

# 有孔蟲—細訴地球奧秘的水中精靈

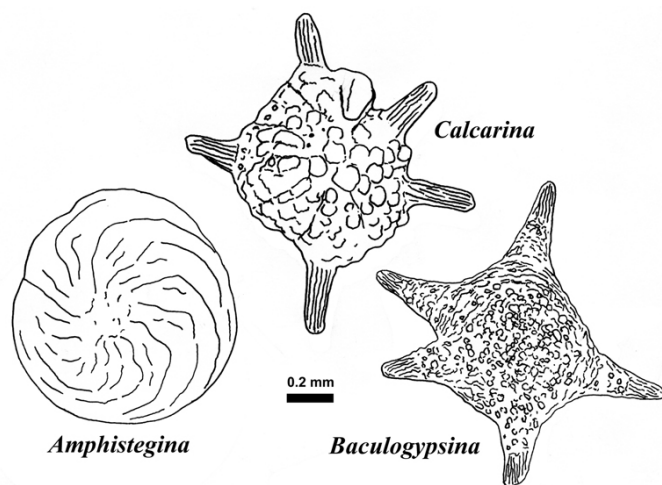
地學領域的研究範疇往往涵蓋大規模的事物，但掌握其秘密的卻是一群肉眼難辨的小蟲…

地史悠遠而山高海深，想揭開這廣大世界神秘面紗的科學家，最基本同時也決定其專業方向的第一步，便是挑選高度普遍性、易於取得又具有指標意義的研究工具，例如地球物理學選擇電磁、震波等物理現象，岩石學家選擇各種岩石等等。而龐雜的地球科學雖發展了專業化分枝，學門之間卻環環相扣，能夠跨領域的研究材料，自然備受重視與青睞。

微體化石—原生生物、孢子與花粉、介形蟲、牙形石……等，便是這樣的利器。顧名思義，它們的體積微小到需要靠顯微鏡才得以觀察，卻具備許多優點而在古生物學、地層學、地史學、海洋學等學門中都有極大的貢獻。其中不論是體型還是家族規模都最為龐大的有孔蟲類，更是這些利器中的夢幻神兵！

## 蟲兒現身：有孔蟲的科研簡史

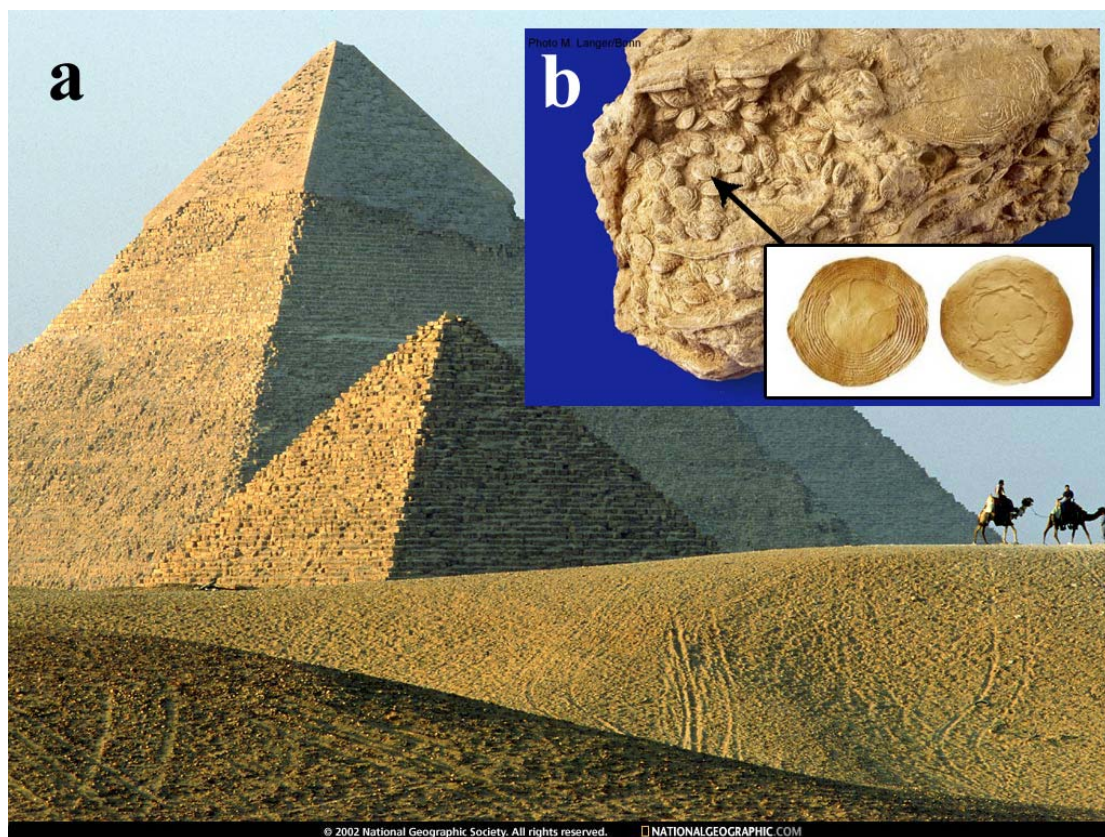
或許您還沒聽過有孔蟲的名字，卻可能早已見過它們的身影。出現在澎湖、墾丁及一些溫暖淺海或海灘上的星砂，便是稱為雙蓋蟲 (*Amphistegina*)、棒壘蟲 (*Baculogypsina*)、石灰蟲 (*Calcarina*) 等具有星狀輪廓或透鏡狀外型的有孔蟲殼體 (圖一)。



