

鈣板藻與鈣質超微化石

Coccolithophores and Calcareous Nannofossils

楊天南 台灣中油公司探採研究所 魏國彥 國立臺灣大學地質科學系

Yang, Tien-Nan Exploration & Development Research Institute, CPC Corporation, Taiwan

Wei, Kuo-Yen Department of Geosciences, National Taiwan University

前言

鈣板藻(Coccolithophore)又名顆石藻或球石藻，是群生活於現今海洋的真核單細胞浮游藻，隸屬於原生生物界(Protista)、定鞭藻門(Haptophyta)的鈣板金藻綱(Prymnesiophyceae)，已知現生種約有240種，隸屬於約80屬及16科。因細胞核兩側存在金黃色素體，昔日被歸入金黃藻門，後來因分子和形態證據顯示出與金黃藻類不同，而改隸屬於新獨立出來的定鞭藻門。其細胞形態的主要特徵，乃具有一條稱作附著鞭毛(Haptonema)的螺旋狀附著器；而鈣板藻名稱起因於細胞膜外覆蓋許多名為鈣板(coccolith)的碳酸鈣質鱗片而得名，雖然仍有少數種類外表覆蓋著有機質鱗片。

鈣板藻是海洋生態系裡的初級生產者，生存在陽光能夠穿透的表層海水，生物量因海域及水深差異而不同，通常每升海水含有數萬至數百萬個細胞，如達到一億個便稱為藻華現象(bloom)。為數眾多的鈣板藻被浮游動物攝食後，無法被消化分解的鈣板成為浮游動物所排出的糞粒主成分(圖1)。除被攝食成為糞粒外，脫落的鈣板或鈣板藻因細胞老化死亡(圖2)也會從海洋透光層下沉，其純白的碳酸鈣質地，狀似在海洋水層中落下雪花片片一般，緩慢地沈落至海底，形成鈣質軟泥(calcareous ooze)。不過，鈣質軟泥中的鈣板及鈣板球還是以糞粒的貢獻較多，原因是糞粒能加速沉落而不致被海水溶蝕，即便有少許溶解，也僅限於糞粒的表層受損。

為使讀者更加認識鈣板藻，以下篇幅簡介其被發

現歷程、鈣板功能、生態與演化、地層上的應用及鈣板藻在地球系統中的獨特生態功能——蓋婭的空調器。

為何是片片鈣板而非一層細胞壁

1836年德國生物學家愛倫伯格(C. G. Ehrenberg)檢視從波羅的海(Baltic Sea)的瑞根島(island of Rugen)採集在白堊，看到卵形礦物外覆著橢圓形、扁盤狀及一圈或數圈同心圓的物體，是第一位發現後人稱為鈣板(coccolith，顆石)的學者。迨至1857年，知名的英國生物學家赫胥黎(T. H. Huxley)觀察由英國皇家海軍建造的獨眼巨人號從北大西洋撈取的底泥，發現許多精細古怪的圓形物體並首先將之命名為鈣板(顆石)，然他當時卻認為鈣板是無機物，非由有機生成的物質，後人推測可能是因當時沒看到鈣板球(coccosphere)。1860年瓦利緒(G.C. Wallich)登上小獵犬號，在船上檢視海洋底泥時，同時發現散落的鈣板及覆著許多鈣板的小球體，他認為是有孔蟲的幼蟲，並命名為鈣板球。同時期的索比(H. C. Sorby)聲稱研究鈣板多年，他觀察到片盤狀鈣板呈現一面凹和另一面凸，認為鈣板的凹凸形狀應是形成自一個中空的小球體，因此於1860年在謝菲德文學與哲學會(Sheffield Literary and Philosophical Society)研討會上發表一篇短文章，最先提出鈣板是生成自生物，而非愛倫伯格和赫胥黎當時所堅信的出於無機方式的凝結而成。雖然赫胥黎和瓦利緒分別對鈣板和鈣板球的生成方式之論述有誤，羅門(Lohmann)

