

臺灣古脊椎動物學的新發現

New Discoveries of Taiwan Vertebrate Paleontology

卓義揚^①

國立臺灣博物館典藏管理組

Cho, Yi-Yang

Collection Management Department, National Taiwan Museum

包括恐龍、猛瑪象、劍齒虎等「明星動物」的古脊椎動物，可說是古生物學領域中最引人注目的焦點。但你知道臺灣其實也發現過這些動物的化石嗎？一起來看看在臺灣發展近百年的古脊椎動物學研究近期有哪些重要的新發現。



|| 國立臺灣博物館古生物館（原土地銀行展示館）的「古生物大展」展廳，圖中為吸引眾人目光、由化石翻模製成的特暴龍（*Tarbosaurus*）骨架

由化石一窺遠古臺灣

「哇！那個恐龍化石真的好大喔！」、「爸爸快點，我想去和那隻特暴龍合照！」……假日在博物館的展場裡，我們不難聽到諸如此類的對話或發出同樣的驚嘆。不論是今日博物館展覽受人歡迎的恐龍骨架，或是《侏羅紀公園》、《冰河歷險記》電影系列的場景，這些都展現了古生物在今日大眾文化中能廣為人知，一切都要歸功於人們長達數百年來對於化石的記錄、觀察，也就是古生物學相關探索的開展與持續研究的積累。

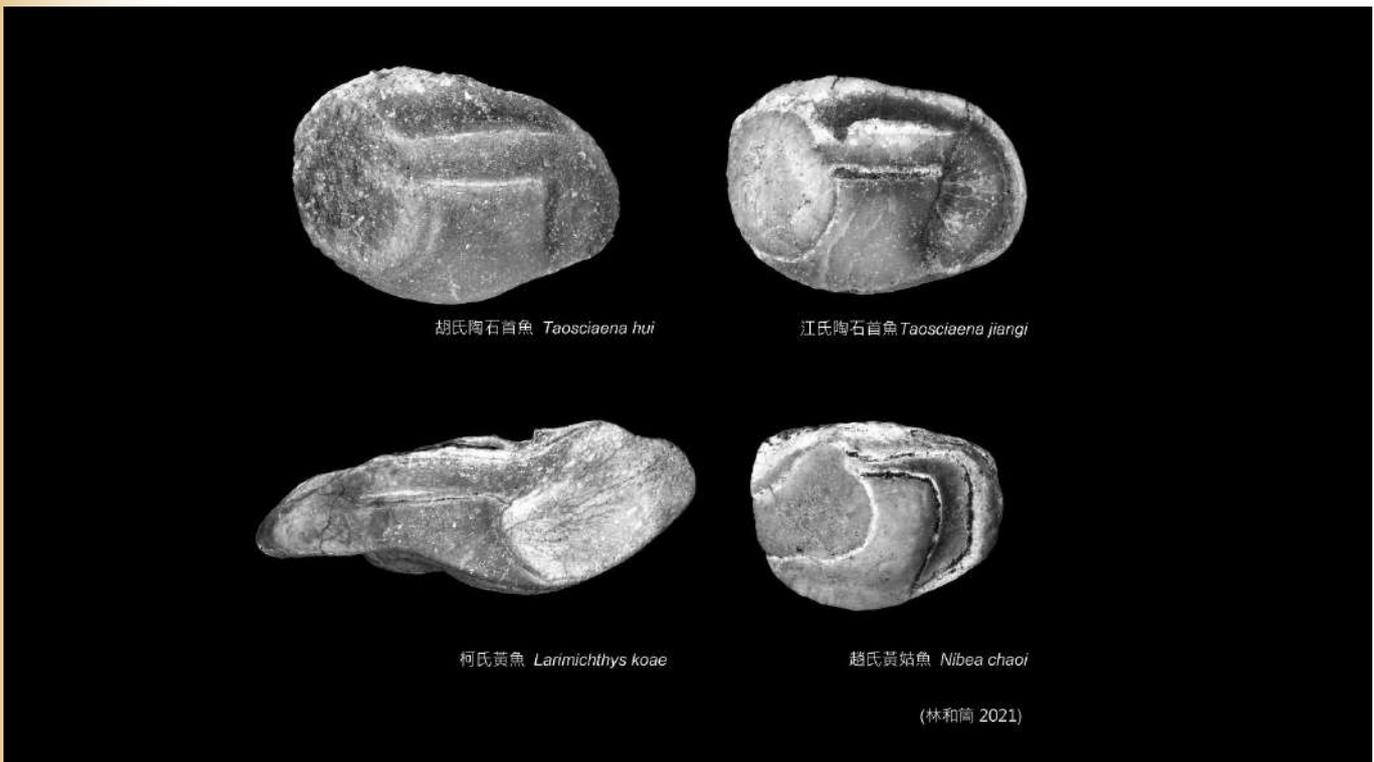
古生物學(Paleontology)是一門透過化石來了解生命演化與地球環境變化的學科，它的名稱在19世紀初期由法國動物學家亨利·德·布蘭維爾(Henri De Blainville)所創立。事實上，布蘭維爾正是被稱為「古生物學之父」的法國自然學家喬治·居維葉(Georges Cuvier)的學生。但早在19世紀「古生物學」這個名詞被創造之前，人們就已經觀察到岩石中似乎保存了生物遺骸，也就是化石的存在。舉個會令大家感到意外的例子：文藝復興時期的通才李奧納多·達文西(Leonardo da Vinci)其實也對促進古生物學的發展有所貢獻！達文西在當時就觀察貝殼化石上的生物活動痕跡，意識到眼前這塊形狀奇特的「岩石」是多麼特殊，很可能是由過去生物的遺骸所形成，並推測其眼前化石的出土地點在過去並非陸地而是海洋的可能性。最近古生物學家對達文西的著作阿倫德爾手稿(Codex Arundel)重新考證，認為達文西手稿中記載義大利托斯卡尼山洞中目擊「海怪」的內容，很有可能是出自對該地區上新世(距今約530至260萬年前的地質年代)地層鯨魚化石埋藏狀況的觀察；這段紀錄也可能是人類歷史上最早關於鯨魚化石的文獻。

如同達文西探索這些化石的過程，雖然最初人們並不太清楚化石的形成與其背後所代表的意義，當意識到這些其實是被石化的生物遺骸(或更精確地說，身體被礦物置換而保存下來)後，開始促使人們思考眼前的化石能提供的各種資訊，像是：這些生物生前長什麼樣子？牠們為何都消失了？牠們死後的遺骸，又是如何被沉積的呢？……將化石能提供的線索拼湊起來，人類開始嘗試描繪過去世界的樣貌，並想釐清地球過去到底發生了哪些事件，而對這些生物和環境造成如此巨大的改變。這些累積的研究成果，都代表了我們對於地球歷史中生命演變的好奇心與探索。

