

《國立臺灣博物館 96 年度研究報告》

劍齒象骨架復原之研究

謝英宗  
(研究組)

中華民國 97 年 4 月 20 日

# 劍齒象骨架復原之研究

謝英宗

國立臺灣博物館研究組

## 一、研究目的

國立臺灣博物館 2008 即將成為國內唯一列名國際，具備成立百周年悠久歷史的自然史博物館，特配合本館百周年慶，於土地銀行舊廈(勸業銀行舊址)規劃以古生物化石為主題之「生命的史詩—與演化共舞特展」，內容包含不同地質時代各種生物的演化，和為適應生存環境所引發的各種生存策略和變化。該項特展以地質時間單元概念為展示故事主軸，展示故事內容包含古生代、中生代、新生代三個地質時間單元的化石(骨骼)骨架，並各自建構具各單元特色的展示故事內容。為彰顯臺灣地質史上生物移棲和獨立演化的豐富特性，特別將臺灣的化石，尤其是大型哺乳動物化石融入展示單元中。雖然臺灣過去曾發掘多種長鼻目之象化石，但曾建構復原出之完整骨架者，僅臺中國立自然科學博物館之古菱齒象，為有別於國內已有之象化石骨架，本研究企圖復原不同種屬之劍齒象，以建構臺灣博物館更多元之展示標的，增加展示之可看性及獨特性。

## 二、長鼻目化石分類概述

長鼻目的象是現存體型最大的陸生哺乳動物，雖然牠們是過去地球上分布廣泛，種類眾多的一群，但是現生的長鼻目卻僅存亞洲象和非洲象兩種，在外觀上亞洲象的耳朵較小，體型也較小；非洲象的耳朵較大，體型也比較大。從始新世到更新世，象的分布遍及澳大利亞以外的全世界大陸，其化石紀錄將近 200 種 (Shoshani, 1992)。

長鼻目的構造，在頭骨和牙齒上表現出多方面的特化，而且變化很快，但身體和四肢等各部的構造則相當保守，在長期的演化過程中很少改變 (Tassy and Shoshani, 1996)。象屬於哺乳動物綱 (Mammalia)、長鼻目 (Proboscidea) 在分類上是比較孤立而獨特的一群，只和少數特殊的分類目(如海牛目)系統上比較接近。象的祖先可追溯到距今約五千五百萬年前，在非洲北部發現的始祖象 (*Moeritherium*)，始祖象的外觀尚未具備發達的門齒與長鼻，且其體型僅和現代的豬一般大小，但是，其頭骨前後較長、兩眼位置前移、

下頷碩大，則已經具備長鼻目動物高度特化的頭骨雛形；另一方面也可以從其白齒齒冠的磨蝕形態、門齒珐瑯質紋路和骨骼關節的特徵，來判定始祖象和長鼻目其他家族成員的親緣關係 (Tassy, 1988)。

長鼻目的頭骨和其他哺乳動物的頭骨有所不同，主要是為了要支撐沉重的門牙和長鼻，而且還要包裹住寬大，能有效研磨食物的頰齒，這樣的頭骨本身的重量就相當大，因此其頭骨也在演化的過程中，隨著象牙和長鼻不斷的加大而逐漸增大加高，但是為了減輕頭骨的重量，而又不減弱其強度，長鼻目的頭骨便發展出許多相互連通的氣室。

長鼻目經歷了非常複雜的演化歷程 (Coppens *et al.*, 1978)，除了始祖象類群 (Moeritheriidae) 之外，還有恐象 (Deinotheriidae)、乳齒象 (Mammutidae)、嵌齒象 (Gomphotheriidae)、真象 (Elephantidae) 等。其各支系的演化趨勢也各不相同，而且還會隨著遷徙到不同的棲息環境，而演化出不同的奇異型式。例如：下門齒銳利且向內彎曲的恐象、上下門齒皆發達且相互交錯的嵌齒象、下門齒發展成平鏟狀的鏟齒象 (*Platybelodon*)、門齒像一把短利刃的劍齒象 (*Stegodon*)，還有身披長毛且門齒劇烈彎曲的猛獁象 (*Mammuthus*)。

