

大型有孔蟲 Larger Foraminifera— I

文、圖 / 王士偉

摘要

「有孔蟲」，是一類具有由流動顆粒狀外質形成網狀偽足，(絕大部分)有殼的單細胞生物；基於分子分析研究結果，有孔蟲被歸於「真核域」、「有孔蟲界」中的「有孔蟲門」。依據「世界有孔蟲資料庫」，現生有孔蟲有 8989 種、化石有 36270 種，總計有效種名為 44800 種！由於有孔蟲的數量多、分佈廣、化石多、好鑑定，以及演化快等特性，一直是地層對比與研究古環境變遷很重要的微體化石類別；其中，有些殼體內部構造複雜、個體比較大(由幾 mm 至 22 公分直徑大小)的有孔蟲類，就被通稱為「大型有孔蟲」。大型有孔蟲主要分布於溫暖、貧營養鹽的熱帶海域，雖然並不直接參與珊瑚礁體的生長建構，但是所產生大量的鈣質殼體，經常是礁體發育過程中，重要的孔隙充填生物碎屑來源，因此是現今很重要的珊瑚礁主要組成生物類別之一。

關鍵字：有孔蟲、大型有孔蟲、小型有孔蟲、內共生、珊瑚礁

「有孔蟲」是殼室隔壁具有小孔的真核生物

「有孔蟲」(foraminifera, 縮寫為 forams), 是一類具有由流動顆粒狀外質(ectoplasm)形成網狀偽足, (絕大部分)有殼的單細胞生物。許多類別的殼體內具有許多小殼室, 各殼室隔壁有許多連通的小孔, 因而得名「有孔蟲」。

「有孔蟲」多樣化的殼體組成

有孔蟲殼體樣式繁多, 最簡單的是一個殼室, 有的則是由許多小殼室所組成, 更有的類別, 在各殼室之間還有發育複雜的「連房管系」(stolon system)相互連通。至於殼質的組成, 包括特丁質(tectine)、鈣質、分泌蛋白質黏多醣黏結外在顆粒而成的砂質, 以及矽質等。近年來也在淡水環境與濕潤土壤裡, 發現一些沒有殼的現生有孔蟲。由於有孔蟲的殼體外, 還有一些原生質包覆, 因此有孔蟲的「殼」被稱為“test”而不稱為“shell”。有孔蟲的原生質, 區分為外質(ectoplasm)與內質(endoplasm):前者是細胞質的外層部分, 可以由殼體的一個或多個「開口」(aperture)向外伸出, 形成具有黏附、移動、捕食與輸送食物顆粒、排出廢棄物、氣體交換, 以及建造殼體等功能, 並且側向連結成網狀的偽足;內質則是包含細胞核的內部細胞質, 是有孔蟲行新陳代謝的主要部位。

「有孔蟲」的類別

過去,「有孔蟲」被歸屬於「原生生物界」(Protista)、「肉質鞭毛蟲門」(Sarcomastigophora)、「粒網根足蟲綱」(Granuloreticulosea)中的「有孔蟲目」(Foraminiferida)。在許多人熟悉的無脊椎古生物論文集中^{*1},「有孔蟲目」被區分為5個亞目,並且據此曾被廣泛應用於解析現今與古代沉積環境(雖然,其後兩位原作者將有孔蟲目再細分為13個亞目^{*2})。近年,基於對現今生物基因組廣泛的分子分析研究結果,有孔蟲被歸於「真核域」(Eukaryota)、「有孔蟲界」(Rhizaria)中的「有孔蟲門」(Foraminifera)。並且,在最近的分類體系中^{*3},依照殼體形態、殼體組成,以及殼壁超微結構等特徵,將「有孔蟲門」區分為5綱、73目(27亞目)、499科。另,根據「世界有孔蟲資料庫」^{*4}中已登錄的有效種名(依據2018-10-24最新資料),現生有孔蟲有8989種、化石有36270種,扣除從化石延續至現今的種類此等重複資料,總計有效種名為44800種。

「有孔蟲」的分布與生活方式

現生有孔蟲分布範圍極廣,從赤道到極區、淺海到深海的各種棲息環境,甚至在淡水水域與濕潤的雨林土壤裡,都曾被發現過不同的類別。有孔蟲生活的方式包括在水體中浮游、於沉積物表面與表層棲息、附生於植物與藻類表面、固著於硬

質底，以及在珊瑚或者有孔蟲等其他生物表面鑽孔寄生等。根據對現生種的觀察，有孔蟲是行異營性(heterotrophic)生活的原生動物，其食物來源包括有機碎屑、細菌、單細胞藻類、原生生物（包括其他有孔蟲），和小的後生動物（例如：橈腳類 copepods）等；有些生活在透光帶的浮游性有孔蟲與熱帶淺海的大型有孔蟲，在體內還會有綠藻、紅藻、矽藻、溝鞭藻，或者是藍綠菌等行內共生的微藻。另一方面，有孔蟲也是線蟲、多毛類、軟體動物、棘皮動物、節肢動物和魚類等動物的食物，並且也是進食沉積物的動物(deposit feeders)與植食性動物(herbivora)在攝食過程中的附帶食物。由於有孔蟲的數量龐大，在整個海洋生態系營養網(trophic web)中扮演非常關鍵的角色。

