

跨越起源：滅絕、化石與演化

瘋完愛因斯坦，瘋達爾文！

文／程延年

摘要

「物競、天擇、適應、存活」八字箴言，不似數學程式 $E=mc^2$ 的簡約動人，卻是一代宗師梅爾 (Ernst Mayr) 在百歲高齡發表「什麼使得生物學如此獨特？」專書，竭盡所能想釐清的「演化生物學」本質。

時光推移，回到 1984 年 5 月 31 日，英國「Nature」期刊登載了歐陸演化生物學首席 John Maynard Smith 的短文：尊位上的古生物學。結語寓意深長——古生物學者在高桌／尊位上 (High Table) 缺席太久了，歡迎歸隊！這可是大師、長者溫馨的召喚？這篇短文是源於美洲演化古生物學巨擘古爾德 (Stephen Jay Gould) 在劍橋大學系列講座的迴響。打從半個多世紀前，古生物學家辛普森 (G. G. Simpson) 側身於 1940 年代崛起的「當代整合」理論中，成為建構的工程要角，發表「演化中的節拍與風格」，總結古生物學的化石證據，與演化論中「自然汰擇」及「地理物種起源」機制，若合符節。從此，半個多世紀，任何古生物學者輕率又魯莽的想要對演化理論提出任何貢獻時，總是被種群遺傳學家打發走開，去找另一件化石吧，別來煩我們這群大人！

關鍵詞：起源、滅絕、化石、演化、寒武紀大爆發

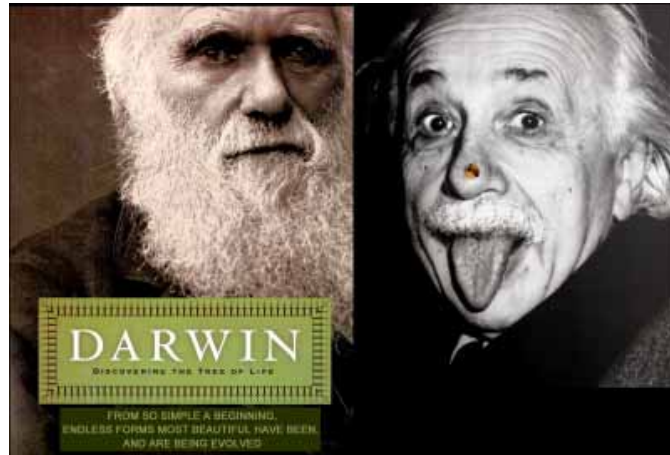


圖 1. 愛因斯坦與達爾文

「物競、天擇、適應、存活」八字箴言，不似數學程式 $E=mc^2$ 的簡約動人，卻是一代宗師梅爾 (Ernst Mayr) 在百歲高齡發表「什麼使得生物學如此獨特？」(2004, 劍橋出版) 專書，竭盡所能想釐清的「演化生物學」本質 (圖 1)。

時光推移，回到 1984 年 5 月 31 日，英國「Nature」期刊登載了歐陸演化生物學首席 John Maynard Smith 的短文：尊位上的古生物學。結語寓意深長—古生物學家在高桌／尊位上 (High Table) 缺席太久了，歡迎歸隊！這可是大師、長者溫馨的召喚？這篇短文是源於美洲演化古生物學巨擘古爾德 (Stephen Jay Gould) 在劍橋大學系列講座的迴響。打從半個多世紀前，古生物學家辛普森 (G. G. Simpson) 側身於 1940 年代崛起的「當代整合」理論中，成為建構的工程要角，發表「演化中的節拍與風格」，總結古生物學的化石證據，與演化論中「自然汰擇」及「地理物種起源」機制，若合符節。從此，半個多世紀，任何古生物學者輕率又魯莽的想要對演化理論提出任何貢獻時，總是被種群遺傳學家打發走開，去找另一件化石吧，別來煩我們這群大人！