從全世界古生物學研究的框架下將視角拉回臺灣，當提到臺灣的古生物學，大家心中首先會浮現出什麼呢？臺灣古生物學的研究是從20世紀初日治時期在臺的日本古生物學家開始，至今已有將近一百年的發展，一些日本古生物學家甚至在二戰結束後也持續來臺進行研究，而這些成果都奠定臺灣古生物學的基礎。臺灣早期古生物學研究大多是以化石的描述為主，透過物種分類的結果來提供臺灣地層的相關資訊、推論古環境等較傾向地質學範疇的研究方向。相較之下，現今臺灣古生物學的研究有了更多不同的切入面向與視角——事實上，這也是全球古生物學發展的趨勢。長久以來，古生物學常被視為地質學的子領域，透過其對化石的研究來提供地質學相關的應用資訊；直到20世紀，古生物學家開始結合更多當代生物學(Neontology)的知識，嘗試將生物學的研究概念與框架融入古生物學中，例如重建滅絕物種間彼此的親緣關係、推算化石物種的生理特性和演化意義、釐清古生態系中各物種間的生態關聯等。這些生物學面向的思維被逐步融入傳統古生物學裡，使得古生物學不再只是為地質學服務的子領域，逐漸成為以生物學理論為基礎所發展的古生物學(Paleobiology，也譯為化石生物學)。

時至今日，臺灣古生物學的研究也正在蓬勃成長；其中，脊椎動物的相關研究有了許多新發現，讓我們對於遠古時期的臺灣，有了不一樣的了解與想像。脊椎動物的範圍涵蓋人類，以及人類身邊常見的貓、狗、雞、牛、豬、魚等在內——一群脊索被較硬、具活動關節椎體取代的生物；甚至，包括恐龍、猛犸象、劍齒虎等「明星動物」在內的古脊椎動物，可說是古生物學領域中最引人矚目的焦點，但你知道，臺灣其實也發現過這些動物的化石嗎？一起來細看臺灣發展近百年的古脊椎動物學研究在近期從海域到陸域，於不同挖掘地點的重要新發現。

① E-mail: yi.yang.cho14@gmail.com



|| 臺灣研究團隊在新北市樹林區發現中新世4個新種魚類的耳石化石(圖片引自林千翔(2021)^②且未經修改)

橫跨近千萬年尺度的遠古海底總動員

相比於火山噴發所形成的「火成岩」與經過地殼壓力所產生的「變質岩」，絕大多數的化石來自沒有經過太多強烈地質作用的「沉積岩」中。臺灣的沉積岩在西半部地區由北至南皆有分布，因此臺灣許多地方都有機會發現化石。過去我們對臺灣脊椎動物化石的了解大多來自採集於臺南市左鎮區和臺灣—澎湖間海底(常被稱為澎湖水道)的化石標本，且它們大多屬於陸生動物，而在這兩個地區以外的古脊椎動物研究與紀錄則較為零星；甚至，身為一個海洋國家，我們卻對周遭海域生物多樣性從過去到現在的變化所知甚少。但隨著近年來在臺灣海相地層中所採集到的化石，我們開始能逐步重建出臺灣遠古海洋中的「海底總動員」。

有許多魚類化石在臺灣的海相地層中被發現。魚類的骨骼如果要被完整保存，通常必須具備相當良好的埋藏與地質條件，所以在臺灣要找到完整的魚類化石並不容易；也因此，臺灣採集到的魚類化石部位大多數是以體積較小的牙齒和耳石為主。這些化石能告訴我們什麼資訊呢？事實上，不同物種、類群的脊椎動物除了表皮外觀有明顯的差異外，如果仔細檢視牠們的骨骼，就會發現動物骨骼的外型同樣也有明顯的差異；這些差異不僅限於整體的骨架架構，甚至細微至個別的頭骨、牙齒甚至耳石。透過觀察骨骼的形態差異，受過專業訓練的古生物學家可以區分、鑑定出不同的物種。這些形態差異對大部分的人來說看似不起眼，但在古生物學家眼中，就如同我們直接用肉眼區分貓和狗一般。

說到魚類耳石，大家或許對這個部位有點陌生，耳石其實是在魚類聽覺系統內耳中由碳酸鈣所形成的硬組織，它可以被區分為3對，分別為矢狀石(Sagitta)、星狀石(Astericus)與礫石(Lapillus)。由於魚類耳石在不同魚類間有明顯的外形差異，且魚類死後由於其耳石體積較小，較容易保存於沉積物中，使得它們成為古魚類學家非常喜愛的研究材料。透過鑑定、分類同一地點埋藏的魚類耳石化石，古魚類學家可以推測此地過去的魚類物種組成，進一步在巨觀的環境與生態變遷面向上做出更多的推論；甚至，現生魚類的研究人員也會使用耳石作為研究材料，比如解剖一隻掠食性的魚類，觀察在牠的胃裡未消化的耳石，來了解牠生前的最後一段時光吃了哪些魚類。

那麼，臺灣的魚類耳石化石最近有什麼有趣的新發現呢？古生物學家在大漢溪位於新北市樹林區的流域，距今約800萬年前（地質年代為中新世晚期）的大埔層中，找到了約1,700件的魚類耳石化石。接續的分類與鑑定工作顯示，過去此地的魚類生態系是由以石首魚科（*Sciaenidae*，包含黃魚屬和牠的近親，是餐桌上常見的食用魚類）為大宗，由多達13個科、至少34種的魚類組成。最令人興奮的或許是當中包含4個過去未知的新物種：新屬新種的江氏陶石首魚（*Taosciaena jiangi*）和胡氏陶石首魚（*Taosciaena hui*）、新種的柯氏黃魚（*Larimichthys koae*）和趙氏黃姑魚（*Nibea chaoi*）。透過這些魚類物種的組成，古生物學家推測現今的樹林區在中新世晚期可能是一個水底平坦、覆滿了泥沙的出海口或淺海。雖然該地區古生態系中魚類的整體組成和臺灣西部現今的魚類組成較為類似，但樹林區的這些化石是臺灣非常難得的中新世脊椎動物化石紀錄，這時期過去被較詳細研究的物種也只有澎湖西嶼的潘氏澎湖鱷（*Penghusuchus pani*）。這個古魚類生態系的發現，成為了未來重建臺灣和西太平洋地區魚類多樣性演化史的一道重要線索。

除了耳石化石外，牙齒化石也能幫助古魚類學家了解古魚類的生態系，尤其是應用在滅絕的軟骨魚類上。由於軟骨魚類的全身骨架是由軟骨形成，其死亡後較難被保存為化石，反而是其由磷酸鈣組成、相對堅硬的牙齒較常經化石化作用並被保存在岩層中，也因此，針對軟骨魚類的古生物學研究大多都是以牙齒化石的形態來做為分類與分析的基礎。根據近年來的科學文獻資料，我們可以知道目前臺灣周遭海域約有181種的軟骨魚類出沒紀錄——這其實占了全球軟骨魚類物種總數約15%的比例；如果進一步考量臺灣海域在全球尺度下的面積占比，就會明白臺灣海域軟骨魚的多樣性以物種面積比來說是相當高的！這也同樣讓人好奇，這些軟骨魚過去在臺灣古海洋環境中的水域分布又是如何呢？



嘉義牛埔地區的大白鯊（*Carcharodon carcharias*）和鋸齒半鋸齒鯊（*Hemipristis serra*）牙齒化石，比例尺為1公分（圖片引自Lin et al. (2022)^③且經筆者修改）

② 林千翔 (2021)。從台灣魚類耳石化石研究談海洋生物多樣性的變動與困境。環境資訊中心。CC BY-NC-ND 4.0, via <https://e-info.org.tw/node/233022>

③ Lin et al. (2022). A previously overlooked, highly diverse early Pleistocene elasmobranch assemblage from southern Taiwan. *PeerJ*, 10, e14190. CC BY 4.0, via <https://peerj.com/articles/14190/>