圖一 星砂中常見的幾種大型有孔蟲

若您還無緣一睹星砂的細緻形體，那麼，是否觀賞過電影《神鬼傳奇》？故事背景在埃及的影片中，可見到夙負盛名的古文明遺跡—吉薩金字塔群 (圖二 a)，這些金字塔所使用的建材，就是俗稱「天使硬幣」的大型有孔蟲「吉薩貨幣蟲 (*Nummulites gizehensis*)」所集結成的石灰岩 (圖二 b)。這些直徑約五公分，單

細胞生物中堪稱龐然大物的貨幣蟲<sup>1</sup>，正是最早被觀察到的有孔蟲。古希臘作家希羅多德（ $\text{H P O } \Delta \text{ O T O } \Sigma$ ）與古羅馬的老普林尼（Pliny the Elder）都曾提及它們，但都誤認那些小圓餅是建築工人遺留下來的小扁豆（lentils）石化而成<sup>2</sup>。



圖二 (a) 吉薩金字塔<sup>3</sup>；(b) 吉薩貨幣蟲石灰岩<sup>4</sup>

至於典型尺寸大多未達一公釐的小型有孔蟲，就得等到顯微鏡發明後，人們才有辦法觀察與描述了。由顯微鏡觀察結果發明「細胞」一詞的虎克（Robert Hooke），在其 1665 年的著作《顯微術（*Micrographia*）》中發表了史上第一張有孔蟲的素描。不過，直到法國博物學家道比尼（Alcide d'Orbigny）在 1826 年首次系統性地進行描述、繪圖甚至製作石膏模型，並正式將其歸類而命名為「Foraminifera」之前，使用新穎的「高科技」顯微鏡觀察這些小巧玲瓏的「海灘沙」、「小貝殼」、「小蟲」、「小珊瑚」，大多只是時髦紳士們搜奇選妙的消遣而已。道比尼最初仍將有孔蟲視為小型的頭足綱軟體動物，但將之獨立成一個群體，以及其後依循生物學家迪雅爾丹（Félix Dujardin）而「正名」為根足蟲綱（Rhizopoda）原生動物的分類法，使他被後世譽為「微體古生物學之父」<sup>5</sup>。

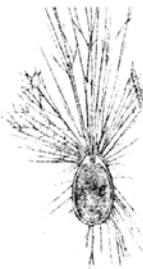









十九世紀的有孔蟲研究在歐洲各地皆有進展。英國一群學者組成了堅強的研究陣容：帕克（William K. Parker）、瓊斯（T. Rupert Jones）、威廉森（William Crawford Williamson）、卡本特（William Benjamin Carpenter）和布雷迪（Henry Bowman Brady）；奧地利有分類學家羅依斯（August Emanuel Reuss）；德國的史瓦格（Conrad Schwager）和諾依梅爾（Melchior Neumayr）分別提出了分類學與演化