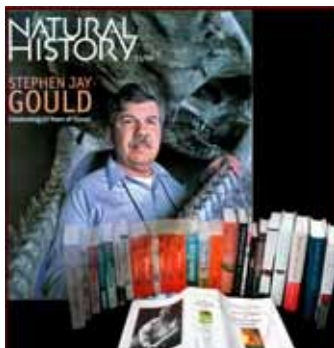


圖 2. 古生物學大師—
古爾德

古爾德卻在寧靜的湖水中，投下了第一顆深水炸彈！「點斷平衡理論」(暱稱為“punk eek”)，衝擊著「線系漸變論」一個半世紀核心的信仰，同時儼然成為在階層性選擇與巨觀 (宏觀) 演化的一個嶄新觀點之基石。化石記錄呆滯現象 (stasis) 的延續千萬年不變，試圖解體「分子鐘」規律地敲響分子生物學者的心靈深處。而偶發事件意外結局 (contingency) 的概念，強調了演化乃伴隨著驟然發生的大霹靂，而非長引信、拖延的輕嘆啜泣。古爾德誠然在他短暫卻耀眼的一生中，從一位科學家逆流向上、力爭奮進，羽化登仙而成為一位思想家 (thinker) (圖 2)。

達爾文的困境與歷史軌跡的變遷

「物種源始」全然根植於現生生物群的證據，加以論述辯駁。針對於化石記錄，達爾文花了整整兩個章節，娓娓道來，抱歉於化石記錄的不完整，並且隱隱的認定，似乎化石不足以支持他本質上全新思維的演化概念。這裡有著他摯友良師—地質學之父，萊伊爾在「地質學原理」一書中，水成論、漸變論、古今同一律思維的深沉影響！1859 年的無助迅即改觀—1860 年，在德國侏羅紀地層中發現第一根始祖鳥的羽毛化石（圖 3）；1870 年代，在北美與歐陸發掘一系列變異的古馬化石；1900 年之前，最古早的爪哇人現身了！洞察化石記錄的不完整，以及在寒武紀開始，生命的突然、爆發式的出現。那一群有著複雜眼睛構造的三葉蟲們（圖 4），凝視牠們複眼的眸子，讓達爾文困惑不已。不完整、不完整，假若化石記錄完整連續，達爾文有些輕率、錯誤的歸諸於化石記錄必然符合他漸變的核心思維。對嗎？



圖 3. 始祖鳥—化石中的蒙娜麗莎

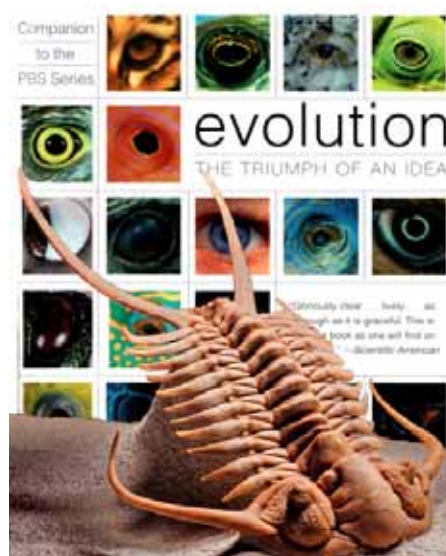


圖 4. 演化—發現 6 億年前三葉蟲複眼的奧秘

歷經一個半世紀，走過種群遺傳學，在 1930 年代引信的點燃，三位巨人的加持 (Sir Ronald Fisher, J. B. S. Haldane & Sewall Wright)，與三本巨著的敲擊—遺傳論與物種源始 (Theodosius Dobzhansky, 1937)、分類學與物種源始 (Ernst Mayr, 1942)與演化的步調與風格 (George Gaylord Simpson, 1944)。朱利安·赫胥利稱這種嶄新的匯整是「當代整合」或稱「新達爾文式整合理論」。物換星移，歷史變遷的軌跡，浮現了嶄新的挑戰。一是拉馬克的幽靈再現，天生基因 (Nature) 與後天教養 (Nurture) 之辯；二是中性主義與垃圾 DNA (85~97%) 的意涵，分子鐘的調撥與少數調控基因、Hox 基因的主宰大局；三是巨觀演化與演化發育生物學 (Evo Devo) 的嶄新發現與洞悉。這讓古生物學家結合演化生物學家重新思索：種的發生是點斷或是漸變？多樣性的變化是隨機還是命定？大滅絕事件是災變、漸變，或者階梯式？巨觀演化與微觀演化是雙人舞的同步同式？高層級(門

類)分類單元的起源是突然發生,或者是未保存過程的初始階段狀態而已?針對新達爾文主義的觀點,當前的辯駁焦點在於制約問題 (constraints)—果真存在中間型、失落的環節;偶發事件 (contingency) 與趨同演化 (convergency) 的辨與辯;非適應演化議題—自然汰擇是獨存、唯一的機制嗎?選擇層級單元議題—從 DNA 分子、染色體、細胞、生物個體、種群、物種到種的群落,「自私的基因」是終極的答案嗎?化石到底怎麼說?

