

地質年代中的生物群相更替

■ 李世緯

巨大的環境變遷造成物種的消失與之後再一次新形態生物的快速出現，表現在生態環境中就是生物相的改變，化石類別也由這一群換成另外一群。

地球表面上有許多化石，這些有別於一般正常形狀的石頭很自然地引起人們的注意。從遠古時期開始，不同的民族就有許多因為化石而引申出來的傳說、神話與信仰。其中很多內容以現今的觀點來看其實是屬於人類學或文化範疇，儘管重要但並不屬於古生物學領域。古生物學是奠基在生物學與地質學上的一門自然科學，本文要討論的是符合現代自然學科含意的科學觀點。

17 世紀丹麥的神學與自然科學家斯坦諾（Nicolaus Steno, 1638-1686）觀察到位於海拔數百公尺高的山丘上有許多海洋生物化石，他覺得很奇怪，離海水如此遠的地方為什麼有海洋生物的痕跡，遍尋聖經之後他相信這一定是四千多年前那一次大洪水沖刷的結果。

不過隨著人工不斷地挖掘，貝殼、海綿、珊瑚等化石陸續出現，數量似乎又遠遠超過一次洪水沖刷可能的份量，因此他漸漸傾向於另一個想法，也許這些生物可以直接在岩石中生長。事實上也挖掘到各種尺寸的貝殼，這不正代表著發育中的不同階段嗎？

從中古世紀到近代的歐洲，因為聖經的宇宙觀，科學家對古生物的基本看法與現今有很大的差別，其中最顯著的大概是聖經式的觀點——不容許物種滅絕，因為上帝造物之後物種（含地形地貌）不會改變，當然就不會消失。當時的自然科學研究者（通常是一些神學家們）面對這些明顯與現今物種外觀差異甚大的化石物種時，他們通常的解釋是：這些現今找不到的生物群一定還存活在世界的某個角落，只不過沒有找到活體罷了。

這個物種不會消失只是存活於世界某個角落的基礎思想，隨著歐洲航海技術的日益精進，以及科學研究逐漸遍及世界各個角落，而漸漸地被人們質疑。一直到 19 世紀法國博物學家居維葉（Georges Cuvier, 1769-1832）提出了頗具說服力的證據之後，這個物種會滅絕的假說才普遍被學者接受。



海洋生物化石（圖片來源：種子發）

居維葉對古生物學的影響甚巨，他對化石的看法與解釋已經具備了現代科學的意義。他認為地球在綿長的地質年代中不斷地、一次又一次地遭遇災難，使生物物種消滅殆盡，而新物種在每一次災難後就重新創造一次。這個學說影響所及，當時許多生物學家都在尋找這每一次創造的動力。諷刺的是，居維葉是一個堅決反對演化理論的學者（演化理論當時以拉馬克最具代表），但是居維葉的研究成果、研究方法與學說（如比較解剖學研究）卻被後世眾多的演化學者認為是演化理論成立的有力證據。

故事可以從寒武紀說起

19世紀英國劍橋大學地質學家塞維克（Adam Sedgwick, 1785-1873）有一項十分有趣，並且以後世的觀點而言是非常重要的研究。他發現有一個區域蘊含了非常豐富的化石，重點是這些化石樣貌特殊，不只跟現今生物差異很大，就算是與其他地區找到的化石相比也十分奇特。他長年收集這些特殊的化石並且分門別類，經過數十年的努力，這個化石收藏愈形豐富，以至於在世界其他地區如果有類似的化石發現時，科學家經常以這個館藏當成比對的模式。

1835年，塞維克正式以這個收藏的發現地威爾斯的拉丁文名稱 *Cambria* 來命名這個地層，中文名稱寒武紀是由日文音譯漢字化而來。因此寒武紀這個地層的定義隱含著這些生物存活的地質年代，這樣也就開啟了一個古生物學的傳統，經常是以特定生物相的出現與消失來定義一個地質年代。隨著研究的深入，關於這個生物相出現的年代，從最早估計的距今6億年前，修正為5億7千萬年，再修正為距今5億4千萬年前。