學的新見解。1884 年布雷迪發表了英國海軍研究船挑戰者號 (H.M.S. CHALLENGER) 1872 到 1876 年間環球探險時所採集有孔蟲標本的報告書，其中極富藝術價值的圖版與厚實的資料，至今仍是廣受引用與重視的科學文獻<sup>6</sup>。

二十世紀最傑出的教父級研究者是美國的庫希曼 (Joseph A. Cushman)，他畢生致力於有孔蟲研究，帶領研究團隊大大擴充與增進了有孔蟲的分類。當代最完整、引用率也最高的有孔蟲分類學資料，則由美國的洛布里希 (Alfred R. Loeblich, Jr.) 與姐邦 (Helen Tappan) 合作彙整而成<sup>7</sup>。這些正如有孔蟲本身一樣細膩、複雜而繁多的工作，為往後的有孔蟲生態學研究奠定了紮實的基礎。

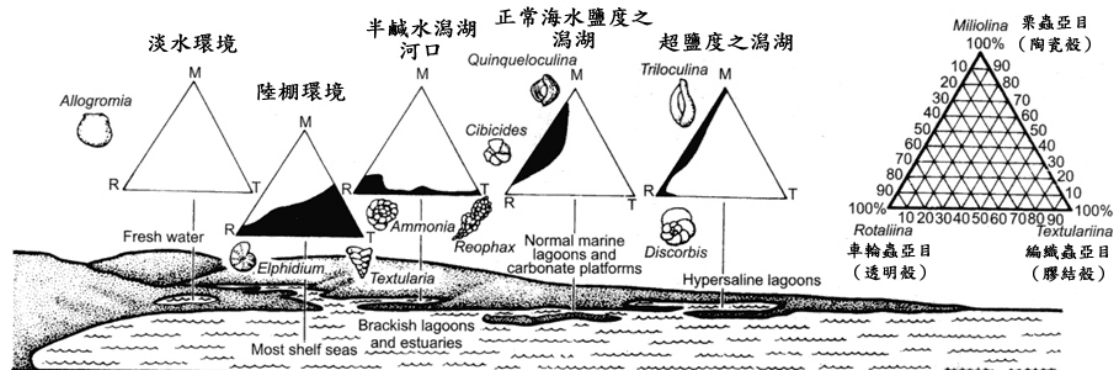
### 雙蟲奇謀：生物學與生態學概觀

有孔蟲 (Foraminifer) 的名字取自拉丁文的 *foramen* (孔洞) 與 *fer* (帶有) 兩個字根，它們是水生而具有帶孔外殼的單細胞動物，其變形蟲式的細胞質能夠延伸出殼體，形成負責攝食、呼吸、排泄、助產、附著、移動、造殼等生理作用的粒質網狀偽足<sup>8</sup>，與表親放射蟲 (Radiolaria) 同屬肉足蟲類 (Sacrochina)。新近研究利用分子生物學的資料，將有孔蟲、放射蟲再加上絲足蟲 (Cercozoa) 合稱為有孔蟲界 (Rhizaria)<sup>9</sup>，但絲足蟲與前兩者在型態與生態上差異甚大，分子方法也難以應用於化石，所以這種分類尚有討論空間，但不論如何劃分，有孔蟲總能獨居一類。

材質	有機質	膠結質	石灰 (碳酸鹽) 質		
			微粒型	陶瓷型	透明型
外觀實例					
分類	異網足蟲亞目	編織蟲亞目	紡錘蟲亞目	粟蟲亞目	車輪蟲亞目 抱球蟲亞目 螺紋蟲亞目 羅伯蟲亞目 瓶型蟲亞目 包殼蟲亞目
殼壁組織圖示					
說明	殼壁為分泌之有機物假幾丁質 (pseudo-chitin) 所構成之柔軟薄膜。殼壁上或可鬆散地黏附沈積物顆粒。殼壁無孔洞。	殼壁為各種外來物質如沈積物顆粒或生物遺骸 (如海綿骨針、顆石藻、其他有孔蟲殼體) 以分泌之有機質內襯膠結而成。殼壁無孔洞，或具有迷宮狀無開口之小孔。	殼壁由極細小的方解石顆粒組成。殼壁無孔或具有細小孔洞。此類皆為古生代之化石，方解石顆粒常有再結晶的現象。	殼壁主要由細針狀隨機排列的高鎂方解石以有機物基質黏合而成，但在內外側細針為順向排列的薄層。也具有有機質內襯。殼壁不透明、光滑、無孔洞，狀似陶瓷。	殼壁主要由低鎂-高鎂方解石晶體拼合排列而成，晶體光軸分為順向、斜向、鑲嵌或混合型。殼體基本上透明，但亦有因成分、厚度、殼飾等因素而不透明者。
主要生態	淡水	海水			