150 年來古生物學家在做些什麼?

史密斯「尊位」的隱喻,歡迎古生物學家歸隊、上座,展開辯駁。擂臺擺妥,兩方人馬各據高桌的一方。左側是被冠上「超激進達爾文主義」(Ultra-Darwinism)的忠誠信仰者:像是英國首席,博學者 J. B. S. Haldane 的入室弟子 John Maynard Smith; 牛津大學、英國家喻戶曉的 Richard Dawkins; 紐約州立大學的 George Williams 等。右側對峙的,剛好都是古生物學家或者更貼切的說為博物學家 (naturalist): 像是美國首席,哈佛大學的 Stephen Jay Gould; 美國紐約自然史博物館的 Niles Eldredge; 提出效應假說、重組脈動假說的 Elisabeth S. Vrba 等。在演化議題論述與詮釋上,兩方人馬顯然以截然不同的趨近方式去解析—純然基因主導的化約主義,與純然全域觀、地質時間、巨觀變動的模式與趨勢,分別加以詮釋。

150 年以來,回應著道博任斯基 (Theodosius Dobzhansky, 1973) 的名句:生物學唯有在演化的光照下,才具有了深義。也依循著演化理論軌跡的推移、變遷,站在十字路口的古生物學,於 1970 年代前後,有了革命性的變革。仰望著 1950~1960 年代支序分類學的重大革命 (Willi Hennig, 1950/1966 英文版); 1960 年代崛起的分子種系發育 (molecular phylogeny); 1990 年代 PCR 科技突破,迅速解讀 DNA 的圖譜—古生物學者從傳統、焦點於無脊椎動物每個門類化石的分類與解剖構造描述,那是承襲著幾個世紀的傳統,讓古生物學冠上了勞役、苦工式的壞名聲,也貼上了集郵票式的笑談。天蠶三變,從集郵客、要變革,到揭竿起義搞革命!古生物學者開始關注於化石記錄,徵顯於更寬闊理論層面上的諸多議題:化石能夠或者不能夠告訴我們些什麼?化石記錄的解析度有多差,或者有多好、多完整?能顯示演化的節拍與方式嗎?大滅絕的形式到底徵顯了什麼?

1972 年,點斷平衡理論發表 (Niles Eldredge & Stephen Jay Gould, 1972), 無端攪亂了一池春水 (圖 5)。驟變的發生,呆滯的延續存活,從此爭論不休! 1975 年,創刊了「Paleobiology」期刊 (Tom Schopf & Ralph Johnson), 成為最專業、最佳理論的園地; 1975 年, Steven Stanley 首先提出「種選擇」模式,開啓了演化理論中述及巨觀演化的議題。接踵之後,發表了「巨觀演化: 模式與作用」專書 (1975), 第一版封面, 讓人憐愛的貓熊啃竹圖, 讓我們這一群異鄉留學的漂泊客格外有所感受。1980 年,「科學」期刊發表了彗星撞地球, 毀滅了恐龍一族, 驚世駭俗的論文, 引發全球大滅絕的興味! 七〇年代激起的火花, 星火燎原, 一發不可收拾。幾個案例, 或可一窺其貌。



圖 5. 點斷平衡與演化理論的結構

寒武紀大爆發：生命演化的大霹靂？

寒武紀大爆發是當代演化生物學家的各個門派，為之困戰不已、聲嘶力竭，爭辯動物起源之謎。突然之間，多細胞生物化石浮現在寒武紀岩層的基底，喚起了「大爆發」的隱喻。三位查理士 (Charles) 涉足其間，班班可考。1869 年，達爾文 (Charles Darwin) 為前寒武／寒武紀界限中，動物化石爆發式出現，懊惱不已。他深受 1830 年萊伊爾 (Charles Lyell) 所提出，地球演變是緩慢而逐漸堆疊的概念影響—漸變的論點與驟變式化石的浮現，是致命的兩難抉擇。第三位查理士現身，1910 年瓦寇特 (Charles D. Walcott) 這位史密森自然史博物館首任館長，發掘到伯吉斯頁岩中 (Burgess Shale) 豐富而多樣的寒武紀化石群。他認定這種化石爆發式的出現，是肇因於化石記錄的斷簡殘片，也就是說我們翻閱著一本殘缺不全的地球大書。他稱這個缺失的鴻溝冊頁為「里帕連期」(Lipalian Interval)，拉丁文的原意即為「失落的間隙」(圖 6)！



