

玻璃屋裡的 小小生命：矽藻

A Little Life in a Glasshouse: the Diatoms.

汪良奇 國立臺灣博物館典藏管理組

Wang, Liang-Chi Collection Management Department, National Taiwan Museum

在一粒沙中看到世界，在一朵花中看到天堂，在手掌中把握無限，在一小時中把握永恆。

天真之歌 / 英國詩人威廉·布萊克。

矽說從頭

矽藻這個小東西是一種單細胞的真核藻類，從他的名字就可以知道他最大的特色就是含有矽。他的矽藏在哪裡呢？是藏在存放生命密碼的細胞核、還是

62

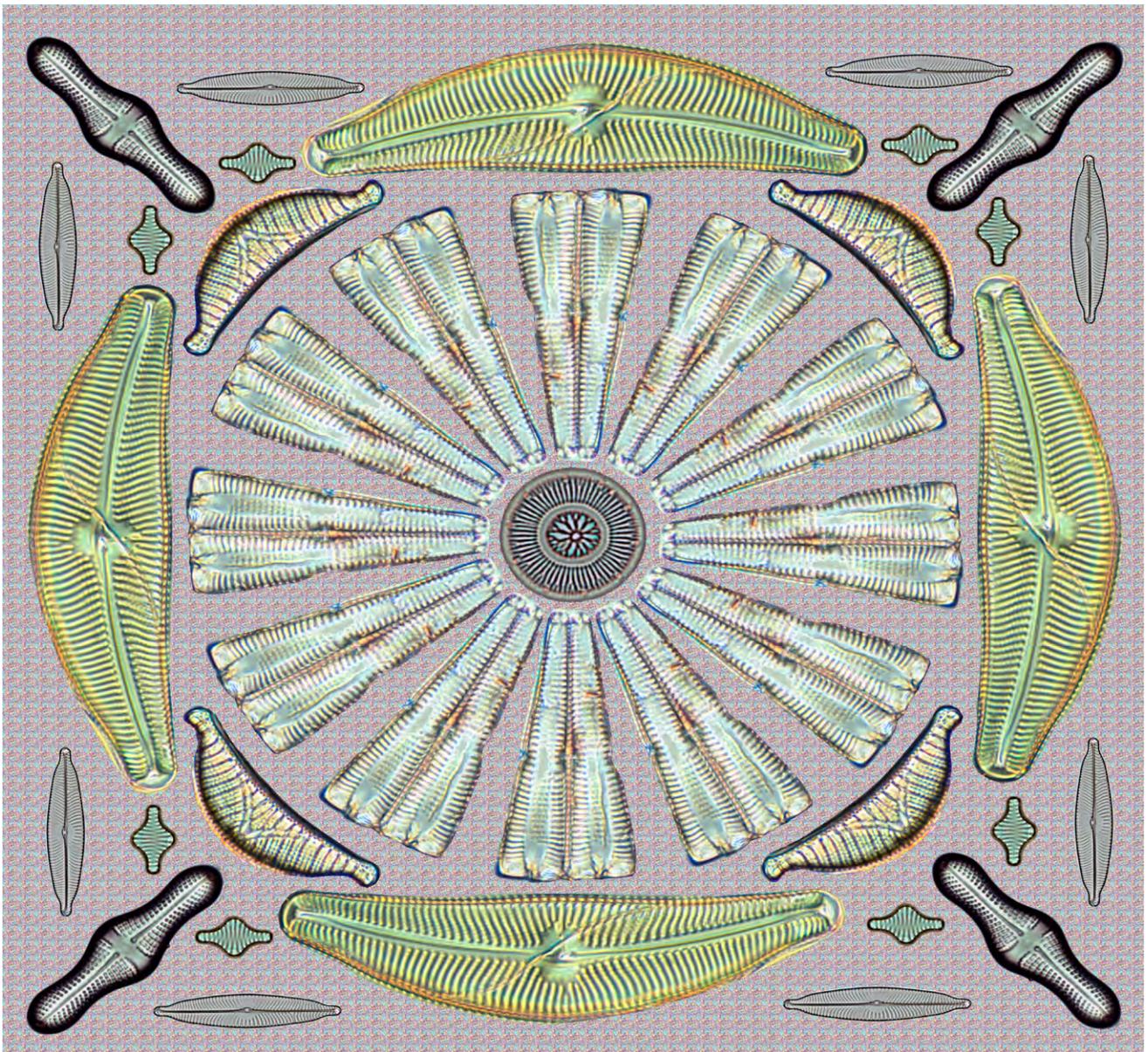


圖1 由各種型態矽藻光學顯微鏡照片所拼湊而成的畫面。

進行光合作用的葉綠體、抑或堆放各類代謝物的液泡、或是最外圍的細胞壁呢？原來矽藻的矽就堆積在他的細胞壁上。而堆積在細胞壁上的矽，也不是元素矽，而是以二氧化矽的膠體型態的蛋白石 (opal, $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)。蛋白石是一種非結晶體的半寶石，具有玻璃或臘狀光質。因此擁有蛋白石細胞壁的矽藻，在光學顯微鏡下就像一間間形狀不一的小小玻璃屋。而將許多不同形狀的矽藻加以拼貼，就可以組合出如同博物館穹頂上細緻而美麗的彩色鑲嵌玻璃，散發耀眼迷人的光芒(圖1)。除了矽以外，矽藻殼套也含有少量的鋁、鎂、鐵與鈦元素。以海洋矽藻為例，殼套大約有96.5%為蛋白石，1.5%為氧化鋁或氧化鐵。此外在殼套表面則被胺基酸與醣類組成的有機物所包裹。在這房價高漲的年代，每隻矽藻在出生後就自備堅固且奢華的玻璃豪宅，屋外還刷上高級有機物漆，真的可以說是令人稱羨的人生勝利組。當然看房不能只看外觀也得看看裡面的裝潢。而玻璃屋內裝潢又是如何？首先，懸掛在屋子中央的是細胞核，大部分空間被製造食物的葉綠體所佔據，其餘空間則鑲嵌著液泡與油滴，由葉綠體所製造的美味食物金藻昆布多糖就存放在液泡內。

