

## 埃迪卡拉紀的多細胞生命

文·圖／單希瑛

### 摘要

在達爾文時代，人們找到的最早化石就屬於寒武紀。寒武紀之前似乎是一片荒蕪，而寒武紀伊始卻出現了大量不同類型的生命，這個現象讓演化生物學家非常困擾。直到 1954 年發現了微生物所形成的微生物蓆(microbial mats) 化石，才知道早在 35 億年前便已出現了單細胞生物。其實早在這之前，已陸續有人發現了一些奇怪的印痕化石，地點包括紐芬蘭的錯誤點(Mistaken Point)、南非的納米比亞、澳洲的埃迪卡拉山丘(Ediacaran hill)及英國的林肯夏(Lincolnshire)。經過後續的研究，確認這些奇怪的化石年代比寒武紀更早，是一些多細胞軟體生物的印痕。這群前寒武時期的生物，外型奇特，難以和後來任何生物類群對比。因為最早被研究的化石出自澳洲埃迪卡拉山丘，因此，這群生物便被稱為埃迪卡拉生物群(Ediacaran biota)。之後更把涵蓋這群生物生存的年代定為埃迪卡拉紀。埃迪卡拉紀是元古宙的最後一個紀，它的年代為 6 億 3 千 5 百萬年前到 5 億 4 千 1 百萬年前，在它之後便是寒武紀（圖 1）。埃迪卡拉紀的生物以陡山沱生物群及埃迪卡拉生物群為代表。

關鍵詞：埃迪卡拉紀、微生物蓆、陡山沱生物群、埃迪卡拉生物群

## 鋪著生物蓆的海底世界

埃迪卡拉時期的海床最特別的就是表面覆蓋著微生物蓆。微生物蓆是布滿微生物菌落的沉積區域，微生物會分泌黏液或礦物質，將沉積顆粒固結在一起。當被薄層沉積物覆蓋時，這些菌落會繼續往上滋生，當這個循環持續作用，便形成了所謂的疊層石。如果覆蓋的沉積物太厚，使得菌落無法生長穿透，部分菌落就會死掉，留下像起皺「象皮」般的化石。大多數有「象皮」構造的埃迪卡拉紀地層都含有化石。反之，埃迪卡拉紀的化石幾乎從沒出現在沒有微生物蓆構造的地層。雖然，微生物蓆曾廣布地球上，寒武紀啃食生物的演化卻大大減少了微生物蓆的數量。今天，這些微生物群落僅侷限在嚴苛而掠食者無法生存的環境。

### 陡山沱生物群（5 億 9 千萬到 5 億 6 千 5 百萬年前）

陡山沱生物群出自中國貴州瓮安的陡山沱層中。年代屬於埃迪卡拉紀。但其化石組合及保存型態均與埃迪卡拉生物群不同。陡山沱生物群保存在磷酸鹽層中，它以磷酸鹽化的卵及胚胎而知名（圖 2）。此外還含有微小的海綿成體，刺胞生物及微小的兩側對稱動物。這些化石的出現與分子鐘的預測吻合。這些早期的動物可能體型很小，事實上，這段時間的岩層中沒出現過大型化石。這個生物群裡的成體最大的也僅幾毫米高，所以沒有形成所謂的生態分層結構(tiering structure)。不過這些不同的類型顯示它們可能有不同的食物來源，而且可能已形成某種複雜程度的生態系。

### 埃迪卡拉生物群

這類型的化石在全世界已發現 25 個產地，涵蓋了多樣的沉積環境，大致可歸納為三個主要組合類型，各以牠們的代表產地命名。

### 阿瓦隆組合（Avalon assemblage，5 億 7 千 5 百萬到 5 億 6 千萬年前）

阿瓦隆組合以加拿大的錯誤角為標準地，這個產地含有最早的埃迪卡拉化石（已知最老的巨觀多細胞動物），是唯一出自深海環境，也是唯一被保存於火山灰下的埃迪卡拉化石，因火山灰富含鋯石，可以做為定年材料，所以年代得以確認。這個生物群裡有大量的葉狀化石(Rangeomorph)，如查尼亞蟲（*Charnia*，圖 3）、*Bradgatia* 牠們共有著碎形生長模式(fractal growth pattern)。可能為原地保存。阿瓦隆組合的生物可能多為濾食性，因為在深水環境，所以應該沒有光合作用。其低多樣性有可能是受限於深水環境。但也有人認為阿瓦隆組合的低多樣性是初期演化的緣故。

