

p6

屎有明訊：恐龍便便裡的名堂(九)

文—鄭明倫·圖—各類Creative Commons (CC)

2.52-2.01億年前的三疊紀是「爬蟲時代」的開始，也是唯一介於兩次大滅絕間的地質年代：二疊紀末大滅絕(end-Permian extinction，EPE)在陸域為主龍類開創了繁盛的契機；三疊紀末大滅絕(end-Triassic extinction，ETE)，則讓恐龍在中生代剩下的1.35億年稱霸陸地。此時恐龍已出現三千多萬至四千萬年。

近20年來透過許多新研究，對EPE與ETE的原因和過程有更深入的了解。前者可能源於西伯利亞的岩漿活動(magmatism)：約2.5227億年前，巨量的岩漿溢流與噴發，釋放出大量的CO₂和SO₂等氣體，造成暖化、毒害、海平面升降、侵蝕淤積、海洋酸化、缺氧等骨牌效應，引發慘烈的EPE(2.51941-2.51880億年前)，消滅了95%與75%的海洋與陸地生物多樣性。EPE結束後，岩漿活動還持續了50萬年，冷卻後層層堆疊成廣闊的大火成岩區(large igneous province，LIP)：西伯利亞暗色岩區(Siberian Traps，圖1，2)。生物多樣性的大量喪失導致食物網近乎崩解，使得三疊紀初期的生態復元相當緩慢。

陸地板塊在二疊紀時併合為盤古超級大陸，但各板塊依舊在緩慢移動。當時間夠久、板塊間的張裂越來越大，底下又有巨大岩漿庫時，便如開啟了地獄的大門。現在分散在大西洋兩岸的中大西洋岩漿區(Central Atlantic Magmatic Province，CAMP，圖2)是地球最大的LIP。在三疊紀末時，它正是北美、歐洲、非洲、南美板塊之間的裂隙(rift)。上世紀末便有科學家主張

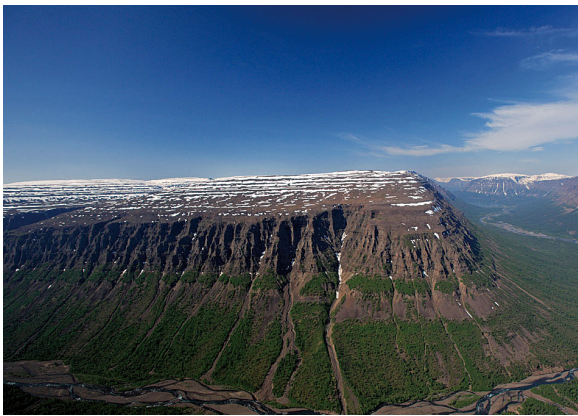


圖1 西伯利亞暗色岩區(Siberian Traps)在泰梅爾半島普托拉納高原(Putorana Plateau，Taymyr Peninsula)的地貌(Wignall PB 2011/ Nature CC)