分子序列資料顯示矽藻屬於不等鞭毛門下的矽藻綱。不等鞭毛門藻類的特色就是在其孢子體或配子體世代會具有兩條型態不一的鞭毛，且以金藻昆布

多糖作為主要能量儲存物質。矽藻其葉綠體含有葉綠素 a、c1、c2 與藻褐素。金黃色的藻褐素，也就是矽藻顏色的主來源。在溪流石頭常常可以看到一大片黃褐色的污漬，不小心沒踩穩就會滑倒。那片看似污漬的東西，事實上就是矽藻群落，換個角度想就是玻璃豪宅特區。

根據分子時鐘的推算，矽藻的起源大約在1.35-2.40億年間，也就是地質年代的中生代。目前已知最早的矽藻化石是由 Rothpletz 於1896年在德國西南方巴登-符登堡邦的 Liassic Boll 頁岩中所發現。該地層年代大約是在中生代早侏羅世晚期的托阿爾期 (Toarcian Stage)(約1.9億年前)。所發現矽藻化石屬於放射型對稱的中心矽藻 *Pyxidicula* 屬，推測當時是屬於淺海環境。到了晚白堊世坎帕期(7,500萬年前)兩側對稱的羽紋矽藻也開始出現，但此時矽藻的主要分佈範圍還是以淺海或內陸海為主。到了新生代(6,600-1,600萬年前)，地球板塊的變動，摧毀了既往的海洋環流，並造成全球氣候、大陸分佈、地表樣貌和海底盆地的劇烈變化，隨著原本棲地的改變與海洋洋流的重建，矽藻也從淺海散佈到大洋的環境。而新生代早期數次的大洪水事件，也對矽藻的演化造成影響。在這段劇烈變遷的時期，洪水不斷將淡水輸入海洋，種種化學環境的改變，使得原本生長在海洋環境的矽藻有了劇烈的種化與適應，最後在中始新世(5,000-4,500