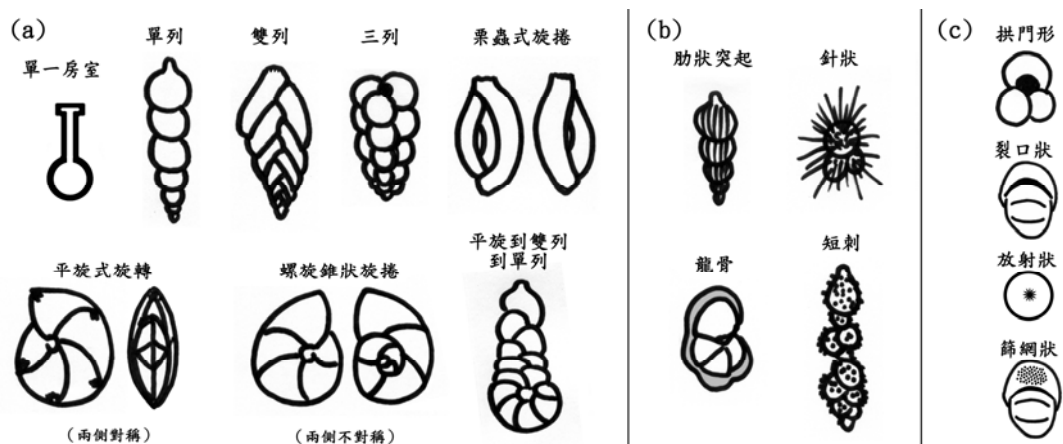
表一 有孔蟲殼壁材質分類表<sup>10</sup>

有孔蟲類最主要的分類依據是外殼的材質。殼體材質分為三大類：**有機質**、**膠結質**與**石灰質**（表一）。殼體材質與本體偏好的生活環境有關，有機質殼種類稀少且多居住於淡水，而在各種海洋環境，膠結殼和石灰質的陶瓷殼、透明殼這三大種類的組成比例有明顯的差異，因此可以作為良好的環境指標<sup>11</sup>（圖三）。



