

臺灣地球歷史

——海膽篇——

文・圖／林日白

化石是解開地球歷史謎題的鑰匙。遠古生物的新報導，雖然表面看似只是又增加一個滅絕生物的新名詞或是新名字，然而若適當地綜合系統演化學、生物地理學及地質事件，我們不僅得以窺探生物的演化之謎，更可進一步探討古地理和地球演變。這些化石的新發現，無疑是探索重大地球歷史事件的關鍵線索（Lin et al., 2018）。

海膽化石可以告訴我們甚麼？

海膽除了是日本料理中的高級食材之外，在分類學研究上也很重要，是極少數與脊椎動物同屬後口動物總門的無脊椎動物之一。海膽分類上屬於棘皮動物門(Echinodermata)，而棘皮動物門有以下主要特徵：（1）具有獨特的水管系統(water-vascular system)，是滲透壓順變生物(osmoconformer)；（2）殼體的礦化骨板(ossicles)生成方式是由中胚層細胞分泌於體內，屬內骨骼(endoskeleton)；（3）骨板外面覆以皮膜，骨板和皮膜上均具有棘刺(spines)或殼疣(tubercles)而得名“棘皮動物”；（4）個體發育過程複雜，形態變化大，幼體多為兩側對稱，成體外形為輻射對稱，普通具有5輻至多輻；（5）器官修復及再生能力強，有自斷現象和排臟現象。

由於礦化的殼體易形成化石，故海膽有很悠久的演化歷史。

海膽主要可以分成兩大類：體軸是五輻射對稱的正形海膽和體軸是兩側對稱的歪形海膽，而臺灣常見的沙錢海膽則屬於後者的楯形目。目前最早的海膽化石記錄始於奧陶系（485.4-443.8百萬年前）。現生海膽的起源可追溯至於二疊紀（251.9-201.3百萬年前），而歪形海膽則在中生代晚期才開始出現，於新生代興盛，以楯形海膽為代表。現生海膽絕大部分都有20行多邊形骨板，而古生代海膽的骨板行數則不固定。一般認為歪形海膽起源於恐龍同時期的正形海膽，從生活於海底基質之上漸變至潛沙的生活習性。