長鼻目的大長牙是由其第二對門齒發展出來的，它沒有牙根終生持續生長，是其主要防禦武器，也是採集食物的工具。長鼻目的頰齒，包括前白齒和白齒，則是鑑定長鼻目化石的主要依據。一般動物的頰齒都是排列在牙床內，每顆牙齒都是由下往上生長的，但是長鼻目的頰齒則是在牙床內從後斜著長出的。上頷牙齒的生長，是從後面向前、向下移動生長；下頷的牙齒則向前、向上移動。也就是說，當其咀嚼食物時，其牙齒是以傾斜位置被磨掉的，當牙齒慢慢生長並向前推進時，會把前面的一個牙齒逐漸擠掉，並代替其位置。在乳齒象的同一邊牙床上同時會有數顆牙齒，但在真象科內，同一邊牙床上同一時間內在使用的磨齒數目一般不超過兩個，即上、下各一個，或前一牙齒的後半部與後一牙齒的前半部合併成一個磨齒在使用。

### 三、長鼻目化石的分類鑑定

長鼻目頰齒的鑑定方法是比較特殊的，應特別注意下列數點：

1. 長鼻目的頰齒可分為低冠齒和高冠齒二大類。低冠齒有很長的牙根，齒冠的寬度超過高度。除了少數的屬（如劍齒象）外，第三紀的長鼻目化石基本上全是低冠齒，第四紀的則全部都是高冠齒。
2. 在演化的過程中，長鼻目白齒的齒脊數目會越來越多，由最早的

- 2 個（如恐象科）增加到晚期的 30 個（如真象科）。晚期的種類（如真象科），由於齒脊的數目增加，互相擠在一起，由上部分離的齒脊，演化成緊密排列的「齒板」形式。在一般情況下，上新世以前的種屬，齒脊的數目大都在 5 個以下，上新世的種屬，一般不超過 10 個，更新世的種屬多數在 10 個以上，這個規律在最後一個白齒上最適用。
3. 在鑑定長鼻目化石的種屬時，必須先設法弄清楚象齒標本的上、下、左、右和牙齒的序數。因為同一邊牙床上的牙齒，由前往後，齒脊或齒板的數目，特別是在真象科內，愈往後愈多，牙齒也會變大，構造變複雜。但乳齒象科的各個「中間頰齒」，即後面的前白齒，和前面的兩個白齒的齒脊數目相同。
  4. 要決定牙齒的位置，要先注意每個牙齒的前、後、內、外的方向。因為象齒的磨蝕是由前到後，所以前面的磨蝕程度較深，後面的程度較淺或未磨蝕。上頷的白齒一般是外面（唇面）的邊緣（或齒壁）凸出，內面（舌面）的凹入；下頷的牙齒正好相反，曲線凹向唇面，舌面的凸出。
  5. 在決定長鼻目化石的上下牙齒時，另外一個特徵是上白齒的長軸比較垂直於嚼面，下白齒的長軸比較平行於嚼面。
  6. 長鼻目因為頰齒形態的關係，白齒內、外側受到磨蝕的強度也不同。上白齒的內側一般都比外側磨蝕得比較明顯，下白齒的外側則要比內側磨蝕得嚴重。這個特點在乳齒象科的種屬表現特別明顯，因此，乳齒象的上白齒同一個齒脊的內側的幾個乳突（主齒柱）比較強大，外側的幾個乳突（副齒柱）較小；下白齒則剛好相反。
  7. 上白齒的嚼面（或磨蝕面）是凸起的，下白齒的嚼面是下凹的。這個特徵在真象科內的種屬比較明顯。
  8. 「齒脊頻率」在真象科種屬的鑑定上十分重要。所謂白齒的頻率或齒脊頻率實際就是指齒脊或齒板排列的密度，應用時以單位長度內的齒板數目來表示，通常是指 10 厘米內的齒板數目，不過同一種屬的齒脊頻率數會隨著牙齒的序數和同一牙齒的前後部位的不同，而稍有差異。齒脊頻率數(L.F.)的計算如下：

