

臺灣產溫帶溯河魚類播遷機制與移棲路徑之研究(I)

摘要

位處亞熱帶的臺灣，理論上應該不會有溫帶魚類生存才對。前人的研究認為臺灣的溫帶魚類—鮭魚是在冰河時期，因海水面下降、水溫降低，使得北方鮭魚族群往南播遷而被陸封於臺灣，但對於臺灣鮭魚播遷機制的討論則付之闕如，本研究的目的在討論臺灣溫帶魚類播遷的可能機制，推測 MIS 20 的冰河消退期，由於隕石的撞擊導致氣候快速回冷，使高緯度地區河川再度被冰封，伴隨著地球磁極的轉換和磁場強度減弱的快速變化，則是最有可能是誘使西伯利亞黑龍江一帶的北方鮭魚往南拓殖到臺灣，而後又因洄游路徑被阻斷被陸封於臺灣河川而子遺至今。

臺灣產溫帶魚類的發現

臺灣的鮭魚又稱為臺灣櫻花鉤吻鮭(*Oncorhynchus masou formosanus*)或臺灣鱒。日據時期青木起雄(1917)首先在臺灣水產雜誌報導臺灣也有鱒魚棲息，大島正滿(1919)再將去內臟以鹽醃製保存，全長 33.9 公分的成熟雄鮭魚模式標本，發表於臺灣農事報，命名為 *Salmo saramao*。同年 Jordan 和大島正滿(1919)又聯名發表第一篇臺灣鮭魚的英文論文，並將學名改為 *Salmo formosanus*。大島正滿(1934)又以臺灣鮭魚的鱗相和活體臺灣鮭魚體側有紅色斑點為由，將臺灣鮭魚之學名更改為 *Oncorhynchus formosanus*。他認為日本櫻鮭家族可分成 *Oncorhynchus masou* 和 *Oncorhynchus formosanus* 兩大類群，*Oncorhynchus masou* 指棲息於日本海和日本較北方的櫻鮭家族，而 *Oncorhynchus formosanus* 則包括臺灣鮭魚、琵琶鮭和紅點鮭（石川鮭），泛指棲息於日本太平洋側和日本較南方的櫻鮭家族。1935 年大島正滿親自採集並目睹臺灣鮭魚活體體側並沒有紅色斑點，因此認為臺灣鮭魚和山女魚較相似，再度將臺灣鮭魚之學名更正為 *Oncorhynchus masou*。Behnke 於 1959 年檢視當時收藏於史丹佛大學全長 14.8 公分的未成熟臺灣鮭魚幼魚標本，認為臺灣鮭魚是新種，因此以 *Oncorhynchus formosanus* 稱之。1962 年時他更推測臺灣可能有二到三種鮭魚，如果確定僅有一種，建議應以 *Oncorhynchus masou formosanus* 稱呼臺灣的鮭魚。

新近的研究認為櫻鮭近似虹鱒，接近鱒屬(*Salmo*)，擁有很多鱒屬的原始形質。郭金泉等人(1996, 1999)的研究發現櫻鮭和虹鱒的配子雷同，但是兩者的染色體相差甚多。郭金泉等人(2007; 2008a, b)又以 AFLP 和微衛星 DNA 兩種分子標記，分析了六種太平洋鮭屬的鮭魚：樺太鮭、虹鱒、石川鮭、櫻鮭、琵琶鮭、臺灣鮭魚，研究結果發現臺灣鮭魚獨立成一單系群，和日本櫻鮭單系群明顯區隔，基因分化現象明顯，且日本櫻鮭之陸封型與降海型並無明顯之基因分化，因此推論臺灣鮭魚可能起源於西伯利亞的黑龍江(Amur River)。

