

兩界之間—脊椎動物登陸的故事

文／劉藍玉 • 圖／Ted Daeschler、Nobu Tamura、Ryan Somma、維基百科

摘要

若問起古生物學上的熠熠巨星，恐怕非始祖鳥莫屬，因為牠是證明爬蟲類和鳥類之間關係的第一件標本。不過跟飛上天的努力比起來，從水域環境中登上陸地絕對更值得稱道。

水和空氣是兩種成分完全不同的介質，爲了從水中登上陸地，不僅眼睛要適應不同的光線折射角度，嗅覺和味覺接受器要做調整，就連聲波在兩種介質中的傳送速率都不同。水的浮力幾乎可以抵銷掉重力，因此水生脊椎動物通常不需要發展出對抗重力的骨架，只需要專心解決運動效率的問題。但是脊椎動物一旦登陸，重力就成爲牠們第一個面對的問題。這些重重的難關，都讓「登陸」這件事一點也不輕鬆，其困難度恐怕比「飛天」還要高出幾倍。難怪提塔利克魚(*Tiktaalik*)面世後，會被大家視爲跟始祖鳥一樣重要的演化象徵。

魚類的鰭通常都有鰭膜包覆。目前發現介於魚類和兩生類之間的化石物種有些仍然具有鰭膜，介於水陸兩界之間的提塔利克魚也仍具有鰭膜，鰭內並具有肩、肘與腕部的骨頭，而且可以完全對應到組成人類上臂、前臂及腕部的相同結構。之後的研究進一步發現，提塔利克魚沒有鰓蓋骨，換句話說，牠無法像一般的魚類靠鰓呼吸，得像陸生動物一樣，靠嘴巴呼吸。

提塔利克魚發掘的地點，很符合至今科學家對魚類登陸地點的描述，淺水灘或沼澤。但是最近在波蘭東南部聖十字山挖掘出來的生痕化石，卻很可能改寫魚類登陸的地點。聖十字山出土的生痕化石，不僅將魚類登陸的時間提早了許多，也證明了魚類是在鹹水的瀉湖區登陸，而不是之前提過的淡水沼澤或河流沿岸。

在脊椎動物體內，*Hox* 基因群控制了附肢發育的兩個階段；早期的發育階段和晚期確定附肢型式的階段。至於附肢到底會發育成哪種型式，目前科學家都相信很可能是受到物種的生存環境影響，也就是當生物的生存環境從深水域演變成淺水流，原來負責建造鰭的基因，就很可能會打造出可爬行的四肢。

提塔利克魚的出現，揭開了很多脊椎動物登陸的秘密，至於魚類到底是在什麼環境下登陸，是直接從鹹水登陸，還是從淡水登陸，則牽扯到生理上對淡水或鹹水的適應問題，留待未來更深入的研究來解答。

關鍵字：提塔利克魚、泥盆紀、登陸、四肢藍圖、基因密碼

若問起古生物學上的熠熠巨星，恐怕非始祖鳥莫屬，因為牠是證明爬蟲類和鳥類之間關係的第一件標本。人類自古以來對鳥類飛翔天際的豔羨之情，幾乎都投射在對這件標本的熱情之中。不過跟飛上天的努力比起來，從水域環境中登上陸地絕對更值得稱道。

水和空氣是兩種成分完全不同的介質，爲了從水中登上陸地，不僅眼睛要適應不同的光線折射角度，嗅覺和味覺接受器要做調整，就連聲波在兩種介質中的傳送速率都不同。這些與感覺相關的適應，都屬於生理學的研究範圍，不容易從古生物學的研究中得到啓發。但是爲了適應陸地上強大的重力，脊椎動物在骨骼架構上發生的改變，就很容易從古生物化石中一窺究竟。

水的浮力幾乎可以抵銷掉重力，因此水生脊椎動物通常不需要發展出對抗重力的骨架，只需要專心解決運動效率的問題。但是脊椎動物一旦登陸，重力就成爲牠們第一個面對的問題，因此牠們必須發展出足以支撐身體重量、將身體抬離地面的骨架。同時因爲陸地上已經沒有水流幫助運動，所以必須擺脫魚類全身連動式的流線型骨架，轉而發展出可獨立運作的頸部、肩帶、腰帶，以及發達的四肢骨架。

這些重重難關，都讓「登陸」這件事一點也不輕鬆，其困難度恐怕比「飛天」還要高出幾倍。難怪提塔利克魚（*Tiktaalik*）面世後，會被大家視爲跟始祖鳥一樣重要的演化象徵（Morelle, 2006）。