$$L.F. = (\text{齒板數}(N) \times 100) / \text{白齒長度}(L) = (N \times 100) / L$$

#### 四、標本描述

本研究描述國立臺灣博物館所典藏之劍齒象化石標本如下：

長鼻目 Proboscidea Illiger, 1811

劍齒象科 Stegodontidae Osborn, 1978

劍齒象屬 *Stegodon* Falconer, 1857

曙光劍齒象 *Stegodon aurorae* Matsumoto, 1929

**標本：**I04016，左側下頷第三白齒（m3），近趨完整；保留 9 個齒板，前方第一齒板僅保留後緣部分琺瑯質，第二齒板前緣琺瑯質略破損，前六個齒板已經磨蝕，後三齒板尚未開始作用，齒板末端有跟座保留。

**描述與測量：**白齒向左彎曲度大，白齒低冠，中間齒板（第六齒板）齒脊上乳突數為 7，排列密集，齒板間距寬且深，琺瑯質厚度高。基本測量：保留長度 229 mm，咀嚼面長度 184 mm，寬度 88 mm，高度 49 mm，齒板頻率 3.7（每單位 10 公分之齒板數目），琺瑯質平均厚度 3.38 mm。劍齒象白齒的萌發與替換亦是以接續輪替的方式進行，前面一個白齒磨蝕殆盡脫落後，後面一個白齒向前頂替。該標本是最後一個白齒，而且每一個齒板已經幾乎磨蝕使用，所以該標本代表的是一個已經達到老年的劍齒象個體。

**比較討論：**上述 I04016 左下頷第三白齒之齒板數目、齒脊乳突數目、形態等特徵與 Saegusa (1987) 所描述日本更新世早期之曙光劍齒象 (*Stegodon aurorae*) 基本上相同。因此可以推論曙光劍齒象在東亞地區的地理分佈廣泛，涵蓋日本與臺灣地區。曙光劍齒象在日本地區的分佈年代為上新世晚期至更新世早期 (Late Pliocene to Early Pleistocene)，約 2.5Ma~1.0Ma。而台灣地區的曙光劍齒象發掘於台南左鎮地區的菜寮河流域，謝英宗等人 (1999) 根據超微化石判斷包括早坂中國犀等主要的左鎮哺乳動物群的年代為更新世中期，約 0.9Ma~0.45Ma，但卻也指出「左鎮動物群」很可能是一個時代跨度較大的古動物群。過去曾有多位學者分別以「左鎮動物群」與中國大陸的「泥河灣動物群」、「陝西藍田公王嶺動物群」、「四川萬縣藍井溝動物群」對比，而建議左鎮動物群的時代可推估至更古老的上新世年代 (Otsuka, 1984；賴景陽, 1989)。由臺灣地區曙光劍齒象在左鎮菜寮河流域的發現紀錄，再對比曙光劍齒象在日本的分佈年代，可以推論「左鎮動物群」的年代涵蓋廣泛，並不止於更新世中期，至少在更新世早期，曙光劍齒象已經分佈在左鎮菜寮河流域一帶。

## 五、臺灣長鼻目化石種屬與環境演化的關連性

臺灣地區長鼻目化石的主要產地是臺南左鎮地區的菜寮河流域與

位於澎湖群島與臺灣島間的臺灣海峽澎湖水道。分佈於菜寮溪流流域的地層屬於更新世頭嵙山系中的崎頂層，它是一套厚度約在二千公尺左右的砂、粉砂互層的濱海相沈積，而由下而上分別為下部古亭坑層、上部古亭坑層、二重溪層和六雙層。哺乳動物化石主要產於上部崎頂層的層位，也就是在二重溪層的上段。根據謝英宗等人（1999）分析菜寮地區早坂中國犀的化石產狀與古環境研究，指出多數菜寮溪流流域的哺乳動物化石產出層位為二重溪層，是一種濱海區的雜林相環境，其年代距今約 90 萬年前至 45 萬年前，亦泛稱為更新世中期。目前多數古生物學者皆認同菜寮溪主要的哺乳動物群年代為更新世中期。然而，多數的動物化石是採集於河床上，很少直接從地層露頭採集，發掘於菜寮溪流流域的「左鎮動物群」也被認為是一個時代跨度較大的古動物群。

