

掌鰭魚~登陸的故事

Eusthenopteron foordi

延陵科學綜合室 格物研究組

Email address: hongkongensis@gmail.com

2024年3月25日 紀念露娜絲逝世22周年



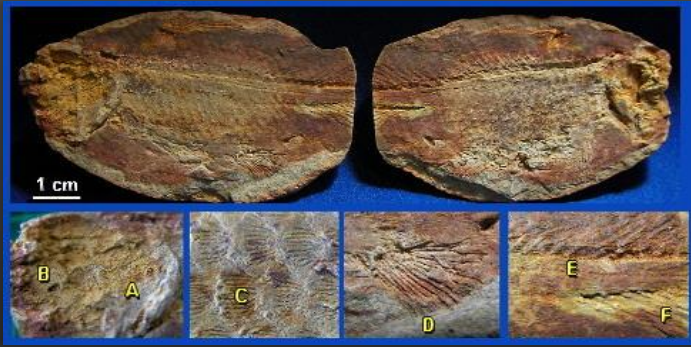
上左圖:掌鰭魚化石的定名者瑟夫·弗雷德里克·懷特夫斯 Joseph Frederick Whiteaves (1835-1909)

右上圖: *Eusthenopteron foordi* Whiteaves 1881 本室掌鰭魚化石標本

右下圖: Manual of geology, treating of the principles of the science with special reference to American geological history 1880 (Page 168 fig 971.)

[研究的緣起]

2024年2月14日下午,因工作繁忙關係,處理好要務便直接坐車去接收一份重要的包裹。是外國研究收藏家的舊藏,一件十分有趣及涉及進化論上環扣紀錄,筆者有一份執着必須在當天取得,研究是刻不容緩的,心裡想研究這個課題已經有20年的光景,記得1995年日本NHK的自然史節目中,訪問瑞典國立自然歷史博物館中的貝寧博士提出:「如果要問我們人類重何而來,我相信就係由這個物種開始!」,現在就由這裏開始了解自然史上生命「登陸」的故事。陸地上生活的脊椎動物皆被為「四足動物」,由魚類漫長地演化出來,身體上長著「鰭」的稱為魚類,身體上長有趾的的被的定義為四足動物類,這種進化過程,古生物學上通常觀察魚的胸鰭和腹鰭漸漸演化成足肢,在我們所知道的學術研究資料上,古生魚類在登上陸地並演化成四足動物過程中,需經歷不同的的過渡形態,例如掌鰭魚(Eusthenopteron)、魚石螈(Ichthyostega)、棘螈(Acanthostega),當然中還包含半魚與半螈之間的物種~希望螈(Elpistostegalia)。在登陸故事當中被稱為登陸的先鋒就是掌鰭魚(Eusthenopteron)。也是本專題的主題物種,掌鰭魚學名來自希臘語「εὖ eū」「好」,「σθένος sthénos」「力量」「πτερόν pteron」「翼」或「鰭」之意。名稱上「Eusthenopteron」有多種不同的傳譯,如「新翼魚」、「真掌鰭魚」及「掌鰭魚」。基於筆者1995年收看香港電視台播出的翻譯日本NHK的「生生不息生命力」節目中,港譯為「掌鰭魚」,先入為主緣故所以採用為本專題的名稱。



上圖：NGI-84：A. 鰓蓋；B. 眼部之殘跡；C. 體鱗；D. 臀鰭；E. 中空之脊椎；F. 尾鰭之一部分

上圖：懷特腔棘魚 *Whiteia woodwardi* Moy-Thomas, 1935.
(館藏編號:NGI-F04084)

圖片來源：延陵科學綜合室藏



上圖：延陵科學綜合室收藏的掌鰭魚 *Eusthenopteron foordi* 標本化石樣本。屬幼齡魚的階段化石呈薄片側壓式保存(約22cm) 圖片來源：延陵科學綜合室藏

[生物由海洋到陸地的研究]