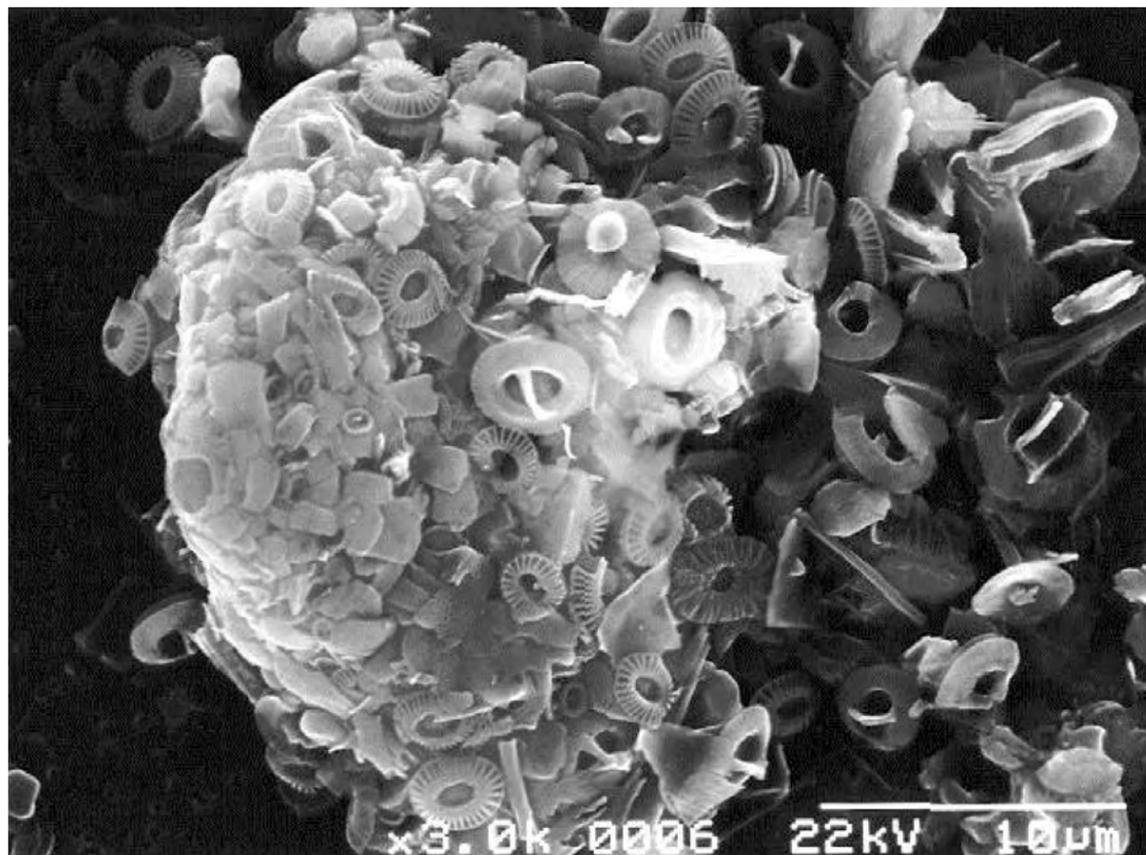
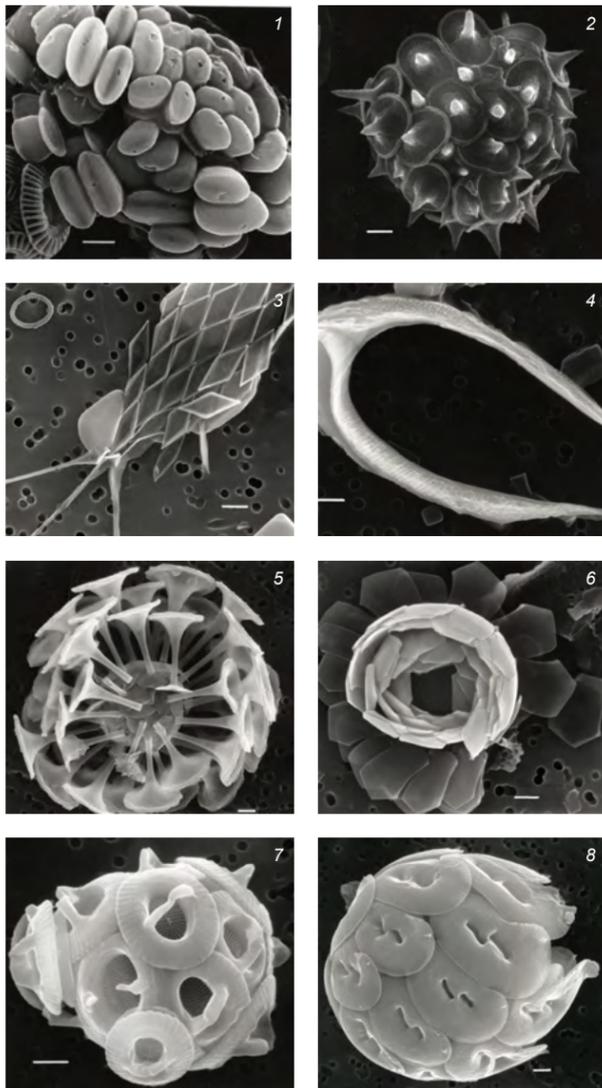


