

鱷類的演化

文 • 圖 / 單希瑛

摘要

鱷類的演化從晚三疊紀至今，歷時已超過兩億年。在這漫長的演化歷史中，可以看到兩類形態重複的在不同的鱷支系中獨立演化出來。一般而言，陸棲的鱷類吻部短而肢體長；適應水生的鱷類，則吻部趨於細長。除了重複出現的趨同演化外，鱷類的某些構造亦顯現出整體的演化趨勢，其主要表現在於次生顎的發展與椎體形狀的演變。最早出現於三疊紀的原鱷類，其次生顎處於發展初期，完全由上頷骨構成，內鼻孔位置偏前。出現於侏羅紀的中真鱷類，顎骨也參與次生顎的形成，內鼻孔後移。出現於白堊紀末期的真鱷類，次生顎發育完整，內鼻孔位於口腔後端，其前方的皮褶，能有效的將口與呼吸道分開，這對水棲的習性很有幫助，因為這樣可讓鱷類在水中張開嘴時，也能繼續呼吸。椎體形狀的演變則由原始鱷類的雙凹型，至真鱷類的前凹型。前凹椎體構成的球窩關節能提供脊椎更好的活動力。

關鍵詞：鱷、演化、次生顎、椎體

什麼是鱷類

在分類上，鱷類屬於雙孔類爬行動物中的初龍型類群（Archosauromorpha）。現生動物中，和鱷類關係最近的是同屬初龍型類群的鳥類（恐龍類群），兩者的親源關係勝過與鱷外型相似的蜥蜴（屬鱗龍型類群，Lepidosauromorpha）。在解剖構造上，鱷類及鳥類都有長的外耳道、有砂囊，心室也完全分隔。鱷類及鳥類都會用植物碎片築巢，也都表現出某種程度的親子照應。雖然這兩類走向不同的生活適應模式，但牠們仍有較近的共同祖先。

現生動物中與鱷類關係次近的類群是屬於鱗龍型類群的有鱗類，包括壁虎、蛇、蜥蜴等。不論是初龍型類群或鱗龍型類群，牠們的頭骨在眼眶之後都有兩個孔（雙孔），一上一下，分別稱為上顛孔及下顛孔，這兩個孔便是雙孔類爬行動物最大的特徵。

在解剖構造上，以鱷類為主的脛跖類群（Crurotarsi）（圖 1）與包括恐龍翼龍類的鳥頸類群（Ornithodira）最大不同在於腳踝關節面的位置（圖 2）。一般爬行