提塔利克魚

美國古生物學家蘇賓（Neil Shubin）在 2004 年率領研究團隊，到位於北極圈內的艾士米爾島調查泥盆紀的古生物化石。經過數次嘗試，終於挖掘到保存狀況良好的提塔利克魚的化石（Shubin, 2008）。這個明顯兼具魚類和陸生動物特徵的物種，立刻成爲接下來數年內，古脊椎動物學界的討論焦點。

魚類和陸生動物在身體構造上的差異主要表現在幾個方面（參見表 1）。魚類全身覆滿鱗片；除少數爬蟲類以外，陸生動物沒有鱗片。魚的頭成圓錐形，眼睛位於頭部兩側；早期陸生動物的頭部是扁平，眼睛位於頭部上方。魚類沒有脖子，肩部靠幾片骨板和頭部相連；早期的陸生動物有脖子，頭部可以獨自轉動。魚類有鰭，陸生動物則有四肢，其上有手腕、手指、腳踝和腳趾。

表 1. 魚類和陸生動物身體構造的差異

部位	魚類	陸生動物
體表	鱗片	鱗片、皮膚、羽毛
頭部	圓錐形	扁平
眼睛位置	頭部兩側	頭部上方
脖子	無	有
附肢	鰭	四肢

提塔利克魚的化石保存在 3 億 7500 萬年前（泥盆紀晚期）的河床沈積岩中。牠的頭上有鱗片、鰭上有膜、頭部扁平，還有脖子。仔細觀察牠的鰭內側，可以

看到與陸生動物上臂與前臂相對應的部位，就連手腕的骨頭和關節都一應俱全（Shubin, 2008）。之後的研究進一步發現，提塔利克魚沒有鰓蓋骨，換句話說，牠無法像一般的魚類靠鰓呼吸，得像陸生動物一樣，靠嘴巴呼吸（Shubin, 2008）。



圖 1. 提塔利克魚的頭部化石（Ted Daeschler 攝）。

鰓蓋骨是將魚頭和身體連接在一起的一系列骨板之一，這系列骨板使得魚轉動頭部時，身體也必須跟著動。提塔利克魚不僅少了鰓蓋骨，也沒有任何連接頭部和身體的骨板，因而有了真正的頸部（Shubin, 2008）。換句話說，牠的頭不再跟身體連動，可以獨立轉動，就像陸地上的脊椎動物一樣。

爲了表示對提塔利克魚的發現地，也就是加拿大伊努特人（Inuit）的保留區的感謝之意，蘇賓教授特別請伊努特族的長老爲這個化石物種命名。*Tiktaalik* 在伊努語中的意思即爲「大淡水魚」。雖然牠被命名爲一種魚，不過牠身上的所有特徵，都顯示出牠確實是介於水域和陸域兩界之間的物種。

四肢構造藍圖

現生脊椎動物的四肢可能以有鰭、翅膀、手和腿等幾種型式出現。不管是哪種型式，四肢的上半部都有一根骨頭，也就是手臂的肱骨和腿部的股骨；接下來是兩根骨頭，再下來是一些相連的小骨、手指或腳趾。這就是當初英國的解剖學家歐文（Richard Owen）所描述的「一根骨頭、兩根骨頭、一堆小骨、指骨」的基本型式（Shubin, 2008）。雖然四肢骨的形狀、大小，以及那堆小骨、指骨的數目會隨動物類群而異，四肢的功用和外型也有根本的差異，但是隱藏在這些差異

背後的基本藍圖卻是一致的。



圖 2. 真掌鰭魚復原想像圖（Nobu Tamura 繪）。

魚類的鰭通常都有鰭膜包覆。目前發現介於魚類和兩生類之間的化石物種有些仍然具有鰭膜，像是真掌鰭魚（*Eusthenopteron*）和潘氏魚（*Panderichthys*）；有些則已經具備了完整的手指和腳趾構造，像是魚石螈（*Ichthyostega*）和棘螈（*Acanthostega*）（Morelle, 2006；McGrath, 2008；Shubin, 2008），只不過這些物種的手指和腳趾數目不一，而且很多多指的物種，都走進了演化的死胡同，不久後就滅絕（McGrath, 2008）。

介於水陸兩界之間的提塔利克魚仍具有鰭膜，但鰭內具有肩、肘與腕部的骨頭，而且可以完全對應到組成人類上臂、前臂及腕部的相同結構（Shubin, 2008）。因此我們也可以確定，歐文所指的脊椎動物的四肢藍圖，其實早在魚類的階段，就已經底定。