過去數十年間在嘉義縣番路鄉牛埔地區，距今約190萬至135萬年前，地質年代為早更新世的六重溪層，有不少的軟骨魚牙齒化石被業餘採集者與科學家所採集。這些化石分別被存放在中央研究院、嘉義市立博物館和國立臺灣博物館等機構。經過古生物學家的統計與詳細分類，總數量將近700顆的鯊魚牙齒顯示臺灣更新世時期一個高度多樣的古鯊魚群落——這個遠古臺灣的「鯊魚黑幫」由20種軟骨魚組成，除了鰻鱚 (*Aetobatus*) 和鱚 (*Myliobatis*) 等魴魚之外，最大宗的是真鯊屬 (*Carcharhinus*) 的鯊魚。真鯊屬這類的鯊魚在現今臺灣海域約有15種的出沒紀錄，牠們大多棲息於沿岸海域，當中也包含了以能棲息於淡水流域而鼎鼎有名的公牛鯊 (*Carcharhinus leucas*)。然而，在這批鯊魚化石當中，有兩個物種引起了研究人員的興趣：一個是大白鯊 (*Carcharodon carcharias*) 的出現，牠們在更新世牛埔地區的數量僅次於公牛鯊，而且現在的臺灣西岸並沒有大白鯊出沒的紀錄。同時，牛埔的大白鯊牙齒其實都非常巨大，體型估算顯示牠們很有可能都是成年的大型個體。另外一個令研究人員驚訝的是鋸齒半鋸齒鯊 (*Hemipristis serra*) 的出現，這是一種已完全滅絕的鯊魚物種，和牠們同屬且現存的親戚只剩下細長半鋸齒鯊 (*Hemipristis elongata*)。古生物學家過去認為鋸齒半鋸齒鯊是在上新世(距今約530萬至260萬年前的地質時期)結束時滅絕的，但近年來的一些新研究顯示牠們其實在北美洲和印尼皆存活到更新世時期，而牛埔的新發現也更加確定了牠們在

更新世時期的太平洋中依然悠遊自在。

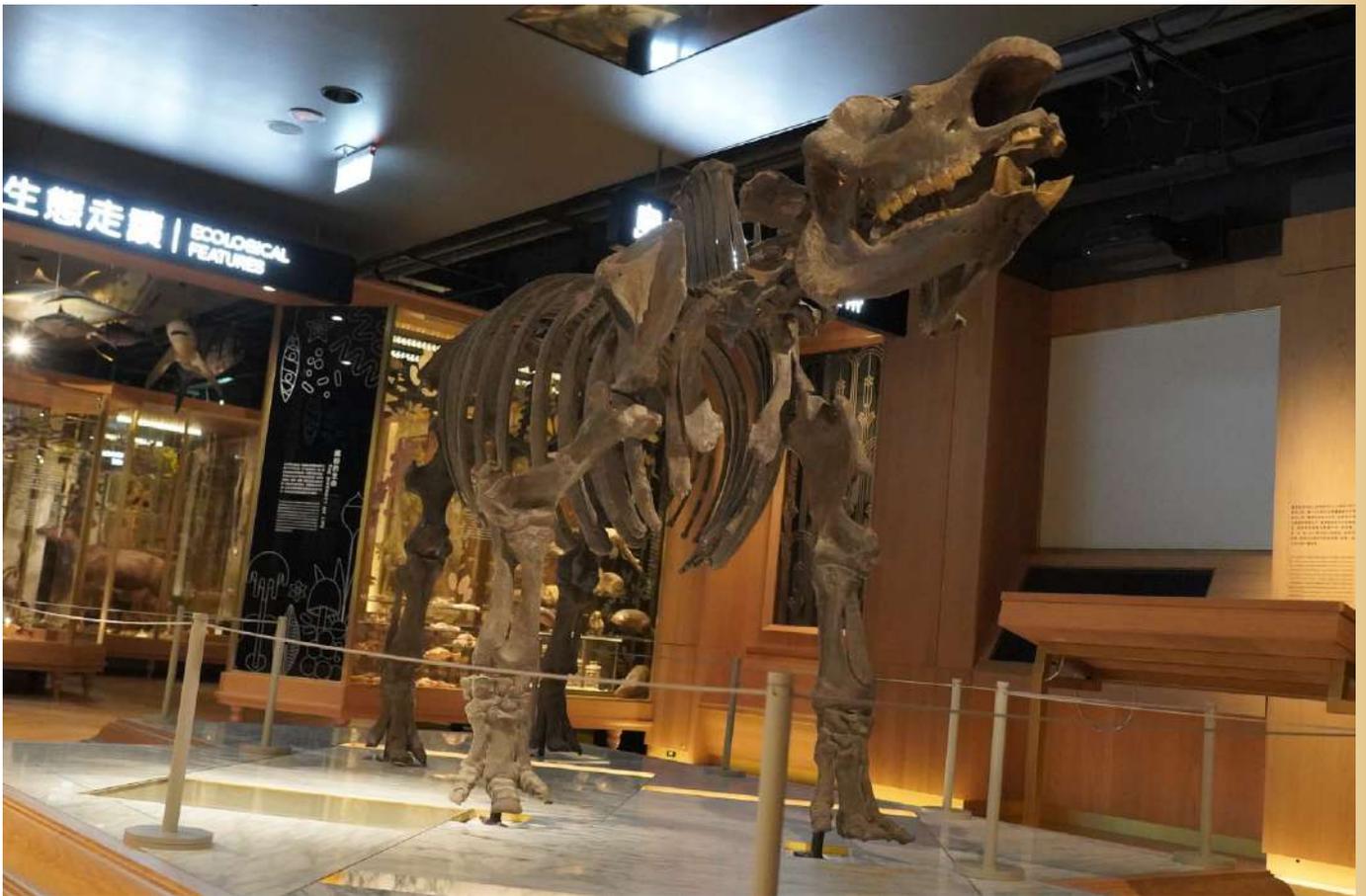
除了耳石與牙齒化石外，臺灣近期甚至也有較完整保存的魚類骨骼化石被發現與描述：在屏東縣恆春鎮四溝地區，發現了一件頭部保存完好的硬骨魚化石，這隻魚類大概生存於14萬至9萬年前的更新世晚期，四溝在當時的環境可能為潮間帶或潟湖。此外，這隻魚類上顎部分獨特的齒式排列顯示了其屬於鯛科的成員，經過和不同現生鯛魚的骨骼形態比對後，牠最終被分類為真鯛 (*Pagrus major*)，一種現今常見的食用魚。這個分類結果不只讓此標本成為目前全球最早且唯一的真鯛骨骼化石紀錄，研究人員透過體型估算和齒式的觀察，推測這隻體長約35公分、600公克重的魚類可能是更新世四溝潟湖中擅長捕食其他小魚、甲殼與軟體動物的中型掠食者。

以上這些新發現已讓人感到驚嘆，但更令人期待的是，我們甚至都還沒提及除了軟骨魚和硬骨魚外，其他可能在海洋出沒的脊椎動物——像是以鯨豚為代表的海洋哺乳類。臺灣過去至少已經有3個不同的鯨豚類群的正式化石紀錄：鬚鯨 (*Balaenoptera*)、灰鯨 (*Eschrichtius*) 和真露脊鯨 (*Eubalaena*)，而且後兩者的野生族群並未分布在現今的臺灣海域。透過更多臺灣海洋脊椎動物化石的發現，古生物學家正逐步構建出臺灣古海洋生態系的樣貌，並藉以了解我們周遭海洋生物多樣性的變遷。