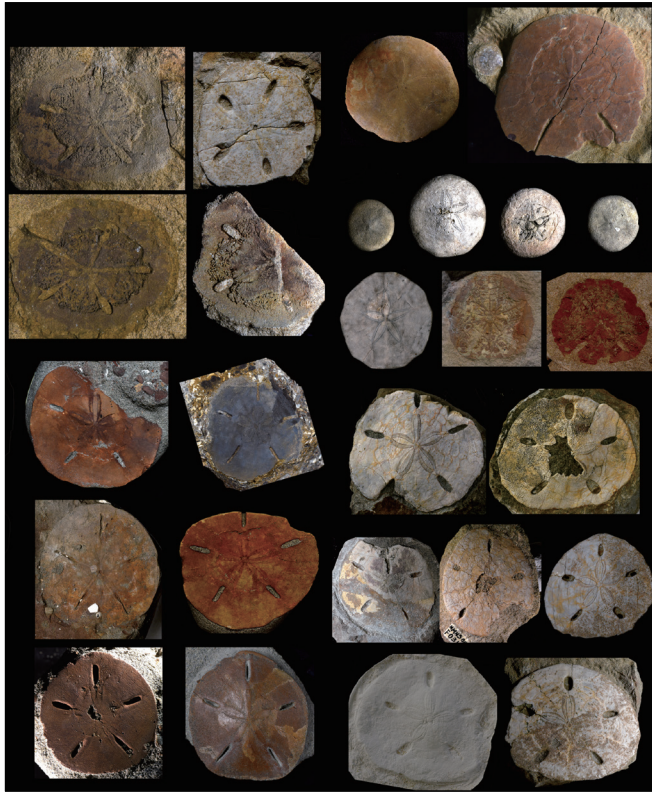


圖1：臺灣沙錢海膽化石多樣性。原始標本保存於國立自然科學博物館。

為要適應潛沙習性，殼體逐漸趨向以前端-後端為主軸運動模式的外形，加上特化的帶線，有助於不論是水底或是潛沙移動覓食。潛沙/潛泥深度能力不斷增加，最終能躲過白堊系末期大滅絕事件，是歪形海膽能在恐龍大滅絕之後快速繁盛的重要因素。此外，大滅絕之後，有很多新的生態空間或是之前被佔領的生態位被釋放出來，讓倖存者有更多的空間及食物資源去嘗試新環境（林日白，2018）。根據前人整理1970年以前發表的海膽化石，古生代（541-251.9百萬年前）有124種，中生代（251.9-66百萬年前）有3672種，新生代（66百萬年前至今）有3250種（Smith, 1984）。

沙錢海膽除了在臺灣有分佈之外，在全球新生代化石記錄中也很豐富多樣。中新世（23.03-5.333百萬年前）的楯海膽化石殼長不但可以到20公分，高度更可達10公分以上，如同高帽狀。此外，有些沙錢在體殼邊緣處有貫穿殼體的窗洞稱月孔。月孔在沙錢演化史中至少發展過六次。以現在的地理位置來分，沙錢有三大演化中心區：澳洲、西非和中美洲，自始新世以來，利用跳島戰術的生存策略，順洋流及大陸棚區高地向外擴張。雖然新生代的古海洋地理與現今有所不同，但不可否認的是，現生沙錢因浮游型幼年期較短，大規模遷移活動是靠著成年個體在海底緩慢移動而致，因此，它們的分佈多少有受到過去板塊活動的影響（Seilacher, 1979; Smith, 1984）。

臺灣海膽的化石記錄豐富，並且有許多現生種可以對比。

沙錢海膽的幼生浮游期不長，又偏好沙質棲地、分佈於陸地邊緣的潮間帶及亞潮帶，由於其潛沙棲息的生態習性，較容易成為化石而保存於地層中。在沒有人為干擾的

生態環境中，楯海膽往往會形成龐大的族群出現在合適的棲地中，因此，留存在地層中化石的數量也常常相當龐大，成為臺灣化石中的主要類群，在臺灣的化石記錄至少有10個屬，從漸新世晚期（約25百萬年前）到更新世（2.588百萬年前）地層中廣泛分佈（圖1）。另外，根據臺灣生物多樣性資訊平台，臺灣楯形目海膽有9屬14種，而且大部分都沒有任何正式的基因記錄。在科技部三個計畫的支持下，本團隊陸續實地走訪西部及離島潮間帶調查現生楯形目海膽的多樣性並收集相關化石標本及文獻、獲得許多第一手的素材。

本研究另一個得天獨厚的優勢在於地質系豐富的化石標本及眾多的現生棘皮動物標本收藏。主要藏品分兩部分：早期日本臺北帝國大學理學部地質系的收藏，以及地質系師生近幾十年來陸續野外採集的標本。第一階段所研究的題材是扁平蛛網沙錢，典藏標本有216件完整個體。它曾廣泛分佈於臺灣西部沙質潮間帶，但它起於從南半球澳洲但何時遷徙至臺灣至今沒有前人記載。

我們團隊研究的新貢獻如下：（1）扁平蛛網沙錢是臺灣常見的沙錢海膽，我們的研究指出臺灣是這種廣泛分佈於西太平洋沙錢在北半球的最北界之一（圖2）；（2）由於它在臺灣沒有化石記錄，前人並沒有估算它到底何時遷徙至臺灣。我們根據在沉積物中