圖 3. 魚石螈生態想像圖（科博館生命科學展廳）。

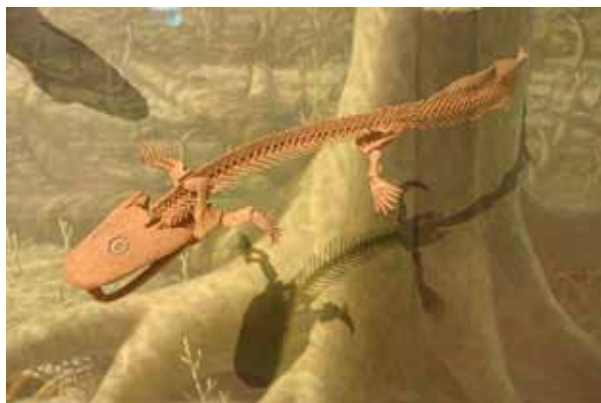


圖 4. 棘螈骨架復原圖（Ryan Somma 攝）。

基因密碼

在生物學家對控制生物發育的基因密碼瞭解還不夠透徹的年代，很多生物學家都認為陸生動物的四肢是一種創新的構造，認為脊椎動物登陸是一項突然出現的創舉。但最近胚胎發生的研究成果告訴我們，脊椎動物的四肢是由魚類的鰭循序漸進演化而來，而且由 *Hox* 基因群掌控整個過程（Morelle, 2007）。

Hox 基因也被稱為「同源基因」，大概是動物體內最古老的基因之一，從開始有細胞分化的多細胞動物起，細胞內就帶有這種基因。其主要功能在於協調每個細胞「照表操課」，也就是說它掌控著身體中軸的發展，命令細胞沿著體軸發展出個體特有的形態，確定體節的位置和附肢的發育（Hildebrand & Goslow, 2001）。

在脊椎動物體內，*Hox* 基因群控制了附肢發育的兩個階段：早期的發育階段和晚期確定附肢型式的階段。換句話說，最早確定哪一群細胞會發育成附肢，以及附肢會發育成鰭、翅膀還是手和腳，都是由 *Hox* 基因群控制，而且從我們的魚類祖先起，胚胎發育就包括這兩個階段（Hildebrand & Goslow, 2001；Morelle, 2007）。至於附肢到底會發育成哪種型式，目前科學家都相信很可能是受到物種的生存環境影響，也就是當生物的生存環境從深水域演變成淺水流，原來負責建造鰭的基因，就很可能會打造出可爬行的四肢（Morelle, 2007）。

在幼魚體內，*Pitx1* 基因掌控肩帶部位的骨骼發育，所以魚類的胸鰭發達與否都跟這個基因有關，它的突變也造成某些魚類的胸鰭長出具有保護作用的長刺。但是在小鼠體內，*Pitx1* 一旦發生突變，就會造成小鼠頭部、臉部或某些腺體的變形而致死（Rincon, 2004）。不過因為 *Pitx1* 的基因突變也會直接造成魚體的附肢數量變異，因此科學家推測，重返水中的哺乳動物之所以缺少後肢，或許跟這個基因有關（Rincon, 2004）。

