

古鯨奇觀—— 一場重返海洋的演化歷程

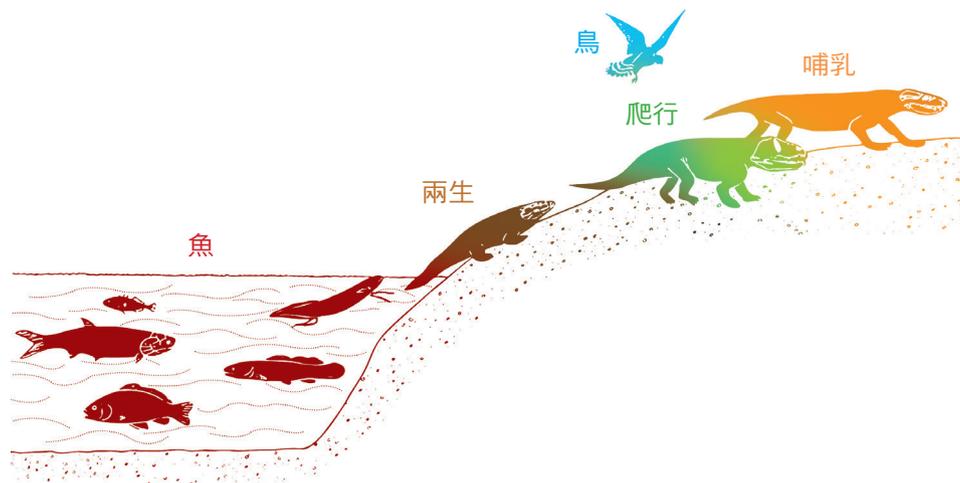
你能想像到嗎？悠游在海中的大型哺乳動物——鯨豚家族——竟然來自陸地！堪稱是海中精靈的鯨豚，祖先卻擅於在陸地上奔跑。而一部鯨豚家族的演化史，就是一場重返海洋的歷程。

- 文 / 張鈞翔、章晨玫
- 圖 / 黃姿菁、嚴中佑

脊椎動物的搶灘登陸

水，是生命的泉源！而生命的起源也的確來自海洋。綜觀脊椎動物（魚類、兩棲類、爬行類、鳥類、哺乳類）的演化史，可以稱得上是從海洋向陸地進軍搶灘登陸的艱辛歷程。

大約在 4 億年前，一群肉鰭魚類游泳專用的胸鰭與腹鰭逐漸發達強壯，終於發展成能支撐身體重量的四肢雛形，於是牠們開始向陸地進軍。儘管必須在水中或潮溼的環境下產卵，而且幼年時期以鰓呼吸，棲息在水域，但是經由變態發育，成體發展成用肺呼吸，可以適應在陸地上的生活，變成了兩棲動物。



脊椎動物的登陸

綜觀脊椎動物的演化史，可以稱得上是從海洋向陸地進軍搶灘登陸的艱辛歷程。

到了3億多年前，一群兩棲動物勇敢地征服了廣大的陸地，更進化成爬行動物，身體的構造更能適應陸地的生活。牠們產下了「羊膜卵」，這樣的卵能隔絕外在乾旱的環境，保護胚胎在膜內安穩的羊水中孕育，使得爬行動物能夠徹底脫離水生環境，完全獨立地在陸地上生活。隨後某些爬行動物更演化成鳥類和哺乳類，前者可遨翔在空中，後者更在爬行動物在演化舞台上式微之後，爆發式地輻射演化與發展，成為新生代地球上的新霸主。

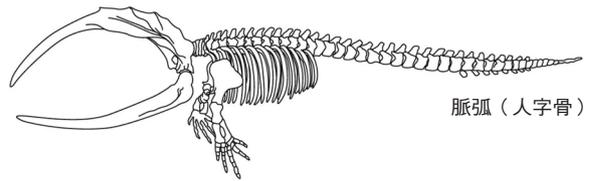
面對多樣的陸域環境，哺乳動物登峰造極般地發展演化。在牙齒構造方面，因攝取食物的不同，牙齒的形態隨之改變，肉食性動物的白齒齒尖更為發達，以利切割食物；植食性動物的白齒齒尖則趨於平整，擴大了咀嚼面，以利研磨食物；雜食性動物的白齒齒尖則呈高低交錯凸起，使得其咀嚼面能搗碎、割斷食物。