菜寮溪的曙光劍齒象(*Stegodon aurorae*)與草原猛獁象(*Mammuthus protomammonteus*)，分別代表不同的年代與不同的起源。Saegusa *et al.* (2005) 指出劍齒象支系的起源中心在東南亞地區一帶，於上新世 (Pliocene) 初期開始輻射繁衍，分別向南方的印尼，西方的印度，北方的台灣、華南、華北發展，甚至到達日本，曙光劍齒象在日本地區的分佈年代為上新世晚期至更新世早期 (Late Pliocene to Early Pleistocene)，因此曙光劍齒象在台灣的年代也應該相當於上新世晚期至更新世早期；草原猛獁象起源於中國大陸泥河灣地區，草原猛獁象在亞洲地區的分佈年代大致在更新世中期，與菜寮溪流流域的「左鎮動物群」年代相似。所以菜寮動物群的古象包括了年代較早的曙光劍齒象與年代較晚的草原猛獁象。「左鎮動物群」年代跨度寬廣，甚至可再區分不同年代的動物群，惟尚須針對不同類群化石的特徵、起源、發展與演化，進行深入的對比與分析研究。

「澎湖水道」位於澎湖群島與台灣本島之間，其海底表面呈現北狹南寬的隆起、峽谷及河流侵蝕低槽，此海域水深一般在 70-80 公尺，最深處可達 200 公尺。過去二、三十年來，漁民在此區域進行底拖作業時，經常撈起大型的脊椎動物化石，雖然漁民撈獲化石的具體地點不詳，但其範圍大致是在東經 119°40'~120°50' 及北緯 22°40'~23°40' 之間。

「澎湖動物群」在年代鑑定上，距今約 4 萬年至 1 萬年，在地質年代上屬於更新世晚期。其動物群組合，相較於年代較早的“左鎮動物群”，並沒有先後承續的關係；與同時代也同緯度的華南大熊貓-劍齒象動物群相比，也不盡相同。然而，卻與大陸華北江淮地區的動物群，有相似的動物群組合（何傳坤等，1997）。尤其動物群中的淮河古菱齒

象同時分布在華北地區與台灣地區，推測很可能是冰河時期氣候的改變造成動物群向南播遷，海平面下降造成陸橋形成，使得原先棲息在華北的動物群，有機會跨越海峽到達台灣。

在古象的演化歷程中，白齒的型態與發展反映了食性的適應與朝向增加白齒使用效率的方向 (Haynes, 1991)。劍齒象的白齒琺瑯質厚，齒板數目較少，屬於較為原始型的白齒型態，棲息的环境是屬於山地森林和平原林地，以多汁、纖維少的枝葉為主要食物來源。猛獁象的白齒琺瑯質薄，但齒板數目多，增加了磨蝕的使用效率，白齒適應咀嚼粗糙纖維與較為無汁的食物，也就是比較屬於草原型的環境。菜寮溪流域的「左鎮動物群」的古象包括較早的曙光劍齒象（更新世早期）與年代較晚的草原猛獁象（更新世中期），這也代表菜寮地區的古環境經歷了更新世早期熱帶和亞熱帶氣候與森林環境，而從更新世中期開始，隨著冰河氣候的影響，產生了涼爽和寒冷的氣候，以及適合草原猛獁象棲息的草原型環境。劉平妹（1978）根據菜寮流域早坂犀牛化石產出環境（更新世中期）的花粉樣本分析，指出該環境是屬於氣候乾燥的岸邊雜林和草地環境，而這樣的環境正適合草原猛獁象棲息。