生存環境揭密

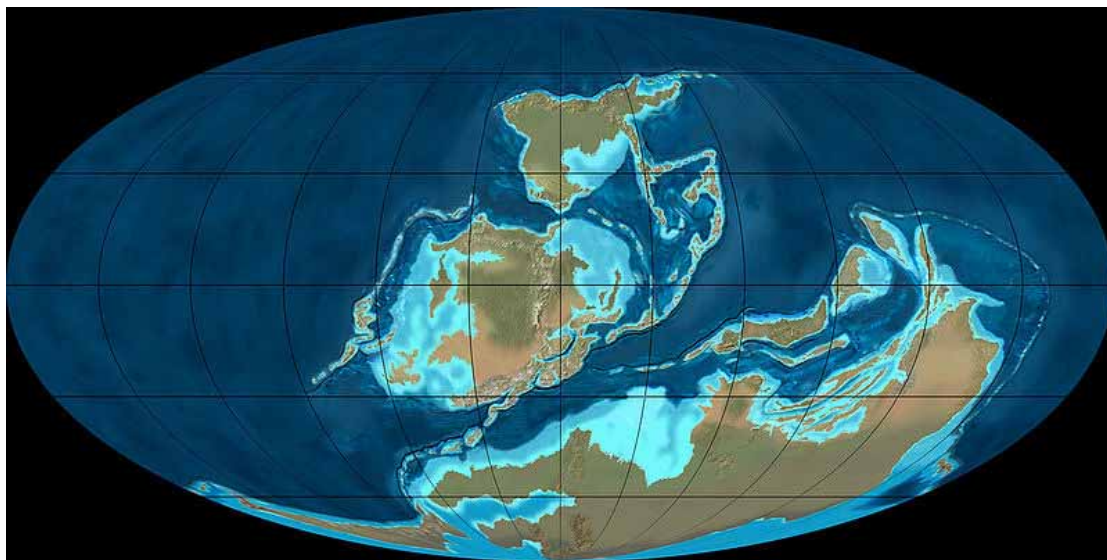


圖 5. 泥盆紀晚期的大陸板塊分布位置（資料來源：維基百科）。

我們現在看來海洋似乎孕育無限生機，那麼魚類為什麼要登陸？為什麼想要離開不用抵抗重力的海洋，努力上陸呢？要回答這個問題，就要先感謝古生物學家努力不懈地挖掘出許多泥盆紀中晚期的生物化石，因為泥盆紀正是魚類努力掙扎上陸的時代。

從目前已知的化石物種來看，泥盆紀晚期的魚類幾乎都是掠食者，其中很多身長 5 公尺，幾乎是目前已知最大的提塔利克魚的兩倍。而且與提塔利克魚一起出土的一種常見魚類，嘴巴有籃球那麼大，牙齒還粗得像釘鐵軌的釘子，並且有倒鉤（Shubin, 2008）。整個水域中都是「致命武器」在遊蕩，誰還想待在水裡？尤其是哪些體型大不過其他魚的魚種，唯一的出路就是上岸了吧！當然也有可能是因為環境變遷（例如海水面下降導致水域縮小）而被迫上陸，至於真正的上陸原因究竟為何，還是兩種情況都有可能，還有待進一步探討。

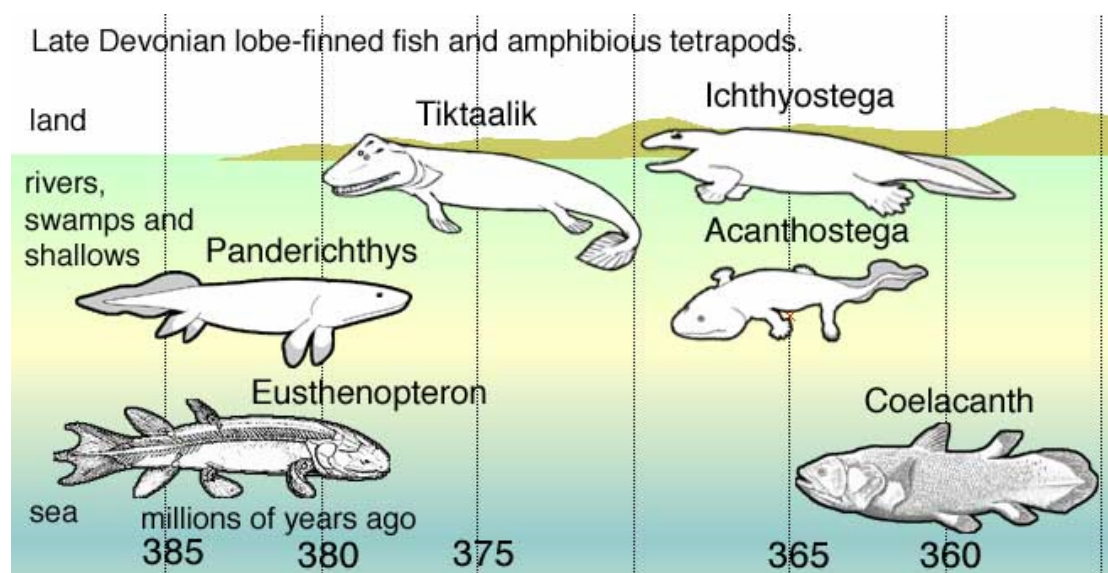


圖 6. 泥盆紀晚期具鰭狀肢的魚類和類兩生類的物種。遠洋區肉鰭魚類後代潘氏魚 (*Panderichtys*) 適合淤泥淺灘生活；提塔利克魚 (*Tiktaalik*) 有像四肢的鰭，可以走上陸地；棘蜥 (*Acanthostega*) 有八趾的腳；魚石蜥 (*Ichthyostega*) 有腳。(資料出處：維基百科)