這種生活在泥盆紀的掌鰭魚仍然是魚的形態生物，但牠與後來出現的四足動物（包括兩棲類、爬蟲類、鳥類和哺乳類）的四肢之間，擁有著非常密切關係，在自然史上獲得了標誌性地位，古生物學家現在普遍認為掌鰭魚為陸生四足動物的「祖先」。掌鰭魚屬大約生活在3.85 億年前泥盆紀晚期的物種。由十九世紀英國古生物學家約瑟夫·弗雷德里克·懷特夫斯 Joseph Frederick Whiteaves (1835-1909) 於 1881 年進行學術研究並發表，為掌鰭魚研究奠下基礎。懷特夫斯也是加拿大皇家學會的創始會員及倫敦地質學會和加拿大皇家學會的會員。標本產地是來加爭魁北克省東南部，自 1879 年以來從 米加沙 (Miguasha) 瑞斯帝科河北岸的懸崖的沉積岩中挖掘不少魚類化石，由廿世紀40年代至 1990 年代亦不斷地進行了深入詳細研究。1892年美國古生物學家及比較解剖學家，愛德華·德林克·谷普 (Edward Drinker Cope (1840-1897)，提出加拿大上泥盆統地層發現的掌鰭魚化石 (Eusthenopteron)，是四足動物的祖先。1929年魚石蠟在格陵蘭東部被發現，掌鰭魚與四足動物的進化環扣中又增添紀錄。1938年南非最南端的海岸，發現被稱為活化石的拉蒂邁魚 (Latimeria chalumnae) 拉蒂邁魚屬腔棘魚目 (Coelacanthiformes) 其分類上特徵上仍然保留了很多肉鰭魚類的祖先形態，但與四足動物的演化還很遙遠漫長。掌鰭魚屬 (Eusthenopteron) 內現存7個品種，當中 (Eusthenopteron foordi) 為指名種，也1881年最早的記錄，

- * E. foordi (type)
- * E. farloviensis
- * E. jenkinsi
- * E. obruchevi
- * E. savesoderberghi
- * E. traquairi
- * E. wenjukowi Eusthenopteron

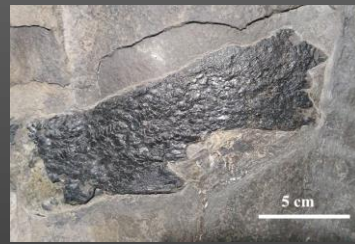
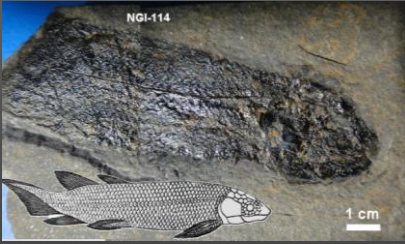
掌鰭魚屬的結構，頭部具有一個兩部分的複合性顱骨，其結構與爬行動物頭顱型態十分近似。



上圖：引自NHK的「生生不息生命力」節目中截圖1. 屬成年齡魚的階段化石呈立體式保存(約78cm)



上圖：引自NHK的「生生不息生命力」節目中截圖2. 瑞典國立自然史博物館的 貝林教授

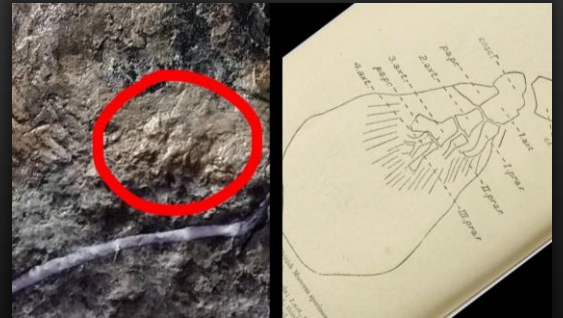
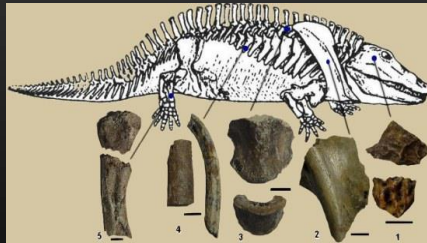


上圖：雙鰭肺魚(雙翼魚) *Dipterus valenciennesi* Sedgwick et Murchison, 1828, (館藏編號: NGI-F02114) 圖片來源: 延陵科學綜合室藏

上圖：雙鰭肺魚 *Pentlandia macroptera* (Traquair), 1888, (館藏編號: NGI-F02160) 圖片來源: 延陵科學綜合室藏

