

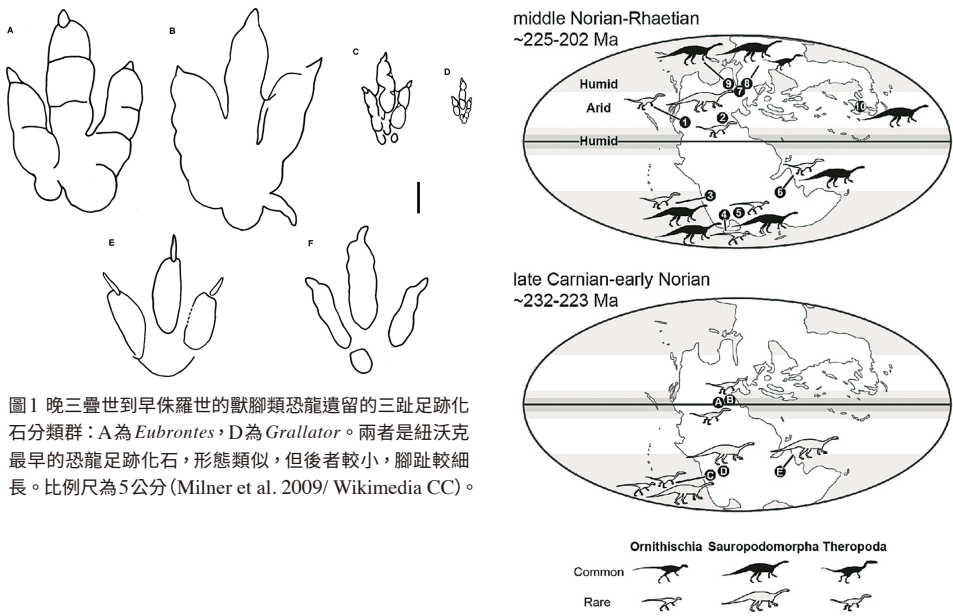


圖1 晚三疊世到早侏羅世的獸腳類恐龍遺留的三趾足跡化石分類群：A為*Eubrontes*，D為*Grallator*。兩者是紐沃克最早的恐龍足跡化石，形態類似，但後者較小，腳趾較細長。比例尺為5公分 (Milner et al. 2009/ Wikimedia CC)。

屎有明訊：恐龍便便裡的名堂(八)

文—鄭明倫·圖—各類Creative Commons (CC)

在晚三疊世諾瑞期早期，肉食性恐龍從南半球擴展至北半球的低緯度地區(現今北美，最古老的實體化石不晚於2.23億年前*，而美東紐沃克盆地(Newark Basin)的足跡化石(圖1)則可回溯至2.24億年前。參閱《恐龍一億五千萬年》一書)。牠們有些留在低緯度的超級季風帶棲息繁衍，有些則繼續北拓至更高緯度地區。植食性恐龍則遲了數百萬年才成功跨越副熱帶沙漠區與古赤道，擴散至北半球更高緯度的地區。植食性恐龍與肉食性恐龍北拓的時間差顯

圖2 恐龍在晚三疊世興起與北拓示意。下圖為卡尼期晚期到諾瑞期早期，恐龍多半侷限於南半球(C為阿根廷，D為巴西，E為印度)，少數獸腳類抵達古赤道與北半球低緯度地區(A為紐沃克、B為摩洛哥)；上圖為諾瑞期中期至瑞替期，除少數獸腳類恐龍在低緯度地區(1為美國西南各州、2為紐沃克)生活，其餘皆生存於較高緯度(7為英國，8為德國，9為格陵蘭，10為泰國)。淺色剪影代表稀少，深色剪影代表普遍。蜥腳形類恐龍在諾瑞期和瑞替期比獸腳類恐龍更普遍 (Whiteside et al. 2015/ PNAS CC)。