動物往返遷移棲地的機制

生物覓食後如何循跡返巢？候鳥如何往返遷移棲地？鮭魚如何洄溯到原生地交配？一直是生物學家感興趣的課題。科學家已經了解螞蟻可藉由在經過的路徑，分泌一些化學物質來辨識回巢的路。至於長距離飛行遷徙的候鳥，則可以利用視覺定向、天體方位以及地球磁場的方式來維持飛行方向。研究發現鳥類在白天短距離的飛行通常是透過視覺定向的方法，利用地形地貌來辨識方向；長距離或夜間的遷徙飛行，則會藉助星辰天體來辨認方位；天氣不好的夜間，則利用地球磁場的感應來定位(Solovyov and Greiner, 2007)。早期的研究認為蜜蜂是藉由太陽的方位來辨識蜜源方向，近期的研究則在蜜蜂的腹部表皮下方找到一些被稱為 *Oenocytes* 的細胞，其細胞質中具有許多鐵顆粒，證實蜜蜂也懂得利用地磁，在往返食物和巢穴間，用來確認方向(Hsu and Li, 1994; Nichol and Locke, 1995)。研究也發現包括海龜、蝙蝠及牛羊等動物對地球磁場也會產生感應藉以定向。

鮭魚被認為會利用包括視覺、嗅覺和地磁來定向洄游溯河的路徑(Yano *et al.*, 1997; Diebel *et al.*, 2000; Ueno and Shigemitsu, 2007；郭金泉等，2007)，視覺定向猶如鳥類利用地形和天體位置來辨識方向，嗅覺尋徑則如犬科動物利用鼻腔來辨認源自鮭魚出生地河川特殊氣味的水體，也會利用身體感應地磁來定向。但憑實而論，水中生物利用視覺來定向的難度要遠比陸生生物高得多，因為海水受消光作用和懸浮物質的影響，水中的能見度遠遠不能和陸地相比擬，魚類如何能藉由有限的能見度來辨識數公里甚至數十公里之外的海底地形？若要在海中靠視覺觀察天體位置來定向，除了前述的問題之外，還會受到光線折射作用的影響，這些都是嚴重影響視覺的因子，因此鮭魚利用海底地形和天體來定位的範圍應非常有限。研究發現狗的鼻腔裡有一層黏液，黏液可以把一些有味道的分子留下來，藉以判別出是什麼味道，而且狗鼻子裡的神經細胞也比其他動物多，因此，嗅覺神經多和濕鼻子是狗嗅覺靈敏的最大原因。若鮭魚也要利用和犬科動物相同的機制，來辨識源自出生地河川的特殊氣味，可能要比利用視覺來定向更困難，因為除了在水中無法利用和犬科動物鼻腔內相同的黏液留下有味道的分子外，海流的流向更是嗅覺利用的最大困難點，除非海流流向與鮭魚洄游的路徑完全一致，否則鮭魚實在無法有效利用嗅覺洄游溯源至出生地的河川，況且海中各種離子的分佈也遠比大氣複雜，因此除非在河川出海口不遠處，否則鮭魚如何在數千公里之外，能有效分辨出可能僅有不到百億分之一濃度的特殊氣味分子，且研究亦發現鮭魚的洄游路徑，也大多和海流流向不一致(郭金泉等，2007)，因此利用嗅覺來辨識源自出生地河川的特殊氣味，可能僅限於河川出海口附近而已。研究認為鮭魚也會像其他動物一樣，利用身體來感應地磁，指引洄游的方向，由於地球磁場的磁力線環繞地球，因此利用地磁應較可適於大尺度、長距離的定向。筆者認為鮭魚在洄游溯河的過程中可能利用上述多種定向的方法，推測長距離的大尺度範圍可能運用地磁來定向，河口附近的中距離範圍可能利用嗅覺和視覺來辨識原生

地的河川，以達到洄溯原生地的目的地。

鮭魚洄游的生物機制

鮭魚是溫帶魚類，只有在水溫攝氏 16 度以下的溪流中才能生存。而位居亞熱帶的臺灣溪流只有在海拔 1500 公尺以上的河川上游，才可能找到低於攝氏 16 度的平均水溫，因此，理論上臺灣應該不會有鮭魚生存才對。臺灣的櫻花鉤吻鮭原來應該與一般生長在溫帶的鮭魚一樣，有洄游性，會從大海溯河而上，回到牠出生的河流上游交配、產卵。魚卵在河流上游孵化，幼魚稍長後會再往下游出海，成熟後又回原生地交配、產卵，如此循環不已。