### 埃迪卡拉組合（Edicaran assemblage，5 億 6 千萬到 5 億 5 千萬年前）

埃迪卡拉組合的名稱源自澳洲的埃迪卡拉山丘。這個組合的多樣性高，大致可分為低矮貼近海底，及較高矗立於海中的兩個類群。較低層的包括可能為兩側

對稱生物的金伯拉蟲 (*Kimberella*，圖 4)、狄氏水母 (*Dickinsonia*，圖 5) 及可能為濾食性的三分盤蟲 (*Tribrachidium*)、帕文克尼亞蟲 (*Parvancorina*)。高層的葉狀體則有查尼亞蟲及查尼亞盤蟲 (*Charniodictyon*)。一般來說，在低層生境的兩側對稱生物比在高層的生物更多。對沉積構造的調查顯示這群生物生存在不同的淺海環境中，從較遠較深的濱面到向岸的分流河口沙壩。化石多埋藏於暴風沉積之下。

納馬組合 (Nama assemblage, 5 億 4 千 9 百萬到 5 億 4 千 2 百萬年前)

納馬組合的代表在非洲的納米比亞。最常見的是立體的化石保存在有沉積構造的砂層中。在砂岩、粉砂岩及頁岩互層裡，化石通常出現在有微生物蓆的岩層。其沉積環境是非常淺海的三角洲或是分流河口沙壩。與阿瓦隆及埃迪卡拉組合相比，納馬組合的多樣性低，主要以葉狀的雙羽蕨蟲 (*Pteridinium*)、*Rangea*、*Swartpuntia* 及 *Ernietta* 4 個屬為代表。納馬組合出現了最早的碳酸鈣化石，包括克勞德管蟲 (*Cloudina*) 及 *Namacalathus*。

納馬組合因經過搬運，無法反映原始生態。不過大略來看，納馬組合以矗立水中的葉狀生物為主，另有少量生活於海底的生物。

俄羅斯的白海地區

俄羅斯的白海地區可以找到上述 3 種組合。而且時空的距離都很接近。這種時間上的重合表示以上 3 種組合不太能作為時代指標或具有演化上的順序。埃迪卡拉生物的分布是全球性的，同樣的化石出現在各種古緯度與不同的沉積盆地。可能的狀況是，以上 3 個組合代表生物對不同環境的適應。一項針對某個白海化石層面 (沉積相從大陸棚到潮間帶到河口區) 的分析發現，特定化石組合只出現在特定的環境。埃迪卡拉生物群代表多細胞生命史的早期階段，所以發展出的生存模式很有限。到了寒武紀初期，出現各類生物，生存模式也大幅增加。

埃迪卡拉生物群生態上的特殊之處是他們居住在底質為微生物蓆的生態環境中。這些生活在微生物蓆上的生命型態與我們所知的動物相比，顯得很奇特。到了寒武紀，微生物蓆的分布變得侷限，而埃迪卡拉類型的生物也不見了。我們能確定的是，埃迪卡拉生物群大多是真核多細胞生物，食性多為濾食性及啃食微生物蓆，有些濾食者其實為「微」肉食者，但真正的肉食者要到埃迪卡拉紀晚期，甚至寒武紀才出現。

## 參考文獻

Bottjer, D. J. and M. E. Clapham, 2006, Evolutionary Paleocology of Ediacaran Benthic Marine Animals. in: *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology* (S. Xiao and A. J. Kaufman, eds.), Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 91-110.