上圖：新角齒肺魚 *Neoceratodus forsteri* (Krefft), 1870 [= *Epiceratodus forsteri* (Krefft), 1870], (館藏編號: NGI-054159) 圖片來源: 延陵科學綜合室藏

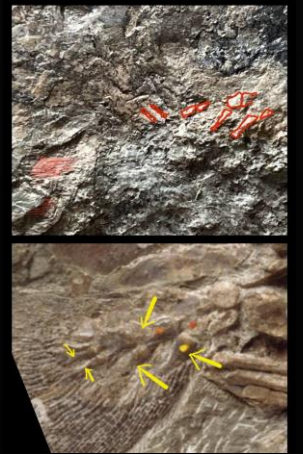
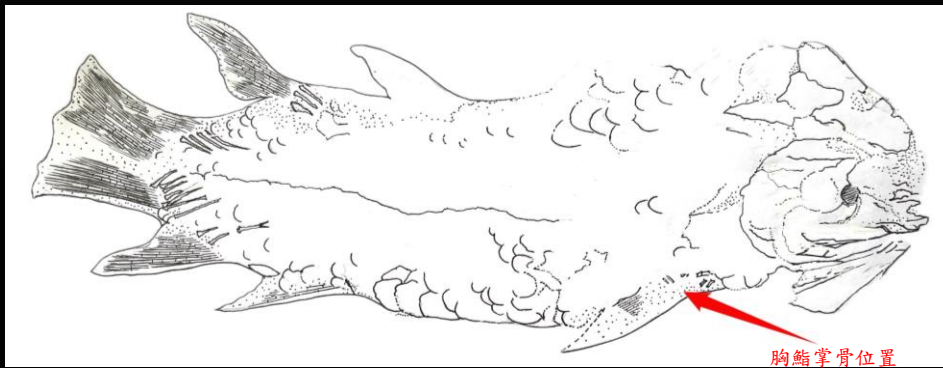
上圖：距今3億8000萬年前的泥盤紀中期至晚期的中生代魚類，以雙鰭肺魚為進化主系發展成的角齒肺魚類繁盛於晚泥盆世至石炭紀，澳洲的新角齒肺魚(*Neoceratodus forsteri*)為雙鰭魚的直系後裔，結構與之仍然很接近，也長有翅狀的葉狀鰭。



上左圖：盜首蜥 *Diplocaulus magnicornis* Cope, 1882, (館藏編號: NAR-168)

右圖：延陵科學綜合室收藏的掌鰭魚 *Eusthenopteron foordi* 標本化石樣本(左圖)英國自然史博物館的標本(右底圖)P. 7696及白描圖(右圖)作比較延陵科學綜合室的樣本由於 薄壓保存參察掌鰭骨絡比較困難。

上中圖：曳蜥 *Eryops megacephalus* Cope, 1877, (館藏編號: NAR-056) 圖片來源: 延陵科學綜合室藏



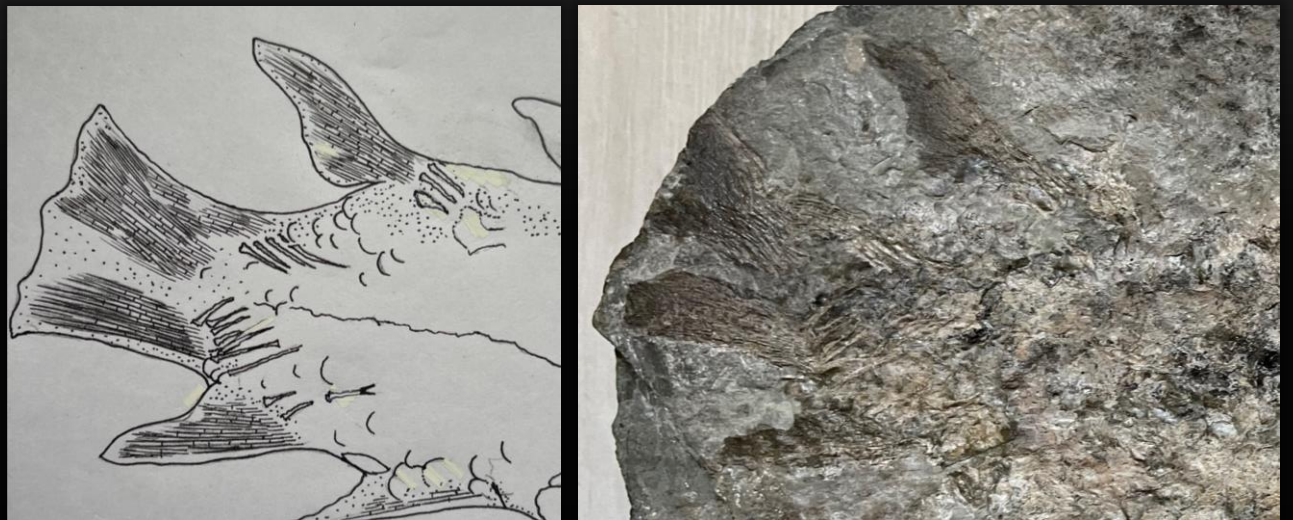
上左圖：延陵科學綜合室收藏的掌鰭魚 *Eusthenopteron foordi* 標本化石樣本與(右圖)英國自然史博物館的標本P. 7696及白描圖與較延陵科學綜合室的樣本對比(上右圖)由於 薄壓保存參察掌鰭骨絡比較困難。但仍可辨識。圖片來源: 延陵科學綜合室藏