整體而言，哺乳動物發展成異型齒式，牙齒形態多樣，有別於爬行動物（例如鱷魚、蜥蜴）的單一齒根、形態單一的同型齒。

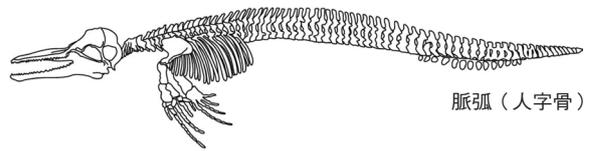
鯨豚重返海洋

然而，對於脊椎動物而言，大海的好處並未被完全遺忘，牠們似乎仍存著對大海的迷戀，於是許許多多的陸生脊椎動物又重新回到海洋的環境，再一次地適應了水中的生活。

陸生脊椎動物重新適應海洋生活的例證頗多，如生活在半水域環境的海獅、海豹、海象與企鵝，以及生活在全水域環境的哺乳動物鯨豚，或在中生代時已經滅絕的魚龍、蛇頸龍等海生爬行動物。



鬚鯨骨骼

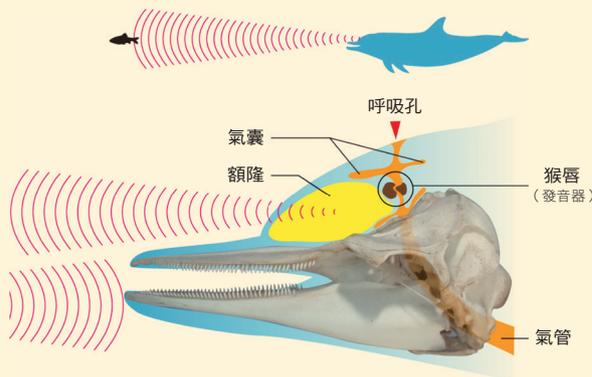


齒鯨骨骼

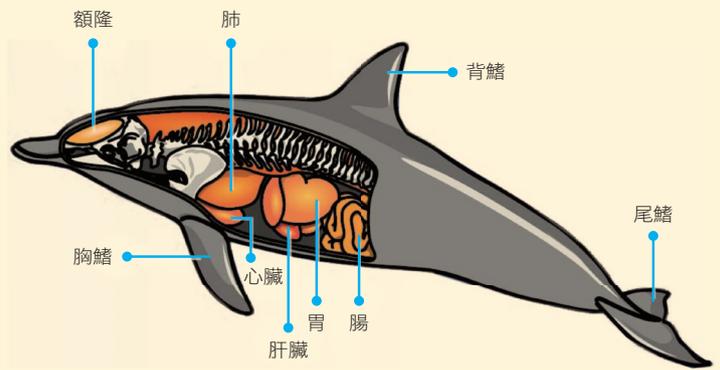
事實上，水域環境可提供非常豐富的食物，以及容易遮蔽隱藏的棲息環境。不論是日夜的交替、四季的變化、溫度、光度的改變，以及其他環境因素，水域環境都比陸域環境穩定。或許是這些因素，驅使鯨豚這類的哺乳動物又重新返回海洋，和魚類一起分享這廣大瑰麗的海洋世界。

為了適應水域生活，鯨豚的外形改變，包括軀幹的流線型、前肢成扁平槳狀、頭骨的前額骨和上頷骨顯著延長，形成很長的吻部，鼻孔移至頭背後方，七節頸椎癒合，使得頭部與軀幹幾乎直接連接，後肢退化，前肢呈鰭狀，趾不分開，沒有爪，肘與腕的關節不能靈活轉動，適於在水中如划槳般游泳。

鯨類動物中的鬚鯨牙齒全數退化，口腔中有角質絨毛狀的版片，可篩濾海水中的浮游生物、小魚蝦等做為食物。鯨類動物中的齒鯨則是口腔布滿牙齒，以捕捉魚類和魷魚為食，但是牙齒的形態卻退化成如爬行動物般的同型齒。



鯨豚的回聲定位系統



鯨豚器官

現代的鯨豚都有發達的腰椎與尾椎，能夠上下擺動，成為鯨豚游動的主要推進力量。後端尾椎的下方有脈弧（人字骨）構造，使得神經管與血管能藉由脈弧貫穿至鯨豚的末端尾鰭，傳遞養分與神經反應，這也是鯨豚的尾鰭能夠如此有力擺動的原因。