圖三 底棲性有孔蟲群落組合與各種海洋環境的對應關係<sup>12</sup>

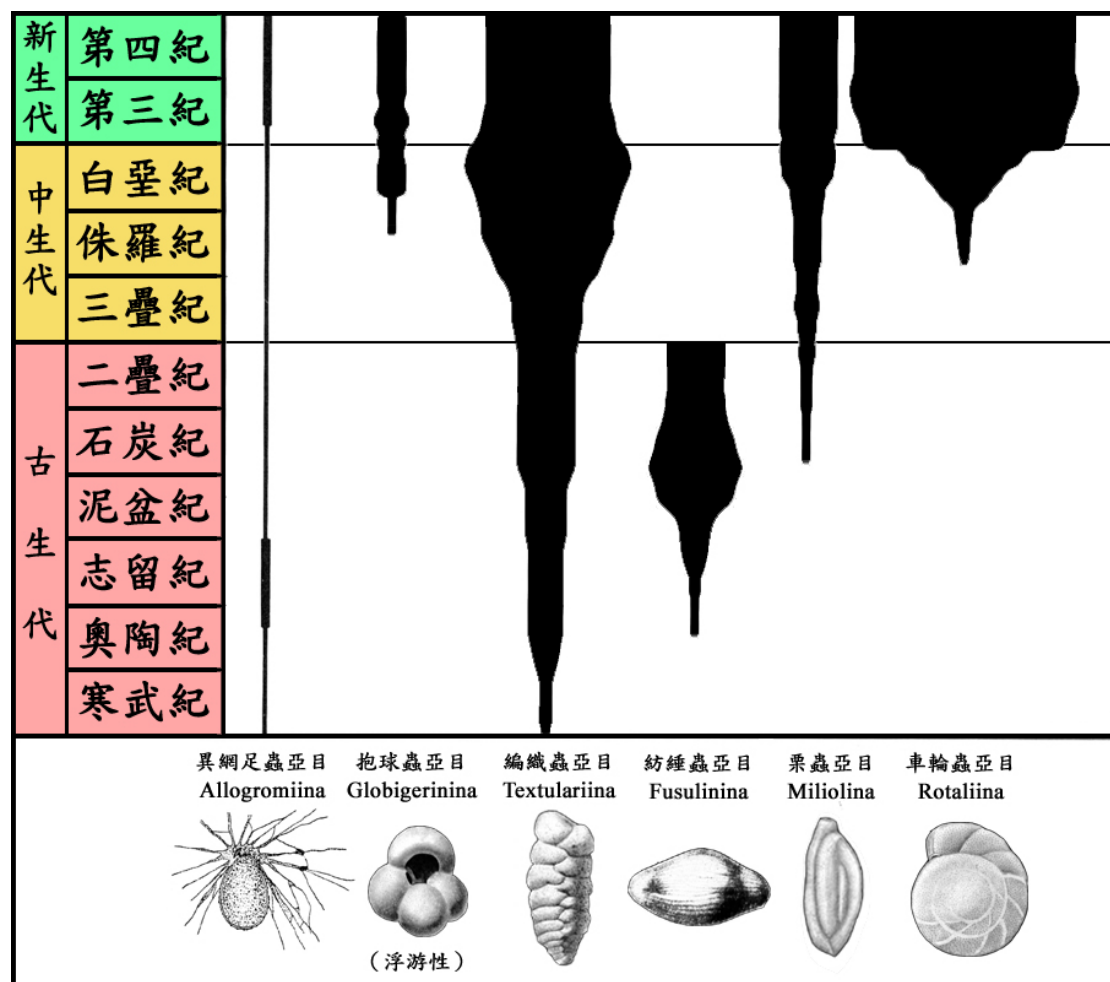
來到當代專研有孔蟲的中國科學院院士鄭守儀女士的研究室，會以為自己置身於一個富有創意的雕塑家的藝廊，在那裡陳列著琳瑯滿目，有如花瓶、串珠、水壺、喜餅、手榴彈、葡萄、煙管……等造型，放大至手掌般大小的有孔蟲殼體模型。有孔蟲的殼體從簡單的單一球形房室到複雜的旋捲狀都有（圖四 a），令人不禁驚嘆雖然尺寸迷你，但某些種類一例如台灣最古老的化石紡錘蟲類（fusulinid）<sup>13</sup>—構造複雜的程度，比起宛若故宮文物象牙球般層疊鏤空的放射蟲網殼有過之而無不及。有孔蟲以**世代交替**的形式繁殖，不同世代的殼體型態有差異<sup>14</sup>，更增加形貌的多樣性。此外，還有各式各樣的殼體裝飾物（圖四 b）以及口孔（aperture，指殼體最主要的開口，圖四 c）形式，光是描述這些殼體型態的專有名詞就足以編撰成書了<sup>15</sup>。五花八門的差異不但增添了美感，也提供分類上更細微的依據。經由鄭院士策劃下，在她的故鄉廣東省中山市三鄉鎮建立了世界上第一座有孔蟲雕塑公園，想欣賞這些美妙的自然藝術品的朋友，可以找機會去參觀。



圖四 幾種有孔蟲殼體型態：(a) 房室排列形式；(b) 殼體裝飾物；(c) 口孔類型<sup>16</sup>

如果有孔蟲開餐廳，菜單一定包羅萬象：沈積物中的有機物碎屑（**碎屑食性**）、細菌（**菌食性**）、矽藻及其他藻類（**草食性**）、放射蟲甚至別種有孔蟲（**肉食性**）、暈素不忌的**雜食性**、乃至於飯來伸「足」的**寄生性**，有些居住在淺層海水的底棲性與浮游性種類還具有**共生藻**，能行光合作用維生<sup>17</sup>，例如前文提過的星砂家族成員們就是如此。此外，也有能分泌毒液麻痺獵物<sup>18</sup>，或掠奪矽藻細胞中的葉綠體給自身使用<sup>19</sup>的狠角色；近年還發現將硫化菌保存在細胞中以適應特定化學環境的種類<sup>20</sup>。它們的生存策略，充滿了驚奇！