恆春晚更新世的真鯛 (*Pagrus major*) 化石 (圖片引自歐鑫岳、林佳燕 (2022) ④ 且未經修改)

④ 歐鑫岳、林佳燕 (2022)。台灣首件真鯛化石出土 證實晚更新世的恆春四溝曾有良好潟湖生態。環境資訊中心。CC BY-NC-ND 4.0, via <https://e-info.org.tw/node/234293>



|| 在2021年被重新研究的早坂島犀 (*Nesorhinus hayasakai*) 復原骨架，拍攝於國立臺灣博物館「博物臺灣」常設展

左鎮的百年「冰原歷險記」戲院

古代臺灣的海平面下非常多彩繽紛，而臺灣史前陸地的生態系成員也毫不遜色。和臺灣的古海洋生態系可以追溯到將近一千萬年前相比，我們目前對古臺灣陸域生態系的了解主要侷限在更新世(距今約260萬年至1萬年前的地質時期)以後，且大多的陸域動物化石都是來自臺南左鎮和以澎湖水道為主的臺灣海峽區域，但在這樣的時間區間和地點內就已經出現了不少讓人眼睛為之一亮的「史前動物明星」。相較於魚類化石大多保存耳石與牙齒，陸生脊椎動物除了牙齒外，幾乎身體各部分的骨骼片段都常見形成化石並被採集，其中又以頭骨與牙齒能在研究上提供我們最豐富的資訊，不過保存良好的化石可遇不可求。然而，就算只有完整度不高的化石標本，古生物學家依舊能推測出這些化石的原始真身，並一步步揭露臺灣陸地「冰河歷險記」的各個成員。

臺灣的冰河歷險記在這幾年新加入了哪些有趣又迷人的

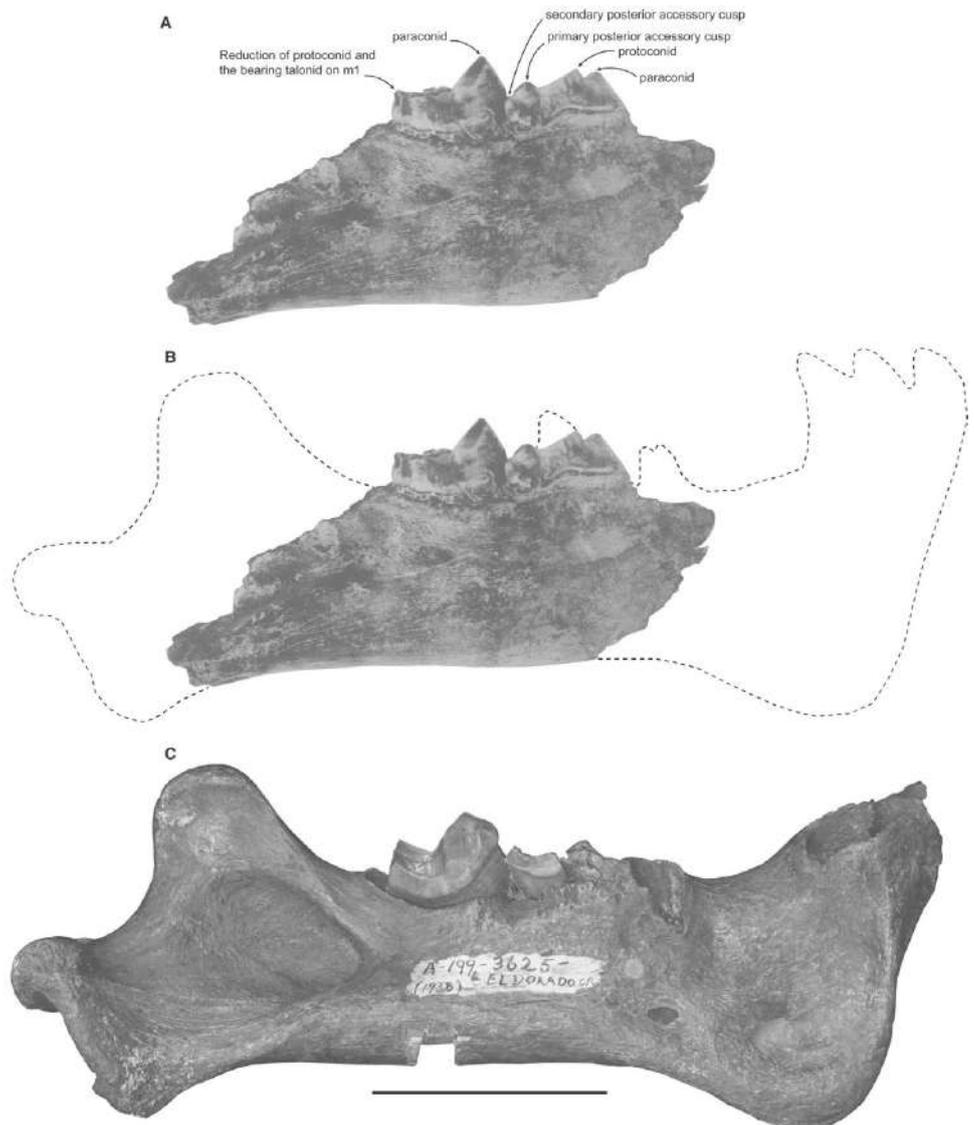
角色呢？臺南市左鎮區在過去將近百年中，採集與記錄了大量的脊椎動物化石，許多化石通常是在菜寮流域的河床與沿岸上被淘選和撿拾，研究人員推測這些化石最有可能是來自埋藏在距今約80萬至40萬年前，地質年代為早更新世至中更新世的崎頂層，並經由溪流沖刷出而被人們發現，但目前也無法排除這些化石來自當地其它地層的可能性。即使很多動物化石的細部分類有待釐清，大致仍可以推測更新世時期的左鎮區很可能覆蓋著一大片的草原，並有著和現今臺灣截然不同的生物多樣性組成，像是陸域生態系裡有許多動物類群未分布在現今的臺灣；試著想像身處在更新世時期的臺灣，尚能見到不遠處悠哉行走，但也隨時保持警戒的早坂島犀 (*Nesorhinus hayasakai*)。

臺灣的犀牛化石在日治時期、1920至1940年代就已經被日本的古生物學家所記錄，除了臺南市左鎮區外，桃園市大溪區、臺中市北屯區和高雄市旗津區也都有犀牛化石的紀錄，不過到底屬於哪種犀牛，當時的古生物學家們仍無法下

定論。直到1970年代，在距離臺南左鎮化石園區不遠處的菜寮溪河床，有一件完整度較高的犀牛化石被發現，經由臺灣省立博物館(今國立臺灣博物館)、國立臺灣大學地質系、日本的古生物學家和左鎮當地的業餘採集者組成的團隊從地層中挖掘出來。新挖掘出的標本與先前大溪發現的犀牛化石一同比對後，古生物學家認為臺灣的犀牛和當時另一種已滅絕的中國犀牛較為近似，但又有一些形態上的不同，所以將這些犀牛化石一起命名為中國犀牛的新亞種，早坂中國犀牛(*Rhinoceros sinensis hayasakai*)。因此長久以來，臺灣的犀牛都被認為和中國的物種關係較為相近，直到最近才對於臺灣犀牛的分類定位有新的觀點。多國組成的古生物學家團隊在研究菲律賓的犀牛化石時，發現它和臺灣的犀牛有許多相似之處；並比對了不同種現生和滅絕的犀牛，尤其是白齒上的形態特徵後，研究團隊發現臺灣和菲律賓過去出現的犀牛是