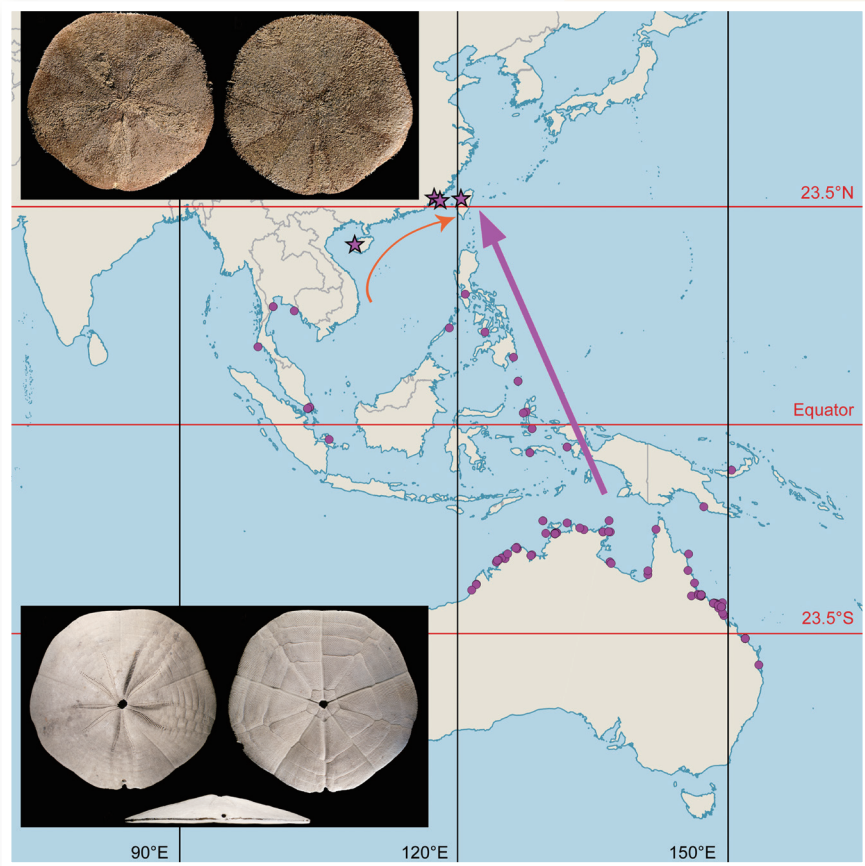


圖2：扁平蛛網沙錢的全球地理分佈及遷徙至臺灣的可能路徑（Lee et al., in press）。

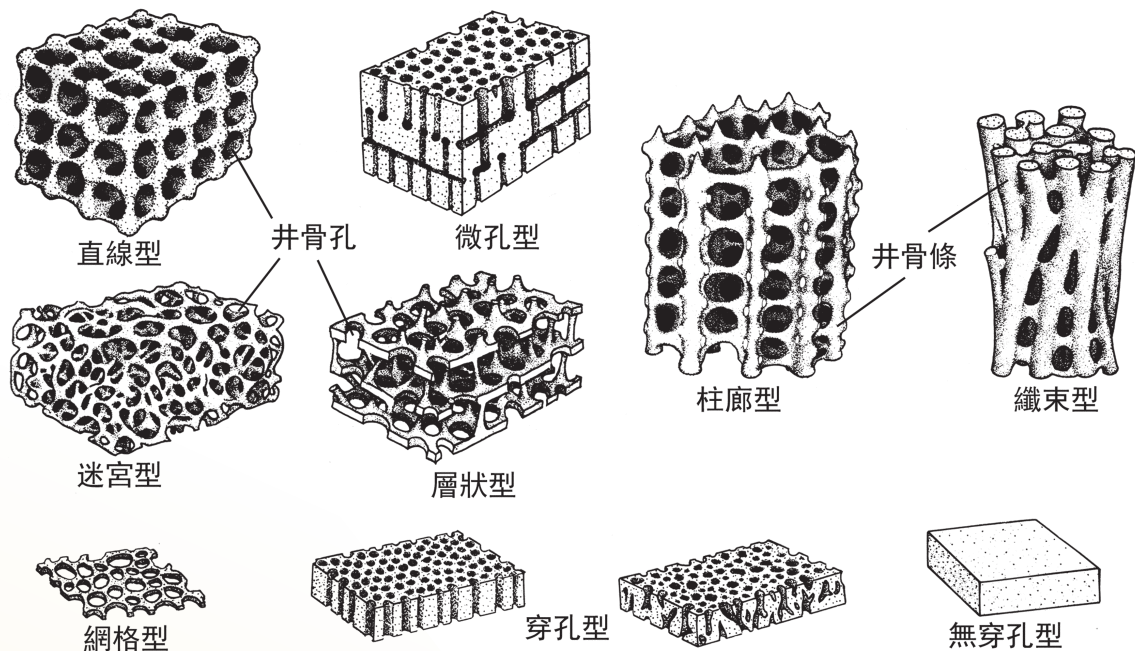


圖3：棘皮動物的井骨多樣性（林日白，2018）。

收集的沙錢海膽碎片，利用碳十四加速器質譜定年法分析樣品，初估它到達臺灣的時間不會超過五千年；（3）用臺灣沙錢活體成功萃取出DNA片段，並首次嘗試用生物資料（去氧核糖核酸）來重建臺灣沙錢海膽的演化樹（Lee et al., in press）。

海膽的化石記錄良好，主要歸功於明顯的礦化結構特徵——井骨。

海膽每片骨板是由三維錯綜複雜排列、富含空隙的單晶生礦體而組成，這生礦體結構稱為stereomic microstructure，簡稱stereom。查閱國內文獻，絕大部分無脊椎動物學、海洋生物學和古生物學教材都沒有明確提及這細微結構。

「井骨」的定義是：棘皮動物石灰質骨骼中排列有序的三維細微結構。井骨由兩個部分組成：井骨條 (trabeculae) 和井骨孔(interconnecting pores)（圖3）。值得注意的是，井骨孔是肌肉、結締組織及其它有機質附著的地方。