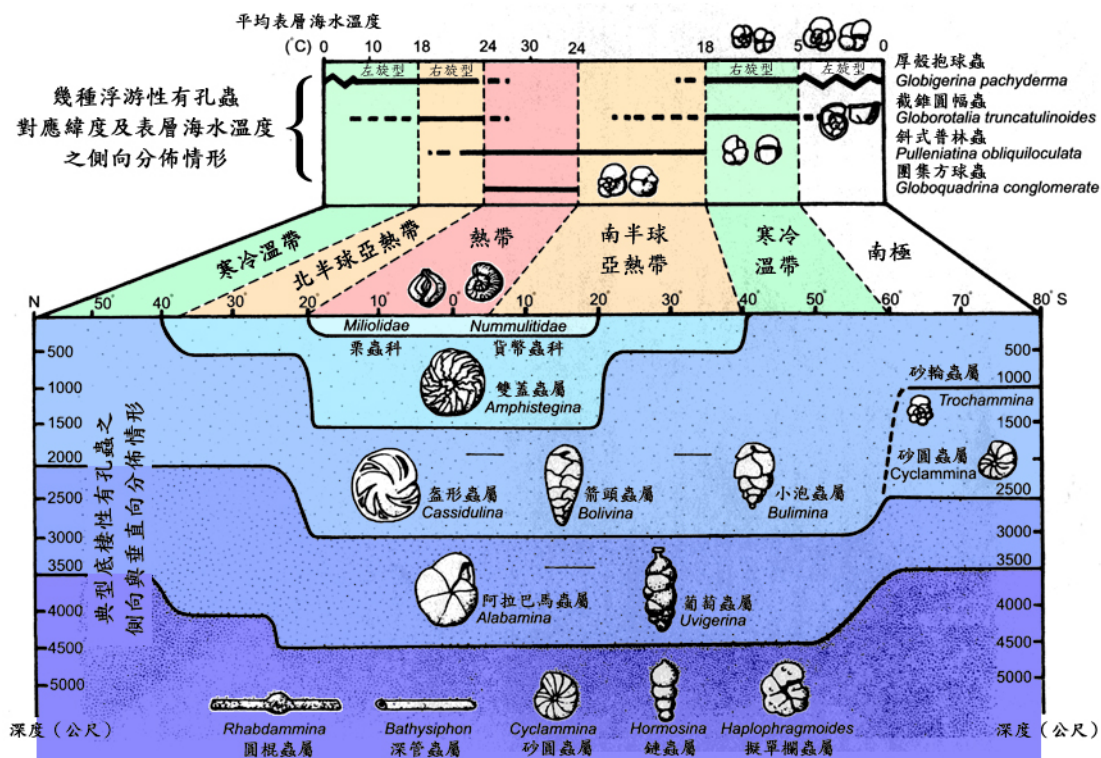
有孔蟲的存在時間跨越了整個顯生元，也就是**寒武紀到現代**共五億四千多萬年的漫長時光（圖五）。當然，有不少種類已經滅絕，例如前文提及的紡錘蟲類僅生存到二疊紀末期（也就是古生代最末期），而許多的貨幣蟲類在始新世末期都消失了。不同種類存在的時間差異，正可作為標記地層時代之用。



圖五 有孔蟲幾個主要亞目在地質時代中的分佈情形，黑色條帶的寬度代表物種數量多寡<sup>21</sup>

有孔蟲的生態也非常多樣化，雖然各物種偏好環境不盡相同，但不論是赤道或極區；淺海或深海；高氧或貧氧，除了陸地之外的各種環境中幾乎都有機會發現它們的蹤跡（圖六）。不像其他海生微體生物大多行浮游性生活，早期的有孔蟲

都是底棲性（居住在沈積物內部或表面）的，但到了侏羅紀中期，演化出了漂浮於海水中生活、稱為抱球蟲亞目（Globigerinina）的種類（見圖五）。從此，有孔蟲可分為兩大陣營：**底棲性與浮游性**，其勢力範圍幾乎囊括了整個海洋世界。



圖六 典型的底棲性與浮游性有孔蟲群落在現代海洋中的分佈情形<sup>22</sup>

那麼，這群征服了海洋的小蟲大軍是如何在地質學和海洋學上立下大功的呢？

### 蟲軍再臨：有孔蟲在地學上的應用

地質學不同於其他科學的特點在於它是極重視**歷史**的科學。說穿了，地質學中的地層學其實就是幫岩層排列順序的學問，一片片地層就像記錄了地質歷史的書頁，然而歷經漫長時間中風化作用和構造運動的影響，順序早已打亂了。