一個和現生亞洲獨角犀(*Rhinoceros*)和雙角犀(*Dicerorhinus*)關係較近，但截然不同的獨特支系。研究團隊因此決定將牠們獨立為一個新的屬「島犀(*Nesorhinus*)」，早坂中國犀牛也從亞種被重新合併且分類為新種早坂島犀(*Nesorhinus hayasakai*)。

島犀目前只有在臺灣和菲律賓有化石紀錄，而且菲律賓的物種菲律賓島犀(*Nesorhinus philippinensis*)體型相較早坂島犀更為矮小，古生物學家因此推測，島犀的祖先或許是從亞洲大陸遷徙到臺灣後，再從臺灣擴散到菲律賓並發生「島嶼侏儒化」——因島嶼資源有限讓生物體型逐漸縮小的演化現象。你一定會好奇，臺灣古代的犀牛是要如何遷移至菲律賓呢？古生物學家提出了一個有趣的論點：在冰河時期海平面下降到最低點時，臺灣和菲律賓的最近距離可能不到60公里，再加上海上往南的風向以及現生的亞洲犀牛有跨海游泳的紀錄，更新世的島犀很有可能是直接從臺灣泳渡當時的巴

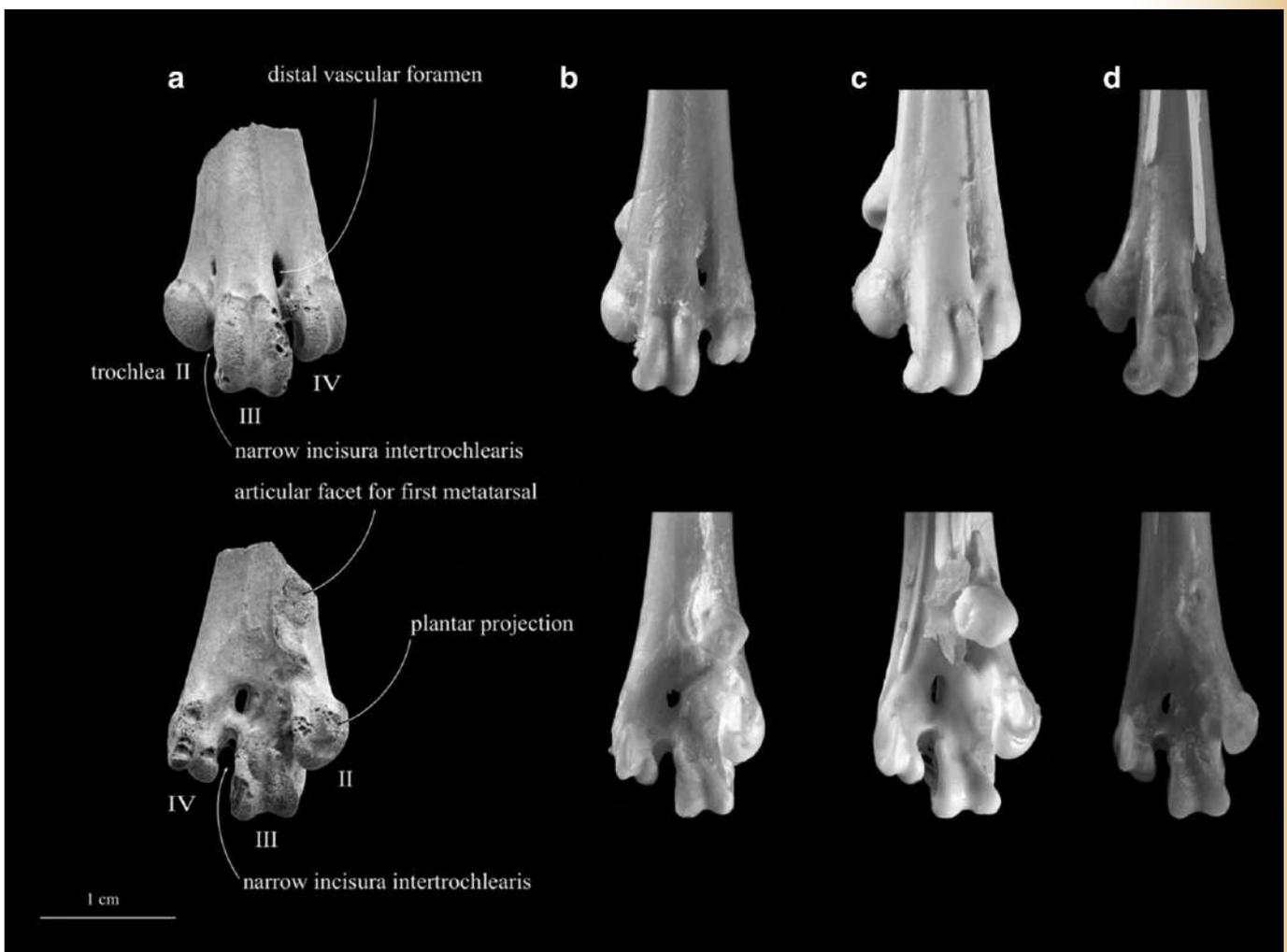


臺灣目前發現的唯一一件似劍齒虎 (cf. *Homotherium*) 下顎化石以及其重建示意圖：(A) 化石原件與標示、(B) 重建部位、(C) 阿拉斯加的似劍齒虎化石，比例尺為5公分(圖片引自 Tsai & Tseng (2022) 且未經修改)

士海峽到達菲律賓！這樣的生物地理學理論也是島犀命名名稱的由來，更重要的是，島犀也代表了臺灣的化石是如何給予我們古生物地理學上不同的觀點與可能性。

既然有島犀這種大型的植食動物，我們可以預期生態系中也必然有其掠食者，像是這隻從一旁草叢衝出，正準備攻擊島犀的似劍齒虎 (*Homotherium*)！如同受驚嚇的島犀，我們可能也沒想過臺灣居然有「劍齒虎 (Saber-toothed cat)」的存在。別被名字給混淆了，似劍齒虎其實也屬於一種「劍齒虎」，這是泛指一群演化出誇張長度犬齒的肉食哺乳動物。「劍齒」這個特殊的形態特徵在好幾個不同的肉食動物支系中

曾經演化了數次，並存在超過4,000萬年的歷史。滅絕的大型掠食者總是容易吸引人們的關注，而似劍齒虎也不意外，透過包含古基因體在內的全面性研究，我們目前得知似劍齒虎在歐亞大陸、非洲和美洲大陸都有化石紀錄，牠們可說是踏遍了這世界的角落，並直到約一萬年前的更新世末期才滅絕。然而，這些化石的紀錄大多集中在歐洲與北美，非洲和亞洲的發現紀錄是非常缺乏的；古基因體的研究也指出似劍齒虎在過去曾有相對高的遺傳多樣性，顯示有可能在更多地理區找到牠們的化石。