除了擁有像人類的上臂骨、肘骨、腕骨和指骨以外，提塔利克魚的肩胛骨和臂骨下側還有很大的突起和疤痕，由此推斷牠有很發達的胸肌。從其骨骼關節面和發達的胸肌看來，提塔利克魚可以輕易在淺水水域中做出伏地挺身的動作（Shubin, 2008）。從化石出土的岩層構造和其中的沈積物顆粒分布特性來看，牠當時生存的環境應該是寬廣而水淺的河流下游沖積扇區域，該處有分布甚廣的季節性泥灘和水位不定的水塘。牠的頭部扁平，眼睛位於頭頂上，胸部具有肋骨，這些特徵顯示牠很適合在河流、池塘底部或淺水處走動，甚至還可能在沿岸的泥地翻滾（Shubin, 2008）。

提塔利克魚發掘的地點，很符合至今科學家對魚類登陸地點的描述，淺水灘或沼澤。但是最近在波蘭東南部聖十字山挖掘出來的生痕化石，卻很可能改寫魚類登陸的地點。負責整個挖掘計畫的瑞典古生物學家阿爾伯格（Per Ahlberg），在這一帶發現很多生物遺留的痕跡，而且幾乎都是四足動物的爬行痕跡，甚至有很多化石出現重覆交疊的模糊足印（Amos, 2010）。



圖 7. 阿爾伯格發現的泥盆紀中期生痕化石。

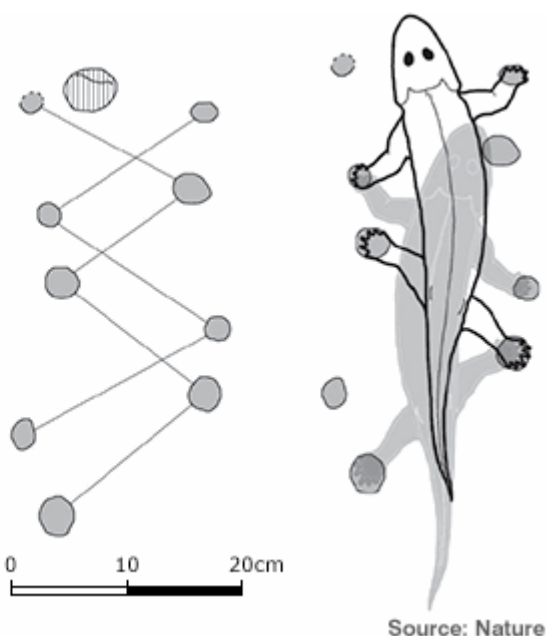


圖 8. 阿爾伯格根據生痕化石推斷該物種行徑的步式。

從這些足印的距離，科學家推測留下這些足印的動物應該身長 2 公尺以上，而且可能是長相接近鱷魚的兩棲類，一樣靠擺動兩側軀體的方式前進（Amos, 2010）。這些化石出土的地層是介於泥盆紀中期艾斐爾階（Eifelian）與早期艾姆斯階（Emsian）之間，比提塔利克魚出土的地層早了將近 2500 萬年（Amos, 2010）。這些化石的出現，不僅將魚類登陸的時間提早了許多，也證明了魚類是在鹹水的潟湖區登陸，而不是之前提過的淡水沼澤或河流沿岸。

提塔利克魚的出現，揭開了很多脊椎動物登陸的秘密，至於魚類到底是在什麼環境下登陸，很可能有的從淡水區登陸，有的從鹹水區登陸。至於直接從鹹水登陸，還是從淡水登陸，又會牽扯到生理上對淡水或鹹水的適應問題；這樣的生

理適應是不是能反映在這些物種僅存的化石記錄上，就留待未來更深入的研究來解答了。

參考文獻

- Hildebrand, M. & G.E. Goslow, Jr., 2001. *Analysis of vertebrate structure* (5th ed.). John Willey & Sons, Inc. 653pp.
- Amos, J., 2010/01/06. *Fossil tracks record 'oldest land-walkers'*, BBC News, <http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/8443879.stm>
- McGrath, M., 2008/06/25. *Fossil fills out water-land leap*, BBC News, <http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/7473470.stm>
- Morelle, R., 2007/05/23. *Genes shed light on fish fingers*, BBC News, <http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/6683261.stm>
- Morelle, R., 2006/04/05. *Arctic fossils mark move to land*, BBC News, <http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/4879672.stm>
- Rincon, P., 2004/04/14. *Genome reveals limb number recipe*, BBC News, <http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/3625235.stm>
- Shubin, N., 2008. *Your inner fish: a journey into the 3.5-billion-year history of the human body*. Commonwealth publishing Co. (中文版《我們的身體裡有一條魚》，由天下文化發行)。