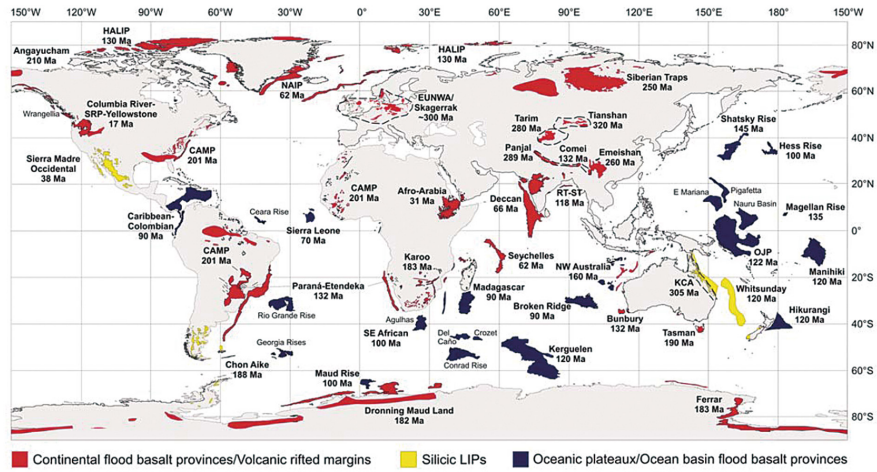


圖2 全世界大火成岩區(LIP)與其形成的時間(百萬年前)。在數百萬年間地表或地下面積累積超過10萬平方公里的火成岩區即可歸為LIP。紅色表示大陸洪流型玄武岩/裂隙邊緣，黃色是矽質火成岩區，藍色是大洋底部高原或盆地的洪流玄武岩。注意，西伯利亞暗色岩區(Siberian Traps)與分散在大西洋兩岸的CAMP(Self et al. 2014/ SPGSA 505, CC)。

CAMP的岩漿活動可能是導致ETE的元兇，但限於缺乏精確定年技術而爭論未定。

2013年科學家藉由精確定年，發現CAMP有4次主要溢流，前後達60萬年，但只有西北非摩洛哥那次(Tasguint basalt)是落在ETE開始(距今2.01564億年)之前，是否足以啟動ETE頗有疑問。近年則發現在ETE開始前約10萬年(2.01635億年前)，CAMP便開始侵入(intrude)非洲與南美洲富含古生代有機物沉積的頁岩，釋放大量甲烷到大氣中(圖3、4)，可能因此觸發ETE的序曲。而在各洲大規模的侵入則與ETE的時間重疊，特別是在亞馬遜沉積盆地(Amazonian sedimentary basin)，釋出的各類熱成因氣體(thermogenic gases)加劇了暖化的速度與規模。

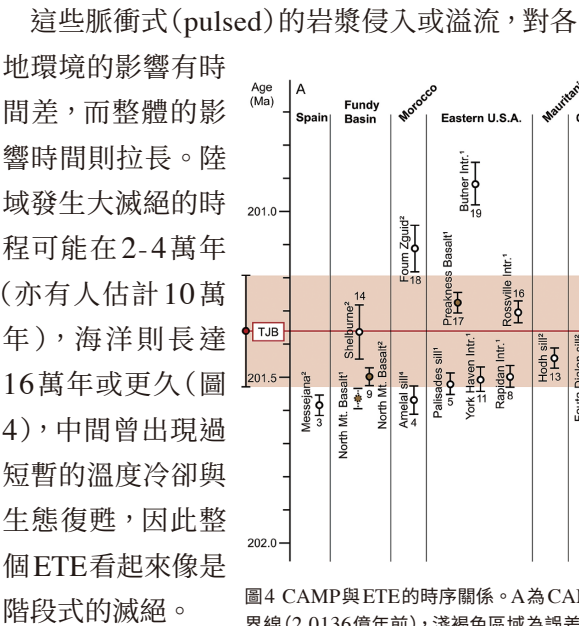


圖4 CAMP與ETE的時序關係。A為CAMP在各地侵入(空心圓)與溢流(實心圓)的時間，TJB紅線是三疊紀/侏羅紀界線(2.0136億年前)，淺褐色區域為誤差區間；B是含有指標性菊石火山灰的沉積紀錄，綠色菊石代表*Choristoceras crickmayi*或*C. marshi*最後存在的時間，黑色菊石是*Psiloceras spela*最早出現時間，後者同時也是界定TJB的依據。兩者之間的藍色區域表示發生海洋滅絕的時間，淺藍色是誤差區間；C是各地岩漿地層的堆積年代，黑圓15與18是三疊紀兩種指標花粉分類群出現的地層。注意，只有摩洛哥最底部的岩漿地層是在ETE開始之前(Lindström et al. 2021/ Earth Science Reviews CC)。

沉積跡證顯示ETE之後陸域環境恢復得很快，但原本在晚三疊世優勢的植龍、堅蜥、勞氏鱷、波波龍等偽鱷類都消失殆盡，只剩鱷形類(crocodylomorphs)殘存下來。過去認為恐龍接收偽鱷類遺留的大量棲位(niche)後快速分化，但化石資料與「形態變異度」分析(見館訊420期連載八)顯示並非如此(圖5)。簡言之，偽鱷類並沒有因為多樣性高而躲過ETE，恐龍也非靠競爭而取代偽鱷類，前者因為不明的適應特性沒能撐過ETE，而恐龍雖然度過ETE，但在早侏羅世(表1)的多樣性與形態變化並未快速增加。