臺灣第一件鳥類化石和臺灣3種現生雉科鳥類在左腳跗跖骨 (tarsometatarsus) 區域的比較：(A) 化石本體、(B) 帝雉、(C) 藍腹鵝、(D) 環頸雉 (圖片引自 Tsai & Mayr (2021) ^⑥ 且經筆者修改)

- ⑤ Tsai & Tseng (2022). Eurasian wanderer: an island sabre-toothed cat (Felidae, Machairodontinae) in the Far East. *Papers in Palaeontology*, 8(5), e1469. CC BY 4.0, via <https://doi.org/10.1002/spp2.1469>
- ⑥ Tsai & Mayr (2021). A phasianid bird from the Pleistocene of Tainan: the very first avian fossil from Taiwan. CC BY 4.0, via <https://doi.org/10.1007/s10336-021-01886-w>

目前臺灣的似劍齒虎化石標本屬於下巴的片段且保留了數顆臼齒，事實上，早在日治時期，這件似劍齒虎化石就已經和前述來自大溪的犀牛化石一同被日本的古生物學者所記錄，但由於這件標本保存部分相對不完整，當時僅被辨識為身分不明的大型貓科動物，且在被予以紀錄後原件標本就下落不明，直到現在這件標本都還未被尋獲。然而，憑藉著當初在文獻中記載的照片，這件標本重新吸引了古生物學家的關注。透過比對、分析這張照片僅存的所有線索，在距離首次被記錄的80年後，牠終於被重新證實屬於似劍齒虎的一員。可惜的是，標本的遺失讓古生物學家們很難進行更多後續的分析，這個例子也凸顯了臺灣化石標本保存的重要性與迫切性：如果標本在發現後並未送至研究與典藏機構中存放和管理，這些標本往後很有可能因為各種因素而遺失，並讓後世的科學家損失研究與為它們「翻案」的機會。即使如此，這件似劍齒虎化石曾存在的事實，仍突顯在臺灣發掘更多遠古珍奇異獸的潛力。如同臺灣的似劍齒虎化石成為牠們曾踏過的歐亞大陸中最東的分布紀錄外，其他同樣分布在歐亞大陸、如劍齒虎般在更新世中廣為人知的明星史前動物，也有可能是在臺灣的地層中被發現並重見天日。

臺灣的「冰原歷險記」裡或許無時無刻都上演著像是似劍齒虎攻擊島犀般的廝殺戲碼，當這樣的衝突事件發生時，一些小型的動物可能會迅速地遠離事故現場，像是擅長奔走的大型雉雞。現今臺灣有7種原生的雉科(Phasianidae)鳥類，要在日常生活中見到活生生的牠們，或許不太容易，但雉雞的模樣大家肯定不陌生，因為雉科中的帝雉就被印在我們的新臺幣1,000元鈔票上。而前述描繪畫面中逃之夭夭的雉雞，其實正是臺灣第一個正式描述的鳥類化石。

由於鳥類的體型較小且骨骼中空，其骨骼化石能否完好保存的條件和魚類相似，除非死亡後的掩埋條件相當良好，否則非常不容易被保存下來或形成完整度較高的化石，因此，直到2021年臺灣鳥類的化石才被第一次記錄與發表。臺灣的第一件鳥類化石保存了左腳跗跖骨末端的一小部分，大小約2公分，看似不起眼，然而其僅存的形態資訊足以讓古生物學家判斷其屬於一隻大型雉雞，這隻個體的大小剛好可以和臺灣現生的3種雉雞，帝雉、藍腹鵝和環頸雉比擬，但由於保存的化石實在有限，古生物學家無法進一步確定其屬、種的分類。儘管這件化石尺寸不大，其背後的意義卻是巨大的，因為這件化石不僅是臺灣第一件鳥類化石，更能代表著臺灣第一件的「恐龍」化石……為什麼牠是恐龍呢？經過古生物學長久的研究歷史與成果累積，我們現在知道現生

的鳥類就是恐龍的後代，而恐龍在親緣關係學上的分類定義甚至被修訂為「現生麻雀和三角龍(*Triceratops*)的最近共同祖先與所有後代」。也因此，鳥類的全稱應該叫做「鳥類恐龍(Avian dinosaur)」，而古生物學家在研究暴龍(*Tyrannosaurus*)或三角龍等耳熟能詳的中生代恐龍時，則會將牠們稱作「非鳥類恐龍(Non-avian dinosaur)」，以和鳥類做出區隔。轉換成這樣的視角，我們就可以想像，在現代仍然有超過11,000種的新生代恐龍在地球上生存，而臺灣則有約600多種現生的恐龍棲息，當中甚至有約30種是臺灣特有種的恐龍！古生物學家如同魔法師一般，透過研究的發現讓恐龍在現代「復活」；即使鳥類化石保存困難，但考量牠們現今在臺灣豐富多樣性的背後必然也有一段漫長的演變歷程，投注更多資源來探索第二、第三件臺灣恐龍化石，並了解臺灣鳥類的過去是令人期待的。