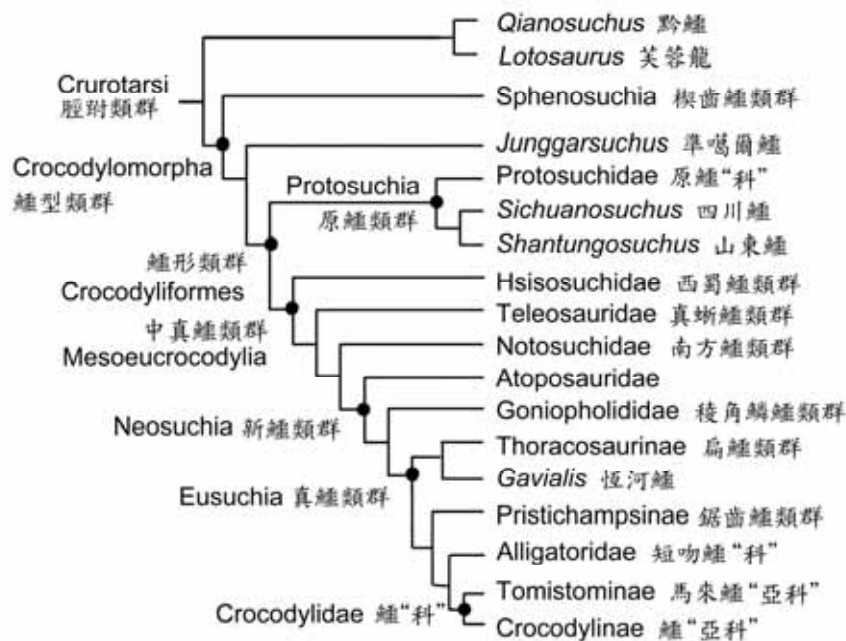


圖 1. 脛跖類群支序圖

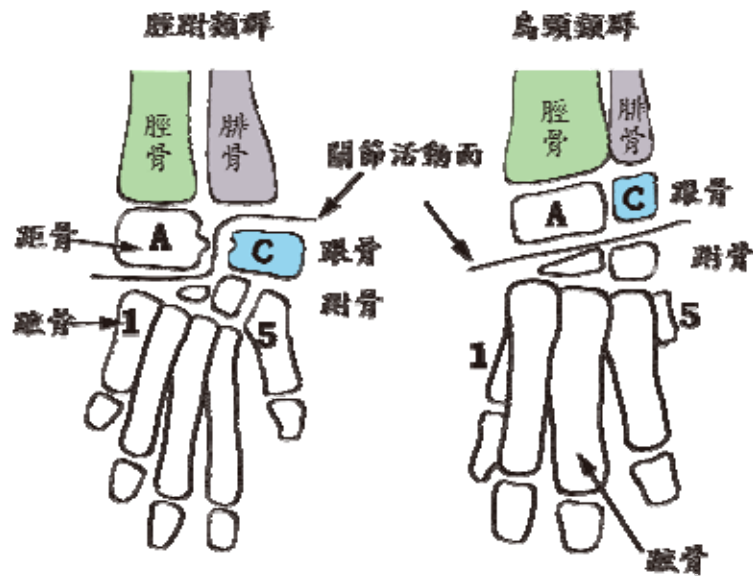


圖 2. 兩趾類群與鳥類類群的踝關節

動物腳踝的關節面在跗骨與距跟骨之間，鱷類腳踝的關節面則在距骨及跟骨之間。其中距骨與脛腓骨共同形成腿部，而跟骨上有一凹陷正好承接距骨上的突起。這種關節構造也影響到鱷類的運動方式。鱷的口內有由上頷骨、顎骨或翼骨所形成的次生顎，可將鼻道與口腔分開，讓鱷即使在水中張嘴進食時，也能照樣呼吸。

廣義的鱷泛指鱷形類群 (Crocodyliformes) 中的所有成員。其特徵是吻部長，外鼻孔位於吻部前端，顱頂平坦，後肢四趾，背部有骨板形成的背甲等。鱷形類群出現於三疊紀晚期，同時期的某些初龍類也發展出似鱷的外形，牠們有狹長的吻部、背部亦有背甲，但在細部比較後，即可區分出似鱷初龍類與鱷形動物的不同。如外形極像鱷類的植龍，其鼻孔在吻部背側眼睛的前方，又如勞氏鱷後肢有五趾，均與鱷類有所區別。

鱷的演化

鱷形類的演化從晚三疊紀至今，歷時已超過兩億年。在這漫長的演化歷史中，可以看到某些特徵重複的在不同的鱷支系中獨立演化出來。從三疊紀起，鱷形類身體的基本構造便能彈性的適應多變的環境。

趨同演化

最早的鱷是陸棲的，吻部短，肢體較長。但不久後，水陸兩棲的適應模式便發展出來，並一直成功的佔據著淡水生境。之後，陸棲及水棲（甚至海棲）兩種特化模式便不斷重複的從淡水鱷類中演化出來。不同支系卻發生相同的特化模式，便是所謂的趨同演化。往水棲特化的鱷類，吻部變長，以魚為主食，一如現生的印度恆河鱷。此一特化趨勢在侏羅紀達到高峰，化石記錄中，比恆河鱷更加特化的地蜥鱷不但有狹長的吻部，其肢體及尾巴更特化成鰭狀，完全行海棲生

活。陸棲鱷類也多次的從在淡水生活的祖先發展出來。牠們吻部窄，牙齒側向扁，邊緣有鋸齒，像極了食肉恐龍的齒。雖然這類陸生鱷已無現生倖存者，但直到第三紀末期，牠們都佔有相當重要的地位。

整體趨勢

鱷類演化史中雖頻繁的出現趨同演化，但在某些方面仍顯現了整體的演化趨勢。傳統上鱷類的演化被分為 3 個階段，早期甚至認為這 3 個演化階段可作為自然分類的 3 個亞目：即原鱷亞目（protosuchia）、中鱷亞目（mesosuchia）及真鱷亞目（Eusuchia）。但中鱷類是一個並系群，它包括了非常多樣的類型。若根據支序分類原則，應將中鱷類與真鱷類合併為一個單系群，稱為中真鱷類群（Mesoeucrocodylia）。