世界各地下侏羅統最底部的赫塘階(Hettangian)地層發現的恐龍實體化石並不多，但痕跡化石卻不少。例如波蘭菟堤古夫(Sołtyków)附近聖十字山脈(Holy Cross Mountains)的薩嘎耶組地層(Zagaje Formation)，在赫塘期時是陸塊內部的洪積平原(圖6)，在此發現了豐富的植物化石與眾多的恐龍痕跡化石，如足印、足跡、卵、糞化石等。這些跡證讓我們可以一窺當時恐龍的生活環境、食物偏好與取食習性。

當地的糞化石以植食性恐龍排遺為主，肉食性恐龍者較少。科學家從300多個樣本中挑選23件做分析，其中來自同一

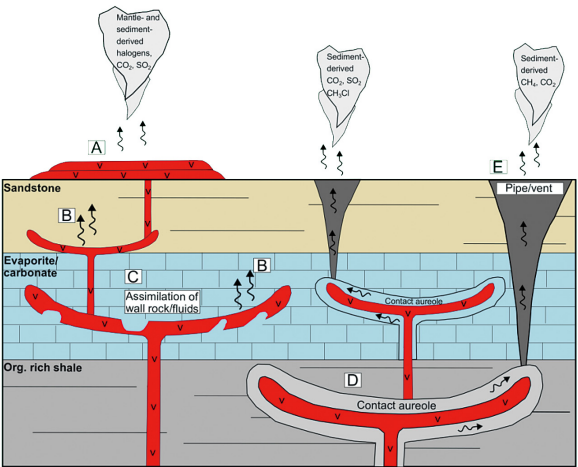


圖3 大火成岩區在沉積盆地(sedimentary basin)生成過程中，不同岩漿作用(magmatic process)與其所產生/釋放的氣體。A是岩漿溢流形成洪流型玄武岩(flood basalt)；B-C是岩漿岩床(sills)侵入寄主砂岩層(土黃色)或蒸發岩/矽酸鹽層(淺藍色)，直接釋放或因接觸變質作用而產生/釋出所含氣體；D是岩漿岩床侵入富含有機質的頁岩層導致接觸變質，藉地殼管道釋出氣體。A-C主要釋放二氧化碳、二氧化硫、鹵素化合物與水蒸氣，D-E則會釋出甲烷(Heimdal et al. 2019/ Earth and Planetary Science Letters CC)。

表1 國際地層委員會(ICS)2022年版的侏羅紀分期與時間，但各期時間尚有爭議。銻石微量元素鉛鉍精確定年顯示侏羅紀/白堊紀界線應在140百萬年前左右。

紀(Period)	世(Epoch)	期(Age)	距今年代(百萬年前, Ma)
侏羅紀 Jurassic	晚侏羅世 Late Jurassic	提通期 Tithonian	152.1 – 145.0
		啟莫里期 Kimmeridgian	157.3 – 152.1
		牛津期 Oxfordian	163.5 – 157.3
	中侏羅世 Middle Jurassic	卡洛夫期 Callovian	166.1 – 163.5
		巴通期 Bathonian	168.3 – 166.1
		巴柔期 Bajocian	170.3 – 168.3
		阿林期 Aalenian	174.1 – 170.3
	早侏羅世 Early Jurassic	托阿爾期 Toarcian	182.7 – 174.1
		普林斯巴赫期 Pliensbachian	190.8 – 182.7
		辛達穆爾期 Sinemurian	199.3 – 190.8
		赫塘期 Hettangian	201.3 – 199.3