萬年前)淡水矽藻終於出現。隨後矽藻便持續演化，並廣泛分佈在世界各類水域環境。時至今日已有超過25,000種矽藻被有效命名，並且以每年約200種新種的速度持續增加(<http://researcharchive.calacademy.org/research/diatoms/>)。

由於分佈棲地的高歧異度，使得各種矽藻在型態與大小上都有顯著差異。一般來說矽藻屬於微體生物，使用的測量單位為微米，也就是萬分之一公分。矽藻大小通常在2-500微米之間，而海洋矽藻，如圓篩藻屬(*Coscinodiscus*)通常較大，某些種類甚至可以長達2,000微米(圖2)。然而相較於微體生物界中的巨人有孔蟲(>1,000微米)，矽藻可以說是非常嬌小纖細。早在17世紀光學顯微鏡發明後便廣泛運用在微體生物的觀察，然而矽藻的發現與研究則是等到18世紀末顯微鏡的解析力逐漸增加與改良後才得以開展。也因為矽藻殼片上細緻的紋飾，在19世紀初，矽藻的重要功能就是用來測試與改良光學顯微鏡的解像能力。

我很小，但我很幾何

矽藻玻璃房子的幾何形狀與屋上如同刻龍雕鳳般的細膩紋飾是其最具特色的特徵，也是分類的重要依據。矽藻的玻璃房子有個學術的名稱，叫做殼套。而殼套的構造就如同肥皂盒，具有上下兩個蓋子。較大的蓋子叫做上殼片，蓋在較小的下殼片

上。而在上下殼片間，則有腰帶將其緊緊固定。在殼片表面則有各種巧奪天工的紋飾。這些紋飾主要由型態各異的殼縫、孔與突起所構成(圖3)。

就像人有高矮胖瘦，同種矽藻的大小也有很大的差異(圖4)。但同種矽藻的大小差異，卻不是因為某些矽藻吸收能力好，所以就長的大。受限於矽藻的矽質細胞壁，當矽藻一出生，就再也長不大了。而同種矽藻的大小差異，主要來自於母細胞(矽藻媽媽)在進行營養(無性)繁殖時所提供的原始殼片大小。

矽藻在進行有絲分裂時，母細胞的上下殼片，會分別成為兩個子細胞(矽藻寶寶)的上殼片，並產生新的下殼片。由於母細胞的下殼片較小，因此分到下殼片的子細胞體型就會變小(圖5)。隨著一代代的

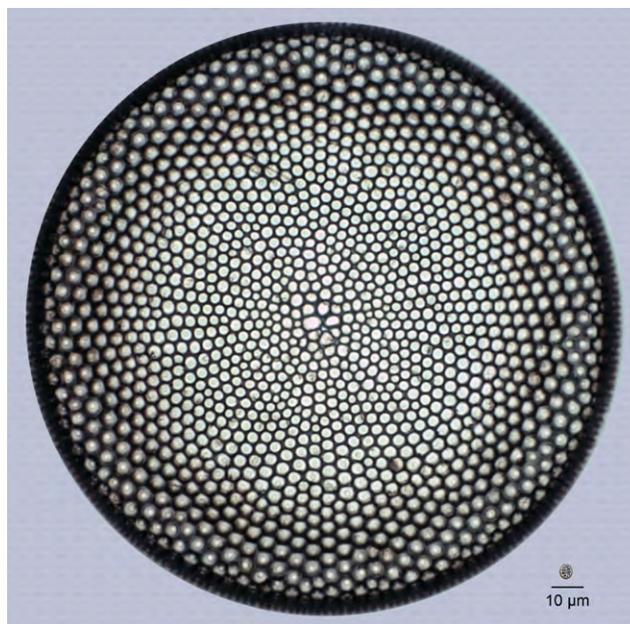


圖2 矽藻種間的大小差異。左邊的大型矽藻為保存於鄂霍次克海沉積物內的虹彩圓篩藻化石(*Coscinodiscus oculus-iridis* Ehrenberg)，右下角小型矽藻則是保存於宜蘭大湖沉積物內的羽狀十字脆桿藻化石(*Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) Williams & Round)。