圖 6. 寒武紀大爆發：生命演化的大霹靂。

創生論者愛極了寒武紀大爆發的概念，因為它來無影去無蹤，挑戰著演化論共同祖先型的深層核心思維。幻想豐富、狂熱的生物學者，同樣擁抱著這個概念，似乎這裡有著田園式純樸的夢想時光之靈氣。他們申論：生命擁有著明顯迥異的演化步調，在進入到一個嚴肅的延續至今的「功利主義」生態體系之前，演化具有一個先前「離經叛道」的盛大酒宴，那是一幕幕跳躍狂歡的即席演奏。就在多細胞的生命形式創新發明之後的瞬間，一個巨大演化創新的迸裂，向四面八方輻射推展，我們幾乎可以感受到多細胞生命快樂無比、試圖以各種可能方式，進行多樣性分支，就像是一場場狂野的競舞，輕率無比的探索。

在化石寶庫中 (Fossil Lagerstätten)，伯吉斯頁岩，或者繼之其後發掘、錦上添花的澄江生物群，並非獨特、唯一 (圖 7)。然而在探究「演化」與「化石」



圖 7. 澄江生物群：絕妙的生命。

的聯姻中，卻是一只聖杯，一幅聖像 (icons) — 一如達爾文的喙雀 (finches)，探究適應，成為聖杯；或者近代實驗室中果蠅 (*Drosophila*) 成為分子生物學探究的聖像。隔著大西洋的鴻溝，北美洲的古爾德與劍橋的摩里斯 (Simon Conway Morris) 同樣愛極了伯吉斯。除卻二本專著圖錄—伯吉斯 (Harry Whittington, 1985) 與伯吉斯頁岩化石群圖錄 (E. G. Derek etc., 1994) 而外，1989 年，古爾德發表了「絕妙的生命：伯吉斯頁岩與歷史的特質」一書，掀起了一場風暴，也引領了一股風騷。他藉著伯吉斯奇特無比的化石群，引申其對生命演化歷程的關鍵推手 — Contingency。生命，誠然是一連串偶發事件的意外結局：假若重新倒帶，生命演化的歷程不必然會重演那一齣劇碼！Wonderful Life！1998 年，摩里斯發表了「創生之嚴酷考驗：伯吉斯頁岩與動物的崛起」專書。身為化石群的研究者首席，摩里斯駁斥了古爾德的核心概念，而提出制約性 (constraint)、宇宙律與趨同演化 (convergency) 的詮釋—假若重新倒帶，生命演化的歷程，極有可能依然如是，擁有心智的靈長類一支，智人的我們依然崛起而出。這就是接續在 2003 年，摩里斯所發表「生之道：孤獨宇宙中，無可避免的智人」專書的旨義。在美國紐約「自然史」期刊，1998 年 12 月號，專文刊載了「伯吉斯頁岩的大攤牌：挑戰 (劍橋的摩里斯) 與回應 (哈佛的古爾德)」。兩位要角針鋒相對，餘波未平，

正聲卻已成為絕響，古爾德以六十英姿早逝。到底生命演化的歷程是偶發事件的意外結局？還是趨同演化的歷史制約、命定？古生物學家在審視「不語的化石群」(fossils are mute)，提呈了另類可能的假說，讓我們著迷深思。

大滅絕的大震撼

達爾文的聖經，探究物種的「起源與發生」。直到一個多世紀之後，若普(David M. Raup, 1991) 才首度嚴謹的發表「滅絕：基因不佳？還是機運不佳？」專書，脫困未知生、焉知死的框架侷限，探究物種發生的另一個陰暗面相：物種為什麼大規模、多樣性、瞬間同時的、可能週期性的滅絕了？1980年6月6日美國「科學」期刊發表了一篇14頁的論文「K/T滅絕地外原因探究：實驗結果與理論詮釋」，這可能是20世紀單一篇、最具影響力、衝擊性，以及爭議不斷、持續辯駁不休的文章。科學上規範，任何一個非比尋常的宣稱、假說，必需要有非比尋常的證據去支持，這篇由諾貝爾桂冠加持的阿法瑞茲 (Luis W. Alvarez) 父子與其他二名科學家聯名的論文，成為了典範(圖8)。