大島正滿(1919)推論，冰河時期，臺灣溪流裡的鮭魚，也是這樣來回溯河、生生不息。在大約 1 萬 5 千年前，冰河期接近尾聲，全球平均溫度逐漸升高，又由於地殼的劇烈上升，臺灣地形隆起，平緩的河床變為陡峭，唯獨大甲溪上游相對平坦的地形，保存了櫻花鉤吻鮭的可以生存的環境。但是該溪的中、下游水溫又過高，中游在今天的谷關到德基水庫中間又形成一個小斷層，阻止了櫻花鉤吻鮭洄游大海的機會，於是櫻花鉤吻鮭遂成為「陸封性鮭魚」，因為櫻花鉤吻鮭是在冰河時期來到臺灣的，所以也被稱為是一種「冰河孑遺生物」，是太平洋鮭屬分佈的最南限。

位處亞熱帶的臺灣，鮭魚理應無法生存，大島正滿(1919)的推論僅為臺灣陸封鮭魚存在的機制提供一個可能的解釋，也就是冰河期時鮭魚原本就在臺灣河川來回洄游，冰河消退後遂被陸封於臺灣河川上游。其實臺灣鮭魚的陸封機制應分為兩部份來討論，一是陸封的機制，也就是原已在臺灣河川洄溯的鮭魚，因何故被鎖在臺灣河川的上游區，而無法洄游至海洋？另一個是播遷拓殖的機制，也就是原本只在中高緯度地區河川和海洋間洄游的溫帶魚類，何以會洄游至低緯度的臺灣河川？目前學界普遍認為，由於冰河末期臺灣地形的劇烈升降，阻斷臺灣鮭魚洄游入海的路徑，導致被陸封於臺灣河川上游。其實臺灣因位於新期構造活動頻繁的造山帶，地震、颱風、豪雨導致邊坡崩塌造成河川阻斷的情形經常發生，因此臺灣鮭魚因洄游入海的路徑被阻斷，導致被陸封於臺灣河川的機制是可以合理的解釋，但此一論點只能解釋臺灣鮭魚陸封的可能機制，卻無法解釋鮭魚何以播遷拓殖到臺灣的機制？

臺灣溫帶魚類的播遷機制

目前學者多認為臺灣鮭魚是在冰河時期，因海水面下降、水溫降低，使得高緯度地區的櫻花鉤吻鮭族群南下而播遷到臺灣，再上溯至臺灣中部的大甲溪，冰河消退後遂被陸封於臺灣，但學者並無法明確指出臺灣鮭魚是那一次的冰期播遷到臺灣？綜觀第四紀以來(259 萬年前至今)的全球古環境變化，以冰期一間冰期的氣候變遷最為顯著，影響程度也最大，第四紀以來不下數十次的冰期一間冰期

氣候循環，使得全球海水面隨著冰川體積的消長而升降，高緯度地區河川的生態也在冰期被冰封，間冰期恢復的狀態下循環，如果臺灣鮭魚是在冰期播遷到臺灣，為何現存的至少六種太平洋鮭魚卻沒有隨著往南播遷，是值得討論的課題。

如果以南極冰芯的古氣候紀錄來看，上次冰期極盛期(Last Glacial Maxima, LGM，距今約 18000 年前)和全新世暖期(Holocene Maxima，距今約 6000 年前)全球平均溫度相差約攝氏 8 度來計算(Petit *et al.*, 1999)，這段全球環境變化最快速的冰消期(deglaciation)，全球平均溫度每 100 年才約上升攝氏 0.067 度，遠比目前因大氣二氧化碳濃度劇增所產生的溫室效應，導致全球平均溫度因全球暖化而上升的速率要慢得多(註：根據 IPCC(2008)的統計 1906 至 2005 年的 100 年間，全球平均溫度上升了攝氏 0.74 度，二十世紀全球海平面上升了 0.17 公尺)，若以上述末次冰消期全球平均溫度的變化，換算成全球冰川體積的消長或全球海平面的升降，所引發的環境變化幅度其實是非常微小的。若再以上次間冰期末(距今約 80000 年前)到上次冰期極盛期(距今約 18000 年前)之間，全球平均溫度每 100 年才約降低攝氏 0.013 度的變化來看，其變化幅度更是微乎其微，也就是說，這種長期的環境變化幅度其實遠不及每年的季節性變化來得大。第四紀的冰期和間冰期環境變化，也大約是在這種幅度下循環，如果以臺灣鮭魚目前所知的平均壽命約 4~5 年而言，從其出生到死亡，甚至是幾個世代的子魚，應該都無法察覺這種環境的變化，因此臺灣鮭魚如何在這麼微小的環境變化之下，受其影響而播遷來臺，值得進一步討論。