井骨的優勢是：質輕、省料、生長快、抗斷裂和便於有機質組織插入。海膽的井骨可概分為九類：1.直線型 (Rectilinear)、2.柱廊型 (Galleried)、3.纖束型 (Fascicular)、4.迷宮型 (Labyrinthine)、5.網格型 (Retiform)、6.層狀型 (Laminar)、7.微孔型 (Microperforate)、8.穿孔型 (Perforate)、9.無穿孔型 (Imperforate)（圖3），其中以柱廊型和迷宮型最容易辨識。

國外專家對井骨的研究相當深入。根據井骨條的平均厚度和井骨孔的平均大小，可推算出有機纖維的類型是肌肉纖維（muscle fiber）或膠原纖維（collagen fiber）（Smith, 1984）。根據保存井骨訊息的骨板，國外學者在《自然》雜誌上展示疑難棘皮動物海椿綱（Stylophora）生態習性的最新復原圖（Clausen & Smith, 2005）。在國內，目前只有筆者報導過產自貴州

寒武系地層（距今約五億一千萬年前）始海百合的井骨條和井骨孔（Lin et al., 2008）。另一方面，由於海膽及其它棘皮動物的骨板建構是由空隙眾多的井骨組成，大量堆積時形成的棘屑灘孔隙豐富，是油氣勘探的重要靶點及熱液沉積礦物理想的富集地（林日白，2018）。