顧名思義掌鰭魚其名稱來自於魚鰭上的出現近似四足動物的帶趾骨骼模式尤如「手掌」，即具有陸生動物手/腳的趾爪出現，開始捨棄魚鰭游泳而漫漫演化陸上需爬行的生活。魚體內具有獨特的肱骨、尺骨和橈骨(在前鰭中)以及股骨、脛骨和腓骨(在腹鰭中)。這些附肢長骨具有骨嚮生長板，可透過軟骨內骨化實現大幅縱向生長，如四足動物長骨。這六塊附肢骨也出現在後來的四足動物中。掌鰭魚與已知最早的四足動物有許多共同的獨特特徵。牠與魚石螯蜥和棘螯蜥等形態上，頭骨結構便十分相似。有內鼻孔或後鼻孔，這是四足類的決特徵之一。還具有迷宮齒狀牙齒，其特徵是折疊的珠瑯質，這也是所有已知最早的四足動物的特徵。但與早期的四足動物(螯類)不同，掌鰭魚幼體沒有外鰓結構。掌鰭魚在泥盆紀的魚類方面非常先進。是少數實際上擁有堅固的肢體狀鰭的魚類之一，當水位退潮水變淺時，鰭可以幫助自己拉動身體，移動的方法更接近兩棲動物方式，從而演化成為適應陸地上生物。牠很可能是從早期的魚類進化而來的，古代魚類開始嘗試進入較淺的水域，因此需要更強的鰭才能在更多的陸地環境中移動。掌鰭魚化石紀錄中具有非凡重要意義，是化石紀錄中的「缺失的環扣」，牠是自然史上生命由海洋進入陸地的先驅，掌鰭魚的「登陸」譜寫出生命的奇蹟！