然並非偶然，而北半球在歐洲、格陵蘭、亞洲等地都有發現晚三疊世的蜥腳形類恐龍(sauropodomorphs)，唯獨北美的恐龍王國大戶美國沒有(圖2)，也長期困惑科學界。

2015年有研究團隊綜合孢粉學、碳同位素、野火溫度、大氣二氧化碳濃度($p\text{CO}_2$)等證據，對新墨西哥州洽馬盆地欽里組

的古氣候環境與動植物相間的關聯做整體

評估。結果顯示當時在高 $p\text{CO}_2$ 下，低緯度地區雖然較為濕潤，但季節性與週期性的氣候變動劇烈，不時有大火和洪水，造成植物群落的頻繁更替。這解釋了何以北美與摩洛哥等低緯度地區在整個晚三疊世未見植食性恐龍，因為牠們體型大、代謝較快，需要大量穩定的食物供應，而此地不穩定的植群環境成了限制牠們生存的因素。

2021年另一份類似的研究，則發現在距今2.15-2.12億年間， $p\text{CO}_2$ 突然大幅下降，使得降水-蒸散比普遍降低，緩和了米蘭科維奇循環(Milankovitch Cycles，地球自轉軸與公轉軌道改變，以及磁極反轉的周期性變化，會影響全球氣候)的影響，弱化超級季風的作用，縮小各地氣候差異，因而提供蜥腳形類恐龍跨越氣候障礙、向北拓展的時間窗口(圖3)。至於導致二氧化碳濃度降低的原因，有科學家推測跟2.15億年

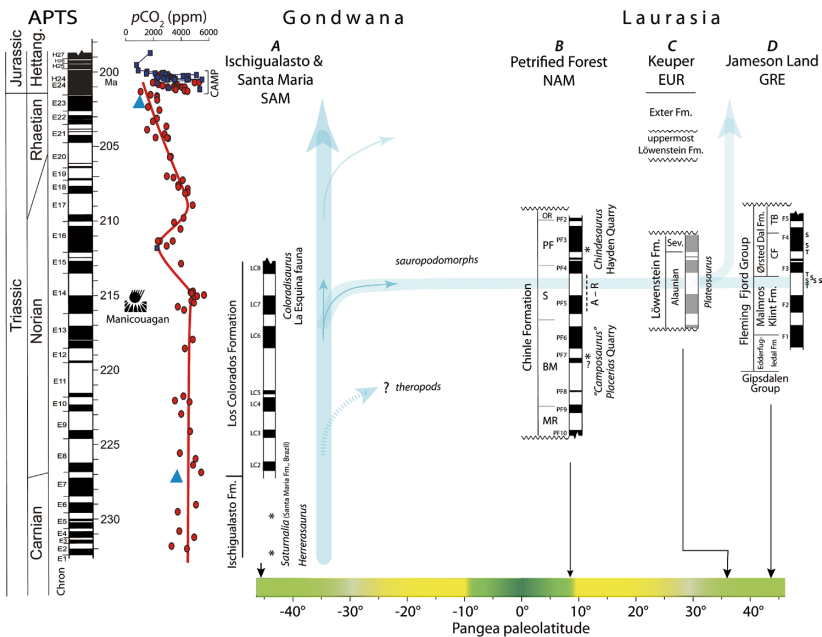


圖3 晚三疊世分期與依據天文時代地層磁極時標對美東紐沃克地層(Newark-APTS)的定年(百萬年前，230-200 Ma)、古大氣環境($p\text{CO}_2$, ppm)、南半球大陸(Gondwana)、北半球大陸(Laurasia)包含恐龍化石地層的古緯度(Pangea paleolatitude)與恐龍北拓(淺藍色箭頭)關係示意圖。A為南美阿根廷的伊西基拉斯都與巴西的聖瑪利亞，B為北美石化森林國家公園，C為歐洲德國南部，D為格陵蘭東部。注意2.15億年前的曼尼古根隕石撞擊事件，約略對應2.15-2.12億年前 $p\text{CO}_2$ (紅線)由4000降至2000ppm，以及蜥腳形類恐龍由南半球北拓時機。獸腳類則估計在2.25億年前開始北拓 (Kent & Clemmensen 2021/ PNAS CC)。