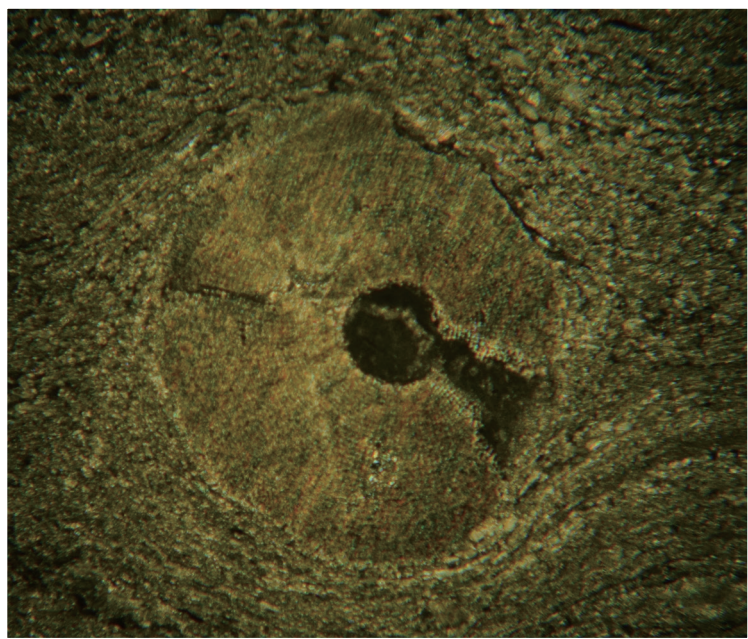


圖4：在臺灣變質岩中觀察到的海膽刺剖面（照片來源：朱效祖）。

海膽化石研究有助於了解臺灣島的形成。

臺灣島長期處在大陸邊緣，並經歷至少三次主要的造山運動，包含以下幾個主要地質構造區：西部海岸平原地質區、西部麓山帶地質區、雪山山脈地質區、脊樑山脈地質區和東部海岸山脈地質區。由於有多期造山運動的影響，導致地層易產生相變及不同程度的變質作用，在同一時代有數種不同岩性的岩層，使得主要地層的南北向及東西向對比及延伸非常不易。舉例而言，縱貫全島的中央山脈屬於脊樑山脈地質區，主要岩層是由臺灣最古老之大南澳變質雜岩以及廣大面積的板岩而組成。由於地勢高聳、地形陡峭、區域變質與變形作用複雜、及化石稀少等諸多因素，仍有許多待研究之處。在前人的研究報告中有報導採集自南部中央山脈的變質岩薄片研究，並且圖示罕見的棘皮動物化石碎片（圖4）。由於海膽井骨耐溫抗壓，因此在變質岩中有機會倖存。這標本保持完整，應該屬於正形海膽的棘刺基部。有棘皮動物化石的證據可以說明這變質岩的原始岩性（原岩）應該是屬於海相沉積岩。棘皮動物化石在變質區的研究尚屬剛起步階段，

仍需要綜合各方面專家前輩跨領域、跨學科的研究，方能對臺灣的板塊構造歷史研究方面有新貢獻。

參考書目：

- [1] 林日白 (2018) <細說海膽化石>，《地質》，37(4)。
- [2] Smith, A. B. *Echinoid Palaeobiology*. (George Allen and Unwin, 1984).
- [3] Seilacher, A. Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology* 5, 191-221 (1979).
- [4] Lin, J.-P., Ausich, W. I., Zhao, Y.-L. & Peng, J. Taphonomy, palaeoecological implications, and colouration of Cambrian gogiid echinoderms from Guizhou Province, South China. *Geological Magazine* 145, 17-36, doi:10.1017/S0016756807003901 (2008).
- [5] Lee, H. et al. Young colonization history of a widespread sand dollar (Echinodermata; Clypeasteroidea) in western Taiwan. *Quaternary International* (In press).
- [6] Lin, J.-P., Ausich, W. I., Balinski, A., Bergström, S. M. & Sun, Y. The oldest iocrinid crinoids from the Early/Middle Ordovician of China: Possible paleogeographic implications. *Journal of Asian Earth Sciences* 151, 324-333, doi:10.1016/j.jseaes.2017.10.041 (2018).
- [7] Clausen, S. & Smith, A. B. Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora). *Nature* 438, 351-354 (2005).



林日白小檔案

在高雄鳳山出生，現任國立臺灣大學地質科學系副教授。筆者離鄉背井到國外求學流浪十多年，但對臺灣一直心存掛念及思鄉之情。2014 年底回國後便積極與校內及國內專家展開聯繫並討論合作方向。2015 年與兩岸及國外專家一起編輯出版了兩岸有史以來第一本以中國棘皮動物化石為主題的學術專刊。專輯題目為《棘皮動物化石研究在中國及其它國家：經典回顧及新展望》（<http://www.sciencedirect.com/science/journal/1871174X/24/4>）。有來自兩岸專家及俄羅斯、美國、德國、日本、英國等學者及學生的共襄盛舉。除了接續完成之前的研究工作之外，在科技部計畫的支持之下，同時也開展對臺灣沙錢海膽的古生物學、古地理學及分子演化學等方面的綜合研究。

專長：地球歷史

課程：化石

網頁：www.trilobite.taipei