圖1 浮游動物排泄出、主要由鈣板藻及鈣板組成的糞粒樣貌。標本來自臺灣東北角外海湧升流區，水深約50公尺



圖2 現今海洋鈣板藻優勢種 *Emiliania huxleyi* (赫氏艾密里鈣板藻) 的多層鈣板包覆及部分鈣板剝落現象。標本來自臺灣東北角外海湧升流區，水深約30公尺



圖版一
1. *Algirosphaera robusta* 粗壯鈣板藻。南中國海北坡，水深約150公尺
2. *Anacanthoica cidaris* 波斯王冠無刺鈣板藻。臺灣東北外海，水深約2公尺
3. *Calcosolenia murrayi* 穆氏聖鈣板藻。臺灣東北角外海湧升流區，水深約0公尺
4. *Ceratolithus cristatus* 翎角鈣板藻。臺灣東北角外海湧升流區，水深約70公尺
5. *Discosphaera tubifera* 喇叭盤鈣板藻。臺灣東北角外海，水深約0公尺
6. *Florisphaera profunda* var. *elongata* 深水花形鈣板藻 (拉長變種)。臺灣東北角外海湧升流區，水深約20公尺
7. *Gephyrocapsa oceanica* 大洋橋鈣板藻。臺灣東北角外海，水深約20公尺
8. *Helicosphaera wallichii* 瓦氏旋鈣板藻。臺灣東北角外海，水深約0公尺

1902年還是以赫胥黎和瓦利緒的名字來命名新定名的鈣板藻種，分別是：二十七萬年前才出現並演化為當今海洋相當優勢的一種鈣板藻 *Emiliania huxleyi*；以及另外一種更早出現至今仍存活的鈣板

藻 *Helicosphaera wallichii*，以表彰他們當年對鈣板藻研究的貢獻。

鈣板藻的細胞大小約為5-100微米(μm)，鈣板大小約為2-25微米，細胞膜外披覆一層或多層鈣板有如植物的細胞壁，板數十幾片至數十片，因種類而異。鈣板的形態呈現多樣化，有平板、菱形、喇叭狀、馬蹄形、高帽狀、巫婆帽、花籃狀、棒狀、箭形、片盤等(圖版一及圖版二)，是決定科以下分類階層的重要依據。鈣板分兩大類：全鈣板(holococcolith)(圖版一之1及圖版二之4、6)和異鈣板(heterococcolith)(圖版一之2-7及圖版二之其他六種)，前者由相同的方解石晶體以非輻射對稱方式排列，而後者呈輻射狀對稱排列。培養的鈣板藻細胞，經冷凍乾燥、顯微切片及鍍膜後，在穿透式電子顯微鏡下觀察，看到有鈣板正在高爾基體內形成中，也有完整的鈣板包在細胞質的液包體內，正被往外輸送，當液包體接觸到細胞膜時，便以胞吐方式將鈣板釋出。

鈣板藻為何演化出製造片片鈣板包覆在細胞膜外，而不是像其他藻類產生細胞壁來保護？藻類的細胞壁通常由醣蛋白和多醣組成，然鈣板藻的鈣板成分絕大部分是純的碳酸鈣。真正原因目前尚不得而知，只能由假說性質的鈣板之功能來推敲。鈣板可能有(1)過濾或反射紫外線，(2)保護細胞避免被浮游動物捕食或細菌與病毒的侵入，(3)間接獲取光合作用所需的二氧化碳(在細胞質內發生的鈣化反應會產生各一分子的碳酸鈣和二氧化碳)，(4)藉增加片盤狀鈣板數來增加細胞密度，以加快於水