寒武紀大爆發

地球形成至今約46億年，不過在這段綿長的歷史中，到距今5億4千萬年前的寒武紀才出現化石紀錄。寒武紀之前統稱為前寒武紀的整個40億年間，並無任何生命的化石跡象（不過卻存在著生命的化學跡象，最早甚至可追溯到距今約30億年前）。在一個較短暫（約500～1,000萬年）的時間裡，化石突然出現在地層中，而且一出現幾乎就包含了現今生物世界的各大類別，也就是植物、腔腸動物、軟體動物、節肢動物、棘皮動物與脊椎動物。這個地質史中瞬間的大發生，就稱為寒武紀大爆發。



恐龍模型（圖片來源：種子發）

不同時代的科學家對這個奇異的現象不斷地提出解釋，即便現代的科學證據似乎也還無法釐清其中的所有細節，不過大致上可以分成以下兩大類假設。

生物間的競賽——在寒武紀大爆發之前，生物以一種穩定但十分緩慢的速度演化著。當時已經出現了原始的多細胞生物，不過這類簡單群落式的多細胞物種在環境中並無太大的生存優勢。一直到可以自主運動的生物形式出現之後，物種間突然出現了激烈的競爭，尤其是緊接在後捕食形式的生存策略更加速了這個競爭的壓力，因此在很短的時間內快速演化出多樣的物種。另一方面，生物體為了運動與保護功能而形成的內外骨骼，又大大增加了留下化石紀錄的機率。

環境中的非生物因素——雖然大型多細胞物種以及具有硬體物質（比如內外骨骼）的生命體在競爭中有很大的優勢，不過直到寒武紀時的海洋環境才允許這樣的生物體出

現。換句話說，前寒武紀的海洋環境中缺少某些關鍵因子，以至於限制了大型多細胞物種與硬骨形式生命體的形成。這關鍵因子是什麼？比如說海水中的含氧濃度、鹽度或溫度等都有可能，其中又以海水中含氧濃度最被廣泛討論。

科學家把寒武紀大爆發之後的 5 億 4 千萬年再細分成數個時期，分別是古生代包含：寒武紀、奧陶紀、志留紀、泥盆紀、石炭紀、二疊紀，接著進入中生代包含：三疊紀，侏羅紀、白堊紀與最後的新生代，而每一個時期之下可以再細分成更多的子世代。

當然這個分類與命名系統並非一直不變，在約 200 年的古生物學歷史中幾經修改。例如 19 世紀末以前並無奧陶紀這個單位，而是涵蓋在志留紀之中，後來再區隔成下志留紀，1879 年之後再獨立出來成為奧陶紀。又例如在 20 年前的教科書中依舊會提到第三紀與第四紀，現今都已合併成新生代（Cenozoic）。

然而科學家區分地質年代的根據是什麼？為什麼白堊紀長 7,500 萬年而志留紀卻只有 2,500 萬年？既然是科學家人為訂年，為什麼不乾脆定義成整數年（5 億 5 千萬年—5 億年—4 億 5 千萬年）？可見年代區隔有它自然界的法則，而非全然依靠人為主觀，那這個自然法則是什麼？

很明顯地，不同的時期所代表的是差異甚大的生物相，這是在化石觀察上很顯而易見的一個現象。換句話說，在同一個時期之內，生物只以一種穩定而較緩慢的速度改變著。突然之間原有的標準化石類別消失了，取而代之的是一群新形態的化石類別，如果改變達全球規模就有可能定義成下一個地質時期。

這個劇烈改變的誘因經常可能是全球性的環境變遷，或者武斷一點可稱為大災難。巨大的環境變遷造成物種的消失與之後再一次新形態生物的快速出現，表現在生態環境中就是生物相的改變，即化石類別由這一群換成另外一群。這樣形式的全球變遷 / 大災難在地質史中多次出現，甚至因為這樣的劇變才造成現今多樣的生命世界。