「有孔蟲」的化石紀錄與地質運用

有孔蟲的化石紀錄，最早見於寒武紀早期，與最早有骨骼後生動物 (skeletonized metazoans) 的出現同時。由於有孔蟲的數量多、分布廣、容易成為化石、好鑑定，以及演化快等特性，使得有孔蟲一直是地層比對與研究古環境變遷很重要的微體化石類別。

「小型」與「大型」之分

在「微體古生物學」(micropaleontology)領域中的有孔蟲研究，有的有孔蟲單從外表就可以判斷內部殼室增長樣式，所以加上殼體外部特徵就可以區分出不同類別；但是有的有孔蟲不僅內部構成複雜，不同成長階段的殼體增生變化也大，因此若僅依據外部殼體觀察，很難或無法從外部形態推知殼室排列與內部微細結構，往往必須要做定向顯微薄片，方能區分種類。因此，便分別有「小型」與「大型」有孔蟲這兩個非正式生物分類的稱呼。成體的有孔蟲殼體大小，由0.02mm~22cm 不等，其中，「大型有孔蟲」(Larger Foraminifera，或者 Large Foraminifera)，大多是一些殼體內部構造複雜、個體比較大(由幾 mm 至 22cm 的直徑大小)有孔蟲的通稱。曾經有學者將其稱之為「複雜有孔蟲」(Complex foraminifera) 或者是「高等有孔蟲」(Higher Foraminifera) 等。不過，對於有些個體大(有時超過幾個 mm 大小)，但是內部構造單純的有孔蟲類（例如：齒型蟲屬 *Dentalina* 殼體長度可達 1cm），習慣上還是歸類在「小型」有孔蟲裡。因此，「大型」有孔蟲，長得不一定很大，「小型有孔蟲」也並不都是小個頭。根據前人歸納研究^{*5}，「大型有孔蟲」至少包含 156 屬的現生與化石有孔蟲（分別歸屬於 26 科），現生種大型有孔蟲則至少涵蓋 30 個屬（至少 12 科）。

「大型有孔蟲」是很重要的生物礁組成

大型有孔蟲主要分布於溫暖、貧營養鹽的熱帶海域，一般並不直接參與珊瑚礁的生長建構^{*6}，但是大量的鈣質殼體可以提供礁體發育過程中做為孔隙充填的重要的生物碎屑來源。相關研究發現^{*7}，大型有孔蟲殼體年產總量至少 130,000,000 噸，占現今全球珊瑚礁區與其他大陸棚(0–200 m)海域碳酸鈣年總產量約 5%，也相當於全球海洋每年碳酸鈣產量的大約 2.5%。1997 年，曾有學者報導調查分布於世界各地總計超過 120 處生物礁的主要組成，指出在礁生態體系裡的有孔蟲殼體總量，年產大約 4300 萬噸碳酸鈣，其中，總量的 80%，就是來自於大型有孔蟲。

^{*1} Loeblich, A.R. Jr and H. Tappan 1964. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C: Protista 2, Sarcodina, chiefly "Thecamoebians" and Foraminiferida. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. 2 Volumes, 900pp.

^{*2} Loeblich, A.R. Jr and H. Tappan 1988. Foraminiferal general and their classification. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 2 Volumes, 970 pp.

^{*3} Mikhalevich, V.I. 2013. New insight into the systematics and evolution of the foraminifera. Micropaleontology 59(6): 493–527.

^{*4} World Foraminifera Database ; <http://www.marinespecies.org/foraminifera/>

^{*5} 半澤正四郎，1978. 大形有孔蟲。朝倉書店，300 頁。

^{*6} 在法國南部與西班牙北部始新世早期地層中，有由單一種表覆型有孔蟲 (*Solenomeris*) 所建造，長度超過 8 公里、寬度 2 公里、厚度 5-10 公尺的有孔蟲生物礁！研究報告參見 Plaziat J.-C. and C. Perrin 1992. Multikilometer-sized reefs built by foraminifera (*Solenomeris*) from the early Eocene of the Pyrenean domain (S. France, N. Spain): palaeoecologic relations with coral reefs. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 96:195–231.

^{*7} Langer, M.R. 2008. Assessing the Contribution of Foraminiferan Protists to Global Ocean Carbonate. J. Eukaryot. Microbiol., 55(3): 163–169.



圖中 1 是以大型有孔蟲為主要組成的灘砂標本，以及由其中所挑出的各種大型有孔蟲。其中，2 個玻璃片是以環氧基樹脂加入藍色染料將灘砂灌膠後，所製成有孔蟲的透光岩石薄片（比例尺每格 1cm）；2 是 *Baculogypsina sphaerulata* 掃描電子顯微鏡拍照；3 為灘砂透光岩石薄片拍照，黃色箭頭指示 *B. sphaerulata*；4 是 *Calcarina spengleri* 掃描電子顯微鏡拍照；5 為灘砂透光岩石薄片拍照，黃色箭頭指示 *C. spengleri*。