paraceratherium huangheense*)被發現及正式被命名，雖然黃河巨犀目前所被發現的化石材料完整度(只有部分的上、下顎及其牙齒)不夠讓我們精確的回推黃河巨犀的體型大小，但是這樣不斷的有

新發現，才能讓我們漸漸地拼湊出更完整的生命演化歷史。

本土版：臺灣也有大型陸生哺乳動物？

回到臺灣，從化石紀錄裡來看，在臺灣的土地上，我們也曾經有大象及犀牛等較為大型的陸生哺乳動物。像是犀牛，曾經有發現過－早坂中國犀牛(*Rhinoceros sinensis hayasakai*)，雖然我們對於曾經生存在臺灣的早坂中國犀牛的確切體型大小並沒有很了解(還需要挖掘更多的化石及後續的研究)，但就目前發現的化石來推測，和現生的犀牛相比可能不會差太多(但仍需確切及深入的研究)，不會達到巨犀那樣的巨大體型。

有趣的是，如果來看曾經生存在臺灣的大象，我們也有發現如上提到的「古菱齒象(*Palaeoloxodon*)」，是有機會可以競爭臺灣最大陸生哺乳動物的王位！但精確來說，古菱齒象是屬於分類上的一個屬(genus)，而古菱齒象屬其實有好幾個物種包含在裡面，對於臺灣所發現的古菱齒象到底是該屬於哪一個確切的物種，還需要更進一步的分類學研究才能有清楚的定論。

雖然對於臺灣出現的古菱齒象該確切歸屬在哪一個物種還有待確認，但是就目前所發現的標本及其他大部分已知的古菱齒象物種來看，臺灣的古菱齒象應該可以達到十公噸！同樣的，這也需要更進一步的研究才能有更嚴謹的驗證。目前這應該是臺灣的哺乳動物演化史上曾經出現過最大的陸生哺乳動物。但還是老話一句，接下來更多的化石挖掘與研究，很有可能帶給我們新的發現與驚喜，可以改寫臺灣大型哺乳動物的演化史。



臺灣所發現的古菱齒象下顎化石(作者攝於國立臺灣博物館)

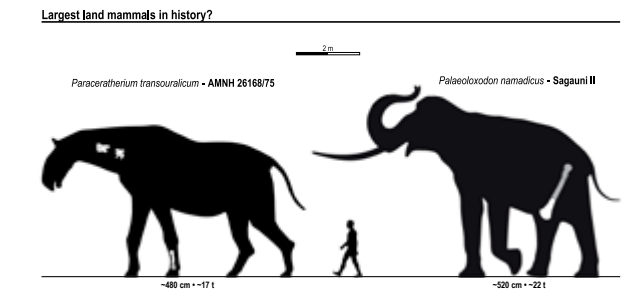
最後，除了研究到底有哪些大型或是「超」大型的陸生哺乳動物曾經在地表面上行走，或甚至是出現在臺灣的土地上，另一個重要的議題是透過深入的研究，我們也想要確認及了解，為什麼這一些大型的哺乳動物會消失或滅絕？尤其是在臺灣也曾經有這種可以超過十公噸的哺乳動物(古菱齒象)，是因為什麼因素造成了他們不再漫遊在臺灣的土地上？是外在環境的原因、亦或是因為臺灣有人為的活動，如獵捕而造成他們的滅絕，這些都是我們之後想要進一步探討的議題。

這些基礎的古生物學研究，不只可以回答科學上有趣的問題，也可以轉換成大家日常生活的一部分，就好像大部分的人對於電影「侏羅紀公園」或是「冰河歷險記」都不陌生一樣，這些都是有紮實的古生物學研究打下的基礎，而後可以轉化成走入大眾生活的文創方式。而這些不會只是憑空幻想，如曾經在臺灣出現的大象就不只有前面所提到的古菱齒象，我們可是也有猛瑪象的喔！(牠和「冰河歷險記」中著名的曼尼可都屬於猛瑪象一族的成員喔！)

所以，當我們將臺灣的古生物研究打下厚實的基礎後，當然也是能有機會利用像是「冰河歷險記」或甚至是「侏羅紀公園」等說故事的方式，讓更多人瞭解到長期沈睡在臺灣地底下，也是充滿著許多等待著我們去探索、發掘及研究的可能性。

參考文獻

1. Gingerich PD, ul Haq M, Zalmout IS, Khan IH, and Malkani MS. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293:2239-2242.
2. Larramendi A. 2016. Shoulder height, body mass, and shape of proboscideans. *Acta Palaeontologica Polonica* 61:537-574.
3. Li Y, Zhang Y, Li J, Li Z, and Xie K. 2017. New fossils of paraceratheres (Perissodactyla, Mammalia) from the Early Oligocene of the Lanzhou Basin, Gansu Province, China. *Vertebrata Palasiatica* 55:367-381.
4. Marx FG, Tsai C-H, and Fordyce RE. 2015. A new Early Oligocene toothed 'baleen' whale (Mysticeti: Aetiocetidae) from western North America: one of the oldest and the smallest. *Royal Society Open Science* 2:150476.
5. Otsuka H, and Lin C-C. 1984. Fossil rhinoceros from the T'ouk'oushan Group in Taiwan. *Journal of Taiwan Museum* 37:1-35.
6. Rinderknecht A, and Blanco RE. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275:923-928.
7. Shikama T, Otsuka H, and Tomida Y. 1975. Fossil Proboscidea from Taiwan. *Science Reports of the Yokohama National University* 2:13-62.
8. Tsai C-H, and Kohno N. 2016. Multiple origins of gigantism in stem baleen whales. *The Science of Nature* 103:89.
9. Van Valen LM. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 132:1-126.



爭奪陸生最大型哺乳動物位置的巨犀及古菱齒象，取自 Larramendi 2016(CC BY)