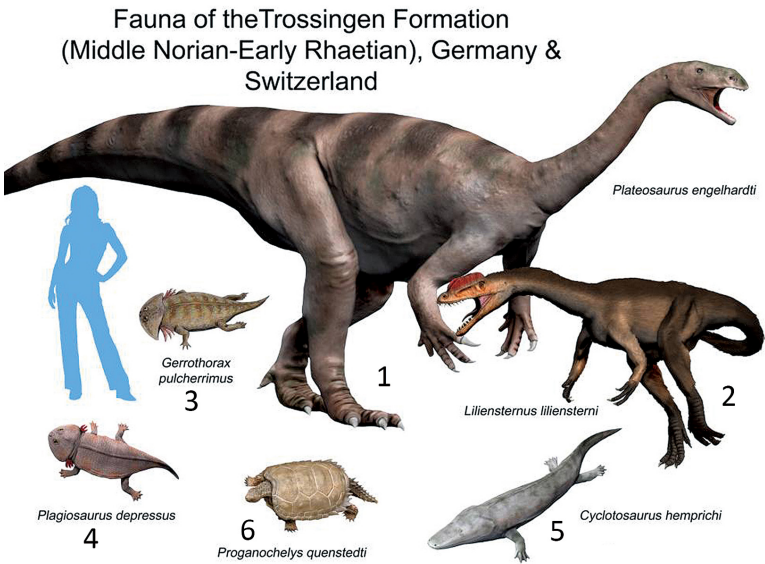


圖4 德國和瑞士的特羅辛根組地層的四足動物相列舉，包含板龍(1)、里里恩龍(2)、離片椎兩棲類的童龜螈(3)、斜鱗螈(4)、環耳螈(5)，與陸生龜類的原頸龜(6)(Nobu Tamura/ Wikimedia CC)。

前發生在現今加拿大的曼尼古根隕石撞擊事件(Manicouagan impact)有關。

在現今德國南部、諾瑞階勒文史坦因組(Löwenstein Formation)下段地層(距今約2.15-2.12億年)發現的埃佛拉士龍(*Efraasia*)和板龍(*Plateosaurus*)(圖4)，是北半球已知最早的蜥腳形類植食性恐龍。磁性地層學(magnetostratigraphy)顯示當地當時約在古北緯36度(現今在北緯48度附近)，瀕臨特提斯洋(Tethys Ocean)，氣候溫和濕潤。

更北的格陵蘭，在東部的佛萊明峽灣組(Fleming Fjord Formation)(當時約在古北緯43度，今為北緯71度)也發現板龍類的凍骨龍(*Issisaaneq*)，地質年代和勒文史坦因組下段地層相當。有趣的是，在該處與挪威之間的北海油田，曾經在鑽探過程中採到海平面下2615公尺深海床裡的板龍類肢骨化石。往東去，在泰國東北部南豐組(Nam Phong Formation)下部地層發現了距今約2.08億年的伊森龍(*Isanosaurus*)，是此時期擴散到最遠、形態更衍化的蜥腳形恐龍(圖2)。

諾瑞期末期/瑞替期初期(距今2.09-2.05億年，視「長瑞替期」或「短瑞替期」而定)，德國南部的特羅辛根組(Trossingen Formation，距今約2.05億年前)發現屬於腔骨龍總科的里里恩龍(*Liliensternus*)(圖4)、蜥腳形類的(接第七版)