營養繁殖，矽藻殼片就會越來越小，直到達到該種矽藻的臨界大小。此時，矽藻就會進行有性繁殖，將舊有的殼片完全捨棄，重新鑄造全新且較大的矽藻殼套。而這週而復始的有性與無性繁殖，就造就了矽藻種內大小的多樣性。

矽藻的分類主要就是依據其殼片的型態，隨著掃描式電子顯微鏡的發明後，殼片上的超微結構也被作為重要的分類依據。由於矽藻是立體的，所以在進行顯微鏡觀察時會有兩種不同角度，一是看到上下殼面特徵的殼面觀與看到腰帶型態的帶面觀(圖6)。由於大部分矽藻具有較大的殼面，較小的帶面，因此在矽藻分類上，主要都是依據殼面的特徵進行種屬判斷。矽藻根據其殼片幾何對稱可分成兩大類，分別是放射型對稱的中心矽藻，與兩側對稱的羽紋矽藻。而殼縫的有無、位置和型態，又可將羽紋矽藻分為無殼縫型、單殼縫型、雙殼縫型、短殼縫型與管殼縫型。以下針對幾種低海拔湖泊常見的矽藻進行介紹。

梅尼小環藻(*Cyclotella meneghiniana* Kützing)屬

於放射型對稱的中心矽藻，在型態上可以明顯區分上下殼面與腰帶(圖6)。小環藻屬矽藻的特徵就是殼面中央與邊緣區域的紋飾不同。以梅尼小環藻為例，其型態就像被山巒包圍的盆地，在殼片中央是微微起伏的平原和丘陵，盆地周圍則為遍佈小孔的放射狀山陵所包覆，在山陵的邊緣更有一座座聳立的尖塔。這種矽藻屬於浮游型，多出現在高導電度與優養的湖泊或河流。

連結十字脆桿藻(*Staurosira construens* Ehrenberg)屬於兩側對稱型的羽紋矽藻。上下殼片皆不具殼縫屬於無殼縫型矽藻。本種形狀恰如其名，呈十字狀(圖7)。具有由單列小孔所組成的放射狀條紋，兩端則有小孔聚集所形成的頂孔區。在殼片邊緣，條紋之間則有管狀或T型突起。這些突起稱作連接刺，本種矽藻通常會藉由連接刺相接成串，成為帶狀群體。本種矽藻屬於底棲型矽藻，多出現在臺灣山區湖泊。

扁圓卵形藻(*Cocconeis placentula* Ehrenberg)同樣屬於兩側對稱的羽紋矽藻，但就像矽藻界的雙面人

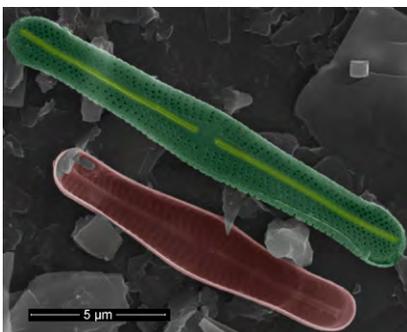


圖3 矽藻構造示意圖。矽藻由上殼片(綠色)與下殼片(紅色)所組成。殼片表面的紋飾由殼縫(黃色)與孔紋所組成。圖中矽藻為採取於花蓮鯉魚潭沉積物內的微小曲殼藻化石(*Achnanthydium minutissimum* (Kützing) Czarnecki)上色後的掃描式電子顯微鏡影像。

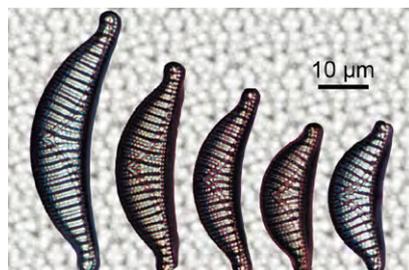


圖4 保存於宜蘭大湖沉積物內的鼠形窗紋藻化石(*Epithemia sorex* Kützing)所呈現的種內型態多樣性。



圖5 矽藻的營養繁殖與種內大小差異。上方卡通圖闡述矽藻母細胞以其上殼片(藍)與下殼片(紅)作為子細胞的上殼片，並形成新的下殼片(綠)。因此矽藻隨著營養繁殖次數增加，殼體會逐漸變小。