附圖片一：延陵科學綜合室藏掌鰭魚(Eusthenopteron)化石標本



上圖：延陵科學綜合室收藏的掌鰭魚(Eusthenopteron)化石標本屬薄壓式保存，右圖：顯示掌鰭指狀骨部份散落在胸鰭附近(見紅色線描)。



上圖：延陵科學綜合室收藏的掌鰭魚(Eusthenopteron)化石標本尾部線描圖，右圖：掌鰭魚化石標本完整尾部照片。



上圖左：掌鰭魚(Eusthenopteron)的復原模型 上圖中：頭骨部線描圖，上圖右：掌鰭魚化石頭部照片。

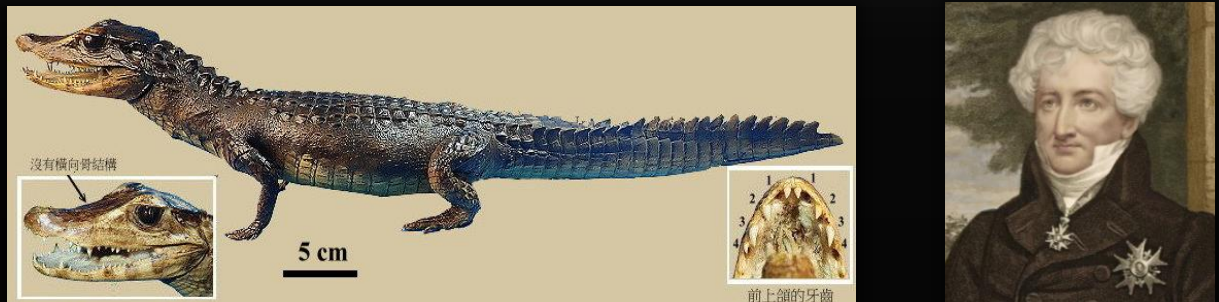


居維葉在證書上的親筆簽署

浮雕壓印式學院紋章

居維葉 (Baron Jean Léopold Nicolas Frédéric Cuvier 1769-1832)

上圖：法國博物學家喬治·居維葉 (Georges Cuvier 1769-1832) 手簽學院證書 圖片來源：延陵科學綜合室藏



上圖：鈍吻古鱷 (居維葉侏儒鱷) *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier), 1807, (館藏編號: NAR-073161)NAR-161 (原色標本, 左: 頭甲的縱向排列模式, 2-3(2)-3-2-2, 紅圈部分的甲片缺失) 圖片來源: 延陵科學綜合室藏

[解剖學的興起]

1812年法國博物學家喬治·居維葉 (Georges Cuvier 1769-1832) 出版著作《四足動物骨骼化石研究》(Recherches sur les Ossemens Fossiles de Quadrupèdes) 其後1817年發表著作《動物界》(Le Règne Animal), 居維葉創立比較解剖學, 自然歷史上動物學的奠基人, 也譽為古生物學之父。居維葉把瑞典分類學家卡爾·林奈 (Carl Linnaeus 1707-1778) 二名分類法進行完善, 分類學上的「綱」之上加設立了「門」, 把古生物化石和現生動物納入分類系統之內, 1813年居維葉出版的《對地球理論的論文》(Theory of the Earth) 書中提出新的物種會在周期性發生的災難後產生, 是最早提出「生物滅絕」學說見解的生物學家, 期間居維葉大量收集現生及古生物標本作為存證, 開創了有規模博物館式的研究方法, 但居維葉卻認為生物「進化說」的證據並不足夠, 他是傾向於「災變論」學說, 認為這比較合適。著名的進化還是災變的探討辯論, 就是居維葉與另一法國博物家若弗魯瓦·聖伊萊爾 (Étienne Geoffroy Saint-Hilaire 1772-1844) 進行, 聖伊萊爾是一位不能不提的法國自然學家, 1798年聖伊萊爾隨拿破崙軍隊前往埃及, 他在尼羅河中發現一種怪魚, 身上有多枚魚鱗, 也是當時完全沒有任何記錄的生物, 這種魚類的魚鱗外觀, 近似四足動物的肢體, 聖伊萊爾當時十分興奮, 他認為這是體驗動物在進化過程中的生物, 而這種演變會最終成為人類!



聖伊萊爾 (Étienne Geoffroy Saint-Hilaire 1772-1844)

拉塞佩德 (Comte de Lacépède 1756-1825)

恩氏多鰭魚 *Polypterus endlicheri endlicheri* Heckel, 1849

多鰭魚 *Polypterus bichir bichir* Lacépède, 1803



上左下圖：多鰭魚 *Polypterus bichir bichir* Lacépède, 1803，(館藏編號: NGI-058109A: 浸製標本)

上右下圖：恩氏多鰭魚 *Polypterus endlicheri endlicheri* Heckel, 1849，(館藏編號: NGI-058119, 剝製標本) 成魚體長可達75厘米，以體側有 5-7條粗黑色縱紋而易於和相似種不同，但需留意本種的縱帶有分歧現象，而且分布至近腹面，縱帶之間還有黑色斑塊，外此本種的下顎較吻部略突，體色隔環境而稍有改變，背鰭棘數為 12 ~ 14，各鰭皆有綴有斑紋。見於非洲中部 (蘇丹和象牙海岸)，分布於白奈爾河、波爾達河、查德爾湖和尼及爾湖。圖片來源：延陵科學綜合室藏

[古代魚類的研究]