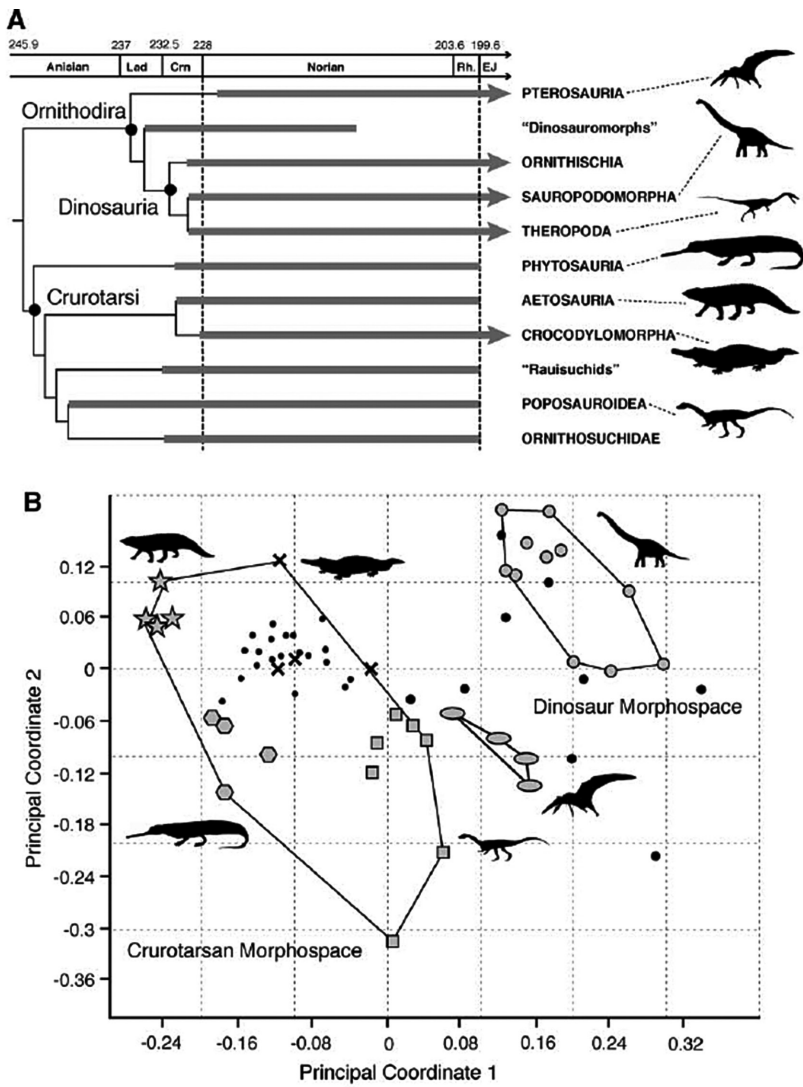


圖5 主龍類主要類群簡化譜系(上圖)與三疊紀時各類群的「形態空間」(下圖)。廣義偽鱷類的形態空間在左側，包含植龍類(灰色六角形)、波波龍類(灰色正方形)、堅蜥類(灰色星形)、鱷形類(黑色叉形)與勞氏鱷類(黑色小圓點)；恐龍在右側(灰色圓點)；翼龍在中間的三角區域(灰色橢圓)；散佈的黑色大圓點是非恐龍類的其他恐龍形類群 (Brusatte et al. 2008/ Science CC)。

(續第六版)板龍、呂勒龍(*Ruehleia*)與圖賓根龍(*Tuebingosaurus*)。近年在波蘭西里西亞的波倫巴(Poręba)對應地層也發現較原始的艾雷拉龍類與新獸腳類恐龍並存一時。到2.01億年前三疊紀結束,還有在英國南威爾斯出土的槽齒龍(*Thecodontosaurus*)、首龍(*Pendraig*)、卡米洛特龍(*Camelotia*)等蜥腳形恐龍,以及在法國諾曼

第發現的冠椎龍(*Lophostropheus*)與在瑞士發現的嵌徵盜龍(*Notatesseraeraptor*)等新獸腳類肉食性恐龍,後者的正模標本的胃含物還包含了一隻喙頭蜥的上頷骨碎片。