鯨豚雖然已經是完全的在水中生活，前肢成為胸鰭，毛髮消失，外形流線，卻仍和所有的哺乳動物一樣是內溫型溫血動物，靠肺部呼吸空氣，有4個房室的心臟，以及膨大的胃與發達的腸道。

值得一提的是，鯨豚在水中快速游行時，能夠精準地追逐、聯繫、捕食、避敵……原來這特異功能靠的是頭骨頂端的油脂結構——額隆（Melon）。額隆能夠匯集來自鼻管或咽喉所發出的聲波後發射出去，這聲波碰到物體後反射折回，回聲經由下顎的接收器傳入中耳，再把訊息帶入大腦中，鯨豚就是藉此判斷物體的距離。

龍王鯨的關鍵證據

化石的證據告訴我們，鯨的演化歷經古鯨這個類群（Archaeoceti，古鯨亞目）才發展成現今的鬚鯨亞目（Mysticeti）和齒鯨亞目（Odontoceti）。古鯨亞目是一群已滅絕的類群，卻記錄了鯨豚演化過程中，為了重返海洋重新適應水棲環境而在頭骨與軀幹所做的改變。

在古鯨亞目的成員裡，最早出現的是始新世（距今約5千萬年前）的巴基鯨，牠們有4隻腳，可在陸地上行走。隨後出現的步行鯨、羅德侯鯨發展成既能夠在陸地行走，也能夠在水裡游泳的過渡形態。步行鯨與羅德侯鯨入水之後，靠著脊椎骨的扭曲能力和碩大肢骨的划動，使牠們得以在水中游動與下潛。然而牠們的四肢末端仍呈蹄狀結構，保留了陸生哺乳動物的特徵。

到了矛齒鯨與龍王鯨，已經完全進入水中生活。牠們的骨盆與後肢逐漸退化，

古鯨亞目是一群已滅絕的類群，卻記錄了鯨豚演化過程中，為了重返海洋重新適應水棲環境而在頭骨與軀幹所做的改變。

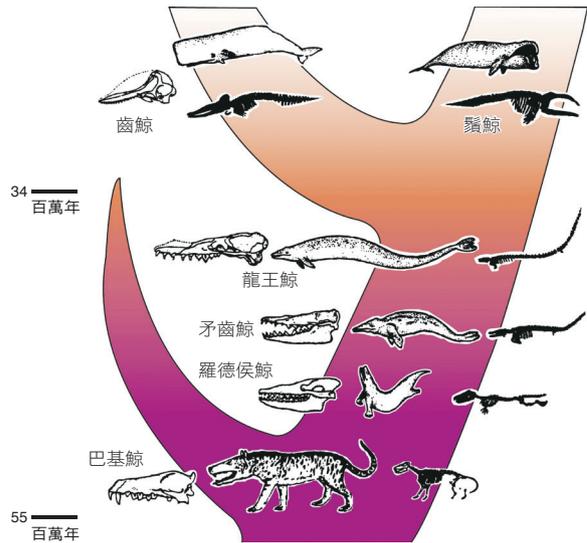
頸部變短，前肢發揮划槳的功能，短小的後肢在游水時並不起作用，腰椎尾椎發達，是較為自由鬆散的連結結構，使得脊椎骨具有更大的扭曲能力，可充分地上下擺動，因而能游動推進。

而古鯨中龍王鯨的頭骨特徵，正印記了鯨豚演化過程中，為了重返海洋重新適應水棲環境，在頭骨產生轉型的關鍵性證據。這個改變就在於牙齒形態從異型齒轉變為同型齒、鼻孔位置從頭骨前端移到後方，以及七節頸椎擠壓癒合。

鯨豚中的齒鯨牙齒的形態是如同爬行動物鱷魚一般的同型齒，而龍王鯨牙齒特徵的轉變則印記著鯨豚重返海洋的證據。龍王鯨的口中同時存在具有陸生哺乳動物特徵的異型齒，以及現代齒鯨與爬行動物特徵的同型齒。龍王鯨的同型齒位於口腔前端，而異型齒位於口腔後端，顯示齒鯨牙齒的演化是逐漸由同型齒取代了異型齒，龍王鯨正位於這牙齒轉型的中間型。