聖伊萊爾收集的怪魚，最後由法國博物學家拉塞佩德 (Comte de Lacépède 1756-1825) 研究，並定名為「多鰭魚屬」(*Polypterus* Lacépède, 1803) 現今又稱為恐龍魚，拉塞佩德是位物種「進化說」的18至19世紀的自然學家，1798年其出版著作《普瓦松自然史》(Histoire naturelle des poissons) 中提到 (英文版)：「The species can undergo such a large number of modifications in its forms and qualities, that without losing its vital capacity, it may be, by its latest conformation and properties, farther removed from its original state than from a different species: it is in that case metamorphosed into a new species.」 「物種在形成過程時需經歷大量的變更。在仍然存活的情況之下，這種變更會使物種獲得新的構造和特性，會與原始狀態產生很大差異。這就是新物種的誕生。」多鰭魚的發現，只是把生物演化的視野帶給十九世紀的博物學家面前，但中間類型的生物及古生物證據卻依然未有找到，1836年南美發現了第一種現生肺魚，第二年的1837年非洲肺魚也被發現，隨後幾十年間，直到1870年澳洲肺魚亦被發現！德國生物及博物學家 恩斯特·海克爾 (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel 1834-1919)，最先把肺魚類放進進化之中，海克爾認為肺魚的分類學位置比較接近兩棲類，肺魚與四足動物的親緣關係再引起當時自然學者的關注，但生命演化中的「缺失的環扣」，卻依然沒有出現，直至在1881年在加拿大上泥盆紀地層發現「掌鰭魚」(Eusthenopteron) 被發現為止，四足動物的祖先之迷正式揭開。有興趣的讀者可參考進化演變的專志，延陵動物志 Fauna Ngiana (魚類 Pisces) 及延陵動物志、Fauna Ngiana (兩棲綱 Amphibia 爬行綱 Reptilia)。



上圖：現保存在英國自然史博物館內的文度醫生收集的禽龍化石標本 中上圖：昔日權傾自然史博物館的奧雲爵士（Richard Owen）其銅像已於2000年移離中央大堂放在上層前方 右下圖：已經滅絕的巨大鬣蜥雕塑原模型 圖片來源：延陵科學綜合室藏 2015年

人類歷史上真正發現恐龍的故事。恐龍的發現歷史，最早源於英國的吉迪恩·文度醫生（又譯：吉迪恩·曼特爾）（Gideon Mantell 1790-1852），文度醫生因為未能在倫敦獲得助教職位後，他決定回到自己家鄉執業行醫。英格蘭區域擁有特別豐富的化石資源，文度從少年時代，就開始有收集化石的興趣，1820年他在狩獵地點蒂爾蓋特森林（Tilgate Forest）裡發現不明的化石牙齒，看來像是巨型的爬行動物的牙齒。另外還發現了其他可能相關的大型骨頭。由於他研究了頗長時間仍然沒有找到答案，遂於1823年，文度把一顆化石牙齒送給了遠在巴黎的學術權威喬治·居維葉（Georges Cuvier 1769-1832），但是居維葉看了化石之後，卻沒有發現其中奧義，並認為很可能說是一顆河馬牙齒，但文度醫生卻表示並不同意這種說法，認為這很可能是屬於一種未知的物，文度的研究上的突破來自他一次在倫敦皇家外科醫學院博物館（Museum of the Royal College of Surgeons in London）的參觀，他見到鬣蜥的下顎骨骼，並留意到牙齒的結構與他的發現十分相似，不同之處是牙齒大 20 倍左右，文度設想他應該發現了一種已經滅絕的巨大鬣蜥，絕對不是河馬這類型哺乳類動物，應該是一種爬行動物才對。1825年文度醫生完史前爬行動物牙齒研究並提交給倫敦皇家學會發表，這種歷史上首先發現的恐龍稱命名為「禽龍/Iguanodon」（雖然係歷史上第一種恐龍，但在時間上牠在斑龍之後），希臘文「iguana」意為「鬣蜥」，Iguanodon意為鬣蜥的牙齒，但文度沒有在學名上種名。文度醫生雖然在學術上取得一定成果，但在家庭及人生際遇上常卻十分不幸，1838年他的妻子瑪麗·安（Mary Ann）與文度離婚，第二年女兒去世，1841年文度遭遇上馬車事故導致身體殘障，長期處於極度痛苦之中，因為脊椎受損而需要使用鴉片止痛，並於1852年因大量服用鴉片緩解了疼痛去世。也是十九世紀剛剛興起的古生物學的重大損失，文度醫生留下了豐富的學術遺產，他的著作《地質奇蹟》（Wonders of Geology），十分受歡迎，數年之間已經有許多版本和譯本。1842年理察·奧雲爵士（Richard Owen 1804-1892），提出「Dinosaur」一詞的提出者。正式開創了「恐怖蜥蜴」，中文譯為「恐龍」。然而這位奧雲爵士（Richard Owen）卻由於活躍在政治界與科學界，他模擬是一名極端的神創論者，對早期進化論的思維的人，報以針對形式回應，憑藉其良好社交有關係的情況下在英國自然學界中，靈活運用權術打擊學術異己，文度、達爾文也無擬與奧雲這位學術權貴的打擊對象，2000年千禧年前，英國自然歷史博物館，為迎接千禧年，正式把原本置在大堂樓梯中央的達爾文銅像恢復原位，理察·奧雲的銅像卻由中央位置，搬回走廊的一邊。從這個微細的安排看出，證明人們的眼睛係雪亮的，沒有一種勢力或一幫政棍、學棍，能夠隻手遮天，這些在時代上完全不尊重別人的人，最適合也是被歷史拋棄進路邊嘍坑渠之內……