如果只是因為冰期時海水面下降、水溫降低這種非常緩慢的環境變異，可能無法誘發臺灣鮭魚南遷，筆者認為一個快速而劇烈的環境變化事件，才可能是導致臺灣鮭魚往南播遷的重要機制。地球磁場是許多動物定向的依據，鮭魚也會利用地球磁場來定向，當地球內部的液態鐵發生原因不明的變化時，地球磁場強度會持續減弱，最後會導致地球磁場方向發生倒轉。當地球磁場強度減弱，地球生命會受到許多影響，例如：在地磁完全消失的時期中，地球會暴露在各種致命的宇宙射線下，對地球生命造成危害，動物會處於焦躁的狀態，大氣層上層也會被加熱，引起全球氣候改變，地球上遷徙性的動物也會失去定向能力。研究發現在南北大磁極消失的狀態下，會使地球表面出現許多“小磁極”，直到新的南北兩大磁極再次形成，且恢復磁場強度，這些小磁極才會消失，但是南北磁極則已和過去對調。學者研究過去四次地磁倒轉事件發現，地球磁場完成一次倒轉所需的時間約七千年，地球磁場的反轉的時間還與緯度有關，緯度越高所需時間越長(Clement, 2004)。

當地球內部的液態鐵發生變化時會導致地球磁場倒轉，而當地球受到隕石或彗星的撞擊時，也可能引發地球磁極的倒轉，最近一次的地磁倒轉發生在大約 78 萬年前(Bruhnes (normal)/ Matuyama (reversed) Boundary)，就是受到隕石撞擊的影響。大規模的外星體撞擊地球不但可能引發地磁倒轉，對環境生態的破壞更是無以復加，6 千 5 百萬年前白堊紀末期的彗星撞擊，造成的大火以及遮天的濃霧，使得氣溫驟降導致許多生物滅絕，恐龍也因此在白堊紀結束後消聲匿跡，是地質

史上重大的生物滅絕事件。研究發現約 12900 年前的一次彗星撞擊，同樣造成大規模森林火災和濃烈的黑色煙霧，使全球氣候發生劇變，讓原本已經進入冰消期末期，逐漸回暖的全球氣候又再次快速變冷，此即為「新仙女木」事件(Younger Dryas Event)，當時有多達數十種哺乳動物不是立即消失，就是因為族群數量驟減，而在人類獵補後滅絕，其中包括了眾人耳熟能詳的長毛象、乳齒象等動物(Kennett *et al.*, 2009)。距今約 78 萬年前的外星體撞擊，同樣引發劇烈的環境變化，海洋沉積物中的有孔蟲碳氧同位素分析顯示，當時也是冰期末期(Marine Isotope Stage 20, MIS 20)，由於撞擊事件導致氣候快速回冷(Lee and Wei, 2000)，此一全球氣候快速回冷的事件，應是誘使北方的櫻鮭往南播遷的重要機制。配合根據分子生物學的研究指出，臺灣鮭魚原係太平洋洄游性魚類，在臺灣已約有 10 萬至 80 萬年的生存歷史(周以正等，2006；Chou, 2007；Chang *et al.*, 2009)，再比較上述二次的氣候快速回冷事件，筆者推測臺灣鮭魚最有可能播遷來臺的機制應為 78 萬年前的外星撞擊事件，因該次的全球氣候回冷的幅度和規模遠大於「新仙女木」事件，應是誘使北方的櫻鮭往南播遷重要因素，且當時地磁磁極的轉換和磁場強度減弱的快速變化(Hrong *et al.*, 2002)，應是促使部份櫻鮭因迷途而拓殖到臺灣的重要機制，而後又因洄游路徑被阻斷而被陸封於臺灣河川的北方櫻鮭，最終種化為臺灣鮭魚。