體中下沉，或帶刺狀鈣板者減緩下沉(調整浮沉有利於吸收營養鹽或躲避捕食者的獵取)等。

鈣板藻生態及演化

鈣板藻的生活史可分兩階段：(1)有具鞭毛的可自由游動細胞及(2)不具鞭毛的非可動細胞。由雙倍染色體的合子發育為可動細胞，經減數分裂生成四單倍染色體之減數孢子，釋出後各減數孢子經分裂繁殖進入假絲狀時期，此時期可產生動孢子及形成配子體，由配子體釋出的可動配子會倆倆進行細胞質融合及核融合為雙倍體合子，至此，完成一次生命週期。單倍體細胞會合成全鈣板，而雙倍體細胞產生異鈣板。細胞分裂次數有每天1次、2次甚至2.5次，各種類有不同的生長速率。

鈣板藻種的生物多樣性與緯度相關性較高，在高緯度區種類較少，而低緯度帶呈現較高的種多樣性。多數鈣板藻種生活於淺層透光帶，少數幾種可能需光性較低，所以存活在透光層的下層，如南中國海北坡水下150公尺及350公尺都還有少數幾種鈣板藻蹤跡(圖版一之1及圖版二之6)。以臺灣東部海域為例，黑潮主流與其東方的北太平洋中央渦流的鈣板藻群落組成就有不同，顯示不同水團特性的差異，會影響不同鈣板藻種的適應情形。

鈣質超微化石

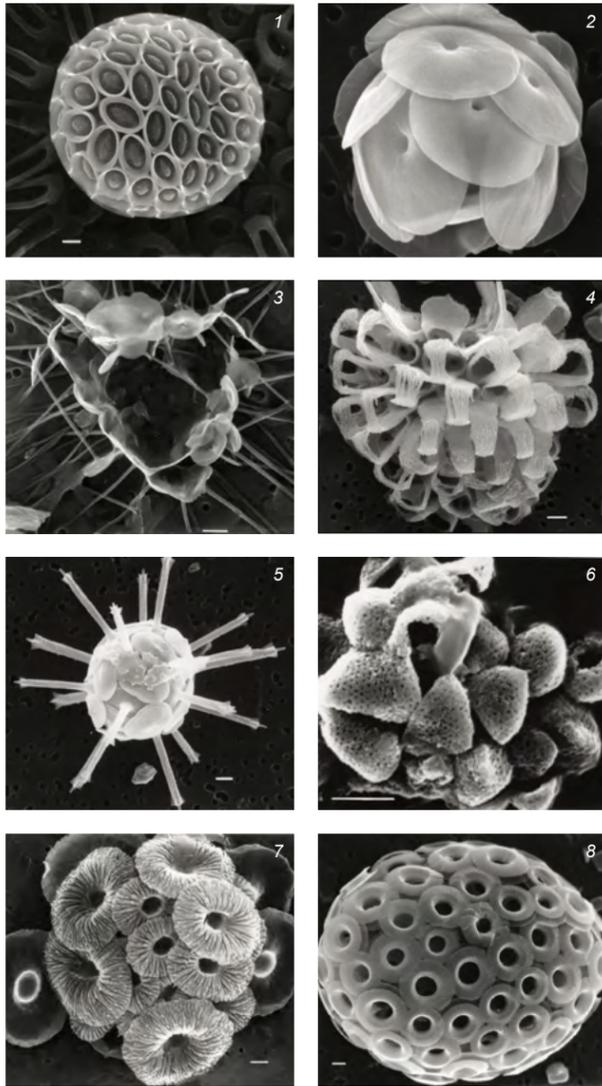
鈣質超微化石最早出現於中生代之晚三疊紀，發現的地點位於德國南部和奧地利間，阿爾卑斯山北邊的石灰岩地層；而法國兩位科學家狄法格斯(C.