大規模滅絕

關於全球規模的變遷 / 災難在地質史中發生的次數，地質學者的意見不一。一般看法認為，在距今 10 億年間，達到這規模的大滅絕事件大概發生了 5 到 12 次，最為人熟知的當然是白堊紀結束時，那一次導致恐龍滅絕的地質事件。不過如果以滅絕威力而論，距今 2 億 5 千萬年前二疊紀結束 / 三疊紀開始（也就是古生代結束，

中生代開始）那一次的大改變，力道最為劇烈。甚至有研究顯示，當時 90 % 的生物種類都無法存活下來，倖存者快速演化爭取成為下一個世代優勢種的位置。

地質史似乎透露了一種演化的模式，單純物種個體上的演化並不能引起生物相的大變動，還必須配合環境的劇烈改變。它導致獨占生態系的顯生物種大量消失，清出生態空間之後引起下一波的激烈競爭。哺乳動物的發展就是最簡單易懂的例子。遠在恐龍消失之前很長一段時間，就已經有發展完全的哺乳動物了，不過在生態空間被大型爬蟲獨占的長時期中，哺乳動物始終局限在一個小角落裡，一直到生態空間被淨空之後，才以一種極快的速度填補原本屬於恐龍的生態位置。

滅絕是有選擇性的，以恐龍消失那一次為例，最劇烈的改變發生在陸地與海洋大型動植物。但並不是所有的生物都遭受等同的命運，比如說對淡水生態尤其是淡水魚類，就幾乎沒有任何影響。又比如說距今 1 億年前也就是約下白堊紀結束的時候，昆蟲世界發生了翻天覆地的大改變，其原因應該是植物世界的大改變。這個時期被子植物大發生，並且在許多區域取代了原有的裸子植物（註：被子植物大約在三疊紀就已出現，不過一直只占狹小的生態空間）。

而又因為昆蟲與植物的緊密關係，舊世界的昆蟲因此滅絕，現代昆蟲出現。這一類區域式或特定類別生物滅絕的實例，在地質史中俯拾皆是。突然間某個海域小型的錢幣蟲通通消失了，這也許跟海水溫度遽降有關。

**地質史似乎透露了一種演化的模式，
單純物種個體上的演化並不能引起生物相的大變動，還必須配合環境的劇烈改變。**

3,400 萬年前北美大陸大型的草食哺乳動物滅絕了，小型者卻存活下來，可能的原因是禾草生態改變，C3 植物大量被 C4 植物取代，咀嚼植物產生更酸的酸液蛀蝕動物牙齒所致。但是事實上所有的草食動物都受到影響，只不過小型動物繁殖周期較短，使其能夠在牙齒蛀光前綿延下一代，大型者通常在達到繁殖年齡前就因蛀牙而餓死，存活下來的再慢慢演化出抗酸齒冠。此外，存活下來的小型草食動物則快速地競爭 / 遞補清出來的大型草食動物生態區域。

生物物種滅絕

一個物種隨著時間前進會面臨三種命運：以同一個物種的形式存在、變成另一個新種、滅絕。不只生物個體有存活的年限，生物物種也大致有一個存在的年限。一般認為任何一個物種不太可能永遠抵抗環境變遷，然後永不改變地存活著，只有愈簡單的生命形式比如原始的氰酸菌、病毒、細菌，才可能不改變地存在數十億年以上。

相較於前述那一類環境大改變，然後引起許多物種同時消失的大規模滅絕，任何一個時期都有物種因衰老而消失，這種稱為背景滅絕的尋常演替是另一種物種滅絕的形式。這些因物種競爭而在非災難時期發生的背景滅絕於地質年代中的力道有多大（也就是說在一定時間內有多少物種滅絕），一直是科學家很感興趣的課題。