一般，上下殼片的型態不同，僅有單殼面具有殼縫另一殼面則無(圖8)。除了殼縫外，兩面點孔紋型態也有所差異，具殼縫面，其孔紋較窄近線性，無殼縫面則較寬近圓形。本矽藻多附著在水生植物或掉落的碎屑上，屬於附著型矽藻。廣泛出現在出現在水庫、湖泊與河流中上游。

隱細舟形藻(*Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot in Krammer & Lange-Bertalot)屬於兩側對稱的羽紋矽藻，兩個殼面皆具有殼縫。可以發現本種的殼縫

十分長，並在兩端同向偏轉成鉤狀(圖9A)。兩側點孔紋線形，紋線從中央的放射狀逐漸變成到兩端的平行。本種屬於底棲型矽藻，分佈於臺灣水庫與河流中上游區域。

克氏異楔藻(*Gomphoneis clevei* (Fricke) Gil)屬於羽紋矽藻，且具有雙殼縫。但它的兩側對稱屬於左右對稱，上下不對稱(圖9B)。殼縫也非直線，而是波動狀的曲線，並朝兩端延伸到殼片邊緣。紋線較短，成微放射到平行。兩端具頂孔，常分泌黏質柄，並會與同種矽藻互相黏附聚集，形成大型群落。附著型矽藻，廣泛分佈於臺灣水庫與河流。

麥氏內絲藻(*Encyonema mesianum* (Cholnoky) Mann in Round, Crawford & Mann)，則是屬於上下對稱，左右不對稱的雙殼縫羽紋矽藻(圖9C)。殼縫彎曲成波浪狀，在頂端朝腹側彎曲。這是本屬的分類特徵，如果殼縫是朝背側彎曲則屬於橋彎藻屬(*Cymbella*)。紋線由中央放射，到兩端則為微放



圖6 中心矽藻。梅尼小環藻(*Cyclotella meneghiniana* Kützing)上色後的掃描式電子顯微鏡影像。左邊為殼面觀，右邊為帶面觀。粉紅色為殼片部份，綠色為腰帶部份。

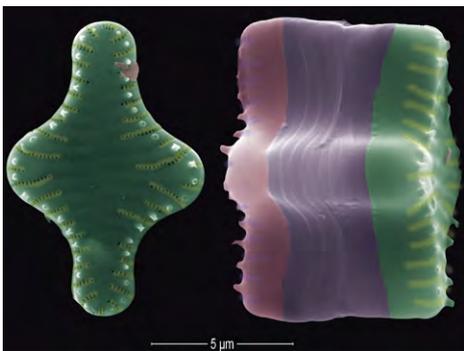


圖7 羽紋型無殼縫矽藻。連結十字脆桿藻(*Staurosira construens* Ehrenberg)上色後的掃描式電子顯微鏡影像。左邊為殼面觀，右邊為帶面觀，其中綠色部份為上殼片、紫色部份為腰帶、紅色部份為下殼片。

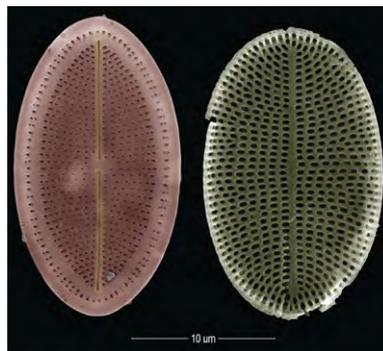


圖8 羽紋型單殼縫矽藻。扁圓卵形藻(*Cocco-neis placentula* Ehrenberg)上色後的掃描式電子顯微鏡影像。左邊為殼縫面，右邊為無殼縫面。