附圖片二：英國自然歷史博物館探訪掌鰭魚(Eusthenopteron)化石標本 2015年



上圖：2015年掌鰭魚(Eusthenopteron)化石標本在英國自然歷史博物館的情況(右下圖:掌鰭骨部份)，作為古生代泥盆紀後期魚類，四足動物的祖先，博物館高度重視這個收藏。上圖左下:英國博物學家湯馬士·亨利·赫胥黎(Thomas Henry Huxley 1825-1895)的白色雕像，格物研究組把本室的天地衝旗放在像上右手上，作為向赫胥黎表示崇高的敬意。



上圖：延陵科學綜合室格物研究組以廣角拍攝英國自然歷史博物館的一角，這地方是過去近140多年來自然博物學的殿堂。

參考文獻

文籍期刊資料/互聯網絡資料

延陵動物志 Fauna Ngiana (魚類Pisces) 2025

延陵動物志 Fauna Ngiana (兩棲綱 Amphibia 爬行綱 Reptilia) 2025

Taxonomic review of Eusthenopteron foordi Whiteaves January 1996
Richard Cloutier Université du Québec à Rimouski UQAR

Juvenile Specimens of Eusthenopteron foordi Whiteaves, 1881 (Osteolepiform Rhipidistian, Pisces) from the Late Devonian of Miguasha, Quebec, Canada Hans-Peter Schultze Journal of Vertebrate Paleontology

Structure of the Vertebral Column in Eusthenopteron Foordi Whiteaves William K. Gregory, Helen Rockwell and F. Gaynor Evans Journal of Paleontology

Natural History Museum Natural History Museum <https://data.nhm.ac.uk/dataset/resource/eusthenopteron-foordi-whiteaves> Eusthenopteron foordi Whiteaves - Image of NHMUK PV P 6797 Eusthenopteron foordi. Eusthenopteron foordi Whiteaves Image of NHMUK PV P 6797 Eusthenopteron foordi.

Devonian – “The Age of Fishes” Discoveries and pioneering studies of Devonian fossil fish Report on a talk given to the Hastings & District Geological Society by Dr Peter Forey, Natural History Museum, London Reported by Peter and Joyce Austen

Manual of geology, treating of the principles of the science with special reference to American geological history 1880
New York, Ivison, Blakeman, Taylor and Co.; London, Trübner and Co. Page 168 fig 971.

Vertebral development in the Devonian Sarcopterygian fish Eusthenopteron foordi and the polarity of vertebral evolution in non-amniote tetrapods.
Sep 2002



上圖：真掌鰭魚(Eusthenopteron)，泥盆紀後期魚類，四足動物的祖先
日本名：トレーディングフィギュア ユーステノプテロン 「カプセルQミュージアム 古生代
生命大爆發(ビッグバン)」海洋堂 CapsuleQ MUSEUM 古生代 生命系列