結論

臺灣鮭魚可能原係太平洋洄游性魚類，研究估計在臺灣已約有數十萬年的生存歷史，本研究推測 MIS 20 冰河消退期及末次冰消期的「新仙女木」事件期間，由於外星體的撞擊導致已逐漸變暖的全球氣候又快速回冷，可能是誘使西伯利亞黑龍江的鮭魚往南播遷的原因。比較上述二次的氣候回冷事件，MIS20 全球氣候快速回冷的幅度及影響程度遠大於末次冰消期的「新仙女木」事件，且伴隨著地磁磁極的轉換和磁場強度減弱的快速變化，最有可能是促使臺灣鮭魚迷途而播遷拓殖到臺灣的重要機制，其後又因洄游路徑被阻斷而陸封於臺灣河川子遺至今。

參考文獻

- 大島正滿。1919。臺灣に産する鱒の一新種に就て。臺灣農事報，151: 14-16。
- 大島正滿。1934。冰河問題に關する生物學的寄與。植物及動物，2(10): 1657~1664。
- 大島正滿。1935。大甲溪に鱒を採る。科學知識，15: 684~687。
- 方力行和陳義雄。2000。臺灣櫻花鉤吻鮭之起源與保育之另一個觀點。櫻花鉤吻鮭保育研究研討會論文集，215 頁，農委會特有生物研究保育中心，南投集集。
- 青木起雄。1917。臺灣にも鱒を産す（豫報）。臺灣水産雜誌，第 23: 51~54。

- 周以正、鍾郁涵、張學偉、蔡奇立、郭金泉。2006。論臺灣鮭魚身世之謎和正名。自然保育季刊，56: 51-58。
- 郭金泉。2008。臺灣陸封鮭魚早期日文文獻之考證。國立臺灣博物館學刊，61(3): 55-84。
- 郭金泉。2009。臺灣鮭魚的再考證－鰭條數目。國立臺灣博物館學刊，62(2):刊印中。
- 郭金泉、沈曼雯、上田宏。2007。鮭科魚類的洄歸母川。科學發展，411: 52-57。
- 郭金泉、徐華德、林青、賴伯琦、周晉澄。2008。臺灣（陸封）鮭魚起源的探究。大自然雜誌，101: 92-97。
- Behnke, R.J. 1959. A note on *Oncorhynchus formosanus* and *Oncorhynchus masou*. *Jan. J. Ich.*, 7:151-152.
- Behnke, R.J., Koh, T.P. and Needham, P.R. 1962. Status of the landlocked salmonid fishes of Formosa with a review of *Oncorhynchus masou* (Brevoort). *Copeia*, 2 : 400-407.
- Chang, H.W., Yang, J.I., Huang, H.Y., Gwo, J.C., Su, Y.F., Wen, C.H. and Chou, Y.C. 2009. A novel growth hormone 1 gene-derived probe for *Oncorhynchus masou formosanus* distinguished from the *Oncorhynchus* subspecies. *Molecular and Cellular Probes*, 23: 103-106.
- Chou Y.C. 2007. Phylogeny of Taiwan salmon base on mitogenomic approaches and growth hormone genes (2). Taichung, Taiwan, *Shei-Pa National Park Administration*.
- Clement, B.M. 2004. The dependence of geomagnetic polarity reversal durations on site latitude. *Nature*, 428: 637-639.
- Diebel, C.E., Proksch, R., Green, C.R., Neilson, P., and Walker, M.M. 2000. Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*, 406: 299-302.
- Gwo, J.C., Lin, X.W., Gwo, H.H., Wu, H.C. and Lin, P.W. 1996. The Ultrastructure of Formosan landlocked Salmon, *Oncorhynchus masou formosanus*, Spermatozoon (Teleostei; Salmoniformes; Salmonidae). *Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology*, 28: 33-40.
- Gwo, J.C., Ohta, H., Okuzawa, K., Wu, H.C. and Lin, P.W. 1999. Cryopreservation of fish sperm from the endangered Formosa landlocked salmon (*Oncorhynchus masou formosanus*). *Theriogenology*, 51: 569-582.
- Gwo, J.C., Hsu, T.H., Lin, K.H. and Chou, Y.C. 2008. Genetic relationship among four subspecies of cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) inferred using AFLP. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 48: 776-781.
- Horng, C.S., Lee, M.Y., Palike, H., Wei, K.Y., Liang, W.T., Iizuka, Y. and Torii, M. 2002. Astronomically calibrated ages for geomagnetic reversals within the Matuyama chron. *Earth Planets Space*, 54: 679-690.