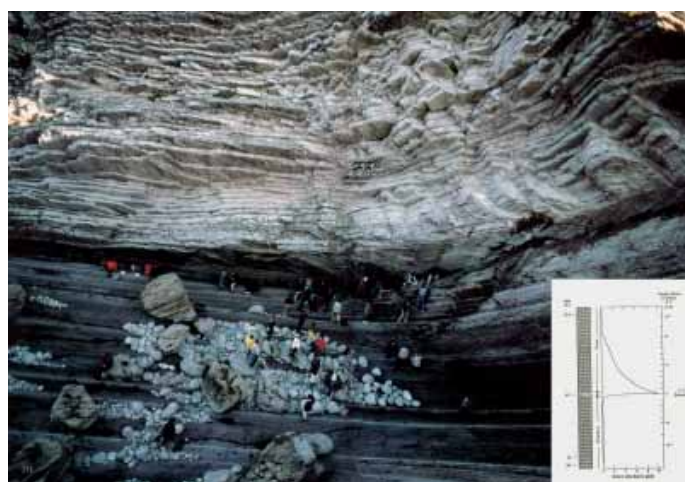


圖 8. 大滅絕的 K/T 界線

恐龍為什麼在 6 千 5 百萬年前，整個支系（除了鳥類群）滅絕掉了，是一項世紀之謎。誰也沒有料到，在義大利、丹麥與紐西蘭的序列深海石炭岩層夾縫裡，厚度不到數公分的泥岩中透露了秘辛。眼尖、腦子靈活的科學家，從實驗室中冷漠曲線的一個尖峰（銱，Ir 異常富集於背景值 30、160 與 20 倍之譜）苦苦追尋 10 年，找到了位於墨西哥猶加頓半島的一個隕石坑，稱為奇休魯布 (Chicxulub)，推測一顆直徑約 10 ± 4 公里的彗星／隕石撞擊到地球，造成生態系的崩解浩劫，導致包括恐龍在內的生物群遭逢大滅絕的惡運。這也就是父子檔的地質學者孩子，在 1997 年發表「霸王龍與最後惡運審判的隕石坑」專書。我在中文譯本導讀序言中寫道：35 億年的長征路是一條不可預期、頭角崢嶸、各顯神通、互動而又共生的漫漫長途。物換星移、幕起幕落，當牠們昂首闊步、不可一世之時，也正是邁向滅絕的前夕。一將功成萬骨枯，枯骨成為化石；化石正是我們探索演化戲碼的恩寵與最愛。古生物學家不斷追問：到底是基因不佳，還是運道不佳？

是不適還是不幸？是天擇抑或是自擇？是偶然還是必然（圖 9）？



圖 9. 35 億年演化的長征路

史密斯在尊位上的古生物學一文中，提及古生物帶給演化生物學最大的衝擊，或許就是大滅絕的揭露。它涉及許多不同分類單元，已然成為演化的一項重要特質。這引發兩項議題：有可能演化的改變，是在物理環境缺少改變狀況下，趨緩並且歸於終止？那麼，滅絕就成了演化一個必要驅動力量？第二個議題，是對於大滅絕與輻射適應演化關係，會是如同生態學者所傾向之競爭的結局？還是古生物學者所認定兩者完全無關聯性，例如恐龍大滅絕之後，歷經一段時程，哺乳動物才輻射爆發？滅絕、恐龍、隕石撞地球，這樣聯姻、共謀、誰能夠不為之深深著迷！？

參考文獻

許靖華，1992。大滅絕：尋找一個消失的年代，374 頁。臺北：天下文化。

Steven M. Stanley, 1979. *Macroevolution: pattern and process*, 332p.. The Johns Hopkins University Press.

Walter M. Fitch and Francisco J. Ayala (Eds.), 1995. *Tempo and mode in evolution*, 325p..National Academy Press.