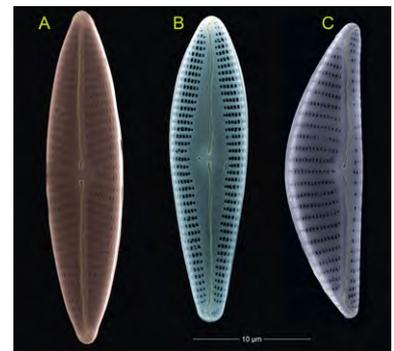


圖9 羽紋型雙殼縫矽藻上色後的掃描式電子顯微鏡影像。(A)隱細舟形藻(*Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot in Krammer & Lange-Bertalot)、(B)克氏異楔藻(*Gomphoneis clevei* (Fricke) Gil)、(C)麥氏內絲藻(*Encyonema mesianum* (Cholnoky) Mann in Round, Crawford & Mann)的殼面觀。

射。不具頂孔區，會分泌黏質鞘構成群體。常見於臺灣水庫與河流。

矽藻的移動玻璃屋

一般人房子蓋好就是四平八穩，動也不動。但具殼縫的矽藻卻能在各種基質表面滑行。而矽藻殼縫的型態的差異，更是影響著矽藻滑行軌跡。大致上來說，矽藻滑行有兩大種類型，其一是直來直往的直線前進型，如隱細舟形藻(圖9A)。其二則是愛跑彎道的曲線前進行型，如麥氏內絲藻屬(圖9C)。在室溫的環境下，矽藻能達到每秒2-14微米的移動速度。矽藻不只可以往前移動，大部分還有倒車的能力。從這種角度來看，這些會滑行的矽藻已經不像是玻璃屋了，而是高級玻璃露營車。矽藻的滑行能力主要來自中央區域的殼縫分泌黏液，黏液就像蜘蛛人的絲線般會黏在基質上，矽藻便會沿著殼縫拉著這黏液線往前或往後滑動。因此對單殼縫型的扁圓卵形藻(圖8)來說，如果是無殼縫面朝下的話，就像翻身的烏龜，無法移動。滑行能力也提供矽藻許多優勢，當所居住環境缺乏水、養分、陽光或太擁擠。具有殼縫的矽藻，便能揮暉衣袖，背著玻璃屋滑到較適合的棲地。

除了滑行外，不會滑的矽藻，如梅尼小環藻(圖6)，

也有他自己的獨門絕活，那就是像潛水艇一樣上下浮沈。藉由浮游的方式，讓自己遷徙到最適宜的水深。除了單兵作戰，矽藻也常常會藉由所分泌的黏液，集結成群附著在石頭、泥土表面。通在在溪流石頭上，常看到褐色的軟墊，就是集結成的矽藻，在抵抗河流的沖刷。

古湖沼學的運用

由於矽藻對於水質環境變化十分敏感，因此常被用作水質監測的指標。此外，由於矽藻死後，其矽質殼片常常可以保存下來，並呈現生前的水質或水文狀態。隨著經年累月的堆積，就會在湖泊或沼澤保存下來。因此古湖沼學家便能運用儀器鑽取湖泊或沼澤內的沉積物進行矽藻分析，進而得知過去水文變遷的狀況。雖然，矽藻化石的紀錄僅能反應定性的水質狀態，如水位高低、營養狀況與酸鹼值變化。但隨著統計分析技術的進步，近年來以許多研究運用轉換函數的方式將矽藻資料轉換為定量的物理參數，並推測過去的降雨狀態或人類活動狀況。隨著環境變遷的加速，沉積物內矽藻化石的研究也許可以提供百年到千年尺度的環境變遷紀錄。讓我們得以評估未來在氣候變遷下如何保育我們的水域生態系統。



參考文獻

1. 汪良奇、張強、蕭良堅、扈治安、李紅春、謝運球。2014。基於湖積物矽藻與地球化學記錄的古環境變遷反演—以桂林會仙岩溶濕地為例。中國岩溶33: 129-135。
2. 汪良奇。2015。臺灣東北部大湖之化石矽藻。國立臺灣博物館學刊 68(2):15-42。
3. Lee RE. 2008. Phycology (4th edition). New York: Cambridge University Press
4. Sims PA, Mann DG, Medlin LK. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. Phycologia 45:361-402.
5. Wang L-C, Behling H, Lee T-Q, et al. 2013. Increased precipitation during the Little Ice Age in northern Taiwan inferred from diatoms and geochemistry in a sediment core from a subalpine lake. Journal of Paleolimnology 49:619-631.