所幸，地球上居住著會隨時間發生不可逆轉的演化的生物，它們的遺骸有機會形成化石並保留在地層之中，彷彿替書頁標上了頁碼。最能有效地為地層註記時代的化石稱為**指準化石**（index fossil），必須具備以下條件：分佈範圍廣、生存期限長、演化速度快、容易辨認與鑑定。生態特性明確的化石還能指示沈積地層堆積時的環境，稱為**指相化石**（facies fossil）。

佔據海洋逾五億年，數量和種類皆多如繁星且具有多種生態的有孔蟲，無疑地兼具指準化石和指相化石的條件，可以用來指示沈積地層的堆積時代、古環境、古沈積深度和古生態。因此，不論是生物地層學、古生物學，或是最需要進行野外與岩芯的地層對比以找出儲油構造的石油探勘工作中，有孔蟲與其他同樣優異

的微體化石（如超微化石與放射蟲）向來是常規作業的要角。

至於在海洋學領域，有孔蟲更有不可撼動的地位，實際上正是它們催生了古海洋學：1957年艾米利亞尼（Cesare Emiliani）確立了測定浮游性有孔蟲殼體的氧同位素相對比值以推算海水溫度的方法<sup>23</sup>，終於使得海洋學家與地質學家希望能夠「大範圍地測定古海洋溫度變化」的宿願得以實現。

石灰質殼體的有孔蟲既生於海洋，其攝取的食物、在建造殼體時所取得的材料，無一不是來自海水，因此這些殼體就是有孔蟲生前的**海水狀態儲存庫**。隨著時間演進，地球環境變動所影響的溫度、冰川容積、海水面、洋流、初級生產力等等海洋物理與化學狀態的變化，被不同時期的海洋生物記錄下來，它們死亡之後沈降至海底被沈積物掩埋，進而提供了理論上連續的地質與海洋記錄。

古海洋研究上，有孔蟲的優勢在於擁有浮游性和底棲性兩種生活型態，可以同時獲得表層與底層海水的紀錄，比起其他僅有浮游性的微體生物自然略勝一籌。在整個海洋生物群落中，有孔蟲是分佈最廣泛的生物之一，能同時滿足全球性與跨時性的研究，隨著科技發展，科學家對這些取之不盡的化石可謂「蟲盡其用」：氧、碳、硼的穩定同位素，鎂、鋇、鎳、鋅、硫等元素對含鈣量的比例等等，都可用來作為古海洋水文與化學的指標<sup>24</sup>，吐露更多關於地球奧妙過往的故事。

有孔蟲，人類實際認識它們還不到兩百年的一群小巧玲瓏的水中精靈，卻共襄盛舉的推動了這段期間地質、海洋科學甚至石油工業的蓬勃發展，當代人類的文明，乃至探求地球過去與未來的渴望，其實都得力於它們「慷慨捐軀」呢！正如同其殼體建造了金字塔奇觀，在名為地球科學的知識金字塔中，同樣是重要的基石，沙粒般大小的有孔蟲並不起眼，但絕對是研究時不可或缺的一支勁旅呀！

#### 參考文獻與備註

- 1: 最大型的單細胞原生動物就是有孔蟲。目前發現最大者為直徑多達 19 公分的貨幣蟲化石，參見 Pavlovec, R. (1987) Svetovni record med foraminiferami, *Proteus* **49** (5), 167-169，或網站 [http://www.sgu.se/hotell/progeo/news/98\\_1f/foramin.html](http://www.sgu.se/hotell/progeo/news/98_1f/foramin.html)。
- 2: Lipps, J.H.(1981) What, if Anything, is Micropaleontology?, *Paleobiology* **7** (2), 167-199.
- 3: 擷取自 [國家地理學會照片網站](http://photography.nationalgeographic.com/photography/wallpaper/pyramids-of-giza_pod_image.html)（網址：[http://photography.nationalgeographic.com/photography/wallpaper/pyramids-of-giza\\_pod\\_image.html](http://photography.nationalgeographic.com/photography/wallpaper/pyramids-of-giza_pod_image.html)）。
- 4: 擷取自網站 <http://www.paleontology.uni-bonn.de/langer/NUMMULITEN.htm>。
- 5: Cifelli, R. (1990) *A History of the Classification of Foraminifera (1826-1933)*, Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication No. 27, 1-88.
- 6: 報告書內容與圖版可參閱網站 <http://www.hmsc.19thcenturyscience.org>。