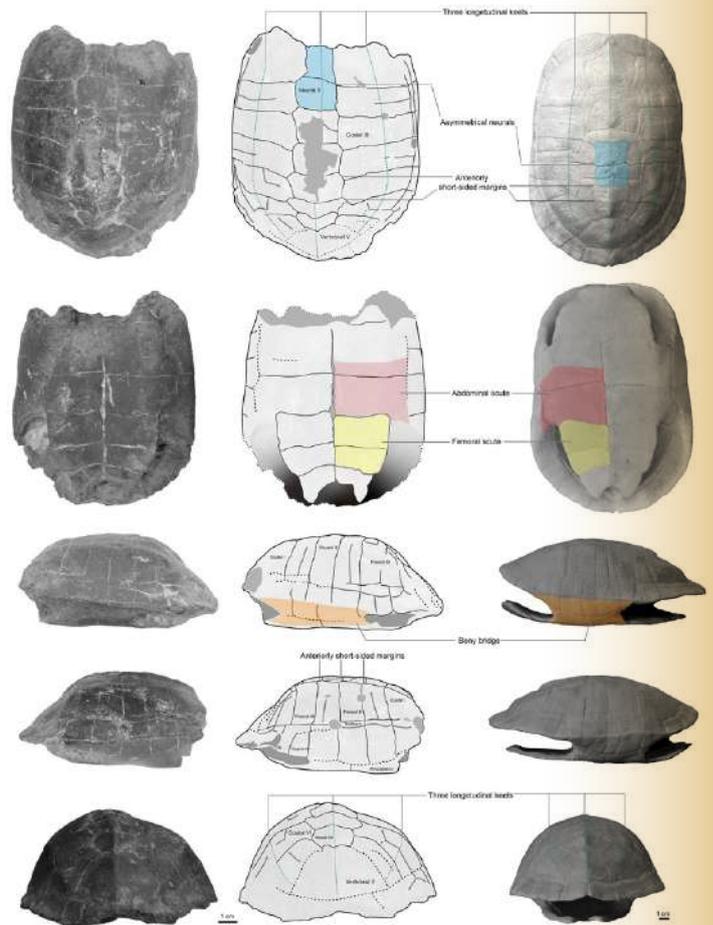
史前樂園的最後一幕

除了在左鎮之外，臺灣海峽的澎湖水道也有一些有趣的古脊椎動物新發現。過去漁民在臺灣和澎湖之間的海域進行底拖網漁船作業時，發現很常有許多奇形怪狀的「石頭」一同被打撈上來。事實上，此海域平均深度只有約60公尺，在冰河時期海平面下降時便會暴露出海平面，使得臺灣島和亞洲大陸「連結」，形成歐亞大陸的東緣區域。許多脊椎動物在冰河時期由各地擴散到此處棲息，並在死後保存成為化石，直到今日才被漁民打撈上岸而成為他們口中的「怪石頭」。由於是打撈自海底，我們無法知道這些化石的原地層屬於什麼地質年代，也讓古生物學家一直以來都在臆測這些化石的年紀。最初，古生物學家認為這些動物很可能生存於更新世晚期，約末次冰河期的時間點(約距今5萬年內)，可說是臺灣最靠近現代的脊椎動物化石之一，某種程度上呈現了臺灣史前樂園的最後一幕。但依據最近的化學分析結果，新的觀點提出此區域部分化石可追溯到40萬年前，更保守地估算，這裡可能包含中更新世到晚更新世期間(距今約78至1萬年前)的動物們。

如同左鎮，澎湖水道地區也有大量的哺乳動物化石被發現，像是古菱齒象(*Palaeoloxodon*)，牠們是除了劍齒虎外，另一個冰河時期明星猛瑪象(*Mammuthus*)的近親。古菱齒象是一種已完全滅絕、象牙又長又直的巨型象類，在印度發現的其中一個物種納瑪古菱齒象(*Palaeoloxodon namadicus*)甚至可能重達20公噸，是有史以來最大的陸生哺乳動物之一。



打撈自澎湖水道的古菱齒象白齒化石，目前收藏於國立自然科學博物館，比例尺為5公分（圖片引自Kang et al. (2021)^⑦並經筆者修改）



左排、中排、右排依序為潘氏金龜 (*Chinemys pani*) 的翻模標本、解剖構造示意圖與現生金龜標本 (*Mauremys reevesii*) 的比較（圖片引自Liaw & Tsai. (2022)^⑧並經筆者修改）

經過長年的打撈，澎湖水道有相當多的古菱齒象白齒化石被收集，而且仔細一瞧，這些化石其實大小不一，看起來這些化石的主人是在不同年齡時死亡。這讓古生物學家思考，古菱齒象過去在此地的古族群結構組成是如何？象類一生都只有6顆白齒，並隨著年齡生長、磨損和替換，透過記錄現生非洲象於不同年齡時的白齒磨損與替換狀況作為模板進行比對，古生物學家們詳細測量、分析了大量來自澎湖水道的古菱齒象白齒化石，嘗試估算這些白齒主人死亡時的年紀。結果發現，這裡大多數死亡的個體居然是以中壯年的個體居多，幼體的標本非常稀少。

古菱齒象曾經廣泛分布於歐亞大陸，澎湖水道古族群的研究結果暗示此地過去並非是古菱齒象的育幼地；相反地，較多的中壯年個體說明了在冰河時期，對於四處遷徙與遊蕩的古菱齒象，這裡很可能是一個競爭非常激烈的場所。這些死亡的個體代表過去有許多中壯年個體於生存資源有限的情況下，在族群內的競爭中被淘汰而死亡；冰河時期劇烈的環境變遷，可能造就了這樣嚴苛的生存條件。有趣的是，目前臺南左鎮地區並沒有發現古菱齒象，這也讓古生物學家對這種遠古巨象的古生物地理與古生態學議題感到好奇。

⑦ Kang et al. (2021). Age and growth of *Palaeoloxodon huaihoensis* from Penghu Channel, Taiwan: significance of their age distribution based on fossils. *PeerJ*, 9, e11236. CC BY 4.0, via <https://doi.org/10.7717/peerj.11236>

⑧ Liaw & Tsai. (2022). Taxonomic revision of *Chinemys pani* (Testudines: Geoemydidae) from the Pleistocene of Taiwan and its implications of conservation paleobiology. *The Anatomical Record*, 1-7. CC BY 4.0, via <https://doi.org/10.1002/ar.25082>



發現於墾丁石灰岩洞穴內的花豹 (*Panthera pardus*) 下顎頰齒化石 (圖片引自Chi et al. (2021) 並經筆者修改)

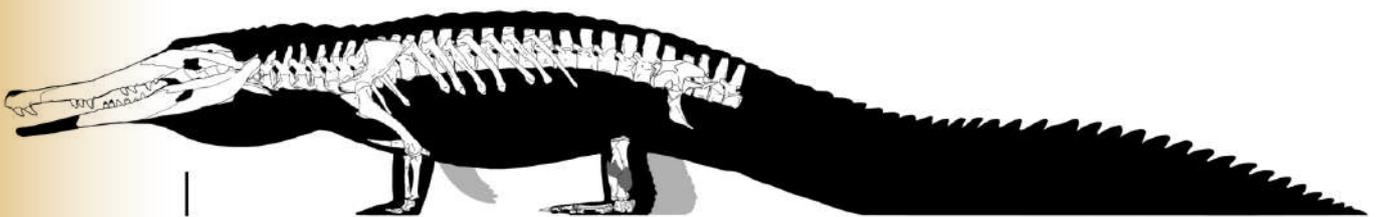
除了哺乳類，澎湖水道也有像是臺灣第一個被命名的龜類化石——被認為近似於現生金龜 (*Mauremys reevesii*) 的潘氏金龜 (*Chinemys pani*)。現生金龜是種小型的淡水龜，在東亞和東南亞皆有分布，雖然臺灣也有現生金龜的紀錄，但臺灣的金龜一直被質疑並非是原生種。從日治時期首次目擊以來，金龜在臺灣都只有非常零星的族群和採集紀錄，針對臺灣現生金龜的分子生物學研究更發現，臺灣和中國的金龜族群沒有遺傳上的明顯差異，暗示著這些金龜很可能是在近期才從中國等地被人為引入臺灣。因此，即使臺灣的金龜族群非常稀少，非原生物種的分析結果也影響其相關保育政策的制定，使金龜在保育等級降級，畢竟保育生物學家優先鎖定的保育對象是原生物種。

雖然潘氏金龜的原件化石和前述的左鎮似劍齒虎一樣在首次發表後便下落不明 (這也再一次凸顯了化石標本存放在臺灣的重要性與迫切性)，但幸好有多個原件標本的翻模分別存放在臺南市私立長榮中學、國立臺灣博物館和中央研究

院。即使只留有翻模於世，古生物學家重新檢視翻模標本所保存的形態特徵，仍可以確定潘氏金龜其實就是現生的金龜，兩者屬於同一物種。當初命名潘氏金龜時所提及的辨識特徵，皆為現生金龜種內的形態變異。這樣的研究結果就像是將世界倒轉了一般，說明了臺灣其實在數十萬年前就有原生的金龜！