在晚三疊世的三千多萬年裡,恐龍雖然在物種多樣性與分布上逐漸擴張,但並不意味牠們比共存者有更多優勢。2008年古生物學家利用「形態變異度」(morphological

disparity)分析主龍類主要分支的多樣性。此法是形態測量學(morphometrics)的一種運用,先將選取的形態特徵編碼,之後計算類群之間所有特徵的總體距離,再以多變量分析得到一個主成分分析圖,稱為「形態空間」(morphospace)。「形態空間」分布範圍越大,表示形態差異越大,間接反映生態/行為/棲位的多樣性越高。結果顯示偽鱷類的形態空間比起恐龍大得多,但二者沒有重疊(圖5)。換句話說,兩者各有擅場,但偽鱷類擅長的場合更多。

卡尼期的恐龍主要都是肉食或雜食性,幾乎沒有純植食的物種,而且多半能雙足站立或奔跑。到了諾瑞期,更偏向植食的蜥腳形類恐龍登場,這也是恐龍演化史上一次形態變異度的大躍進(圖6)。由於牠們的長脖子和能雙足站立,可以取食高處的植物,因而開闢出新的生存之道。在三疊紀最後的兩千多萬年裡,植食性恐龍的多樣性和普遍性都超越肉食性恐龍,而且體型逐漸變大。原本優勢的大型植食動物:合弓類二齒獸,也在諾瑞期/瑞替期交替時式微,角色被大型的植食性恐龍取代。再經過幾百萬年,另一次大滅絕將把主龍們帶上意料外的演化之路,蜥腳形類恐龍將稱霸侏羅紀世界。(待續)

*2015年發表的碎片迷龍(*Lepidus praecisio*)出土自德州西部的達肯組(Dockum Formation)下部地層。雖然該處地層尚未被精確定年,但推測屬於奧蒂斯白堊動物相(Otischalkian Fauna),地質年代早於亞利桑那州出土的坎普龍所屬的阿達曼動物相(見419期連載七),時間不晚於2.23億年前。

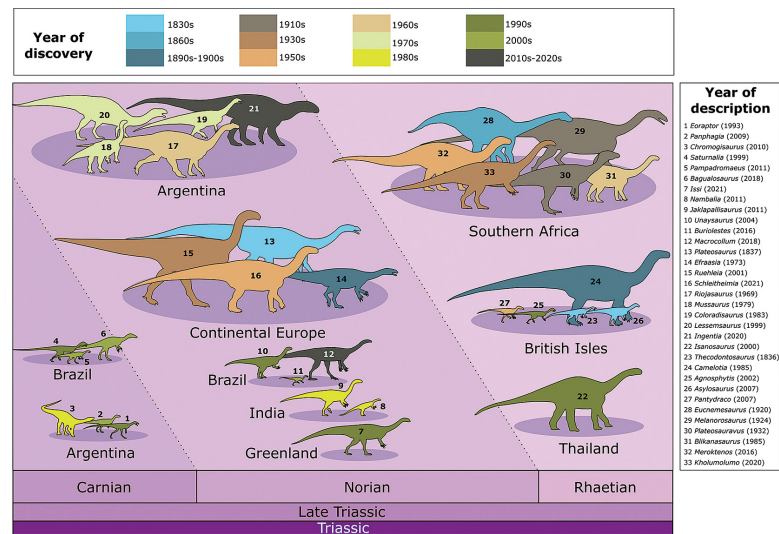


圖6 晚三疊世盤古大陸各地的蜥腳形類恐龍的多樣性。上列的顏色對應牠們被發現的年代,右欄則是對應的屬名與發表年代。所列33屬中有19屬是在21世紀被命名,6屬於1980~90年代,但超過半數立屬所用的標本是在1960年代之前被發現的。部分屬名被認為是同物異名或疑名(nomen dubium)(Fernández & Wurnburg 2022/ Vertebrate Zoology CC)。