鱷類的三個演化階段主要以次生顎的發展及內鼻孔的位置來區分（圖 3）。

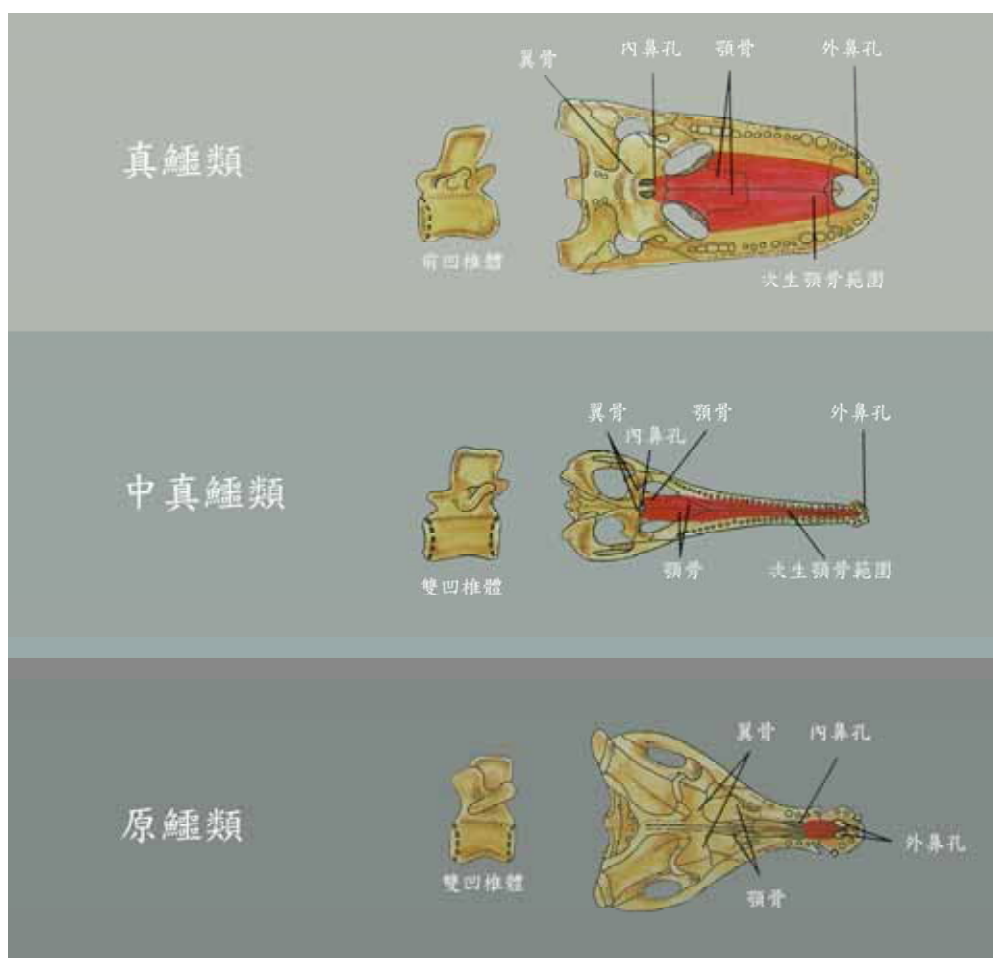


圖 3. 鱷形類演化的兩個重要趨勢：a. 次生顎逐漸閉合，內鼻孔漸往後退，可使鱷在水中張嘴時，仍能呼吸；b. 椎體從較原始的雙凹椎體演變為前凹椎體（前凹後凸），使接合更穩固而靈活。

最早出現於三疊紀的原鱷類，其次生顎處於發展初期，完全由上頷骨構成，內鼻孔則位於上頷骨和顎骨之間。出現於侏羅紀的中真鱷類，顎骨已發展出次生顎，內鼻孔往後移至顎骨及翼骨間（圖 4）。至於現生鱷所屬的真鱷類出現於白堊紀

末期。真鱷類的內鼻孔位於口腔後上方的翼骨之間，次生顎發育完整，能有效的將口與呼吸道分開。這對水棲的習性很有幫助，因為這樣可讓鱷類在水中張開嘴時，也能繼續呼吸。另一個獨立的演化趨勢是椎體形狀的演變。原始鱷類的椎體是雙凹型（amphicoelous），至中鱷類仍維持雙凹椎體，而真鱷類的椎體則演變成前端凹入而後端突出的前凹型（procoelous）。前凹椎體構成的球窩關節能提供脊椎更好的活動力。



圖 4. 戈壁白垩紀的中真鱷類化石，其狹長的內鼻孔位於顎骨及翼骨間。

以上是非常簡單的鱷類演化速寫。化石記錄顯示，演化分界並不是那麼清楚的，次生顎的演化與椎體的演化並不相關，也不盡同一步調。化石記錄便出現某些鱷類有中鱷的顎構造與前凹椎體，而某些鱷類則反過來有真鱷的顎構造與雙凹椎體。