de Vargas)和波羅伯(I. Probert)利用實驗室培養的鈣板藻及分子時鐘方法，探討鈣板藻的演化，他們推算會分泌鈣板的鈣板藻之起源時間，大約在2億2千萬年前，也是地質年代的晚三疊紀，至於其他不會製造鈣板的原生物種類可能更早就出現在地球上了，只因無堅硬的遺骸被保存下來，而沒有留下化石紀錄於地層中。

從晚三疊紀至現今的海相沈積物中常能發現各類鈣質超微化石，除了常見的圓盤狀或橢圓盤狀的鈣板外，還有星芒狀、錐狀、馬蹄鐵狀、梯形立體等各類鈣質微體化石，因為這類化石並沒有現生的種類，它們的類源關係並不清楚，但因在地層中經常與鈣板型化石一起出現，就統稱為「鈣質超微化石」。

鈣質超微化石的應用

想知道沈積於海洋之岩層的形成時間，檢視泥岩或頁岩裡所含有的鈣質超微化石就對了。形成鈣質超微化石的浮游性單細胞鈣板藻，活著時隨海洋水團一起到處流動而廣泛分布於各大洋，因此由各洋盆的沈積岩層所建立之鈣質超微化石生物地層，可進行全球性的生物地層對比；加以鈣質超微化石的形態特徵容易在偏光顯微鏡下辨別；以及多數種出現在地層中的紀錄極為短暫(以地質時間尺度而言，也就是說其演化速度快)，所以具備分佈廣、形態特徵容易鑑定及演化速度快的數種鈣質超微化石，被當作極佳的指準化石，可指示出海洋沈積物堆疊形成上下岩層的相對年代。於是，在石油探勘工作上，可推知石油系統中沈積生油岩(含有機物的頁



圖版二
1. *Michaelisarsia elegans* 優美麥克薩爾斯鈣板藻。臺灣東北角外海湧升流區，水深約30公尺
2. *Oolithotus antillarum* 反仔卵鈣板藻。臺灣東北角外海湧升流區，水深約0公尺
3. *Palusphaera vandeli* 梵氏胃甲鈣板藻。臺灣東北角外海湧升流區，水深約20公尺
4. *Poritectolithus maximus* 大孔型鈣板藻。臺灣東北外海，水深約2公尺
5. *Rhabdosphaera clavigera* 棒桿鈣板藻。南中國海北坡，水深約75公尺
6. *Sphaerocalyptra quadridentata* 四齒球鈣板藻。南中國海北坡，水深約350公尺
7. *Umbellosphaera tenuis* 纖細傘狀鈣板藻。南中國海北坡，水深約25公尺
8. *Umbellosphaera sibogae* 胞系臍鈣板藻。臺灣東北角外海湧升流區，水深約70公尺

岩)及儲集岩(通常是饒富孔隙的砂岩)的地質年代。

丹麥地質學家史丹諾(N. Steno)於1669年提出地層學上很重要的疊置定律(Law of Superposition)，

顯示沈積物堆疊時後來者居上，也就是年代老(先到達)的沈積物在下，年輕的(後到達)繼續往上疊加。如果鈣質超微化石生物地層顯示一個地區的地層為，年輕的在下、老的岩層在上，表示該地區曾發生地層倒轉，或兩地層間有斷層存在，位於斷層上盤的岩層因逆衝斷層作用，沿斷層面抬升導致上盤底部較老地層移覆於下盤較年輕岩層之上。

自工業革命以來，人類大量取用化石燃料，使得大氣中二氧化碳濃度快速增加，造成全球暖化現象，尤有甚者如近幾年全球各地頻繁發生的極端氣候，皆在挑戰地球上所有生物生存的耐受力，因此尋求有效降低二氧化碳的措施，是當今極為迫切且嚴肅的議題。所以，於實驗室培養鈣板藻，再施以分離細胞和鈣板來提煉及純化碳酸鈣，服用以此方式所製成的非常天然有機鈣片，既可補充人們身體的鈣含量讓骨骼更強壯，也能促進大氣中二氧化碳含量的降低效果。