目前的估計值還不精準，有些假設認為大致是以一年消失一個物種為平均值，不過即便是這個比例，依舊普遍認為是一個過高的估計速率。在這裡借題延伸，從西元 1900 年至今也不過 115 年而已，請問這 115 年間消失了多少物種？



三葉蟲（圖片來源：種子發）

地質史中有一個隱約可見的模式，一個（或一類）物種出現、緊接著快速增長、迅速擴散，慢慢地會抵達適應上的高峰，也就是生態分布最廣的時期，維持一個或長或短的時間後開始衰退，最後進入殘存時期。也就是說即使物種依舊存在，但是在環境中漸漸無法有生態角色，最終滅絕。

以三葉蟲為例，古生代（Paleozoic）可以看成是以三葉蟲來定義的，古生代開始於三葉蟲的出現而終止於三葉蟲的消失。在底層古生代（=寒武紀+奧陶紀）三葉蟲綱出現隨之大爆發，演化出許多的目、科、屬、種，占領了大部分的生態空間。進入中層古生代（=志留紀+泥盆紀），因為菊石類動物的捕食，三葉蟲不再能獨占大部分的生態空間。為了抵禦天敵，這時的三葉蟲演化出防禦措施（即能夠捲曲以保護腹部），而不具防禦功能的舊三葉蟲很快地就滅絕了。

在這時期的三葉蟲不斷地消退、不只是物種種數與個體數量上的遞減，還包括

地質年代證據顯示地球環境處於一個永遠變動的過程中，溫度、氣候、降雨量等所有的因素都在變動。

生態分布上的縮小。進入上層古生代（＝石炭紀＋二疊紀）後，三葉蟲已經非常稀少了。有趣的是，整個上層古生代長達約 1 億年的綿長歷史中，三葉蟲還是有新種出現，不過數量非常稀少。這似乎隱藏著一個含意，當生物類群進入後期時，它演化出新種的能力也被限制。

環境劇變的形式

環境劇烈改變的形式並不一定都像大災難。在電視電影中，很喜歡把地質史中的生態轉變跟天崩地裂式的大災難連結起來，事實不一定是這樣。隕石撞擊地球、大地震、大洪水、火山大爆發、核子彈大戰等當然可能引起生物大滅絕，但反過來說，會引起類似生物連鎖死亡的事件，有些其實相當的寧靜平和。

20 億年前當空氣中游離形式的氧氣濃度漸高時，對當時的生態環境也是一個大災難。當時的單細胞生物被氧化、灼傷、大量死亡，以至於這些現今被稱為厭氧細菌的生命形式只能躲在環境中沒有氧氣的角落生存。

石炭紀最顯著的就是陸生大型植物的出現，這些巨大的植物吸走大量空氣中的二氧化碳，也造成了石炭紀後期地球溫度遽降。另外，板塊漂移也是一個氣候改變的重大原因，岡古大陸的結合與分裂都會造成氣候的劇變。原本的內陸變成海濱，原本的海濱變成內陸，這些都可能超出生物與生態適應的能力範圍。

地質年代證據顯示地球環境處於一個永遠變動的過程中，溫度、氣候、降雨量等所有的因素都在變動。現今地球整體生態系面臨的問題是：這個因人類所引起的改變過於激烈，並且已經超出地質變動的正常範圍，所有的難題在這 200 年中突然出現。研究化石告訴我們，我們無法改變地質的變動，但要管好人類對地球的影響。

李世緯

國立海洋科技博物館研究典藏組

深度閱讀資料

Stanley, S. M. (1987). *Extinction*, W. H. Freeman, San Francisco.

Cutler C. (2003) *The Seashell on the Mountaintop: A Story of Science Sainthood and the Humble Genius Who Discovered a New History of the Earth*, Cambridge University Press.

愛德華·拉森（2004），了不起的演化論（陳恆安譯），左岸文化事業有限公司，新北市。