現代鯨豚頭骨的前額骨和上頷骨顯著延長，形成很長的吻部，鼻孔逐漸朝後移動，鼻孔位置幾乎到了頭背後方。而龍王鯨鼻孔的位置正位於頭骨頂部的中央，顯示在鯨類的演化中，鼻孔位置的移動是由前往後，龍王鯨也正處於演化歷程的中間。此外，現代鯨豚的7節頸椎幾乎完全癒合，而龍王鯨的頸椎椎體緊縮，似乎正朝向七節頸椎癒合的方向前進。

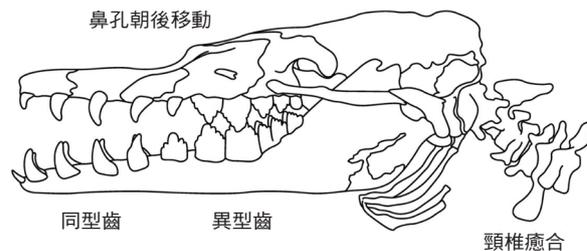
龍王鯨存在於距今約3千萬年前的始新世，被發現在北美與北非的濱海相沉積環境中。據推測龍王鯨全長有18公尺，有短小的後肢，而這短小的後肢似乎又說明了鯨類的後肢正在退化中！龍王鯨在始新世可稱得上是海中最大的生物，並位在食物鏈的頂端，因為在牠的骨骼中所保留下來的胃含物，含有鯊魚的牙齒和魚、海牛、烏龜和小型鯨豚骨頭遺骸所形成的球團。



鯨豚家族的演化



龍王鯨頭骨與頸椎化石



龍王鯨頭骨與頸椎特徵

第一件龍王鯨的骨架在 1830 年被發現，當時的研究人員以為是發現了一種巨大的海中爬行動物，因此把牠的屬名訂為 *Basilosaurus*，其希臘文原意是 King Lizard（國王蜥蜴）。而這國王蜥蜴在歷經多位古生物學家的研究，在逐漸掌握更多的化石證據後，終把牠正名在哺乳綱鯨目這一類群中，中文譯名是龍王鯨。然而，基於分類命名法規的命名優先權，龍王鯨的屬名必須被保留，便形成了屬名帶有爬行動物蜥蜴字意的哺乳動物的有趣現象。事實上，龍王鯨屬（*Basilosaurus*）並非爬行動物，而是哺乳動物。

追溯鯨豚家族的起源

古鯨類群又是起源於何呢？從早期所發現的化石證據，特別是牙齒和耳部的形態特徵，科學家普遍認為現代鯨類起源於一種已經滅絕的食肉四足哺乳動物—中爪獸（*Mesonychidae*）。這些鯨類祖先體型像狼，在陸地上棲息漫遊並追逐獵物，可能是為了追逐魚類，而逐漸朝向魚群豐富的水域發展，因而演化成古鯨這一類。

然而，早在 19 世紀末，科學家就注意到鯨豚和偶蹄類反芻動物都擁有多個胃室，甚至腦部皮質的皺褶形式、胎兒和母親相連臍帶周圍的組織、雄性生殖器的構造等也都很相似。90 年代的分子生物學研究，更發現了偶蹄目與鯨目這二類群的蛋白質中胺基酸序列有高度的相似度，甚至還明確指出與鯨類血緣最接近的是河馬這一類。

近年來，在巴基斯坦東北部所發現的最早鯨類化石，顯示早期的鯨類祖先是完全的陸地動物，甚至是有效率的奔跑者，身體結構與行為模式和偶蹄類相近，特別是在肢骨上具有明顯偶蹄類的特徵—雙滑



龍王鯨復原圖

車結構的距骨（*Astragalus*）。形態學的證據更證明了偶蹄目與鯨豚類相近，鯨豚類很有可能就是起源於偶蹄目動物。

鯨豚與偶蹄類外形差異甚大，行為模式大相逕庭，更是分別生存在水域與陸域截然不同的環境！但化石和分子生物學研究證據竟把這二類群的親緣關係緊密連結，這正是生物演化的奧秘！

化石的證據記錄了演化歷程中關鍵特徵的轉變，化石的研究更說明了古生物學家前仆後繼的戮力研究與重新闡釋。一件龍王鯨的化石道盡了生命演化的奧妙，以及古生物研究的樂趣。

文 / 張鈞翔、章晨玫
圖 / 黃姿菁、嚴中佑
國立自然科學博物館