- 7: Loeblich Jr., A.R., Tappan, H. (1988) *Foraminiferal Genera and their Classification*, Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- 8: granuloreticulate pseudopodia。參見 Lee, J.J., Anderson O.R. (1991) Cytology and fine structure, in *Biology of Foraminifera*, Chapter 2, Academic Press, London。
- 9: Cavalier-Smith, T. (2003) Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa, *European Journal of Protistology* **34** (4), 338-348.
- 10: 本表部分取材並修改自 Armomstrong & Brasier (2005) *Microfossils* 2<sup>nd</sup> Edition 書中之 Fig 15.3，原書第 146 頁。有孔蟲圖片引用自註解 7 提過的《*Foraminiferal Genera and their Classification*》一書之圖版 (Loeblich Jr. and Tappan, 1988)。
- 11: Murray, J.W. (1991) *Ecology and Palaeoecology of Benthic Foraminifera*, Longman Scientific & Technical.
- 12: 修改自 Armomstrong & Brasier (2005) *Microfossils* 2<sup>nd</sup> Edition 書中之 Fig 15.9，原書第 154 頁。
- 13: 顏滄波，盛健君，耿文溥 (1951) 臺灣變質雜岩中含紡錘蟲石灰岩之發現，臺灣省地質調查所彙刊第三號, 23-26。令人遺憾的是，這些化石保存狀況不佳難以進一步鑑定，且標本已遺失。關於紡錘蟲類的精緻型態與化石外觀可以關鍵字「Fusulinids」上網搜尋。
- 14: 主要可分為胎室 (proloculus，第一個房室) 大的**巨球型** (Megalospheric) 以及胎室小的**微球型** (Microspheric) 兩種型態，參見 Lee, J.J., Faber Jr, W.W., Anderson, O.R., Pawlowski, J. (1991) Life-cycles of foraminifera, in *Biology of Foraminifera*, Chapter 9, Academic Press, London.
- 15: 關於各種有孔蟲型態的專有名詞解說，可參考圖文並茂的英文網站：[http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2006\\_M02/](http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2006_M02/)。
- 16: 這張圖所陳列的只是節錄的示意圖，除此之外還有更多複雜型態，請參考註解 14 之網頁。
- 17: Murray, J. (2006) *Ecology and Applications of Benthic Foraminifera*, Cambridge University Press.
- 18: Langer, M.R., Bell, C.J. (1995) Toxic foraminifera: Innocent until proven guilty, *Marine Micropaleontology* **24**, 205-216.
- 19: Bernhard, J.M., Bowser S.S. (1999) Benthic foraminifera of dysoxic sediments: chloroplast sequestration and functional morphology, *Earth-Science Reviews* **46**, 149-165.
- 20: Bernhard, J.M. (2003) Potential Symbionts in Bathyal Foraminifera, *Science* **299**, 861.
- 21: 有孔蟲圖片引用自《*Foraminiferal Genera and their Classification*》一書之圖版 (Loeblich Jr. and Tappan, 1988)。
- 22: 翻譯自 Armomstrong & Brasier (2005) *Microfossils* 2<sup>nd</sup> Edition 書中之 Fig 15.10，原書第 156 頁。不過，如果是「物種」的層級來看，能夠遍佈全球海洋的底棲性有孔蟲非常少，有興趣的朋友可以參考 Murray, J.W. (2007) Biodiversity of living benthic foraminifera: How many species are there?, *Marine Micropaleontology* **64**, 163-176.
- 23: 詳情可參考汪中和博士 1992 年於《科學月刊》第 256 期發表的〈[地質溫度計—氧同位素與古氣候](#)〉一文。實際上氧同位素並不是海洋良好的「溫度計」，因為海水的同位素比值受到「冰川」的影響更大。
- 24: 魏國彥 (2003) [小化石記錄大氣候](#)，*科學發展*，第 **369** 期，6-11 頁