蓋婭(Gaia)的空調器

洛夫洛克(J.E. Lovelock)於1979年首先提出蓋婭—大地之母假說，認為地球上的生物圈、氣圈、水圈及岩石圈共同組成一個會相互影響的複雜系統，可調適地球的環境以適合於生物的存活。當今，百分之七十一的地球表面積披覆著海洋，吐納二氧化碳的能力控制了地球表溫，廣佈於表層海洋的鈣板藻是海洋生態系中的基礎生產者，於蓋婭假說中被視為可扮演維持地球氣候系統內部恆定(Homeostasis)的空調器角色。其原因是鈣板藻除了會製造含碳的

有機物質及鈣板外，也會產生二甲基硫丙酸(DMSP)，易揮發進入大氣層，遇到陽光輻射能量照拂便發生光化反應，轉變為二甲基硫化物(DMS)，此含硫化合物具強大的親水性，易吸附大氣中汽化的水蒸氣，而成為雲凝結核，促進大片雲層形成，強化反射陽光回太空(亦即反照率)，遂能減低太陽光的輻射能進入地表，亦即可達降溫效果。

想像當日照充足，激化鈣板藻的繁殖造成藻華，如此一來，大量二氧化碳經過鈣板藻進行的光合作用，合成為有機物及鈣板被封存在海底沈積物中，這樣的過程有如鈣板藻扮演了生物幫浦(biological pump)的角色，從海水中汲取二氧化碳並將之往下送抵海床；加上釋放更多的DMS增進大量雲的生成，這兩項機制所產生的負回饋可調空地球表面的氣候系統，使過熱現象趨緩，進而冷卻下來。相反地，減少鈣板藻的負回饋運作，可使地表溫度逐漸回升。

結語

海洋中的單細胞鈣板藻，雖然個體微小到人類的肉眼無法直接觀察得到，然而鈣板藻在現今的海洋生態系及全球氣候變遷之運作機制中，扮演著極為重要的角色，影響所及，維繫海洋中食物網的健全發展及維持整個地球環境的穩定，皆攸關生物圈裡所有物種的永續存命。自工業革命以來，人類創造了許多奇蹟，卻也同時在破壞賴以維生的大地之母，今年(2018)夏天全球各地出現的熱浪及近幾年世界各地都不斷發生的乾旱與洪

災等極端型氣候，似乎是蓋婭已傳遞給人們的示警訊息。如何讓大地之母平和地永續運作下去，應是當今及未來幾代的人類，必須努力思考與付出行動的重要課題。

鈣板藻 Coccolithophore

Domain Eukaryota 真核生物域

Kingdom Protista 原生生物界

Division Haptophyta 定鞭藻門

Class Prymnesiophyceae 鈣板金藻綱

Order Isochrysidales 等鞭鈣板金藻目

Family Noelaerhabdaceae 鈣板金藻科

Genus *Emiliania* 艾密里鈣板藻屬

Species *huxleyi* 赫氏種

Emiliania huxleyi 赫氏艾密里鈣板藻

- 參考文獻
- Bown, P.R. (Editor) (1998) *Calcareous Nannofossil Biostratigraphy*, Kluwer Academic Publishers.
- De Vargas, C. and I. Probert (2004) New keys to the past: Current and future DNA studies in coccolithophores. *Microplaeontology*, 50 (Supplement 1): 45-54.
- Lovelock, J.E. (1979) *Gaia: A new look at life on Earth*. Oxford University Press.
- Yang, T.-N. and K.-Y. Wei (2003) How many coccoliths are there in a coccosphere of the extant coccolithophorids? A compilation. *Journal of Nanoplankton Research*, 25: 7-15.
- Yang, T.-N., K.Y. Wei and G.-C. Gong (2001) Distribution of coccolithophorids and coccoliths in surface ocean off northeastern Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 43: 287-302.
- Yang, T.-N., K.-Y. Wei and L.-L. Chen (2003) Occurrence of coccolithophorids in the northeastern and central South China Sea. *Taiwania*, 48: 29-45.
- Yang, T.-N., K.-Y. Wei and J.-T. Wu (2012) *Marine coccolithophores around Taiwan*. Biodiversity Research Center, Academia Sinica and National Science Council, Taiwan. 96 pp.
- Young, J., M. Geisen, L. Cros, A. Kleijne, C. Sprengel, I. Probert and J. Østergaard (2003) A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nanoplankton Research*, Special Issue 1. 125 pp.
- Winter, A. and W.G. Siesser (Editors) (1994) *Coccolithophores*, Cambridge University Press.