## 六、研究時程及進度

本報告為本研究二年期之第一年期末報告，目前的研究確認劍齒象為臺灣地史上曾經存在過的化石種屬，唯目前所獲得之劍齒象化石物件並不多，僅有部分白齒出現，但仍未見最重要的頭骨部位之化石，對將來復原時會有極大的困難，是目前亟待解決的問題。

## 七、參考文獻

- 何傳坤、祁國琴、張鈞翔。1997。臺灣澎湖海溝更新世晚期食肉類化石的初步研究。國立臺灣博物館年刊，40: 195-224。
- 何傳坤、祁國琴、張鈞翔。2000。臺灣更新世化石及中國古菱齒象化石的系統分類。國立臺灣博物館年刊，43: 49-105。
- 劉平妹。1978。臺南左鎮鄉犀牛化石產出點之花粉分析。臺灣省立博物館臺南縣左鎮地區地質古生物研究報告集，19-26 頁。
- 賴景陽。1989。臺灣的哺乳動物化石記錄。臺灣動物地理淵源研討會專輯，25-48 頁
- 謝英宗、鄭紹華、劉寅、施明發。1999。早坂中國犀的重建復原及其意義。經濟部中央地質調查所彙刊，12: 133-145。
- 魏光飆。2005。馬圈溝遺址古地磁測年結果在歐亞大陸猛獁象演化研

- 究上的重要意義。古脊椎動物學報，43(3): 243-244。
- Coppens, Y., V. J. Maglio, C. T. Madden, and M. Beden. 1978. Proboscidea. pp. 336-367. *In*: V. J. Maglio, and H. B. S. Cooke (Ed.), Evolution of African mammals. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Haynes, G. 1991. Mammoth, Mastodont, & Elephants. Biology, Behavior, and the Fossil Record. Cambridge University Press, New York.
- Konishi, H., and S. Yoshikawa. 1999. Immigration times of the two proboscidean species, *Stegodon orientalis* and *Palaeoloxodon naumanni*, into the Japanese Islands and the formation of the land bridge. *Earth Science*, 53: 125-134.
- Lister, A. M., and A. V. Sher. 2001. The origin and evolution of the woolly mammoth. *Science*, 294: 1094-1097.
- Otsuka, H. 1984. Stratigraphic position of the Chochen vertebrate fauna of the T'ouk'oushan Group in the environs of the Chochen district, southwest Taiwan, with special reference to its geologic age. *Journal Taiwan Museum*, 37(1): 37-55.
- Saegusa, H. 1987. Cranial morphology and phylogeny of the stegodonts. *The Compass* 64(4): 221-243.
- Saegusa, H., Y. Thasod, and B. Ratanasthien. 2005. Notes on Asian stegodontids. *Quaternary International*, 126/128: 31-48.
- Shikama, T., H. Otsuka, and Y. Tomida. 1975. Fossil proboscidea from Taiwan. *Sci. Rep. Yokohama National University*, 2<sup>nd</sup> sec. 22: 13-62.
- Shoshani, J. 1992. Evolution of the Proboscidea. pp. 18-33. *In*: Elephants: majestic creatures of the wild. Rodale Press, Emmaus, Pennsylvania.
- Takahashi, K., C. H. Chang, and Y. N. Cheng. 2001. Proboscidean Fossils from the Japanese Archipelago and Taiwan Islands and their Relationship with the Chinese Mainland. *The World of Elephants, Proceedings of the 1<sup>st</sup> International Congress*, pp. 148-151.
- Tassy, P. 1988. The classification of Proboscidea: how many cladistic classification? *Cladistics*, 4:43-57.
- Tassy, P., and J. Shoshani. 1996. Evolution and taxonomy of Eurasian mammoth. pp. 203-213. *In*: J. Shoshani and P. Tassy, Ed.), *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press.
- Tougaard C. 2001. Biogeography and migration routes of large mammal faunas in South-East Asia during the Late Middle Pleistocene: focus on the fossil and extant faunas from Thailand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 168: 337-358.