Prothero, Donald, 2015, Garden of Ediacara. in: *The Story of Life in 25 Fossils*, Columbia University Press, New York, pp. 15-23.

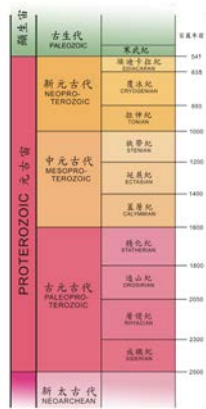


圖 1. 元古宙的地質年代



圖 2. 陡山沱層的胚胎化石（取自 Prof. Shuhai Xiao, Virginia Tech Univ 的網站）

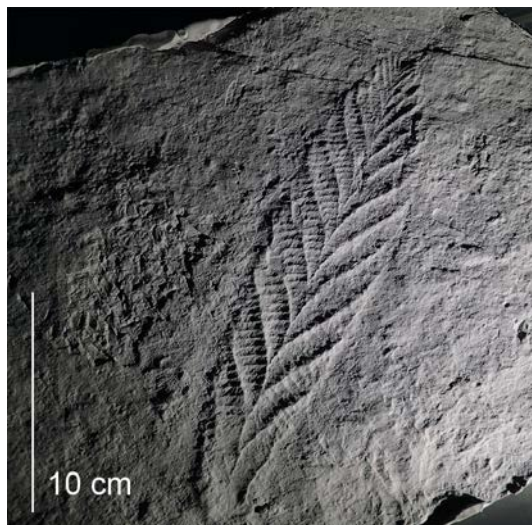


圖 3. 馬森查尼亞蟲的正形標本，採自英國林肯夏的查恩塢森林。（取自 WWW.EDIACARAN.ORG）

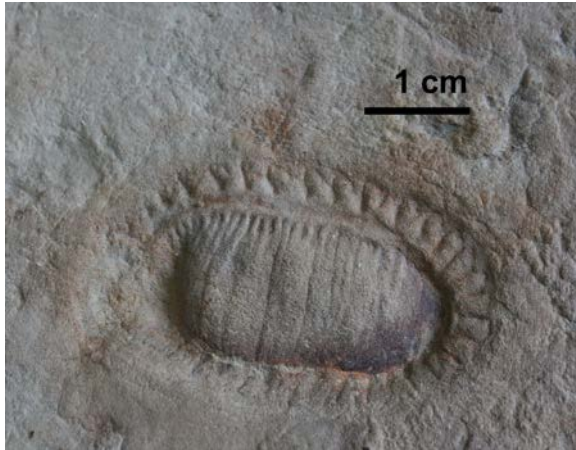


圖 4. 金伯拉蟲(*Kimberella*)，產自俄羅斯的白海。

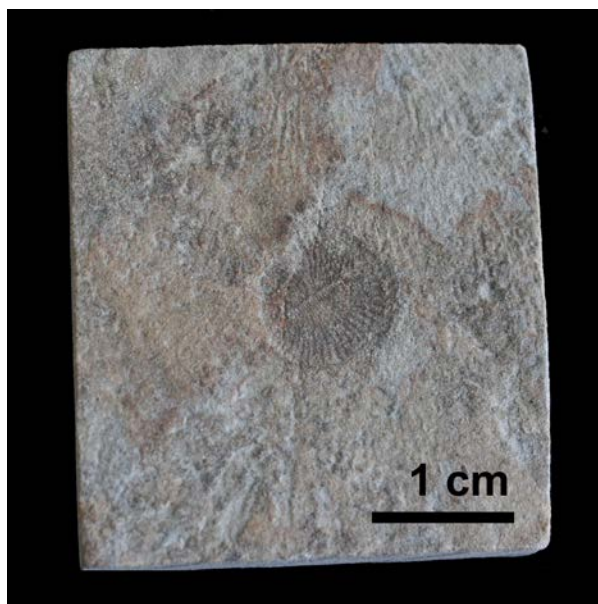


圖 5. 狄氏水母(*Dickinsonia*)，產自俄羅斯的白海。