- Hsu, C.Y. and Li, C.W. 1994. Magnetoreception in honeybees. *Science*, 265: 95-97.
- Hsu, C.Y. and Li, C.W. 1995. Response. *Science*, 269: 1890.
- Hsu, T.H. and Gwo, J.C. 2007. The genetic diversity of Formosa landlocked salmon (*Oncorhynchus masou formosanus*). *Journal of the National Taiwan Museum*, 60(4): 39-58.
- Hsu, T.H., Lin, K.R. and Gwo, J.C. 2008. Genetic integrity of black sea bream (*Acanthopagrus schlegeli*) sperm following cryopreservation? *Journal of Applied Ichthyology*, (in press)
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2008. Fourth Assessment Report: Climate Change 2007. Cambridge University Press, UK
- Jordan, D.S. and Oshima, M. 1919. *Salmo formosanus*, a new trout from the mountain streams of Formosa. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 71: 122-124.
- Kennett, D.J., Kennett, J.P., West, A., Mercer, C., Que Hee, S.S., Bement, L., Bunch, T.E., Sellers, M. and Wolbach, W.S. 2009. Nanodiamonds in the Younger Dryas boundary sediment layer. *Science*, 323: 94.
- Lacy-hulbert, A., Metcalfe, J.C. and Hesketh, R. 1998. Biological responses to electromagnetic fields. *FASEB J.* 12: 395-420.
- Lee, M.Y. and Wei, K.Y. 2000. Australasian microtektites in the South China Sea and the West Philippine Sea: Implications for age, size and location of the impact crater. *Meteorit. Planet. Sci.*, 35: 1151-1156.
- Nichol, H. and Locke, M. 1995. Honeybees and magnetoreception. *Science*, 269: 1888-1889.
- Numachi, K.I., Kobayashi, K., Chang, K.H. and Lin, Y.S. 1990. Genetic identification and differentiation of the Formosa landlocked salmon, *Oncorhynchus masou formosanus*, by restriction analysis of mitochondrial DNA. *Bull Inst. Zool., Academia Sinica*, 29: 61-72.
- Petit, J.R., Barkov, R.D., Barnola, N.I., Basile, J.M., Bender, I., Chappellaz, M., Davis, J., Delaygue, M., Kotlyakov, G., Legrand, V.M., Lipenkov, M., Lorius, V.Y., Pepin, C. and Ritz, L. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 339: 429-436.
- Popescu, I. and Willows, A. 1999. Sources of magnetic sensory input to identified neurons active during crawling in the marine mollusc *Tritonia diomedea*. *J. Exp. Biol.* 202: 3029-3036.
- Solovyov, I.A. and Greiner, W. 2007. Theoretical analysis of an iron mineral-based magnetoreceptor model in birds. *Biophys. J.* 93: 1493-1509.
- Yano, A., Ogura, M., Sato, A., Sakaki, Y., Shimizu, Y., Baba, N. and Nagasawa, K. 1997. Effect of modified magnetic field on the ocean migration of maturing

chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Marine Biology*, 129(3): 523-530.

Ueno, S. and Shigemitsu, T. 2007. Biological effects of static magnetic fields. *Bioengineering and biophysical aspects of electromagnetic fields*. F.S. Barnes and B. Greenebaum Eds. pp. 203-260, CRC Press.