這個研究成果便能應用在近幾年快速成長的「保育古生物學 (Conservation Paleobiology)」領域，即古生物學將過去生物的演化、生態與滅絕資訊借鏡予現今的保育生物學，使我們在時間尺度上擁有更開闊的視野，在面對今日因人類活動和氣候變遷所導致的第六次物種大滅絕時，有更多的思維和對策。臺灣近年的古生物學研究中，關於金龜和前述的古魚類生態系研究便是非常有力的保育古生物學研究範例：古魚類生態系的發現讓我們得知臺灣魚類群聚在百萬年尺度中的變遷，未來進一步透過其他古環境、氣候資料的研究，將提供我們預測和評估現生魚類於氣候變遷下生存的狀況；澎湖水道的金龜化石則帶來了這樣的資訊：因化石證據的再次發現，填補了史前樂園的空白處，重新取回臺灣原生物種身分的牠們，是否能重建並恢復過去在臺灣的生態地位？這樣的研究可望在未來討論是否該復育、引入如雲豹等臺灣近期滅絕的動物時，成為重要的參考範例。

大家或許也會好奇，臺灣是否曾發現過雲豹的化石呢？在墾丁國家公園一個名為龍蝦洞的石灰岩洞穴中，古生物學家們有了新發現。墾丁的石灰岩大約是在距今約50至30萬年前的中更新世形成，經過長時間的侵蝕而形成大大小小的洞穴。這些洞穴裡通常伴隨著大量的沉積物，沉積物堆積的年代可能相當年輕，約在1萬至7,000年前的更新世末期至全新世早期 (即我們現在所處的地質年代) 堆積，這裡發現的動物化石和澎湖水道的動物們共同代表了臺灣目前已知最年輕的脊椎動物化石。有趣的是，古生物學家在這些沉積物中發現了動物化石的存在；經過長期的挖掘工作，除了許多中小型的哺乳動物化石，龍蝦



日本大阪發現的待兼豐玉姬鱷 (*Toyotamaphimeia machikanensis*) 化石的復原圖，比例尺為20公分 (圖片引自Armin Reindl (2021) 10)

洞中居然也產出數顆大型貓科動物的牙齒。

大家第一時間或許會猜想，這是否就是臺灣的雲豹化石呢？但在和數個現生貓科動物進行形態比對後，古生物學家發現這幾顆牙齒的主人其實是花豹 (*Panthera pardus*)，而且從牙齒的磨損狀況推測，可能還只是一隻年輕個體。由於現生花豹喜愛將食物帶到安全隱密的地方存放，這也讓古生物學家好奇，龍蝦洞過去是否為這隻年輕花豹的住處？但觀察洞穴內其他動物的化石都未發現明顯咬痕的結果來看，這隻花豹很有可能和此處的其他動物一樣，是在死後連同沉積物一起被沖進這個洞穴內掩埋。除此之外，墾丁花豹和亞洲其他地區發現的花豹化石相比，體型較為嬌小，除了讓古生物學家好奇牠是否和島犀一樣發生了「島嶼侏儒化」的演化現象外，也讓我們對過去臺灣大型掠食動物多樣性的演變，有了更多啟發與想像空間。

從過去找尋對未來的解答

介紹了這麼多嶄新的研究成果，不知道大家對於遠古時期的臺灣是否有更多的想像呢？即使這些研究的成果相當豐碩，此刻仍有不少臺灣古脊椎動物學的研究正在如火如荼地進行中，像是在2021年的國際研討會古脊椎動物年會 (Society of Vertebrate Paleontology Annual Meeting) 中，就有一個關於臺灣豐玉姬鱷 (*Toyotamaphimeia*) 化石的最新研究。豐玉

姬鱷是一種過去僅被認為在日本分布，體長可達6至7公尺的已滅絕大型鱷類，但最近的研究指出牠們在臺灣也有出沒紀錄，而且可能有讓大家意想不到的物種多樣性。除了國際研討會外，每年固定在臺灣國內舉辦的「中華民國地質學會年會暨學術研討會」或「動物行為暨生態學研討會」也有最新臺灣古脊椎動物學研究成果的報告與展示。研討會中的參與者們互相交流、報告最新的研究成果，這些成果都有望在不久的將來能正式發表、刊登在科學期刊上。

經過將近百年的研究發展，臺灣古脊椎動物學的最新研究幫助我們對於臺灣生物多樣性的演變歷史有更多面向的了解。然而，如果要重新拼湊與建構臺灣遠古樂園的樣貌，除了脊椎動物化石之外，其他無脊椎動物、微體生物以及植物化石的研究同樣不可或缺。我們期待未來能夠有更多的人力與資源投入臺灣古生物學的研究，讓我們在下個一百年能夠更了解和接近臺灣史前樂園的真實樣貌，以及更重要的，了解這個樂園演變至今的歷程是否能帶給正在遭遇第六次大滅絕的人類攸關自身存亡的啟示。

- ⑨ Chi et al. (2021). First report of leopard fossils from a limestone cave in Kenting area, southern Taiwan. PeerJ, 9, e12020. CC BY 4.0, via <https://doi.org/10.7717/peerj.12020>
- ⑩ Armin Reindl (2021), *Toyotamaphimeia* skeletal. CC BY-SA 4.0, via https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Toyotamaphimeia_skeletal.png

參考文獻

- Antoine, P. O., Reyes, M. C., Amano, N., Bautista, A. P., Chang, C. H., Claude, J., Vos, J. D., & Ingicco, T. (2022). A new rhinoceros clade from the Pleistocene of Asia sheds light on mammal dispersals to the Philippines. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 194 (2), 416-430.
- Chi, T. C., Gan, Y., Yang, T. R., & Chang, C. H. (2021). First report of leopard fossils from a limestone cave in Kenting area, southern Taiwan. *PeerJ*, 9, e12020.
- Cho, Y. Y., Tsai, C. H. (2021). The hidden diversity of *Toyotamaphimeia* (Crocodyliformes, Crocodylia) from the Pleistocene of Taiwan. *Society of Vertebrate Paleontology 2021 Annual Meeting, Virtual Meeting Conference Program*, 85-86.
- Kang, J. C., Lin, C. H., & Chang, C. H. (2021). Age and growth of *Palaeoloxodon huaihoensis* from Penghu Channel, Taiwan: significance of their age distribution based on fossils. *PeerJ*, 9, e11236.
- Liaw, Y. L., & Tsai, C. H. (2022). Taxonomic revision of *Chinemys pani* (Testudines: Geoemydidae) from the Pleistocene of Taiwan and its implications of conservation paleobiology. *The Anatomical Record*, 1-7.
- Lin, C. H., & Chien, C. W. (2022). Late Miocene otoliths from northern Taiwan: insights into the rarely known Neogene coastal fish community of the subtropical northwest Pacific. *Historical Biology*, 34 (2), 361-382.
- Lin, C. Y., Lin, C. H., & Shimada, K. (2022). A previously overlooked, highly diverse early Pleistocene elasmobranch assemblage from southern Taiwan. *PeerJ*, 10, e14190.
- Lin, C. H., Ou, H. Y., Lin, C. Y., & Chen, H. M. (2022). First skeletal fossil record of the red seabream *Pagrus major* (Sparidae, Perciformes) from the Late Pleistocene of subtropical West Pacific, southern Taiwan. *Zoological Studies*, 61, e10.
- Tsai, C. H., & Mayr, G. (2021). A phasianid bird from the Pleistocene of Tainan: the very first avian fossil from Taiwan. *Journal of Ornithology*, 162 (3), 919-923.
- Tsai, C. H., & Tseng, Z. J. (2022). Eurasian wanderer: an island sabre-toothed cat (Felidae, Machairodontinae) in the Far East. *Papers in Palaeontology*, 8 (5), e1469.