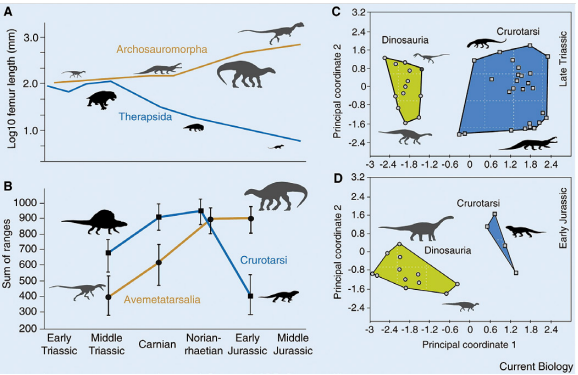


圖5 中生代前半陸域四足動物的巨演化趨勢。A. 由早三疊世到中侏羅世，主龍形類(金線)的體型逐漸增大，合弓類(藍線)則在中三疊世後一路變小；B. 鳥蹠類(金線)與偽鱷類(藍線)各自的形態差異程度在晚三疊世諾瑞/瑞替期前都穩定增加，變化幅度相當，但之後偽鱷類劇跌，鳥蹠類則持平；C-D. 晚三疊世時，恐龍的「形態空間」(黃綠色)遠較偽鱷類者(藍色)小，但三疊紀末大滅絕後，前者並未擴張太多，後者則大幅縮水(Benton et al. 2014/ Current Biology CC)。

處露頭的14件有可鑑別的內含物，當中的7件富含磷酸礦物質與碎骨或魚鱗，皆呈長條狀，最大的有20公分，估計是獸腳類恐龍所遺留；另7件則有卵型與不規則狀兩種形態，富含植物碎屑與碳酸鹽，應為植食恐龍的糞化石(圖7)。(接第七版)

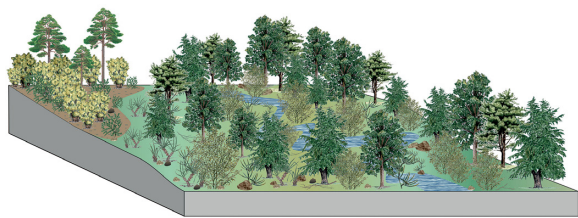


圖6 根據沉積學、孢粉學、植物化石等證據所重建的波蘭堯夫附近薩嘎耶組地層在赫塘期的古環境 (Barbacka et al. 2021/ Academia CC，圖片經過修飾)。

(續第六版)進一步以顯微薄片檢驗，這14件糞化石皆含有許多植物碎片。出現在肉食恐龍糞化石者，碎片散布在糞塊中，大小差異很大，有的狀況保持得非常好。估計是在取食植食恐龍的腸胃時一併吃下肚，或喝水時意外食入；植食恐龍糞化石內的植物碎片則普遍較細碎，被消化程度較高，通常成團聚集在幾處。藉由葉片表皮特徵，科學家將這些碎片鑑定到屬甚至種，還從中發現一個新屬和兩個新種植物(圖8)。

有趣的是，肉食恐龍糞化石裡的植物碎片所呈現的生物多樣性比植食性恐龍者還高，有些甚至是當地未發現、生活在更內陸的植物。這反映肉食恐龍活動範圍相當大，在不同環境獵食時意外攝入當地植物，且移動的時間間隔不很久。至於



圖7 薩嘎耶組地層出土的恐龍糞化石列舉。C-D與H-J推測是植食恐龍的排遺，有兩種形態；其餘為肉食恐龍排遺，形態類似，但尺寸差異頗大。F-G比例尺為2cm，其餘皆1cm (Barbacka et al. 2022/ Papers in Palaeontology CC)。

植食恐龍的糞化石，內含物幾乎都是葉片碎片而少有木頭。雖然孢粉與化石顯示當地的優勢植物為松柏類和木賊，但恐龍多半是取食種子蕨、銀杏、蘇鐵與本內蘇鐵等面積較大、營養較高的葉



圖8 松柏類 *Aciphyllum triangulatum* 的針葉顯微影像。這是2022年從肉食恐龍糞化石中發現的新屬新種，也是最古老的針葉化石 (Barbacka et al. 2022/ Papers in Palaeontology CC)。

片，不太吃松柏類的針葉或難以消化的木頭，而從葉片形態和組織可以看出是樹木或灌叢較高處的葉片。這些都顯示出牠們的取食行為與明確的食物偏好。(待續)